

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

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

**PAR
MARIANNE THÉBERGE**

**VARIATIONS DE LA CROISSANCE, DE L'ALIMENTATION
ET DE LA COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES JEUNES PERCHAUDS
DE L'ANNÉE (*PERCA FLAVESCENS*) DANS UN LAC FLUVIAL,
FLEUVE SAINT-LAURENT (QUÉBEC, CANADA)**

MAI 2008

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

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

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je souhaite remercier sincèrement mon directeur de recherche, le Dr Pierre Magnan, pour son accueil chaleureux dans son laboratoire, pour le projet qu'il m'a confié, ainsi que pour son soutien, sa patience et sa compréhension. Un grand merci à mon codirecteur, le Dr Marc Mingelbier du ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) du Québec, pour son agréable et amical accueil dans « l'équipe perchaude », pour son appui, ses idées et son accompagnement lors de la rédaction. Je leur suis très reconnaissante pour la latitude et la confiance qu'ils m'ont accordées à toutes les étapes de ce projet. Leur enthousiasme tout comme leur passion pour la recherche ont été une grande source de motivation. J'aimerais également remercier les membres de mes comités d'orientation et d'évaluation, les Drs Hélène Glémet, Marco Rodriguez et Pierre Dumont, pour leurs commentaires constructifs lors de la présentation de mon projet et de l'évaluation de ce mémoire. Merci à Philippe Brodeur pour son aide logistique rassurante et très appréciée ainsi que pour sa présence tout au long du projet. Je voudrais aussi remercier Andrea Bertolo pour son aide lors des analyses statistiques, sa patience, mais aussi pour « l'exotisme » qu'il apporte au laboratoire.

Ce projet n'aurait pas été possible sans l'aide de tous ceux qui ont participé à l'échantillonnage sur le terrain et au travail de laboratoire. Donc, merci à Yves Paradis, Véronique Boily, Marie-Hélène Gendron, David Schelling, Chantal Fournier, Sébastien Rouleau, Isabelle Pitre et Danielle Leclerc de l'Université du Québec à Trois-Rivières ainsi que Rémi Bacon, Émilie Chalifour, Paul Messier, Jean Gauthier, Olivier Roy, Michelle Boies et Frédéric Dumoulin du MRNF. Je tiens à souligner le travail considérable de Rémi Bacon en ce qui concerne l'identification des jeunes perchaudes de l'année.

Un merci particulier à Yves Paradis et Véronique Boily, mes acolytes du filet propulsé (*push net*) et de la seine, pour leur compagnie très agréable sur le terrain et leur amitié. Merci aussi à Angélique Dupuch pour toutes nos conversations scientifiques et

statistiques ainsi qu'à Chantal Fournier pour son aide administrative essentielle, sans oublier leur amitié. Je tiens aussi à remercier tous les étudiants du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques (LRCA) et du Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques (GREAA), les anciens comme ceux qui commencent, avec qui j'ai partagé de très bons moments.

Finalement, j'aimerais exprimer ma gratitude à ma famille ainsi qu'à mes amis, qui, parfois de loin, ont toujours été présents: Micheline, Gilles et Mimi, Alexis et Manon, Félix ainsi que Sheila, Mélanie, Annie et Luc, Jean-Philippe et Dominique pour leurs encouragements et les nombreux moments agréables passés avec eux.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire inclut trois chapitres. Le premier présente la rétrospective de la littérature réalisée dans le cadre du cours séminaire I (ECL-6005). Le second chapitre correspond quant à lui au résumé substantiel de la recherche en français. Le troisième chapitre présente les résultats du projet de recherche sous la forme d'un article scientifique en anglais, en conformité avec le règlement D45-46-47 des études de cycles supérieurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Cet article qui a pour titre "Differential growth, diet and proximate composition of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) in a fluvial lake, St. Lawrence River, Canada" sera soumis à la revue Transaction of the American Fisheries Society.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
RÉSUMÉ	x
 Chapitre 1 : Rétrospective de la littérature.....	 1
Recrutement	1
Prédation, cannibalisme et disponibilité des proies	2
Biologie des larves	3
Éclosion des œufs et stades larvaires	3
Alimentation exogène et besoins nutritionnels	4
Patrons de migrations larvaires	5
Ressources alimentaires et changements d'alimentation durant l'ontogénie.....	6
Croissance	8
Température et digestion.....	10
Disponibilité de la ressource	11
Succès de capture et temps de manipulation des proies.....	12
Densité des larves et compétition pour la ressource	14
Composition spécifique.....	15
BIBLIOGRAPHIE	17
 Chapitre 2 : Résumé substantiel.....	 23
Introduction générale	23
Problématique	23
Objectifs	25
Méthodologie	25
Sites d'étude.....	25
Échantillonnage.....	26
Analyse de la croissance	27
Analyse des contenus stomacaux	28
Composition spécifique.....	28
Analyses statistiques	29
Résultats	30
Croissance en longueur et en poids.....	30
Relation longueur-poids	31
Alimentation.....	31
Composition spécifique.....	32
Variations de la croissance.....	32
Discussion	33
Longueur et poids.....	33
Alimentation.....	34

Composition spécifique.....	36
Variations de la croissance.....	37
Effet environnemental.....	37
Conclusion	38
BIBLIOGRAPHIE	40

Chapitre 3	Differential growth, diet and proximate composition of YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) in a fluvial lake, St. Lawrence River, Canada.....	45
------------	--	----

ABSTRACT	47
Introduction	48
Materials and methods	50
Study sites	50
Fish sampling	50
Growth	51
Diet.....	51
Proximate composition	52
Statistical analyses	53
Results	55
Growth	55
Length-weight relationships.....	56
Diet.....	56
Proximate composition	58
Regression analyses	58
Discussion	59
Growth	59
Length-weight relationships.....	59
Diet.....	60
Proximate composition	62
Regression analyses	63
Environmental effects	64
Conclusion	65
Acknowledgments.....	65
References	66
Figures captions	80
ANNEXE	89

LISTE DES TABLEAUX

- 3.1 Results of linear mixed models (repeated measures two-way ANOVA) explaining variation in (a) length and (b) weight of YOY yellow perch from Lake St-Pierre. 72
- 3.2 Results of linear models testing for variation in the $\log_{10}$ weight of YOY yellow among the four study sites at the five sampling period. Total length (TL) was used as covariable in the models. Significant interaction between TL and Site indicates difference among length-weight relationships at a given period. 73
- 3.3 Adjusted $\log_{10}$ weight ($\pm$ SE) estimates at the 25th, 50th and 75th percentiles of the $\log_{10}$ length of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the four study sites at the three sampling periods. This analysis was used when the slope of the length-weight relationships among sites were significantly different (see text). 74
- 3.4 Adjusted $\log_{10}$ weight ($\pm$ SE) estimates at the mean of the $\log_{10}$ length of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from four study sites at two sampling periods. This analysis was used when the slope of the length-weight relationships among sites was not significantly different (see text). 75
- 3.5 Axes eigenvalues and species scores on axes 1 and 2 for each sampling period from principal components analysis on mean percent weight of prey categories found in stomach contents of YOY yellow perch (*Perca flavescens*). 76
- 3.6 Results of repeated measures ANOVAs explaining variation in proximate composition of yellow perch (*Perca flavescens*). 77
- 3.7 Multiple regression models explaining weight variations of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the diet at the four study sites. The weight data used in the analyses were the residuals from the $\log_{10}$ length- $\log_{10}$ weight relationships of all sites at given period (see text). The standard error of the estimate (S.E.), the probability (P) and the partial R^2 associated with each independent variable, the R^2 and the probability (P) of models are also listed. 78
- 3.8 Multiple regression models explaining weight variations of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the proximate composition (water, lipids and protein contents) at the four study sites. The weight data used in the analyses were the residuals from the $\log_{10}$ length- $\log_{10}$ weight relationships of all sites at a given period (see text). The standard error of the estimate (S.E.), the probability (P) and the partial R^2 associated with each independent variable, the R^2 and the probability (P) of models are also listed. 79

LISTE DES FIGURES

1.1	Taux de croissance absolu (g) pour une espèce hypothétique dans deux habitats en fonction de la taille du corps (s). Le symbole $\hat{s}$ représente la taille à laquelle un changement d'habitat maximise le taux de croissance (tiré de Werner et Gilliam 1984).	7
1.2	Schématisation des coûts métaboliques et des gains énergétiques en fonction du poids. $M_{\max}$ est la taille maximale qui peut être atteinte par l'ingestion d'une ressource donnée, E_s est le surplus d'énergie disponible pour la croissance et M_{opt} est la taille à laquelle le surplus d'énergie est maximisé (tiré de Werner et Gilliam 1984).	9
2.1	Principales masses d'eau du lac Saint-Pierre et localisation des sites d'échantillonnage.	27
3.1	Location of the sampling sites in Lake St. Pierre (Québec, Canada).....	81
3.2	Total length (mean $\pm$ SD) of YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) from sites throughout the growing season. n = number of fish at each sampling period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by a pairwise comparison on adjusted length (i.e., least square mean lengths) ($P < 0.05$). Significant differences among all sites are indicated with an asterix.....	82
3.3	Length-weight ($\log_{10}$) relationships of yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) of at all sampling period.....	83
3.4	First and second axis of principal components analysis on prey found in stomach content YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) with the centroid of sites in May, June, July, August and October.	84
3.5	Mean percent weight (mean $\pm$ SD) of each prey category found in the stomach content of YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) at each sampling period.	85
3.6	Weighted mean length ($\pm$ SD) of prey selected by YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) from ADF (●), FAC (▼), MASKI (□) and YAMA (◇) at each sampling period.....	86
3.7	Water, lipid and protein contents (mean $\pm$ SD) of YOY yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) muscle from ADF (gray bar), FAC (grey hatched bar), MASKI (white bar) and YAMA (hatched bar) in June, August and October. n=30/site/period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by pairwise comparisons on proximate compositions adjusted variables (i.e., least square mean) ($P < 0.05$).	87

- 3.8 Water and lipid contents (mean $\pm$ SD) of digestive tract of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from ADF (gray bar), FAC (grey hatched bar), MASKI (white bar) and YAMA (hatched bar) in June, August and October. n=30/site/period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by a pairwise comparisons on proximate compositions adjusted variables (i.e., least square mean) ($P < 0.05$). 88

RÉSUMÉ

La croissance des jeunes au cours des premiers stades de vie est décisive pour la survie des poissons et le recrutement des populations. Les variables telles que la longueur atteinte et la quantité de réserves lipidiques accumulées à la fin de la saison de croissance sont donc cruciales pour la survie hivernale des jeunes de l'année. Puisque les facteurs abiotiques influencent la croissance, nous avons étudié l'effet de gradients environnementaux dans le fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada) sur la croissance des jeunes perchaudes de l'année (*Perca flavescens*). Les différences de longueur et de poids des perchaudes entre les sites ont été mises en relation avec leur alimentation et leur composition spécifique (eau, lipides et protéine) durant cinq périodes au cours de la première saison de croissance. Nos résultats indiquent que les différences de croissance retrouvées à chacune des périodes sont reliées à l'alimentation des perchaudes, qui diffère localement et qui évolue pendant la saison estivale, passant du zooplancton au zoobenthos. La longueur des proies ingérées a augmenté progressivement pendant l'été, mais ne différait pas entre les sites échantillonnés. En été et en automne, les différences de croissance n'étaient pas liées à la composition spécifique des perchaudes. Cependant, la quantité d'eau et de lipides dans les muscles ainsi que la proportion en eau autour du tube digestif ont diminué au cours de l'été. L'alimentation des perchaudes explique respectivement 13,3 et 11,0 % de la variation du poids des poissons en juin et en juillet, alors que l'eau contenue dans les muscles explique 9,8 et 23,5 % de la variation du poids des poissons en juin et août, et 41,7 % en octobre. Nos résultats indiquent que, malgré les différences de longueur et de poids des perchaudes observées entre les sites au cours de la saison de croissance, leurs conditions physiologiques étaient comparables en automne. Notre étude illustre donc qu'en dépit des variations reliées aux conditions environnementales, qui sont bien reflétées au cours de l'été par des différences locales dans l'alimentation et la croissance des jeunes perchaudes de l'année, aucune différence n'a été observée à la fin de la saison dans la composition spécifique des perchaudes ni dans leur condition physiologique. Ces résultats suggèrent que les perchaudes peuvent s'adapter à différentes conditions environnementales entre le début et la fin de la première saison de croissance par des processus de croissance compensatoire.

Mots-clés: jeunes de l'année, perchaude, croissance, alimentation, composition spécifique.

Chapitre 1 : RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

Recrutement

La survie aux stades œuf, larvaire et juvénile sur une période de temps qui leur permettra d'atteindre la maturité sexuelle est une caractéristique déterminante de la population, car elle est à la base même du recrutement (Menge et Sutherland 1987; Henderson *et al.* 2000 ; Magnan 2002). Noble (1968) a observé que la mortalité instantanée des larves de perchaude au début du développement, c'est-à-dire lorsque l'alimentation exogène débute, n'est pas le point critique qui détermine les variations annuelles de l'abondance de la population. L'étude est basée sur l'observation d'une population de perchaudes durant une période de trois années consécutives. Les taux de mortalité estimés chez les larves ne sont pas assez élevés pour expliquer les variations dans les classes d'âge de la population (Noble 1968). Selon cette étude, la période critique pendant laquelle la force des classes d'âge est fixée se situe donc après la période larvaire. La survie au premier hiver serait donc un élément déterminant le recrutement. La survie est dépendante de la taille atteinte à l'automne puisque la sélection des individus se fait après la période de mortalité instantanée des larves (Rice *et al.* 1993). La croissance implique une augmentation en longueur et en masse corporelle. Chez les larves, l'allocation de l'énergie dans la croissance en longueur ou dans les réserves en lipides est un compromis qui peut influencer la survie hivernale (Griffiths et Kirkwood 1995) et la force des classes d'âge de la population. Les réserves en lipides sont utilisées graduellement pendant l'hiver assurant ainsi la survie jusqu'au printemps. Toutefois le coût énergétique de l'accumulation de réserves lipidiques est deux fois plus important que l'accroissement en taille (Griffiths et Kirkwood 1995). Les larves de plus petite taille ayant davantage de réserves lipidiques auront donc une meilleure survie hivernale que les larves de grande taille ayant peu de réserves.

Koonce *et al.* (1977) ont observé que la température de l'eau, le vent ainsi que le niveau d'eau sont les facteurs environnementaux les plus importants pouvant agir sur la survie des percides et qui déterminent la force des classes d'âge. En ce qui a trait aux

facteurs biotiques, la prédation, le cannibalisme ainsi que la disponibilité des proies sont les plus influents. Henderson (1985) a montré, en se basant sur une analyse de 33 ans de données récoltées sur la même population de perchaudes, que ce n'est pas la température de l'eau qui influence la force des classes d'âge, mais bien le niveau d'eau et la taille de la population. Cette dernière étude a été menée sur des perchaudes contenues à l'intérieur d'enclos fermés dans une baie près du lac Huron. Le recrutement a été estimé à partir de la force des classes d'âge de 4 et 6 ans. Par une modélisation du recrutement en relation avec plusieurs facteurs environnementaux, il a été montré que la température n'a pas d'influence sur le recrutement. Toutefois Clady (1976) a observé que la température est positivement corrélée avec la survie des jeunes larves puisqu'elle agit sur la digestion et la croissance.

Prédation, cannibalisme et disponibilité des proies

Les interactions intercohortes chez les perchaudes sont à la fois de nature prédatrice et compétitrice (Persson *et al.* 1996). Les adultes cannibalisent parfois des 0+ lors de la migration larvaire entre les milieux pélagiques et littoraux (Wang et Eckman 1994). Une étude réalisée sur *Perca flavescens* dans quatre petits lacs du Minnesota a montré que les larves font partie du régime alimentaire des perchaudes de plus de 130 mm pendant les premiers mois de l'été (Fullhart *et al.* 2002). Persson *et al.* (1999) ont établi que le cannibalisme est effectif seulement sur les 0+ et que ce comportement est le fait des perchaudes de plus de 100 mm chez la perche d'Europe (*Perca fluviatilis*). Il a aussi été démontré qu'en aquaculture, le cannibalisme est présent au sein d'une même cohorte lorsque la densité des larves est élevée (Baras *et al.* 2003).

Une forte densité de perchaudes adultes combinée à une utilisation prolongée de l'habitat pélagique par les larves diminuera le recrutement de la population par le cannibalisme intercohortes (Persson *et al.* 2000a). Bien que le cannibalisme conduise à une perte d'effectif des jeunes de l'année, il représente un gain d'énergie chez les adultes, ce qui crée un effet compensatoire par l'entremise d'une meilleure croissance et d'une meilleure fécondité de ces derniers (Claessen et de Roos 2003). L'hétérogénéité

de l'habitat, en particulier la proximité des refuges pour les larves, réduit l'effet du cannibalisme sur le recrutement. De plus, en l'absence de ce comportement, la compétition intercohortes pour une même ressource générera une oscillation dans le recrutement de la population (Persson *et al.* 1998). En effet, Dettmers *et al.* (2003) ont mis en évidence le lien positif entre la densité du zooplancton et la survie des larves de perchaude. Boisclair et Leggett (1989a) ont démontré quant à eux l'importance du type de proies et de leur disponibilité dans l'explication des variations du taux de croissance des perchaudes.

En plus de servir de nourriture pour les perchaudes matures, les larves sont aussi prisées par les dorés (*Sander vitreum*) (Madenjian et Carpenter 1991 ; Ali *et al.* 1977), les aloses gaspareaux (*Alosa pseudoharengus*) (Mason et Brandt 1996), les brochets (*Esox lucius*) (Diehl et Eklöv 1995) et d'autres espèces prédatrices présentes dans l'habitat. La mortalité par prédation dépend généralement de la taille des larves, les plus petites étant plus susceptibles à la prédation (Post et Evans 1989a). Mirza *et al.* (2003) ont toutefois démontré que les perchaudes juvéniles ont un comportement d'évitement associé à une « alarme chimique » déclenchée lors de l'attaque d'un conspécifique. Lorsqu'une larve est capturée par un prédateur, elle libère une substance dans le milieu qui peut être détectée par les autres larves, et qui indique la présence d'un danger à proximité. Les larves peuvent avoir différents comportements face à cette alarme : soit elles se regroupent et fuient ou bien elles s'immobilisent sur place. Ces comportements augmentent la probabilité d'échapper aux prédateurs présents dans le milieu (Dupuch *et al.* 2004).

Biologie des larves

Éclosion des œufs et stades larvaires

L'éclosion des œufs se produit de 10 à 20 jours après la fécondation, et les larves mesurent entre 5,6 et 6,2 mm (Whiteside *et al.* 1985). Le stade larvaire proprement dit débute avec l'alimentation exogène. La vitesse de développement et la synchronisation

des moments transitoires entre deux stades sont, dans une certaine mesure, déterminées génétiquement, mais les conditions environnementales peuvent les influencer considérablement (Jobling 2001). Spanovskaya et Grygorash (1977) décrivent dix stades de développement chez la perche d'Europe:

- Stade I : l'alimentation est endogène;
- Stade II : la bouche commence à se différencier;
- Stade III : la larve atteint une longueur de 6 à 7 mm, la bouche devient terminale et l'alimentation exogène débute;
- Stades IV à VIII : la larve grandit jusqu'à une taille de 15 à 18 mm, elle est de plus en plus mobile et ses sens se développent;
- Stades IX et X : la larve devient juvénile et elle ressemble à un petit adulte. L'estomac est complètement différencié. Le stade juvénile se termine habituellement à une longueur de 50 à 80 mm.

Alimentation exogène et besoins nutritionnels

Le moment de la première alimentation exogène des larves de différentes espèces n'est pas déterminé uniquement par le développement. Il dépend aussi de l'efficacité d'utilisation du vitellus, de la quantité des réserves nutritives endogènes et de la compétence de développement des larves, c'est-à-dire de la vitesse de développement spécifique à l'espèce (Rust 2002). Par contre, la période de la première alimentation exogène doit avoir lieu dans une fenêtre temporelle assez restreinte chez toutes les espèces. Lorsque la larve ne s'alimente pas et que ses réserves sont épuisées, elle utilise par catabolisme les nutriments essentiels contenus dans ses tissus. Si la larve commence à s'alimenter après ce point de non-retour, c'est-à-dire le moment après lequel les dommages causés à l'organisme ne peuvent être réparés, l'alimentation ne pourra pas prévenir l'inanition. La famine peut être causée par le manque de nourriture ou encore par de la nourriture de mauvaise qualité (Roberts 2002).

En plus des minéraux et des nutriments, les acides gras (DHA) semblent jouer un rôle important chez la perchaude. Selon Abi-Ayad *et al.* (2000), les lipides doivent être présents dans l'alimentation à un niveau suffisant pour éviter des problèmes de développement. Une expérience en laboratoire a démontré qu'une hausse de l'apport lipidique dans le régime alimentaire augmente significativement le taux de croissance et l'efficacité d'absorption alimentaire des juvéniles de la perche d'Europe (Xu *et al.* 2001). L'étude a aussi montré une augmentation de la quantité de lipides accumulés sous forme de réserves dans les viscères et dans le foie au cours de la croissance. Ces données sont aussi corroborées par une étude menée par Griffiths et Kirkwood (1995), qui ont vu le contenu en lipides des perches d'Europe augmenter tout au long de la première saison de croissance avec une diminution au cours de l'hiver, suggérant ainsi que les réserves en lipides aient été utilisées en saison froide. Étant donné que la perchaude et la perche d'Europe sont considérées comme des espèces semblables du point de vue biologique (Thorpe 1977), on peut supposer que leurs besoins en lipides sont comparables.

Patrons de migrations larvaires

La migration en milieu pélagique des larves de *Perca spp.* a été mise en évidence par plusieurs études menées autant en Europe sur la perche qu'en Amérique sur la perchaude. La bouche et les mâchoires des poissons nouvellement éclos ne sont pas développées et peuvent difficilement manipuler les proies (Blaxter 1969). C'est pourquoi l'alimentation est endogène jusqu'à ce que les individus atteignent une taille d'environ 9 mm et qu'ils aient complété leur migration vers la zone pélagique (Whiteside *et al.* 1985), où ils se nourrissent alors de zooplancton. Le retour en zone littorale se fait 30 ou 40 jours plus tard, à l'atteinte d'une taille variant entre 11 et 30 mm et parfois jusqu'à 50 mm (Whiteside *et al.* 1985; Treasurer 1988; Byström *et al.* 2003). En zone littorale, il se produit un changement dans le régime alimentaire où les invertébrés benthiques deviennent la principale proie.

Plusieurs hypothèses ont été avancées afin d'expliquer ce patron de migration. Celles-ci semblent parfois contradictoires, suggérant que plusieurs facteurs puissent réguler la migration et que, selon la situation, l'un ou l'autre des ces facteurs joue un rôle prépondérant. Selon Whiteside *et al.* (1985), la migration en zone pélagique aurait pour origine l'évitement des prédateurs en milieu littoral. Le retour à la zone littorale serait expliqué par une nourriture plus abondante. Cette migration serait possible grâce à une meilleure capacité natatoire qui augmente l'habileté à éviter les prédateurs. De plus, l'acquisition des caractéristiques mimétiques adultes, tel le patron de couleurs, permet aux juvéniles de mieux se camoufler dans le milieu. Par contre, Wang et Eckman (1994) rapportent que la première migration pélagique des larves serait passive et se ferait par l'entremise des courants, deux jours après l'éclosion. Ces larves nouvellement écloses auraient des capacités natatoires limitées et seraient emportées par la force des courants. Selon Treasurer (1988), les différentes migrations effectuées durant la première année de vie assureraient l'utilisation maximale des différentes sources alimentaires. La migration vers la zone littorale au stade juvénile coïnciderait avec le déclin de l'abondance du zooplancton en zone pélagique. Selon Byström *et al.* (2003), le changement d'habitat du milieu pélagique vers le milieu littoral serait dû, non pas à la disponibilité des proies, mais à l'abondance des prédateurs, incluant les perchaudes juvéniles 1+ et adultes. L'utilisation de l'habitat serait dépendante de la taille des larves puisque le risque de cannibalisme en zone littorale influencerait la taille à laquelle les larves reviennent dans ce milieu. Par contre Fisher et Willis (1997) ont observé un patron de migration classique des larves malgré une très faible densité de prédateurs en milieu littoral.

