



Phenotype habitat matching : Théorie explicative de la variabilité de taille d'œufs interponte chez *Salmo trutta* ?



Photo Gauthey Zoé

Présenté par Elie CHANTRIAUX

Stage effectué du 7/12/13 au 20/02/14 en fractionné, puis de manière continue du 17/03 au 16/05/14 à l'aquapôle INRA, UMR ECOBIOP, Route Départementale 918, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle sous la direction scientifique de Mr Cédric TENTELIER, Mr Jacques LABONNE et Mlle Zoé GAUTHEY.

"Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil"

Remerciements :

Pour commencer, je voudrais remercier mes encadrants Jacques, Zoé et Cédric pour le partage de leurs connaissances, leurs précieux conseils et le temps qu'ils m'ont accordé. Ils m'ont beaucoup appris et je leur en suis reconnaissant.

Je voudrais ensuite remercier mon collègue de bureaux, Vincent, pour toute les activités partagées (pause café, ping pong...) et la bonne humeur quotidienne.

Pour finir, je voudrais dire merci à toute l'équipe de l'unité ECOBIOP pour la qualité de l'accueil et la bonne ambiance générale. J'ai beaucoup apprécié travailler dans cette unité.

Présentation de la structure d'accueil :

Le stage que j'ai effectué s'est déroulé à l'Unité Mixte de Recherche Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons (UMR ECOBIOP) située à Saint Pée sur Nivelle. L'UMR ECOBIOP est une unité mixte entre l'INRA et l'Université de Pau et des Pays de l'Adour. Les recherches conduites au sein de l'UMR ECOBIOP visent à étudier le comportement des poissons et son rôle sur le fonctionnement et l'évolution des populations naturelles. L'unité développe des approches d'écologie expérimentale (en milieu contrôlé ou naturel), de modélisation et de génétique des populations. L'objectif de ces recherches est d'améliorer les pratiques de gestion des populations piscicoles et de leur environnement, afin de préserver les ressources naturelles et la biodiversité, mais aussi de prédire l'évolution de ces populations sous la pression des activités anthropiques.

Contexte du stage :

Mon sujet de stage s'insère dans la thèse de Mlle Zoé GAUTHEY qui a pour objet d'étude l'effet de l'environnement sur la sélection sexuelle chez *Salmo trutta*. Zoé développe l'étude expérimentale de la sélection sexuelle chez la truite commune, et étudie comment l'environnement peut affecter le comportement reproducteur. Elle tente d'isoler les composantes du succès reproducteur, à l'aide de protocoles expérimentaux taillés sur mesure, et de modèles statistiques adaptés.

J'ai accompagné l'équipe pour des échantillonnages sur le terrain mais je n'ai pas participé à l'ensemble des prélèvements. Cependant, je suis la seule personne à avoir effectuée les analyses granulométriques à partir des photos prises sur le terrain et à avoir testé le PHM avec la structure granulométrique des frayères.

SOMMAIRE :

I-Introduction.....	1
II- Matériels et méthodes.....	3
1- Comportement reproducteur de la truite.....	3
2- Echantillonnage.....	3
3- Analyse de la granulométrie.....	5
4- Analyses statistiques.....	6
III- Résultats.....	7
IV- Discussion.....	8
1- Variabilité du volume moyenne des œufs et de la structure granulométrique des frayères.....	8
2- Choix de la femelle pour une structure granulométrique.....	9
3- Phenotype Habitat Matching : la survie est-elle fonction de la taille de l'œuf et de la nature granulométrique de la frayère ?.....	9
V- Bibliographie.....	12
VI- Résumé.....	13

INTRODUCTION :

Dans une population, on observe une variabilité des caractères phénotypiques entre les individus. Cette variabilité est sous tendue d'une part par la variation génétique (diversité de combinaisons d'allèles) et d'autre part par les conditions environnementales (plasticité phénotypique). La fluctuation des caractères phénotypiques permet l'évolution des espèces grâce au mécanisme de sélection naturelle. En effet des pressions biotiques et abiotiques agissent sur l'aptitude phénotypique (meilleure capacité à survivre et à se reproduire) et sur la valeur sélective (transmission des gènes à la descendance) des individus. Les individus qui ont un phénotype avantageux subissent moins de pression de sélection et leur fitness (aptitude phénotypique + valeur sélective) est plus élevée. En se reproduisant, ils transmettent à leur descendance les allèles favorables dont la proportion augmentera avec le temps dans la population. Quand la sélection naturelle s'exerce au fil des générations, elle aboutit théoriquement à un phénotype optimal dans la population. La sélection (du moins stabilisante) devrait conduire à un optimum plus ou moins étroit. En fait non seulement la position de l'optimum mais aussi la variabilité autour de cet optimum dépendent de l'environnement. Entre deux populations, les optimums phénotypiques peuvent être différents car les pressions de sélections ne sont pas identiques. De ce fait, un caractère ne peut être considéré comme optimal qu'en regard à un habitat donné.

Cependant, ce modèle n'est pas toujours observé car il existe des populations dont certains caractères phénotypiques sont très variables. Chez la truite fario (*Salmo trutta*) par exemple, il existe une grande variabilité du volume des œufs (du simple au quadruple) entre femelles de mêmes populations (Régner, 2011 ; Bagenal, 1969). Pour expliquer le maintien de la variance d'un caractère, il existe plusieurs hypothèses.

Tout d'abord, la variabilité d'un caractère phénotypique et de l'habitat peut s'expliquer lorsqu'elle a peu ou pas d'influence sur la fitness de l'individu. Le caractère ne subit donc pas une forte pression de sélection. Ce point met en évidence le fait que plus le caractère joue un rôle important pour la fitness de l'individu, plus il est soumis à une forte pression de sélection.

Une autre explication possible de la variabilité est la présence d'une stratégie mixte. Dans ce cas, il y a plusieurs optimums qui dépendent du comportement des autres individus. Sous l'action d'une sélection fréquence dépendante, la meilleure stratégie est d'utiliser les ressources qui ne sont pas déjà convoitées. Par exemple, chez les Cichlidés mangeurs d'écailles la bouche est adaptée en biais afin de s'accrocher sur le flanc des poissons. Si toutes les bouches étaient biaisées du même côté, il y aurait une forte compétition. De ce fait, la meilleure stratégie dans une population est d'avoir des bouches biaisés à gauche et d'autres à droite.

En fin, il existe la théorie du « phenotype habitat matching (PHM) » (Hendry et al. 2001). Cette théorie n'a jamais été testée mais pourrait expliquer la variabilité d'un caractère phénotypique et de l'habitat y correspondant. Dans le PHM le choix d'habitat est corrélé au phénotype de l'individu, de manière à ce qu'il se retrouve dans l'habitat auquel son phénotype est le plus adapté (**figure. 1**). Ainsi, la compétition intrapopulation est réduite car l'habitat disponible augmente. Cette stratégie est observable chez les crickets de l'espèce *Gryllus firmus*, *G. veletis* et *G. pennsylvanicus*. La taille optimale d'œufs du cricket varie selon les conditions d'enfouissement du sol (Carrière et Roff, 1995). Cette hypothèse a été émise la première fois pour expliquer la variabilité de taille d'œufs chez le Saumon. Il pourrait y avoir une relation positive entre le phénotype maternel et la qualité de l'environnement (Hendry et al. 2001).

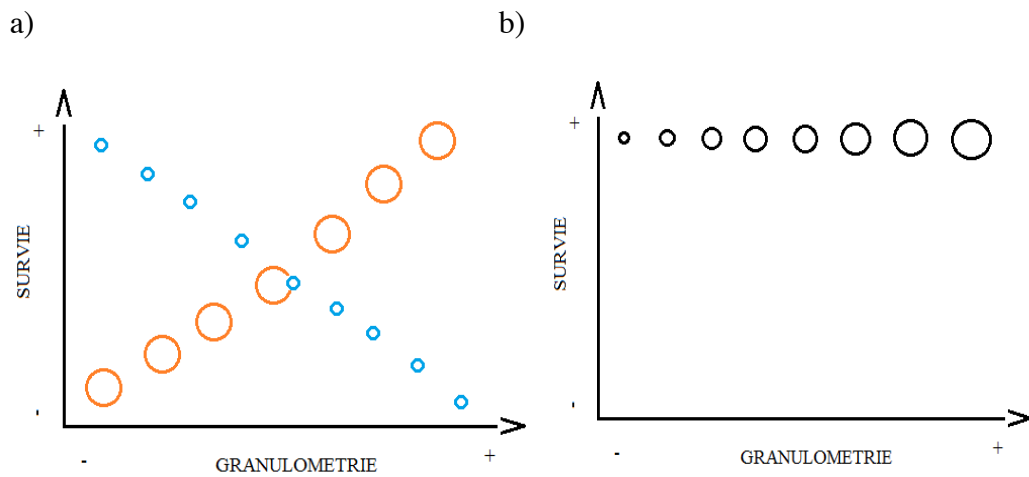


Figure. 1 : Explication du Phenotype Habitat Matching avec un exemple non concret. Les cercles représentent le volume moyen des œufs par femelle. a) les gros œufs (en rouge) ont une bonne survie dans les grandes valeurs de granulométrie mais une faible survie dans les petites valeurs de granulométrie et inversement pour les petits œufs (en bleu). b) Observation attendue si toute les femelles adoptent la meilleure stratégie.

