

---

# Rapport de stage individuel

## 4<sup>ème</sup> année

Évolution spatiale et temporelle du phénotype de  
caractères trophiques de l'épinoche à trois épines  
(*Gasterosteus aculeatus*) du lac Mývatn, Islande

---

Hólar University  
Háskólinn á Hólum  
551 Sauðárkrókur  
Islande



Tuteur entreprise :

Bjarni K. Kristjánsson

Professeur

Tuteur académique :

Sabine Greulich

Félix Mendes

IMA

2021-2022

## Remerciements

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes m'ayant accompagné et soutenu pendant ce stage de 4<sup>ème</sup> année et cette expérience à l'étranger.

J'adresse tout d'abord mes remerciements à Mme Sabine Greulich, enseignante-chercheuse à l'Ecole Polytechnique de l'Université de Tours en biologie des populations et écologie, pour avoir été la tutrice académique de ce stage.

Je remercie M. Bjarni Kristófer Kristjánsson, professeur au département aquaculture et biologie des poissons à Hólar University College et commanditaire de ce projet, pour avoir été mon tuteur entreprise, ainsi que pour m'avoir supervisé, guidé et conseillé tout au long du stage.

Je remercie également M. Joe Phillips, chercheur postdoctoral au département aquaculture et biologie des poissons à Hólar University College, et Mme Ragna Guðrún Snorradóttir, étudiante Master en biologie aquatique à Hólar University College, pour avoir été les seconds superviseurs de ce stage, ainsi que pour tout l'accompagnement et toute l'aide apportée à chacune des étapes de l'étude menée.

Je tiens à remercier l'ensemble de l'équipe du département aquaculture et biologie des poissons à Hólar University College, notamment les techniciens et les stagiaires du laboratoire, pour leur accueil et leur soutien pendant ce stage.

Enfin, je remercie mes deux collègues de la spécialité IMA, Anthéa Montjaux et Nathan Requillart, pour m'avoir accompagné lors de cette aventure et expérience unique en Islande.

# Table des matières

Remerciements .....	1
Table des matières .....	2
Table des figures.....	3
Table des tableaux.....	3
I. Présentation de la structure d'accueil .....	4
I.1. Université .....	4
I.2. Département .....	5
I.3. Organisation .....	5
II. Contexte du stage et de l'étude .....	6
III. Présentation de la mission .....	9
III.1. Introduction.....	9
III.2. Matériels et méthodes .....	10
III.2.1. Origine des échantillons .....	10
III.2.2. Méthode de capture.....	12
III.2.3. Traitement des échantillons.....	12
III.2.4. Analyse des données .....	15
III.3. Résultats .....	17
III.3.1. Deuxième et troisième branchiospines.....	17
III.3.2. Espacement entre les deuxième et troisième branchiospines .....	19
III.3.3. Nombre de branchiospines .....	21
III.4. Discussion .....	23
III.4.1. Interprétation des résultats .....	23
III.4.2. Limites de l'étude .....	24
IV. Retour réflexif sur l'expérience.....	25
Bibliographie.....	26
Annexes .....	28

## Table des figures

Figure 1 : Localisation des villes de Hólar et Sauðárkrúkur en Islande (Google Maps).....	4
Figure 2 : Organigramme de l'Université de Hólar, avec les noms des principaux encadrants du stage	6
Figure 3 : Modèle conceptuel du processus ECO-EVO-DEVO (Skúlason et al., 2019) .....	7
Figure 4 : Représentation du lac Myvatn (Islande), avec les 13 principaux sites d'échantillonnage de l'épinoche à 3 épines.....	11
Figure 5 : Piège utilisé pour la capture des épinoches à 3 épines (Piège Dynamic Aqua-Supply Ltd, Surrey, BC, Canada, mesh size 3,2mm) .....	12
Figure 6 : Matériel utilisé pour le prélèvement de l'arc branchial : (a) loupe binoculaire, (b) pinces à dissection, (c) prélèvement de l'arc branchial, (d) tube Eppendorf avec étiquette. ....	13
Figure 7 : (a) Microscope Leica utilisé pour la photographie des échantillons, (b) montage réalisé, et (c) type de photo obtenu avec légendes.....	14
Figure 8 : Distribution de la longueur des branchiospines numéro 2 (mm) .....	15
Figure 9 : Distribution de la longueur des branchiospines numéro 3 (mm) .....	15
Figure 10 : Distribution de la longueur de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 (mm) .....	16
Figure 11 : Distribution du nombre de branchiospines.....	16
Figure 12 : (a) longueur de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur de la branchiospine numéro 3 en fonction de la longueur du poisson (mm) .....	17
Figure 13 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction du sexe du poisson sur les 3 années .....	18
Figure 14 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de l'année de prélèvement sur toutes les stations .....	18
Figure 15 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années.....	19
Figure 16 : longueur de l'espacement entre les branchiospines numéro 2 et 3 en fonction de la longueur du poisson (mm) .....	19
Figure 17 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction du sexe du poisson sur les 3 années.....	20
Figure 18 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de l'année de prélèvement sur toutes les stations.....	20
Figure 19 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années. ....	21
Figure 20 : nombre de branchiospines en fonction de la longueur du poisson (mm) .....	21
Figure 21 : nombre de branchiospines en fonction du sexe du poisson sur les 3 années .....	22
Figure 22 : nombre de branchiospines en fonction de l'année de prélèvement sur toutes stations...	22
Figure 23 : nombre de branchiospines en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années. ...	23

## Table des tableaux

Tableau 1 : Traitement des poissons après capture.....	13
Tableau 2 : Extrait du tableau des données de mesures en mm .....	14
Tableau 3 : Extrait du tableau des données finales.....	15
Tableau 4 : Valeurs des p-value des ANOVA des 4 modèles réalisés.....	16

## I. Présentation de la structure d'accueil

Dans le cadre de ma 2<sup>ème</sup> année du cycle ingénieur de Génie de l'Environnement et de l'Aménagement, spécialité Ingénierie des Milieux Aquatiques de Polytech Tours, j'ai effectué un stage de 3 mois, du 6 juin 2022 au 26 août 2022, au département « Aquaculture et biologie du poisson » de l'Université de Hólar, en Islande.

### I.1. Université

Le stage a été réalisé au sein de l'Université de Hólar (Hólar University College, Holaskoli - Haskolinn a Holum), constituée d'un seul bâtiment, dont le campus est situé à Hólar, un petit village situé dans la vallée de Hjaltadalur dans le district de Skagafjörður, au Nord de l'Islande (Figure 1).



Figure 1 : Localisation des villes de Hólar et Sauðárkrúkur en Islande (Google Maps)

C'est une école historique célèbre fondée en 1106 par l'évêque Jon Ogmundsson, faisant d'elle l'une des plus anciennes universités d'Europe. Elle a été convertie en une école latine de 1550 à 1801 et, en 1882, elle est devenue l'école agricole de Hólar. Depuis 2007, l'école est devenue une institution universitaire moderne.

L'université est aujourd'hui composée de 3 départements éducatifs : aquaculture et biologie des poissons, sciences et études équine, tourisme rural. Elle accueille environ 200 étudiants, pour un personnel d'environ 50 personnes dont 28 universitaires, et possède des programmes internationaux.

Les objectifs de l'Université de Hólar sont d'améliorer les connaissances et le professionnalisme au niveau économique et culturel dans les domaines de l'aquaculture et de la biologie des poissons, la science équine et le tourisme rural, tant au niveau local que mondial. En effet, les chercheurs, les étudiants et les enseignants contribuent aux communautés académiques et professionnelles à travers les différents

cours qu'ils suivent, leurs nombreux programmes de recherche, leurs solides relations industrielles et leur importante collaboration internationale.

Le département équin est extrêmement bien connu en Islande et dans le monde, il possède toutes les infrastructures requises pour l'élevage des chevaux islandais à Hólar (pré, écuries et pistes d'entraînement). Le département d'aquaculture utilise quant à lui des infrastructures situées à environ 30 km de Holar, dans la ville de Sauðárkrókur. Elles consistent en des bureaux et un laboratoire au niveau d'un port de pêche.

## I.2. Département

Les activités du département d'aquaculture se partagent entre le laboratoire Verid, un centre international de recherche dédié à l'étude du poisson dans la ville de Sauðárkrókur, et des activités de terrain (prélèvement d'échantillons par exemple). Le bâtiment est la propriété de Fisk, l'une des plus grandes entreprises de pêche en Islande, où les équipes de recherche peuvent y travailler et disposer de tous les équipements nécessaires.

L'objectif du département est en particulier d'améliorer les connaissances scientifiques dans le domaine de l'aquaculture et de la biologie aquatique, qui pourraient être utilisées pour la pisciculture et ainsi promouvoir le développement durable dans ce secteur économique par l'Islande. Pour atteindre cet objectif, le caractère international de leur centre de recherche, de leur enseignement et de leur formation continue est très important, la stratégie principale étant de concilier la recherche et l'enseignement.

Le département s'intéresse notamment à l'évolution et aux variations spatio-temporelles des espèces étudiées au sein de différents écosystèmes, d'un point de vue génétique et phénotypique mais aussi comportemental. Le département mène notamment en parallèle 2 gros projets actuellement autour desquels s'articulent les principaux axes de recherche. Le premier projet, auquel j'ai participé via l'intermédiaire de ce stage, concerne l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), alors que le second se concentre sur l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Les projets actuels du département de recherche sont axés sur l'écologie, l'évolution et le développement (ECO-EVO-DEVO) des épinoches à trois épines et de l'omble chevalier afin d'étendre les connaissances scientifiques sur l'écologie de ces espèces.

Les projets de recherche du département d'aquaculture et de biologie marine sont financés par l'université, des bourses d'études, et des partenaires extérieurs (FISK, RANIS). Le projet d'étude sur l'épinoche a dans sa tirelire environ 800 000 euros pour 3 ans, soit environ 270 000 euros par an. L'année 2022 se concentre sur l'étude du comportement alimentaire de l'épinoche.

## I.3. Organisation

L'université de Hólar est dirigée par Erla Björk Örnólfsdóttir, tandis que le département d'aquaculture est dirigé par Stefán Óli Steingrímsson (Figure 2). Le

département est soutenu par un personnel académique, comprenant les professeurs, chercheurs et doctorants, ainsi qu'un personnel technique.

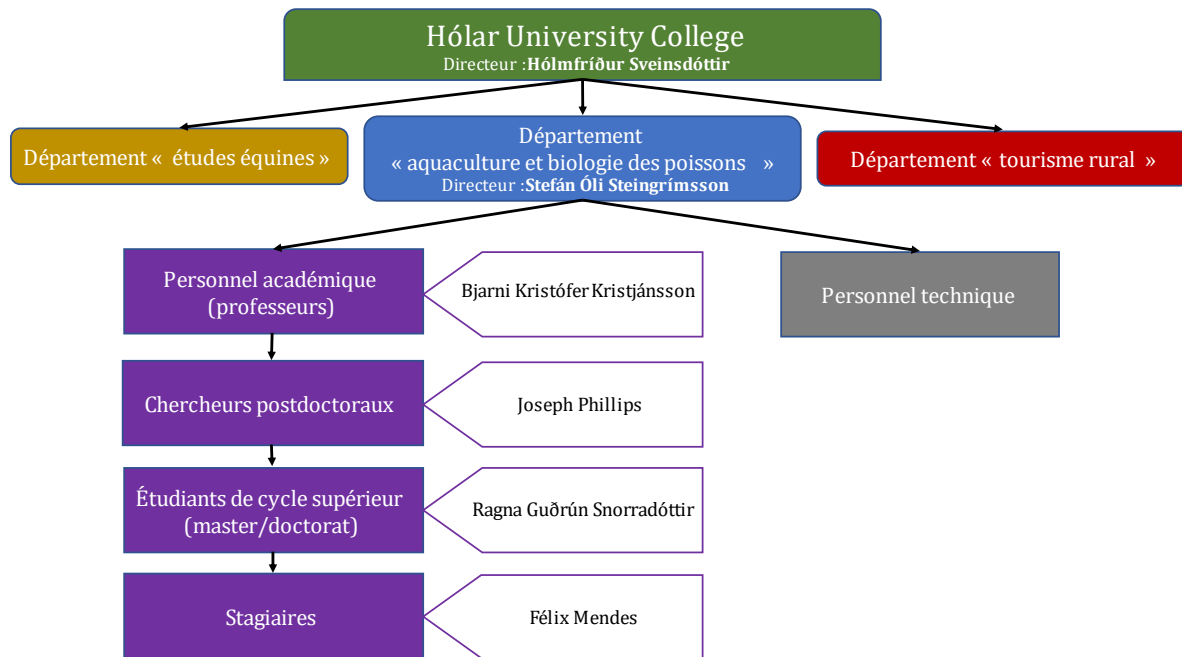


Figure 2 : Organigramme de l'Université de Hólar, avec les noms des principaux encadrants du stage

## II. Contexte du stage et de l'étude

La sélection naturelle est le processus par lequel les populations d'organismes vivants s'adaptent et changent. Les individus d'une population sont naturellement variables, ce qui signifie qu'ils sont tous différents à certains égards. Cette variation signifie que certains individus ont des traits mieux adaptés à l'environnement que d'autres. Ceux ayant des traits adaptatifs (des traits qui leur donnent certains avantages) sont plus susceptibles de survivre et de se reproduire. En l'absence de barrières géographiques, comme c'est souvent le cas dans les écosystèmes lacustres, le flux génétique devrait limiter la divergence adaptative entre les environnements, favorisant la plasticité phénotypique ou une forte variabilité des caractères. La sélection naturelle peut conduire à la spéciation, où une espèce donne naissance à une nouvelle et distincte espèce.

