Rapport de stage individuel

4ème année

Évolution des traits défensifs de l'épinoche à trois épines *(Gasterosteus aculeatus)* du lac Mývatn au cours du temps et de l'espace

Hólar University College
Hólum i Hjaltadal, Sauðárkrókur
551, Iceland

Tuteur entreprise :
Bjarni K. Kristjánsson
Professeur à Hólar University College

Tuteur académique :
Sabine Greulich

Anthéa Montjaux

IMA
2021-2022

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier M. Bjarni Kristófer Kristjánsson, professeur à Hólar University College et tuteur entreprise, pour m'avoir fait confiance dans la réalisation de ce stage, ainsi que M. Joseph Phillips, chercheur postdoctoral, et Mme Ragna Guðrún Snorradóttir, étudiante diplômée, et tout le corps enseignant pour leur bienveillance et leur encadrement tout au long de cette expérience à Hólar University College.

Je souhaite également remercier Mme. Sabine Greulich, enseignant chercheur et tuteur académique à Polytech Tours, pour avoir accepté d'encadrer et d'évaluer ce stage.

Le processus de recherche de stage a été grandement facilité grâce aux contacts et partenariats établis par l'équipe Ingénierie des Milieux Aquatiques (IMA) de Polytech Tours, et particulièrement M. Stéphane Rodrigues, enseignant chercheur et responsable de la filière IMA, que je remercie d'autant plus. Merci également à Mme. Annabelle Nour et Mme. Pascaline Robin, personnel BIATSS à Polytech Tours, dont l'efficacité et la réactivité ont permis à toutes les démarches administratives nécessaires pour partir d'être réalisées sans encombre.

Enfin, le bon déroulement de ce stage à l'étranger n'aurait pu être assuré sans l'accueil chaleureux et les précieux conseils de toute l'équipe des stagiaires de Hólar, qui ont su nous intégrer, tant à l'environnement de travail qu'à la culture islandaise.

Et mes pensées bien évidemment à mes deux colocataires et collègues de stage, Félix Mendes et Nathan Requillart, avec qui nous avons passé un merveilleux trimestre en Islande.

Table des matières

Remerciements 1
Table des figures 3
Table des tableaux 4
Introduction 5
1. Contextualisation 6
a. Université de Hólar 6
b. Lac Mývatn 7
c. Epinoche à trois épines 9
d. Problématique 11
2. Matériel et Méthodes 12
a. Origine des échantillons 12
b. Capture et préparation des échantillons 13
c. Traitement des échantillons 14
d. Mesure des traits défensifs 16
3. Résultats 17
a. Méthode d'analyse 17
b. Plaques latérales 18
c. Epines dorsales 20
d. Epines pelviennes 24
e. Focus sur l'influence des stations et années 27
f. Influence du sexe sur les traits défensifs 28
4. Discussion et retour réflexif 29
Bibliographie 30

Table des figures

Figure 1 : Localisation du lieu de résidence et du lieu de stage par rapport à l'Islande (Montjaux, 2022). 6
Figure 2 : Organigramme simplifié de Hólar University College (Montjaux, 2022). 7
Figure 3 : Localisation du Lac Mývatn par rapport au laboratoire de Verið (Montjaux, 2022)..... 8
Figure 4 : (a)(b) Localisation (Bartrons et.al. 2015) et (c) découpage du Lac Mývatn (Millet et.al. 2013). 8
Figure 5 : Epinoche à trois épines (Gasterosteus aculeatus) (F. Melki / Biotope – INPN, 2021). 9
Figure 6 : Exemples de morphologies de plaques (a) complète, (b) partielle et (c) faible (Wootton, 1984)..... 10
Figure 7 : Représentation simplifiée du modèle ECO-EVO-DEVO avec en rouge les dimensions concernées par le suivi long terme (Skuli, 2019)..... 11
Figure 8 : Ensemble des stations définies sur le lac Mývatn (Phillips, 2022). 12
Figure 9 : (a) Lancé d'un piège à menés et (b)(c) recueil des spécimens capturés dans les sacs de congélation (Montjaux, 2022). 13
Figure 10 : (a) Spécimens dans les sacs de congélation et (b) plan de travail pour le tri et la mesure des épinoches (Montjaux, 2022). 13
Figure 11 : (a) Dissection d'une épinoche et (b) tubes de prélèvements (à gauche : tube digestif, à droite : parasites) (Montjaux, 2022). 14
Figure 12 : Premier rinçage au KOH1% des spécimens à colorer (Montjaux, 2022). 15
Figure 13 : Résultat après l'étape de décoloration au peroxyde d'hydrogène (Montjaux, 2022). 15
Figure 14 : Résultat après le procédé de coloration (Montjaux, 2022). 15
Figure 15 : Photographie d'un arc branchial au stéréo microscope après coloration (en rose les branchiospines) (Mendes, 2022). 16
Figure 16 : Exemple de photographie d'une épinoche après coloration (Montjaux, 2022). 16
Figure 17 : Mesure des traits défensifs à l'aide du logiciel ImageJ (Montjaux, 2022). 17
Figure 18 : Histogramme du nombre de plaques latérales (Montjaux, 2022). 18
Figure 19 : Représentation des données brutes du nombre de plaques latérales (Montjaux, 2022). . 18
Figure 20 : Evolution du nombre de plaques latérales en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022)..... 19
Figure 21 : Evolution du nombre de plaques latérales selon les stations, par année (Montjaux, 2022). 19
Figure 22 : Evolution du nombre de plaques latérales selon les années, par station (Montjaux, 2022). 20
Figure 23 : Histogrammes de la longueur des épines dorsales n°1 (gauche) et n°2 (droite) (Montjaux, 2022)..... 20
Figure 24 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine dorsale n°1 (Montjaux, 2022). 21
Figure 25 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine dorsale n°2 (Montjaux, 2022). 21
Figure 26 : Evolution de la longueur des épines dorsales n°1 et n°2 en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022). 22
Figure 27 : Evolution de la longueur de la première épine dorsale selon les stations, par année (Montjaux, 2022). 22
Figure 28 : Evolution de la longueur de la seconde épine dorsale selon les stations, par année (Montjaux, 2022). 23
Figure 29 : Evolution de la longueur de la première épine dorsale selon les années, par station (Montjaux, 2022). 23
Figure 30 : Evolution de la longueur de la deuxième épine dorsale selon les années, par station (Montjaux, 2022). 24

Figure 31 : Histogramme de la longueur de l'épine pelvienne (Montjaux, 2022). 24
Figure 32 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine pelvienne (Montjaux, 2022). 25
Figure 33 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022). 25
Figure 34 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne selon les stations, par année (Montjaux, 2022). 26
Figure 35 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne selon les années, par station (Montjaux, 2022). 26
Figure 36 : Carte du positionnement des stations sur le Lac Mývatn (Millet et.al. 2013). 28

Table des tableaux

Tableau 1 : Etude de significativité des différents facteurs sur le phénotype défensif (Montjaux, 2022). 27

Tableau 2 : Etude de l'occurrence des stations parmi les combinaisons station/année (Montjaux, 2022). 27

Introduction

Au terme de la deuxième année du cycle ingénieur proposé par le Département Aménagement et Environnement de Polytech Tours, spécialité Ingénierie des Milieux Aquatiques, un stage ingénieur de 12 semaines est réalisé. C'est dans ce contexte que s'inscrit le présent travail concernant l'étude de l'écologie évolutive des épinoches à trois épines (*Gasterosteus* aculeatus) avec l'Université de Hólar, s'étant déroulé du 6 juin au 26 août 2022.

Ce sujet de recherche est une déclinaison d'un projet beaucoup plus général visant à préserver la diversité biologique du lac Mývatn au travers de trois grandes dimensions : l'écologie (ECO), l'évolution (EVO) et le développement (DEVO) (Skuli, 2019).

Le lac Mývatn, comme de nombreux lacs du nord de l'Islande, est un milieu jeune et riche en biodiversité, récemment recolonisé après une longue période de glaciation. Pourtant, en observant les individus des espèces autochtones, différents phénotypes peuvent être identifiés, parfois même à l'échelle d'une même population. L'objectif du suivi à long terme du lac est ainsi de surveiller ces variations phénotypiques en analysant les interactions entre un environnement et ses individus (Hólum, 2022).

D'abord centré sur les oiseaux aquatiques et les diptères du lac Mývatn, ce travail de suivi à long terme a été étendu aux épinoches à trois épines en 1989, et repris par l'université de Hólar en 2008 (Hólum, 2022). Chez cette espèce, trois principaux paramètres sont étudiés : la longueur et le contenu du tube digestif (incluant la potentielle présence de parasites), la conformation des branchiospines (organes impliqués dans l'alimentation du poisson) et enfin la taille et disposition des traits défensifs de l'épinoche (impactant entre autres la survie des individus face à la pression de prédation).

Ainsi, l'objectif de ce rapport est d'étudier les variations au fil des années dans la configuration des traits défensifs de l'épinoche, afin d'en comprendre la répartition selon le sexe, le bassin et l'habitat des poissons, au sein du lac Mývatn.

Pour ce faire, dans un premier temps une recontextualisation plus détaillée sera proposée pour développer plus amplement l'intérêt du lac Mývatn et de l'épinoche à trois épines dans le cadre de cette étude. Dans un second temps, seront énoncées la méthodologie de prélèvement et les différentes étapes de traitement des échantillons permettant d'aboutir aux données relatives aux traits défensifs. Enfin, l'analyse des résultats détaillés concernant les plaques latérales, les épines dorsales et les épines pelviennes des épinoches du lac Mývatn permettront de conclure cette étude.

1. Contextualisation

a. Université de Hólar

Comme mentionné précédemment, cet exercice de stage s'est déroulé grâce à l'Université de Holar (Hólar University College), située au nord de l'Islande, au sein de la commune de Skagafjörður. Il est de coutume pour les étudiants effectuant un stage à Hólar University (et une partie du personnel de l'université) de graviter quotidiennement entre deux lieux : tandis que les résidences étudiantes et l'Université se situent à Hólar, le centre de recherche piscicole international, nommé Verið, est situé sur le port de Sauðárkrókur, c'est-à-dire à 32km de Hólar *(Figure 1).*

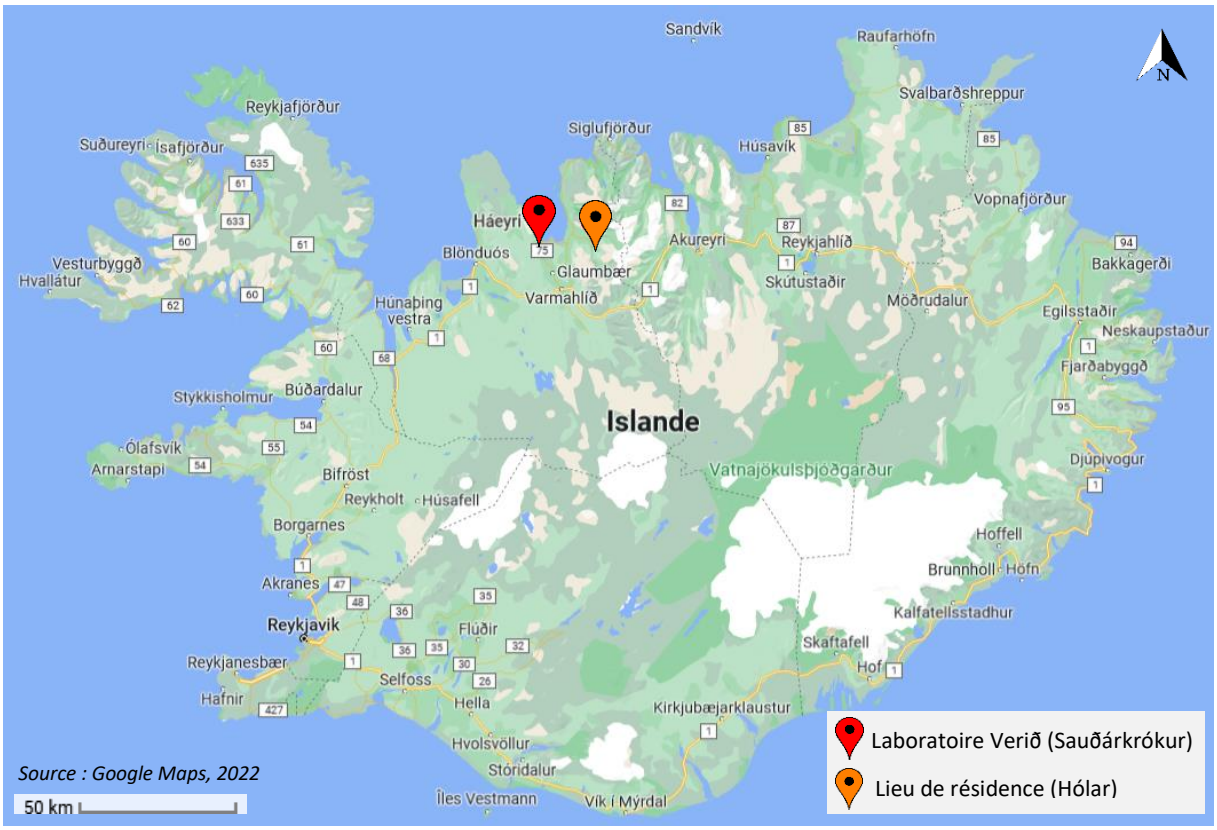

Figure 1 : Localisation du lieu de résidence et du lieu de stage par rapport à l'Islande (Montjaux, 2022).

L'Université de Hólar fut fondée en 1106 par l'évêque Jón Ögmundsson, faisant d'elle une des plus anciennes universités d'Europe. Elle est aujourd'hui dirigée par Mme Hólmfríður Sveinsdóttir et regroupe trois départements : le Département de Science Equestre (Equine Studies), le Département de Tourisme Rural (Rural Tourism), et le Département d'Aquaculture et Biologie Piscicole (Aquaculture and Fish Biology) (*Figure 1*). En tout, l'Université accueille environ 200 étudiants et une cinquantaine de membres du personnel.

Le département d'Aquaculture est représenté par M.Stefán Óli Steingrímsson et est composé de professeurs et professeurs associés (dont fait partie M. Bjarni Kristófer Kristjánsson), de chercheurs post-doctorat, d'étudiants diplômés (doctorats et masters) ainsi que de nombreux stagiaires internationaux aux origines diverses, avec néanmoins une forte présence française (*Figure 2*).

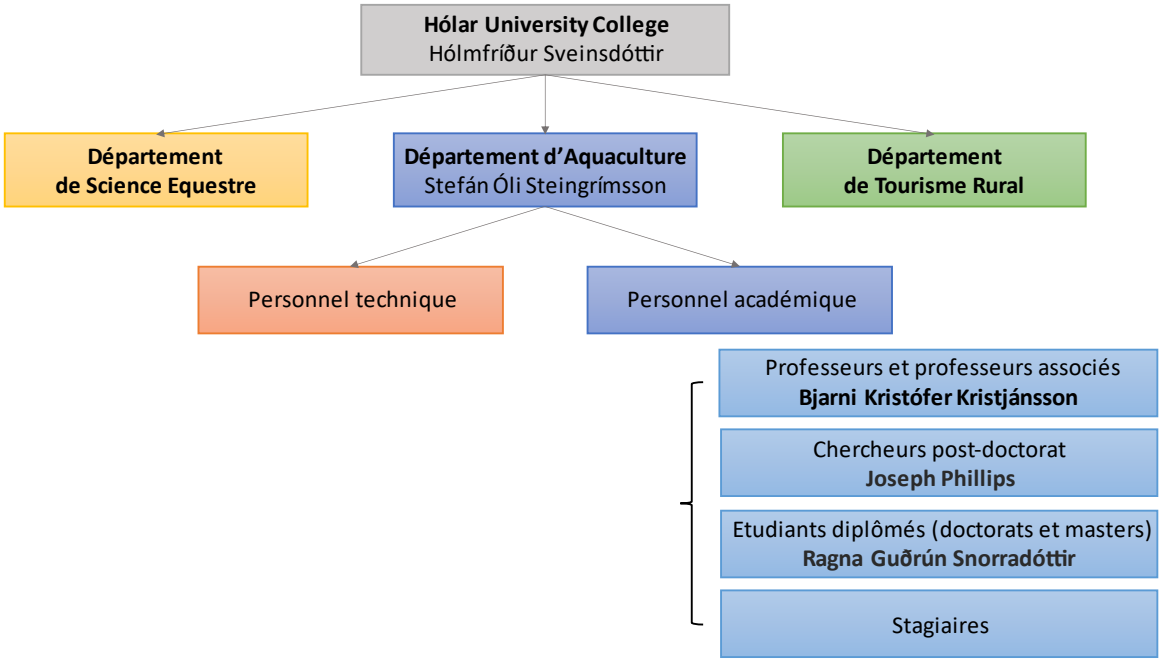

Figure 2 : Organigramme simplifié de Hólar University College (Montjaux, 2022).