Ressources alimentaires et changements d'alimentation durant l'ontogénie

Le changement de niche alimentaire, qui est rencontré chez un grand nombre d'espèces, survient afin de maximiser le taux de croissance ou le surplus en énergie des individus (Werner 1988). Le changement se fera donc à l'intersection des deux courbes de croissance relatives aux habitats, c'est-à-dire au moment où le taux de croissance dans le premier habitat (g_1) diminue et celui dans le deuxième habitat (g_2) augmente (Figure 1.1) (Werner et Gilliam 1984). Le changement de niche alimentaire maximise la

croissance et réduit le temps requis pour atteindre la taille relative à chaque stade de développement. Le taux de croissance déterminera donc le temps passé dans un habitat (Noble 1968).

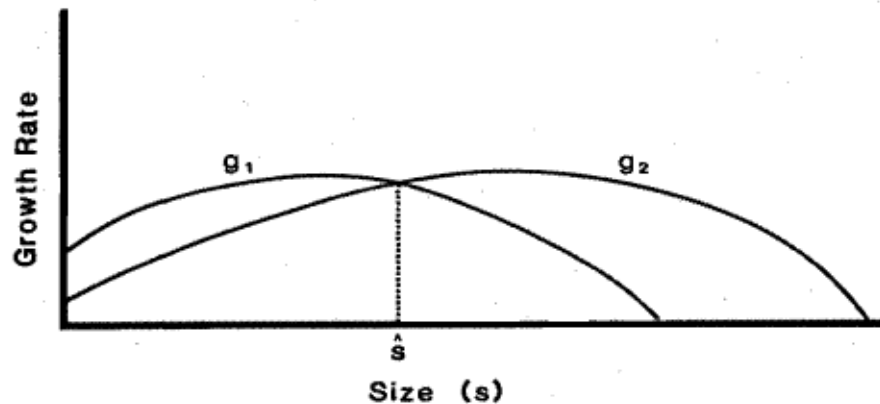


FIGURE 1.1 : Taux de croissance absolu (g) pour une espèce hypothétique dans deux habitats en fonction de la taille du corps (s). Le symbole s représente la taille à laquelle un changement d'habitat maximise le taux de croissance (tiré de Werner et Gilliam 1984).

Les larves de perchaude ne sélectionnent pas les plus grosses proies disponibles tant en milieu pélagique que littoral. Elles préfèrent les proies de taille moyenne et augmentent leur sélectivité vers des tailles supérieures de zooplancton et de benthos au cours de la saison de croissance (Mills *et al.* 1984; Persson et Greenberg 1990; Fisher et Willis 1997). Les proies zooplanctoniques préférentielles des larves dépendent des ressources, et c'est principalement la taille de la proie et la qualité nutritionnelle qui déterminent leur sélection (Confer *et al.* 1990). Les tailles intermédiaires sont choisies pour faciliter la digestion (Mills *et al.* 1986).

Une étude réalisée dans des lacs de l'Alberta a démontré que le changement de régime alimentaire ne se fait pas subitement; il est progressif et il peut différer selon les populations de perchaudes d'un même lac (Murchie et Power 2004). Ce résultat a pu être mis en évidence grâce à l'analyse des isotopes stables utilisés pour déterminer de façon indirecte les sources alimentaires. Au nord d'un des lacs étudiés, la proportion de

zooplancton et de proies benthiques dans le régime alimentaire des perchaudes a fluctué tout au long de la saison de croissance alors qu'à tous les autres sites étudiés, il y a eu un changement graduel allant du zooplancton pélagique vers des proies benthiques plus grosses. L'étude isotopique des sources de nourriture a démontré que l'abandon du zooplancton pélagique se fait graduellement au cours de la croissance et est en relation inverse avec la longueur des perchaudes, excepté pour la population située au nord d'un des lacs (Murchie et Power 2004).

Le changement entre les milieux pélagique et littoral se fera donc au moment où les perchaudes seront aptes à ingérer des invertébrés aquatiques. Persson *et al.* (2000b) ont d'ailleurs démontré que le changement d'habitat ne dépend pas de la diminution des ressources. Dans leur expérimentation, les jeunes perchaudes ont effectué leur migration en milieu littoral avant que survienne la diminution du zooplancton en milieu pélagique.

Croissance

La croissance des perchaudes est très variable selon la taille de la population, l'étendue et la productivité du milieu (Scott et Crossman 1974), et elle est un indice de la sensibilité à la disponibilité de la ressource. D'après Werner et Gilliam (1984), c'est probablement le paramètre à travers lequel la limitation des ressources par la compétition intra et interspécifique est le mieux exprimée.

La croissance somatique est positive lorsque la quantité d'énergie ingérée est supérieure à l'énergie dépensée pour l'obtenir. Elle résulte d'ailleurs de la combinaison de processus physiologiques et de processus écologiques (Power et Van Den Heuvel 1999). Les processus physiologiques correspondent au métabolisme standard et à l'activité de base, à la consommation de nourriture, aux coûts reliés à la quête alimentaire, à la digestion, à l'excrétion et à la manipulation des proies. Les processus écologiques correspondent, par exemple, aux relations prédateurs-proies ainsi qu'aux

variables abiotiques et biotiques qui caractérisent l'habitat. L'énergie restante est donc disponible pour la croissance (figure 1.2).

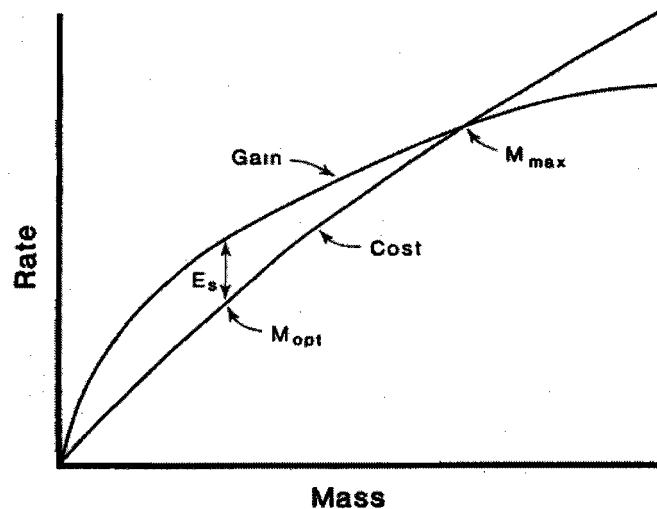


FIGURE 1.2: Schématisation des coûts métaboliques et des gains énergétiques en fonction du poids. $M_{\max}$ est la taille maximale qui peut être atteinte par l'ingestion d'une ressource donnée, E_s est le surplus d'énergie disponible pour la croissance et M_{opt} est la taille à laquelle le surplus d'énergie est maximisé (tiré de Werner et Gilliam 1984).

Un taux de croissance élevé est avantageux puisqu'il réduit le temps requis pour atteindre la taille à maturité, tout en augmentant la survie et en diminuant la vulnérabilité auprès des prédateurs (Werner et Gilliam 1984). De plus, Noble (1968) a montré qu'un taux de croissance variant de 0,46 à 0,65 mm/jour peut faire varier de 50 % le temps passé en milieu pélagique chez les larves de la perchaude. Un taux de croissance plus faible conduit à une plus petite taille en automne et augmente la mortalité des jeunes perchaudes de l'année pendant la saison froide et le printemps suivant (Post et Evans 1989b; Byström *et al.* 1998).

La croissance est dépendante non seulement des capacités physiologiques propres aux poissons, mais aussi des facteurs environnementaux. La physico-chimie de

l'eau (pH, température, turbidité) et les caractéristiques du lac (profondeur, vitesse du courant) peuvent influencer le taux d'ingestion de nourriture et donc, indirectement, la croissance des larves. Les facteurs biotiques, telles la présence de compétiteurs, de prédateurs, de pathogènes ainsi que la disponibilité des ressources et les caractéristiques de la population (la densité des individus et la hiérarchie entre les cohortes), ont aussi un impact sur l'ingestion de nourriture chez toutes les espèces de poissons (Kestemont et Baras 2001). Tous ces facteurs agissent individuellement, mais peuvent aussi interagir entre eux, ce qui rend plus complexe la caractérisation de l'ingestion de nourriture chez les poissons.

Les facteurs les plus importants ayant un impact sur la croissance des jeunes poissons de toutes les espèces sont la température de l'eau et la disponibilité de la nourriture (Blaxter 1969). La croissance des 0+ chez la perchaude est d'ailleurs plus influencée par la température que par la croissance des poissons plus âgés (Boisclair et Leggett 1989a).

Température et digestion

Le développement de l'intestin de la perchaude se fait essentiellement pendant le premier mois d'alimentation exogène alors qu'elle se nourrit de petits organismes facilement digérables, tel que le zooplancton, jusqu'à ce que l'intestin se différencie complètement (Spanovskaya et Grygorash 1977; Weatherley et Gill 1987). L'efficacité de l'alimentation de la larve est donc en partie dépendante de son âge et augmente au cours de la saison de croissance. Elle diminue aussi avec la quantité de proies ingérées (Hjelm *et al.* 2000; Craig 2000), puisque le tube digestif des larves n'est pas complètement développé au début de l'alimentation exogène et que la digestion des proies n'est que partielle (Rust 2002). Le type de proies ainsi que les classes de taille préférentielles de celles-ci influencent de façon plus importante le taux de croissance des perchaudes que le poids moyen des proies ingérées (Boisclair et Leggett 1989b).

Plusieurs études ont mis en évidence l'effet de la température sur l'alimentation et la croissance des poissons. La température agit sur plusieurs processus qui sont directement ou indirectement reliés à l'ingestion de nourriture et sur les capacités physiologiques et biochimiques de la digestion (Jobling 2001). L'ingestion de nourriture augmente avec la température jusqu'à un pic au delà duquel le taux d'ingestion diminue (Brett 1979). La température optimale pour la croissance est habituellement un peu inférieure à la température optimale d'ingestion et est propre à chaque espèce.

Fisher et Willis (1997) ont observé que les larves de perchaude de deux lacs avaient des taux de croissance distincts. Les auteurs ont suggéré que les taux de digestion étaient différents malgré le fait que des proies de même type aient été ingérées. Un des facteurs pouvant expliquer ces variations est la différence des régimes thermiques entre les deux lacs. Le premier avait une température moyenne de 23°C, qui est près de la température physiologique optimale de 21°C pour les larves de perchaude et de 25°C pour les perchaudes juvéniles (Craig 2000), alors que le deuxième lac avait une température moyenne inférieure de plusieurs degrés. Booth (1990) a démontré que le taux d'évacuation gastrique augmente en fonction de la température chez les centrarchidés, et Kitchell *et al.* (1977) ont montré que la température a un effet plus important sur la croissance que la qualité de la nourriture. Power et Van Den Heuvel (1999) ont mis en évidence que la croissance est fonction du nombre cumulatif de jours où les perchaudes sont dans une eau supérieure à 13.5°C. Une modélisation de la croissance a montré que la température était le facteur le plus important parmi les variables environnementales étudiées (température de l'air, niveau d'eau et abondance des autres espèces présentes) (Staggs et Otis 1996).

Disponibilité de la ressource

Selon Whiteside *et al.* (1985), l'abondance en zooplancton dans le milieu limite la croissance des larves de perchaude si la taille des proies est trop grande pour l'ouverture de la bouche et si le milieu ne comporte pas suffisamment de proies pour la densité de larves présente. D'ailleurs, l'abondance des larves est positivement reliée à

l'abondance du zooplancton (Fisher *et al.* 1999) et le taux de croissance des jeunes perchaudes de l'année est fortement lié à la disponibilité de la ressource (Boisclair et Leggett 1989a; Post et McQueen 1994). Cette dernière relation serait due au temps de manipulation élevé des proies chez *Perca spp.* combiné à un faible taux d'attaque (Persson *et al.* 2000b). Dans le milieu littoral, l'accessibilité et l'abondance des proies benthiques ont également une forte influence sur la croissance (Cobb et Watzin 1998). Lorsque la densité des perchaudes est élevée, l'augmentation de la compétition réduit la disponibilité des proies et le taux de croissance des individus diminue (Persson *et al.* 1998).

Succès de capture et temps de manipulation des proies

La taille des perchaudes n'a pas d'influence sur le succès de capture des proies (Staffan *et al.* 2002). Les jeunes de l'année sélectionnent des proies qui procurent un fort taux d'ingestion lorsque la densité de perchaudes est faible. Par contre, ils privilégient des proies capturées rapidement donnant un meilleur taux de croissance lorsque la densité de compétiteurs est élevée (Confer et O'Bryan 1989). L'alimentation implique un grand nombre de phénomènes physiologiques, dont l'acuité visuelle qui est utilisée en grande partie pour la localisation et la sélection des proies (Rust 2002). Une étude menée par Mills *et al.* (1984) a montré que le temps de manipulation est différent selon le type de proies choisies par les larves de la perchaude. Le succès de capture augmente avec la taille de la larve et la distance de réaction est plus élevée pour les *Daphnia* que pour les copépodes. L'acuité visuelle en eau claire ne change pas au cours de la première saison de croissance, mais elle augmente au cours de l'automne et de l'hiver, alors que les larves doublent leur taille. Le temps de manipulation peut donc représenter une perte d'énergie, qui serait autrement disponible pour la croissance ou pour l'accumulation de réserves énergétiques sous forme de lipides.

La recherche d'une proie et son ingestion sont des sources de perte d'énergie chez les prédateurs. Plusieurs facteurs peuvent agir sur le temps de recherche et de manipulation des proies. Par ailleurs, Crow (1981) a montré que le succès de capture et

le temps de digestion, plutôt que le temps de manipulation, seraient les facteurs limitant l'alimentation. Ses conclusions reposent toutefois sur l'analyse de différentes bases de données et sur des espèces autres que la perchaude. Mittlebach et Persson (1998) ont établi que le temps de manipulation des proies après la capture est plus grand chez la perchaude piscivore adulte que chez plusieurs autres espèces (rapport taille de la proie / taille du prédateur). L'étude suggère que l'ouverture de la bouche des perchaudes adultes est inférieure à celle des autres espèces étudiées. Il est possible que cette observation soit applicable aux larves.

Eggers (1977) a démontré que le taux de succès de capture est fonction de l'intensité lumineuse ainsi que de la taille et de la visibilité des proies. La couleur de l'eau peut diminuer l'intensité lumineuse et ainsi influencer sur le succès de capture des planctivores. De plus, une grande quantité de carbone organique dissous crée un milieu où le zooplancton peut trouver un refuge et échapper aux prédateurs (Wissel *et al.* 2003). La turbidité du milieu peut donc être un facteur limitant le succès de capture du zooplancton par les larves de perchaude et avoir un effet sur leur croissance. Par contre De Robertis *et al.* (2003) ont précisé que l'effet de la turbidité sur les taux d'alimentation est plus important pour les poissons qui se nourrissent de grosses proies que pour les planctonophages. L'élément limitant le taux d'ingestion serait donc la disponibilité effective des proies de tailles préférentielles.

Persson et Greenberg (1990) ont noté que le changement de régime alimentaire vers les proies benthiques ne résulte pas nécessairement en une augmentation de la croissance. La recherche des proies benthiques, plus cryptiques, semble être une perte d'énergie en soi, et la quantité d'énergie ingérée augmente plus lentement pour les proies benthiques que zooplanctoniques. Henderson et Nepszy (1989) ont montré que la réduction de la taille des individus d'une population de perchaudes résulterait de la diminution du taux de croissance des juvéniles et des adultes. En effet, le taux de croissance des 0+ n'avait pas changé sur une période de sept ans. La diminution de la croissance ne se produisait donc pas la première année. Selon ces auteurs, la faible

disponibilité des ressources benthiques serait en grande partie responsable de la réduction de la taille des individus à un âge plus avancé.

Densité des larves et compétition pour la ressource

Il a été démontré en laboratoire que le taux de croissance des larves de perchaude diminue avec l'augmentation de la densité des individus (Romare 2000; Baras *et al.* 2003) et l'augmentation de la compétition pour la ressource avec d'autres espèces (Parrish et Margraf 1993). Une expérience en lac a démontré que les jeunes perchaudes de l'année ont des taux de croissance inférieurs en présence de compétiteurs (Persson *et al.* 1999). En présence d'une forte densité de compétiteurs pour le zooplancton, les perchaudes s'alimenteront de proies plus petites et donc, moins énergétiques (Persson et Greenberg 1990). De plus, les larves en grandissant augmentent leur taux d'ingestion, ce qui diminue l'abondance de zooplancton disponible (Whiteside *et al.* 1985).

Après le changement de régime alimentaire durant l'ontogénie, le taux de croissance des juvéniles est dépendant de la densité des individus puisqu'il y a limitation des proies benthiques et augmentation de la compétition intraspécifique (Cobb et Watzin 1998). Le taux de croissance des individus est significativement plus élevé dans les milieux où les perchaudes sont peu nombreuses. Fisher (1987) a démontré, par modélisation, que l'expansion de la population peut être ralentie par une forte compétition intracohorte, ce qui réduit la croissance individuelle à forte densité. Selon Staffan *et al.* (2002) les perchaudes juvéniles s'alimentant en zone littorale ne sont pas territoriales et ne défendent pas les ressources alimentaires par un comportement agressif, tant que ces dernières restent accessibles. D'ailleurs, la densité des larves influence la distribution spatiale entre les zones pélagique et littorale. À faible densité, les larves font une migration groupée entre les zones littorales et pélagiques (Post *et al.* 1997). Par contre à forte densité, les larves se distribuent en deux sous-groupes, un près du littoral et l'autre au large, en milieu pélagique. Il en résulte une différence dans les taux de croissance des deux groupes due au régime alimentaire composé essentiellement

de zooplancton en zone pélagique et d'invertébrés aquatiques, plus nutritifs, en zone littorale.

Composition spécifique

L'étude de la composition spécifique des poissons (contenu en eau, en lipides et en protéines des muscles et la quantité d'eau et de lipides associés au tube digestif) est utilisée couramment en aquaculture, car elle permet de déterminer l'efficacité d'assimilation de la nourriture par les poissons (Rasmeyer et Garling 1998; Luo *et al.* 2005). La composition en nutriments de la nourriture influence la croissance et la composition spécifique des poissons. Xu *et al.* (2001) ont d'ailleurs montré que le taux de croissance des perches d'Europe juvéniles est plus élevé lorsque la proportion en lipides dans la nourriture est supérieure à la proportion en protéines. De plus, la proportion élevée en lipides permettait une plus grande accumulation de réserves énergétiques sous forme de lipides dans le foie et autour des viscères (Xu *et al.* 2001).

En milieu naturel, la composition spécifique peut servir à déterminer les performances physiologiques des individus d'une population (Proulx et Magnan 2002), dans le but d'observer d'éventuels changements en termes d'investissement énergétique dans les tissus au cours d'une saison de croissance ou entre les stades de développement (Griffith et Kirkwood 1995; Jonsson *et al.* 1997; Rikardsen et Elliot 2000) ou encore, pour expliquer les différences de croissance observées entre des populations (Borcherding *et al.* 2007).

Généralement, les variables de la composition spécifique (i.e. le contenu en eau, en lipides et protéines des muscles) sont interreliées. Une augmentation de la quantité de lipides et de protéines est associée à une diminution de la quantité d'eau dans les tissus pour plusieurs espèces (Shearer 1994; Rikardsen et Elliot 2000; Post et Parkinson 2001; Peters *et al.* 2007). Toutefois, certains auteurs n'ont pas observé cette relation. Au cours du développement de la truite brune (*Salmo trutta*), la quantité de protéines est restée stable alors que les lipides ont augmenté (Jonsson et Jonsson 1998). Ces auteurs ont

observé un investissement énergétique dans les muscles au début du développement puisque la proportion de protéines est restée stable au cours de l'été et à l'automne. Cet investissement rapide a permis la diminution du risque de prédation par l'augmentation de la capacité natatoire des truites. Ensuite, l'énergie était investie dans l'accumulation de réserves sous forme de lipides (Jonsson et Jonsson 1998). Biro *et al.* (2005) ont observé un patron semblable pour la truite arc-en-ciel (*Onchorhynchus mykiss*). Les plus petites truites ont investi l'énergie dans la croissance somatique, ce qui a permis de réduire le temps passé à des tailles vulnérables à la prédation et ainsi réduire les risques de mortalité. L'investissement de l'énergie dans les réserves lipidiques est survenu plus tard dans la saison de croissance, une fois que la croissance somatique maximale fût terminée (Biro *et al.* 2005).

BIBLIOGRAPHIE

- Abi-Ayad, S.-M.E.-A., P. Kestemont and C. Mélard. 2000. Dynamics of total lipids and fatty acids during embryogenesis and larval development of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Fish Physiology and Biochemistry* 23: 233-243.
- Ali, M.A., R.A. Ryder and M. Ancil. 1977. Photoreceptors and visual pigments as related to behavioral responses and preferred habitats of perches (*Perca spp.*) and pikeperches (*Stizostedion spp.*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1475-1480.
- Baras, E., P. Kestemont and C. Mélard. 2003. Effect stocking density on the dynamics of cannibalism in sibling larvae of *Perca fluviatilis* under controlled conditions. *Aquaculture* 219: 241-255.
- Biro, P.A., J.R. Post and M.V. Abrahams. 2005. Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1443-1448.
- Blaxter, J.H.S. 1969. Development: eggs and larvae in Fish physiology. W. S. Hoar and D.S. Randall, editors. Academic Press, New-York.
- Boisclair, D. and W.C. Leggett. 1989a. Among-population variability of fish growth: I. Influence of the quantity of food consumed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 457-467.
- Boisclair, D. and W.C. Leggett. 1989b. Among-population variability of fish growth: II. Influence of prey type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 468-482.
- Booth, D.J. 1990. Effect of water temperature on stomach evacuation rates and estimation of daily food intake of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus* Rafinesque). *Canadian Journal of Zoology* 68: 591-595.
- Borcherding J., B. Hermasch and P. Murawski. 2007. Field observations and laboratory experiments on growth and lipid content of young-of-the-year perch. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 198-209.
- Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. in *Fish Physiology*. W. S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett, editors. Academic Press.
- Byström, P., L. Persson and E. Wahlström. 1998. Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 2153-2167.
- Byström, P., L. Persson, E. Wahlström and E. Westman. 2003. Size- and density-dependent habitat use in predators: consequence for habit shifts in young fish. *Journal of Animal Ecology* 72: 156-168.
- Clady, M.D. 1976. Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch *Perca flavescens*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 33: 1887-1893.
- Claessen, D. and A. de Roos. 2003. Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish - a continuation study. *Theoretical Population Biology* 64: 49-65.
- Cobb, S.E. and M.C. Watzin. 1998. Trophic interactions between yellow perch (*Perca flavescens*) and their benthic prey in a littoral zone community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 28-36.