L'un des principaux principes de la science de l'évolution est de comprendre comment la diversité biologique est générée et modifiée. De nombreux acteurs et interactions sont à l'origine de l'évolution. Pour comprendre pleinement l'évolution à travers ses facteurs, plusieurs domaines de connaissance doivent être croisés pour avoir une compréhension plus complète de ce qui motive la diversité biologique évolutive. C'est avec cette conscience que le projet ECO-EVO-DEVO, ECOlogy-EVOLution-DEVelOpment est né en 2018/2019 au Hólar University College en Islande (Figure 3).

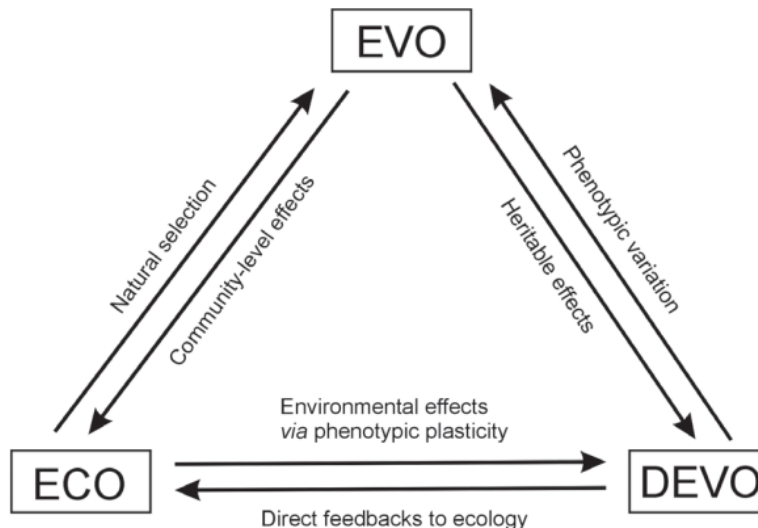


Figure 3 : Modèle conceptuel du processus ECO-EVO-DEVO (Skúlason et al., 2019)

Le but de ce projet est de mieux comprendre les interactions entre les processus écologiques et évolutifs. Cela exige une compréhension des fondements de la diversité phénotypique, mais aussi de la façon dont l'environnement, la génétique et le développement des processus interagissent dans la dynamique de la biodiversité dans la nature. Pour mieux comprendre ce concept, il est nécessaire d'étudier les interactions réciproques (dans l'espace et dans le temps) entre l'écologie, l'évolution et le développement dans un habitat naturel. (Skúlason et al., 2019)

L'étude porte sur le lac Mývatn, situé au Nord-Est de l'Islande. Il s'agit d'un lac post-glaciaire récent et hétérogène de 37,3m<sup>2</sup>, d'une profondeur moyenne de 2,33 m et de profondeur maximale de 4m. Le lac a été créé il y a 2300 ans grâce à l'activité volcanique de la crête. Les eaux douces islandaises sont nombreuses et très diversifiées, de nature volcanique avec comme substrat principal de la lave. On y retrouve notamment une faible diversité au niveau des espèces, contrastant avec la diversité des habitats disponibles. Cette richesse au niveau des habitats pourrait notamment participer au développement d'une diversité phénotypique au sein des populations. Les différents types d'habitats au sein du lac Myvatn présentent donc des aspects très différents en matière d'exposition aux prédateurs mais aussi et surtout au niveau des ressources trophiques disponibles. (Millet et al., 2013)

Deux espèces sont étudiées en particulier dans le cadre de cette étude : l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), et l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) qui est l'espèce étudiée lors de ce stage. Les épinoches sont des poissons qui ont de grandes variations morphologiques mais aussi une bonne adaptation à de nombreux environnements et habitats. De plus, leur génome est bien connu, ce qui est essentiel pour comprendre comment la génétique interagit avec l'environnement et le développement dans le contexte de la dynamique de la biodiversité (Wootton, 1984). Au sein du lac Mývatn, les épinoches présentent une variabilité entre cinq types d'habitats et deux bassins (Nord et Sud) (Millet et al., 2013).

La façon dont les animaux mangent fait depuis longtemps l'objet d'études. En fait, il est très intéressant et important de voir comment ils mangent et comment ils influencent leur façon de vivre. Au-delà du fait que la nourriture influence les animaux sur leur lieu de vie, la nourriture et en particulier le réseau alimentaire influencent tous les phénomènes et la façon dont les animaux agissent. Le développement d'un organisme ne dépend pas seulement de son expression génétique, mais aussi de différents facteurs. La diversité biologique est modifiée de façon dynamique et maintenue par des interactions entre différents « processus écologiques ».

Chez les poissons, les branchiospines sont des processus partant de l'arc branchial, impliqués dans l'alimentation via filtration des particules en suspension dans l'eau. Ces processus sont répartis en 2 rangées (1 de chaque côté de l'arc branchial) : l'une présentant des branchiospines « courtes » et l'autre des branchiospines « longues » (Glazer et al., 2014).

Les branchiospines peuvent varier en nombre, espacement et forme. Leur structure et leur espacement vont déterminer la taille des particules alimentaires retenues, et cela en corrélation avec le comportement alimentaire des poissons (Kristjánsson et al., 2008). Ainsi, des branchiospines rapprochées et allongées, semblables à des peignes seront adaptées à un régime basé sur des proies de très petite taille alors que des branchiospines plus espacées seront moins efficaces pour la filtration de telles proies (Kahilainen et al., 2011). Des branchiospines très rapprochées pourraient également être plus enclines à être obstruées par des sédiments, et ainsi, seraient très peu adaptées à la vie dans un habitat constitué de boue par exemple (Roesch et al., 2013). Enfin, une grande partie de la variation dans la morphologie des branchiospines s'expliquerait par une adaptation à des régimes alimentaires différents (Berner et al., 2008).

Les épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) peuvent présenter différents phénotypes, notamment 2 formes : la forme benthique, se nourrissant de zooplancton et présentant des branchiospines longues et nombreuses et la forme pélagique, qui elle présente un corps plus robuste, avec des branchiospines plus petites, moins nombreuses et se nourrissant d'invertébrés plus gros (Roesch et al., 2013).

L'un des thèmes post-doctoraux de l'étude globale est : Dynamique écologique et évolutive des épinoches à trois épines dans le lac Mývatn. Il est basé sur des enquêtes de terrain à long terme et se concentre sur des analyses de gradients de sélection (données à long terme et mésocosmes). Le but du stage réalisé est d'aider à la collecte de données du lac Mývatn et en laboratoire, de vérifier la cohérence des données recueillies sur plus de 20 ans, puis d'analyser ces données pour voir s'il y a différentes variations entre différents paramètres. Ce stage est un support technique et analytique à une matière de recherche post-doctorale : prélèvement des poissons (épinoches) à différents endroits sur le lac Myvatn et analyse des différentes caractéristiques trophiques (branchiospines). Le stage réalisé a donné lieu à l'écriture d'un compte-rendu scientifique présenté ci-après.

### III. Présentation de la mission

#### III.1. Introduction

*Gasterosteus aculeatus*, communément appelé épinoche à trois épines, est une espèce de poisson bien étudiée en raison de ses caractéristiques biologiques, comportementales et écologiques, ainsi que de sa facilité d'adaptation aux conditions de laboratoire (Wootton, 1984). L'espèce peut occuper divers habitats dans des zones limitées, offrant d'excellentes possibilités d'études comparatives de l'évolution au fil du temps. (Bell et Foster, 1995).

L'épinoche à trois épines est un petit poisson en forme de fuseau avec une longueur totale d'environ 50 mm en taille adulte. Elle a trois épines dorsales qui précèdent la nageoire dorsale. Les poissons ont des morphes différentes qui dépendent de nombreuses caractéristiques (Wootton, 1984).

*Gasterosteus aculeatus* vit dans une grande variété d'habitats, des milieux marins aux cours d'eau douce et aux lacs, et peut demeurer près de la surface de l'eau (morphe limnétique) ou près du sol (morphe benthique) (Wootton, 1984). L'espèce est très présente dans le lac Mývatn, un lac eutrophe peu profond formé il y a environ 2300 ans à la suite d'une éruption volcanique, en Islande (Millet et al., 2013). Le système du lac est particulièrement intéressant parce qu'il comprend plusieurs types d'habitats, qui peuvent varier énormément à la fois en caractéristiques physiques et en productivité du lac, ce qui entraîne d'importantes différences dans la croissance et la production des poissons (Budy et al., 2005). Les variations environnementales peuvent entraîner une divergence adaptative et une spéciation écologique, et en l'absence de barrières géographiques, la plasticité phénotypique est facilitée, les facteurs écologiques de divergence étant principalement liés à la disponibilité des ressources et à la concurrence (Millet et al., 2013).

La recherche de nourriture est une activité essentielle dans la vie quotidienne des poissons. L'épinoche à trois épines est principalement carnivore et possède un large éventail de proies dans son alimentation : des zooplanctons (copépodes, cladocères, ostracodes, ...) aux grandes proies (larves de chironomides, mollusques, crustacés...) (Wootton, 1984). À mesure que l'abondance ou la disponibilité des espèces-proies change au fil des ans, le régime alimentaire de l'épinoche change, et de nombreuses études ont démontré qu'il existe des différences alimentaires entre les morphes des poissons associées aux préférences en matière d'habitat (Wootton, 1984).

Les motifs et la structure des branchiospines, un ensemble segmentairement réitéré d'os dermiques importants pour l'alimentation, correspondent souvent à la composition du régime alimentaire d'une population et à la taille des proies. Le nombre, la taille et l'espace entre les branchiospines prédisent l'efficacité alimentaire, avec des dénombrements élevés de branchiospines liés à une meilleure alimentation sur le zooplancton (zone limnétique), et des dénombrements faibles liés à l'alimentation sur de plus grandes proies (zone benthique) (Glazer et al., 2014). Les caractéristiques des branchiospines sont raisonnablement stables et héréditaires, mais elles peuvent sans

aucun doute être modifiées dans l'environnement ou associées à des phénomènes naturels de sélection et de spéciation (Hessen et al., 1988). De plus, les variations dans la disponibilité des aliments et d'autres caractéristiques environnementales peuvent façonner les régimes alimentaires individuels. L'alimentation est également déterminée par les capacités de rétroaction et les préférences des individus.

Ce projet vise à répondre à la question suivante : comment la morphologie des branchiospines de *Gasterosteus aculeatus* varie dans l'espace et le temps ? Nous tenterons principalement de déterminer l'influence des habitats sur les branchiospines (nombre, longueur et espace entre elles), ainsi que l'évolution au fil des ans, au sein du lac Mývatn en Islande. Les autres influences possibles également observées seront le sexe et la longueur du poisson.

Les hypothèses de l'étude sont les suivantes :

- La longueur des branchiospines et l'espace entre elles diffèrent au sein des populations selon les caractéristiques physiques des poissons (sexe, longueur).
- La longueur des branchiospines et l'espace entre elles diffèrent entre les populations selon l'habitat du poisson (stations).
- La longueur des branchiospines et l'espace entre elles évoluent au fil du temps (années).

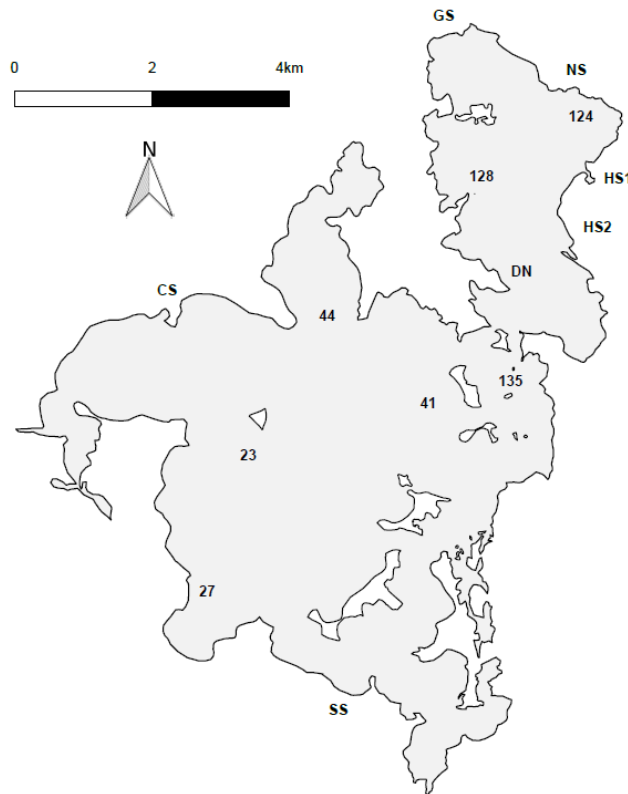
Ainsi, nous supposons que les épinoches à 3 épines présentes dans le lac Myvatn présenteront un polymorphisme plus ou moins marqué, notamment d'un point de vue de leur morphologie trophique au niveau de leurs branchiospines, et cela en lien avec leur habitat.