Les Salmonidés et notamment la truite commune (*Salmo trutta*) sont de bons modèles pour tester le PHM. Par exemple, on observe chez la truite une grande variabilité de la taille moyenne des œufs entre femelle d'une même population. Cette étude a pour objectif de comprendre comment l'évolution a abouti à cette variabilité phénotypique chez la truite.

La taille de l'œuf est un caractère important qui semble influencer la fitness de la truite. En effet, une grande taille d'œuf se traduit généralement par une grande taille corporelle après éclosion, ce qui confère divers avantages. Les alevins issus de gros œufs ont une meilleure croissance et une meilleure chance de survie que ceux issus de plus petits œufs (Einum et Fleming, 1999 ; Baguenal, 1969). En effet, les gros œufs ont tendance à donner de gros alevins qui sont de bons compétiteurs. De plus, les grands alevins survivent plus longtemps sans nourriture que les petits à température constante (T. B. Baguenal, 1969). Chez les poissons, les juvéniles ayant une grande taille sont plus aptes à échapper à la prédation car ils présentent de meilleures facultés de locomotion (Ojanguren *et al.* 1996). Pour finir, la taille de la bouche des prédateurs est une limite pour la prédation ce qui confère un avantage pour les grands alevins qui ont donc moins de prédateurs (Nilsson et Brönmark, 2000). Ainsi on devrait observer une sélection directionnelle significative pour augmenter la taille des alevins à l'émergence et donc la taille des œufs (Einum et Fleming, 1999).

Il existe cependant un autre facteur qui devrait contrôler la taille d'œuf optimale : pour une femelle, la fitness est un compromis entre la taille des œufs et leur nombre. L'avantage de produire beaucoup d'œufs est d'augmenter le nombre de descendant mais, cela augmente la compétition des œufs notamment pour l'oxygène. On pourrait donc s'attendre à une pression de sélection stabilisante qui donne une taille d'œuf optimale. Cette taille serait dépendante de la teneur d'oxygène présente dans l'eau et le nombre d'œuf devrait augmenter lorsque les conditions seraient favorables (Einum et Fleming, 1999). Les différences de nombres et donc de tailles d'œuf chez la truite pourrait être expliquées par la variabilité de la teneur en oxygène de la zone de fraie. Cependant, à l'échelle d'une population, à micro-habitat équivalent, les individus sont globalement soumis à la même valeur d'oxygénation. Ce compromis entre la taille des œufs et leurs nombres existe chez d'autres espèces ovipares comme la drosophile (Moiroux, 2010).

Dans la théorie du PHM, la variabilité phénotypique est attribuée à un habitat variable. Chez la truite, la frayère qui est l'habitat des œufs, est caractérisée par plusieurs variables environnementales. En effet, la vitesse du courant, la profondeur d'enfouissement des œufs, la nature granulométrique du substrat et la hauteur de la lame d'eau au dessus des frayères sont des variables très fluctuantes dans une rivière. Elles peuvent donc expliquer la variabilité du volume moyen des œufs entre les femelles d'une population. Dans cette étude, seul l'impact de la nature granulométrique sur la survie sera analysé. La structure granulométrique ne change pas et constitue l'habitat de l'œuf et de l'alevin jusqu'à l'émergence. Elle joue donc un rôle important.

Chez les salmonidés, la femelle recouvre ses œufs de substrat aussitôt après la fécondation. Les stades embryo-larvaires se développent à l'intérieur de la frayère jusqu'à l'émergence. Après l'éclosion, qui intervient aux environs de 420 degrés jours, les alevins sont alimentés par le vitellus. L'alevin se développe sous le gravier sans apport de nutriments exogènes jusqu'à l'émergence. La truite enfouit ses œufs dans le substrat afin de les protéger de la prédation et de les empêcher de dériver avec le courant. La stabilité de la frayère et donc très importante et doit intervenir dans le choix de la femelle (C.J Jastrebski et Y.E Morbey, 2009). On peut apporter une prédiction quand à la structure optimale de la frayère. L'eau circule plus aisément entre des grosses particules et ainsi les œufs sont bien oxygénés et leurs

déchets métaboliques sont évacués. Lorsque le substrat est trop fin il peut se colmater et l'eau ne circule plus. On s'attend donc à ce que les truites choisissent de frayer dans la plus grosse granulométrie qu'elles peuvent déplacer.

Le PHM semble adapté pour expliquer le maintien de la variabilité de la taille moyenne des œufs par femelle dans une population.

Pour analyser cela, nous allons en premier lieu observer s'il existe de la variance dans la taille des œufs entre les femelles ainsi que dans la structure granulométrique des frayères pour nos échantillons. Ensuite, nous verrons si un choix pour un type de granulométrie est porté par la femelle en fonction de son phénotype (taille corporelle, volume moyen de ses œufs). Et enfin, nous regarderons l'interaction entre le choix de la femelle pour un environnement et la taille de l'œuf sur la survie des œufs. Pour tester le PHM, la femelle doit être libre de faire son choix d'habitat. Il est donc nécessaire de se tourner vers des conditions naturelles plutôt qu'expérimentales pour l'échantillonnage.

MATERIELS ET METHODES :

Comportement reproducteur de la truite :

La truite fario (*Salmo trutta*) se reproduit pendant la période de mi-novembre à fin février. Avant de pondre, la femelle creuse un trou dans le substrat. Pour cela, elle se place sur le flanc et fait de grands mouvements avec sa nageoire caudale dans le but de faire un flux d'eau qui permet de déplacer le gravier. Cette action se fait toujours de l'aval vers l'amont. La femelle sonde régulièrement la profondeur de la cavité avec sa nageoire anale jusqu'à ce que les caractéristiques du nid lui conviennent. Parallèlement, le mâle dominant se poste à côté de sa partenaire et chasse les mâles périphériques qui s'approchent pour se reproduire. Ainsi, le mâle le plus compétitif s'accapare la femelle. Ensuite, la femelle libère ses œufs et le mâle dominant les féconde (fécondation externe), et elle recouvre son nid en creusant rapidement et en éventail autour de la cavité. Dans la nature, il arrive fréquemment que des mâles périphériques se faufilent et fécondent les œufs ou que ces derniers soient mangés par d'autres truites avant que la femelle n'ait le temps de les recouvrir. La truite est un animal itéropare. Cela signifie qu'elle peut se reproduire plusieurs fois pendant la période de reproduction ainsi que sur plusieurs années. A cause de ces creusements et recouvrements, les frayères ont une morphologie caractéristique et sont bien identifiables (**figure. 2**).

Echantillonnage :

Sites d'échantillonnage :

Trois campagnes de terrain ont été réalisées en milieu naturel au cours de 3 saisons de reproductions consécutives (de novembre à janvier 2011-2012 ; 2012-2013 ; 2013-2014). Deux populations de truites ont été suivies au cours de l'expérience provenant des cours d'eaux suivants: rivière du Bastan (+43° 16' 2.51", -1° 22' 32.46") et rivière du Lizuniaga (43°17'02.9"N 1°37'02.2"W). Ces cours d'eau ont été choisis après une campagne d'observation de plusieurs rivières. Ils ont été retenus car ils étaient accessibles et la densité de truites en activité était importante. Ces deux rivières présentent des régimes hydrographiques différents de par leurs caractéristiques physiques (le Bastan est plus torrentiel, plus large, et il y a moins de variations de hauteur d'eau). Ainsi le choix de la

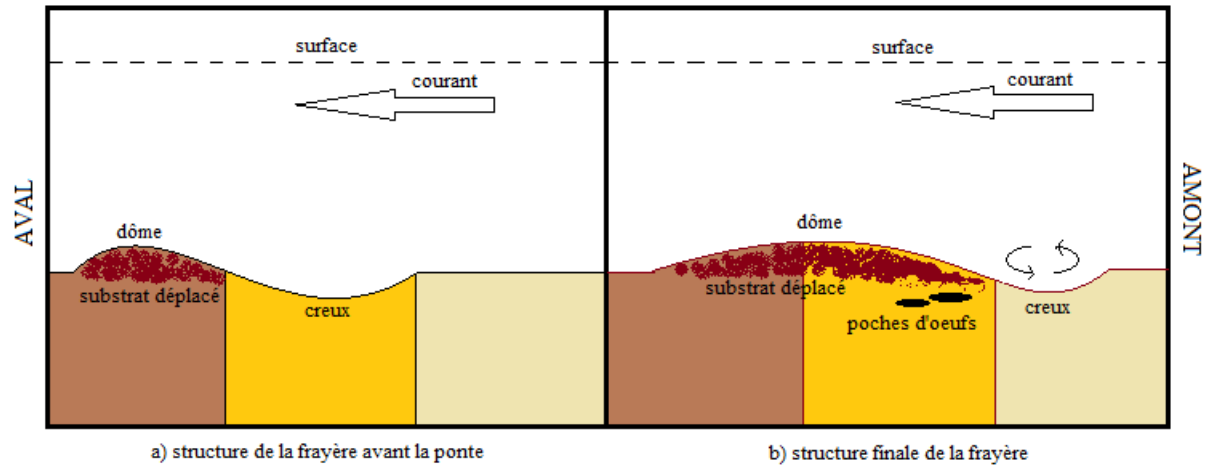


Figure. 2 : Forme caractéristique d'une frayère de truite commune avant et après la ponte. Pour la frayère finale, la dépression (creux) en amont permet une meilleure pénétration d'eau au niveau des œufs et ainsi augmente leur oxygénation et le rejet de leurs déchets métaboliques. Les couleurs donnent un repère spatial.

station d'échantillonnage était fonction des conditions environnementales (accessibilité de la rivière, hauteur d'eau, turbidité, vitesse du courant...) présentes lors des prélèvements.