- Confer, J.L. and L.M. O'Bryan. 1989. Changes in prey rank and preference by young planktivores for short-term and long-term ingestion period. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1026-1032.
- Confer, J.L., E.L. Mills and L. O'Bryan. 1990. Influence of prey abundance on species and size selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 882-887.
- Craig, J.F. 2000. Percid fishes: Systematics, ecology and exploitation. Fish and Aquatic Resources Series. Pitcher, T. J. Blackwell Science. Scotland.
- Crow, M.E. 1981. The lack of time limitation in fish foraging. Gutshop '81: Proceedings of the third pacific Workshop. pp 47-55.
- De Robertis, A., C.H. Ryer, A. Veloza and R.D. Brodeur. 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1517-1526.
- Dettmers, J.M., M.J. Raffenberg and A.K. Weis. 2003. Exploring zooplankton changes in Southern Lake Michigan: Implications for yellow perch recruitment. *Journal of Great Lakes Research* 29: 355-364.
- Diehl, S. and P. Eklöv. 1995. Effects of piscivore-mediated habitat use on resources, diet and growth of perch. *Ecology* 76: 1712-1726.
- Dupuch, A., P. Magnan and L.M. Dill. 2004. Sensitivity of northern redbelly dace, *Phoxinus eos*, to chemical alarm cues. *Canadian Journal of Zoology* 82: 407-415.
- Eggers, D.M. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58: 46-59.
- Fisher, M.E. 1987. An age-structured fish population model with coupled size and population density. *Mathematical Biosciences* 86: 15-34.
- Fisher, S.J. and D.W. Willis. 1997. Early life history of yellow perch in two South Dakota glacial lakes. *Journal of Freshwater Ecology* 12: 421-429.
- Fisher, S.J., C.R. Pyle and D.W. Willis. 1999. Habitat use by age-0 yellow perch in two South Dakota glacial lakes. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 85-93.
- Fullhart, H.G., B.G. Parsons, D.W. Willis and J.R. Reed. 2002. Yellow perch piscivory and its possible role in structuring littoral zone fish communities in small Minnesota lakes. *Journal of Freshwater Ecology* 17: 37-43.
- Griffiths, D. and R.C. Kirkwood. 1995. Seasonal variation in growth, mortality and fat stores of roach and perch in Lough Neagh, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* 47: 537-554.
- Henderson, B.A. 1985. Factors affecting growth and recruitment of yellow perch, *Perca flavescens* Mitchill, in South Bay, Lake Huron. *Journal of Fish Biology* 26: 449-458.
- Henderson, B.A. and S.J. Nepszy. 1989. Yellow perch (*Perca flavescens*) growth and mortality rates in Lake St. Clair and the three basins of Lake Erie, 1963-86. *Journal of Great Lakes Research* 15: 317-326.
- Henderson, B.A., T. Trivedi and N. Collins. 2000. Annual cycle of energy allocation to growth and reproduction of yellow perch. *Journal of Fish Biology* 57: 122-133.
- Hjelm, J., L. Persson and B. Christensen. 2000. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122: 190-199.

- Jobling, M. 2001. Environmental factors and rates of development and growth. in Handbook of Fish Biology and Fisheries. Hart, P.J.B. and J.D. Reynolds, editor. Blackwell Science Ltd., UK. pp. 97-122.
- Jonsson, N. and B. Jonsson. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* 53: 1306-1316.
- Jonsson, N., B. Jonsson and L.P. Hansen. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *The Journal of Animal Ecology* 66(3): 425-436.
- Kestemont, P. and E. Baras. 2001. Environmental factors and feed intake: Mechanisms and interactions. in Food Intake in Fish. Blackwell Science, Oxford.
- Kitchell, J.F., D.J. Stewart and D. Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1922-1935.
- Koonce, J.F., T.B. Bagenal, R.F. Carline, K.E.F. Hokanson and M. Nagieč. 1977. Factors influencing year-class strength of percids: a summary and a model of temperature effects. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1900-1909.
- Luo, Z., Y.J. Liu, K.S. Mai, L.X. Tian, D. H. Liu, X. Y. Tan and H. Z. Lin. 2005. Effect of dietary lipid level on growth performance, feed utilization and body composition of grouper *Epinephelus coioides* juveniles fed isonitrogenous diets in floating netcages. *Aquaculture International* 13: 257-269.
- Madenjian, C.P. and S.R. Carpenter. 1991. Individual-based model for growth of young-of-the-year walleye: a piece of the recruitment puzzle. *Ecological Applications* 1: 268-279.
- Magnan, P. 2002. Avis scientifique sur l'état de la perchaude du lac Saint-Pierre, les indicateurs biologiques utilisés pour effectuer son suivi et la pertinence de protéger la période de fraye de façon partielle ou totale. Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Mason, D.M. and S.B. Brandt. 1996. Effect of alewife predation on survival of larval yellow perch in an embayment of Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1609-1617.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130: 730-757.
- Mills, E.L., J.L. Confer and R.C. Ready. 1984. Prey selection by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity and prey choice. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 579-587.
- Mills, E.L., J.L. Confer and D.W. Kretchmer. 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: the influence of light, prey density, and predator size. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 716-725.
- Mirza, R.S., S.A. Fisher and D.P. Chivers. 2003. Assessment of predation risk by juvenile yellow perch, *Perca flavescens*: response to alarm cues from conspecifics and prey guild members. *Environmental Biology of Fishes* 66: 321-327.

- Mittlebach, G.G. and L. Persson. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1454-1465.
- Murchie, K.J. and M. Power. 2004. Growth- and feeding-related isotopic dilution and enrichment patterns in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*). *Freshwater Biology* 49: 41-54.
- Noble, R.L. 1968. Mortality rates of pelagic fry of the yellow perch *Perca flavescens* (Mitchill), in Oneida Lake, New York, and analysis of the sampling problem. Doctoral Dissertation. Cornell University.
- Parrish, D.L. and F.J. Margraf. 1993. Growth responses of age 0 white perch and yellow perch from field-enclosure experiments. *Hydrobiologia* 254: 119-123.
- Peters, A.K., M.L. Jones, D.C. Honeyfield and J.R. Bence. 2007. Monitoring energetic status of Lake Michigan Chinook salmon using water content as predictor of whole fish lipid content. *Journal of Great Lakes Research* 33:253-263.
- Persson, L. and L.A. Greenberg. 1990. Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology* 71: 1699-1713.
- Persson, L., J. Andersson, E. Wahlström and P. Eklöv. 1996. Size-specific interactions in whole-lake systems - predator gape limitation and prey growth rate and mortality. *Ecology* 77: 900-911.
- Persson, L., K. Leornadsson, A.M. de Roos, M. Gyllenberg and B. Christensen. 1998. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical Population Biology* 54: 270-293.
- Persson, L., P. Byström, E. Wahlström, J. Andersson and J. Hjelm. 1999. Interactions among size-structured populations in a whole-lake experiment: size- and scale-dependent processes. *Oikos* 87: 139-156.
- Persson, L., P. Byström and E. Wahlström. 2000a. Cannibalism and competition in eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology* 81: 1058-1071.
- Persson L., P. Byström, E. Wahlström, A. Nijlunsing and S. Rosema. 2000b. Resource limitation during early ontogeny: constraints induced by growth capacity in larval and juvenile fish. *Oecologia* 122: 459-469.
- Post, J.R. and D.J. McQueen. 1994. Variability in first year growth of yellow perch (*Perca flavescens*): predictions from a simple model, observations, and an experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 2501-2512.
- Post, J.R. and D.O. Evans. 1989a. Experimental evidence of size-dependent predation mortality in juvenile yellow perch. *Canadian Journal of Zoology* 67: 521-523.
- Post, J.R. and D.O. Evans. 1989b. Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure and field experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1958-1968.
- Post, J.R. and E.A. Parkinson. 2001. Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* 82: 1040-1051.
- Post, J.R., M.R.S. Johannes and P.J. McQueen. 1997. Evidence of density-dependant cohort splitting in age-0 yellow perch (*Perca flavescens*): potential behavioral mechanisms and population-level consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 867-875.

- Power, M. and M.R. Van Den Heuvel. 1999. Age-0 yellow perch growth and its relationship to temperature. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 687-700.
- Proulx, R. and P. Magnan. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* 64: 127-136.
- Rasmeyer, L.J. and D.L. JR. Garling 1998. Effects of dietary protein to metabolizable energy ratios and total protein concentrations on the performance of yellow perch *Perca flavescens*. *Aquaculture Nutrition* 4: 217-223.
- Rice, J.A., T.J. Miller, K.A. Rose, L.B. Crowder, E. A. Marshall, A.S. Trebitz, and D.L. DeAngelis. 1993. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 133-142.
- Rikardsen, A.H. and J.M. Elliott. 2000. Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of arctic charr in North Norway. *Journal of Fish Biology* 56: 328-346.
- Roberts, R. J. 2002. *Nutritional Pathology in Fish Nutrition*. Elsevier Science, U.S.A.
- Romare, P. 2000. Growth larval and juvenile perch: the importance of diet and fish density. *Journal of Fish Biology* 56: 876-889.
- Rust, M.B. 2002. *Nutritional Physiology in Fish Nutrition*. Elsevier Science., U.S.A.
- Shearer, K.D. 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63-88.
- Scott W.B. et J. Crossman. 1974. *Poisson d'eau douce du Canada*. Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Ottawa.
- Spanovskaya, V.D. and V.A. Grygorash. 1977. Development and food of age-0 Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in reservoirs near Moscow, USSR. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1551-1558.
- Staffan, F., C. Magnhagen and A. Alanärä. 2002. Variation in food intake within groups of juvenile perch. *Journal of Fish Biology* 60: 771-774.
- Staggs, M.D. and K.J. Otis. 1996. Factors affecting first-year growth of fishes in Lake Winnebago, Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 608-618.
- Thorpe, J.E. 1977. Morphology, physiology, behavior and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* M. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1504-1514.
- Treasurer, J.W. 1988. The distribution and growth of lacustrine 0+ perch, *Perca fluviatilis*. *Environmental Biology of Fishes* 21: 37-44.
- Wang, N. and R. Eckman. 1994. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277: 135-143.
- Weatherley, A.H. and H.S. Gill. 1987. *The Biology of Fish Growth*. Academic Press. Orlando, U.S.A.
- Werner, E. E. 1988. Size, Scaling, and the evolution of complex life cycles in Size-structured populations: Ecology and Evolution. Springer- Verlag.
- Werner, E. E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.

- Whiteside, M.C., C.M. Swindoll and W.L. Doolittle. 1985. Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes* 12: 47-56.
- Wissel, B., W.J. Boeing and C. W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 48: 1965-1976.
- Xu, X. L., P. Fontaine and P. Kestemont. 2001. Effects of dietary fat levels on growth, feed efficiency and biochemical compositions of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture International* 9: 437-449.

Chapitre 2 : RÉSUMÉ SUBSTANTIEL

Introduction générale

Problématique

Depuis les années 40, le lac Saint-Pierre (LSP) constitue le principal secteur de pêche commerciale en eaux douces dans le couloir du Saint-Laurent (Cuerrier 1962; Centre Saint-Laurent 1996). Plusieurs espèces sont ciblées, dont la perchaude qui est pêchée depuis des siècles par les Amérindiens et les premiers colons. Avec le temps, la pêche de subsistance a fait place aux pêches sportive et commerciale générant, en été comme en hiver, une activité socio-économique importante pour la région (Centre Saint-Laurent 1996).

La récolte de la perchaude a rapidement augmenté dans les années 70 et est devenue intensive au cours des années 80 (Guénette *et al.* 1994). En 1987, la perchaude était l'espèce la plus convoitée et la plus pêchée par les pêcheurs sportifs du lac Saint-Pierre, avec 770 000 prises (Mailhot *et al.* 1987). Les débarquements commerciaux étaient en moyenne de l'ordre de 213 tonnes de perchaudes au cours des années 80. Par la suite, la population, qui était fortement exploitée, a été déclarée fragile, sans qu'elle soit déclarée menacée (Guénette *et al.* 1994). Aujourd'hui, les perchaudes du LSP sont considérées comme petites et leur longueur moyenne a diminué depuis la fin des années 70 (Mailhot *et al.* 1987). La Société de la faune et des parcs du Québec (FAPAQ) et le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) ont réalisé un plan global de développement dans le but de maximiser les retombées socio-économiques reliées à la pêche au LSP (Guénette *et al.* 1994). À partir de 1995, les prises annuelles ont chuté drastiquement pour atteindre moins de 70 tonnes en 1998, ce qui représentait 30 % des récoltes antérieures. Plusieurs mesures de contrôle ont été adoptées à ce moment, dont l'imposition d'une taille minimale de récolte de 165 mm, le rachat de permis de pêche et la modification des périodes de pêche afin de rétablir la

population (Magnan 2002). Malgré ces mesures, les débarquements commerciaux sont demeurés faibles et le taux de mortalité annuel par la pêche élevé.

Des différences dans l'abondance des perchaudes entre les rives nord et sud du LSP ont été mises en évidence dans plusieurs études. Massé et Mongeau (1974) ont observé que la perchaude était plus abondante sur la rive sud que sur la rive nord dans un rapport 1,7 : 1. Cette tendance a été confirmée, lors du recensement des communautés ichthyologiques du LSP, effectué en 1997 (Fournier *et al.* 1998), avec près du triple de captures par unité d'effort sur la rive sud que sur la rive nord. De plus, l'étude de la communauté ichthyologique du LSP par la pêche expérimentale en automne a révélé une longueur moyenne de 144 mm pour les perchaudes de la rive nord et de 154 mm pour celles de la rive sud, mâles et femelles confondus (Fournier *et al.* 1998). Enfin, les résultats de Tardif *et al.* (2005) ont aussi montré que des perchaudes capturées sur la rive sud avaient une longueur moyenne supérieure à celles de la rive nord.

Dans les milieux tempérés, la croissance des jeunes durant les premiers stades de vie est un élément déterminant pour le recrutement d'une population de poisson puisque la force des classes d'âge inférieures est assurée par la survie des jeunes de l'année au premier hiver. La taille atteinte ainsi que la quantité de réserves lipidiques accumulées par les jeunes perchaudes de l'année à la fin de la première saison de croissance ont une répercussion déterminante sur leur survie au premier hiver (Post et Evans 1989; Johnson et Evans 1991; Griffiths et Kirkwood 1995). L'énergie résiduelle aux coûts métaboliques est allouée à la croissance et à l'accumulation des réserves lipidiques (Weatherley et Gill 1987) qui sont essentielles à la survie hivernale, puisque ces réserves sont utilisées en l'absence de ressources alimentaires (Griffiths et Kirkwood 1995). La croissance des jeunes de l'année dépend donc principalement de l'énergie ingérée. La quantité et la qualité des proies qu'ils consomment en sont les principaux déterminants. Toutefois, d'autres facteurs biotiques et abiotiques ont aussi un impact sur la croissance. La compétition pour les ressources, la disponibilité des proies et les conditions environnementales telle la température sont les principaux facteurs qui influencent la

croissance des jeunes de l'année (Koonce *et al.* 1977) et, indirectement, leur survie au premier hiver. Ils doivent donc maximiser leur croissance, car la mortalité diminue avec une augmentation de ce facteur (Rice *et al.* 1993).

Objectifs

Des travaux cités à la section précédente suggèrent que l'abondance et la croissance de la perchaude au lac Saint-Pierre varient localement selon les conditions du milieu. Le premier objectif de cette étude visait donc à quantifier la croissance en longueur et en poids des jeunes perchaudes de l'année provenant de quatre sites du LSP, pendant leur première saison de croissance. Deux des stations étaient situées sur la rive sud et les deux autres sur la rive nord. Le deuxième objectif consistait à mettre en relation les différences potentielles de croissance avec l'alimentation (contenu stomacal) et la composition spécifique (i.e., le contenu en eau, en lipides et en protéine des muscles et le contenu en eau et en lipides autour du tube digestif) des jeunes perchaudes. La sélection des stations devaient permettre d'utiliser un gradient de conditions environnementales naturel pour vérifier l'hypothèse selon laquelle la croissance est en partie fonction de l'alimentation, qui elle-même dépend de certaines conditions environnementales. Ce gradient de conditions environnementales devait également permettre de vérifier l'hypothèse que la croissance était associée à la composition spécifique des jeunes perchaudes de l'année dont, par exemple, le stockage des lipides.

Méthodologie

Sites d'étude

Le LSP est le plus grand élargissement du fleuve Saint-Laurent (superficie d'environ 400 km²) et est situé entre Montréal et Québec. Il comprend une large plaine inondable d'une profondeur maximale d'environ 3 m dont les rives sud et nord sont séparées par un chenal maritime d'une profondeur de plus de 10 m. Le lac est composé de plusieurs masses d'eau qui se mélangent très peu latéralement (Frenette *et al.* 2003; Morin and Bouchard 2000) (Figure 2.1). Les masses d'eau proviennent des apports de

plusieurs tributaires et elles varient par leur débit et leur concentration en particules organiques dissoutes et en matières en suspension (Frenette et Vincent 2003). Les caractéristiques photiques de ces masses d'eau sont déterminées par les propriétés physico-chimiques des tributaires (Frenette *et al.* 20003). Le LSP est dominé par la masse d'eau provenant du lac Ontario (~80 % de la décharge du lac), qui est restreinte au chenal maritime et dont le courant est orienté de l'ouest vers l'est (Morin et Bouchard 2000). Les masses d'eau de la rive nord, qui proviennent principalement de la rivière des Outaouais, sont les plus turbides et sont caractérisées par une couleur brune riche en particules en suspension et une concentration forte en phosphore et relativement élevée en carbone organique dissous (COD) (Frenette *et al.* 2003). Les tributaires qui drainent les terres agricoles sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent apportent une eau chargée en éléments nutritifs tout au long de la rive (Vis *et al.* 2003), ce qui confère à la rive sud une plus grande productivité que la rive nord, productivité qui se reflète à plusieurs niveaux trophiques : production primaire (Vis *et al.* 2007), zooplancton (Basu *et al.* 2000a) et benthos (Huggins *et al.* 2004). Les sites étudiés sur la rive nord ont été les baies Maskinongé (MASKI; 46°12'N, 72°58'O) et Yamachiche (YAMA; 46°16'N, 72°50'O), alors que ceux étudiés sur la rive sud ont été l'Anse du Fort (ADF; 46°08'N, 72°53'O) et l'Anse du Fer à Cheval (FAC; 46°11'N, 72°45'O) (Figure 2.1).

Échantillonnage

Les jeunes perchaudes de l'année ont été échantillonnées en 2004, à cinq périodes de leur première saison de croissance. Au printemps (du 26 mai au 3 juin), les perchaudes ont été récoltées avec de petits chaluts propulsés (angl. : *push net*; filet à plancton de 2 m de long; diamètre de 0,40 m; maille de 500 µm) (Kelso et Rutherford 1996) à une vitesse de $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ à six isobathes compris entre 0,5 et 2 m. De 20 à 25 transects d'une longueur de 50 à 100 m ont été effectués à chacun des sites. Le nombre et la longueur des transects dépendaient de la surface de la baie ainsi que de l'abondance des perchaudes récoltées. Pour les périodes de l'été (juin : du 23 juin au 1^{er} juillet, juillet : du 14 au 16 juillet; août : du 26 juillet au 3 août) et de l'automne (octobre : du 5 au 8 octobre), des seines littorale (12,5 m x 4 m; maille de 3,2 mm) et pélagique (12,5 m x 6,5 m; maille de 3,2 mm) ont été utilisées. L'échantillonnage a été fait à six isobathes

compris entre 0,5 et 2,0 m, afin de couvrir la superficie de chacune des baies. Les poissons récoltés ont été euthanasiés avec une solution d'eugénol (Wagner *et al.* 2003) afin d'éviter toute régurgitation et ont ensuite été fixés dans une solution de formaline (10 %). Une partie des poissons récoltés a été gardée sur la glace et congelée (-20°C) pour des analyses ultérieures en laboratoire (Rosenlund *et al.* 2004).

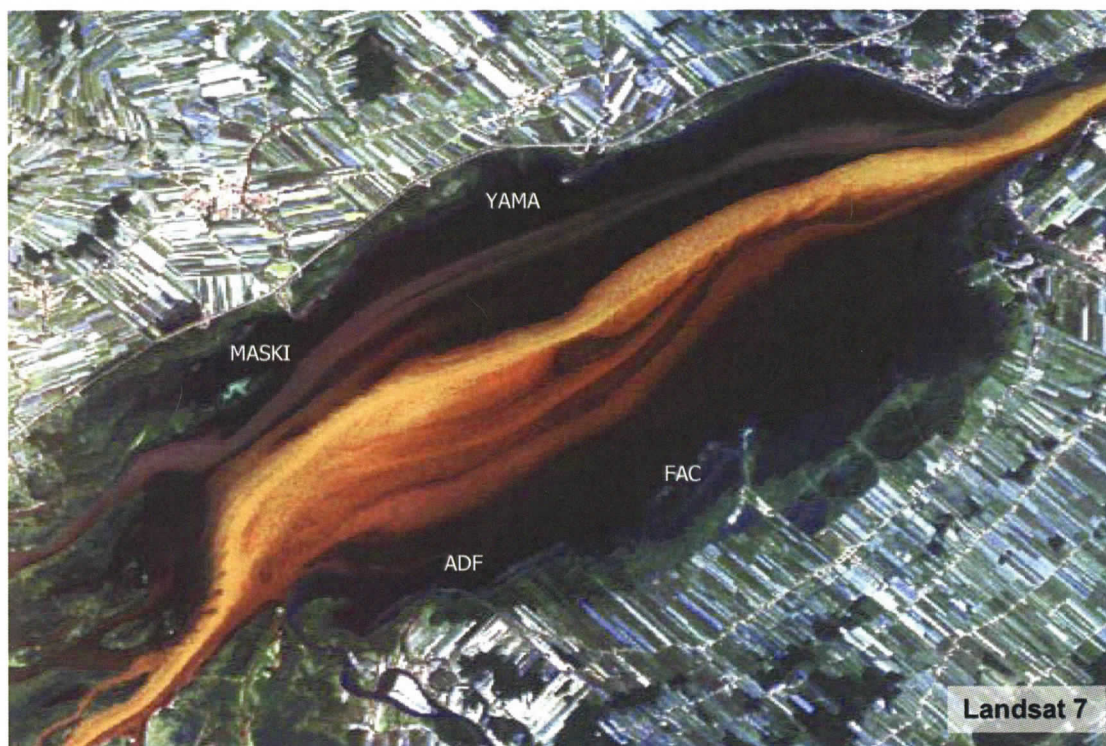


FIGURE 2.1 : Principales masses d'eau du lac Saint-Pierre et localisation des sites d'échantillonnage.

Analyse de la croissance

Les poissons préservés dans la solution de formaline ont été pesés ($\pm 0,01$ mg) et mesurés ($\pm 0,01$ mm). La longueur totale (LT) et le poids (P) ont été corrigés pour le rétrécissement, selon une correction développée pour les jeunes perchaudes de l'année du LSP (annexe) (Paradis Y., données non publiées).

Analyse des contenus stomacaux

Jusqu'à 30 perchaudes ont été prélevées dans chacun des sites et à chacune des périodes. Lorsqu'un échantillon contenait plus de 30 spécimens, un sous-échantillon était constitué. Il était composé d'un maximum de 10 poissons des classes de taille les moins abondantes (i.e. les plus petites et les plus grandes) et complété aléatoirement avec les poissons provenant des autres classes de taille (intervalle de 1 mm en mai et de 5 mm pour les autres périodes). Les poissons ayant l'estomac vide n'ont pas été considérés dans les analyses. En mai, les proies contenues dans tout le tube digestif ont été prélevées, car l'estomac n'est pas encore différencié (Spanovskaya et Grygorash 1977), alors que pour les autres périodes, seulement les proies retrouvées dans l'estomac ont été prélevées. Les proies ingérées ont été classées en cinq catégories basées sur les groupes fonctionnels suivants : cladocères pélagiques, copépodes pélagiques, cladocères littoraux, zoobenthos et poissons (Thorp et Covich 2001). Lorsque plus de 30 proies d'une même famille de zooplancton étaient présentes dans un estomac, 30 ont été sélectionnées aléatoirement et mesurées ($\pm 0,01$ mm). Le poids sec individuel a ensuite été déterminé par les relations longueur-poids sec développées par Bottrell *et al.* (1976). Le poids sec total de chacun des taxons contenus dans chacun des estomacs a été déterminé par la multiplication du nombre d'individus de chaque taxon par le poids sec individuel moyen (Dettmers *et al.* 2003). Le benthos a été identifié à l'ordre et mesuré ($\pm 0,1$ mm). Tous les spécimens du même ordre ont été séchés à 60°C pendant 24 heures et pesés. Le poids sec moyen de chacune des catégories de proies dans chacun des estomacs a été utilisé pour déterminer le pourcentage moyen du poids de chacune des catégories de proies par période (Hyslop 1980).