## III.2. Matériels et méthodes

### III.2.1. Origine des échantillons

Tous les poissons étudiés dans le cadre de cette étude sont des épinoches à 3 épines sauvages (*Gasterosteus aculeatus*) issus du lac Myvatn, au Nord-Est de l'Islande.

Le lac Myvatn (Figure 4) est un lac eutrophe peu profond qui s'est formé il y a environ 2300 ans à la suite d'une éruption volcanique. Le bassin nord (N) est plus petit (8,5 km<sup>2</sup>), plus profond (jusqu'à 5,5 m) en raison des activités minières de 1967 à 2004, et est principalement alimenté par des sources d'eau chaude (jusqu'à 30 °C) sur sa rive est. Le bassin sud (S) est plus grand (28,2 km<sup>2</sup>), moins profond (4 m de profondeur max.) et alimenté par des sources d'eau froide (env. 5 °C) sur la rive est. Les deux bassins présentent également des caractéristiques biotiques différentes, comme les densités de végétation, de phytoplancton et de zooplancton, et la composition de la communauté, ainsi que les densités d'épinoches et d'oiseaux. (Millet et al., 2013)



*Figure 4 : Représentation du lac Myvatn (Islande), avec les 13 principaux sites d'échantillonnage de l'épinoche à 3 épines*

*Gasterosteus aculeatus* est très présent dans le lac, et le système de Myvatn est particulièrement intéressant pour les études sur la divergence spatiale multimodale parce qu'il se compose d'abord de plusieurs types d'habitats (favorisant supposément une sélection divergente), les deux principaux bassins du lac diffèrent en ce qui concerne les types d'habitat et les densités de population d'épinoches (ce qui pourrait favoriser ou limiter la divergence entre les bassins). De plus, il y a des variations spatiales dans le lac en ce qui concerne la végétation et la température, l'abondance des prédateurs piscivores, ainsi que les communautés de moucheron et de zooplanctons (ce qui indique un potentiel de sélection divergente multimodale sur l'épinoche), et il n'y a pas d'obstacles physiques à la dispersion, ni de zones apparentes fortement inadaptées entre les différents habitats ou entre les deux bassins (indiquant un potentiel élevé de flux génétique). (Millet et al., 2013)

Le suivi à long terme du lac Mývatn a lieu sur 13 stations de surveillance, 5 près de la rive et 8 sites éloignés de la rive (Figure 4). Ces stations diffèrent par leurs caractéristiques environnementales (profondeur, température de l'eau, disponibilité alimentaire, pression de prédation...) qui façonnent l'écologie et l'évolution de l'épinoche à trois épines. Historiquement, ces stations de prélèvement sur le lac ont été retenues car représentatives de différents milieux de vie dans lesquels vivent des épinoches à trois épines et sont depuis utilisées sur le projet à long terme.

### III.2.2. Méthode de capture

Depuis 2008, les épinoches sont capturées deux fois par an (juin et août) au niveau des 13 stations du lac Myvatn. Pour chaque station, cinq pièges (« traps ») en métal (Figure 5) sont posés dans l'eau et retenus grâce à une ficelle reliée à des flotteurs en bois, espacés d'une distance de 5 mètres les uns des autres.



*Figure 5 : Piège utilisé pour la capture des épinoches à 3 épines (Piège Dynamic Aqua-Supply Ltd, Surrey, BC, Canada, mesh size 3,2mm)*

Les pièges sont posés le matin et laissés 12 heures pendant la journée avant d'être remontés le soir (« daycatch »), puis reposés le soir et laissés 12 heures pendant la nuit avant d'être remontés le matin (« nightcatch »). Les prélèvements des 5 stations situées sur le rivage (CS, SS, HS, GS et NS) sont assurés à pied, par le laboratoire de l'université d'Hólar, alors que les prélèvements concernant les stations au sein du lac sont réalisés par bateau, en collaboration avec la station de recherche du lac Myvatn.

### III.2.3. Traitement des échantillons

Après capture, les poissons sont directement placés dans des sacs en plastique selon la station de prélèvement et le type de capture (jour ou nuit), et mis en congélation (mort par hypothermie et conservation).

Au laboratoire, les poissons sont mesurés et pesés avant d'être traités différemment selon leur taille (Tableau 1), en plus d'être sexés au mieux par l'apparence. En fonction de sa taille, le poisson est catégorisé comme « grand » ou « petit ». Par station et par moment de la capture, un échantillon aléatoire de 50 poissons d'une même catégorie de taille est identifié (pour une station en particulier, on obtient alors 50 poissons pour l'association jour/petit, 50 pour jour/grand, 50 pour nuit/petit et 50 pour nuit/grand, soit un total de 200 poissons pour chaque station). Ces poissons se voient alors attribuer une étiquette avec un numéro d'identification unique composé des initiales du chef de projet, de l'année de capture (2 premiers chiffres) et de 4 chiffres aléatoires. Par exemple, BK091028 est l'échantillon numéro 1028 provenant d'un poisson capturé en 2009 pour le projet s'intéressant aux épinoches à trois épines. Les poissons restants étaient simplement comptés pour chaque station et moment de capture afin d'estimer la taille de la population.

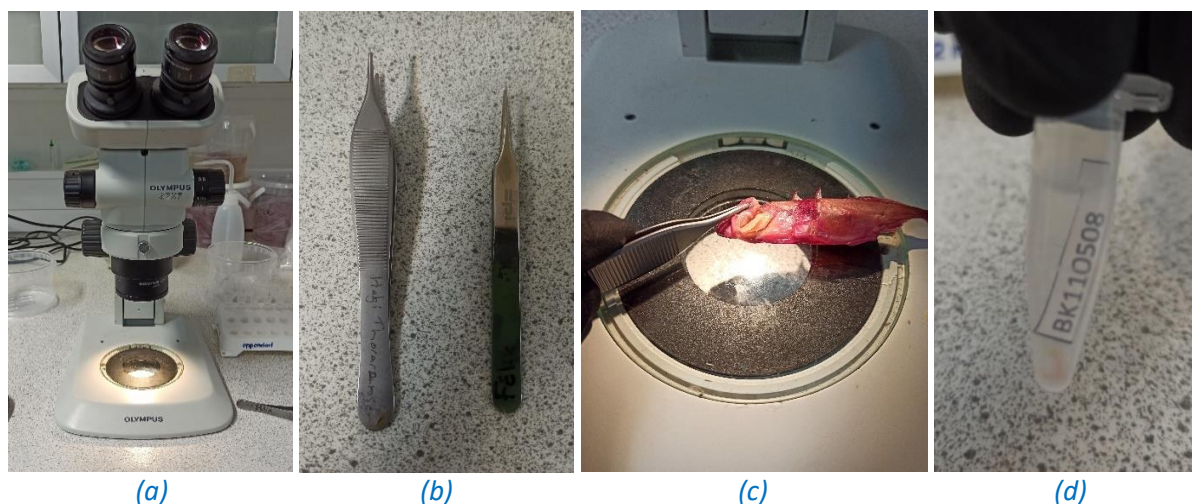
*Tableau 1 : Traitement des poissons après capture*

Taille	< 32 mm	>32 mm et < 50 mm	> 50 mm
Catégorie	petit		grand
Devenir	Conservation directe du poisson dans un tube Eppendorf rempli d'éthanol à 95% avec son numéro d'identification	Nageoire pectorale droite prélevée pour analyse ADN (sexage) et placée dans un tube Eppendorf rempli d'éthanol à 95% avec numéro d'identification, poisson placé dans un sac individuel avec son numéro d'identification et mis dans un bac rempli d'éthanol à 70 % pour conservation.	

L'étape suivante du traitement des échantillons est la dissection ventrale du poisson, afin de mesurer la longueur de l'estomac et de l'intestin, ainsi que de prélever les œufs ou parasites lorsqu'ils sont présents (Travail réalisé par Nathan REQUILLART).

Après cela, les poissons subissent un traitement de coloration à l'alizarine afin de mettre en évidence les traits défensifs, soit les plaques latérales armurées et les épines de l'épinoche (Travail réalisé par Anthéa MONTJAUX). Cette étape permet par ailleurs la coloration des branchiospines lorsque le traitement est bien réalisé.

Le traitement final, effectué par moi-même, consiste alors au prélèvement du premier arc branchial gauche de chaque poisson (choix réalisé afin de standardiser les données). Les arcs branchiaux sont ensuite conservés dans de l'éthanol à 95% dans des tubes Eppendorf individuels avec leur étiquette nominative (même numéro que le poisson d'origine) (Figure 6).



*Figure 6 : Matériel utilisé pour le prélèvement de l'arc branchial : (a) loupe binoculaire, (b) pinces à dissection, (c) prélèvement de l'arc branchial, (d) tube Eppendorf avec étiquette.*

Les arcs branchiaux mal colorés à vue d'œil subissent une recoloration. Chacun d'eux sont laissés 3 minutes dans une solution de KOH (ouverture des os), puis 15 minutes dans une solution d'alizarine (coloration des branchiospines) et enfin 5 minutes à nouveau dans une solution de KOH (fixation de la couleur).

Les échantillons d'arcs branchiaux sont ensuite pris en photo individuellement à l'aide d'un microscope Leica, placés entre deux lames de verre avec une échelle (papier millimétré) afin d'effectuer les mesures par la suite (Figure 7).

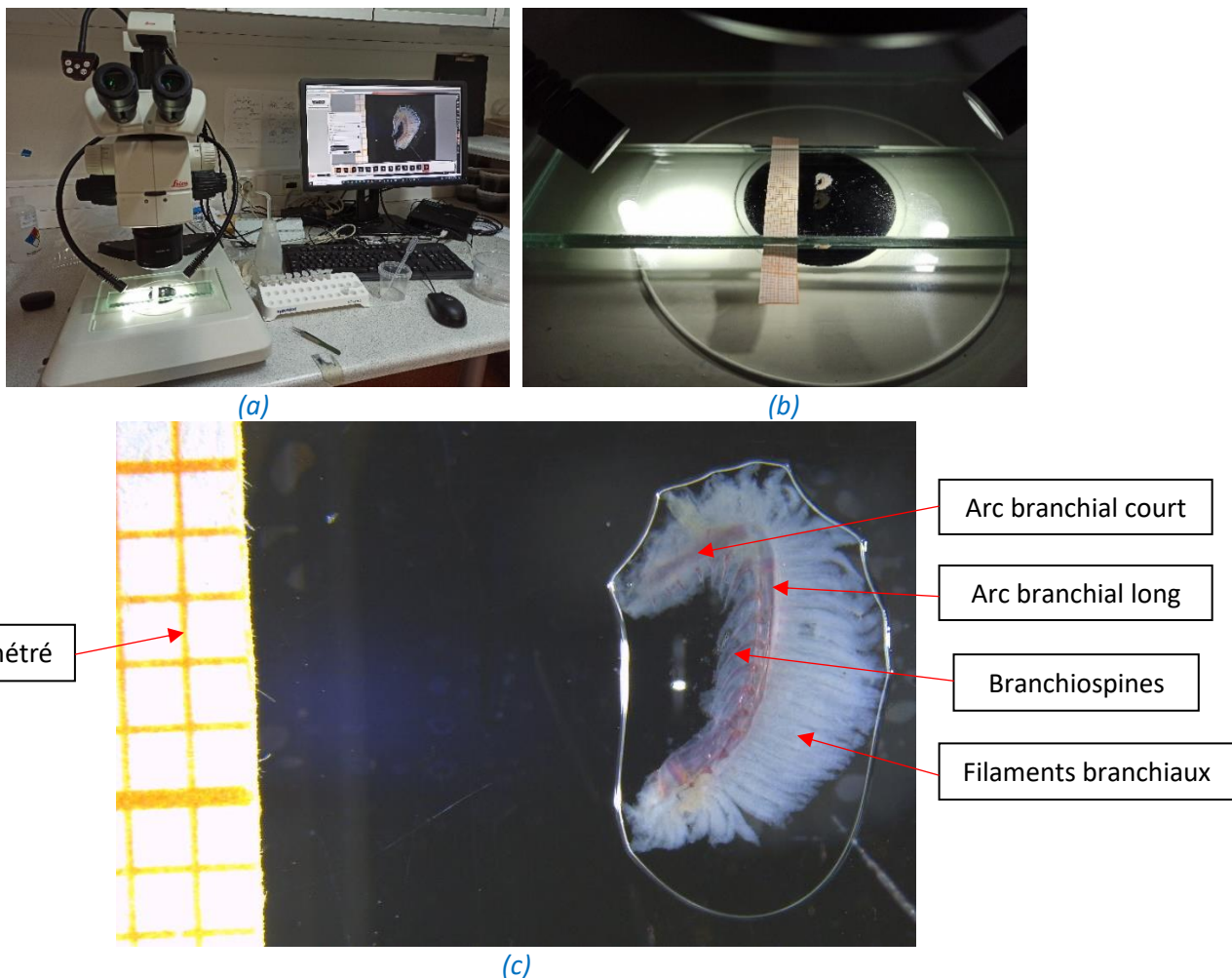


Figure 7 : (a) Microscope Leica utilisé pour la photographie des échantillons, (b) montage réalisé, et (c) type de photo obtenu avec légendes.