Afin d'obtenir les différents échantillons, la première étape consistait à repérer l'activité de reproduction sur une frayère entre une femelle et un (ou plusieurs) mâle(s) (creusements en direction de l'amont de la femelle et chasses entre les mâles) et de mesurer cette femelle. Une fois l'activité de reproduction terminée (après dépôt des œufs, fécondation et recouvrement de la frayère par la femelle), différentes variables ont pu être mesurées afin de répondre à la question du PHM.

Repérage de l'activité de reproduction et mesure de la femelle : avant la fraie :

La femelle en activité a été photographiée afin de connaître sa taille. Pour ce faire, un objet environnemental (caillou, bout de bois...) présent à côté de la femelle a été mesuré à posteriori, une fois que la femelle avait fini de se reproduire. Avec un logiciel informatique (ImageJ, 1.45s), la taille de la femelle a été estimée en fonction de l'objet de référence. Plusieurs photos de la femelle ont été prises car certaines pouvaient être de mauvaise qualité.

Les autres variables ont été mesurées directement sur la frayère une fois les œufs recouverts. Pour s'assurer de la fin de la fraie, la truite en activité a été observée jusqu'à ce qu'elle ponde. Deux cas ont été possibles. Soit la reproduction était observée directement (ponte puis fécondations par le mâle, creusement rapide et en éventail de la femelle). Dans ce cas, 30 minutes d'attente étaient nécessaires avant de se rendre sur la frayère afin que la truite recouvre ses œufs. Deuxièmement, l'activité de reproduction était repérée mais l'acte de reproduction (lâcher simultané des gamètes du mâle et de la femelle) n'était pas observé directement (quelques heures à quelques jours d'activités sont possibles entre le début et la fin de la fraie). Dans ce cas, la zone de fraie était identifiée afin d'y retourner le lendemain. Lorsqu'il n'y avait plus d'activité, la présence du dôme de substrat traduisait la fin de la fraie.

Mesure des différentes variables : après la fraie

Pour analyser la granulométrie, des photographies ont été prises sur le terrain et ont été analysées ultérieurement. Pour ce faire, un cadre de référence de 50 cm de côté a été placé autour du dôme. Plusieurs photos de la frayère ont été prises afin d'en avoir au moins une de bonne qualité. Un parasol a été utilisé pour lutter contre le reflet de la lumière sur l'eau qui pouvait rendre les photos inexploitable.

L'étape qui suit consistait au déterrement des œufs. La hauteur d'eau au dessus du dôme a été mesurée puis le substrat a été creusé délicatement et les œufs ont été retirés avec une poire d'aspiration et placés dans une bassine. Une fois le nombre d'échantillons suffisants (30 œufs), la hauteur d'eau au-dessus des œufs a été mesurée. De cette manière, la profondeur d'enfouissement a pu être déduite (hauteur d'eau au-dessus du dôme – hauteur d'eau au-dessus des œufs). Durant cette étape, un filet était placé en aval du nid afin de recueillir les œufs qui étaient emportés par le courant.

Les œufs étaient disposés dans un dispositif de mesure muni d'une réglette puis pris en photo afin d'en mesurer la taille ultérieurement (logiciel ImageJ). A partir de la surface des œufs (sur la photo), le volume a été interpolé. Un numéro était attribué à chacun des œufs, de 1 à 30 en partant de la gauche vers la droite du dispositif. Les œufs étaient ensuite répartis dans 6 capsules (**figure. 3**). Un marquage des capsules a été réalisé à l'aide d'encoches afin de pouvoir identifier le numéro des œufs à la fin de l'expérience. Chaque lot de 5 œufs a été placé dans 6 capsules (de A à F) et entre chaque œufs, 8 billes de verre ont été placées afin de

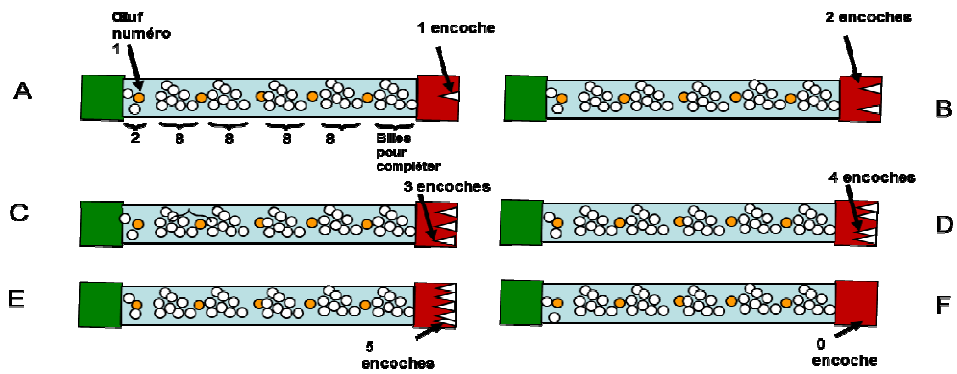


Figure. 3 : Capsule d'isolement des œufs. L'œuf n°1 se trouve au niveau de l'embout vert de la capsule A et l'œuf n°30 à côté de l'embout rouge de la capsule F. Les capsules sont des tubes grillagés qui permettent la circulation de l'eau autour des œufs.

les individualiser, de pouvoir les identifier et de limiter la contagion de maladies (Dumas et Marty, 2006).

Les capsules ont été disposées horizontalement à l'endroit où ont été trouvés les œufs puis recouvertes de substrat. Afin de mesurer l'influence de la profondeur d'enfouissement sur la survie, les capsules ont été recouvertes avec la même hauteur de gravier présente initialement sur les œufs. Ainsi, les œufs ont été replacés à l'endroit de ponte et les conditions choisies par la femelle ont été au mieux recréées.

Des rubalises ont été disposées à proximité des nids afin de les repérer tout au long de l'expérience.

Survie :

A la fin de l'expérience, chacune des frayères a été déterrée afin d'évaluer la survie de des œufs juste avant l'éclosion ($375 \text{ degrés.jours}^{-1}$). La mortalité de chaque individu (de 1 à 30) a été notée. Certaines variables environnementales (vitesse du courant, hauteur de la lame d'eau) varient dans le temps et peuvent modifier la structure de la zone de fraie notamment à son arasement. Ainsi ; si une ou plusieurs capsules n'étaient pas trouvées la survie de chaque œuf présent dans la capsule était considérée comme nulle. Les individus vivants ont été ramenés à la station expérimentale du Lapitxuri et placés dans un dispositif d'élevage jusqu'à 750 degrés.jours (date d'émergence). A ce stade, ils ont ensuite été relâchés dans leur milieu d'origine.

Analyse de la granulométrie :

La mesure de granulométrie a été effectuée à partir des photos prises sur le terrain. Parmi le lot de photos de chaque frayère, celle de meilleure qualité (nette, sans reflet, sans ondulation qui déforme l'image des cailloux) a été retenue. Deux logiciels informatiques (GIMP et ImageJ) ont permis de faire l'analyse des photos. GIMP 2.8.6 a été utilisé afin de corriger la perspective de la photo. Pour cela le cadre granulométrique a servi de référence et l'objectif a été de lui redonner une forme carrée afin d'éviter un biais dans les mesures dû à la photo. Le reste des analyses a été fait avec le logiciel ImageJ (version 1.45s). Afin d'être le plus représentatif de la frayère, 100 cailloux à l'intérieur du cadre ont été mesurés. Les particules ont été sélectionnées de façon systématique au sein de la frayère. Pour ce faire, une grille (carreaux de 24 cm/cotés) a été apposée sur la photo du cadre de 50 cm de côté. La surface de tous les cailloux sous les intersections de la grille a été prélevée. Pour ce, tous les cailloux ont été détournés manuellement. La surface (représentant au mieux la masse du caillou) a été choisie pour décrire les graviers car on suppose que la taille de la granulométrie peut représenter une contrainte pour les femelles. En effet, si la grande granulométrie offre une meilleure fitness, les petites truites devraient être désavantagées car elles sont moins aptes à déplacer des gros cailloux que les grandes. Lorsque le nombre de données (100) n'était pas atteint, la grille était à nouveau disposée aléatoirement sur l'image puis les nouveaux cailloux désignés par les intersections étaient mesurés (**figure. 4**).