L'objectif du département d'aquaculture, à travers ses nombreux programmes de recherche et collaborations, est de permettre une aquaculture durable en conciliant recherche et éducation. Il oeuvre ainsi à parfaire les connaissances concernant l'évolution de la faune piscicole selon les conditions spatio-temporelles des écosystèmes. Pour cela, le département étudie les variations génétiques, phénotypiques mais aussi comportementales de différentes espèces.

Actuellement, le département est centré autour de deux principaux sujets de recherche : l'étude de l'écologie, de l'évolution et du développement des épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) et l'étude du comportement des ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus*) et autres salmonidés du lac Mývatn.

b. Lac Mývatn

Le lac Mývatn (Mývatn Lake) est un des terrains d'étude principaux du département d'Aquaculture. Situé à environ 200km du laboratoire de Verið (*Figure 3*), à proximité du Krafla (zone volcanique très active), le lac dispose d'une grande diversité d'habitats faunistiques et floristiques et est protégé par la convention de RAMSAR (relative aux zones humides d'importance internationale) (Gautier, 2021).

Formé il y a environ 2300 ans, le lac Mývatn est un lac eutrophe jeune, peu profond et découpé en deux bassins (*Figure 4*). Le bassin Nord (N basin) est plus petit (8.5km2), plus profond (jusqu'à 5.5m) et alimenté par des eaux chaudes (jusqu'à 30°C) ; tandis que le bassin Sud (S basin) est plus grand (28.2km2), moins profond (maximum 4m) et alimenté par des eaux froides (5°C). Les caractéristiques biotiques des deux bassins (telles que les concentrations en végétation, phytoplancton, zooplancton, chironomes, poissons ou encore en oiseaux piscivores) divergent également, offrant une grande diversité d'habitats pour la faune et flore du lac (Millet et.al., 2013).

Pour en faciliter l'étude, les habitats ont été découpés en 5 groupes selon les types de végétation et de substrat : l'habitat chaud (« warm ») est caractérisé par des arrivées d'eau chaude (23.4°C toute l'année) et un substrat contenant des roches volcaniques, de la silice, de la boue et peu de potamots ; l'habitat miné (« mined »), issu d'anciennes activités minières, correspond à la partie la plus profonde du lac (environ 5.5m), avec un substrat boueux, une absence de végétation, des conditions anaérobiques par endroits et une froide (12,6°C l'été); l'habitat à potamots (« pondweed ») à l'inverse,

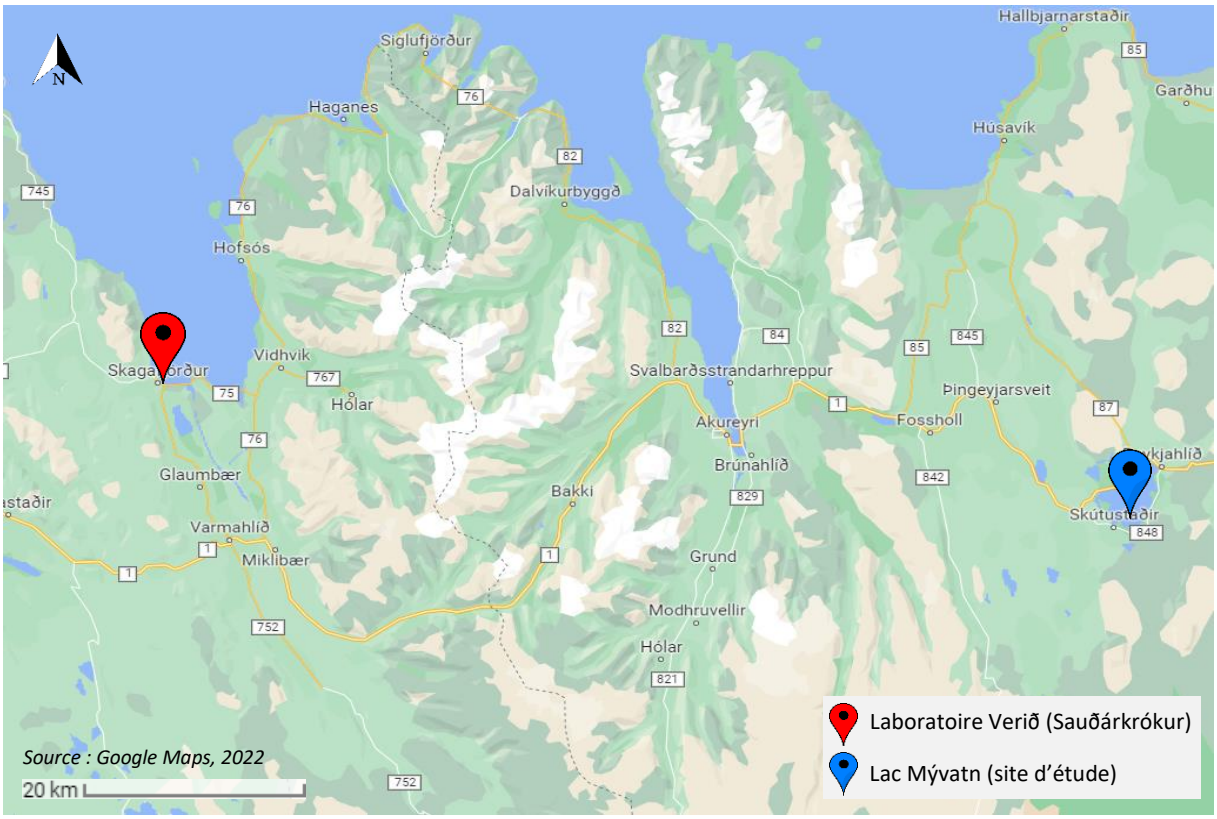

Figure 3 : Localisation du Lac Mývatn par rapport au laboratoire de Verið (Montjaux, 2022).

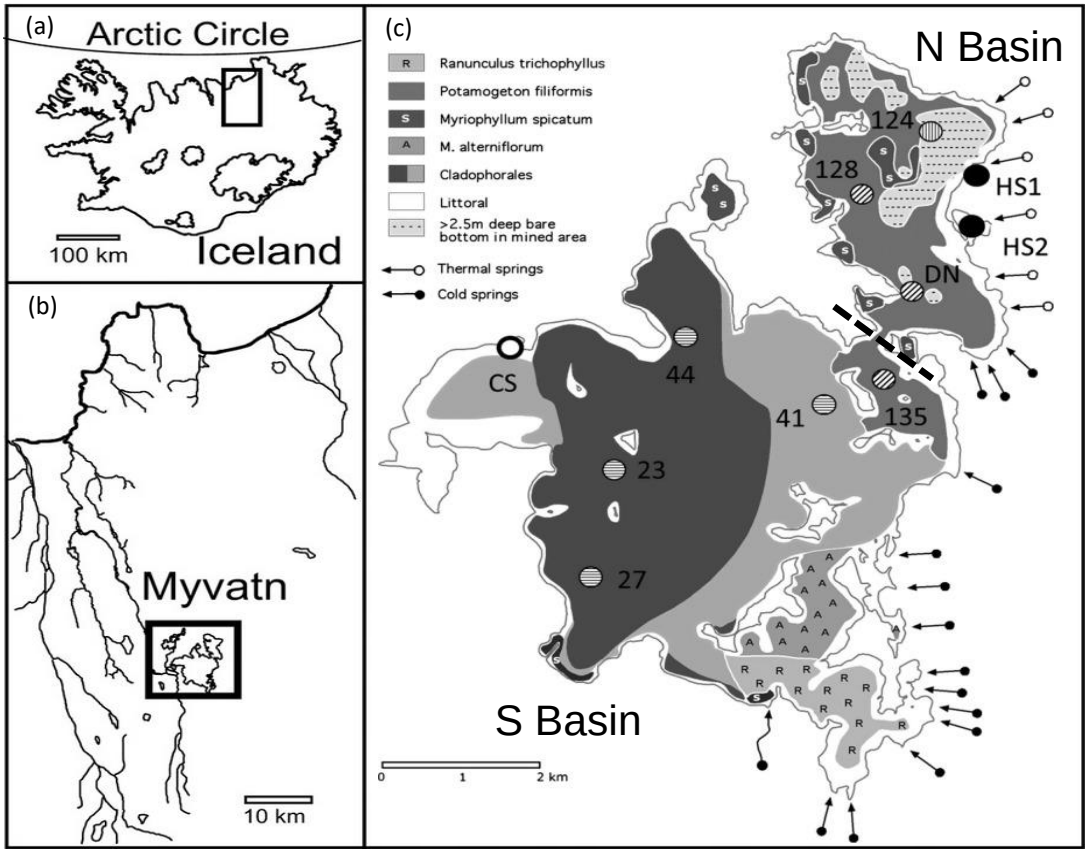

Figure 4 : (a)(b) Localisation (Bartrons et.al. 2015) et (c) découpage du Lac Mývatn (Millet et.al. 2013).

correspond aux parties superficielles où les potamots dominent, toujours en eau fraiche (11,6°C l'été) ; l'habitat à cladophorales (« cladophorales ») est une large étendue de boue interrompue par des parcelles de cladophorales en eau fraiche (11,9°C l'été); et enfin l'habitat de rivage (« shore ») correspond à la partie littorale, de faible profondeur (environ 1m) et de température froide (12,7°C en été), caractérisée par des roches éparses et de la végétation. Ainsi, l'habitat chaud et l'habitat miné sont situés dans le bassin nord, l'habitat à cladophorales et l'habitat de rivage sont localisés dans le bassin sud, et l'habitat à potamots est présent sur l'ensemble des deux bassins (Millet et.al., 2013) *(Figure 4)*. A noter qu'il n'existe aucune barrière physique entre ces différents habitats, permettant un brassage génétique entre les populations du lac.

Afin d'analyser la variabilité entre les épinoches au sein des différents habitats, 13 stations d'échantillonnage ont été créées : 5 sur le littotal (rajoutées à l'étude par l'Université de Holar en 2008) et 8 dans le lac (*Figure 4*). Chacune d'elle dispose de conditions différentes en terme de profondeur, de température, de proies disponibles pour les épinoches (comme les chironomidés) mais aussi de pression des prédateurs. En effet, en plus des épinoches, le lac abrite deux autres espèces de poissons piscivores que sont l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus)* et la truite commune (*Salmo trutta*), ainsi que de nombreux oiseaux piscivores, comme la grèbe esclavon (*Podiceps auritus*) ou le harle huppé (*Mergus serrator*), entre autres (Millet et.al., 2013). Ainsi, la prédation est un paramètre susceptible d'avoir un impact considérable sur le développement des épinoches du lac Mývatn.

c. Epinoche à trois épines

L'épinoche à trois épines (Gasterosteus aculeatus) est un poisson téléostéen très commun sur l'hémisphère Nord, pouvant supporter des températures variant entre 4 et 20°C. Grâce à sa bonne capacité d'adaptation (notamment aux conditions de laboratoire) un suivi de l'espèce sur le long terme a été réalisé, permettant de disposer de données sur les épinoches du lac Mývatn depuis 1989 (De Coster, 2021). Le cycle de vie rapide de cette espèce (environ 1 an) permet de remarquer facilement les variations phénotypiques entre les générations, et ainsi d'étudier la plasticité phénotypique de la population du lac Mývatn (Nosil & Reimchen, 2005).

L'épinoche peut présenter différents types de cycles de vie. En effet, certaines épinoches sont exclusivement marines ; d'autres, anadromes, effectuent une partie de leur cycle de vie en eau de mer avant de migrer vers l'eau douce ; et enfin un troisième type, les épinoches lacustres dites résidentes, passent l'entièreté de leur cycle de vie en eau douce (Bell, 1994). L'avantage de travailler sur une population lacustre jeune comme celle du lac Mývatn (recolonisé après la déglaciation) est de disposer d'un milieu présentant une grande disponibilité en ressources (en chironomes et en cladocères par exemple, qui sont la source de nourriture préférée des épinoches), ainsi que de ne présenter aucune barrière géographique, ce qui est idéal pour le développement des populations d'épinoches (Millet et.al., 2013).

Il existe en tout 5 genres d'épinoches, Gasterosteus aculeatus étant de loin l'espèce la plus étudiée et documentée (*Figure 5*).

Figure 5 : Epinoche à trois épines (Gasterosteus aculeatus) (F. Melki / Biotope – INPN, 2021).

Avec une longueur variant entre 35 et 80mm (voir 110mm pour les plus grosses), l'épinoche arbore généralement une coloration dite cryptique, c'est-à-dire verte-brune ou bleue-noire sur le dos, et argentée sur le ventre, lui permettant de se confondre avec son environnement (Millet et.al., 2013). A l'inverse, entre mars et juillet, pendant la période de reproduction, les mâles sexuellement matures développent des yeux bleus et une couleur rouge-orangée au niveau du ventre pour attirer les femelles. Chez les épinoches ce sont les mâles qui se chargent de la construction, de l'entretien et de la défense du nid. Cette garde est primordial à l'éclosion des petits puisqu'il est commun pour les épinoches d'attaquer, voler ou détruire les nids et œufs de leurs congénères (Wootton, 1984).

L'épinoche tire son nom de ses trois épines précédant sa nageoire dorsale. En effet, pour lutter contre les prédateurs, ce poisson dispose d'une combinaison de plusieurs traits défensifs osseux : deux ensembles d'épines et des plaques latérales. Trois épines (dont deux grandes et une plus petite) sont localisées sur la face dorsale du poisson, tandis que les deux autres se trouvent sur la face ventrale de l'épinoche. En érigeant ses épines dentelées et pointues, l'épinoche parvient parfois à s'échapper du bec des oiseaux piscivores et peut dissuader certains prédateurs en augmentant son volume apparent de près de 75%. Dépendamment des individus, les épinoches disposent aussi d'un nombre plus au moins important de plaques latérales osseuses, variant entre 0 et 35 plaques (Wootton, 1984).

Pour différencier les configurations de plaques, on distingue trois morphologies : la morphologie dite complète (*trachurus*) composée de 30 à 35 plaques, la morphologie partielle (*semiarmatus*) lorsqu'il y a 12 à 30 plaques, et la morphologie « faible » (*leiurus*) regroupant entre 14 et 0 plaques (Steven & Schluter, 2004) (*Figure 6*).

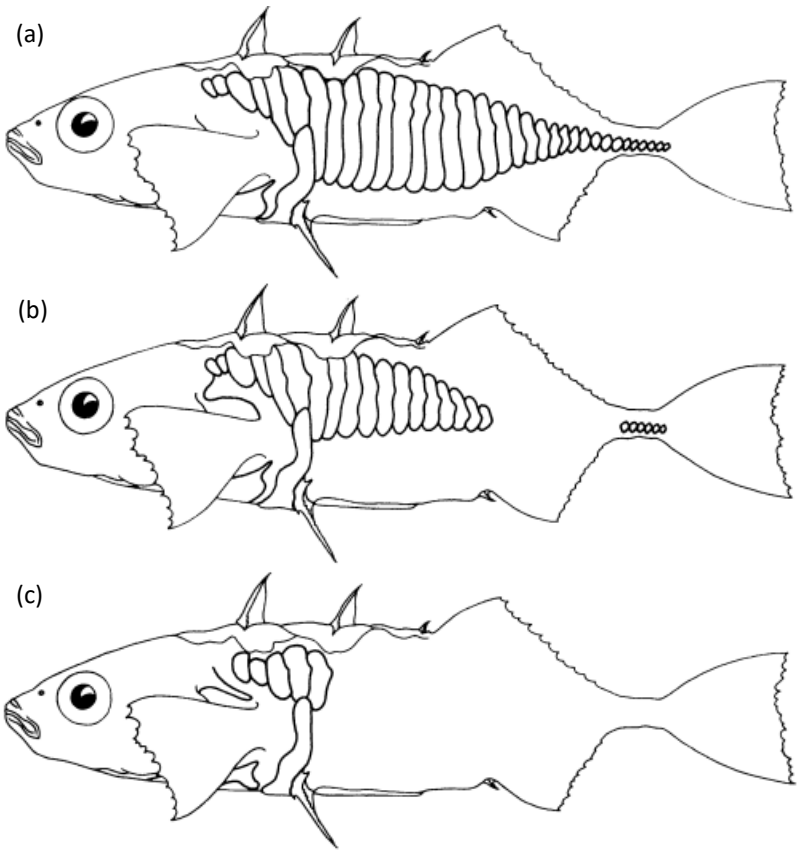

Figure 6 : Exemples de morphologies de plaques (a) complète, (b) partielle et (c) faible (Wootton, 1984).