Les images obtenues sont alors traitées avec le logiciel ImageJ. Le nombre total de branchiospines sur les arcs branchiaux court et long sont comptés, et les longueurs des deuxième et troisième branchiospines de l'arc long sont mesurées, ainsi que l'espace entre elles (écartement). Le choix de la deuxième et troisième branchiospine est fait car elles sont plus longues en général (mesures plus aisées), et la première est souvent endommagée par la dissection. Chaque mesure a été effectuée trois fois et seule la moyenne de ces trois mesures est retenue pour l'analyse des résultats finaux (Tableau 2). Les mesures recueillies sont ensuite compilées avec les données de capture des poissons (Tableau 3).

Tableau 2 : Extrait du tableau des données de mesures en mm

Fish_ID	GR_Number	Length_GR2	Mean_Length_GR2	Length_GR3	Mean_Length_GR3	Gap_GR2/GR3	Mean_Gap_GR2/GR3
BK110019	11	1.314	1.300	1.000	0.988	0.258	0.263
		1.302		0.963		0.269	
		1.285		1.000		0.261	
BK110061	10	0.765	0.757	0.766	0.769	0.183	0.198
		0.757		0.781		0.200	
		0.748		0.760		0.210	
		0.668		0.639		0.179	
BK110068	11	0.653	0.660	0.640	0.640	0.190	0.187
		0.660		0.641		0.192	

*Tableau 3 : Extrait du tableau des données finales*

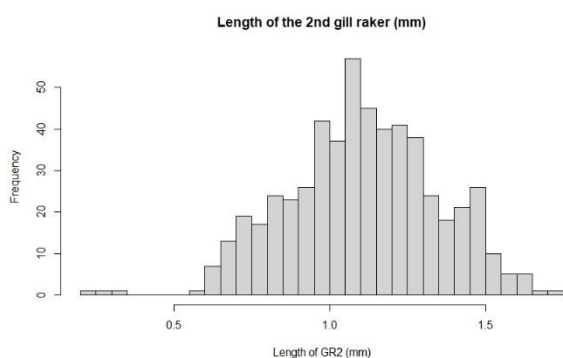
fish_id	year	month	station	day_night	sex	length	number_GR	length_GR2	length_GR3	gap_GR2_GR3
BK100002	2010	6	44	D	NA	NA	13	1.141	1.304	0.217
BK100003	2010	6	44	D	NA	NA	14	1.517	1.508	0.228
BK100004	2010	6	41	D	m	55	15	1.087	1.270	0.159
BK100006	2010	6	44	N	NA	NA	9	1.446	1.467	0.180
BK100007	2010	6	44	N	NA	NA	15	1.080	1.089	0.158
BK100010	2010	6	44	N	NA	NA	15	0.802	0.838	0.172

Au total, 165 échantillons issus des prélèvements de l'année 2011 ont été retenus. De nombreux échantillons de base avaient un problème d'étiquetage, ou n'étaient pas référencés dans la base de données. Il était par ailleurs impossible de savoir quels traitements avaient déjà été réalisés pour la plupart d'entre eux. D'autres échantillons inexploitable, car victimes d'un traitement de coloration trop puissant ayant détruit les tissus des branchiospines, ont également été retirés. Pour l'analyse statistique, nous ajoutons l'ensemble des données collectées auparavant pour les années 2010 et 2012, afin de pouvoir mettre en évidence une certaine évolution sur 3 années entre 2010, 2011 et 2012. Nous obtenons finalement les données d'un total de 544 échantillons.

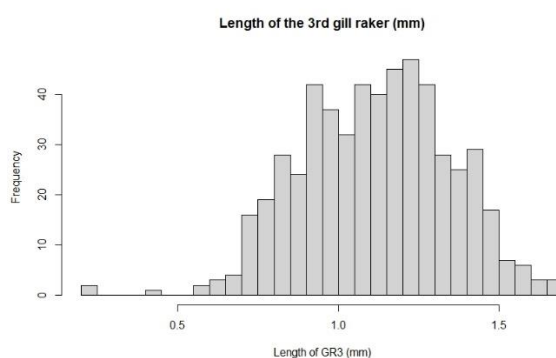
### III.2.4. Analyse des données

L'analyse des données a été effectuée sur R (RStudio), un langage de programmation et un logiciel libre destiné aux statistiques et à la science des données. 4 variables ont été étudiées ici, comprenant : la longueur de la branchiospine numéro 2 (modèle 1), la longueur de la branchiospine numéro 3 (modèle 2), l'espacement des branchiospines 2 et 3 (modèle 3) et le nombre de branchiospines (modèle 4). Ces variables ont été étudiées dans un premier temps en fonction du sexe du poisson, puis de l'année de prélèvement, et enfin en fonction de la station. La normalité des variables a d'abord été vérifiée de manière empirique et graphique, à l'aide d'histogrammes, puis des modèles linéaires ont été appliqués aux différentes variables.

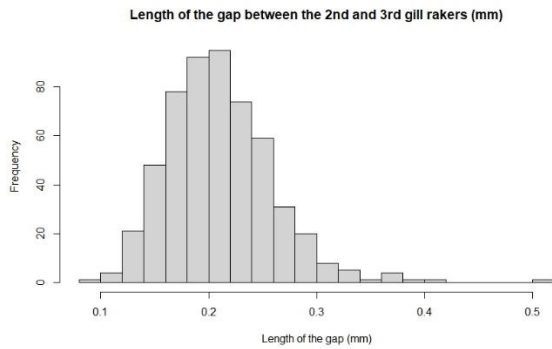
La normalité des données brutes a d'abord été testée graphiquement, via la création d'histogrammes pour chacune des variables étudiées. Les histogrammes obtenus sont présentés ci-dessous (Figures 8 à 11).



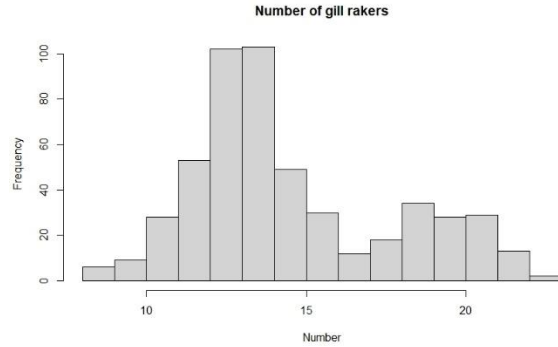
*Figure 8 : Distribution de la longueur des branchiospines numéro 2 (mm)*



*Figure 9 : Distribution de la longueur des branchiospines numéro 3 (mm)*



*Figure 10 : Distribution de la longueur de l'espace entre les branchiospines 2 et 3 (mm)*



*Figure 11 : Distribution du nombre de branchiospines*

On peut ici remarquer que les variables « longueur de la branchiospine numéro 2 », « longueur de la branchiospine numéro 3 » et « espacement entre les branchiospines 2 et 3 » ont une distribution normale. Cela ne semble pas être le cas pour la variable « nombre de branchiospines », d'autant plus que c'est une variable discrète car ne pouvant prendre que des valeurs entières.

Les modèles linéaires utilisés pour l'étude des 4 variables sont de la forme suivante :

Variable étudiée ~ longueur du poisson + sexe + année + station

Ils ont pour but d'étudier l'influence de la longueur du poisson, de son sexe, de son année de prélèvement et de sa station de provenance (caractéristiques) sur la variable étudiée.

L'ANOVA (Analyse de la Variance) de ces modèles permet de déterminer les caractéristiques qui ont une influence significative sur la variable étudiée, grâce à la valeur que prend la « p-value », qui est la probabilité pour un modèle statistique donné sous l'hypothèse nulle d'obtenir une valeur au moins aussi extrême que celle observée. Plus la p-value est faible et plus la corrélation (dépendance) entre les traits observés est forte. Les résultats des ANOVA sont présentés ci-dessous (Tableau 4).

*Tableau 4 : Valeurs des p-value des ANOVA des 4 modèles réalisés (B : Branchiospine)*

	Longueur du poisson	Sexe	Année	Station
Longueur B2	<2e-16	0.9283	0.1044	<2e-16
Longueur B3	<2e-16	0.1728	0.0262	<2e-16
Espace B2/B3	<2e-16	3e-14	1e-08	1e-08
Nombre de B	0.0773	0.2239	<2e-16	2e-14

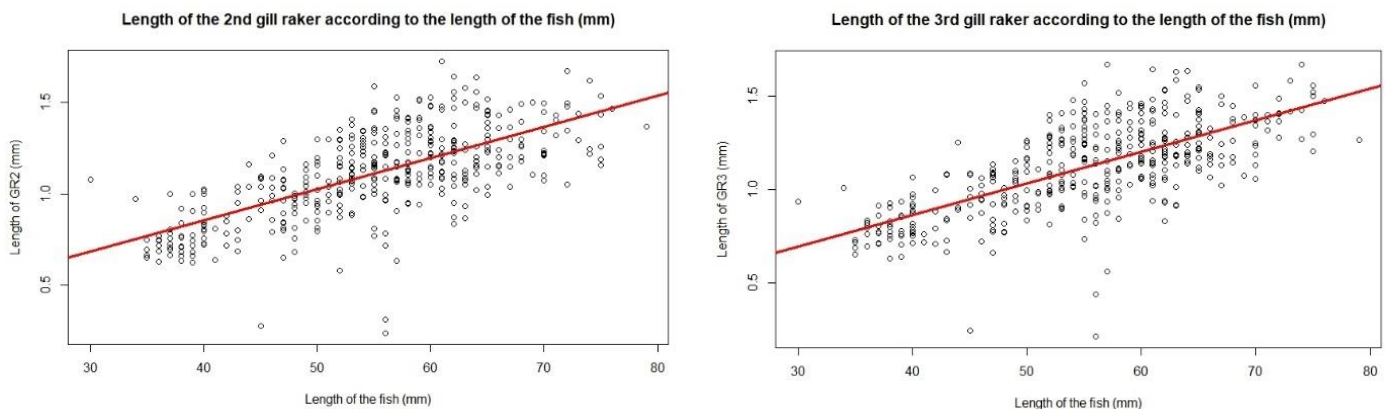
- Modèle 1 : la longueur de la branchiospine numéro 2 est influencée de manière significative par la longueur du poisson et la station de prélèvement ( $p\text{-value} < 0,05$ ), légèrement par l'année et nullement par le sexe du poisson.
- Modèle 2 : la longueur de la branchiospine numéro 3 est influencée de manière significative par la longueur du poisson et la station de prélèvement ( $p\text{-value} < 0,05$ ), légèrement par l'année et nullement par le sexe du poisson.
- Modèle 3 : la longueur de l'espace entre les branchiospines 2 et 3 est influencé de manière significative par toutes les caractéristiques.
- Modèle 4 : le nombre de branchiospines est influencé de manière significative par l'année et la station de prélèvement, légèrement par la longueur du poisson et nullement par le sexe du poisson.

### III.3. Résultats

#### III.3.1. Deuxième et troisième branchiospines

Les branchiospines ont généralement une longueur aux alentours de 1,2 mm (Figure 8 et 9).

Il existe une relation proportionnelle entre la longueur des branchiospines numéro 2 et 3 et la longueur du poisson (Figure 12). Plus le poisson est grand et plus la longueur des branchiospines est grande. Il convient donc pour la suite de l'analyse des résultats de prendre en compte la longueur relative des branchiospines par rapport à la longueur du corps du poisson (analyse des résidus).



*Figure 12 : (a) longueur de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur de la branchiospine numéro 3 en fonction de la longueur du poisson (mm)*

La longueur relative des deuxième et troisième branchiospines est légèrement plus grande chez les mâles que chez les femelles (Figure 13). Les mâles étant globalement plus petits que les femelles, une longueur similaire de branchiospines aura logiquement une part plus importante dans la taille globale du mâle.

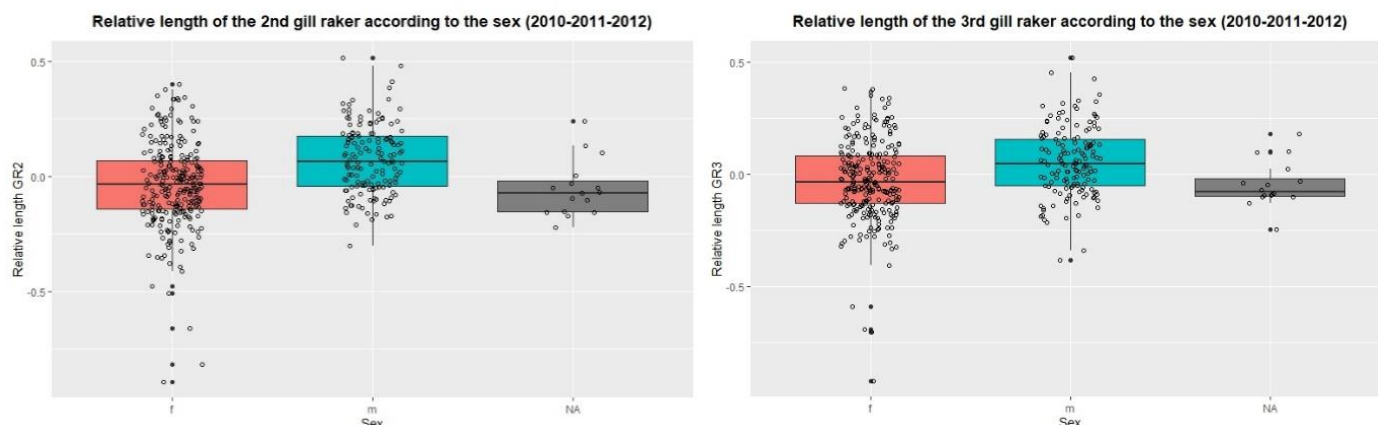


Figure 13 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction du sexe du poisson sur les 3 années (f : femelle, m : mâle)

La longueur relative des deuxième et troisième branchiospines est plutôt stable au cours des années (Figure 14). (La légère baisse de la longueur en 2011 est très certainement due au fait que les échantillons des années paires ont été traités par une autre personne).