Composition spécifique

La composition spécifique a été déterminée sur le muscle latéral, et le tube digestif (préalablement vidé) de 30 perchaudes, prélevées de chaque site aux mois de juin, d'août et d'octobre, préservés sur la glace et congelés.

Nous avons d'abord évalué le contenu en eau (%) par le séchage des tissus à 60°C pendant 24 heures. Celui-ci a été estimé par la formule :

$$\% \text{ contenu en eau} = (\text{PH} - \text{PS}) \text{ PH}^{-1} \cdot 100 \quad (1)$$

où PH représente le poids humide (g) et PS le poids sec (g) des tissus. Les lipides ont ensuite été extraits du muscle latéral et du tube digestif par le trempage des tissus dans l'éther diéthylique anhydre (99 %) pendant 24 heures, suivi d'une succession de lavages jusqu'à la stabilisation du poids (Reznick et Braun 1987). Le pourcentage de lipides a été estimé par la formule:

$$\% \text{ lipides} = (\text{PS} - \text{PSE}) \text{ PS}^{-1} \cdot 100 \quad (2)$$

où PS représente le poids sec du tissu (g) avant l'extraction et PSE le poids sec (g) après l'extraction. Finalement, le contenu en protéines (mg/g poids sec) a été déterminé pour le muscle sec avec la méthode de Bradford (1976). Le muscle a été homogénéisé dans l'eau et l'échantillon a été centrifugé à 10 000g pendant 10 minutes. Le surnageant a ensuite été prélevé et analysé par spectrophotométrie. Le contenu en protéines dans le muscle a été déterminé selon la formule :

$$\text{Contenu en protéines} = \text{PE MC}^{-1} \cdot 1000 \quad (3)$$

où PE est le contenu en protéines dans l'échantillon (µg/ml) et MC représente la concentration de muscle dans l'échantillon (mg/ml).

Analyses statistiques

Des modèles linéaires mixtes (ANOVA) à mesures répétées ont été effectués afin de vérifier si les différences de longueur, de poids, de longueur moyenne des proies ingérées et de la composition spécifique des tissus des jeunes perchaudes de l'année étaient significatives entre les sites et les périodes échantillonnées. Les variables de la composition spécifique ont été ajustées à la longueur des poissons lorsque la régression était significative ($R^2 > 0,6$). La sélection du meilleur modèle a été faite sur la base des AIC (angl. : *Akaike information criterion*; Littell et al. 2002). Si un effet significatif du site, de la période ou de l'interaction site-période était détecté, nous comparions les variables indépendantes entre elles par des comparaisons multiples de la variable dépendante ajustée (i.e., moyenne des moindres carrés) à chacun des sites, à chacune des

périodes ou en fonction de leur interaction (comparaison entre les sites à chacune des périodes). La correction séquentielle de Bonferroni a été appliquée afin de contrôler l'effet des comparaisons multiples.

Des analyses de covariance ont été effectuées sur la relation longueur-poids des jeunes de l'année afin de vérifier s'il y avait des différences dans la condition des individus entre les sites à chacune des périodes échantillonnées. Des comparaisons multiples du poids ajusté (moyenne des moindres carrés du $\log_{10}$ LT) nous ont permis de comparer la condition des poissons entre les sites (Littell *et al.* 2002).

Afin de décrire la composition en proies de l'alimentation à chaque période, nous avons réalisé des analyses en composantes principales (ACP) sur la matrice de covariance des pourcentages moyens du poids de chacune des catégories de proies (Pielou 1984). Les centroïdes de chacun des sites échantillonnés ont été superposés aux taxons afin d'estimer la relation entre les sites et les proies (ter Braack et Smilauer 1998).

Des régressions multiples ont été utilisées afin de déterminer si (i) le pourcentage moyen du poids de chacune des catégories de proies et (ii) la composition spécifique des tissus pouvaient expliquer la variation dans la croissance des jeunes perchaudes de l'année. Nous avons utilisé les résidus de la relation longueur-poids comme variable dépendante.

Résultats

Croissance en longueur et en poids

Les analyses de la croissance des perchaudes en longueur et en poids ont montré un effet significatif du site, de la période et de l'interaction site - période (figure 3.2;

tableau 3.1). Les comparaisons multiples de l'effet du site sur la longueur et le poids ont révélé une différence globale entre les sites, exceptés entre ADF et FAC.

Relation longueur-poids

La condition des jeunes perchaudes de l'année était différente entre les sites pour les périodes de mai, juin et août (tableau 3.2; site: $P < 0,05$; figure 3.3). De plus, l'interaction entre le site et le $\log_{10}$ LT était significative révélant une différence entre les pentes. Les effets du site et de l'interaction entre le site et le $\log_{10}$ LT n'étaient toutefois pas significatifs en juillet et en octobre. Les comparaisons multiples du poids ajusté en mai ont montré qu'à tous les quartiles, les perchaudes de YAMA étaient significativement différentes de celles de tous les autres sites, excepté FAC, tandis que les perchaudes provenant de FAC n'étaient pas différentes de celles d'ADF ni de MASKI (tableau 3.3). Les comparaisons du poids ajusté pour la période de juin révèlent que pour le premier quartile (25 %), il n'y avait pas de différences entre les sites, alors que pour les deux quartiles suivants (50 et 75 %) les perchaudes de MASKI étaient significativement différentes de celles d'ADF et de FAC (tableau 3.3). En août, les comparaisons du poids ajusté des perchaudes ont révélé que pour le 25^e percentile, les perchaudes provenant de FAC étaient significativement plus petites que celles des autres sites, alors que pour les 50^e et 75^e percentiles il n'y avait pas de différences significatives entre les sites (tableau 3,3).

Alimentation

Pour l'ensemble des périodes étudiées, les analyses en composantes principales (ACP) ont montré que les principales proies ingérées par les perchaudes étaient très variées d'une période à l'autre et à chaque site (tableau 3.5; figure 3.4). Toutefois, cette représentation est biaisée par l'inclusion des perchaudes provenant de toutes les tailles présentes dans le milieu. La composition de l'alimentation des jeunes perchaudes de l'année a changé pendant l'été, commençant en mai avec principalement des cladocères pélagiques pour passer en juin à des copépodes pélagiques et, finalement, à du zoobenthos de juillet à octobre (figure 3.5). Les cladocères littoraux étaient toutefois

présents dans l'alimentation des perchaudes tout au long du printemps et de l'été, et faisaient partie de l'alimentation des perchaudes de juin à juillet (figure 3.5). Il n'y avait pas de différences significatives entre la longueur moyenne des proies ingérées par les perchaudes selon les sites (site; $F = 0,50$, $P = 0,6851$). Toutefois, la longueur moyenne a augmenté au cours de l'été (période; $F = 230,62$, $P < 0,0001$), et cette augmentation a varié selon le site (site - période; $F = 2,77$, $P = 0,0012$) (figure 3.6).

Composition spécifique

La composition spécifique des perchaudes (muscle et tube digestif) n'a pas été significativement différente entre les sites étudiés (tableau 3.6). Le contenu en eau des muscles a diminué au cours de l'été (juin - août) jusqu'à l'automne, tandis qu'il n'y a pas eu de variations significatives dans la proportion en protéines entre les périodes. La proportion en lipides a diminué entre juin et août et a été stable jusqu'en octobre (tableau 3.6; figure 3.7). Le contenu en eau du tube digestif a diminué au cours de l'été, et la proportion de lipides autour du tube digestif est demeurée stable tout au long de l'été jusqu'à l'automne (tableau 3.6; figure 3.8).

Variations de la croissance

Composition de l'alimentation et effet du site

La composition de l'alimentation a expliqué une partie de la variation de la condition des perchaudes en mai et en juillet. En mai, les proportions de copépodes pélagiques et de cladocères littoraux étaient positivement corrélées avec la condition des jeunes perchaudes de l'année et expliquaient respectivement 6,5 et 6,4% de la variation de leur condition (tableau 3.7). En juillet, le site et la proportion de zoobenthos expliquaient 11 % de la variation de la relation longueur-poids des perchaudes (tableau 3.7). À cette période, la condition des poissons était positivement corrélée à la proportion de zoobenthos dans l'alimentation. Finalement, en octobre, 14,1 % de la variation de la condition était expliquée par le site (tableau 3.7).

Composition spécifique

Les régressions multiples sur les variables de la composition spécifique ont révélé que le site et le contenu en eau des muscles expliquaient 21,8 % de la variation de la condition des jeunes perchaudes de l'année et que cette dernière était positivement reliée au contenu en eau dans les muscles au mois de juin (tableau 3.8). Cette relation a aussi été observée pour les mois d'août et d'octobre et expliquait respectivement 24,0 et 42,0 % de la variation de la condition des perchaudes (tableau 3.8).

Discussion

Cette étude montre que la croissance, l'alimentation et la composition des jeunes perchaudes de l'année peuvent varier d'un site à l'autre et à différentes périodes de la première saison de croissance dans un même lac fluvial. Cette variation est probablement due aux propriétés physico-chimiques très distinctes des différentes masses d'eau retrouvées au LSP (Morin et Bouchard 2000; Frenette *et al.* 2003). Ces propriétés amènent des différences locales qui agissent en cascade sur les processus biologiques (Vis *et al.* 2007; Basu *et al.* 2000a; Huggins *et al.* 2004).

Longueur et poids

Les différences significatives de la longueur et du poids des perchaudes trouvées entre les sites étudiés au printemps et pendant l'été, de même que les différences entre les sites localisés sur une même rive corroborent l'influence des gradients environnementaux du LSP. Des résultats similaires ont d'ailleurs été observés par Tardif *et al.* (2005). De plus, nous avons noté que la longueur et le poids des perchaudes étaient systématiquement supérieurs sur la rive sud du LSP où les masses d'eau sont moins turbides et plus productives (Frenette *et al.* 2003; Vis *et al.* 2003, 2007).

De façon similaire, des différences significatives ont été trouvées dans la condition des perchaudes entre les sites. Par contre, nous n'avons pas observé de

différences en juillet et à la fin de la saison. Ce résultat illustre une variabilité dans la croissance chez les individus et pourrait s'expliquer de diverses façons. Premièrement, les différences dans la condition des perchaudes pourraient refléter un délai dans les dates d'éclosion des oeufs, induisant un large spectre de tailles sur le même site et entre les sites. Puisque les poissons peuvent maximiser leur croissance en longueur au début du développement pour ensuite maximiser un gain de poids (Bagenal et Tesh 1978; Biro *et al.* 2005), il est possible d'observer de plus petites différences dans leur condition à la fin de la saison de croissance. Deuxièmement, un transport passif entre les sites d'une même rive pourrait avoir un mélange entre les différentes cohortes, plus tard au cours de la saison. Troisièmement, les perchaudes récoltées à chaque période sont celles qui ont survécu à des facteurs de mortalité qui peuvent agir sélectivement sur la taille. Quatrièmement, les changements ontogéniques d'alimentation offrent un grand potentiel pour des périodes de croissance compensatoires à la suite de périodes de disette (Chick et Van den Avyle 1999). Par exemple, l'absence de proies préférentielles pourrait mener à une diminution de la croissance, qui reprendrait lorsque l'abondance de ces dernières augmente. Ce processus tendrait à faire converger les trajectoires de croissance en fin de saison (Ali *et al.* 2003).

Alimentation

Les différences observées dans les contenus stomacaux entre les sites reflètent la diversité des types de proies disponibles dans le système. En mai, les perchaudes de MASKI ont ingéré principalement des rotifères, proies typiques de la première alimentation exogène (Fisher et Willis 1997). La présence de ce type de proies suggère une plus faible abondance de proies de grande taille dans le milieu, puisque les perchaudes sélectionnent habituellement la taille moyenne des proies disponibles (Mills *et al.* 1984; Confer *et al.* 1990). L'abondance des rotifères est supérieure au LSP à celle des cladocères et des copépodes (Basu *et al.* 2000b). La présence de rotifères dans l'alimentation reflète possiblement un meilleur rapport coûts/bénéfices pour les perchaudes. En août et en octobre, toutes les perchaudes s'alimentaient principalement de zoobenthos. Les proies ingérées au site YAMA sont toutefois différentes et semblent

procurer une grande quantité d'énergie aux individus, car la longueur moyenne des perchaudes atteint celle du site FAC en fin de saison, et ce site est considéré comme une zone très productive.

La taille des proies ingérées n'explique pas les différences de croissance observées chez les perchaudes étudiées. Par contre, Confer et Lake (1987) ainsi que Mills *et al.* (1989) ont montré qu'à un temps donné, le type de proies, plus que leur taille, peut mener à des différences de croissance chez les perchaudes. En effet, le type de proies intègre l'interaction entre les temps de manipulation et de recherche, deux variables associées aux coûts d'activité dans les modèles de croissance (Boisclair et Leggett 1989). Par contre, nous avons observé une augmentation significative de la longueur moyenne des proies au cours de la saison de croissance. La taille des proies ingérées dépend principalement de la taille disponible dans l'environnement, mais aussi de la limitation créée par l'ouverture de la bouche. La taille des proies augmente au cours de la croissance, vraisemblablement pour soutenir les besoins énergétiques grandissants des individus. D'ailleurs, Mills *et al.* (1989) ont montré que la taille moyenne des proies est un important facteur dans la prédiction du poids des jeunes perchaudes de l'année en fonction du temps.

Le changement d'alimentation des perchaudes du zooplancton vers le zoobenthos est en accord avec le patron général décrit pour l'espèce (Whiteside *et al.* 1985; Fisher et Willis 1997; Graeb *et al.* 2006). Le changement de la niche alimentaire se produit principalement avec la migration des jeunes de l'année vers la zone littorale. Par contre la présence de cladocères littoraux dans l'alimentation des perchaudes, tout au long de la saison de croissance, n'est pas commune. Au LSP, cette constance dans l'alimentation des jeunes de l'année pourrait être expliquée par la présence de végétation dans tous les sites échantillonnés, étant donné que les cladocères littoraux sont associés à ces habitats (Thorp et Covich 2001). En effet, l'abondance du zooplancton est plus élevée dans les tapis denses de macrophytes que dans les zones pélagiques ou parsemées de végétation (Basu *et al.* 2000b). Le changement d'alimentation entre le zooplancton et

le zoobenthos s'est produit en juillet pour MASKI et en août pour les autres sites. Le changement hâtif observé au site MASKI pourrait être dû à une faible abondance des proies zooplanctoniques préférentielles. Malgré l'augmentation du taux de croissance attendu avec ce changement de niche alimentaire (Werner et Gilliam 1984; Graeb *et al.* 2006), les perchaudes du site MASKI sont demeurées les plus petites du système. Une explication possible pourrait être que le zoobenthos amène une plus grande perte d'énergie au niveau de la recherche et de la manipulation des proies (Persson et Greenberg 1990; Rennie *et al.* 2005). De plus, l'apport énergétique des proies benthiques est inférieur à celui des proies zooplanctoniques (Jobling 1994).

Composition spécifique

La composition spécifique n'a pas été différente entre les sites au cours de l'été. Ce résultat suggère que l'assimilation des nutriments était adéquate pour le développement des perchaudes et que l'utilisation de l'énergie était similaire entre les sites. La proportion de lipides dans l'alimentation a un effet sur la croissance, l'utilisation des protéines et l'accumulation de réserves lipidiques (Xu *et al.* 2001). Nos résultats montrent que la proportion en eau des muscles et du tube digestif a diminué au cours de l'été. Cette diminution est probablement associée à l'acquisition des caractères adultes (Mansueti 1964). Habituellement, une diminution de la proportion en eau est liée à une augmentation en lipides et en protéines dans les muscles (Shearer 1994; Post et Parkinson 2001; Peters *et al.* 2007). Nos résultats n'ont pas montré cette tendance puisque nous avons observé une diminution de la quantité de lipides dans les muscles alors que la proportion en protéines est restée stable. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ce patron d'allocation énergétique dans les différents tissus. Premièrement, l'absence d'accumulation de lipides dans les muscles et autour du tube digestif pourrait être une indication du compromis entre la croissance en longueur et l'accumulation de lipides. L'apport énergétique venant des proies ingérées était peut-être insuffisant pour permettre une accumulation de réserves lipidiques. Borcharding *et al.* (2007) ont montré que l'apport énergétique de différents types de proies peut induire des différences de croissance et d'accumulation lipidique chez différentes populations de perchaudes.

Deuxièmement, il est possible que l'accumulation de lipides se produise plus tard en saison, lorsque le métabolisme ralentit et que la croissance en longueur diminue, à la suite de la baisse de température de l'eau. L'énergie restant après les coûts métaboliques pourrait donc être allouée aux réserves lipidiques. Troisièmement, la stabilité de la proportion de protéines dans les muscles suggère que les perchaudes ont optimisé leur croissance musculaire plus tôt au cours du développement, possiblement afin d'augmenter leur capacité natatoire et ainsi diminuer le risque de prédation (Jonsson et Jonsson 1998; Biro *et al.* 2005). Quatrièmement, la stabilité de la quantité de lipides autour du tube digestif suggère le maintien d'une quantité minimale de réserves lipidiques en prévision de périodes de famine, tel que mis en évidence chez la truite arc-en-ciel (*Onchorhynchus mykiss*) (Biro *et al.* 2005).

Variations de la croissance

Les régressions multiples basées sur l'alimentation ont indiqué que la croissance en poids des jeunes de l'année était favorisée par l'ingestion de copépodes pélagiques et de cladocères littoraux en mai et de zoobenthos en juillet. Les régressions avec les variables de la composition spécifique ont, quant à elles, illustré que la variation du poids, expliquée par le contenu en eau des muscles, augmente au cours de la saison de croissance. Nous n'avons pas trouvé de relation significative entre l'eau et les lipides contenus dans les muscles comme celle généralement présente dans la littérature (Shearer 1994, Peters *et al.* 2007). Cette absence de relation pourrait s'expliquer par la plus grande variation observée dans l'estimation du contenu en lipides des muscles (C.V. = 0,94, 0,54, et 0,43 pour juin, août et octobre respectivement) comparativement au contenu en eau (C.V. = 0,04, 0,03 et 0,03 pour juin, août et octobre respectivement) chez les jeunes perchaudes de l'année. La plus grande variation était sans doute liée aux très petites quantités de tissus utilisées pour l'analyse.

Effet environnemental

L'hétérogénéité des masses d'eau, dont le gradient nord-sud a été documenté à plusieurs reprises au LSP, influence la croissance des perchaudes. Tardif *et al.* (2005)

ont mis en évidence cette dichotomie pour la longueur moyenne des jeunes perchaudes de l'année, mais ils ont aussi observé une grande variabilité sur la rive nord. Nos résultats suggèrent que la réalité est probablement plus complexe qu'une simple dichotomie entre les deux rives et qu'il serait préférable de considérer séparément chaque masse d'eau pour mieux comprendre leur influence sur les processus écologiques. Les propriétés optiques de l'eau comme la turbidité, l'intensité lumineuse et la couleur sont des facteurs clés de la capacité de détection des proies par les perchaudes. Lorsque la luminosité décroît, les perchaudes sélectionnent de plus grandes proies moins digestibles (Mills *et al.* 1986). La turbidité de l'eau, pour sa part, peut changer les taux d'activité et de rencontre des proies ainsi que le comportement anti-prédateur des perchaudes (Granqvist et Mattila 2004). Ces variations mènent à une augmentation des coûts métaboliques associés à l'activité des perchaudes réduisant la quantité d'énergie disponible pour la croissance et l'accumulation des lipides. Finalement, la couleur de l'eau peut induire une augmentation de la taille du zooplancton (Wissel *et al.* 2003) parfois moins profitable pour les poissons, les grandes proies étant moins digestibles (Mills *et al.* 1986). Donc, les propriétés optiques de l'eau agissent indirectement sur la croissance en influençant les processus biologiques tels que la production primaire et secondaire (Frenette *et al.* 2003; Vis *et al.* 2003).

Conclusion

Malgré les gradients environnementaux, marqués dans le temps et l'espace, établis au LSP, aucune différence n'a été trouvée dans la composition spécifique des perchaudes et dans la condition atteinte en fin de saison. Ces résultats suggèrent que les perchaudes sont adaptées à faire face à des variations locales de l'environnement par des réponses compensatoires qui permettraient d'augmenter leur croissance lorsque les conditions sont favorables. Afin de mieux comprendre les différences de croissance au cours de la première année, il serait profitable d'obtenir de l'information notamment sur la date d'éclosion des œufs ainsi que sur les possibilités de transport passif des individus entre les rives ou entre les sites d'une même rive. Finalement, en incluant des variables

abiotiques et biotiques dans les analyses multivariées de la croissance, il serait probablement possible d'expliquer une plus grande proportion de la variance.

BIBLIOGRAPHIE

- Ali, M., A. Nicieza and R.J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries* 4: 147-190.
- Bagenal, T.B. and F.W. Tesch. 1978. Age and growth *in* Methods for Assessment of Fish Production in Freshwater. IBP Handbook 3. T.B. Bagenal (ed.) Blackwell Scientific Publications, London.
- Basu, B.K., J. Kalff and B. Pinel-Alloul. 2000a. Midsummer plankton development along a large temperate river: the St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 7-15.
- Basu, B.K., J. Kalff and B. Pinel-Alloul. 2000b. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St-Lawrence River. *Freshwater Biology* 45: 373-382.
- Biro, P.A., J.R. Post and M.V. Abrahams. 2005. Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1443-1448.
- Boisclair, D. and W.C. Leggett. 1989. Among-population variability of fish growth: II. Influence of prey type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 468-482.
- Borcherding, J., B. Hermasch and P. Murawski. 2007. Field observations and laboratory experiments on growth and lipid content of young-of-the-year perch. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 198-209.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwich, E. Grygierik, A. Herzig, A. Hillbrich-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson and T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Centre Saint-Laurent. 1996. Rapport Synthèse sur l'état du Saint-Laurent. Volume 1: L'écosystème du Saint-Laurent. Environnement Canada- région du Québec, Conservation de l'Environnement- et Éditions Multi Mondes. Collection "Bilan Saint-Laurent". Montréal.
- Chick, J.H. and M.J. Van Den Avyle. 1999. Zooplankton variability and larval striped bass foraging: evaluating potential match/mismatch regulation. *Ecological Applications* 9(1): 320-334.
- Confer, J.L. and G.J. Lake. 1987. Influence of prey type on growth of young yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 2028-2033.
- Confer, J.L., E.L. Mills and L. O'Bryan. 1990. Influence of prey abundance on species and size selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 882-887.
- Cuerrier, J.-P. 1962. Inventaire biologique des poissons et des pêcheries de la région du lac Saint-Pierre. *Naturaliste Canadien* 89: 193-214.