Le rôle des plaques n'est pas bien connu, mais une hypothèse est qu'elles permettraient aux épines de mieux résister à la compression (par la bouche d'une prédateur par exemple) en venant renforcer l'armature défensive du poisson (Reimchen, 1983).

Pour comprendre les divergences phénotypiques et génétiques parmi les épinoches du lac Mývatn, il faut remonter à leurs ancêtres marins. En effet, les populations d'eaux douces présentes aujourd'hui dans le lac sont les descendantes d'épinoches anadromes, venues coloniser le lac après sa déglaciation. Dépendamment des paramètres environnementaux locaux (selon notamment l'hétérogénéité des habitats du lac), les populations sédentarisées par les glaciations ont ensuite évolué indépendamment, permettant aujourd'hui de répertorier différents phénotypes d'épinoches au sein du même habitat (Bell, 1994).

d. Problématique

Comme mentionné précédemment, le suivi à long terme des épinoches à trois épines du lac Mývatn est abordé à travers l'approche ECO-EVO-DEVO qui vise à comprendre les liens entre Ecologie, Evolution et Développement des individus au sein d'un écosystème sauvage (*Figure 7*). En l'occurrence, ce projet traite de deux dimensions : l'axe ECO-EVO et l'axe DEVO-EVO.

L'axe ECO-EVO s'intéresse à la sélection naturelle réciproque qui a lieu entre l'environnement et l'individu, et l'axe EVO-DEVO concerne l'impact des variations phénotypiques de l'individu sur l'évolution de l'espèce. Un suivi sur le long terme de la communauté d'épinoches du lac Mývatn permet ainsi d'étudier les relations dynamiques entre ces différents processus.

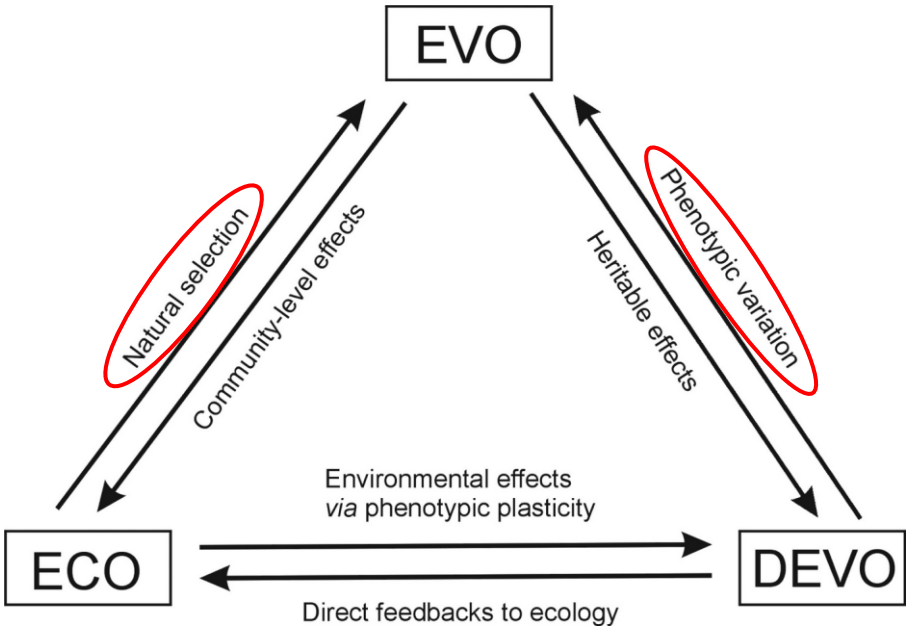

Figure 7 : Représentation simplifiée du modèle ECO-EVO-DEVO avec en rouge les dimensions concernées par le suivi long terme (Skuli, 2019).

Plus précisément, l'objectif de ce rapport est d'étudier les variations du phénotype défensif (épines dorsales, épine pelvienne et plaques latérales) des épinoches à trois épines du lac Mývatn en fonction du sexe et de l'habitat des individus au fil des années.

Selon le travail réalisé en 2021 par Pauline GAUTIER, le sexe des individus ne semble pas avoir d'effet sur la disposition ou la taille des traits défensifs. En revanche, l'habitat dans lequel les épinoches ont été collectées semble influencer la longueur des épines dorsales et pelviennes. Concernant les plaques latérales, aucune corrélation n'a pu être établie entre le nombre de plaques et l'habitat des poissons. Il convient donc de vérifier si ce constat est toujours valable avec l'ajout des années 2009 et 2011 à la base de données.

2. Matériel et Méthodes

a. Origine des échantillons

Les individus constituant la base de données étudiée par l'Université de Hólar sont des épinoches pêchées dans le lac Mývatn entre 2009 et 2022. Les pêches ont lieu chaque année deux fois par an, la première aux alentours du 20 juin et la seconde aux alentours du 20 août.

En tout, 13 stations sont prélevées : CS, SS, GS, NS et HS (HS1+HS2) sont les stations littorales, tandis que 27, 23, 41, 44, 135, DN, 128 et 124 sont les stations situées à l'intérieur du lac, nécessitant un bateau (*Figure 8*). Cette disposition permet d'étudier des individus vivant dans chacun des deux bassins (nord, sud) mais également dans les 5 habitats relevés dans le lac (chaud, miné, potamots, cladophorales, rivages).

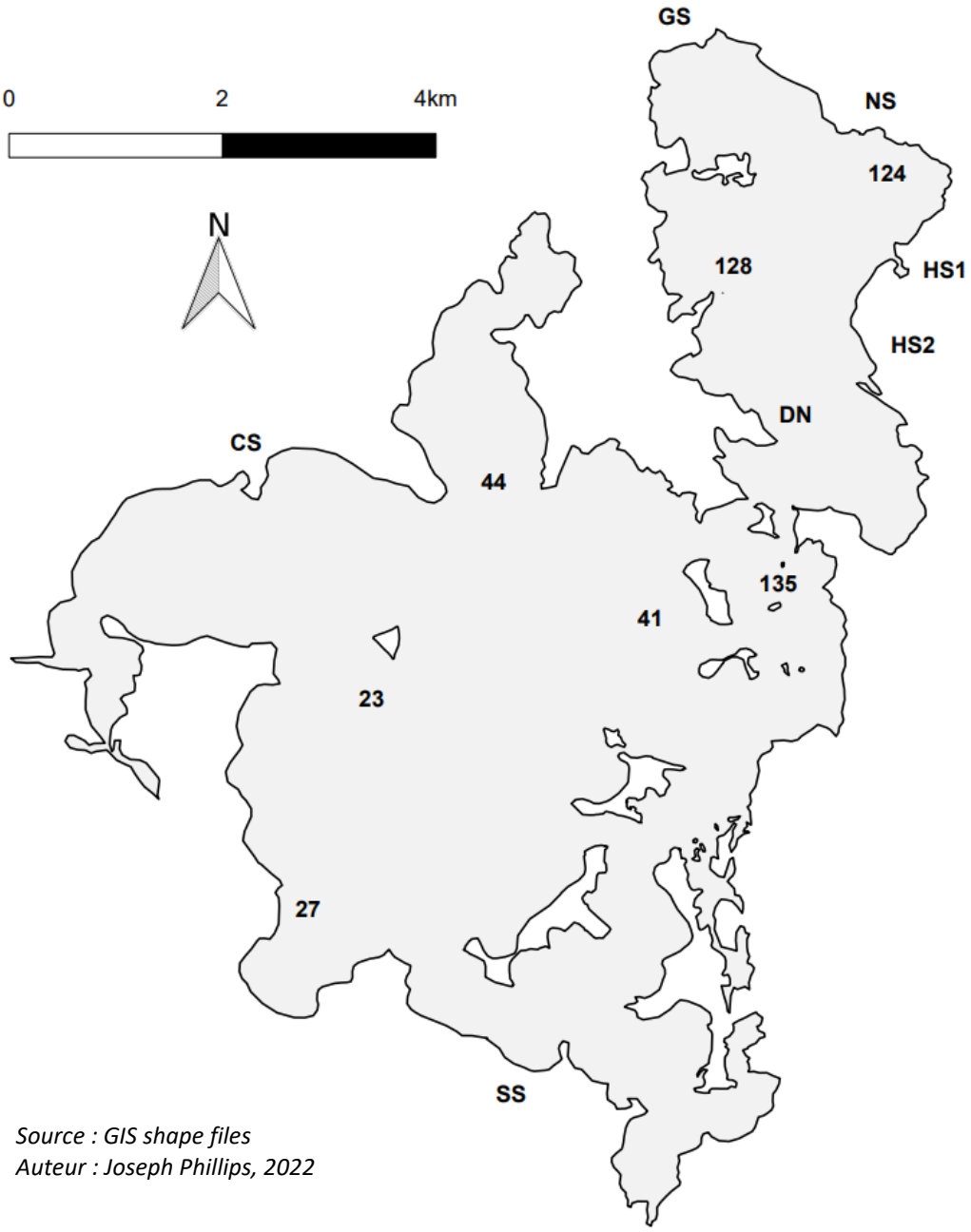

Figure 8 : Ensemble des stations définies sur le lac Mývatn (Phillips, 2022).

b. Capture et préparation des échantillons

Le long de chaque station, 5 pièges à menés (Dynamic Aqua-Supply Ltd, Surrey, BC, Canada, taille de mèche 3.2 mm) reliés à des flotteurs sont déployés à 5 mètres d'intervalle. Ces pièges sont ensuite laissés 6 heures pour constituer la prise de jour, puis ils sont relevés et vidés avant d'être reposés pendant 6 heures supplémentaires pour la prise de nuit (*Figure 9*). En tout 12 heures de capture sont effectuées sur chaque station.

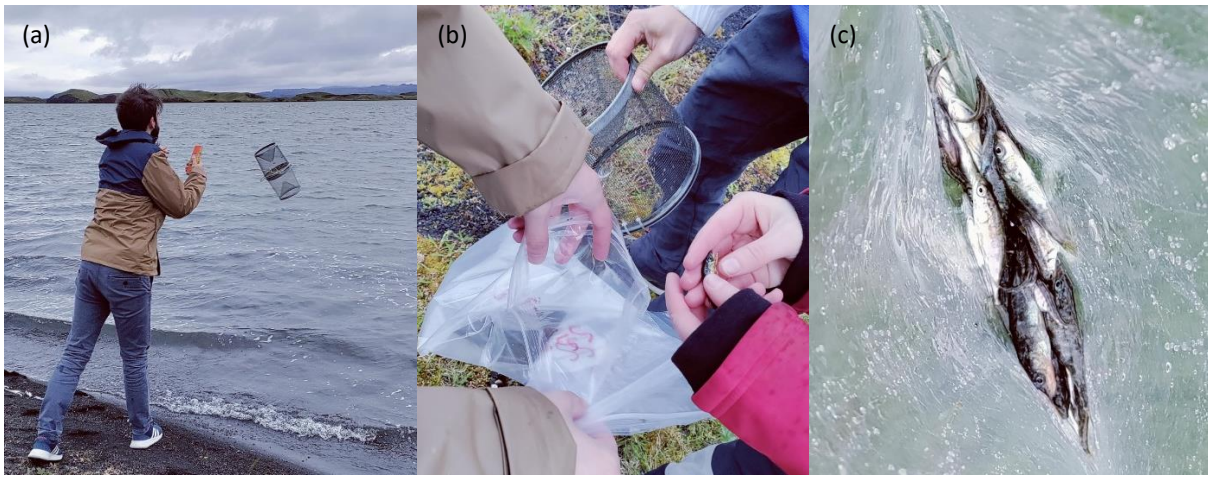

Figure 9 : (a) Lancé d'un piège à menés et (b)(c) recueil des spécimens capturés dans les sacs de congélation (Montjaux, 2022).

Une fois les spécimens capturés, ils sont entreposés dans des sacs de congélation au préalablement identifiés (date, station, session et numéro du piège) et rapidement congelés afin de limiter au maximum la souffrance des individus. Il n'est pas possible d'utiliser des produits anesthésiants sur le terrain (méthode habituellement utilisée pour tuer les spécimens en laboratoire) puisque manier ces produits aux abords du lac engendrerait un risque de contamination du milieu.

Une fois les spécimens congelés, ils sont ensuite comptés, triés par taille selon deux catégories (petits <50mm, larges ≥ 50mm), mesurés, pesés et sexés sur la base de critères morphologiques (*Figure 10*). La nageoire droite des poissons est découpée et conservée dans de l'éthanol à 95% pour des futures études d'ADN (réalisées par un laboratoire extérieur). Finalement, un identifiant unique est attribué à chaque poisson, permettant de les entreposer individuellement dans des sachets baignant dans de l'éthanol à 95%. Ils devront y rester pendant 4 à 6 semaines avant de pouvoir être disséqués.

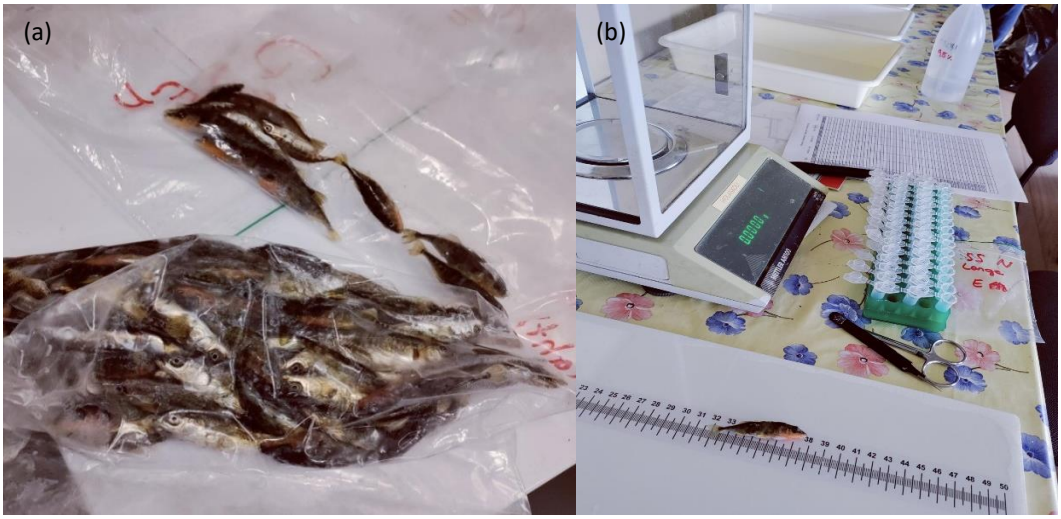

Figure 10 : (a) Spécimens dans les sacs de congélation et (b) plan de travail pour le tri et la mesure des épinoches (Montjaux, 2022).

c. Traitement des échantillons

Une fois les échantillons fixés dans l'alcool, le traitement des poissons est effectué en 3 étapes.

Tout d'abord, la première étape de traitement consiste à extraire le tube digestif des épinoches ainsi que les éventuels parasites et œufs. Pour cela les poissons sont sortis des sachets de stockage, photographiés, mesurés et pesés à nouveau. Ensuite, leur abdomen est ouvert à l'aide de ciseaux chirurgicaux afin de pouvoir délicatement détacher le tube digestif et déterminer avec certitude le sexe du poisson (dépendamment de l'aspect des gonades). Le tube digestif est alors mesuré et entreposé dans un tube de prélèvement avec un identifiant. La même manipulation est réalisée avec les parasites et les œufs si présents, qui serviront ensuite pour d'autres projets de recherche (*Figure 11*). Cette étape est plus amplement développée dans le rapport de Nathan REQUILLART, 2022.