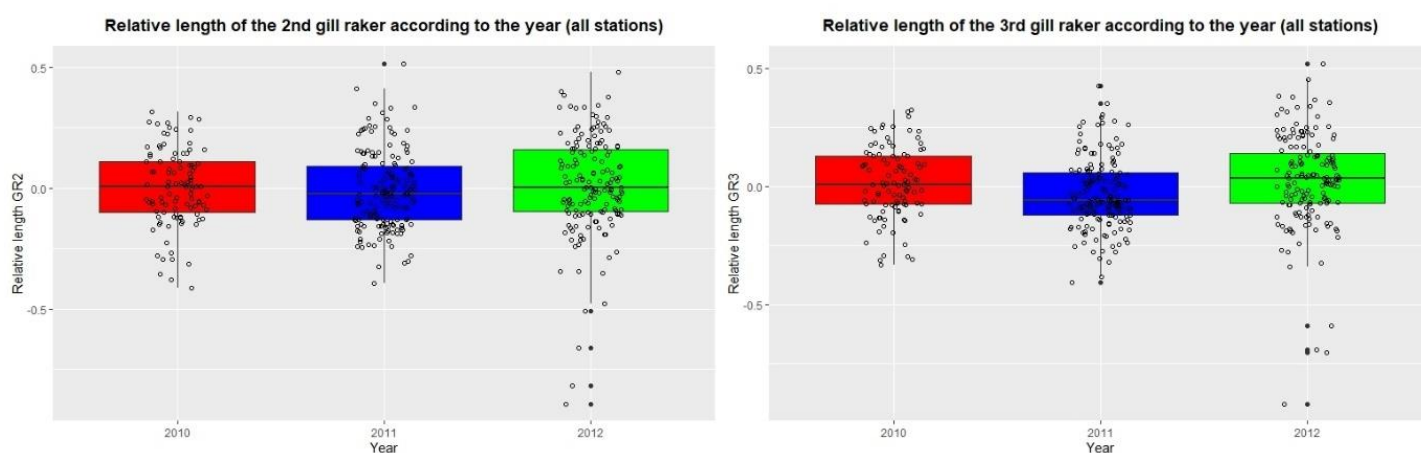
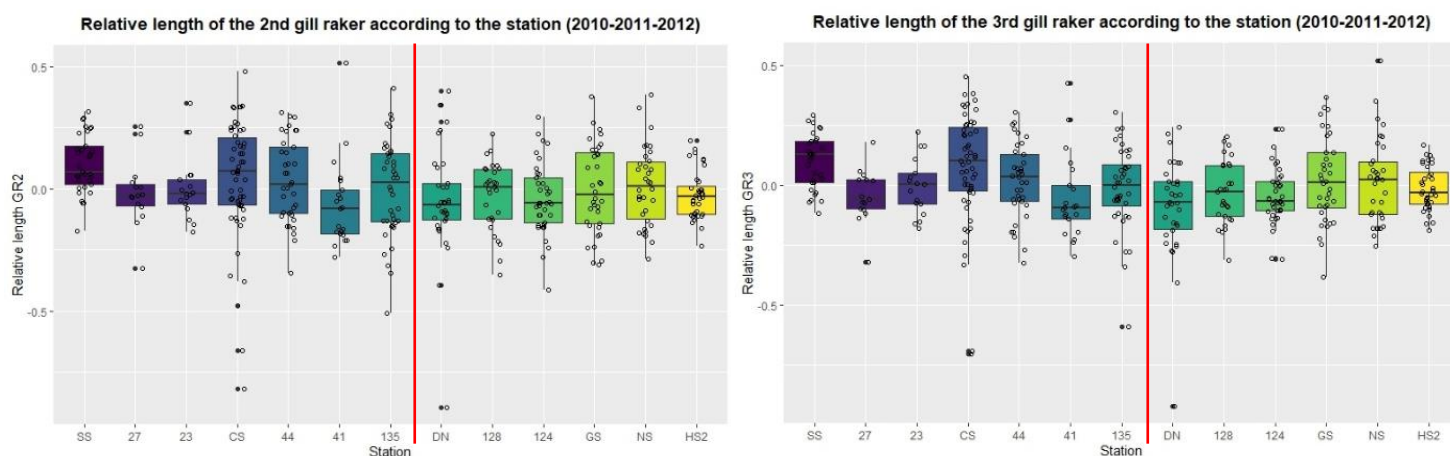


Figure 14 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de l'année de prélèvement sur toutes les stations

La longueur relative des deuxième et troisième branchiospines varie selon la station de provenance du poisson (Figure 15). Globalement, la longueur relative des branchiospines est plus grande chez les poissons issus du bassin Sud (significatif sur les stations SS, CS, 44 et 135), alors que cette longueur relative est moins grande chez les poissons issus du bassin Nord (significatif sur les stations DN, 124 et HS2) (Figure 4). De plus, la répartition des données de longueurs relatives sur une même station diffère d'une station à l'autre, due à des variations plus importantes au niveau

de la longueur des branchiospines au sein d'une même station, comparativement aux autres stations étudiées. Ainsi, les variations de longueur des branchiospines sont moins importantes au sein de la station HS2 qu'au sein de la station CS par exemple.

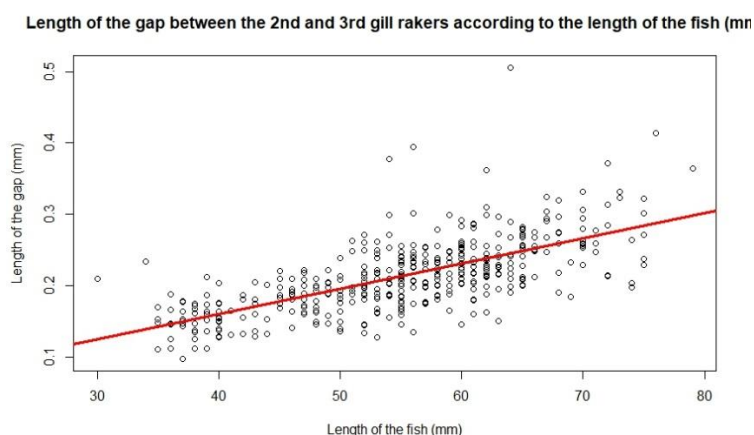


*Figure 15 : (a) longueur relative de la branchiospine numéro 2 et (b) longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années. Les stations du bassin Sud (eaux froides) sont à gauche du trait rouge tandis que les stations du bassin Nord (eaux chaudes) sont à droite.*

### III.3.2. Espacement entre les deuxième et troisième branchiospines

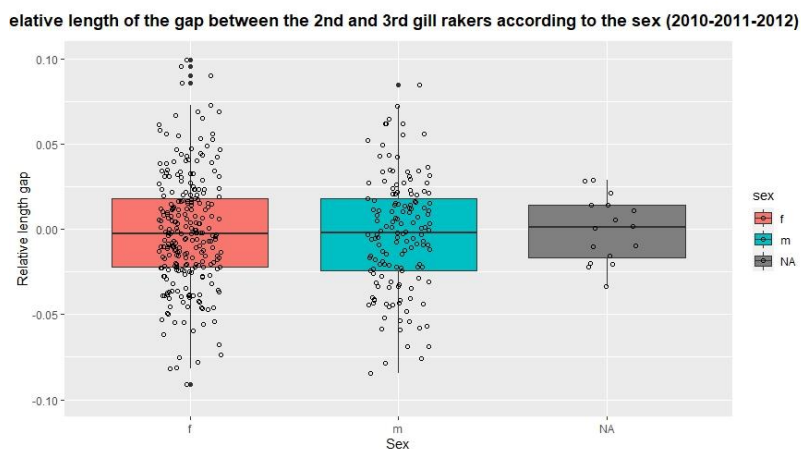
L'espacement entre les branchiospines 2 et 3 est en général aux alentours de 0,2 mm (Figure 10).

Il existe une relation proportionnelle entre la longueur de l'espacement entre les branchiospines et la longueur du poisson (Figure 16). Plus le poisson est grand et plus la longueur de l'espacement entre les branchiospines est grande. Il convient donc pour la suite de l'analyse des résultats de prendre en compte la longueur relative de l'espacement par rapport à la longueur du corps du poisson (analyse des résidus).



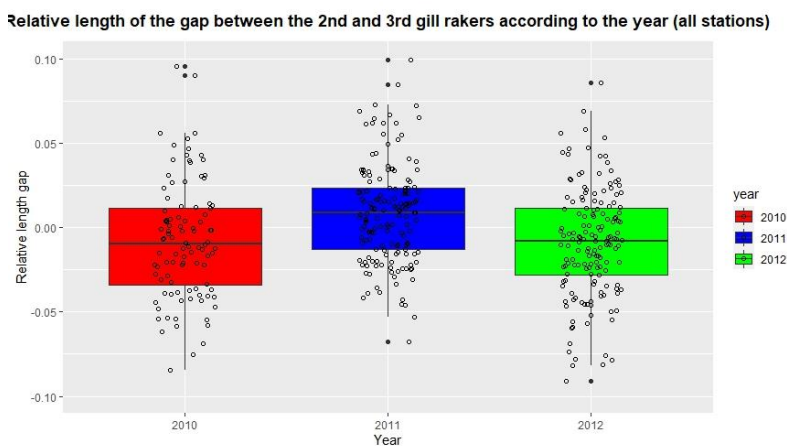
*Figure 16 : longueur de l'espacement entre les branchiospines numéro 2 et 3 en fonction de la longueur du poisson (mm)*

La longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 est similaire entre les individus femelles et mâles de l'espèce étudiée (Figure 17).



*Figure 17 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction du sexe du poisson sur les 3 années (f : femelle, m : mâle)*

La longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 est similaire entre les années 2010 et 2012, mais elle est plus importante pour l'année 2011 (Figure 18). (Cette différence pour l'année 2011 s'explique par le fait que les années paires ont été traitées par une autre personne, les différences d'interprétation d'« espacement entre les branchiospines » sont importantes, notamment selon les bases prises pour les mesures).



*Figure 18 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de l'année de prélèvement sur toutes les stations*

La longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 ne présente pas de différences significatives entre les différentes stations, les longueurs sont similaires entre les deux bassins (Figure 19).

Relative length of the gap between the 2nd and 3rd gill rakers according to the station (2010-2011-2012)

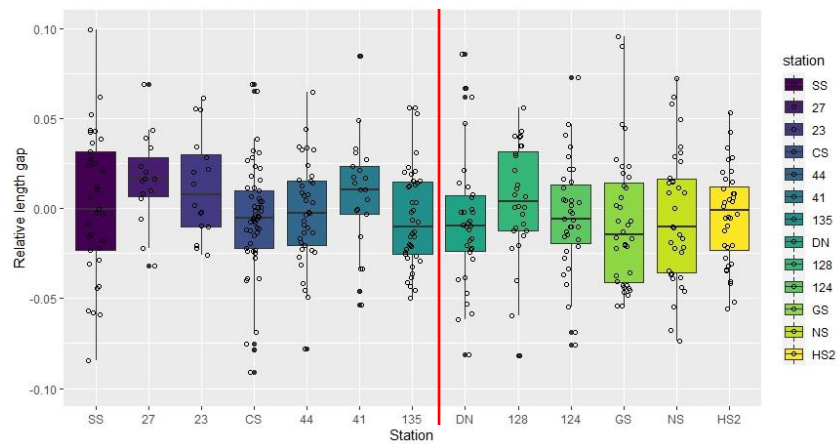


Figure 19 : longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années.

Les stations du bassin Sud (eaux froides) sont à gauche du trait rouge tandis que les stations du bassin Nord (eaux chaudes) sont à droite.

### III.3.3. Nombre de branchiospines

La plupart des poissons étudiés ont un nombre de branchiospines égal à 13 ou 14, mais un autre groupe se dégage, possédant un nombre plus élevé de branchiospines (environ 20) (Figure 11).

Il n'existe pas de relation proportionnelle entre le nombre de branchiospines et la longueur totale du poisson (Figure 20). Le nombre de branchiospines est donc indépendant de la taille du poisson.