Le quantile supérieur à 90% de la surface des cailloux (Q90) a été choisi pour décrire la structure de chaque frayère. La taille de la granulométrie est une contrainte physique pour le creusement. C'est donc les plus gros cailloux de chaque frayère qui donnent le plus de résistance et qui doivent être représentés.

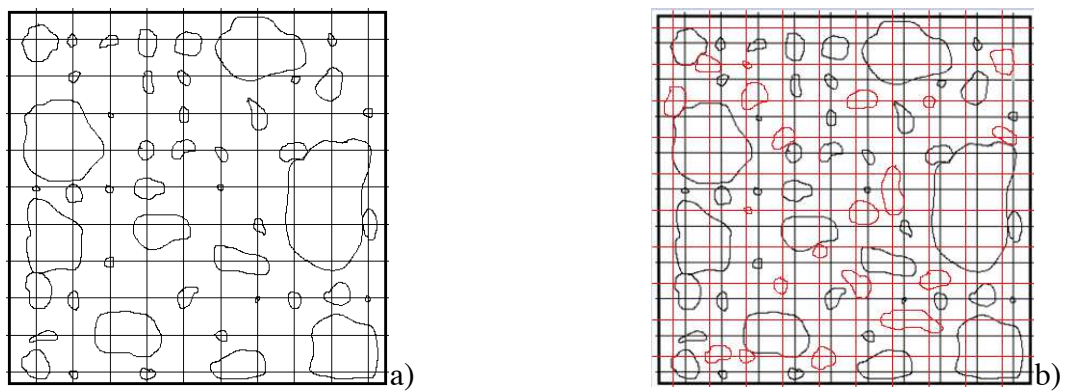


Figure. 4 : Echantillonnage aléatoire des cailloux à partir de photo. a) premier tirage. b) deuxième tirage.

Analyses statistiques :

Afin de choisir les tests statistiques appropriés, la normalité des distributions du volume des œufs, du volume moyen des œufs, de Q90 et de la taille de la femelle a été vérifiée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk (Sokal et Rohlf, 1995). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (3.0.2) et effectuées pour un seuil de confiance de 5%.

Pour commencer l'effet population sur chaque variable a été analysé. Les variables volume des œufs et Q90 ont été comparées entre le Bastan et le Lizuniaga par un test de Wilcoxon, et la variable taille de la femelle par un test de Student.

Variabilité de la taille moyenne des œufs intrapopulation.

Dans chaque population, le volume moyen des œufs par frayère a été comparé par un test de Kruskal-Wallis.

Il existe une théorie qui stipule que la variabilité de volume des œufs serait fonction de la taille de la femelle. Cela serait dû à une contrainte mécanique chez les petites femelles. Cette hypothèse a été testée.

Relation entre la taille des femelles et volume des œufs moyens par femelle (intrapopulation).

Cette relation a été analysée à l'intérieur de chaque population. Pour ce faire, un test de corrélation de Pearson a été effectué entre le volume moyen des œufs par femelles et la taille de la femelle.

Variabilité de la structure granulométrique des frayères (intrapopulation).

Un test de comparaison de moyenne n'était pas approprié pour monter la variabilité de granulométrie entre les frayères. En effet, la variable retenue pour décrire la structure d'une frayère n'est pas la moyenne des surfaces des cailloux mais Q90. La variabilité de la granulométrie entre les frayères d'une même population a été analysée par des statistiques descriptives.

Choix de la femelle pour une structure granulométrique.

Le choix de la femelle pour une granulométrie pouvait s'effectuer en fonction de sa taille ou de la taille moyenne de ses œufs. Pour cela des tests de corrélation de Pearson ont été effectués entre la taille de la femelle et Q90, puis entre la taille moyenne des œufs de la femelle et Q90.

Phenotype Habitat Matching : la survie est-elle fonction de l'interaction entre la taille de l'œuf et la nature granulométrique de la frayère ?

La donnée de survie par frayère est constituée d'un nombre d'individus retrouvés vivant sur un nombre total d'individus récupérés. Ce nombre total peut parfois varier si une partie des capsules a été arasée. Nous nous intéressons donc ici à la survie hors arasement. Nous faisons l'hypothèse que le nombre de survivants sur le nombre total d'œufs n'ayant pas subi d'arasement suit un processus binomial. Un modèle linéaire généralisé basé sur une

distribution binomiale a donc été ajusté aux données pour estimer l'effet de la taille de l'œuf (T), le Q90 et leur interaction sur la probabilité de survie P, comme suit :

$$\ln\left(\frac{P}{1-P}\right) = a \times T + b \times Q90 + c \times T \times Q90 + d$$

a, b, c et d sont les paramètres linéaires du modèle à estimer. Le caractère significatif des effets a été testé à l'aide d'une analyse de déviance et d'un test de Chi².

RESULTATS :

Au total, 56 frayères ont pu être déterrées au cours des 3 saisons de reproduction. Cependant, certaines frayères possédaient des informations manquantes (taille de la femelle, photos des œufs ou de la granulométrie inexploitable). Ainsi, les analyses suivantes ont été réalisées sur 46 frayères différentes (Bastan= 23 ; Lizuniaga=23) exceptée pour l'analyse du Phénotype Habitat Matching (voir ci-dessous).

Variabilité de la taille des œufs (interpopulation et intrapopulation).

La moyenne de la taille des œufs ne varie pas de manière significative entre les deux populations (test de Wilcoxon : W = 208112.5, p-value = 0.9219) (**figure. 5**). Le volume moyen des œufs se situe autour de 100 mm³ pour les deux populations. Cependant, à l'intérieur de chacune des populations, la moyenne de la taille des œufs varie significativement entre les frayères (**figure. 6**) (Kruskal-Wallis : Bastan $\chi^2 = 432.4994$, ddl = 21, p-value < 2.2e-16; Lizuniaga: $\chi^2 = 351.1061$, ddl = 22, p-value < 2.2e-16). Ainsi, la moyenne du volume des œufs varie entre les femelles d'une même rivière.

Relation entre la taille des femelles et volume des œufs moyens par femelle (interpopulation et intrapopulation).

La taille moyenne des femelles entre les deux populations est significativement différente (test de Student : t = 5.6274, ddl = 43, p-value = 1.264e-06). Les femelles du Bastan sont plus grandes que celles du Lizuniaga (Bastan : moyenne = 29.59; écart-type = 5.03 ; Lizuniaga : moyenne = 21.57, écart-type = 4.75). La corrélation entre la taille moyenne des œufs par femelle et la taille de la femelle n'est pas significative (test de Pearson = Bastan : t = 0.2196, ddl = 20, r = 0.05, p-value = 0.8284; Lizuniaga : t = 0.9555, ddl = 21, r = 0.20, p-value = 0.3502) pour les deux populations (**figure. 7**). Le volume moyen des œufs par femelles n'augmente donc pas avec la taille des femelles quelle que soit la population.

Variabilité de la structure granulométrique des frayères (interpopulation et intrapopulation).

En premier lieu, une différence significative existe entre les moyennes des Q90 pour les deux populations (**figure. 8**) (test de Wilcoxon : W = 369, p-value = 0.0213). Les Q90 sont en moyenne plus élevés pour la rivière du Bastan que pour la population du Lizuniaga (Bastan : moyenne=15.4 ; écart-type =7.01; Lizuniaga : moyenne=10.63, écart-type = 4.12).

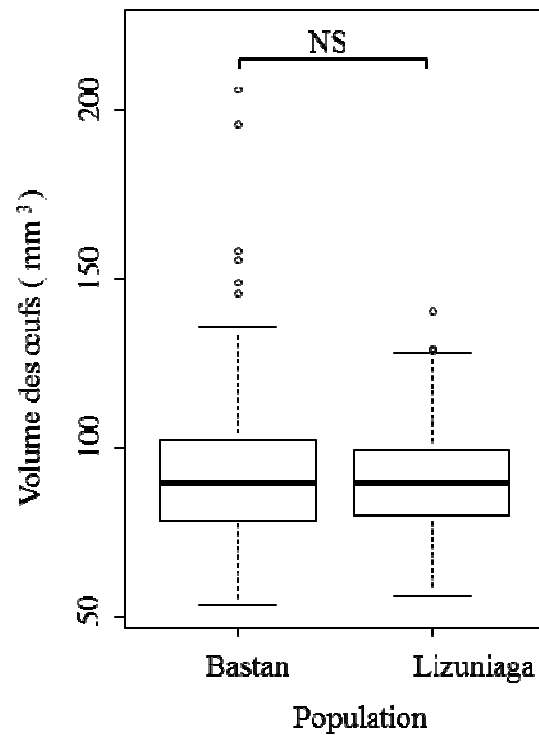


Figure . 5 : Boite à moustache (médiane, quantile à 25 et 75 pourcent, puis quantiles à 5 et 95%) du volume des œufs pour les deux populations étudiées. Il n'existe pas de différence significative entre les deux populations.