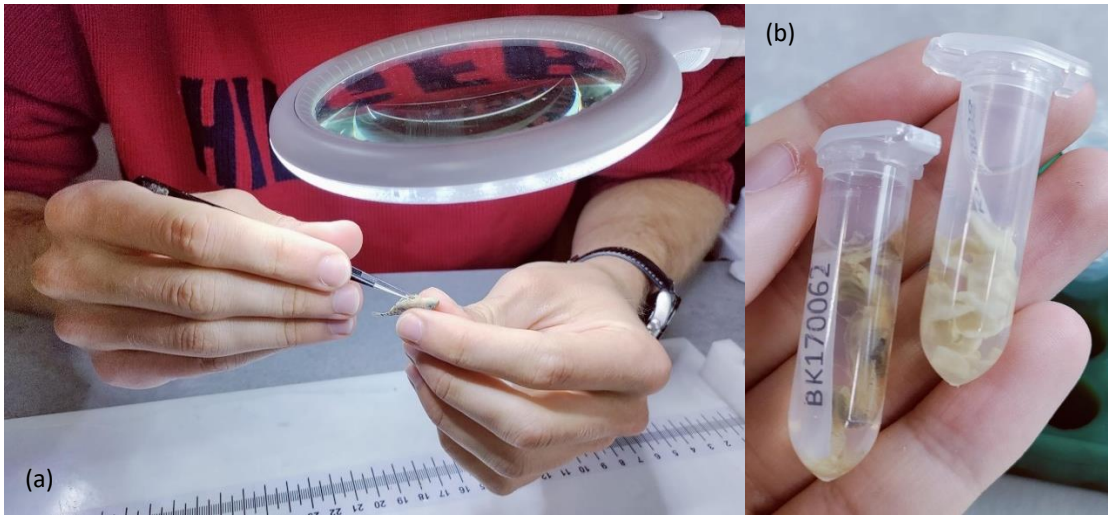

Figure 11 : (a) Dissection d'une épinoche et (b) tubes de prélèvements (à gauche : tube digestif, à droite : parasites) (Montjaux, 2022).

Une fois les poissons éviscérés, l'étude des traits défensifs, difficilement visibles sur le poisson à l'état naturel, nécessite un processus de coloration. Pour mettre les épines et plaques latérales de l'épinoche en évidence, on utilise de l'alizarine (ou 1,2-dihydroxy-9,10-anthracenedione), colorant rouge d'origine végétale qui se fixe sur les dépôts calciques des cellules osseuses. Pour faciliter la fixation du colorant, on réalise au préalable un blanchiment à l'aide d'eau oxygénée diluée (peroxyde d'hydrogène).

La première étape consiste à disposer et épingler les poissons dans un bac recouvert d'une couche de cire. Ces derniers sont ensuite rincés pendant 5 minutes dans une solution de KOH 1% (*Figure 12*). Ensuite, les poissons sont plongés dans un bain de 40% d'H2O2 3% et de 60% de KOH 1% pendant 4 à 5 heures : il s'agit de l'étape de blanchiment. Au terme de cette étape, la peau des poissons devient blanche-jaune et leurs yeux marrons (*Figure 13*). Il est important de ne pas laisser le peroxyde d'hydrogène poser trop longtemps au risque de dissoudre des éléments importants sur les spécimens. Ensuite les poissons sont à nouveau rincés dans une solution de KOH 1% pendant 10 minutes. Puis, la solution d'alizarine (0,6g d'alizarine pour 1 litre de KOH 1%) est versée dans le bac et fait effet pendant 1 à 2 heures, l'objectif étant de voir ressortir les plaques latérales du poisson. Pareillement au peroxyde, laisser la coloration trop longtemps en contact avec les tissus risquerait de teindre l'entièreté du poisson et de brouiller la lecture des pièces osseuses. Une fois la coloration terminée, les spécimens sont une dernière fois rincés dans le KOH 1% pendant 15 minutes, puis laissés toute une nuit sous de l'eau courante. Au terme de ce procédé, les traits défensifs apparaissent en rose (*Figure 14*). Les poissons colorés sont ensuite remis dans leurs sachets individuels et doivent reposer dans l'alcool à 95% pendant au moins un mois pour finir de faire disparaitre l'alizarine des tissus non osseux. Ensuite les clichés des poissons colorés peuvent être pris à l'aide d'un CANON EOS 600D.

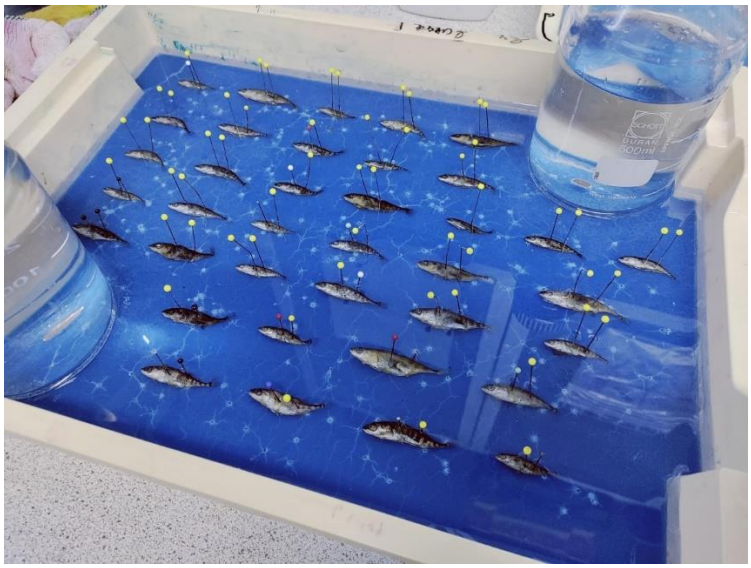

Figure 12 : Premier rinçage au KOH1% des spécimens à colorer (Montjaux, 2022).

Figure 13 : Résultat après l'étape de décoloration au peroxyde d'hydrogène (Montjaux, 2022).

Figure 14 : Résultat après le procédé de coloration (Montjaux, 2022).

Une fois la coloration terminée, il est possible de procéder au prélèvement des branchiospines. Pour cela, les poissons sont disséqués sous un stéréo microscope de manière à prélever un des arcs branchiaux. Si la coloration a été correctement effectuée, les branchiospines apparaissent en rose sur les arcs branchiaux (*Figure 15*). Dans le cas contraire, il sera nécessaire de replonger l'ensemble dans une solution d'alizarine pendant 15 minutes.

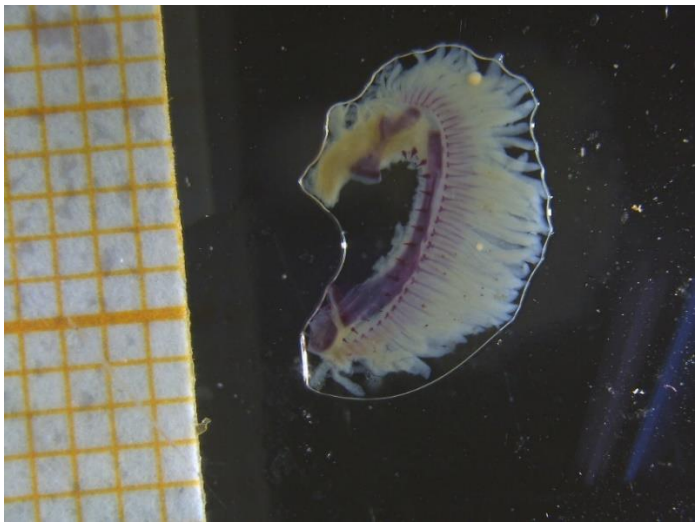

Figure 15 : Photographie d'un arc branchial au stéréo microscope après coloration (en rose les branchiospines) (Mendes, 2022).

La photographie des arcs branchiaux colorés permet ensuite de compter le nombre de branchiospines, mesurer la longueur des 2ème et 3ème branchiospines, ainsi que l'espace entre ces deux éléments. Cette étape est plus amplement développée dans le rapport de Félix MENDES, 2022.

d. Mesure des traits défensifs

L'analyse des traits défensifs de l'épinoche est effectuée sur la base des photographies prises après l'étape de coloration (*Figure 16*). Ces dernières comportent toutes la même configuration : le poisson est disposé en haut de l'image sur son flanc droit (la nageoire du côté gauche ayant été prélevée pour des analyses ADN), au centre se trouve l'identifiant du poisson (les deux premières lettres correspondent aux initiales du chef d'équipe, les deux premiers chiffres renseignent l'année de prélèvement, les quatre derniers chiffres désignent le numéro de l'individu), et au bas de l'image l'ajout de papier millimétré aux dimensions connues permet de générer une échelle lors de l'analyse.

Figure 16 : Exemple de photographie d'une épinoche après coloration (Montjaux, 2022).

Le traitement des images est effectué à l'aide du logiciel ImageJ qui permet d'effectuer des mesures précises des différents éléments (*Figure 17*). En l'occurrence sont répertoriés : l'identifiant du poisson, la date de mesure et l'identifiant du mesureur, la longueur des deux premières épines dorsales (SP1 et SP2), la longueur de l'épine ventrale (PS) et le nombre de plaques latérales (plates_number).

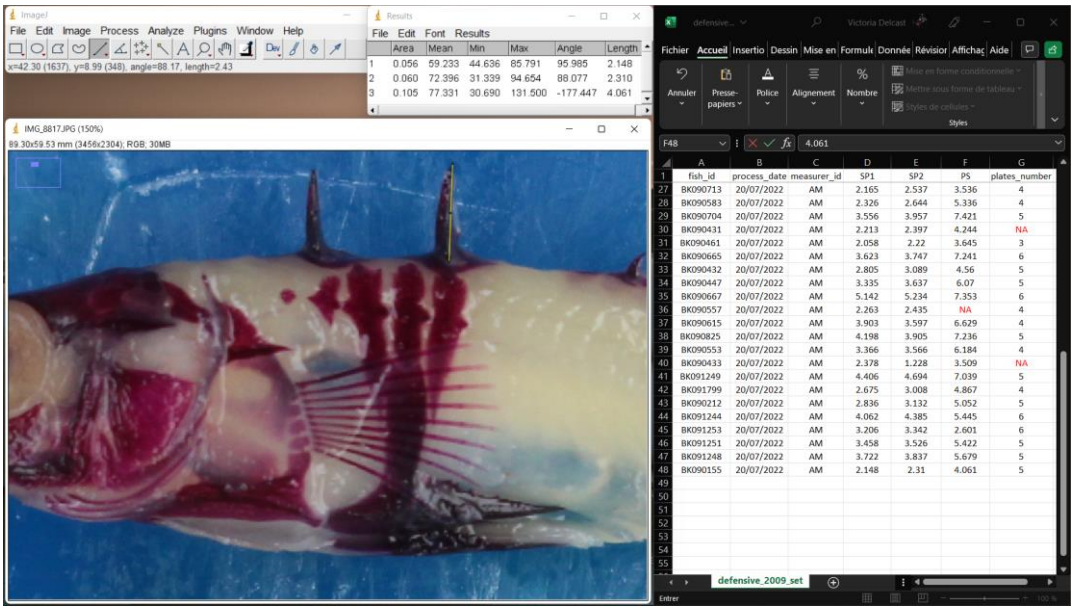

Figure 17 : Mesure des traits défensifs à l'aide du logiciel ImageJ (Montjaux, 2022).

L'ensemble des données est ensuite ajouté à la base de données des traits défensifs de Hólar afin d'y relier les données de dissection (taille, poids, sexe, station, etc.). La base de données regroupe à ce jour des individus des années 2009, 2010, 2011, 2012, 2014, 2016, 2018 et 2020. Les poissons des années 2013 et 2017 ayant été teintées fin juillet et début août, ils ne peuvent pas encore poursuivre leur traitement et ne figureront pas parmi les données utilisées dans ce rapport.

3. Résultats

a. Méthode d'analyse

Le traitement des données est effectué à l'aide de R et R studio (version 4.2.1.). L'objectif est d'analyser les 4 variables que sont : le nombre de plaques latérales, les longueurs des deux épines dorsales et la longueur de l'épine ventrale, en fonction des 13 stations et des 8 années de suivi.

Avant toute chose, il fut nécessaire de supprimer du jeu de données toutes les entrées où au moins une des 4 données n'était pas exploitable (par exemple dans le cas d'une épine non visible sur la photographie, donnant lieu à un « NA » : Not Applicable, sur la feuille de données). Les données sur le sexe des poissons étant souvent non renseignées, supprimer ces entrées de la base de données risquerait d'engendrer une trop grande perte de données. Ainsi, la première analyse sera réalisée sans prendre en compte le sexe des individus. La distribution normale du nouveau jeu de données est ensuite testée en générant un histogramme pour chaque variable, afin de savoir s'il est possible d'y appliquer un modèle linéaire.

Ensuite, un premier graphique est généré pour représenter les données brutes de chacun des traits défensifs en fonction de la date et de la station de collecte. Comme les plus grands poissons ont tendance à avoir des épines plus longues, un premier modèle linéaire simple de la forme « defensive_trait~length » a été implémenté pour normaliser la longueur. Les résidus de ce modèle sont ensuite utilisés pour tracer un graphique de l'évolution des traits défensifs en fonction de la taille du poisson.

Puis, un second modèle linéaire de la forme «defensive_trait~length + station + sample_date + station*sample_date » est utilisé pour évaluer l'influence de la longueur, de la station et de la date de collecte sur les traits défensifs du poisson. Le sommaire (summary) de ce modèle permet d'établir des liens potentiels entre les traits défensifs et les paramètres environnementaux étudiés.

En utilisant la fonction de prédiction (predict), il est alors possible de générer des graphiques à partir de ces modèles linéaires (l'un en fonction de la station de collecte, le second en fonction de la date de collecte). Enfin, une étude Anova (Analyse de la variance) permet de confirmer l'influence potentielle des différents facteurs sur les traits défensifs des épinoches.

b. Plaques latérales

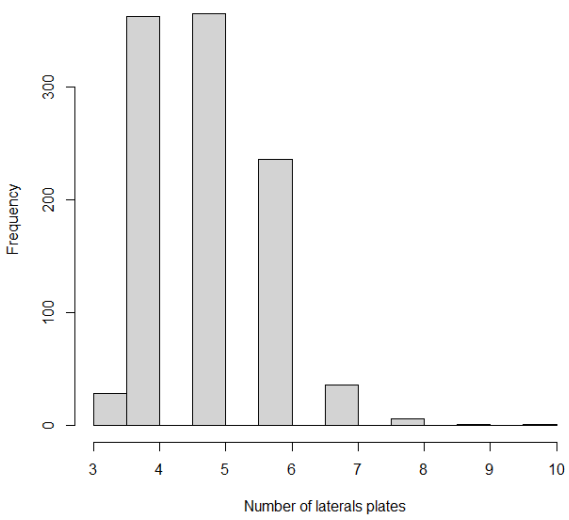

Figure 18 : Histogramme du nombre de plaques latérales (Montjaux, 2022).

Concernant les plaques latérales (Lateral Plates, LP), l'histogramme représentant la fréquence de distribution des plaques (*Figure 18)* ne montre pas une distribution normale, résultat cohérent puisque le nombre de plaques latérales est une variable discrète.

Ainsi, il est nécessaire de faire appel à une distribution de Poisson, de la forme :

glm(plates_number~length + station + sample_date + station*sample_date, dataset, family='poisson')

La représentation graphique des données brutes ne semble pas montrer de motif particulier (*Figure 19*). Les données sont très hétérogènes, caractéristiques d'un écosystème naturel, avec une moyenne avoisinant les 5 plaques latérales par poisson.