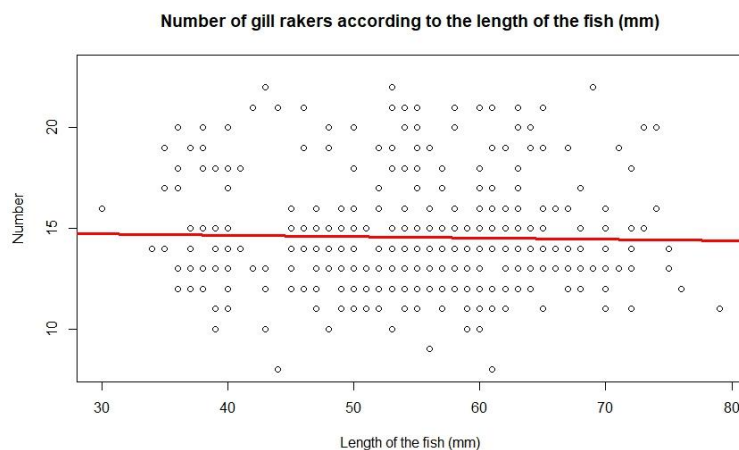


Figure 20 : nombre de branchiospines en fonction de la longueur du poisson (mm)

Le nombre de branchiospines est fortement similaire entre les individus femelles et mâles de l'espèce étudiée (Figure 21).

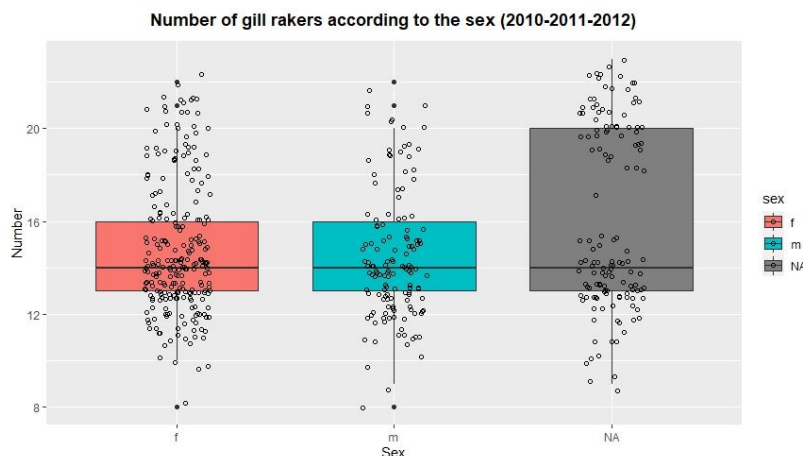


Figure 21 : nombre de branchiospines en fonction du sexe du poisson sur les 3 années  
(f : femelle, m : mâle)

Le nombre de branchiospines est stable entre 2010 et 2011 mais augmente fortement en 2012 (Figure 22).

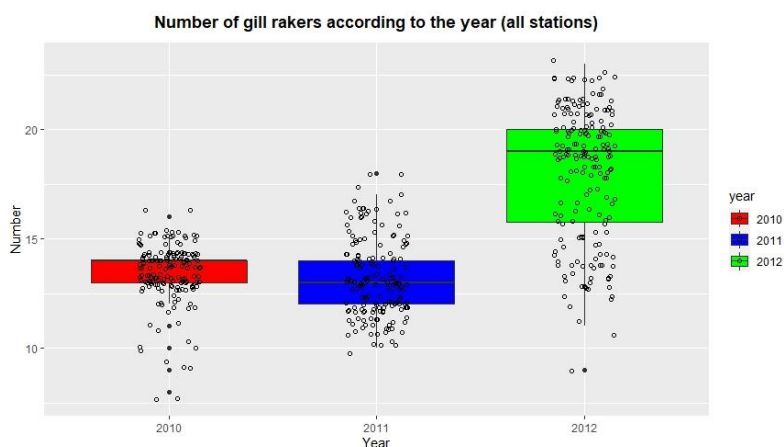


Figure 22 : nombre de branchiospines en fonction de l'année de prélèvement sur toutes les stations

Le nombre de branchiospines est relativement disparate entre les stations (Figure 23). Ce nombre est notamment plus important et dispersé au sein de la station 124 mais plus bas et moins dispersé au sein de la station 41. Ces résultats sont donc peu significatifs pour tirer des conclusions quant à l'influence des stations sur le nombre de branchiospines.

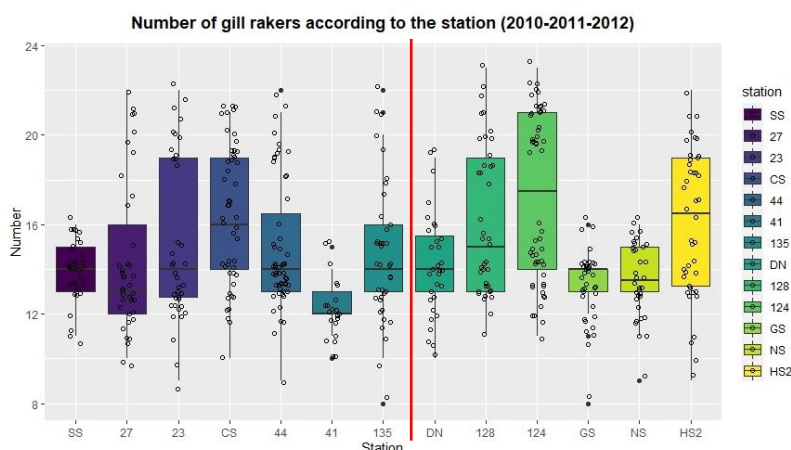


Figure 23 : nombre de branchiospines en fonction de la station de prélèvement sur les 3 années. Les stations du bassin Sud (eaux froides) sont à gauche du trait rouge tandis que les stations du bassin Nord (eaux chaudes) sont à droite.

## III.4. Discussion

### III.4.1. Interprétation des résultats

Ce projet a permis de montrer que la longueur relative des deuxième et troisième branchiospines est légèrement plus grande chez les individus mâles, qu'elle est stable au cours du temps, et qu'elle est plus grande chez les poissons issus du bassin Sud que ceux issus du bassin Nord. Concernant l'espacement entre les branchiospines 2 et 3, sa longueur relative est similaire entre les individus femelles et mâles, stable au cours du temps, et similaire entre les stations. Enfin, le nombre de branchiospines est indépendant de la taille du poisson, similaire entre individus femelles et mâles, semble évoluer au cours du temps, et ne montre pas de liens particuliers entre les stations des deux bassins.

Le faible nombre d'années étudiées ne nous permet pas de déterminer une évolution importante des caractéristiques étudiées. Il serait donc intéressant d'ajouter les données des années suivantes sur une plus grande période afin d'observer les tendances d'évolution. Cette étude a cependant montré que la morphologie des traits étudiés de l'épinoche diffère selon les habitats, laissant ainsi deviner des différences subtiles entre les habitats dans les structures d'alimentation.

Sachant que les branchiospines plus longues et plus nombreuses, ainsi que les intervalles plus étroits entre les branchiospines, sont plus efficaces sur de petites proies (zooplancton limnétique), et que les branchiospines plus courtes et moins nombreuses, et les intervalles plus larges, conviennent mieux à l'alimentation sur de grandes proies (macroinvertébrés benthiques) (Millet et al., 2013), nous pouvons dire que les épinoches du bassin Sud (eaux froides) privilégient les petites proies présentes dans la colonne d'eau, contrairement aux épinoches du bassin Nord (eaux chaudes) préférant les plus grosses proies près du fond.

La taille du corps, la longueur des branchiospines et la largeur de l'intervalle sont connues pour être plastiques, tandis que la variation du nombre de branchiospines a souvent une base génétique plus solide (Millet et al., 2013). Cette base génétique pourrait donc expliquer le manque de relations entre les différentes stations et l'évolution au cours des années de ce trait phénotypique.

Enfin, les différences dans la morphologie trophique observées ici pourraient être liées à une adaptation au milieu de vie et au régime alimentaire du poisson, en lien avec la nourriture disponible sur son lieu de vie. Ainsi, il serait intéressant de comparer les résultats obtenus précédemment avec le contenu des estomacs de ces mêmes poissons.

#### III.4.2. Limites de l'étude

Concernant les difficultés rencontrées lors de cette étude, il s'agit principalement de problèmes liés aux échantillons ainsi qu'à leur nombre pour certaines années ou stations.

Le manque de certaines données, comme la taille de certains poissons, a limité le nombre d'échantillons analysés. Ainsi, sur les 544 échantillons de départ, seuls 423 échantillons ont été utilisés pour la création des graphiques en lien avec les longueurs relatives.

Pour certaines années ou stations, les densités de populations dans le lac n'ont pas permis de capturer assez de poissons, laissant des bases de données moins fournies, pouvant poser des problèmes de représentativité. Afin d'affiner les résultats, il serait intéressant de continuer l'étude et d'inclure si possible un plus grand nombre d'échantillons par stations pour avoir une meilleure vision de l'évolution générale et des tendances.

Le travail réalisé est fortement soumis aux erreurs humaines, car il s'agit de manipulations précises et minutieuses. Certains échantillons étaient inutilisables car mal conservés dans l'alcool ou dans les bocaux. D'autres échantillons étaient fortement endommagés, suite à la dissection de l'estomac mal réalisée ou à une coloration trop puissante ayant détruit les tissus branchiaux. En effet, tout le processus lié à l'étude des branchiospines étant en fin de chaîne, chacune des dégradations au cours des autres étapes d'analyse entraînent des difficultés dans les mesures. De cette manière, un grand nombre d'échantillons a dû être retiré pour les mesures des branchiospines.

Un autre problème concerne les manipulations réalisées par des personnes différentes. En effet, les mesures peuvent différer entre les personnes qui les réalisent, selon les interprétations et les choix de chacun. Les mesures effectuées sur le logiciel ImageJ étaient notamment difficiles et souvent imprécises car les photographies étaient généralement de mauvaises qualités, il a donc souvent fallu deviner les formes observées et les interprétations de chacun ont alors une grande importance. Il serait

nécessaire de développer un protocole précis et rigoureux afin d'assurer les bases de la prise de mesure pour chaque personne devant les réaliser.

Les étiquettes associées aux poissons étant écrites à la main, il a souvent été difficile de lire correctement le numéro du poisson. Il serait nécessaire d'imprimer plutôt les étiquettes avec une police bien visible pour éviter ce problème. De même, de nombreuses notes prises au sujet de traitements et manipulations effectuées sur certains poissons ont été faites à la main, sans trace informatique ou mise à jour dans les bases de données, obligeant à délaissier une grande partie des échantillons car certains avaient déjà été traités et mélangés avec les poissons non traités.

## IV. Retour réflexif sur l'expérience

Ce stage a été une expérience enrichissante à de nombreux points de vue. Tout d'abord, le fait de devoir communiquer exclusivement en anglais m'a permis d'améliorer mon niveau, et travailler avec des personnes venues de pays différents a permis des échanges culturels très intéressants. Le stage a également fait appel à des compétences diverses, notamment en termes de communication et d'organisation au sein d'un groupe. Parfois, un manque de coordination ou de discussion pouvait mener à des incompréhensions, mais tous les problèmes étaient rapidement résolus après échange avec l'ensemble des personnes impliquées dans l'étude. Le fait d'organiser une réunion chaque semaine permettait de se rendre compte de l'avancement et de préparer la suite de l'étude en accord avec le travail des autres participants.

Concernant le travail réalisé, ce stage m'a permis de découvrir le monde de la recherche et du laboratoire. La découverte et l'utilisation de nouveaux outils était assez prenant, tout comme l'obtention des premiers résultats après avoir correctement effectué une manipulation. Cependant, le travail devenait rapidement répétitif, et ressemblait à un travail à la chaîne ne nécessitant pas de réflexion ou de recul, pouvant parfois mener à une fatigue morale ou musculaire. Par ailleurs, certaines méthodes de travail qui m'étaient enseignées me paraissaient peu rigoureuses, à l'origine d'erreurs diverses ou de résultats peu concordants avec ceux obtenus précédemment. Malgré cela, il m'était possible de me référer à mes superviseurs pour toute question relative aux manipulations car ils étaient toujours disponibles.

Le stage m'a également permis d'en apprendre plus sur les épinoches à trois épines, et sur les organes internes des poissons de manière plus générale. J'ai apprécié le sentiment de participer à la découverte de nouveaux liens entre traits phénotypiques et habitats, dans le cadre de l'alimentation du poisson. Les résultats produits seront utiles pour la suite de l'étude ainsi qu'à d'autres recherches ailleurs dans le monde.