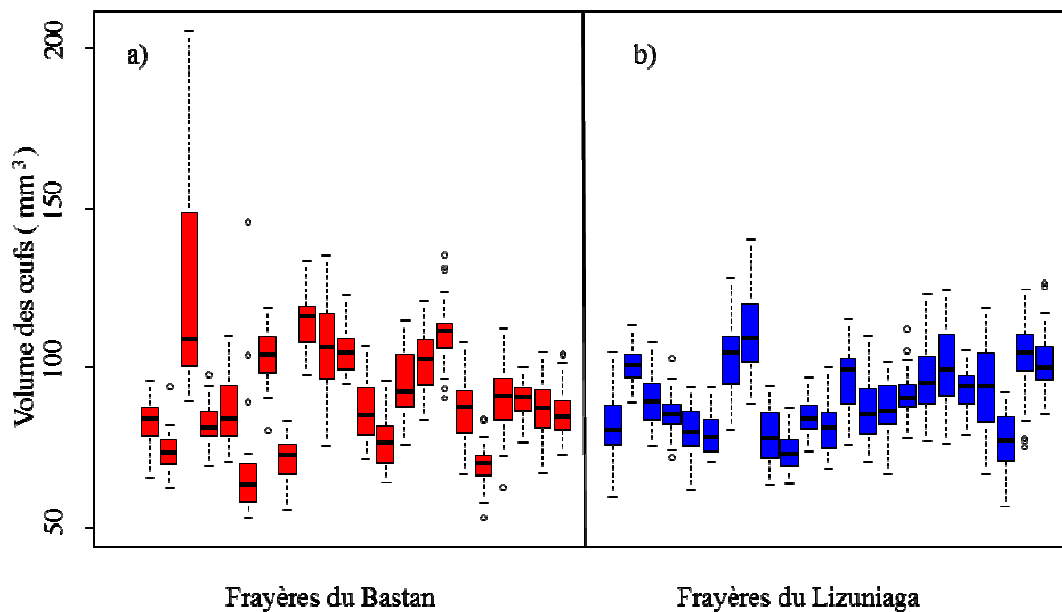


Figure. 6 : Boite à moustache (médiane, quantile à 25 et 75 pourcent, puis quantiles à 5 et 95%) du volume des œufs pour l'ensemble des frayères du a) Bastan et b) Lizuniaga.

Pour chacune des populations la structure granulométrique des frayères est variable (**figure. 9**). La dispersion des mesures s'étend de 0.016 à 399.833 cm² pour le Bastan et de 0.021 à 133.949 cm² pour le Lizuniaga. Globalement, pour l'ensemble des frayères, la majorité des cailloux sont de faible surface et quelques plus gros se distinguent.

Choix de la femelle pour une structure granulométrique.

Tout d'abord, il s'agit de déterminer si la femelle fait un choix pour une granulométrie en fonction de sa taille. Pour chacune des populations, n'y a pas de lien significatif entre la taille des femelles et la valeur de la granulométrie qu'elles choisissent pour frayer (Test de Pearson : Bastan : $t = 0.1399$, $ddl = 20$, $r = 0.03$, $p\text{-value} = 0.8901$; Lizuniaga : $t = -0.6715$, $ddl = 21$, $r = -0.14$, $p\text{-value} = 0.5092$) (**figure. 10**).

Ensuite, il est nécessaire d'étudier si la femelle fait un choix d'habitat en fonction du volume moyen de ses œufs. D'après les analyses, il n'y a pas de corrélation significative entre ces deux variables à l'échelle de la population (Bastan : $t = 1.5431$, $ddl = 20$, $r = 0.32$, $p\text{-value} = 0.1385$; Lizuniaga : $t = -0.8545$, $ddl = 21$, $r = -0.18$, $p\text{-value} = 0.4025$) (**figure. 11**).

Phenotype Habitat Matching : la survie est-elle fonction de l'interaction entre la taille de l'œuf et la nature granulométrique de la frayère ?

L'analyse de déviance du modèle linéaire généralisé indique que le volume des œufs a un effet positif et significatif ($p\text{-value} = 5.873e-07$; $ddl = 14$; $a = 0.046119$) sur la survie. On observe la même relation avec Q90 ($p\text{-value} = 6.467e-05$; $ddl = 13$; $b = 0.206044$). Cependant l'interaction de ces deux facteurs n'a pas d'effet sur la survie des œufs ($p\text{-value} = 0.615$; $ddl = 12$; $c = -0.001139$). L'hypothèse du phenotype-habitat matching n'est donc pas supportée par nos résultats (**figure. 12**).

DISCUSSION :

L'intérêt de cette étude résidait dans la mise en évidence de la stratégie du Phenotype Habitat Matching chez la truite commune. L'ensemble de nos expériences nous permet de répondre en partie aux grandes questions nécessaires pour tester cette théorie. Premièrement, on observe de la variabilité du volume moyen des œufs (variable phénotypique) entre les femelles ainsi qu'une variabilité de Q90 (variable habitat) entre les frayères. Deuxièmement, il n'existe pas un pari effectué par la femelle pour une valeur de Q90 en fonction de son phénotype. Enfin, nous avons mis en évidence qu'il ne semble pas exister de PHM dans nos populations avec les variables choisies.

Variabilité du volume moyenne des œufs et de la structure granulométrique des frayères.

Pour mener l'étude, les deux populations ont été étudiées séparément. Les frayères du Bastan ont en moyenne une granulométrie plus élevée et de plus grandes variance que celles du Lizuniaga. Pour la variable volume des œufs, il n'y a pas de différence de moyenne significative entre les deux populations. Cependant, on observe une plus grande variance de cette variable pour le Bastan.

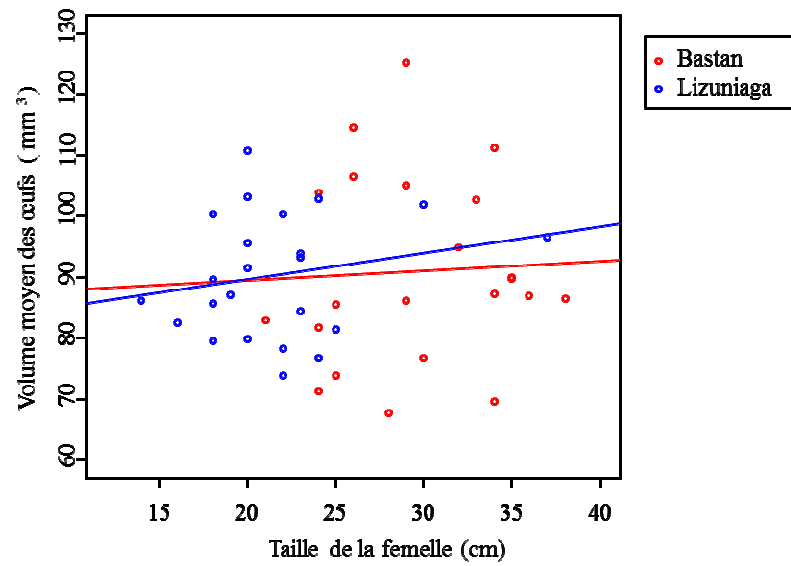


Figure. 7 : Relation entre le volume moyen des œufs et la taille des femelles. Les droites représentent les régressions linéaires pour chaque population.

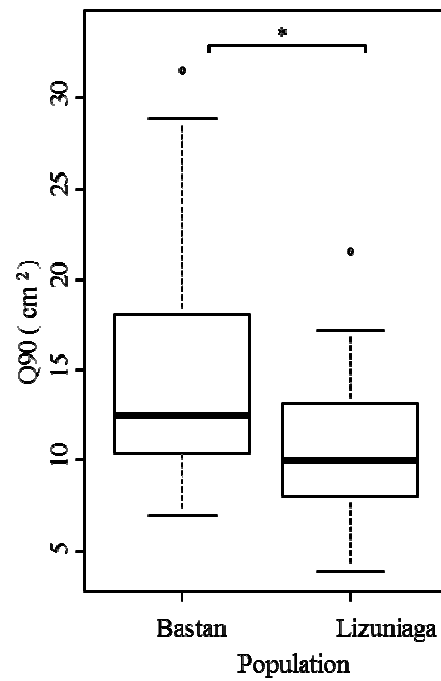


Figure. 8 : Boite à moustache (médiane, quantile à 25 et 75 pourcent, puis quantiles à 5 et 95%) de Q90 moyen entre les deux populations. L'astérisque met en évidence une différence significative entre les deux populations.

Une hypothèse explicative de la variabilité du volume moyen des œufs entre femelle stipule que la taille des œufs serait corrélée à la taille de la femelle. Or, pour nos deux populations ce lien n'est pas observé.

On remarque une autre différence entre les populations au niveau de la taille des truites. Les femelles du Bastan sont généralement plus grandes que celles du Lizuniaga. On suppose que les grandes granulométries sont favorables pour la survie des descendants et qu'elles sont plus accessibles pour les grandes truites. La présence de plus grandes truites pour le Bastan peut expliquer que son Q90 est plus élevé.

Choix de la femelle pour une structure granulométrique.

D'après les résultats, la taille de la femelle et Q90 ne sont pas corrélés. On observe cependant que pour nos deux populations il n'y a pas de petites femelles qui frayent dans de la grande granulométrie. Pour expliquer cela, l'hypothèse de la contrainte mécanique imposée par les grandes granulométries sur les petites femelles semble la plus probable. Cependant, une autre possibilité est que les petites femelles ont la possibilité de déplacer des grosses particules mais choisissent de ne pas y frayer.