- Dettmers, J.M., M.J. Raffenberg and A.K. Weis. 2003. Exploring zooplankton changes in Southern Lake Michigan: Implications for yellow perch recruitment. *Journal of Great Lakes Research* 29: 355-364.
- Fisher, S.J. and D.W. Willis. 1997. Early life history of yellow perch in two South Dakota glacial lakes. *Journal of Freshwater Ecology* 12: 421-429.
- Fournier, D., Y. Mailhot et D. Bourbeau. 1998. Rapport d'opération du réseau de suivi ichtyologique du fleuve Saint-Laurent: Échantillonnage des communautés ichtyologiques des habitats lotiques du lac Saint-Pierre en 1997. Ministère de l'environnement et de la faune, Direction de la faune et des habitats, Direction régionale Mauricie-Bois-Francs.
- Frenette, J.-J., M.T. Arts and J. Morin. 2003. Spectral gradients of downwelling light in a fluvial lake (Lake Saint-Pierre, St-Lawrence River). *Aquatic Ecology* 37: 77-85.
- Frenette, J.-J. and W.F. Vincent. 2003. Bio-optical variability in the littoral zone: Local heterogeneity and implications for water quality monitoring. *Freshwater Management* 41-59.
- Graeb, B.D.S., M.T. Mangan, J.C. Jolley, D.H. Wahl and J.M. Dettmers. 2006. Ontogenetic changes in prey preference and foraging ability of yellow perch: Insights based on relative energetic return of prey. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 1493-1498.
- Granqvist, M. and J. Mattila. 2004. The effects of turbidity and light intensity on the consumption of mysids by juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hydrobiologia* 514: 93-101.
- Griffiths, D. and R.C. Kirkwood. 1995. Seasonal variation in growth, mortality and fat stores of roach and perch in Lough Neagh, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* 47: 537-554.
- Guénette, S., Y. Mailhot, I. McQuinn, P. Lamoureux, et R. Fortin. 1994. Paramètres biologiques, exploitation commerciale et modélisation de la population de perchaude (*Perca flavescens*) du lac Saint-Pierre. Université du Québec à Montréal, Québec.
- Huggins, K., J.-J. Frenette and M.T. Arts. 2004. Nutritional quality of biofilms with respect to light regime in Lake Saint-Pierre (Québec, Canada). *Freshwater Biology* 49: 945-959.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman and Hall. London.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1991. Behaviour, energetics, and associated mortality of young-of-the-year white perch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 672-680.
- Jonsson, N. and B. Jonsson. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* 53: 1306-1316.
- Kelso, W.E. and D. Rutherford. 1996. Collection, preservation and identification of fish eggs and larvae. in *Fisheries techniques*. American Fisheries Society, Maryland, U.S.A.

- Koonce, J.F., T.B. Bagenal, R.F. Carline, K.E.F. Hokanson and M. Nagieč. 1977. Factors influencing year-class strength of percids: a summary and a model of temperature effects. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1900-1909.
- Littell, R.C., G.A. Milliken, W.W. Stroup and R.D. Wolfinger. 2002. SAS System for Mixed Models, ed. SAS Institute Inc. Car, NC, USA.
- Magnan, P. 2002. Avis scientifique sur l'état de la perchaude su lac Saint-Pierre, les indicateurs biologiques utilisés pour effectuer son suivi et la pertinence de protéger la période de fraye de façon partielle ou totale. Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Mailhot, Y., F. Axelsen, P. Dumont, H. Fournier, P. Lamoureux, C. Pomerleau et B. Portelance. 1987. Avis scientifique sur le statut de la population de la perchaude au lac St-Pierre. Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche et Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation.
- Mansueti, A.J. 1964. Early development of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Chesapeake Science* 5: 46-66.
- Massé, G. et J-R Mongeau. 1974. Répartition géographique des poissons, leur abondance relative et bathymétrie de la région du lac Saint-Pierre. Rapport technique Ministère du tourisme de la chasse et de la pêche, Service de l'aménagement de la faune.
- Mills, E. L., J.L. Confer and R.C. Ready. 1984. Prey selection by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity and prey choice. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 579-587.
- Mills, E.L., J.L. Confer and D.W. Kretchmer. 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: the influence of light, prey density, and predator size. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 716-725.
- Mills, E.L., R. Sherman and D.S. Robson. 1989. Effect of zooplankton abundance and body size on growth of age-0 yellow perch (*Perca flavescens*) in Oneida Lake, New-york, 1975-86. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 880-886.
- Morin, J. et A. Bouchard 2000. Les bases de la modélisation du tronçon Montréal /Trois-Rivières. Rapport scientifique SMC-Hydrométrie RS-100. Environnement Canada, Sainte-Foy, 56 p.
- Persson, L. and Greenberg, L.A. 1990. Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology* 71: 1699-1713.
- Peters, A.K., M.L. Jones, D.C. Honeyfield and J.R. Bence. 2007. Monitoring energetic status of Lake Michigan Chinook salmon using water content as predictor of whole fish lipid content. *Journal of Great Lakes Research* 33:253-263.
- Pielou, E.C. 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination., Wiley Interscience ed. Wiley Interscience publication. New York, United States.
- Post, J.R. and D.O. Evans. 1989. Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure and field experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1958-1968.
- Post, J.R. and E.A. Parkinson. 2001. Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* 82: 1040-1051.

- Rennie, M.D., N.C. Collins, B.J. Shuter, J.W. Rajotte and P. Couture. 2005. A comparison of methods for estimating activity costs of wild fish population: more active fish observed to grow slower. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 767-780.
- Reznick, D.N. and B. Braun. 1987. Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*): fat storage as a reproductive adaptation. *Oecologia* 73: 401-413.
- Rice, J.A., T.J. Miller, K.A. Rose, L.B. Crowder, E. A. Marshall, A.S. Trebitz and D.L. De Angelis. 1993. Growth rate variation and larval survival: Inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 133-142.
- Rosenlund, G., O. Karlsen, K. Tveit, A. Mangor-Jensen and G. I. Hemre. 2004. Effect of feed composition and feeding frequency on growth, feed utilization and nutrient retention in juvenile atlantic cod, *Gadus morhua* L. *Aquaculture Nutrition* 10: 371-378.
- Shearer, K.D. 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63-88.
- Spanovskaya, V.D. and V.A. Grygorash. 1977. Development and food of age-0 Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in reservoirs near Moscow, USSR. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1551-1558.
- Tardif, D., H. Glémet, P. Brodeur and M. Mingelbier. 2005. Rna/Dna ratio and total length of yellow perch (*Perca flavescens*) in managed and natural wetlands of a large fluvial lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2211-2218.
- ter Braack, C.J.F. and P. Smilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows software for canonical community ordination, version 4, Microcomputer Power ed. Ithaca, New York.
- Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2001. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, second ed. Academic Press. San Diego, California, United-States.
- Vis, C., C. Hudon and R. Carignan. 2003. An evaluation of approaches used to determine the distribution and biomass of emergent and submerged aquatic macrophytes over large spatial scales. *Aquatic Botany* 77: 187-201.
- Vis, C., C. Hudon, R. Carignan and P. Gagnon. 2007. Spatial analysis of production by macrophytes, phytoplankton and epiphyton in a large river system under different water-level conditions. *Ecosystems* 10: 293-310.
- Wagner, G.N., T.D. Singer and R.S. McKinley. 2003. The ability of clove oil and ms-222 to minimize handling stress in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *Aquaculture Research* 34: 1139-1146.
- Weatherley, A.H. and H.S. Gill. 1987. *The Biology of Fish Growth*. Academic Press. Orlando, U.S.A.
- Werner, E.E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Whiteside, M.C., C.M. Swindoll and W.L. Doolittle. 1985. Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes* 12: 47-56.

- Wissel, B., W.J. Boeing and C. W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 48: 1965-1976.
- Xu, X.L., P. Fontaine, C. Mélard and P. Kestemont. 2001 Effects of dietary fat levels on growth, feed efficiency and biochemical compositions of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture International* 9: 437-449

**Chapitre 3 : DIFFERENTIAL GROWTH, DIET AND PROXIMATE COMPOSITION OF
YOY YELLOW PERCH (*PERCA FLAVESCENS*) IN A FLUVIAL LAKE, ST.
LAWRENCE RIVER, CANADA.**

Differential growth, diet and proximate composition of YOY yellow perch
(*Perca flavescens*) in a fluvial lake, St. Lawrence River, Canada.

Marianne Th  berge¹, Pierre Magnan¹, Marc Mingelbier² and Philippe Brodeur³

¹Groupe de recherche sur les   cosyst  mes aquatiques

D  partement de Chimie-Biologie, Universit   du Qu  bec    Trois-Rivi  res

C. P. 500, Trois-Rivi  res (Qu  bec) Canada G9A 5H7

² Minist  re des ressources naturelles et de la faune du Qu  bec

Direction de la recherche sur la faune, 880, Chemin Ste-Foy, 2     tage,

Qu  bec (Qu  bec), Canada G1S 4X4

³ Minist  re des ressources naturelles et de la faune du Qu  bec

Direction de l'am  nagement de la Mauricie et du centre du Qu  bec, 5575, rue St-Joseph

Trois-Rivi  res, Qu  bec G8Z 4L7 Canada

Corresponding author: Pierre.Magnan@uqtr.ca

ABSTRACT

Early life growth is decisive for fish survival and recruitment. The size and the quantity of lipid reserves reached at the end of the growing season are crucial. Since these are influenced by abiotic factors, we investigated the effects of contrasting environmental conditions in the St. Lawrence River (Québec, Canada) on young-of-the-year (YOY) yellow perch (*Perca flavescens*) growth. Differences in length and weight were related to diet and proximate composition (water, lipids and protein content) of YOY perch at five periods during the growing season. Growth differences were related to YOY diet which differed locally and shifted from zooplankton to zoobenthos during the growing season. Furthermore, the length of selected prey increased progressively throughout the summer but did not differ among sites. The proximate composition of YOY perch was comparable among sites, but the water and lipid contents in muscle and the water content around the digestive tract decreased over the growing season. The diet explained 13.3 and 11 % of variation in weight in June and July respectively while water content explained 9.8 and 23.5 % of variation in weight in June and August, and 41.7 % at October sampling periods. Despite high differences in length and weight among sites and during the growing season, condition indices converged among sampling sites in the fall. Our study highlights that in spite of environmental gradients, which were reflected by local difference in YOY diet and growth among sampling periods, no real differences in proximate composition and body condition were found by the end of the season. These results suggest that yellow perch can adapt to environmental variability through growth compensation process when favourable conditions allow an increase in the growth rate.

Key words: young-of-the-year, yellow perch, growth, diet, proximate composition.

Introduction

Early life growth is decisive for fish survival and recruitment. The length and the quantity of lipid reserves reached at the end of the growing season are crucial (Sullivan 1986; Post and Evans 1989; Johnson and Evans 1991). The winter season is a period of restricted feeding, during which fish experience a significant reduction in lipid content (Miglav and Jobling 1989; Biro et al. 2004; Eckmann 2004), which is size-dependant (Werner and Gilliam 1984; Jobling 1994; Griffiths and Kirkwood 1995). The over-winter fish mortality is then often considered as an ontogenetic bottleneck.

Growth of young-of-the-year (YOY) percids can vary largely among years, with marked effects on fish populations (Craig 2000). Such variations in growth and recruitment of yellow perch (*Perca flavescens*) and European perch (*Perca fluviatilis*) are related to changes in abiotic factors like temperature (Clady 1976; Power and Van Den Heuvel 1999; O'gorman and Burnett 2001), turbidity (De Robertis et al. 2003; Ljunggren and Sandström 2007), and water level (Staggs and Otis 1996; Henderson 1985) and to changes in biotic factors such as intra- or inter-specific competition, both which affect per capita prey availability (Parrish and Margraf 1993; Romare 2000).

Fish growth depends on the energy remaining after the metabolic needs are fulfilled (Weatherley and Gill 1987). For YOY yellow perch, the incoming energy is mainly related to the prey type because a given quantity of different food items can have different profitability (Confer and Lake 1987; Mills et al. 1989). The niche shift between pelagic and littoral zones observed during the ontogeny of YOY yellow perch, which leads to progressive changes in the diet from zooplankton to zoobenthos (Murchie and Power 2004), can also act on the growth rate. According to the match/mismatch hypothesis, yellow perch survival and eventual recruitment is dependent on the offset time between the peaks of abundance of fish and their preferable prey through the growing season (Cushing 1975; Chick and Van Den Avyle 1999).

The proximate composition (water, proteins and lipids in muscle; water and lipid associated with the digestive tract) reflects the nutrient assimilation from food (Rasmeyer and Garling 1998; Luo et al. 2005). Fish proximate composition can help understanding growth variations and fluctuations in fish populations as it is an indicator of the physiological performance (Proulx and Magnan 2002) and of the energy allocation in tissue (Jonsson and Jonsson 1998) in wild population. The proximate composition is practical for the monitoring of fish population as the relationship between water content in muscle and the whole-body lipid is highly correlated compared to the fish condition factor (Peters et al. 2007).

Yellow perch makes an important contribution to commercial fisheries in the St. Lawrence River (SLR), Canada. Even if the SLR appears as a highly connected aquatic environment, this large river exhibits contrasting environmental conditions (Vincent and Dodson 1999), as evidenced by genetic discontinuities in yellow perch along the SLR (four genetically distinct populations; Leclerc et al. 2008). Environmental gradients are particularly prominent in the lake Saint-Pierre, a large and shallow fluvial lake (see below; Frenette and Vincent 2003). This system thus provides a good opportunity to investigate several aspects of YOY yellow perch growth. The specific objectives of the present study were threefold. Firstly, we tested the spatial variations on growth of YOY yellow perch, expecting to find significant differences in length and weight of individuals among environmentally contrasted sampling sites in LSP. Secondly, we tested if there were relationships between growth and diet and between growth and the proximate composition of individuals in order to better understand the variations in fish length and weight among sites. Thirdly, we investigated temporal changes in growth, diet and proximate composition during the growing season in order to determine if differences in the timing of the shift from zooplankton to zoobenthos could affect growth and proximate composition of individuals.

Materials and methods

Study sites

The study was conducted in four shallow areas of lake St-Pierre (LSP), a large fluvial lake (15 km width and 35 km long) of the St. Lawrence River (Québec, Canada): Maskinongé bay (MASKI; 46°12'N, 72°58'W), Yamachiche bay (YAMA; 46°16'N, 72°50'W), Anse du Fort (ADF; 46°08'N, 72°53'W) and Anse du Fer à Cheval (FAC; 46°11'N, 72°45'W) (Figure 3.1). LSP is shallow (average depth ~3 m at mean discharge) for most part of its surface area (350 km²), with the exception of the deep (>11.3 m) navigation channel that bisects the lake longitudinally. The SLR is composed of several water masses with very limited lateral mixing, which are sidelong very extended in LSP (Frenette et al. 2003; Morin and Bouchard 2000). The optical properties of these water masses are strongly influenced by the physico-chemical characteristics of the source waters (Frenette et al. 2003). These water masses originate from various tributaries which vary in their flow rates and concentrations of dissolved and particulate organic and inorganic suspended matter (Frenette and Vincent 2003). Waters originating from Lake Ontario are predominant in terms of flow (~80% of discharge), but are restricted to the navigation channel flowing from west to east (Morin and Bouchard 2000). A large water mass flowing from the Ottawa River on the northern part of the lake is mostly turbid and characterized by brown-coloured water, rich in suspended particles, high total phosphorus concentration and relatively high dissolved organic carbon (DOC) concentrations (Frenette et al. 2003). Tributaries draining farmlands bring nutrient-rich waters to the south shore of LSP (Vis et al. 2003) which has been described by several authors as a high productivity area for organisms at different trophic levels including primary production (Vis et al. 2007), zooplankton (Basu et al. 2000a) and invertebrates (Huggins et al. 2004).

Fish sampling

YOY yellow perch were sampled during five periods of the growing season: 26 May to 3 June (hereafter May); 23 June to 1 July (hereafter June); 14 to 16 July (hereafter July); 26 July to 3 August (hereafter August); and 5 to 8 October (hereafter

October), 2004. During May, fish were collected using push nets (two meter long plankton-type net; 0.40 m diameter; 500 μ m mesh) (see Kelso and Rutherford 1996) at a velocity of 1 ms^{-1} , in depths varying between 0.5 to 2.0 m. A total of 20-25 transects of 50-100 m length were sampled in each site depending on the surface area and the abundance of YOY yellow perch. For other periods, littoral (12.5 m x 4 m; 3.2mm mesh) and pelagic (12.5 m x 6.5m; 3.2 mm mesh) seines were used. Sampling was conducted on 6 isobaths (0.5 to 2.0 m). Fish were sacrificed in a solution of clove oil in water (Wagner et al. 2003) at a lethal concentration to avoid regurgitation and afterwards fixed in a 10% formalin solution. A portion of the fish captured were kept frozen (-20°C) for subsequent biochemical analyses (Rosenlund et al. 2004).

Growth

We used variations in length and weight throughout the season as a measure of growth. All fish preserved in formalin were measured (Total length; $\pm 0.01 \text{ mm}$) and weighed ($\pm 0.01 \text{ mg}$). Total length and weight were corrected for shrinkage due to formalin storage according to modified equations calibrated for yellow perch of LSP for the range of length included between 11.1 to 56.3 mm (Paradis, Y., Université du Québec à Trois-Rivières, unpublished data) (Annex 1). The relationship is linear over our range of lengths ($\sim 8\text{-}88 \text{ mm}$) as the shrinkage percentage used for corrections ($\sim 10\%$) is similar to the one of taller fish (Paradis et al. 2007).

Diet

A maximum of 30 YOY perch preserved in a 10% formalin solution were used from each site and each sampling period. Fish with empty stomach were not considered. When a sample contained more than 30 specimens, a sub-sample was done with fish from all size. All specimens from the least abundant size classes (i.e. smaller and larger fish) were used up to the third of the sub-sample which was completed with fish randomly selected from other size classes (1 mm intervals in May and 5 mm for the other periods). The entire digestive tract was examined for fish from May samples, because the stomach is not completely differentiated at this ontogenetic stage

(Spanovskaya and Grygorash 1977), whereas, only the stomach was used for samples collected further. Prey were identified to the family level for crustaceans. The dry weight of each given crustacean taxon was estimated by multiplying the number of specimens of that taxon found in each stomach, by their mean individual dry weight (Dettmers et al. 2003), which was estimated by linear regression from lengths (Bottrell et al. 1976). Benthos was identified to order, and all specimens were dried at 60°C during 24 hours and weighed. Up to 30 individual prey from each taxon were measured to the nearest 0.01 mm. Prey were pooled into five categories based on their habitat (pelagic vs. benthic) and on their size (Thorp and Covich 2001). The pelagic group included pelagic cladocerans (*rotifera*, which were mainly present in the water column, *bosminidae* and *daphnidae*), pelagic copepods (*calanoïdae* and *cyclopoïdae*) and fish (*Perca sp.* and unidentified). The benthic group included littoral cladocerans (*chydoridae* and *sididae*) and zoobenthos (*harpacticoïdae*, *ostracoda*, *mollusca*, *isopoda*, *arachnidae*, *bryozoa*, *diptera* (larvae and pupae), *lepidoptera*, *tricoptera*, *hemiptera*, *ephemeroptera*, *odonata*, *coleoptera*, *amphipoda*, unidentified insects). Detritus were also weighed. We used the mean percent weight of each prey category (Hyslop 1980) in the statistical analyses.

Proximate composition

Biochemical analyses were performed using lateral muscles and emptied digestive tracts. The tissues were kept on ice and then frozen (-20°C). Thirty yellow perch were analysed at each site for June, August and October. Water content (%) was evaluated in lateral muscles and digestive tracts by drying tissues at 60°C for 24 h. The percent water content was estimated as:

$$\% \text{ water content} = (WW - DW) WW^{-1} \cdot 100 \quad (1)$$

where WW represents the wet weight (g) and DW the dry weight (g) of tissues. Lipids were extracted from the lateral muscle and digestive tract by successive washes of dehydrated samples with diethyl ether anhydrate (99%) (Reznick and Braun 1987). Samples were immersed in ether for 24h and successively washed until residual ether was completely free of lipids (no weight variations). The percent lipid was estimated as:

$$\% \text{ lipids} = (DW - DWE) DW^{-1} \cdot 100 \quad (2)$$

where DW represents the dry weight of tissues (g) before lipid extraction and DWE the dry weight of tissues (g) after lipid extraction. Total protein content (mg/g dry weight) was determined in muscle samples. Dry tissue was crushed and homogenized in water, and centrifuged at 10,000 x gravity (g) during 10 minutes. The supernatant, which contains proteins, was used with the Bradford method (Bradford 1976) to estimate total protein in lateral muscle (mg/g) as:

$$\text{Protein content} = \text{PC MC}^{-1} \cdot 1000 \quad (3)$$

where PC is the protein content ($\mu\text{g/ml}$) and MC represents the muscle concentration in the sample (mg/ml).

Statistical analyses

Linear mixed-models ANOVAs with repeated measures (Littell et al. 2002) were used to test for differences in length, weight as well as the proximate composition of muscle and digestive tract of YOY yellow perch among sampling sites. Data were transformed ($\log_{10}$, square root or arcsin square root) to meet the assumption of statistical analyses. Variables of proximate composition were adjusted to fish length when the regression between the variable and fish length was significant and strong ($R^2 > 0.6$). The mixed models included period and site as fixed effects. Choice of the covariance structure depended on goodness-of-fit criteria such as the Akaike information criterion (AIC). AIC takes into account both the fit of the data and the number of parameters involved in the construction of the covariance matrix, and favours models with a small number of parameters in the covariance structure (Littell et al. 2002). The selection of the best-fitted and most parsimonious model was carried out by choosing the model with the smaller AIC value. If a significant Site, Period or Site*Period effect was detected, we compared the dependant variable among sites (pairwise comparisons of the adjusted dependant variable using least square means). A sequential Bonferroni correction was applied to control for multiple comparisons.

Covariance analysis was performed on the YOY perch length-weight (L-W) relationships to test for differences in fish condition among sites, at each sampling period. Pairwise comparisons of adjusted weights (i.e., least square means of $\log W$)

were used to compare the fish condition among sites. When the slopes among sites were significantly different, we compared the adjusted weights for three different sizes representing the range encountered in the populations (i.e., the 25th, 50th, and 75th percentiles of log TL; Littell et al. 2002). Significantly different slopes among sites indicate that fish condition varies with fish size among sites, making it necessary to compare their elevation at different values (percentiles) of the independent variable. The significance was assessed after a sequential Bonferroni corrected level because 18 post hoc comparisons were made for the period of May, June and August as six comparisons were made for July and October sampling periods.

To describe the prey composition in fish diet at each sampling period, we conducted principal components analyses (PCA) on the covariance matrix of transformed mean percent dry weight of prey (Pielou 1984). The Hellinger's transformation was applied on data as it provides low weights to rare species, produces little horseshoe effect in ordinations and it allows the representation of species and sites in biplots (Legendre and Gallagher 2001). Species' scores on axis were plotted to graphically depict the taxa that tended to co-occur and presumably represented identifiable prey assemblages. To assess prey-site relationships, sampling site centroids were overlaid to species (ter Braack and Smilauer 1998). The weighted mean prey length (mean length weighted by the number of specimen by taxon) was used for prey length analyses.

We used multiple regressions to determine if (i) mean weight of prey category and (ii) proximate composition could account for the variation in YOY yellow perch growth. We used the residuals of the L-W relationships as dependant variable in regressions (i.e. weight residuals). Correlation between independent variables was verified at each period with correlation matrix and the tolerance level given in the regression procedure. Variables that were highly correlated (e.g., $r = 0.7-1.0$) were not considered simultaneously in regression analyses. The variable with the lowest tolerance was excluded from the variables list and preliminary tests showed that it was not worthy

to include interactions terms in model selection. The model selection was made using the forward stepwise method.

Residual scatterplots, normal probability plots, and partial residual plots were used to determine if the assumptions of models were satisfied (i.e., normality, linearity, and homoscedasticity of residuals). These assumptions were met for all models presented in this paper. Statistical analyses were performing with SASTM 9.1 and CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak and Smilauer 1998). Results were considered significant when $P < 0.05$.