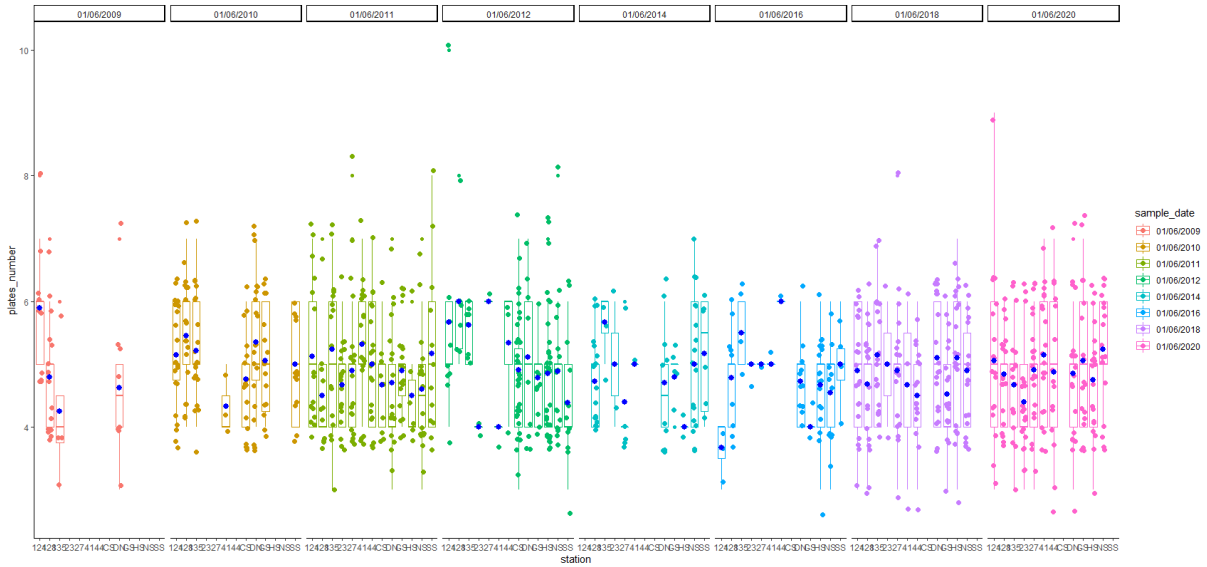

Figure 19 : Représentation des données brutes du nombre de plaques latérales (Montjaux, 2022).

D'après l'analyse du sommaire du modèle linéaire, il semble exister une faible corrélation entre le nombre de plaques latérales et la longueur du poisson, mais aucune influence significative n'est révélée avec les stations ou les dates de prélèvement.

En traçant l'évolution du nombre de plaques latérales en fonction de la longueur résiduelle (*Figure 20*), ce constat semble en effet se vérifier, puisque une droite de régression linéaire se dégage clairement des nuages de points.

L'analyse anova quant à elle, en plus de confirmer l'influence de la longueur du poisson sur le nombre de plaques latérales, ne traduit qu'une faible corrélation entre les stations et le nombre de plaques, et aucune influence de la date de prélèvement sur ce dernier.

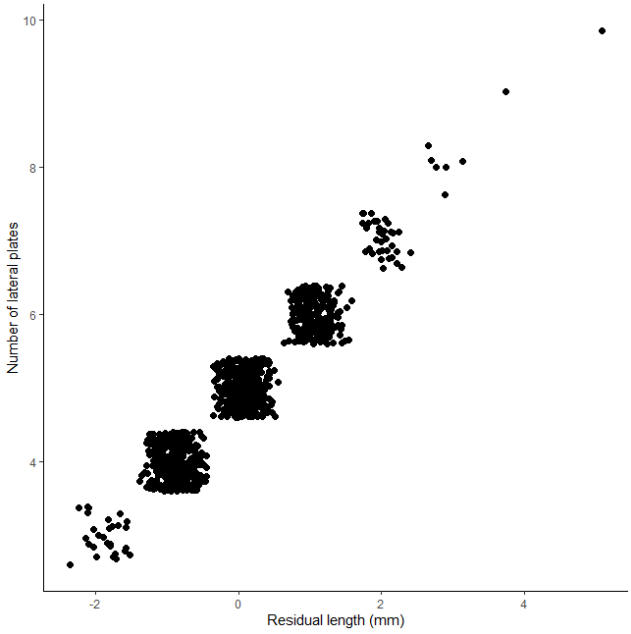

Figure 20 : Evolution du nombre de plaques latérales en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022).

Enfin, les représentations graphiques du second modèle linéaire montrent des variations pour certaines années (2009, 2012, 2016 notamment) et stations (124, 135 ou encore SS) mais aucun motif général ne semble se dégager (*Figure 21)(Figure 22*).

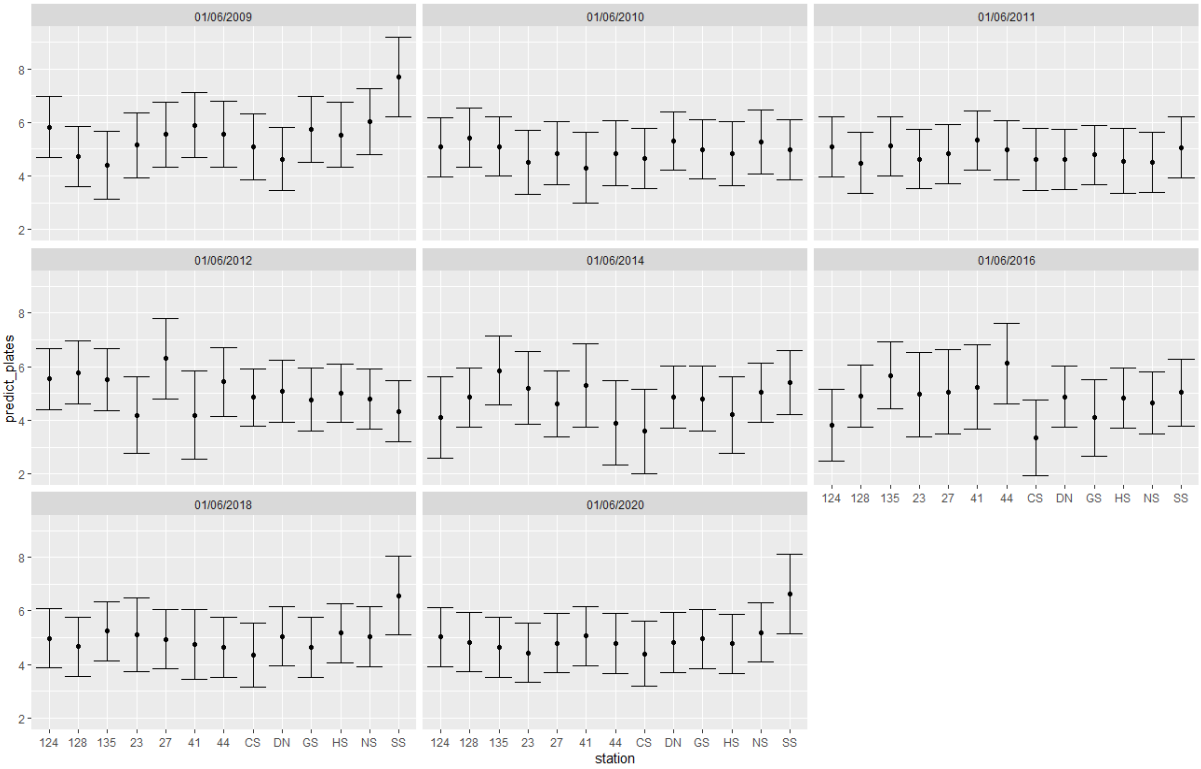

Figure 21 : Evolution du nombre de plaques latérales selon les stations, par année (Montjaux, 2022).

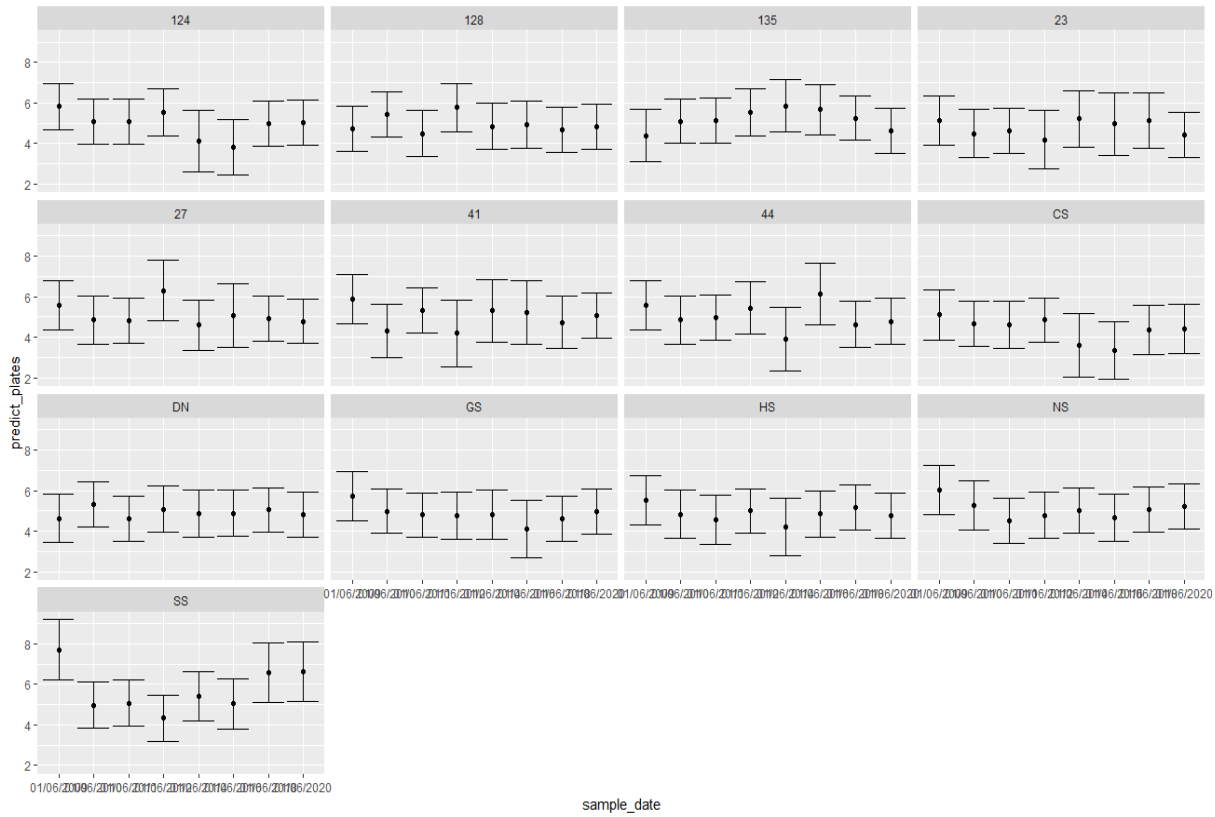

Figure 22 : Evolution du nombre de plaques latérales selon les années, par station (Montjaux, 2022).

c. Epines dorsales

Les longueurs des deux premières épines dorsales (Dorsal Spine n°1, DS1 ; Dorsal Spine n°2, DS2) seront traitées ensemble puisqu'elles évoluent de manière similaire. D'après les histogrammes générés (*Figure 23*), elles suivent toutes deux une distribution normale, permettant de mettre en place un modèle de la forme :

lm(DS~length + station + sample_date + station*sample_date, dataset)

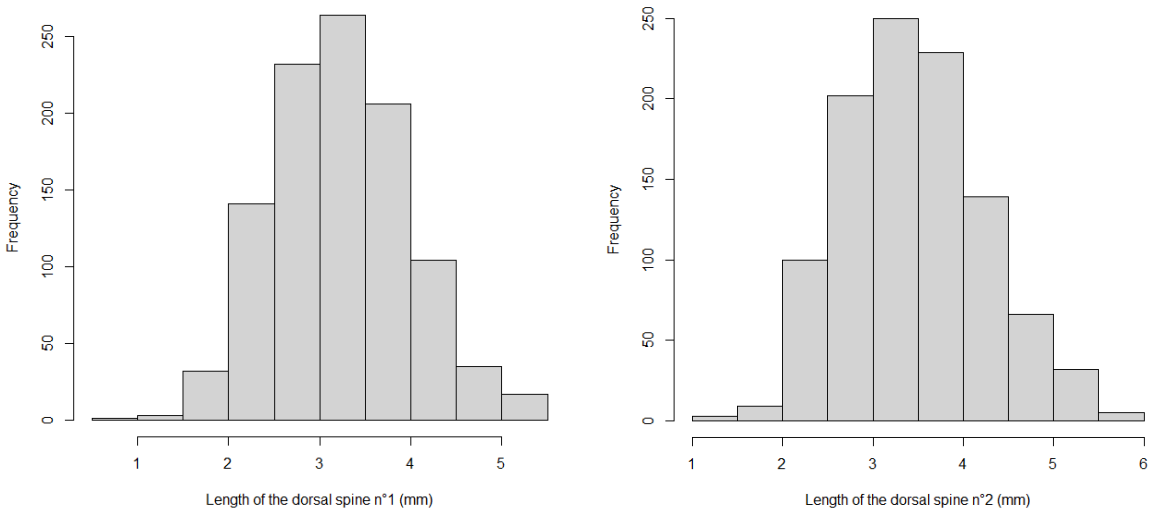

Figure 23 : Histogrammes de la longueur des épines dorsales n°1 (gauche) et n°2 (droite) (Montjaux, 2022).

La représentation graphique des données brutes (*Figure 24*) *(Figure 25)* laisse apparaitre une évolution cyclique dans la longueur des épines dorsales, avec des pics en 2012 et 2020 pour la première épine, et en 2011 et 2020 pour la seconde épine.

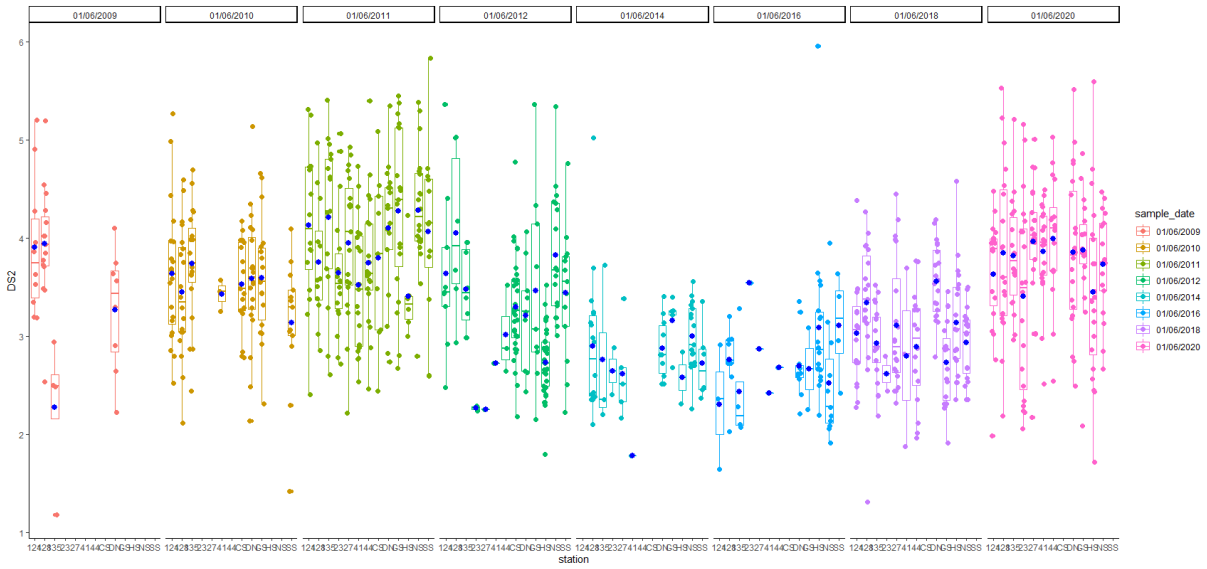

Figure 24 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine dorsale n°1 (Montjaux, 2022).

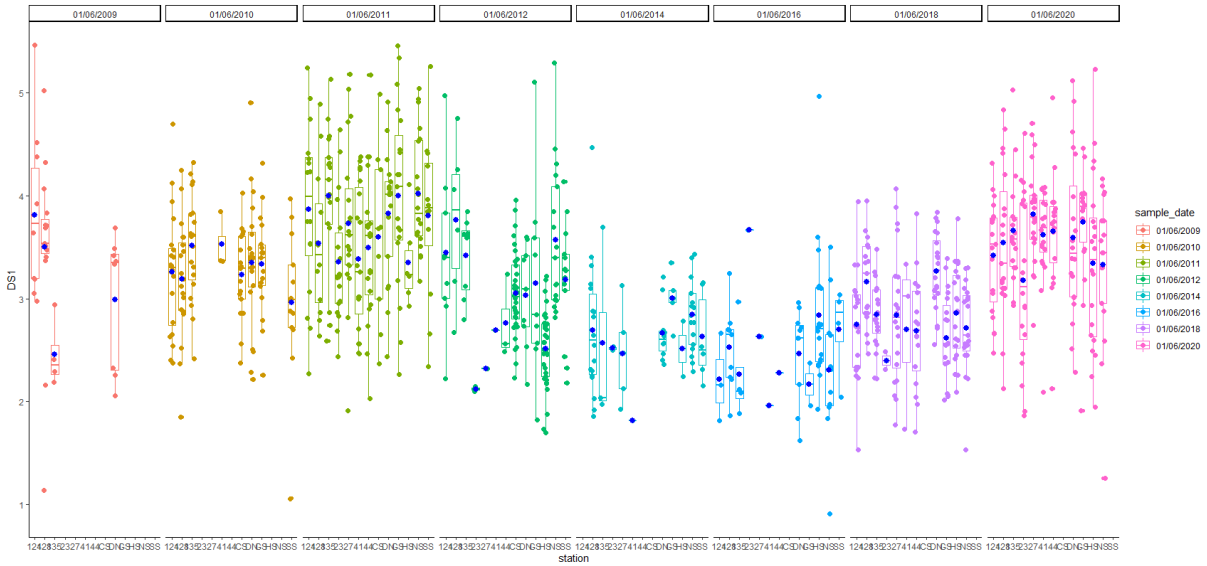

Figure 25 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine dorsale n°2 (Montjaux, 2022).