Etant donné que la taille moyenne des œufs par femelle n'est pas fonction de la taille de la femelle il était important de regarder si la truite fait un choix d'habitat en fonction de la taille de ses œufs. On observe que pour nos populations, il n'y a pas de corrélation entre ces variables. L'absence de lien va nous permettre de tester le PHM. En effet, le fait que des petits et gros œufs soient présents dans toutes les valeurs de Q90 va nous permettre de savoir si une adéquation (entre volume moyen des œufs et Q90) offre une meilleure survie. La population du Bastan semble être une meilleure station pour tester le PHM car ses points (volume moyen des œufs en fonction de Q90) sont plus dispersés.

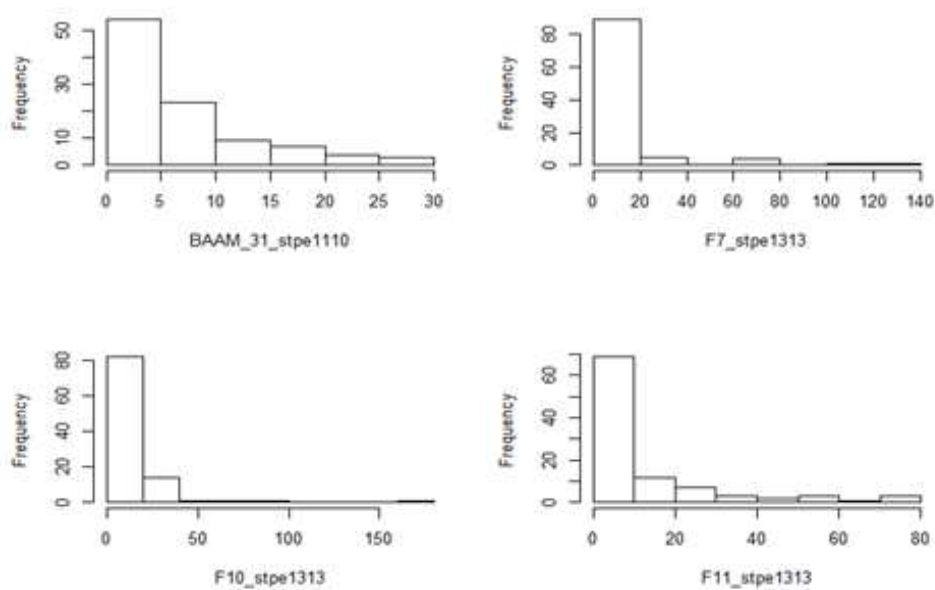
Phenotype Habitat Matching : la survie est-elle fonction de la taille de l'œuf et de la nature granulométrique de la frayère ?

Pour tester le PHM, le taux de survie par frayère a été analysé. La première observation est que l'arasement élimine environ 70 % des frayères dans chaque population. On n'a pas d'information sur le devenir des œufs arasés mais il y a une forte probabilité qu'ils se fassent consommer. L'arasement représente une grande perte de données et le test statistique perd de sa puissance (initialement : N = 46 (23 bastan et 23 lizuniaga) / avec arasement : N = 16 (7 bastan et 9 lizuniaga)). Le manque d'échantillons n'est pas dû à une erreur de protocole mais provient d'un taux d'arasement non prévisible. Si l'étude était à refaire il faudrait prendre en compte ce taux d'arasement et augmenter le nombre d'échantillons initial.

Le PHM a tout de même été testé mais les résultats réfutent cette hypothèse. La survie ne dépend pas de la corrélation entre le volume moyen des œufs et la structure granulométrique de la frayère. En augmentant le nombre d'échantillons les résultats pourraient devenir significatifs mais le coefficient de corrélation entre Q90 et le volume moyen des œufs sur la survie peut rester le même. Or celui ci est faible ce qui explique que le choix de l'habitat de la femelle en fonction du phénotype de ses œufs a peu d'importance sur la survie de ses œufs.

Cependant, il existe un effet positif du volume des œufs d'une part et du Q90 d'autre part sur la survie des œufs. Dans nos populations, les grandes granulométries sont favorables pour la survie des descendants et on suppose qu'elles sont plus accessibles pour les grandes

a)



b)

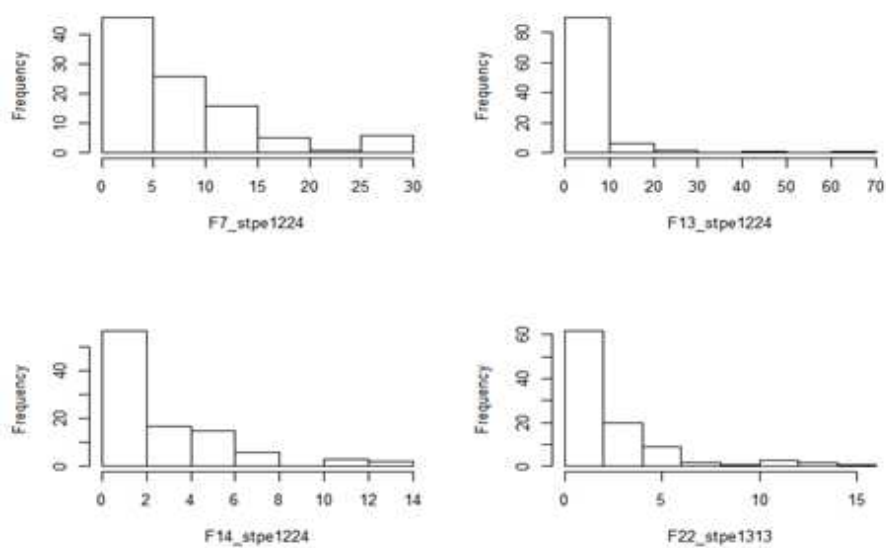


Figure. 9 : Histogramme (y = fréquence ; x = surface (en cm²)) de la distribution de la surface des cailloux par frayère. Représentation de quatre frayères par rivière présent aléatoirement. a) pour la rivière du Bastan. b) pour la rivière du Lizuniaga.

truites. On pourrait s'attendre à une sélection directionnelle pour augmenter la taille des femelles.

Il faut également préciser que la survie a été mesurée avant l'éclosion or, l'alevin reste sous le gravier jusqu'à l'émergence. Pendant cette période la mortalité n'est pas exclue et peut être due à la nature granulométrique de la frayère. On peut supposer par exemple que les gros alevins sont moins mobiles dans des particules fines et peuvent même ne pas réussir à émerger. La survie est dépendante de la granulométrie jusqu'à l'émergence et le PHM peut donc se dessiner après l'éclosion. Il faudrait donc concevoir un protocole autorisant un suivi non biaisé de la survie des alevins vésiculés, tout en respectant le choix d'habitat des femelles.

Il se peut également que Q90 ne soit pas la meilleure variable pour décrire la granulométrie. Au sein d'une frayère on a une très grande variabilité de la surface des cailloux ce qui la rend difficile à décrire par une variable. Q90 représente les plus grandes particules mais n'informe pas de la taille des cailloux les plus fréquents. Or les œufs d'une frayère ne sont pas qu'en contact des grosses granulométries définies par Q90. Il peut y avoir quelques gros cailloux mais une majorité de petits qui impact la survie des œufs. De plus, l'analyse de la granulométrie via une photo informe de la structure à la surface de la photographie. Or les œufs sont enfouies dans le substrat et la structure granulométrique qui les entoure peut être différente que celle de la surface. Là encore, le protocole a été conçu pour ne pas trop perturber les frayères, et il n'était donc pas possible d'évaluer la granulométrie totale par la méthode des tamis.

De plus, le PHM n'est pas à exclure car la survie peut être due à une autre variable de l'habitat comme la profondeur d'enfouissement des œufs ou la vitesse du courant. L'analyse peut donc se poursuivre avec une ou plusieurs (analyses multivariées) autres variables environnementales.

Lors de cette étude, nous avons été surpris par le taux élevé de l'arasement. Dans la nature, les œufs arasés ont peu de chance de survie car ils perdent la protection de la frayère et sont rapidement consommés. Sachant que environ 70% de la survie est conditionnée par l'arasement, des stratégies pour lutter contre ce phénomène auraient pu être mises en place par l'évolution. Le volume moyen des œufs ne subit peut être pas de pression de sélection et le choix de la femelle pour un Q90 n'a probablement pas d'importance. L'hypothèse de l'optimum plat paraît donc adaptée pour expliquer la variabilité du volume moyen des œufs et de l'habitat.

Pour compléter l'étude du PHM, il serait intéressant de l'étudier dans des rivières où le débit est faible et peu variable. De ce fait, la survie ne dépendrait pas de l'arasement et le PHM pourrait être appliqué pour lutter contre la compétition intrapopulation.