Results

Growth

The mixed-model for growth (in length) of YOY yellow perch revealed a significant effect of site (Figure 3.2; Table 3.1). The effect of period and the interaction between site and period were also significant (Table 3.1). In May, June and July, the total length was significantly different among all sites ($P < 0.05$) and in August there was a difference between all sites except between ADF and FAC ($t = -1.35$, $P = 0.178$). In October, there was no significant difference between FAC and YAMA ($t = 1.12$, $P = 0.262$). As for length, the mixed-model on weight of YOY yellow perch revealed significant effect of site (Table 3.1). The effect of the period and the interaction between site and period was also significant (Table 3.1). In May, there was no significant difference in the weight of YOY yellow perch from MASKI and YAMA ($t = 1.77$, $P = 0.077$). In June, July and August there was significant differences among all sites ($P < 0.0001$) except between ADF and FAC ($t = -1.51$, $P = 0.130$). In October, juveniles from MASKI had a significantly lower weight than at other sites for which weight was not significantly different (ADF - FAC: $t = 1.50$, $P = 0.133$; ADF - YAMA: $t = 1.63$, $P = 0.104$; FAC - YAMA: $t = 0.21$, $P = 0.837$).

Length-weight relationships

We found a significant effect of site in the L-W relationship for periods of May, June and August (Table 3.2; site: $P < 0.05$; Figure 3.3). In contrast, the L-W relationship did not differ among sites for July and October sampling periods. Furthermore, the interaction between the site and the $\log_{10}$ TL was significant in May, June and August, indicating that the slope of the L-W relationship differed among sites. In May, the comparison of YOY adjusted weights at 11.5, 12.7 and 13.9 mm (the 25th, 50th and 75th percentile of $\log_{10}$ TL, respectively) showed that in all cases, perch from YAMA differed significantly from ADF and MASKI, while FAC was not different from ADF, MASKI and from YAMA (Table 3.3). In June, the comparison of YOY adjusted weights at 22.0, 25.8 and 29.8 mm (the 25th, 50th and 75th percentile of $\log_{10}$ TL, respectively) revealed that there is no difference among sites for the first percentile but that for the last two, perch from MASKI differed significantly from ADF and FAC (Table 3.3). For the period of July, the comparison of YOY adjusted mean weights at 39.8 mm (the mean of $\log_{10}$ TL) showed that perch from ADF and FAC differed significantly from MASKI and YAMA (Table 3.4). In August, the comparison of YOY adjusted weights at 45.3, 51.1 and 55.4 mm (the 25th, 50th and 75th percentile of $\log_{10}$ TL, respectively) revealed that for the first percentile, YOY perch from FAC differed significantly from ADF and that there is no difference among sites for the 50th and the 75th percentile (Table 3.3). Finally, at the October sampling period, the comparison of YOY adjusted mean weights at 70.8 mm (the mean of $\log_{10}$ TL) showed that perch from YAMA differed significantly from ADF, FAC and MASKI (Table 3.4).

Diet

In May YOY yellow perch from ADF mainly fed on *bosminidae* (Figure 3.4, axis 1) while YOY yellow perch from MASKI fed mostly on *rotifera*, and those of YAMA on *chydoridae* as well as *calanoidae* (Figure 3.4, axis 2). YOY perch from FAC were more generalists (Figure 3.4, Table 3.5). In June, YOY yellow perch from ADF were generalists while fish from MASKI ate more *calanoidae* (Figure 3.4, axis 1). YOY yellow perch from FAC fed mostly on *sididae* while YOY perch from MASKI ate

amphipoda and those from YAMA ate *calanoidae* (axis 2) (Figure 3.4, Table 3.5). In July, YOY yellow perch from MASKI fed mostly *diptera* larvae while those, from YAMA used mainly *sididae* (Figure 3.4, axis 1). YOY yellow perch from ADF ate mainly *amphipoda* and those of FAC on *sididae* (Figure 3.4, axis 2; Table 3.5). In August YOY from ADF and YAMA ate more *sididae* and *daphnidae* than YOY yellow perch from FAC and MASKI which ate *diptera* larvae and pupae of (Figure 3.4, axis 1). Furthermore, juveniles from YAMA consumed larger prey like *ephemeroptera*, *amphipoda* and *lepidoptera* larvae (Figure 3.4, axis 2; Table 3.5). In October, YOY from ADF and FAC ate mostly *amphipoda* (Figure 3.4, axis 1) while those from YAMA ate mainly *lepidoptera* larvae (Figure 3.4, axis 1) and those from MASKI ate *lepidoptera* (Figure 3.4, axis 1) but mainly *diptera* larvae (Figure 3.4, axes 1 and 2; Table 3.5).

In May, the main prey eaten by YOY yellow perch were pelagic cladocerans, pelagic copepod and to a lower extent, littoral cladocerans (Figure 3.5). YOY perch from FAC, MASKI and YAMA ate also some zoobenthos (Figure 3.5). Between May and June, there was a shift in the diet from pelagic cladocerans to a greater proportion of pelagic copepods and littoral cladocerans (Figure 3.5). From July to August, the main prey eaten were littoral cladocerans and zoobenthos (Figure 3.5). Finally, in October, YOY yellow perch from all sites ate mainly zoobenthos and a small proportion of other prey categories (Figure 3.5). Thus, YOY perch shifted their diet from pelagic cladocerans to pelagic copepods and littoral cladocerans, and later to zoobenthos throughout the growing season.

The prey length did not differ among sites ($F_{3,510} = 0.50$, $P = 0.685$), but increased throughout the growing season ($F_{4,510} = 230.62$, $P < 0.0001$) (Figure 3.6). There was also a significant interaction between sites and period ($F_{12,510} = 2.77$, $P = 0.001$), indicating that the increase in prey size over time was not the same for all sites.

Proximate composition

The water content decreased during summer (June to August) for all sites, while the protein content remained the same. Lipids decreased between June and August to stabilize in October for all sites (Table 3.6; Figure 3.7). The water content in the digestive tract was not significantly different among sites and decreased during summer (Table 3.6; Figure 3.8). There was no effect of period or site on the quantity of lipid surrounding the digestive tract (Table 3.6; Figure 3.8).

Regression analyses

Diet

In May, the site, pelagic copepod and littoral cladocerans explained 13.3% of the variation in adjusted weight of YOY yellow perch (Table 3.7). YOY weight was positively related to the mean percent weight of littoral cladocerans and pelagic copepods. In July, the site, as well as zoobenthos, explained 11.0% of this variation (Table 3.7). The variation in weight of YOY was positively related to the mean percent weight of zoobenthos (Table 3.7). In October, 14.1% of the variation in weight of YOY yellow perch was explained by the site (Table 3.7). Finally none of the independent variables were retained to explain the variation in YOY yellow perch weight for the end of June and August.

Proximate composition

In June, 21.8% of the adjusted weight of YOY yellow perch was explained by the site and the water content in muscle (Table 3.8). The weight is positively related to the proportion of water in their muscle (Table 3.8). In August and October the adjusted weight was explained by the water content in muscle ($R^2 = 0.24$ and 0.42 respectively) (Table 3.8). In both cases, the adjusted weight is positively related to the proportion of water in their muscle.

Discussion

The present study revealed that growth, diet and proximate composition of YOY yellow perch can largely vary over space and time in the same fluvial lake. This is basically due to the very contrasting water masses, which flow in the St. Lawrence river (SLR) with limited lateral mixing (Morin and Bouchard 2000; Frenette et al. 2003). This situation induces discontinuities over short geographical distances, cascading from abiotic conditions to various biological processes (Basu et al. 2000a; Huggins et al. 2004; Vis et al. 2007). Such abiotic gradients have significant effects on early life stages of yellow perch and on the dynamics of local populations.

Growth

The significant differences in the mean length and (or) the mean weight of YOY yellow perch found between the sampling sites during all periods globally corroborate the influence of the strong environmental gradients in the SLR, particularly extended in the LSP. Comparable differences on yellow perch growth were found by Tardif et al. (2005). We noticed that the absolute length and weight were systematically higher in ADF and FAC, where the water masses are less turbid and highly productive (see below). In average, the length of YOY reached in the fall are comparable to that of other North American and European study areas (Horppila et al. 2000; Romare 2000; O'gorman and Burnett 2001).

Length-weight relationships

Similarly, there were significant differences in the L-W relationship between sampling locations, sometimes caused by relative high weights or short lengths. For example, in May, MASKI and YAMA exhibited a high condition factor despite short lengths. Conversely, the opposite situation was observed in June and July in ADF and FAC. Surprisingly, we did not observe any differences in L-W in July and above all by the end of the season. This last result underlines the high variability observed in early growth of perch and can be interpreted in different ways. Firstly, differences in the L-W

relationship can reflect some delay in the hatching dates. In fact, we have already observed in the spring time a high thermal heterogeneity in the LSP, leading to differences in yellow perch hatching dates and resulting in a wide spectrum of larvae size within a site (personal observations). Since yellow perch can maximize growth in length when the season starts, and later, growth in weight (Bagenal and Tesh 1978), it is plausible to observe fewer differences in the overall L-W relationships by the end of the growing season. Secondly, since we did not consider any passive drift or active larval movement over the season, the larvae may have been intermixed between neighbouring sampling sites (e.g. MASKI and YAMA or ADF and FAC). Thirdly, the larvae sampled during each period have already survived different types of mortalities that can select, for example, the largest sized larvae over time. In this context, the observed L-W relationships might reflect the condition of larvae that survived at each sampling site. Fourthly, ontogenetic niche shifts provide an obvious potential for compensatory growth. Diet shifts are often associated with an improvement in feeding conditions like prey availability (Chick and Van den Avyle 1999) and prey energetic content (Jobling 1994). The absence of differences in the L-W relationship in October could result from this niche shift which reduced variance in size and cause a convergence in growth trajectories (Ali et al. 2003).

Diet

The differences in the stomach contents among sampling sites reflect the diversity of prey types available in our study system. In May, YOY (~15 mm length) fed mainly on small pelagic cladocerans and copepods, which is usual soon after hatching (Fisher and Willis 1997; Nunn et al. 2007) except in MASKI, where they consumed large amounts of *rotifera*, more typical for 7-9 mm larvae (Fisher and Willis 1997). This result likely reveals a low abundance of larger prey in the environment since YOY yellow perch should select mid-sizes of available prey (Mills et al. 1984; Confer et al. 1990). On one hand, the large dominance of rotifers in the SLR zooplankton community and the lower occurrence of (~30%) cladocerans and copepods (Basu et al. 2000b) can result in less energy intake for the YOY perch. On the other hand, *rotifera* could represent the best cost/benefit ratio for fish in sites where large prey are particularly

scarse, since YOY yellow perch select prey with maximum ingestion rate at low prey densities or the more digestible ones at higher densities (Confer and O'Bryan 1989). In August and October almost all fish fed predominantly on zoobenthos such as occurs in other systems (Fisher and Willis 1997; Graeb et al. 2006). In YAMA however, prey were largely dominated by *ephemeroptera* and *lepidoptera* larvae which should provide a high energy intake. Both length and condition of YOY were particularly high in YAMA.

There were marked differences in the diet composition throughout the season. In May, the diet was mainly composed of pelagic cladocerans and pelagic copepods, and shifted to pelagic copepods and littoral cladocerans in July and to zoobenthos in October. This pattern confirms the general ontogenetic diet shift described in the literature (Whiteside et al. 1985; Fisher and Willis 1997; Graeb et al. 2006), which is usually associated to larval migration from littoral to pelagic zones and later back again. The presence of littoral cladocerans in stomachs of YOY yellow perch over the whole sampling period is however not common. In LSP, this result can be explained by the high presence of vegetation along a very extended littoral zone (Basu et al. 2000b), to which littoral cladocerans and macrozooplankton are associated (Thorp and Covich 2001). In such a shallow fluvial lake environment, the ontogenetic migration associated to the diet shift is likely affected by the quasi absence of a deep pelagic zone, which is reduced in surface area and located 5-7 km off shore. Fisher and Willis (1997) observed an absence of migration in a comparable shallow lake. The diet shift from zooplankton to zoobenthos occurred at the usual length >25 mm (Whiteside et al. 1985), by July for YOY yellow perch from MASKI and by August for other sites. Earlier shift found for MASKI compared to other sites could be due to a low availability of their preferable prey. The prey abundance can be affected by several factors like a high intra- or inter-specific competition or by abiotic factors like turbidity (Rezsú and Specziar 2006). Despite the increase in growth expected with the diet shift (Werner and Gilliam 1984; Graeb et al. 2006), yellow perch from MASKI remained the smallest in length in the overall system. This might be explained by the fact that even if this kind of prey brings a higher energy uptake, the foraging and prey handling requires a higher activity rate

(Persson and Greenberg 1990; Rennie et al. 2005). Furthermore the energy uptake increase more slowly for benthic prey (~14% lipids for dry weight of mixed insect larvae; Jobling 1994) than for zooplanktonic ones (~21%), since growth is positively linked with the lipid content in food (Xu et al. 2001).

The mean prey length selected by YOY yellow perch did not vary significantly among sites suggesting that this variable had little influence on growth. This result can be related to the fact that the prey type better integrates the interaction between the handling and searching components of foraging costs than does the mean prey length (Confer and Lake 1987; Boisclair and Leggett 1989). However, we found that prey length significantly increased through the growing season in all sites. The prey length selected is partly dependent on the range available in the environment and on gape limitations related to fish size. In this context, prey length increased through the growing season, presumably to sustain energy demands. Mills et al. (1989) showed that the mean prey length is an important factor in predicting age-0 yellow perch weight, increasing as fish grew.

Proximate composition

The proximate composition of yellow perch larvae did not exhibit any significant differences among sites over the whole season. This result suggests that the nutrient assimilation was adequate for all fish and that the energy used was similar among sites. In fact, the food composition influences the assimilation capacity of fish. Fish feeding on prey with high lipid and low protein contents will exhibit higher growth rate than those feeding on a diet with the reverse proportions (Xu et al. 2001). However, water content in muscle and digestive tract decreased as the growing period progressed. This decrease in water content might be associated to the ontogenetic development of yellow perch as juveniles greater than 25 mm are forming their adult features (Mansueti 1964). The same water decrease was found for juvenile arctic charr and was also related to increases in proteins and lipids (Rikardsen and Elliot 2000), such as for many other species (Shearer 1994; Post and Parkinson 2001; Peters et al. 2007). In our system the muscle lipid content decreased throughout summer while the muscle protein content and

the lipid around digestive tract remained stable. These results can be explained in different ways. Firstly, the absence of lipid accumulation can be the result of a trade-off between energy allocation in growth or in lipid deposition. The energy intake is perhaps not sufficient to enable energy storage, as found by Borchert et al. (2007). These authors showed a decrease in muscle lipid content through summer for two populations of YOY yellow perch feeding on a mix of zooplankton and macrozoobenthos. In contrast, an other study population, where YOY yellow perch ate fish and Mysidacea, stored lipids through summer and attained a higher length in October. Differences among these populations were clearly linked to the energy uptake associated with prey types ingested. Secondly, the lipid accumulation in tissues can occur later in the season. The decreasing temperature in autumn stops the growth in length as the physiological optimum temperature for yellow perch juveniles is 25°C and that the growth is stopped above 14°C (Craig 2000). Since the metabolic costs decrease at low temperature and that the activity of fish is slowing down (Johnson and Evans 1991), the remaining energy is possibly allocated to lipid storage later in the autumn. Thirdly, the stability in protein content among sites and through summer suggests an investment in muscle protein content earlier in larval stages which may be linked to the optimization of muscular growth. This tactic might be an important mechanism decreasing the risk of predation (Jonsson and Jonsson 1998; Biro et al. 2005), since the swimming capacity of yellow perch increases exponentially at length > 30 mm (Tischler et al. 2000). Fourthly, the absence of significant variations for lipids around the digestive tract suggests that fish allocate a part of their energy in the maintenance of a minimal quantity of lipids, likely preventing starvation periods as found for rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) (Biro et al. 2005).

Regression analyses

The regression analysis with prey categories showed that the weight of YOY yellow perch was partly explained by the proportion in pelagic copepods and littorals cladocerans in the diet in May and to the proportion of zoobenthos in July. These results showed that growth in weight was enhanced by the prey categories consumed. Regressions with proximate composition showed that the water content in muscle

explained a larger proportion of the variations in weight as the season progressed. We did not find a significant relationship between water and lipid content in muscles, as is usually reported in the literature (Shearer 1994, Peters et al. 2007). This could be explained by the large variations associated to the estimation of lipid content compared to those of water content: the coefficient of variations of the mean for lipid content in muscle were 0.94, 0.59 and 0.88, those associated to the digestive tract 0.49, 0.54 and 0.43, compared to those for water content in muscle 0.04, 0.03 and 0.03, for June, August and October respectively. These results suggest that variation on lipid determinations were too high to be related with growth in the regression analyses, presumably because we were dealing with very low quantities of YOY perch tissue. However, the significant relationship established between growth and water content in our sample and the usual relationship existing between water and lipid content (Shearer 1994, Peters et al. 2007) suggest that there should have been a relationship between growth and lipid content in YOY yellow perch in our system.

Environmental effects

The environmental gradients in the LSP have often been roughly interpreted as a North-South productivity gradient for different trophic levels (Vis et al. 2007; Basu et al. 2000a; Huggins et al. 2004). In fact, Tardif et al. (2005) showed that the growth rate of YOY yellow perch between May and June was higher on a site along the south shore than along the north shore. However, they also found a high variability along the north shore, indicating that this dichotomy is likely not functional. We also found this variability along the same shore, suggesting that samples collected in different water masses should be considered separately for a better understanding of ecological processes. Many abiotic variables can have a potential influence on yellow perch. Optic properties, such as turbidity, light intensity, water color, play a key role in the prey detection abilities of juvenile yellow perch (as if light intensity decrease yellow perch ate further less digestible prey) (Mills et al. 1986). Turbidity can change the rates of fish activity and prey encounter as well as their anti-predator behavior (Granqvist and Mattila 2004), and thus, the overall bioenergetics budget of available energy for growth or lipid deposition. The water color can also affect the preferential prey length

availability for yellow perch. A brown color affects the food web structure through light, temperature and oxygen profile, inducing changes in zooplankton assemblages and a shift from small to larger less profitable prey (Wissel et al. 2003). Water optic properties can also influence biological processes together with nutrient concentrations in terms of primary and secondary production (Frenette et al. 2003; Vis et al. 2003) and affect prey abundance, potential energy intake by fish and growth.

Conclusion

Despite the high variability in environmental conditions over space and time encounter by YOY yellow perch through summer in LSP, no difference in the proximate composition and the condition reached at fall were found among sites. This suggests that yellow perch in LSP are adapted to such environmental variability through growth compensation which permits to increase growth rate when favorable condition are presents. A better understanding of growth trajectories during the first summer season would need information about hatching time and passive transport of individuals as well as on key biotic and abiotic variables like YOY densities (yellow perch and its potential competitors), prey abundance, temperature and turbidity.

Acknowledgments

We thank Y. Paradis, V. Boily, M-H. Gendron, D. Schelling, C. Fournier, S. Rouleau, I. Pitre and D. Leclerc from UQTR and R. Bacon, É. Chalifour, P. Messier, J. Gauthier, O. Roy, M. Boies and F. Dumoulin from Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) for their invaluable field or/and laboratory assistance. We also thank Dr. Andrea Bertolo from UQTR for his assistance with statistical analyses. M. Théberge was supported by the graduate Saint-Laurent Fednav fellowship. This project was supported by grants from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canada Research Chair Program to P. M. and the MRNF to M. M.

References

- Ali, M., A. Nicieza and R.J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries* 4: 147-190.
- Bagenal, T.B. and F.W. Tesch. 1978. Age and growth. Pp. 101-136 In: T.B. Bagenal (ed.) *Methods for assessment of fish production in freshwater*. IBP Handbook 3. Blackwell Scientific Publications, London.
- Basu, B.K., J. Kalff and B. Pinel-Alloul. 2000a. Midsummer plankton development along a large temperate river: the St-Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 7-15.
- Basu, B.K., J. Kalff and B. Pinel-Alloul. 2000b. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St-Lawrence River. *Freshwater Biology* 45: 373-382.
- Biro, P.A., A.E. Morton, J.R. Post and E.A. Parkinson. 2004. Over-winter lipid depletion and mortality of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 1513-1519.
- Biro, P.A., J.R. Post and M.V. Abrahams. 2005. Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1443-1448.
- Boisclair, D. and W.C. Leggett. 1989. Among-population variability of fish growth: II. Influence of prey type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 468-482.
- Borcherding, J., B. Hermasch and P. Murawski. 2007. Field observations and laboratory experiments on growth and lipid content of young-of-the-year perch. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 198-209.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwich, E. Grygierik, A. Herzig, A. Hillbrich-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson and T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Byström, P., L. Persson and E. Wahlström. 1998. Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 2153-2167.
- Chick, J.H. and M.J. Van Den Avyle. 1999. Zooplankton variability and larval striped bass foraging: evaluating potential match/mismatch regulation. *Ecological Applications* 9(1): 320-334.
- Clady, M.D. 1976. Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch *Perca flavescens*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 33: 1887-1893.
- Confer, J.L. and G.J. Lake. 1987. Influence of prey type on growth of young yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 2028-2033.
- Confer, J.L. and L.M. O'Bryan. 1989. Changes in prey rank and preference by young planktivores for short-term and long-term ingestion period. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1026-1032.

- Confer, J.L., E.L. Mills and L. O'Bryan. 1990. Influence of prey abundance on species and size selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 882-887.
- Craig, J.F. Percid Fishes: Systematics, Ecology and Exploitation. 2000. Blackwell Science. Fish and Aquatic Resources Series. Scotland.
- Cushing D.H. 1975. Marine ecology and fisheries. London: Cambridge University Press.
- De Robertis, A., C.H. Ryer, A. Veloza, and R.D. Brodeur. 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 60: 1517-1526.
- Dettmers, J.M., M.J. Raffenberg, and A.K. Weis. 2003. Exploring zooplankton changes in Southern Lake Michigan: Implications for yellow perch recruitment. Journal of Great Lakes Research 29: 355-364.
- Eckmann, R. 2004. Overwinter changes in mass and lipid content of *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. Journal of Fish Biology 65: 1498-1511.
- Fisher, S.J. and D.W. Willis. 1997. Early life history of yellow perch in two South Dakota glacial lakes. Journal of Freshwater Ecology 12: 421-429.
- Frenette, J.-J. and W.F. Vincent. 2003. Bio-optical variability in the littoral zone: Local heterogeneity and implications for water quality monitoring. Freshwater Management 41-59.
- Frenette, J.-J., M.T. Arts, and J. Morin. 2003. Spectral gradients of downwelling light in a fluvial lake (Lake Saint-Pierre, St-Lawrence River). Aquatic Ecology 37: 77-85.
- Graeb, B.D.S., M.T. Mangan, J.C. Jolley, D.H. Wahl and J.M. Dettmers. 2006. Ontogenetic changes in prey preference and foraging ability of yellow perch: insights based on relative energetic return of prey. Transactions of the American Fisheries Society 135: 1493-1498.
- Granqvist, M. and J. Mattila. 2004. The effects of turbidity and light intensity on the consumption of mysids by juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.). Hydrobiologia 514: 93-101.
- Griffiths, D. and R.C. Kirkwood. 1995. Seasonal variation in growth, mortality and fat stores of roach and perch in Lough Neagh, Northern Ireland. Journal of Fish Biology 47: 537-554.
- Henderson, B. A. 1985. Factors affecting growth and recruitment of yellow perch, *Perca flavescens* Mitchill, in South Bay, Lake Huron. Journal of Fish Biology 26: 449-458.
- Horppila, J., J. Ruuhjärvi, M. Rask, C. Karppinen, K. Nyberg and M. Olin. 2000. Seasonal change in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. Journal of Fish Biology 56: 51-72.
- Huggins, K., J.-J. Frenette, and M.T. Arts. 2004. Nutritional quality of biofilms with respect to light regime in Lake Saint-Pierre (Québec, Canada). Freshwater Biology 49: 945-959.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17: 411-429.
- Jobling, M. 1994. Fish Bioenergetics. Chapman and Hall. London.

- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1991. Behaviour, energetics, and associated mortality of young-of-the-year white perch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 672-680.
- Jonsson, N. and B. Jonsson. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* 53: 1306-1316.
- Kelso, W. E. and D. Rutherford. 1996. Collection, preservation and identification of fish eggs and larvae in Fisheries techniques. American Fisheries Society, Maryland, U.S.A.
- Leclerc, E., Y. Mailhot, M. Mingelbier and L. Bernatchez. 2008. The landscape genetics of yellow perch (*Perca flavescens*) in a large fluvial ecosystem. *Molecular Ecology* 17: 1702-1717.
- Legendre, P. and E.D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Littell, R.C., G.A. Milliken, W. W. Stroup and R. D. Wolfinger. 2002. SAS System for Mixed Models, ed. SAS Institute Inc. Car, NC, USA.
- Ljunggren, L. and A. Sandström. 2007. Influence of visual conditions on foraging and growth of juveniles fishes with dissimilar sensory physiology. *Journal of Fish Biology* 70: 1319-1334.
- Luo, Z., Y.J. Liu, K.S. Mai, L.X. Tian, D. H. Liu, X. Y. Tan and H. Z. Lin. 2005. Effect of dietary lipid level on growth performance, feed utilization and body composition of grouper *Epinephelus coioides* juveniles fed isonitrogenous diets in floating netcages. *Aquaculture International* 13: 257-269.
- Mansueti, A.J. 1964. Early development of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Cheasapeake Science* 5: 46-66.
- Miglav, I. and M. Jobling. 1989. The effects of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 35: 1-11.
- Mills, E. L., J.L. Confer and R.C. Ready. 1984. Prey selection by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity and prey choice. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 579-587.
- Mills, E. L., J.L. Confer and D.W. Kretchmer. 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: the influence of light, prey density, and predator size. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 716-725.
- Mills, E.L., R. Sherman and D.S. Robson. 1989. Effect of zooplankton abundance and body size on growth of age-0 yellow perch (*Perca flavescens*) in Oneida Lake, New-york, 1975-86. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 880-886.
- Morin, J. and A. Bouchard 2000. Les bases de la modélisation du tronçon Montréal / Trois-Rivières. Rapport scientifique SMC-Hydrométrie RS-100. Environnement Canada, Sainte-Foy.
- Murchie, K.J. and M. Power. 2004. Growth- and feeding-related isotopic dilution and enrichment patterns in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*). *Freshwater Biology* 49: 41-54.

- Nunn, A.D., J.P. Harvey and I.G. Cowx. 2007. The food and feeding relationship of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I. Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity. *Journal of Fish Biology* 70: 726-742.
- O'gorman, R. and J.A.D. Burnett. 2001. Fish community dynamics in Northeastern Lake Ontario with emphasis on the growth and reproductive success of yellow perch (*Perca flavescens*) and white perch (*Morone americana*), 1978 to 1997. *Journal of Great Lakes Research* 27: 367-383.
- Paradis, Y., P. Brodeur, M. Mingelbier and P. Magnan. 2007. Length and weight reduction in larval and juvenile yellow perch preserved in dry ice, formalin and ethanol. *North American Journal of Fisheries Management* 27: 1004-1009.
- Parrish, D.L. and F.J. Margraf. 1993. Growth responses of age 0 white perch and yellow perch from field-enclosure experiments. *Hydrobiologia* 254: 119-123.
- Persson, L. and Greenberg, L.A. 1990. Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology* 71: 1699-1713.
- Peters, A.K., M.L. Jones, D.C. Honeyfield and J.R. Bence. 2007. Monitoring energetic status of Lake Michigan Chinook salmon using water content as predictor of whole fish lipid content. *Journal of Great Lakes Research* 33:253-263.
- Pielou, E.C. 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. Wiley Interscience ed. Wiley Interscience publication. New York, United States.
- Post, J.R. and D.O. Evans. 1989. Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure and field experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1958-1968.
- Post, J.R. and E.A. Parkinson. 2001. Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* 82: 1040-1051.
- Power, M. and M.R. Van Den Heuvel. 1999. Age-0 yellow perch growth and its relationship to temperature. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 687-700.
- Proulx, R. and P. Magnan. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* 64: 127-136.
- Rasmeyer, L.J. and D.L. JR. Garling 1998. Effects of dietary protein to metabolizable energy ratios and total protein concentrations on the performance of yellow perch *Perca flavescens*. *Aquaculture Nutrition* 4: 217-223.
- Rennie, M.D., N.C. Collins, B.J. Shuter, J.W. Rajotte and P.Couture. 2005. A comparison of methods for estimating activity costs of wild fish population: more active fish observed to grow slower. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 767-780.
- Reznick, D. N. and B. Braun. 1987. Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*): fat storage as a reproductive adaptation. *Oecologia* 73: 401-413.
- Rezsü, E. and A. Specziar. 2006. Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 339-349.

- Rikardsen, A.H. and J.M. Elliott. 2000. Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of arctic charr in North Norway. *Journal of Fish Biology* 56: 328-346.
- Romare, P. 2000. Growth larval and juvenile perch: the importance of diet and fish density. *Journal of Fish Biology* 56: 876-889.
- Rosenlund, G., O. Karlsen, K. Tveit, A. Mangor-Jensen and G.I. Hemre. 2004. Effect of feed composition and feeding frequency on growth, feed utilization and nutrient retention in juvenile Atlantic Cod, *Gadus morhua* L. *Aquaculture Nutrition* 10: 371-378.
- Shearer, K.D. 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63-88.
- Spanovskaya, V.D. and V.A. Grygorash. 1977. Development and food of age-0 Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in reservoirs near Moscow, USSR. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 1551-1558.
- Staggs, M.D. and K.J. Otis. 1996. Factors affecting first-year growth of fishes in Lake Winnebago, Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 608-618.
- Sullivan, K.M. 1986. Physiology of feeding and starvation tolerance in overwintering freshwater fishes. Pages 259-268 in Washington sea grant publication. Gutshop '84: Proceedings of the fourth Pacific Workshop.
- Tardif, D., H. Glémet, P. Brodeur, and M. Mingelbier. 2005. Rna/Dna ratio and total length of yellow perch (*Perca flavescens*) in managed and natural wetlands of a large fluvial lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2211-2218.
- ter Braack, C.J.F. and P. Smilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows software for canonical community ordination, version 4, Microcomputer Power ed. Ithaca, New York.
- Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2001. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, second ed. Academic Press. San Diego, California, United-States.
- Tishcler, G., H. Gassner and J. Wanzenböck. 2000. Sampling characteristics of two methods for capturing age-0 fish in pelagic lake habitats. *Journal of Fish Biology* 57: 1474-1487.
- Vincent, W.F. and J.J. Dodson. 1999. The need for an ecosystem-level understanding of large rivers: the Saint-Lawrence River, Canada-USA. *Japanese Journal of Limnology* 60: 29-50.
- Vis, C., C. Hudon and R. Carignan. 2003. An evaluation of approaches used to determine the distribution and biomass of emergent and submerged aquatic macrophytes over large spatial scales. *Aquatic Botany* 77: 187-201.
- Vis, C., C. Hudon, R. Carignan and P. Gagnon. 2007. Spatial analysis of production by macrophytes, phytoplankton and epiphyton in a large river system under different water-level conditions. *Ecosystems* 10: 293-310.
- Wagner, G. N., T. D. Singer and R. S. McKinley. 2003. The ability of clove oil and Ms-222 to minimize handling stress in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *Aquaculture Research* 34: 1139-1146.

- Weatherley, A.H. and H.S.Gill. 1987. The biology of fish growth. Academic Press. Orlando, U.S.A.
- Werner, E.E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Whiteside, M.C., C.M. Swindoll and W.L. Doolittle. 1985. Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes* 12: 47-56.
- Wissel, B., W.J. Boeing and C. W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 48: 1965-1976.
- Xu, X.L., P. Fontaine, C. M  lard and P. Kestemont. 2001 Effects of dietary fat levels on growth, feed efficiency and biochemical compositions of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture International* 9: 437-449.

TABLE 3.1 - Results of linear mixed models (repeated measures two-way ANOVA) explaining variation in (a) length and (b) weight of YOY yellow perch from Lake St-Pierre.

Effect	Type 3 test of fixed effect		
	df	F	P
a) log ₁₀ length			
Period	4,2105	6024.52	<0.0001
Site	3,2105	183.30	<0.0001
Site * Period	12,2105	26.30	<0.0001
b) log ₁₀ weight			
Period	4,2105	6949.97	<0.0001
Site	3,2105	190.81	<0.0001
Site * Period	12, 2105	30.19	<0.0001

TABLE 3.2. - Results of linear models testing for variation in the $\log_{10}$ weight of YOY yellow among the four study sites at the five sampling period. Total length (TL) was used as covariable in the models. Significant interaction between TL and Site indicates difference among length-weight relationships at a given period.

Type 3 test of fixed effects															
Effect	May			June			July			August			October		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Site	3,688	9.22	<0.0001	3,643	5.02	0.0019	3,268	0.53	0.6588	3,375	4.24	0.0058	3,111	0.52	0.6676
TL	1,688	1007.74	<0.0001	1,643	9985.82	<0.0001	1,268	9191.60	<0.0001	1,375	7321.52	<0.0001	1,111	1852.30	<0.0001
TL x Site	4,688	7.90	<0.0001	4,643	5.61	0.0008	3,268	0.45	0.7175	3,375	4.22	0.0059	4,111	0.42	0.7425

TABLE 3.3. - Adjusted $\log_{10}$ weight ($\pm$ SE) estimates at the 25th, 50th and 75th percentiles of the $\log_{10}$ length of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the four study sites at the three sampling periods. This analysis was used when the slope of the length-weight relationships among sites were significantly different (see text).

Site	May			June			August		
	Percentile			percentile			percentile		
	25th ^a	50th	75th	25th	50th ^b	75th	25th ^c	50th	75th
ADF	-1.835 $\pm$ 0.012 _a	-1.737 $\pm$ 0.007 _a	-1.645 $\pm$ 0.005 _a	-0.931 $\pm$ 0.016 _a	-0.729 $\pm$ 0.010 _a	-0.540 $\pm$ 0.005 _a	0.054 $\pm$ 0.005 _a	0.234 $\pm$ 0.003 _a	0.355 $\pm$ 0.003 _a
FAC	-1.831 $\pm$ 0.029 _{abc}	-1.720 $\pm$ 0.020 _{abc}	-1.616 $\pm$ 0.011 _{abc}	-0.968 $\pm$ 0.007 _a	-0.740 $\pm$ 0.004 _a	-0.528 $\pm$ 0.003 _a	0.080 $\pm$ 0.007 _b	0.241 $\pm$ 0.003 _a	0.350 $\pm$ 0.003 _a
MASKI	-1.787 $\pm$ 0.003 _b	-1.702 $\pm$ 0.002 _b	-1.621 $\pm$ 0.003 _b	-0.973 $\pm$ 0.003 _a	-0.761 $\pm$ 0.004 _b	-0.563 $\pm$ 0.005 _b	0.065 $\pm$ 0.008 _{ab}	0.241 $\pm$ 0.011 _a	0.360 $\pm$ 0.014 _a
YAMA	-1.752 $\pm$ 0.003 _c	-1.673 $\pm$ 0.003 _c	-1.599 $\pm$ 0.004 _c	-0.965 $\pm$ 0.005 _a	-0.748 $\pm$ 0.004 _{ab}	-0.546 $\pm$ 0.006 _{ab}	0.066 $\pm$ 0.003 _{ab}	0.237 $\pm$ 0.006 _a	0.353 $\pm$ 0.008 _a

Note: The 25th, 50th and 75th percentiles of log TL correspond to 11.5, 12.7 and 13.9 mm respectively in May, 22.0, 25.8 and 29.8 mm respectively in June and 45.3, 51.1 and 55.4 mm respectively in August. Difference among site percentile is identified by letters according to a sequential Bonferroni correction. Post hoc test consisted of 18 comparisons by period.

^a ADF versus YAMA: $P < 0.0001$. MASKI versus YAMA $P < 0.0001$

^b ADF versus MASKI: $P = 0.0091$

^b ADF versus FAC: $P = 0.0019$

TABLE 3.4. - Adjusted $\log_{10}$ weight ($\pm$ SE) estimates at the mean of the $\log_{10}$ length of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from four study sites at two sampling periods. This analysis was used when the slope of the length-weight relationships among sites was not significantly different (see text).

Site	July ^a	October ^b
	mean	mean
ADF	-0.109 $\pm$ 0.004a	0.623 $\pm$ 0.008a
FAC	-0.115 $\pm$ 0.003a	0.606 $\pm$ 0.005a
MASKI	-0.132 $\pm$ 0.005b	0.611 $\pm$ 0.006a
YAMA	-0.134 $\pm$ 0.004b	0.648 $\pm$ 0.005b

Note: The mean of log TL correspond to 39.8 mm in July and 70.8 mm in October. Difference among sites percentile is identified by letters according to a sequential Bonferroni correction. Post hoc test consist of six pairwise comparisons by period.

^a ADF versus YAMA: $P < 0.0001$

^b ADF versus YAMA: $P = 0.0078$

TABLE 3.5. - Axes eigenvalues and species scores on axes 1 and 2 for each sampling period from principal components analysis on mean percent weight of prey categories found in stomach contents of YOY yellow perch (*Perca flavescens*).

Period	Eigenvalues		Species	Scores	
	Axis 1	Axis 2		Axis 1	Axis 2
May	0.214	0.186	<i>bosminidae</i>	1.547	-0.273
			<i>calanoidae</i>	0.206	1.227
			<i>chydoridae</i>	-0.508	0.466
			<i>copepods sp.</i>	-0.055	-0.194
			<i>cyclopoidae</i>	-0.265	-0.017
			<i>rotifera</i>	-0.427	-0.865
			<i>sididae</i>	0.113	0.137
June	0.379	0.188	<i>amphipoda</i>	0.203	0.653
			<i>copepods sp.</i>	0.244	0.370
			<i>cyclopoidae</i>	0.492	0.278
			<i>calanoidae</i>	1.163	-1.321
			<i>diptera (larva)</i>	0.040	0.284
			<i>sididae</i>	-1.994	-0.584
July	0.301	0.181	<i>amphipodae</i>	-0.145	1.203
			<i>cladocera sp.</i>	-0.215	-0.321
			<i>cyclopoidae</i>	-0.438	-0.266
			<i>diptera (larva)</i>	2.193	-0.496
			<i>ephemeroptera</i>	-0.006	0.567
			<i>sididae</i>	-0.909	-1.165
August	0.305	0.138	<i>amphipoda</i>	-0.128	0.511
			<i>daphniidae</i>	-0.460	-0.153
			<i>diptera (larva)</i>	1.838	-0.783
			<i>diptera (pupa)</i>	0.515	0.095
			<i>ephemeroptera</i>	-0.217	0.757
			<i>lepidoptera</i>	-0.086	0.235
			<i>sididae</i>	-1.453	-1.075
October	0.367	0.166	<i>amphipoda</i>	-2.400	0.217
			<i>diptera (larva)</i>	0.480	-0.854
			<i>lepidoptera</i>	0.702	1.453

Note: Species with bold scores were used in interpretation.

TABLE 3.6. - Results of repeated measures ANOVAs explaining variation in proximate composition of yellow perch (*Perca flavescens*).

	Type 3 fixed effect		
	df	F	P
a) Water in muscle			
Period	2,354	123.08	<0.0001
b) Lipids in muscle			
Period	2,354	70.96	<0.0001
c) Protein in muscle			
Period	2,354	0.61	0.5442
d) Water indigestive tract			
Period	2,348	106.96	<0.0001
Site	3,348	1.21	0.2478
Site * Period	6,348	3.35	<0.0001
e) Lipid on digestive tract			
Period	2,348	1.87	0.0540
Site	3,348	0.03	0.1691
Site * Period	6,348	4.61	<0.0001

TABLE 3.7. - Multiple regression models explaining weight variations of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the diet at the four study sites. The weight data used in the analyses were the residuals from the Log_{10} length- Log_{10} weight relationships of all sites at given period (see text). The standard error of the estimate (S.E.), the probability (P) and the partial R^2 associated with each independent variable, the R^2 and the probability (P) of models are also listed.

Period	n	Variables	Estimate	S.E.	F	P	partial R^2	R^2	P
May	109							0.133	0.0108
		Intercept	-0.04	0.01		0.0085			
		Site			2.85	0.0411	0.077		
		Pelagic Copepods	0.03	0.01	7.50	0.0073	0.065		
		Littoral Cladocerans	0.03	0.01	7.08	0.0090	0.064		
June	120	-			-		-	-	-
July	120							0.110	0.0088
		Intercept	-0.003	0.006		0.5743			
		Site			1.90	0.1333	0.047		
		Zoobenthos	0.013	0.005	6.03	0.0155	0.043		
August	120	-			-		-	-	-
October	82							0.141	0.0076
		Intercept	0.01	0.005		0.0283			
		Site			4.27	0.0076			

TABLE 3.8. - Multiple regression models explaining weight variations of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from the proximate composition (water, lipids and protein contents) at the four study sites. The weight data used in the analyses were the residuals from the Log_{10} length- Log_{10} weight relationships of all sites at a given period (see text). The standard error of the estimate (S.E.), the probability (P) and the partial R^2 associated with each independent variable, the R^2 and the probability (P) of models are also listed.

Period	n	Variables	Estimate	S.E.	F	P	partial R^2	R^2	P
June	117							0.218	<0.0001
		Intercept	-0.58	0.18		0.0014			
		Site			8.45	<0.0001	0.184		
		Water in muscle	1.41	0.40	12.27	0.0007	0.098		
August	115							0.235	<0.0001
		Intercept	-0.52	0.13		<0.0001			
		Water in muscle	1.25	0.30	34.34	<0.0001			
October	116							0.417	<0.0001
		Intercept	-1.15	0.12		<0.0001			
		Water in muscle	2.84	0.31	81.68	<0.0001			

Figures captions

- 3.1. Location of the sampling sites in Lake St. Pierre (Québec, Canada).
- 3.2. Total length (mean $\pm$ SD) of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from sites throughout the growing season. n = number of fish at each sampling period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by a pairwise comparison on adjusted length (i.e., least square mean lengths) ($P < 0.05$). Significant differences among all sites are indicated with an asterix.
- 3.3. Length-weight ($\log_{10}$) relationships of yellow perch (*Perca flavescens*) of at all sampling period.
- 3.4. First and second axis of principal components analysis on prey found in stomach content YOY yellow perch (*Perca flavescens*) with the centroid of sites in May, June, July, August and October.
- 3.5. Mean percent weight (mean $\pm$ SD) of each prey category found in the stomach content of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) at each sampling period.
- 3.6. Weighted mean length ($\pm$ SD) of prey selected by YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from ADF (●), FAC (▼), MASKI (□) and YAMA (◇) at each sampling period.
- 3.7. Water, lipid and protein contents (mean $\pm$ SD) of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) muscle from ADF (gray bar), FAC (grey hatched bar), MASKI (white bar) and YAMA (hatched bar) in June, August and October. n=30/site/period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by pairwise comparisons on proximate compositions adjusted variables (i.e., least square mean) ($P < 0.05$).
- 3.8. Water and lipid contents (mean $\pm$ SD) of digestive tract of YOY yellow perch (*Perca flavescens*) from ADF (gray bar), FAC (grey hatched bar), MASKI (white bar) and YAMA (hatched bar) in June, August and October. n=30/site/period. For each period, mean with different letters are significantly different as determined by a mixed-model ANOVA followed by a pairwise comparisons on proximate compositions adjusted variables (i.e., least square mean) ($P < 0.05$).

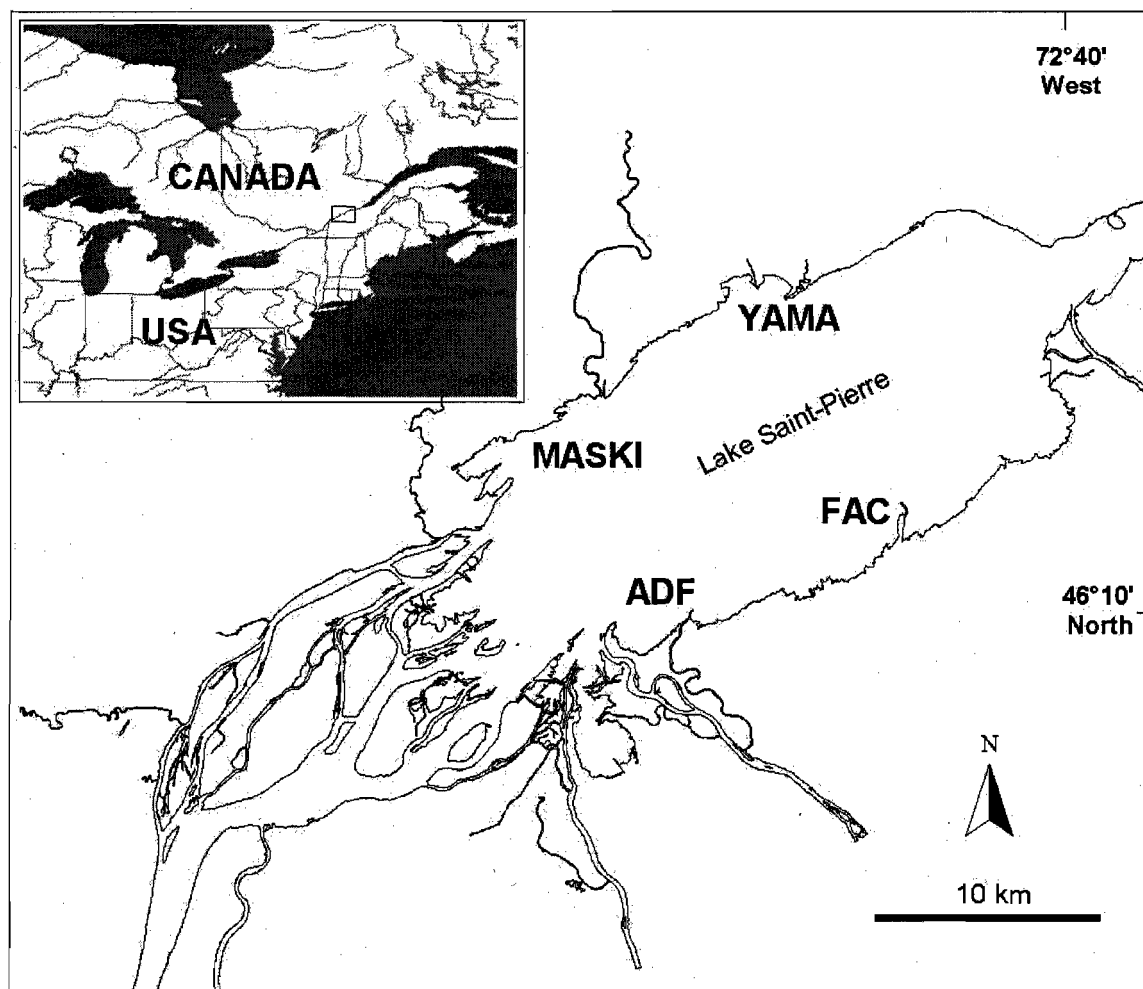


FIGURE 3.1.