Le sommaire du modèle linéaire exprime une forte relation entre la longueur des deux épines et la longueur du poisson. Certaines stations et années semblent également avoir un impact significatif sur la longueur des épines. Cet aspect sera plus amplement développé dans la partie « e. focus sur l'influence des stations et années ».

L'évolution de la longueur des épines dorsales en fonction de la longueur résiduelle (*Figure 26*) confirme le lien entre longueur des épines et longueur du poisson. En effet, la longueur des épines augmente en fonction de l'âge et donc de la taille du poisson.

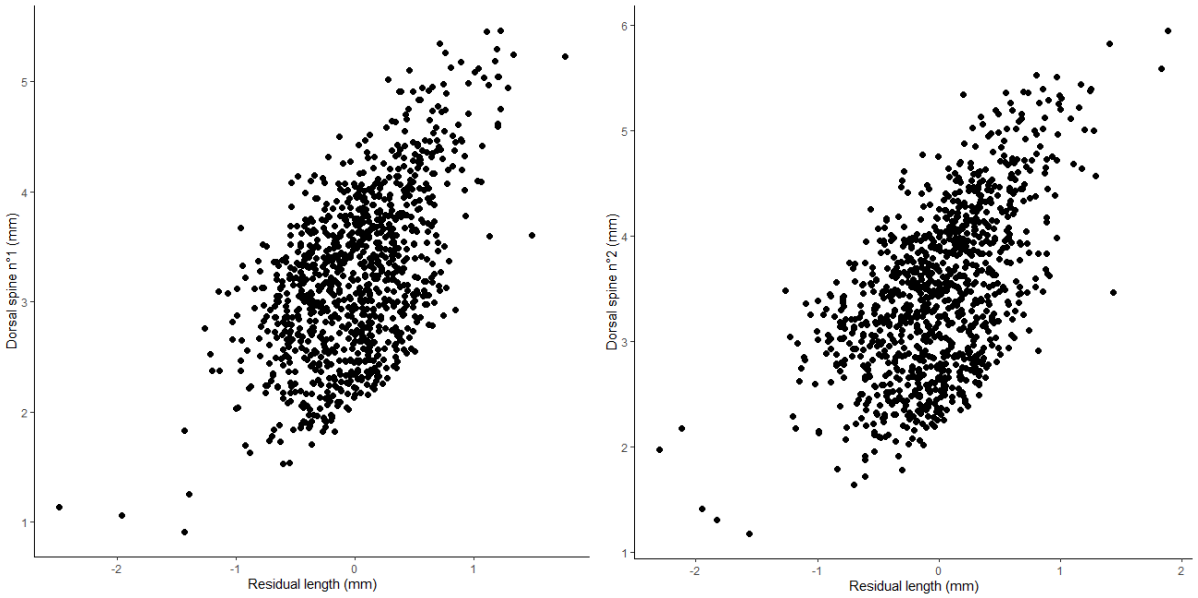

Figure 26 : Evolution de la longueur des épines dorsales n°1 et n°2 en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022).

L'analyse anova des deux modèles linéaires indique une forte corrélation entre la longueur des épines et la longueur du poisson, la station et la date de prélèvement.

Les représentations graphiques du second modèle linéaire (*Figure 27, 28, 29 et 30*) laissent apparaitre différentes variations anarchiques en fonction des stations et années, mais aucun motif général ne semble se dégager.

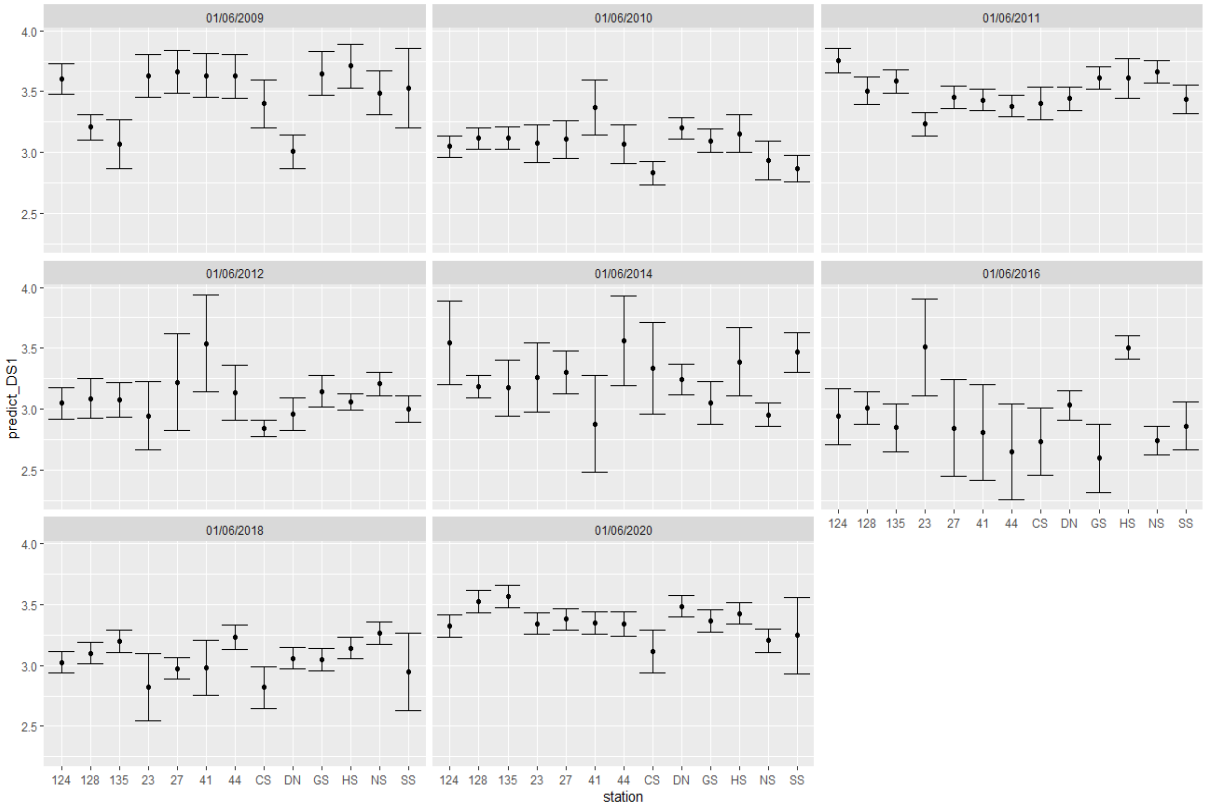

Figure 27 : Evolution de la longueur de la première épine dorsale selon les stations, par année (Montjaux, 2022).

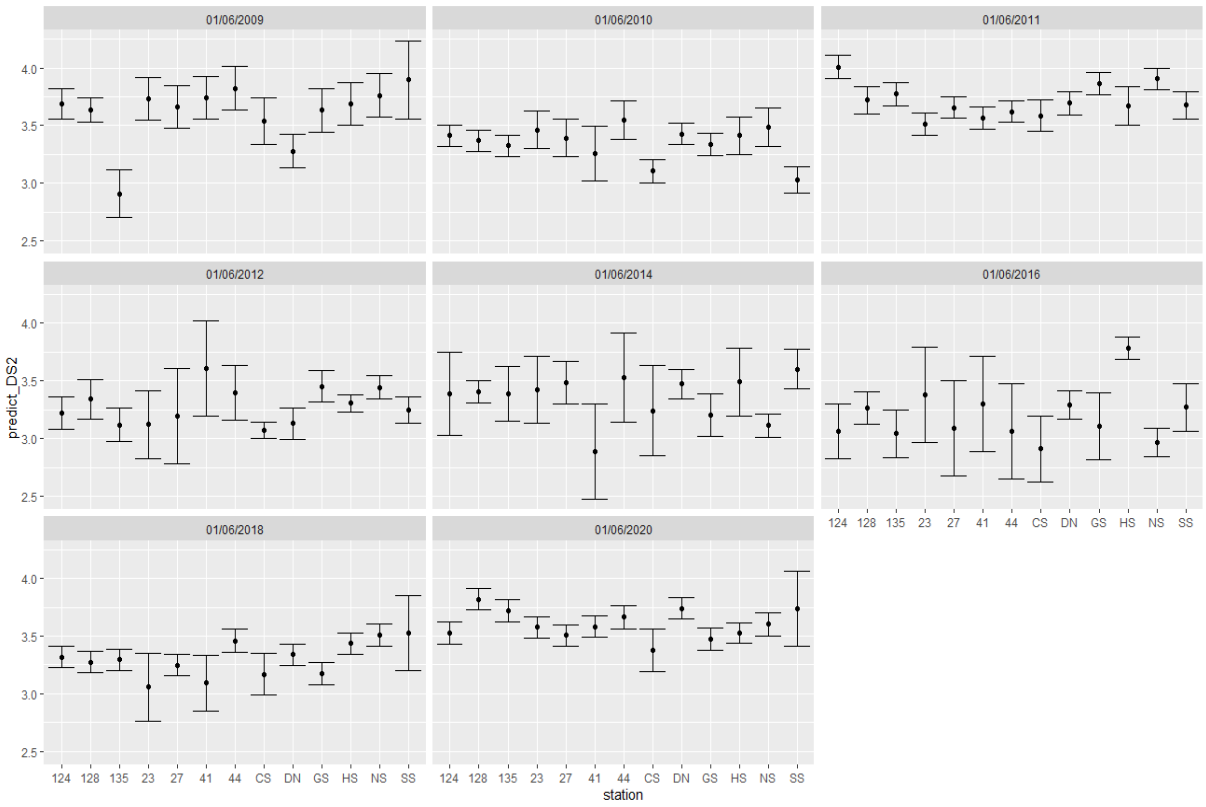

Figure 28 : Evolution de la longueur de la seconde épine dorsale selon les stations, par année (Montjaux, 2022).

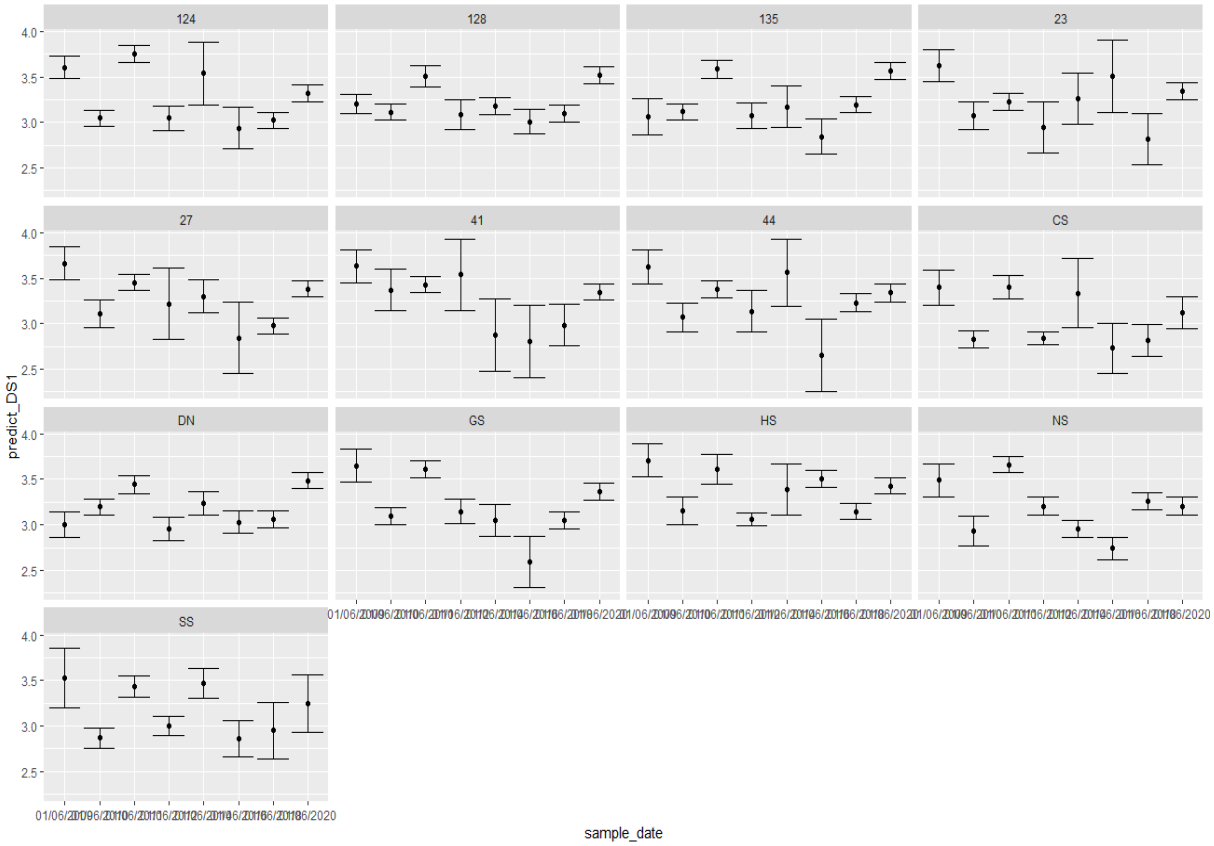

Figure 29 : Evolution de la longueur de la première épine dorsale selon les années, par station (Montjaux, 2022).

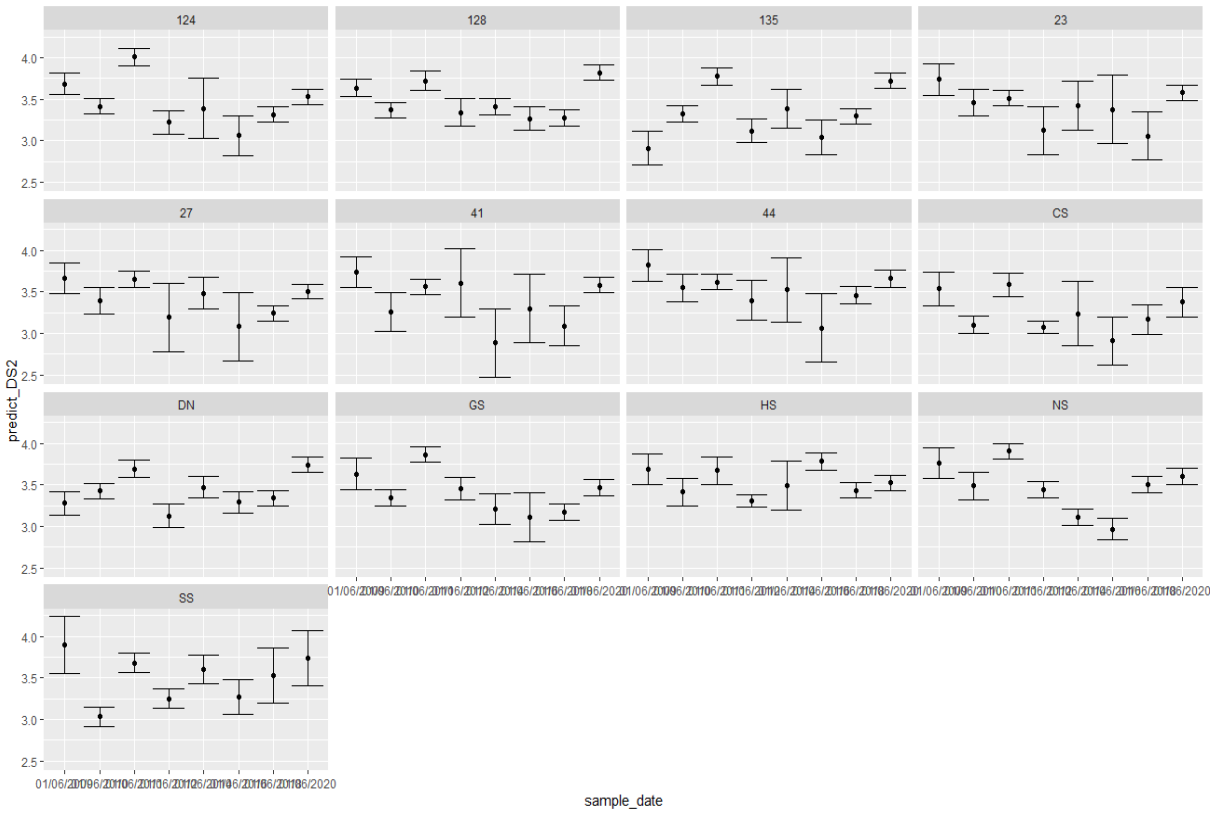

Figure 30 : Evolution de la longueur de la deuxième épine dorsale selon les années, par station (Montjaux, 2022).

d. Epines pelviennes

La longueur des épines pelviennes (Pelvic Spine, PS) suit une évolution similaire à celle des épines dorsales.