Les pressions imposées par les variations hydrologiques comme l'arasement sont des phénomènes a priori non prévisibles et les truites de nos populations peuvent ne pas y être adaptées. Suivant les conditions hydrologiques, les pressions sélectives locales sur le choix de l'habitat de frai vont être différentes. Les écosystèmes aquatiques sont de plus en plus menacés par des facteurs comme l'irrigation, le pompage, et plus récemment le changement climatique global. Le changement climatique devrait augmenter la fréquence et l'ampleur des inondations et des sécheresses extrêmes (Milly et al. 2005). De ce fait, les zones de fraies peuvent se retrouver balayer par des fortes crues et l'année suivante être asséchées. Les conditions hydrobiologiques varient d'une rivière à l'autre et les adaptations des individus sont donc différentes entre les populations. Dans les populations vivant dans des rivières aux conditions stables on pourrait avoir une sélection forte sur les paramètres du PHM et relâchée sur d'autres variables. Sur des rivières aux conditions variables la sélection porterait sur

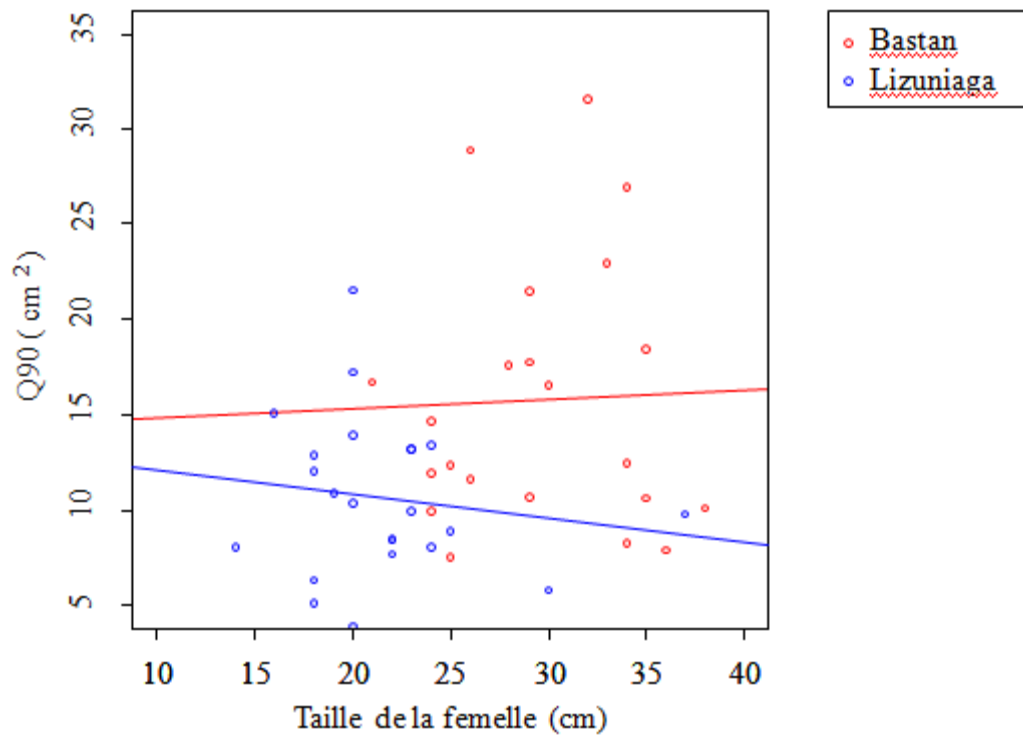


Figure. 10 : Relation entre le quantile à 90% de la surface des cailloux de la frayère et la taille de la femelle. Les droites représentent les régressions linéaires pour chaque population.

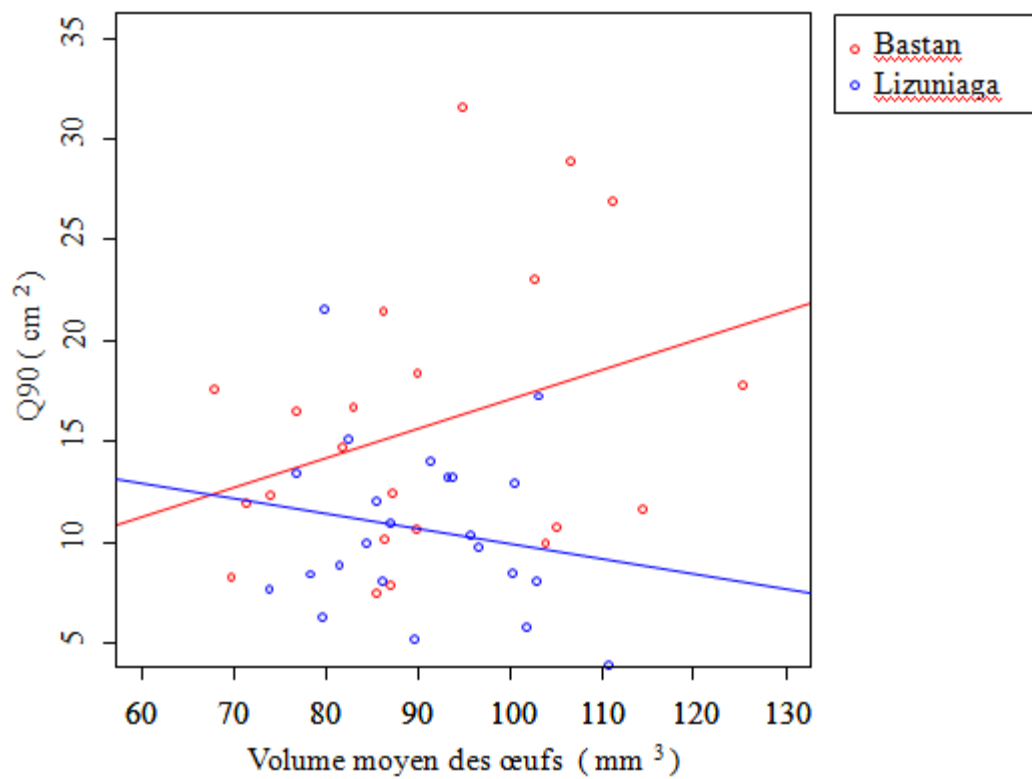


Figure. 11 : relation entre le X90. et le volume moyen des œufs. Les droites représentent les régressions linéaires pour chaque population.

l'évitement de l'arasement ou de l'exondation. Pour comprendre l'évolution d'une espèce qui fréquente des habitats autant diversifiés, il est important de travailler sur le terrain et sur plusieurs populations.

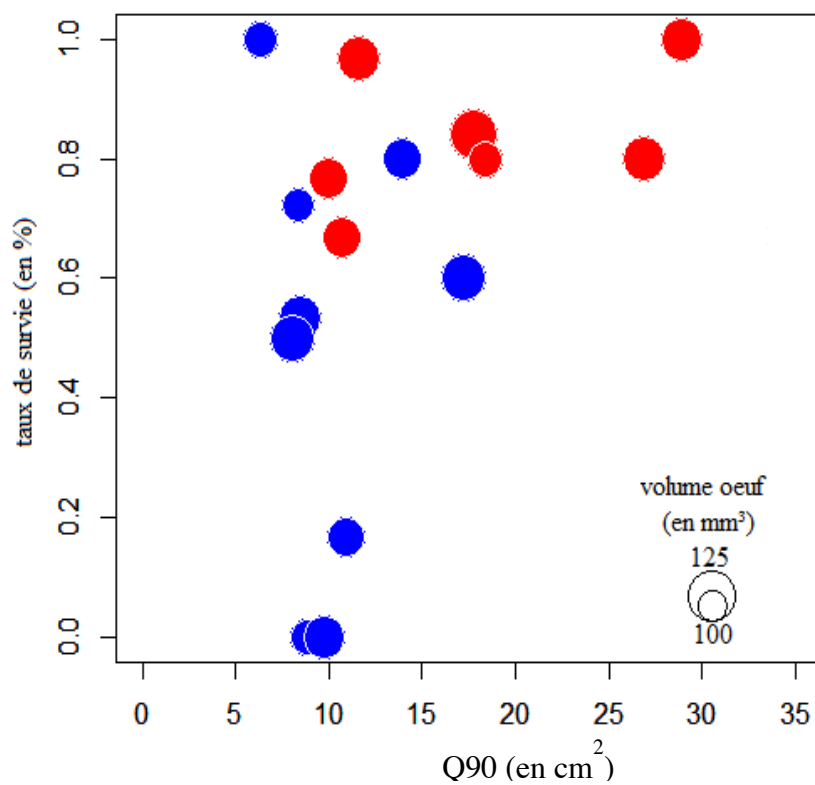


Figure. 12 : Relation entre le taux de survie en ordonnée, le X90 en abscisse et le volume moyen des œufs matérialisé par la taille des points. Population du bastan en rouge et du lizuniaga en bleu.

BIBLIOGRAPHIE :

Bagenal T.B. 1969. Relationship between egg size and fry survival in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Journal of Fish Biology*, 1: 349-353.

Carrière Y., Roff D.A. 1995. The evolution of offspring size and number: a test of the Smith-Fretwell model in three species of crickets. *Oecologia*. 102: 389-396.

Dumas J., Marty S., 2006 : A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon, *Journal of Fish Biology*, 68, 284-304.

Einum S., Fleming I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 266: 2095-2100.

Hendry, A.P. & Stearns, S.C. 2004. *Evolution Illuminated- Salmon and their relatives*. Oxford University Press, Oxford.