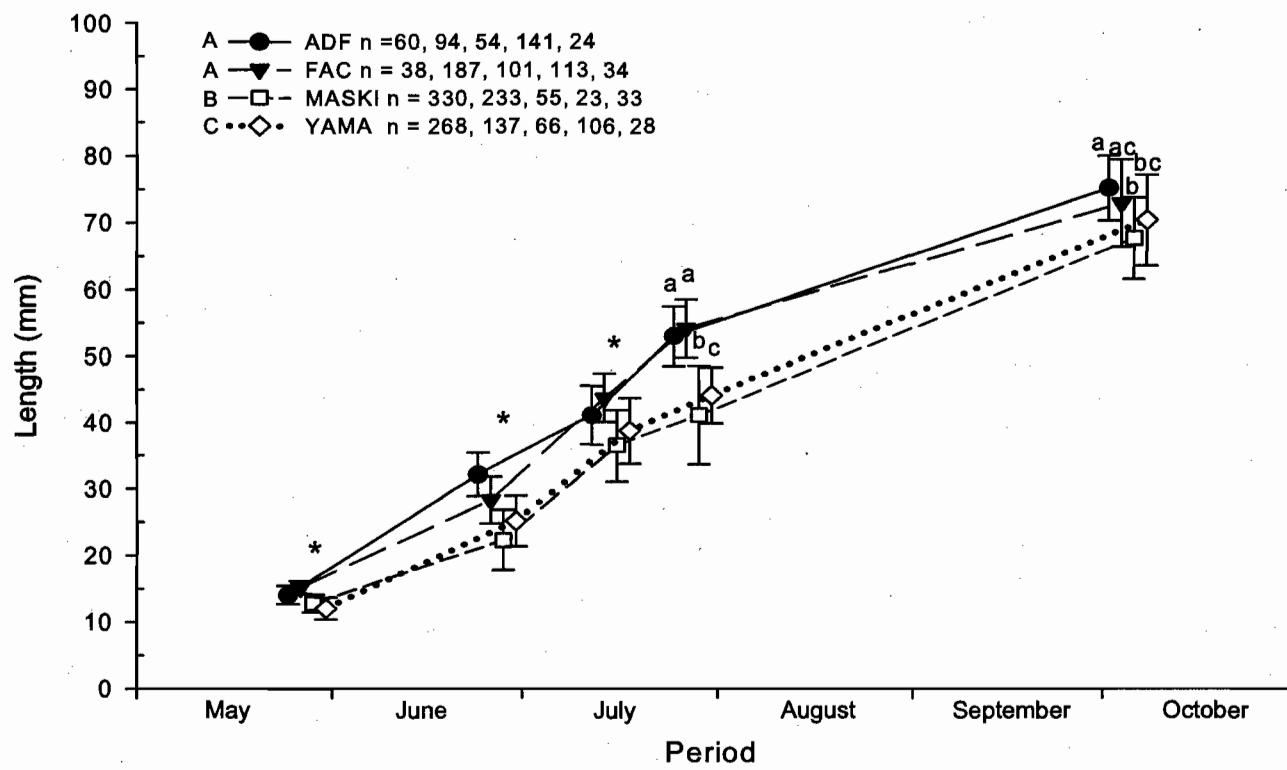


FIGURE 3.2.

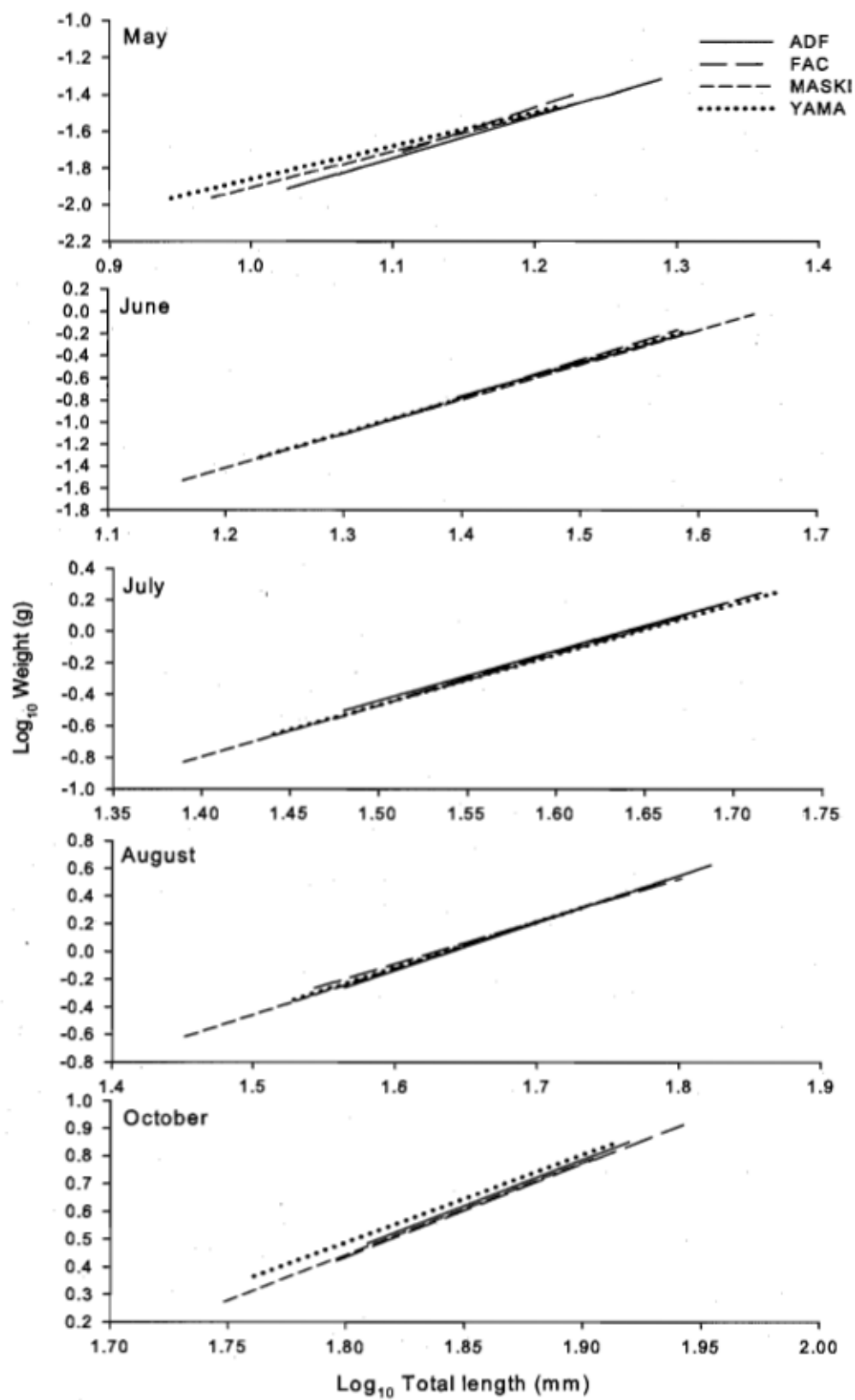


FIGURE 3.3.

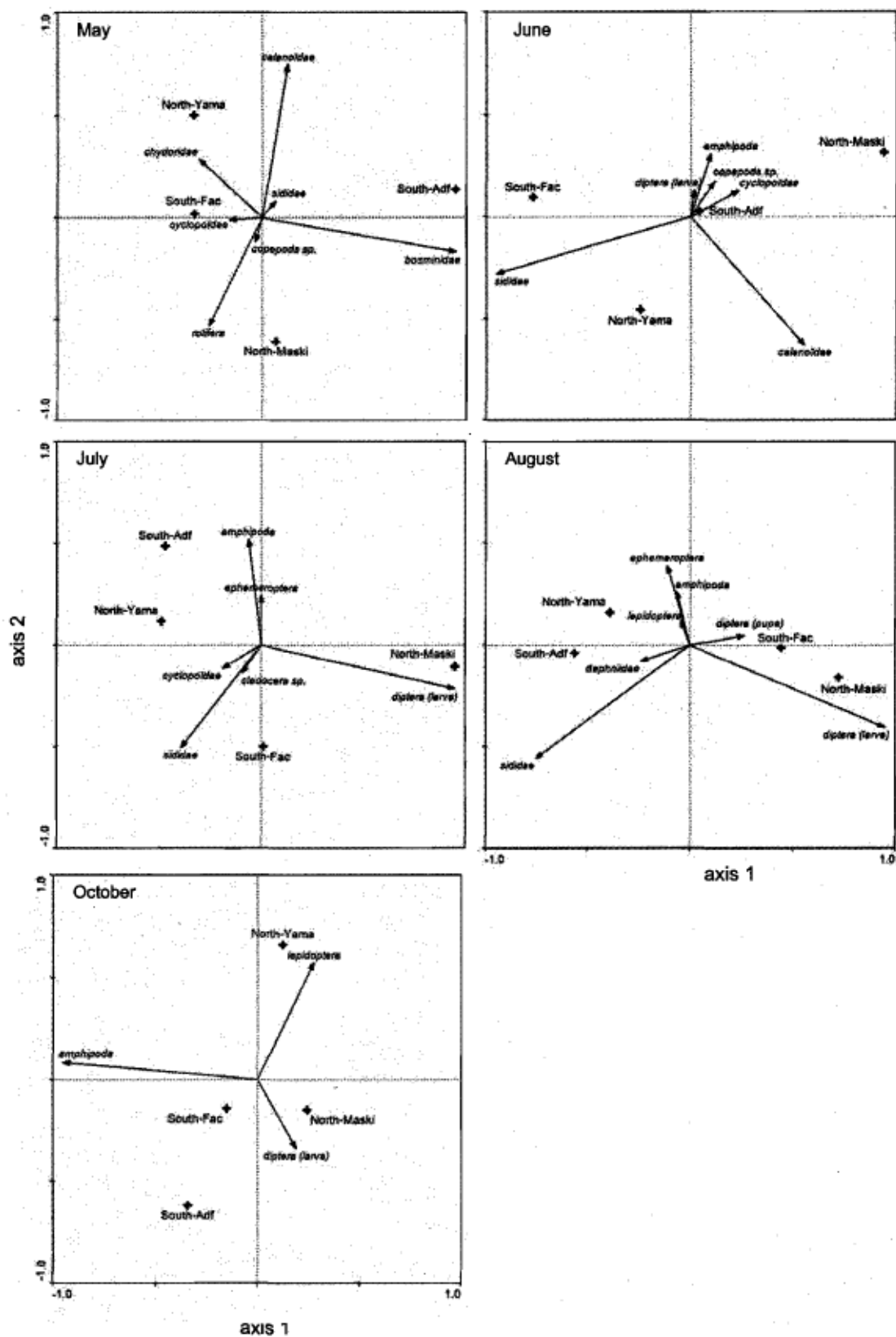


FIGURE 3.4.

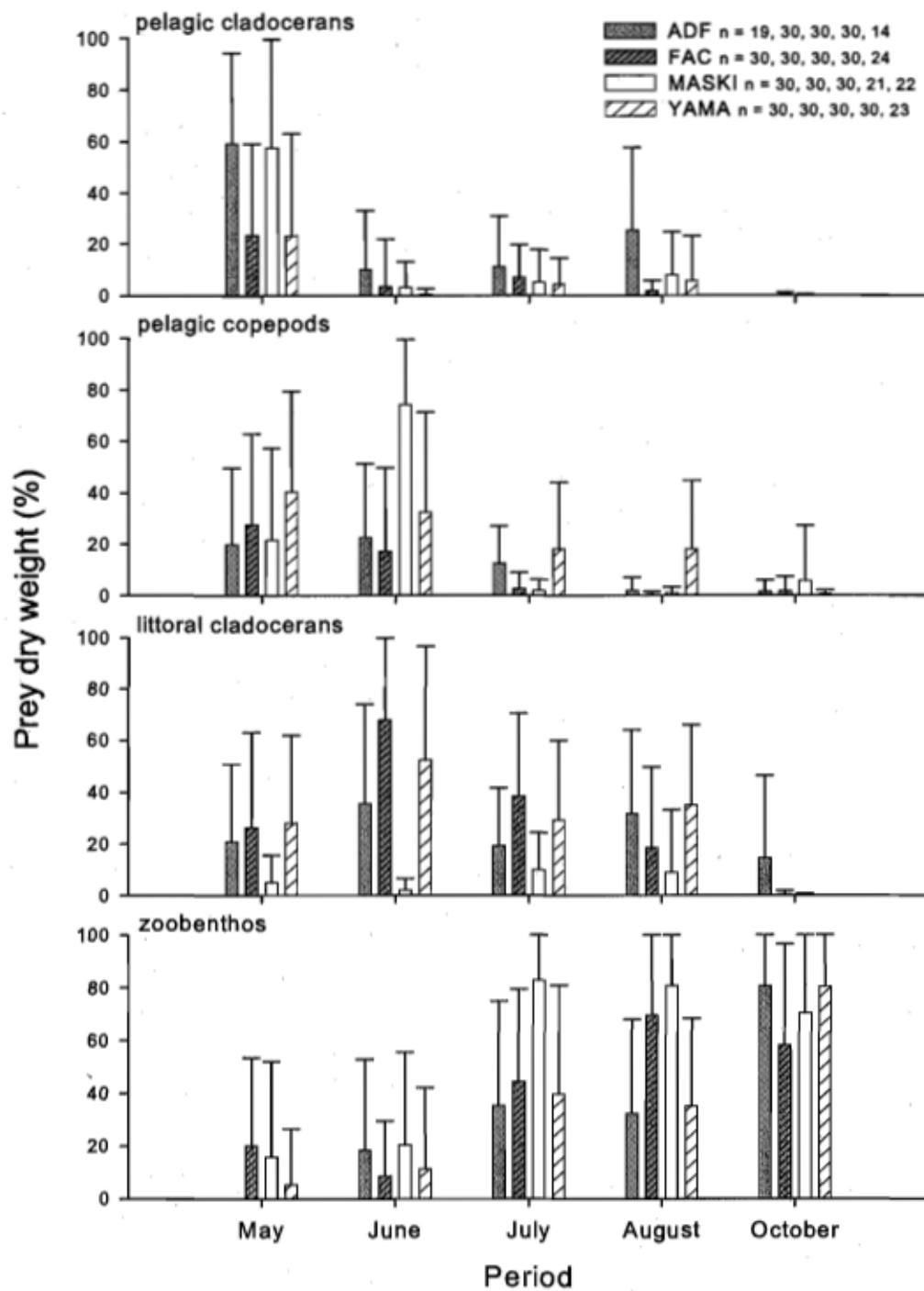


FIGURE 3.5.

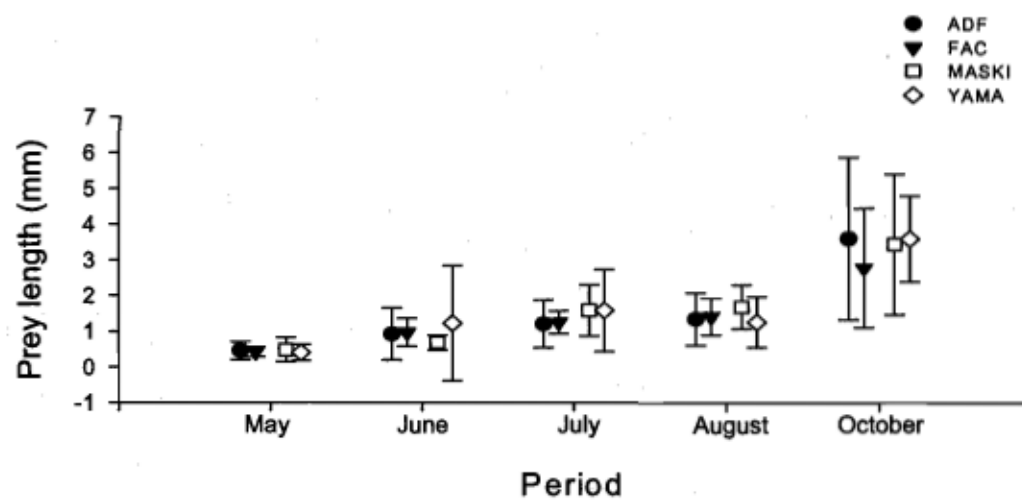


FIGURE 3.6.

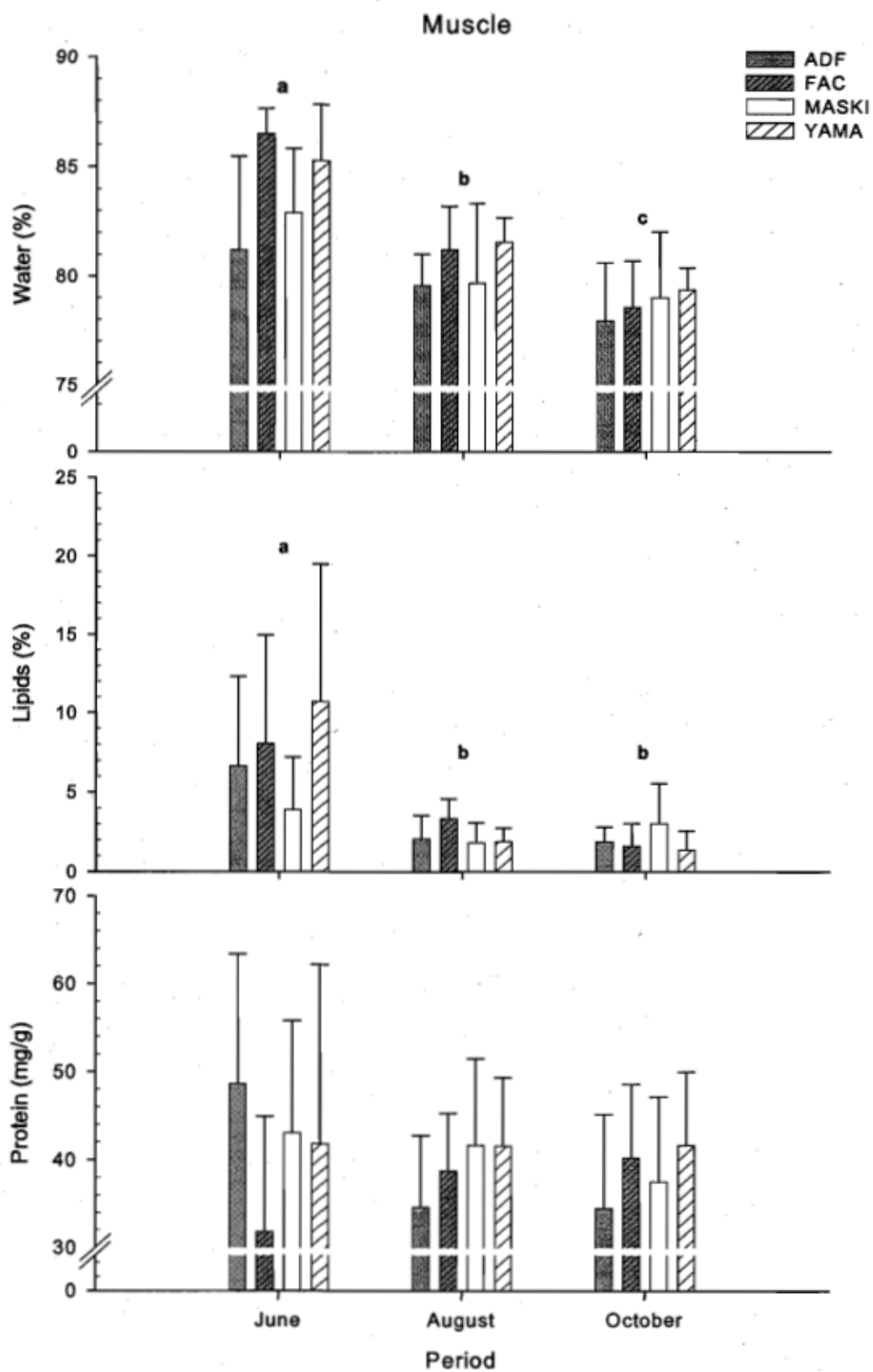


FIGURE 3.7.

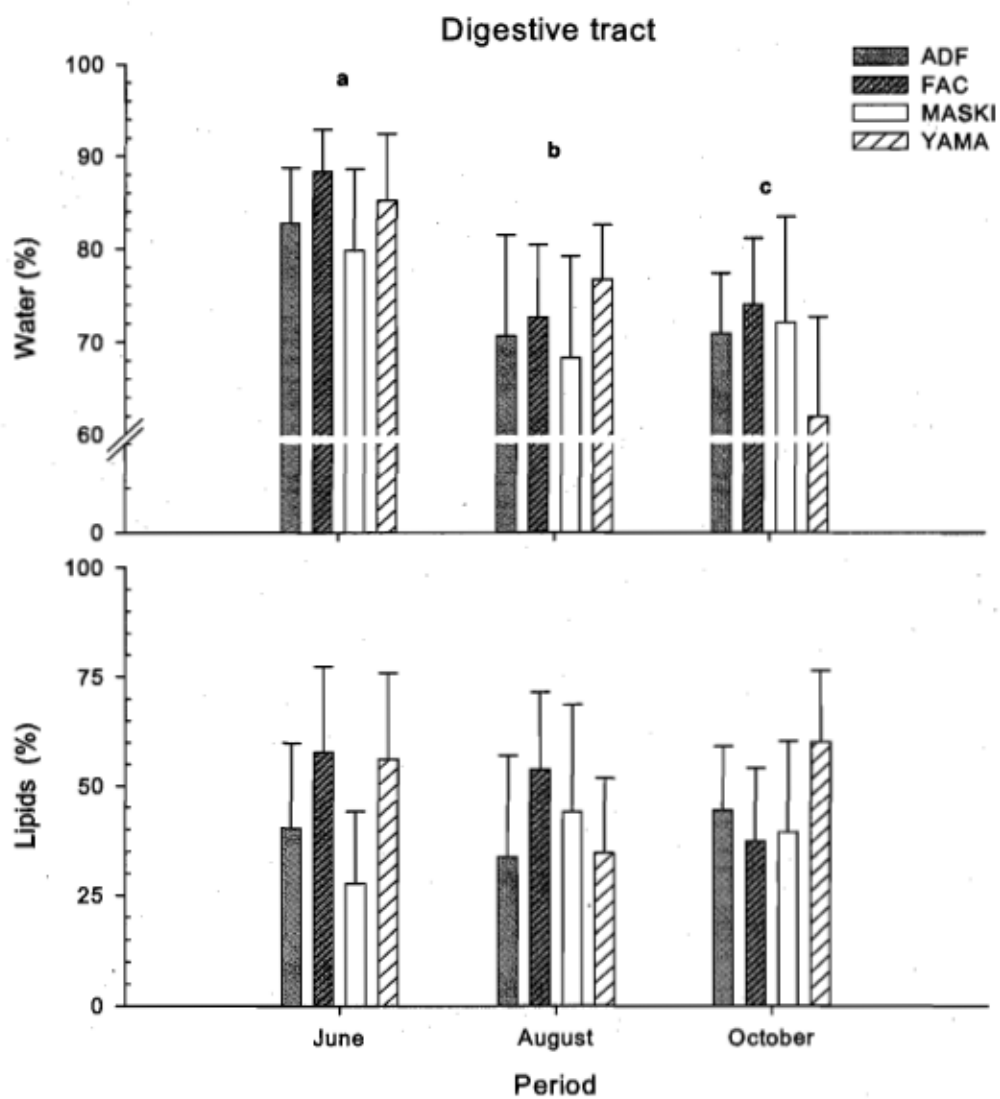


FIGURE 3.8.

ANNEXE

Equations for shrinkage correction

$$\text{Fresh total length} = 0.972 (\text{preserved length}) + 1.967 \quad (4)$$

$$R^2 = 0.99, P < 0.0001, \text{ range: } 11.13 \text{ to } 56.34 \text{ mm}$$

$$\text{Fresh weight} = 1.013 (\text{preserved weight}) + 0.01 \quad (5)$$

$$R^2 = 0.99, P < 0.0001, \text{ range: } 0.009 \text{ to } 1.192 \text{ g.}$$