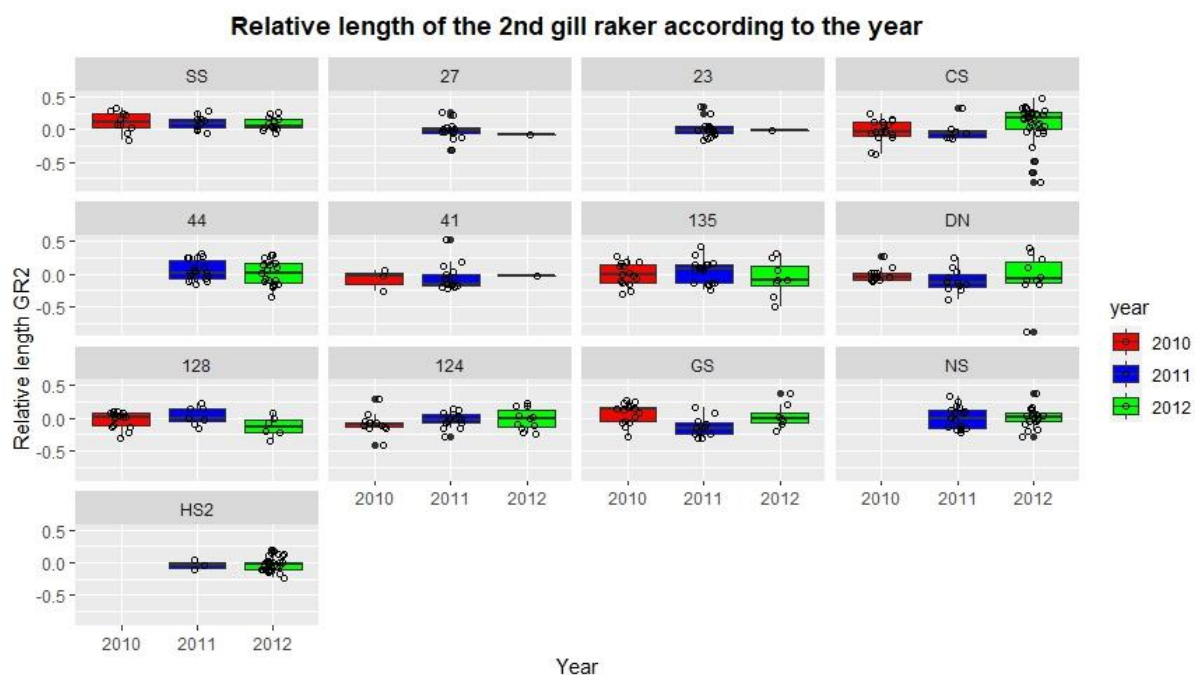
Pour finir, malgré tous les points positifs liés à la recherche en laboratoire, je ne pense pas exercer un métier similaire dans ma future carrière professionnelle. Je souhaite exercer dans un domaine plus large, prenant en compte le milieu aquatique dans sa globalité, avec les aspects morphologiques du milieu ainsi que l'ensemble des espèces animales et végétales présentes.

## Bibliographie

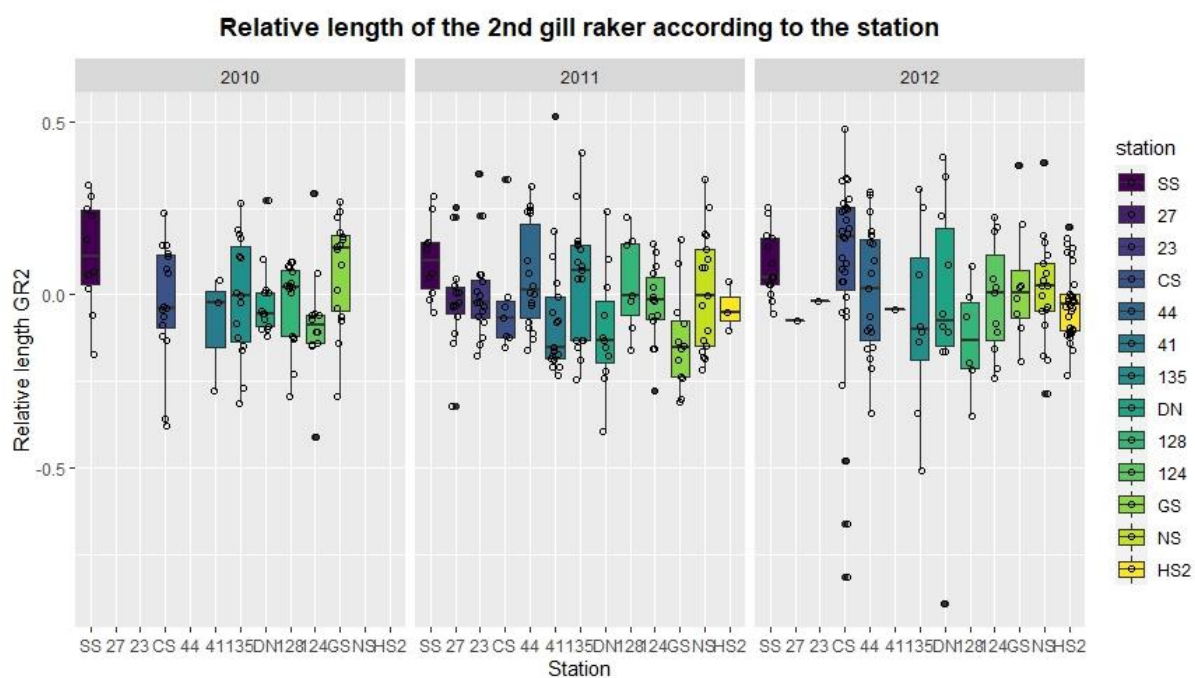
- Bell, M. A., & Foster, S. A. (1995). The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback. *The Journal of Animal Ecology*, 64(3), 418. <https://doi.org/10.2307/5902>
- Berner, D., Adams, D. C., Grandchamp, A.-C., & Hendry, A. P. (2008). Natural selection drives patterns of lake-stream divergence in stickleback foraging morphology. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1653–1665. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01583.x>
- Budy, P., Haddix, T., & Schneidervin, R. (2005). Zooplankton Size Selection Relative to Gill Raker Spacing in Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134(5), 1228–1235. <https://doi.org/10.1577/T04-159.1>
- Glazer, A. M., Cleves, P. A., Erickson, P. A., Lam, A. Y., & Miller, C. T. (2014). Parallel developmental genetic features underlie stickleback gill raker evolution. *EvoDevo*, 5(1), 19. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-19>
- Hessen, D. O., Andersen, R., Hindar, K., & Skurdal, J. (1988). Food selection and competition in salmonids as reflected by gill-raker number and morphology. *Journal of Applied Ichthyology*, 4(3), 121–129. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1988.tb00551.x>
- Kahilainen, K. K., Siwertsson, A., Gjelland, K. Ø., Knudsen, R., Bøhn, T., & Amundsen, P.-A. (2011). The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish. *Evolutionary Ecology*, 25(3), 573–588. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9411-4>
- Kristjánsson, B. K., Skúlason, S., & Noakes, D. L. G. (2008). Morphological segregation of Icelandic threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 247–257. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2002.tb02086.x>
- Millet, A., Kristjánsson, B. K., Einarsson, Á., & Räsänen, K. (2013). Spatial phenotypic and genetic structure of threespine stickleback ( *Gasterosteus aculeatus* ) in a heterogeneous natural system, Lake Mývatn, Iceland. *Ecology and Evolution*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ece3.712>

- Roesch, C., Lundsgaard-Hansen, B., Vonlanthen, P., Taverna, A., & Seehausen, O. (2013). Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(7), 1578–1587. <https://doi.org/10.1111/jeb.12166>
- Skúlason, S., Parsons, K. J., Svanbäck, R., Räsänen, K., Ferguson, M. M., Adams, C. E., Amundsen, P., Bartels, P., Bean, C. W., Boughman, J. W., Englund, G., Guðbrandsson, J., Hooker, O. E., Hudson, A. G., Kahilainen, K. K., Knudsen, R., Kristjánsson, B. K., Leblanc, C. A., Jónsson, Z., ... Snorrason, S. S. (2019). A way forward with eco evo devo: An extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biological Reviews*, 94(5), 1786–1808. <https://doi.org/10.1111/brv.12534>
- Wootton, R. J. (1984). *A Functional Biology of Sticklebacks*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8513-8>

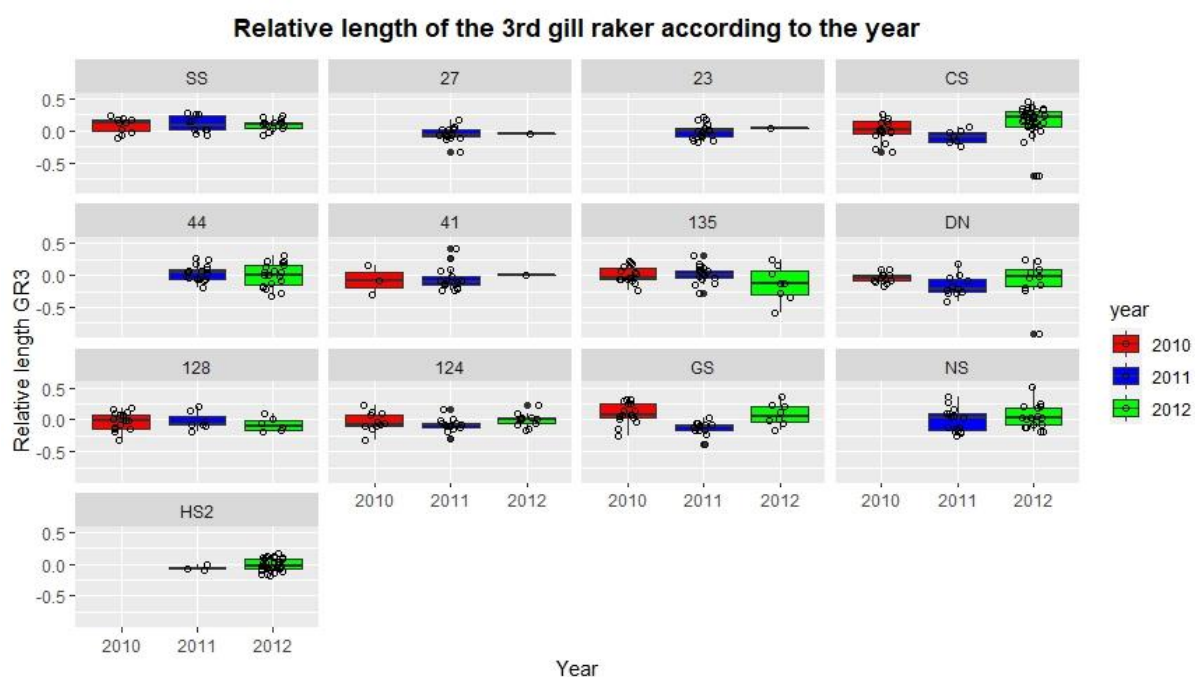
## Annexes



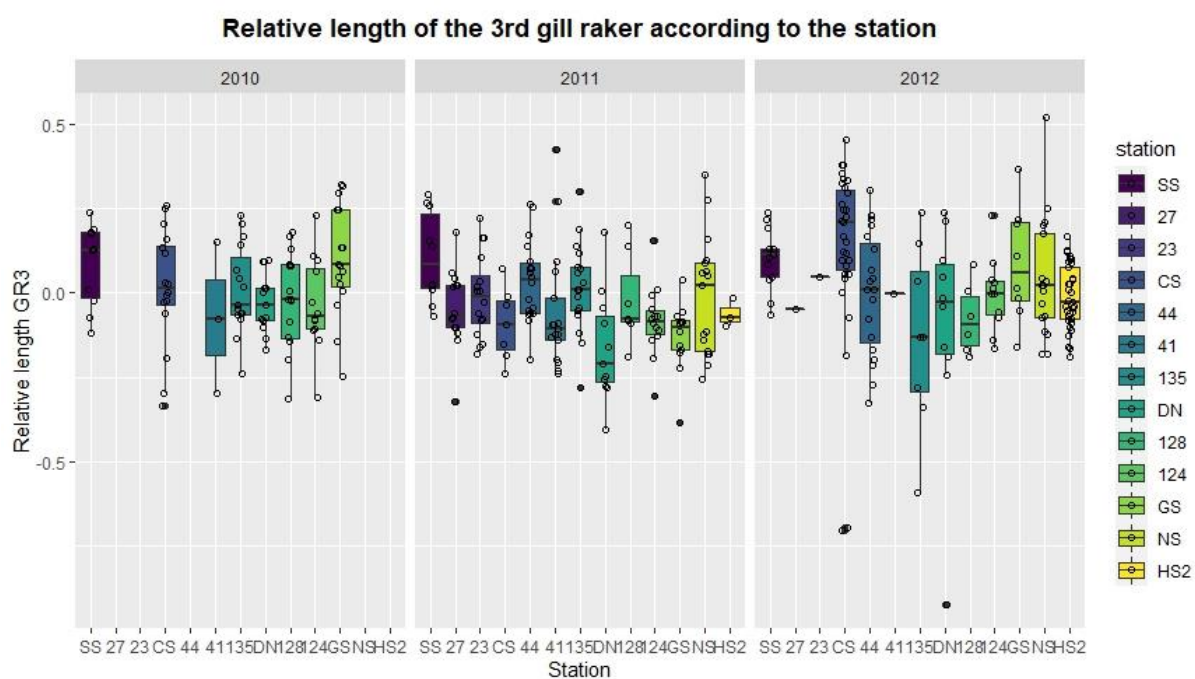
*Annexe 1 : longueur relative de la branchiospine numéro 2 en fonction de l'année de prélèvement selon les stations*