Jastrebski C.J., Morbey Y.E. 2009. Egg size variation in lake trout: Phenotype-habitat correlations show an effect of rearing environment. *Transactions of the American Fisheries Society*. 138: 1342-1351.

Moiroux J. 2010. Evolution des stratégies de reproduction de parasitoïdes de drosophiles en réponse au climat. Thèse/université de Rennes 1.

Nilsson P.A., Brönmark C. 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos*. 88: 539- 546.

Ojanguren A.F., Reyes-Gavilán F.G., Braña F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*. 147: 9-20.

Régnier T. 2011. Influences parentales sur le statut énergétique des jeunes stades de truite commune (*Salmo trutta*) : conséquences sur les comportements précoces et l'aptitude phénotypique. Thèse/UPPA

Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*, Third Edition. Freeman & Cie. New-York, USA.

RESUME :

Cette étude a pour objectif de tester la théorie du Phenotype Habitat Matching (PHM) en milieu naturel chez la truite commune (*Salmo trutta*). Cette théorie émet la possibilité d'un effet de l'interaction de l'habitat de reproduction choisi par la femelle et du phénotype des œufs (taille) sur la survie des ces derniers. L'habitat de reproduction a une influence directe sur la survie des œufs. On s'attend donc à ce que les femelles fassent des choix adaptatifs en termes de choix d'habitat. Les variables utilisées pour l'étude sont le volume moyen des œufs de la femelle (variable phénotypique) et la structure granulométrique de la frayère (variable habitat) dans deux populations : Bastan et Lizuniaga. On observe une variabilité du volume moyen des œufs entre les femelles ainsi qu'une variabilité du quantile à 90 % de la surface des cailloux par frayère (Q90) entre les frayères en intrapopulations. Dans notre cas, le PHM suppose que la fitness d'individus ayant un volume moyen d'œufs différent peut être égale dans des environnements différents (ici Q90) entre les populations et à l'intérieur des populations. Ainsi, nous avons analysé le choix de la femelle pour un habitat en fonction de son phénotype. Nous avons observé qu'il n'y avait pas de corrélation entre le volume des œufs et le Q90 de la frayère. Pour tester si un choix est optimal et favorise la survie des œufs, la survie avant éclosion de chaque œuf au sein des frayères a été observée. Cela nous a permis de voir qu'il existe, un effet positif de l'augmentation de Q90 et du volume moyen des œufs sur la survie a été observé. Cependant, aucun effet de l'interaction de ces deux variables sur la survie n'a été mis en évidence. Donc, l'hypothèse du PHM n'est pas vérifiée dans ce cadre.

Mots clés : *Salmo trutta*, Phenotype Habitat Matching, variabilité phénotypique, variabilité d'habitat, granulométrie des frayères, volume des œufs de truites, arasement, habitat optimal.

ABSTRACT:

The objective of this study is to test the theory of the Phenotype Habitat Matching in natural environment for the brown trout (*Salmo trutta*). This theory assumes an interactive effect of egg phenotype and habitat structure on egg survival. The habitat of reproduction has a direct influence on the survival of eggs. We thus expect that females make adaptive choices in terms of habitat choice. Variables of interest in this study are the average volume of eggs of the female (phenotypic variable) and the substratum particle size structure of the spawning area (habitat variable). The chosen populations (Bastan and Lizuniaga) presented adequate conditions for this study. Indeed, we observed a variability of the average volume of eggs between females as well as a variability of the 90% quantile of substratum particle size (Q90) between spawning areas within populations. The PHM assumes that individuals' fitness having an average different volume of eggs can be equal in different Q90 at the intra population scale. We therefore analyzed the female choice for a spawning habitat according to its phenotype. We found no correlation between the volume of eggs and the Q90 of the spawning area. For test if a choice is optimal and favors the survival of eggs, survival before hatching of every egg within spawning areas was observed. With our samples, we observe a positive effect of the increase of Q90 and the average volume of eggs on the survival. However, no effects of the interaction of these two variables on survival were demonstrated. The PHM hypothesis is therefore not verified in this context.

Mots clés : *Salmo trutta*, Phenotype Habitat Matching, phenotypic variability, habitat variability, particle size of redds, egg volume, scouring gravel, optimal habitat.

ANNEXES :

Protocole de l'étude granulométrique.

Echantillonnage sur le terrain :

- Placer le cadre, dont les bords opposés et intérieur sont éloignés de 50 cm, sur la zone de fraie.
- Prendre une série de photos par frayère et utiliser un parasol pour enlever le reflet de la surface de l'eau.

Analyse des données :

- Sélectionner parmi les photos de frayère celle qui est la plus exploitable (nette, pas de reflet, attention aux ondulations qui peuvent déformer les cailloux).



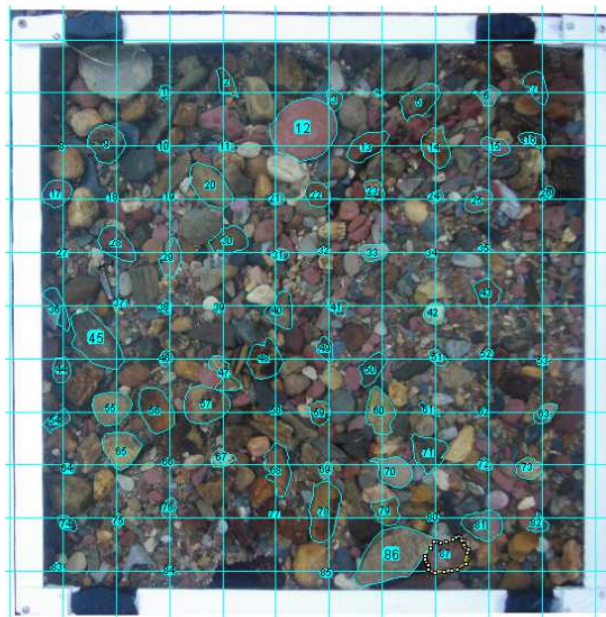
F19_stpe1313 (IMGP2806)

- Sélectionner le cadre grâce au logiciel Gimp (2.8.6) puis corriger la perspective. Le but étant que l'intérieur du cadre forme un carré.

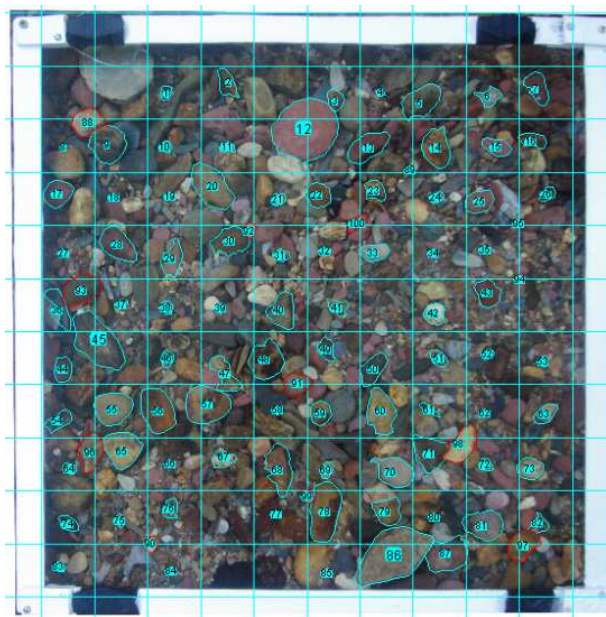


F19_stpe1313_2806

- Ouvrir l'image modifiée sur ImageJ (1.45s).
- Programmer ImageJ pour qu'il donne l'aire (Area), les mesures du rectangle qui encadre la sélection (Bounding rectangle), la plus grande et la plus petite distance entre deux points opposés de la sélection (Feret's diameter) et le périmètre de la sélection (Perimeter).
- Etablir la valeur de 50 cm entre deux bords opposés et intérieurs du cadre. Ensuite disposer une grille aléatoirement sur l'image de façon à obtenir 100 intersections sur la frayère. Au niveau de chaque intersection, entourer le caillou qui s'y trouve. Il ne faut pas entourer les cailloux qui sortent du cadre. L'objectif est d'obtenir 100 mesures par frayère. Lorsque la grille est complète et qu'il manque des données, suite à un caillou qui prend plusieurs intersections ou du fait que le caillou sous l'intersection n'est pas visible, il faut replacer aléatoirement la grille et recommencer jusqu'à obtenir 100 valeurs.



Premier tirage.



Deuxième tirage.

Tableau. 1 : Acteurs et période attribués aux différentes étapes du stage.

	<u>Acteur</u>	<u>Période</u>
<u>Echantillonnage</u>	Equipe technique	de novembre à janvier (2011-2012 ; 2012-2013 ; 2013-2014)
<u>Analyses photos</u>	Elie	du 19/03/2014 au 02/04/2014
<u>Analyses statistiques</u>	Elie avec l'aide de Jacques, Zoé et Cédric.	du 03/04/2014 au 24/04/2014
<u>Recherche bibliographique</u>	Elie	du 25/04/2014 au 12/05/2014
<u>Rédaction</u>	Elie et correction de Jacques, Zoé et Cédric.	du 29/04/2014 au 16/05/2014