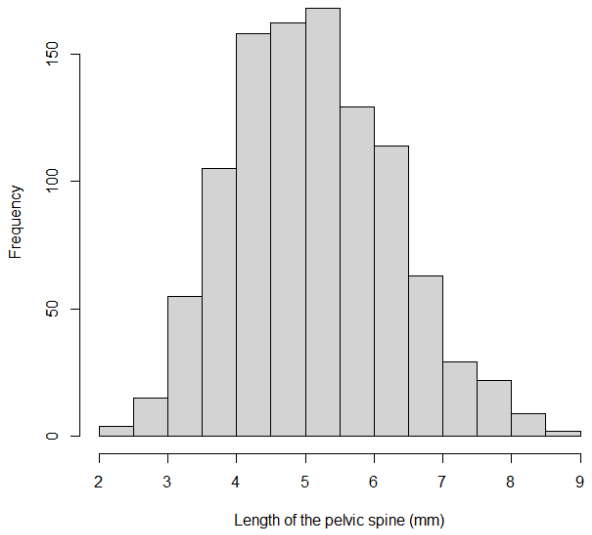

Figure 31 : Histogramme de la longueur de l'épine pelvienne (Montjaux, 2022).

L'histogramme représentant la distribution de la taille de l'épine traduit une distribution normale (*Figure 31*), permettant d'utiliser le modèle suivant :

lm(PS~length + station + sample_date + station*sample_date, dataset)

La représentation graphique de la longueur de l'épine pelvienne (*Figure 32*) laisse apparaitre des variations cycliques similaires à celles de la deuxième épine dorsale, avec des pics en 2011 et en 2020.

Le sommaire du model linéaire montre une forte corrélation entre la longueur de l'épine pelvienne et la longueur du poisson. Certaines stations et années semblent également avoir une influence moyenne sur la longueur de l'épine (voir partie « e. focus sur l'influence des stations et années *»)*.

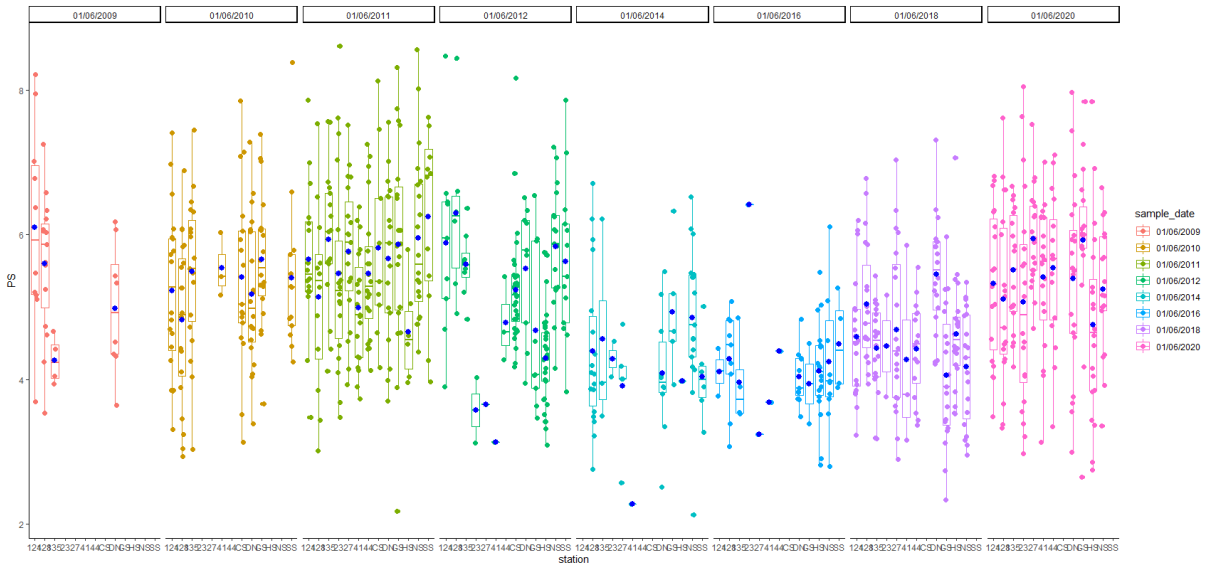

Figure 32 : Représentation des données brutes de la longueur de l'épine pelvienne (Montjaux, 2022).

La représentation graphique de l'évolution de la longueur de l'épine pelvienne par rapport à la longueur résiduelle du poisson (*Figure 33*), pareillement à celles des épines dorsales, laisse apparaitre une proportionnalité entre la longueur du poisson et celle de ses épines.

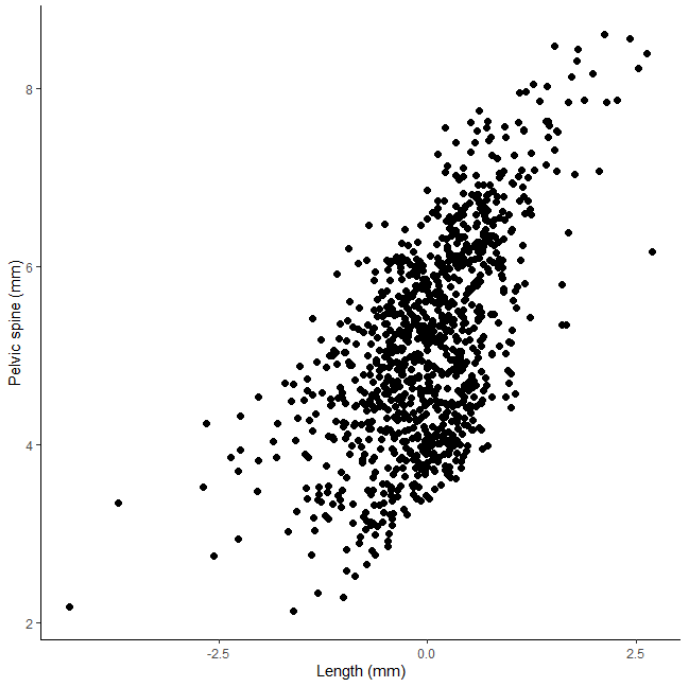

Figure 33 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne en fonction de la longueur résiduelle (Montjaux, 2022).

L'analyse anova du modèle linéaire traduit une forte corrélation entre longueur de l'épine et longueur du poisson, mais également une forte corrélation avec la date de prélèvement. En revanche, aucune relation n'est mise en évidence concernant la station de prélèvement.

Enfin, les représentations graphiques du second modèle linéaire (*Figure 34 et 35*) diffèrent de celles des épines dorsales. Dans l'ensemble, l'évolution de la taille de l'épine pelvienne semble stable, à l'exception de certaines dates ou stations qui se démarquent des autres. Par exemple, au sein de la station 27, en 2016 les poissons ont présenté une épine pelvienne d'une taille bien inférieure (3,5 mm) à la moyenne de cette station (environ 5mm). Pareillement, en 2014, la station 41 présente une taille d'épine bien inférieure à celle des autres stations (4mm au lieu de la moyenne de 5mm).

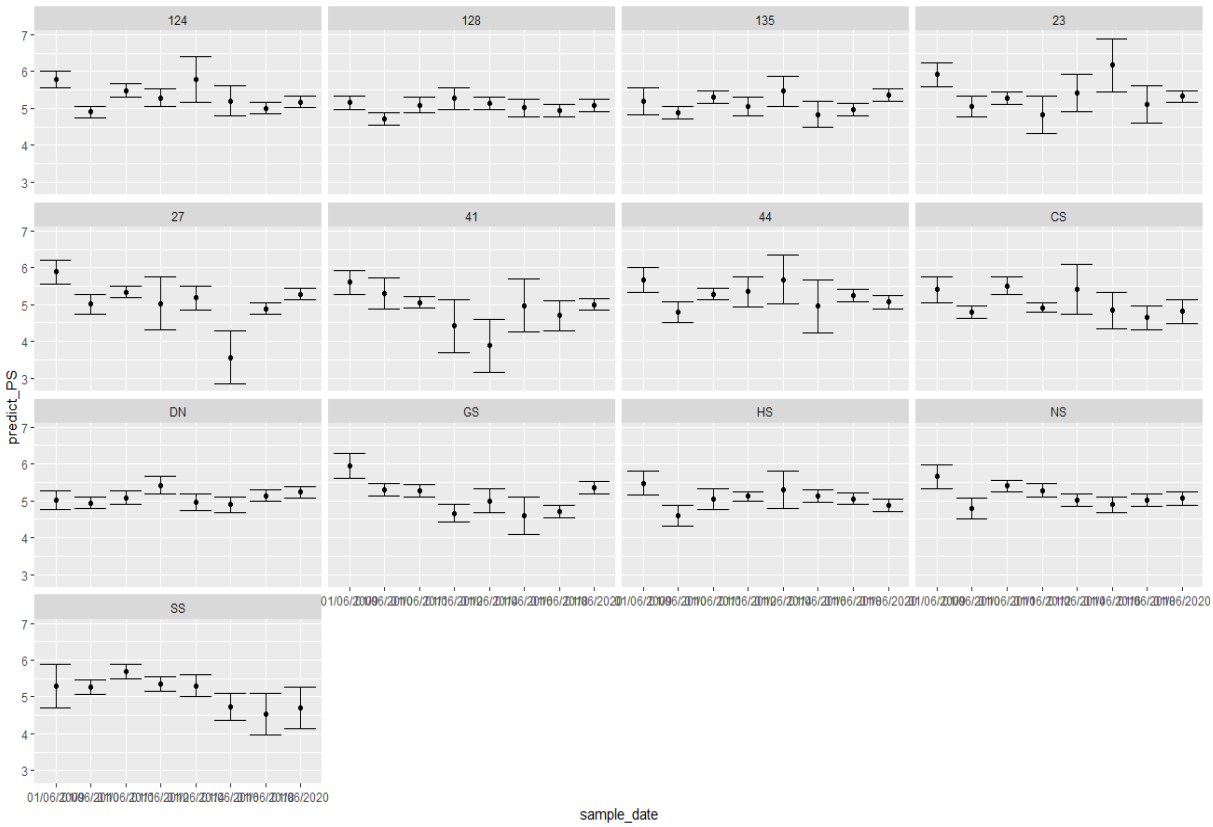

Figure 34 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne selon les stations, par année (Montjaux, 2022).

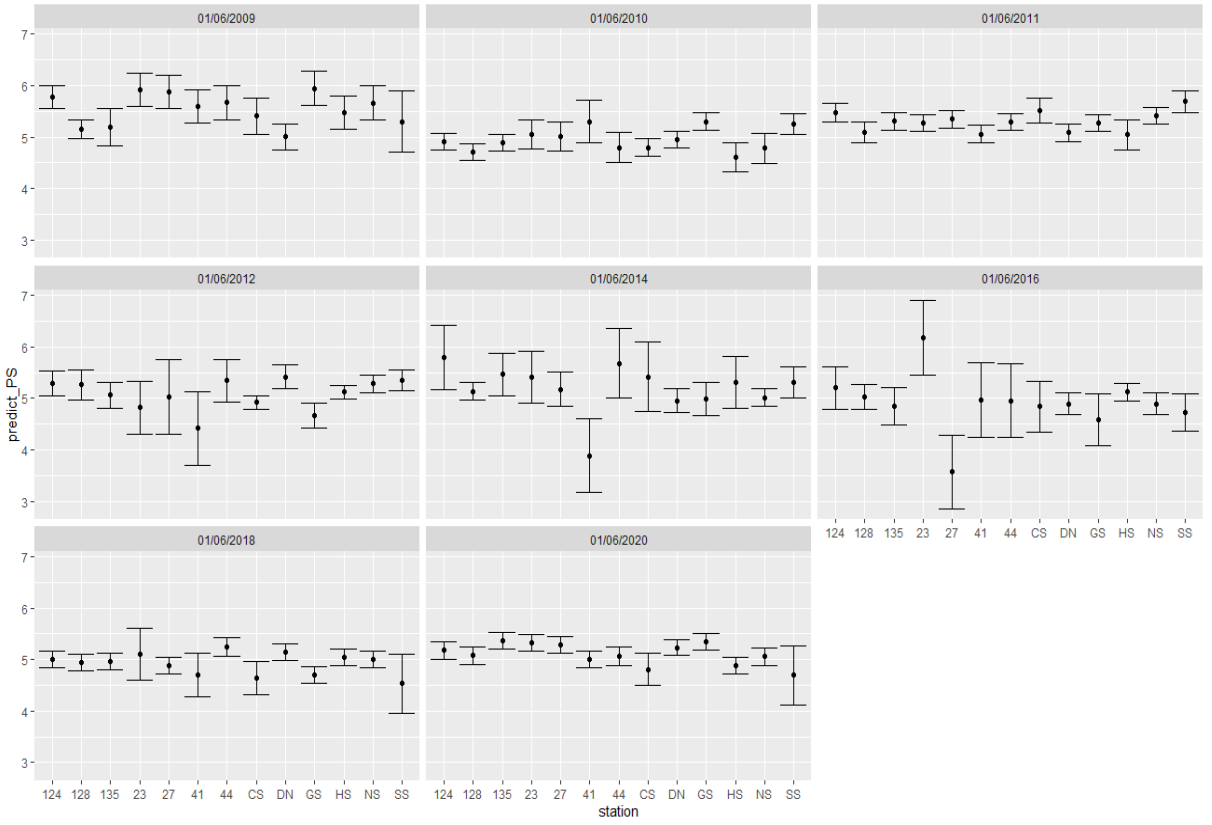

Figure 35 : Evolution de la longueur de l'épine pelvienne selon les années, par station (Montjaux, 2022).

e. Focus sur l'influence des stations et années

Afin de mieux comprendre quelles stations et quelles années ont un impact sur les traits défensifs de l'épinoche, il est possible de croiser les sommaires des quatre modèles linéaires. Ces derniers proposent un indice de significativité à 5 niveaux pour évaluer l'impact d'un facteur sur la variation des traits défensifs (codes de significance : 0 = '***' ; 0.001 = '**' ; 0.01 = '*' ; 0.05 = '.' ; 0.1 = ' '). En l'occurrence, sont testés pour chaque trait : la longueur du poisson, les différentes stations, les différentes années de prélèvement, et la combinaison de chaque station avec chaque année de prélèvement. En ne relevant que les facteurs ayant un impact significatif (≥0.05) sur les traits défensifs, il est possible d'obtenir le *Tableau 1* :

- en gris, figurent les facteurs significatifs pour un seul des traits défensifs
- en vert, ceux ayant un impact sur l'épine dorsale n°1 et l'épine pelvienne
- en bleu, ceux ayant un impact sur les deux épines dorsales
- et en orange, ceux ayant un impact sur les trois épines (ou pour les quatre traits dans le cas de la longueur).

Tableau 1 : Etude de significativité des différents facteurs sur le phénotype défensif (Montjaux, 2022).