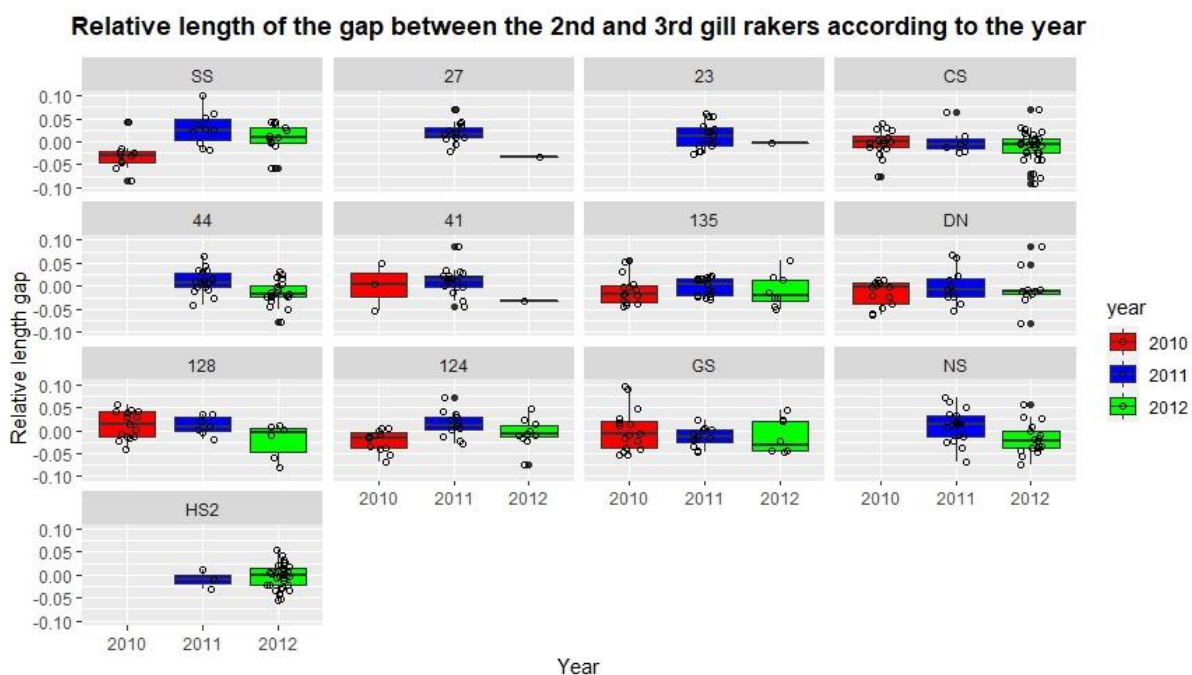
*Annexe 2 : longueur relative de la branchiospine numéro 2 en fonction de la station de prélèvement selon les années*



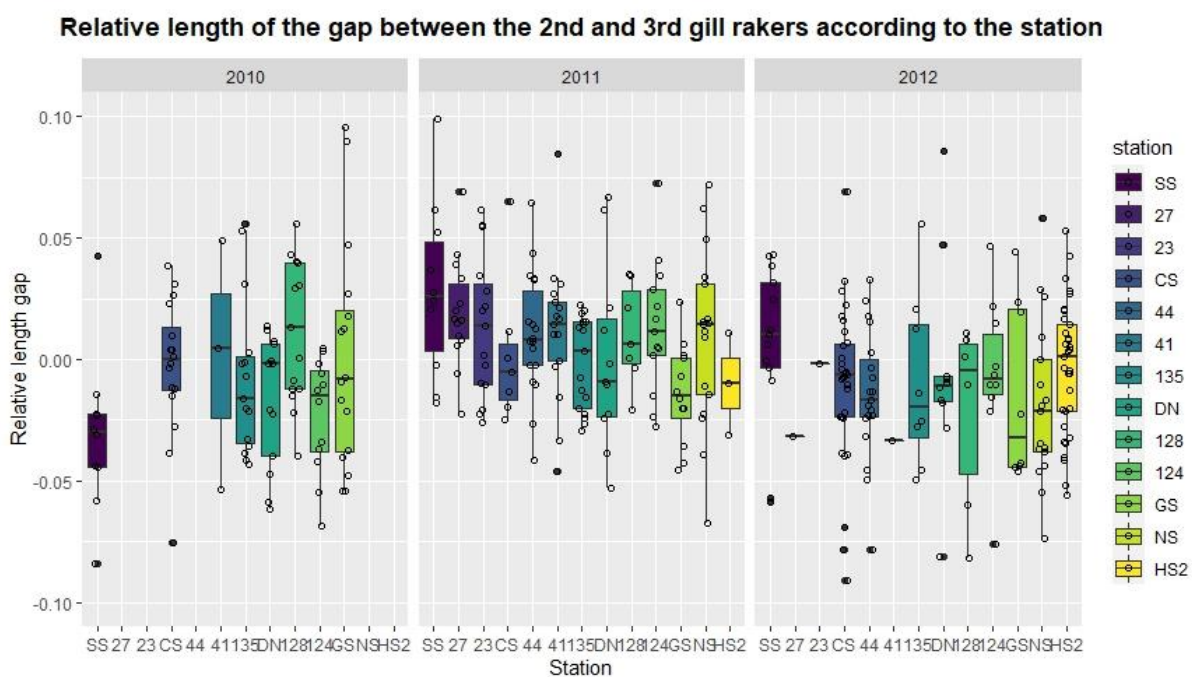
*Annexe 3 : longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de l'année de prélèvement selon les stations*



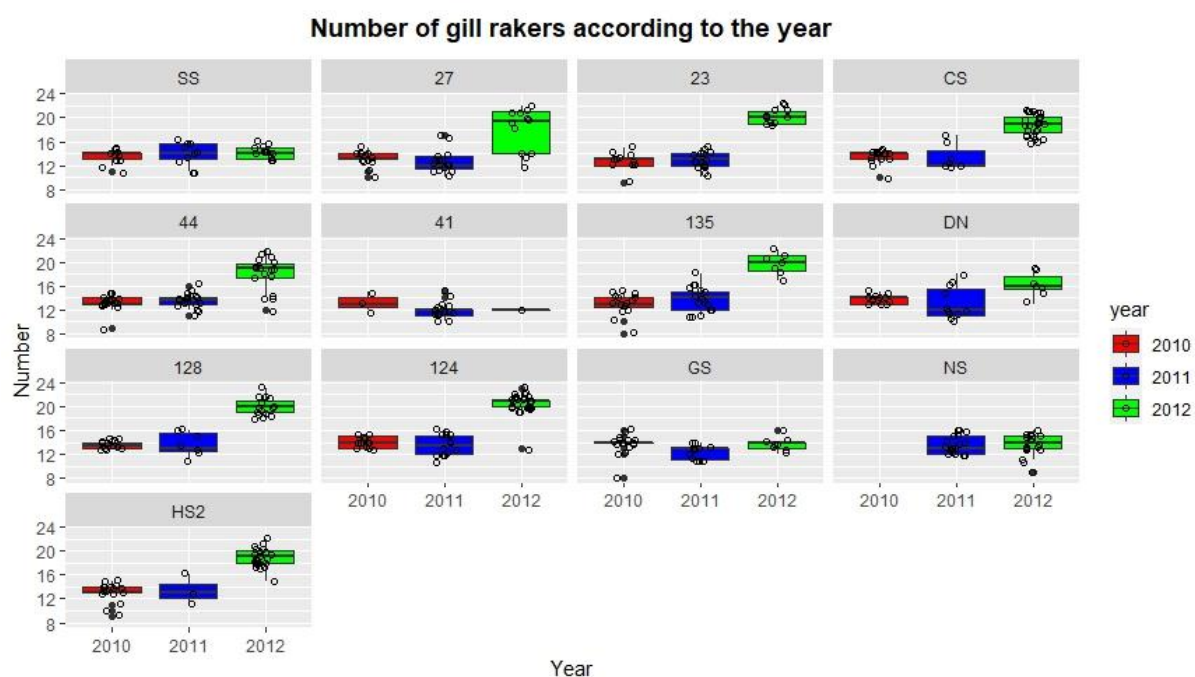
*Annexe 4 : longueur relative de la branchiospine numéro 3 en fonction de la station de prélèvement selon les années*



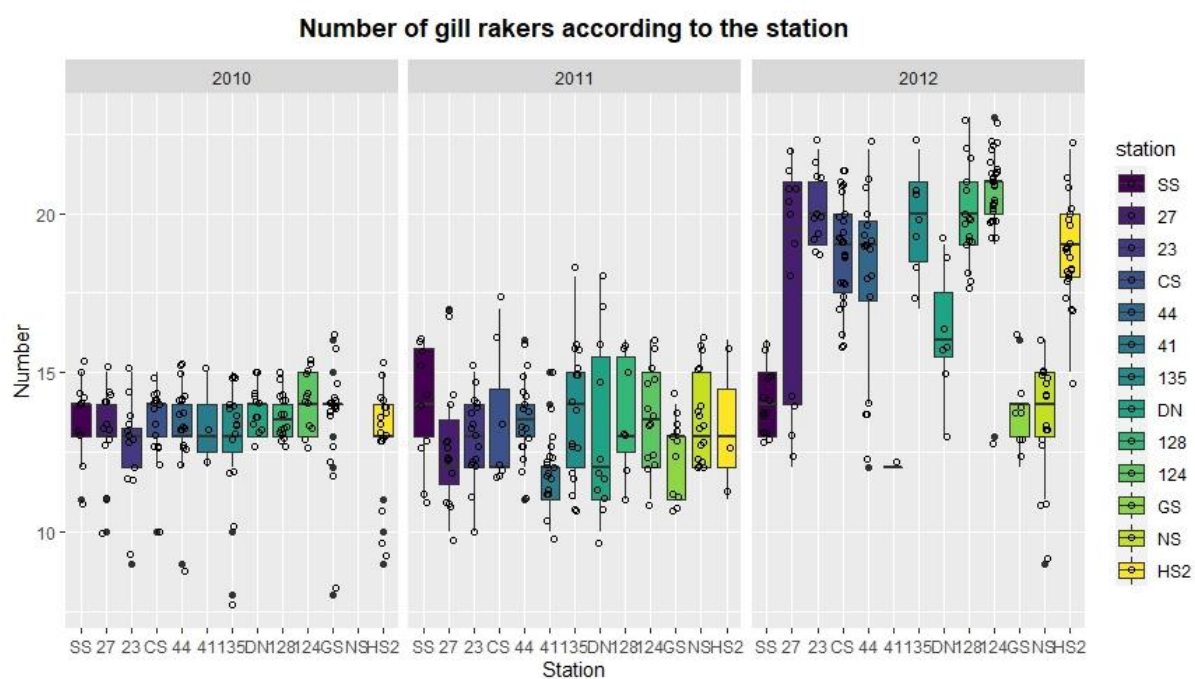
*Annexe 5 : longueur relative de l'espace entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de l'année de prélèvement selon les stations*



*Annexe 6 : longueur relative de l'espace entre les branchiospines 2 et 3 en fonction de la station de prélèvement selon les années*



*Annexe 7 : nombre de branchiospines en fonction de l'année de prélèvement selon les stations*



*Annexe 8 : nombre de branchiospines en fonction de la station de prélèvement selon les années*



**POLYTECH<sup>®</sup>**  
TOURS

35 ALLÉE FERDINAND DE LESSEPS  
37200 TOURS

Félix Mendes

2021-2022

## Titre : Évolution spatiale et temporelle du phénotype de caractères trophiques de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) du lac Mývatn, Islande

Résumé : Les épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) sont des poissons d'eau douce et marine, notamment retrouvés dans le lac Mývatn, au Nord-Est de l'Islande, où l'espèce peut présenter des variations phénotypiques grâce à la grande diversité d'habitats présente. Le stage effectué a consisté en l'analyse d'échantillons d'arcs branchiaux issus d'épinoches à trois épines provenant de différents endroits dans le lac, entre 2010 et 2012. Après dissection et coloration, les arcs branchiaux ont été pris en photo et des mesures de différentes structures de ces arcs ont été effectuées. Les résultats montrent que la longueur relative des deuxième et troisième branchiospines est stable au cours du temps et qu'elle est plus grande chez les poissons issus du bassin Sud. La longueur relative de l'espacement entre les branchiospines 2 et 3 est stable au cours du temps et similaire entre les stations.

Abstract : Threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) are freshwater and marine fish, particularly found in Lake Mývatn in northeastern Iceland, where the species can exhibit phenotypic variations due to the wide variety of habitats present. The internship consisted of the analysis of samples of branchial arches from three-spined sticklebacks from different locations in the lake between 2010 and 2012. After dissection and staining, the gill arches were photographed and measurements of different structures of these arches were made. The results show that the relative length of the second and third gill rakers is stable over time and is greater in fish from the southern basin. The relative spacing between gill raker 2 and gill raker 3 is stable over time and similar between stations.

Mots Clés : épinoche à trois épines, lac Mývatn, branchiospines

Hólar University, Háskólinn á Hólum 551 Sauðárkrókur, Islande

Tuteur entreprise :

Bjarni K. Kristjánsson

Professeur

Tuteur académique :

Sabine Greulich