	Lateral Plates					DS1					DS2					PS				
Parameters / Stat.Analysis	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signif.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signif.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signif.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signif.
station128						-0.398604	0.161657	-2.466	0.013849	*						-0.620205	0.293077	-2.116	0.03459	*
station135						-0.53591	0.235319	-2.277	0.022985	*	-0.7759641	0.2446926	-3.171	0.001567	**					
stationDN						-0.599709	0.187912	-3.191	0.001462	**	-0.4069377	0.1953978	-2.083	0.037553	*	-0.772567	0.340676	-2.268	0.02357	*
01/06/2010						-0.556	0.153347	-3.626	0.000303	***	-0.27305	0.1594557	-1.712	0.087151	.	-0.87385	0.278011	-3.143	0.00172	**
01/06/2012						-0.558188	0.181995	-3.067	0.002223	**	-0.4647089	0.189245	-2.456	0.014243	*					
01/06/2014																				
01/06/2018						-0.580278	0.153927	-3.77	0.000173	***	-0.3689093	0.1600587	-2.305	0.02139	*	-0.768318	0.279062	-2.753	0.00601	**
length	**0.002909**	**0.001654**	**1.758**	**0.0787**	**.**	**0.052915**	**0.001451**	**36.47**	**< 2e-16**	*******	**0.0553088**	**0.0015087**	**36.66**	**< 2e-16**	*******	**0.080308**	**0.00263**	**30.53**	**< 2e-16**	*******
station135:01/06/2010						0.60513	0.267799	2.26	0.024069	*	0.6874942	0.278467	2.469	0.013729	*					
stationDN:01/06/2010						0.750812	0.225766	3.326	0.000916	***	0.4191928	0.234759	1.786	0.074477	.	0.816921	0.409302	1.996	0.04623	*
stationSS:01/06/2010											-0.5926453	0.3475168	-1.705	0.088451	.					
station135:01/06/2011											0.5430364	0.2844463	1.909	0.05655	.					
station23:01/06/2011						-0.545323	0.186158	-2.929	0.003478	**	-0.5429427	0.1935737	-2.805	0.005137	**					
station27:01/06/2011						-0.361157	0.183816	-1.965	0.049731	*	-0.3313167	0.1911385	-1.733	0.083351	.					
station41:01/06/2011						-0.350265	0.184987	-1.893	0.058601	.	-0.4970729	0.1923564	-2.584	0.009911	**					
station44:01/06/2011						-0.395282	0.188992	-2.092	0.036745	*	-0.5238285	0.1965202	-2.666	0.007817	**					
station128:01/06/2012						0.436939	0.264016	1.655	0.098261	.										
station135:01/06/2012						0.564585	0.303848	1.858	0.063461	.	0.6746511	0.3159512	2.135	0.032991	*					
stationDN:01/06/2012						0.510637	0.264798	1.928	0.054102	.						0.908892	0.480065	1.893	0.05863	.
stationGS:01/06/2012																-0.787565	0.413978	-1.902	0.05742	.
station41:01/06/2014																-1.723517	0.977074	-1.764	0.07806	.
station135:01/06/2016											0.7581407	0.3986956	1.902	0.057531	.					
station27:01/06/2016																-1.745871	0.859507	-2.031	0.04251	*
stationDN:01/06/2016						0.692836	0.319202	2.171	0.030214	*	0.6370302	0.3319173	1.919	0.055252	.					
stationHS:01/06/2016						0.462657	0.277663	1.666	0.095992	.	0.7215461	0.2887239	2.499	0.012619	*					
station128:01/06/2018						0.475625	0.205591	2.313	0.02091	*										
station135:01/06/2018						0.709533	0.266381	2.664	0.007861	**	0.7550273	0.2769919	2.726	0.006532	**					
stationDN:01/06/2018						0.635178	0.226551	2.804	0.005155	**	0.431778	0.2355751	1.833	0.067134	.	0.900965	0.410725	2.194	0.02851	*
stationNS:01/06/2018						0.353431	0.183375	1.927	0.054231	.										
station128:01/06/2020						0.599795	0.206517	2.904	0.003765	**										
station135:01/06/2020						0.778886	0.268938	2.896	0.003864	**	0.9714301	0.2796512	3.474	0.000536	***					
stationDN:01/06/2020																0.831537	0.411034	2.023	0.04335	*
stationGS:01/06/2020						0.762781	0.226721	3.364	0.000798	***	0.6219684	0.2357524	2.638	0.00847	**					

Pour approfondir l'analyse, il est alors possible d'étudier quelles sont les stations qui ressortent parmi les combinaisons station/année retenues, en réalisant un second tableau représentant le nombre d'occurrence de chacune des stations à travers les années (*Tableau 2*).

Tableau 2 : Etude de l'occurrence des stations parmi les combinaisons station/année (Montjaux, 2022).

Station / Year	2010	2011	2012	2014	2016	2018	2020	**Sum Signif.**
128			X			X	X	3
135	X	X	X		X	X	X	6
23		X						1
27		X						1
41		X		X				2
44		X						1
CS								0
DN	X		X		X	X	X	5
GS			X				X	2
HS					X			1
NS						X		1
SS	X							1

Ce dernier montre que les stations 135 et DN semblent avoir une forte influence sur le développement des traits défensifs, et que les stations 128, 41 et GS semblent avoir une influence moyenne sur leur développement. En l'occurrence, les stations 128, 135 et DN ressortent également dans le premier tableau (*Tableau 1*), confirmant leur importance sur le développement du phénotype défensif.

En repositionnant ces stations sur la carte du lac Mývatn (*Figure 36*), il apparait que ces 3 stations font partie de la même zone : l'habitat à potamots (voir Partie I. b.).

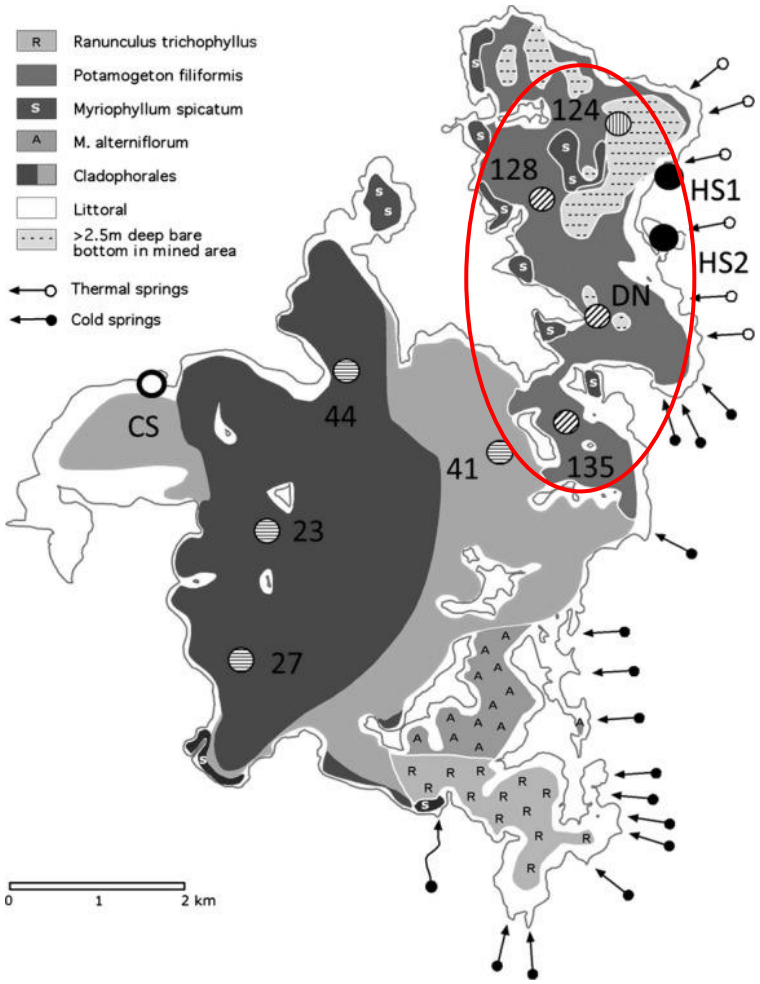

Figure 36 : Carte du positionnement des stations sur le Lac Mývatn (Millet et.al. 2013).

f. Influence du sexe sur les traits défensifs

Le même travail a été réalisé en ajoutant cette fois la variable sexe (mâle ou femelle), donnant lieu au modèle suivant :

lm(defensive_trait~length + station + sample_date + station*sample_date + **sex_gonad**, dataset)

Dans l'ensemble, le sexe des épinoches ne semble avoir aucune influence sur la longueur des épines dorsales ou pelviennes. En revanche, concernant le nombre de plaques latérales, les mâles semblent avoir en moyenne 0,5 plaque de plus par rapport aux femelles.

Néanmoins, sexer les poissons de petite taille n'étant généralement pas possible sans analyse ADN (étant donné que le sexage se base sur l'apparence des gonades, non développées chez le juvénile), le jeu de données est nettement moins fournis, entrainant une grande perte en significativité.

Aucune conclusion ne peut donc être tirée concernant l'impact du sexe des épinoches sur le développement du phénotype défensif.

4. Discussion et retour réflexif

L'objectif de cette étude était de comprendre l'impact du sexe et de l'environnement des épinoches à trois épines sur le développement de leur phénotype défensif.

D'après l'analyse réalisée sur R, le constat est similaire à celui de l'année dernière, à savoir : les plaques latérales ne sont pas influencées par les facteurs environnementaux, tandis que le développement des épines dorsales et pelviennes dépendent de la station et de la date de prélèvement. L'évolution des quatre traits défensifs est corrélée à la longueur du poisson, puisqu'ils se développent au fur et à mesure de la croissance de l'individu. Concernant le sexe, aucun constat n'a pu être établit puisque la quantité de données disponible à ce jour n'est pas assez significative. C'est un aspect qui pourrait évoluer lorsque l'ensemble des années impaires (2013, 2015, 2017 et 2019) seront rajoutées au jeu de données.

Pour aller plus loin dans l'analyse, il pourrait être pertinent d'y ajouter une dimension génétique. En effet, le nombre de plaques latérales n'étant pas influencé par l'environnement du poisson, puisqu'il est hérité des ancêtres anadromes de l'épinoche lacustre, une analyse ADN pourrait permettre d'identifier d'autres paramètres ayant un impact sur les plaques latérales (le gêne EDA par exemple, est connu pour avoir une grande influence sur le développement des plaques). Des fragments ADN sont prélevées sur chaque poisson dans ce but, mais ce n'est pas un aspect qui est étudié par les stagiaires dans le cadre du suivi à long terme.

Pour expliquer les variations retrouvées dans les épines dorsales et pelviennes, notamment dans l'habitat à potamots, une analyse de la pression de prédation permettrait peut être de mieux comprendre le développement du phénotype défensif de l'épinoche, puisque ce dernier a un impact sur la facilité des prédateurs à capturer ou non le poisson.

Le protocole utilisé pour collecter les données du projet de suivi à long terme est sensiblement le même depuis que l'Université d'Hólar a repris l'étude, toutefois il comporte plusieurs limites. Premièrement, le processus de coloration des spécimens ne donne pas de résultats consistants. Bien qu'un protocole ait récemment été rédigé pour faciliter la coloration, certaines quantités et durées restent assez imprécises (par exemple « 4 à 5 heures » pour la phase de blanchiment), donnant lieu à des résultats assez hétérogènes. Le solvant ayant servit à fixer les spécimens avant coloration impacte aussi la qualité de la coloration (par exemple les anciens spécimens, fixés dans le formaldéhyde, donnaient une coloration bien plus lisible que les nouveaux spécimens, fixés à l'éthanol 95%). L'ensemble de ces variations entraine ensuite des difficultés de mesure des épines ou du comptage de nombre de plaques, auxquelles s'ajoute aussi l'erreur humaine dans la lecture des mesures, le tout impactant la qualité et la représentativité des résultats.

En terme de ressentit, le travail de recherche en laboratoire étant très répétitif (car nécessitant la réalisation du même geste des centaines de fois par jour pour traiter tous les spécimens), les compétences apprises en cycle d'ingénierie ne sont pas beaucoup sollicitées à travers ce genre d'exercice. Néanmoins, pouvoir travailler au milieu de spécialistes internationaux de l'épinoche à trois épines était très enrichissant. En tant qu'étudiant, il était également motivant de constater que beaucoup de recherches sont encore à faire dans ce domaine et que de nombreuses zones d'ombre persistent autour de ce poisson pourtant très étudié.

A titre personnel, j'ai aussi apprécié le fait de pouvoir participer ou assister aux autres recherches menées au laboratoire. Par exemple, j'ai pu participer à plusieurs reprises à la mise en place d'un mésocosme, visant à étudier l'hérédité des préférences alimentaires des épinoches. J'ai également pu assister aux tests cognitifs réalisés sur des jeunes ombles chevaliers, le tout dans un environnement artificiel très particulier. Enfin, j'ai pu aider à la mise en place d'une semaine de conférences internationales sur les épinoches, au cours de laquelle de nombreux chercheurs renommés ont pris la parole.

Bibliographie

Bartrons et.al., M. (2015). Spatial patterns reveal strong abiotic and biotic drivers of zooplankton community composition in Lake Mývatn, Iceland. *Ecosphere*, 1-20.

Bell, M. A. (1994). The Evolutionary Biology of the Three Spine Sticklebacks. *Journal of Animal Ecology*, 1-27.

De Coster, L. (2021). *What does promote diet variation among individuals population of Threespine stickleback?* Sauðárkrókur: Hólar University, Department of Aquaculture and Fish Biology.

Gautier, P. (2021). *Evolution of defense traits un threespine stickleback (gasterosteus aculeatus) of lake myvatn across space and time.* Saudárkrókur: Hólar University, Department of Aquaculture and Fish Biology.

Hólum, H. á. (2022, June 09). *The Dynamic Nature of Biodiversity - Lake Mývatn threespine stickleback as a model*. Retrieved from Holaraquatic - ECO-EVO-DEVO at Myvatn: https://www.holaraquatic.is/eco-evo-devo.html

Millet et.al., A. (2013). Spatial phenotypic and genetic structure of threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus) in a heterogeneous natural system, Lake Myvatn, Iceland. *Ecology and Evolution*, 19-32.

Nosil, P., & Reimchen, T. (2005). Ecological opportunity and levels of morphological. *Biological Journal of the Linnean Society*, 297–308.

Reimchen, T. (1983). Structural relationchips between spines and lateral plates in threespine stickleback (gasterosteus aculeatus). *Evolution*, 931-946.

Skuli, S. (2019). A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biological Reviews*, 1786-1808.

Steven, V. M., & Schluter, D. (2004). Character shifts in the defensive armor of sympatric sticklebacks. *Evolution*, 376-385.

Wootton, R. J. (1984). *A functional biology of sticklebacks.* The University College of Wales, Aberystwyth: Croom Helm.

Yamasaki, Y. Y., Mori, S., Kokita, T., & Kitano, J. (2019). Armour plate diversity in Japanese freshwater threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus). *Evolutionary Ecology Research*, 51-67.

POLYTECH TOURS
35 ALLÉE FERDINAND DE LESSEPS
37200 TOURS

Anthéa Montjaux
2021-2022

Évolution des traits défensifs de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) du lac Mývatn au cours du temps et de l'espace

Résumé :
Le lac Mývatn est un milieu très riche en biodiversité qui abrite notamment une espèce constituant un modèle d'étude pour comprendre les relations entre un environnement et ses individus : l'épinoche à trois épines. En effet, en analysant les variations phénotypiques des épinoches au cours du temps et de l'espace, un suivi à long terme permet de mettre en lumière les interactions entre l'écologie, l'évolution et le développement des individus.

Summary:
Lake Mývatn is a very rich environment in terms of biodiversity, and is home to a species that is a model for understanding the relationships between an environment and its individuals: the three-spined stickleback. Indeed, by analyzing the phenotypic variations of sticklebacks over time and space, a long-term monitoring allows to highlight the interactions between ecology, evolution and development of individuals.

Mots Clés :
Biodiversité aquatique, variation phénotypique, épinoche à trois épines (Gasterosteus aculeatus), Eco-Evo-Devo, lac Mývatn, traits défensifs, épines, plaques latérales, squelette

Key words :
Aquatic biodiversity, phenotypic variation, threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus), Eco-Evo-Devo, Lake Mývatn, defensive traits, spines, lateral plates, skeleton

Hólar University College : Hólum i Hjaltadal, Sauðárkrókur 551, Iceland

Tuteur entreprise : Bjarni K. Kristjánsson

Tuteur académique : Sabine Greulich