

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**POLYMORPHISME DE L'HÉMOGLOBINE CHEZ LA
MORUE FRANCHE (*Gadus morhua*) ET SES LIENS AVEC
LE PRÉFÉRENDUM THERMIQUE FINAL**

**MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**Comme exigence partielle
du programme de maîtrise en océanographie**

**PAR
ÉLODIE LAVISSE**

JUILLET 2005

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

*« Toutes les batailles de la vie
nous enseignent quelque chose,
même celles que nous perdons. »*

Paulo Coelho

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs les Drs Martin Castonguay, Denis Chabot et Céline Audet qui m'ont permis de réaliser ce projet et m'ont soutenue durant toute sa durée. Je souhaite également remercier le Dr Jean-Claude Brêthes, président du jury, et le Dr Guy Claireaux, correcteur externe. Merci au ministère des Pêches et des Océans du Canada d'avoir financé ce projet de recherche et à l'institut Maurice Lamontagne pour la mise à disposition de ses installations et son support technique. C'est aussi l'occasion pour moi d'adresser mes remerciements à Roberta Miller, Éric Parent et Jean-Louis Beaulieu pour leur soutien technique incomparable. De plus, j'aimerais exprimer toute ma gratitude envers Bernard Chenard, Mario Péloquin, Jérôme Gagnon et Richard Larocque pour leur compétence, leur gentillesse et leur disponibilité. Je veux également souligner l'aide que m'a apportée le Dr Jean-Marie Sévigny dans le traitement de mes résultats de génétique et la rédaction de l'article, le Dr Jean-Pierre Chanut pour sa disponibilité et son enthousiasme à répondre à mes multiples questions sur les statistiques ainsi que la contribution du Dr Torild Johannessén. Un merci tout spécial à Jean-Philip Lapierre qui a toujours été là pour moi et a participé à toutes les étapes de la création du dispositif à double choix bien au-delà de ses attributions initiales, de la conception informatique à la tentative de dressage des morues en passant par les après-midi de bricolage dans les effluves de colle PVC. Il est évident que ce n'est pas demain que l'on présentera notre numéro des cerceaux de feu.

D'autre part, grâce au soutien irremplaçable de mes amis d'ici Odile Desgagnés, Francine Fortin, Alexandra Marion et mes supers colocos Mathieu Caron et Nicolas Lemaire, qui m'ont supportée au cours de ces deux dernières années (dans tous les sens du terme), le déroulement de ce projet a compté bien plus de hauts que de bas. Bien qu'ils soient éparpillés aux quatre coins du monde, il va de soi que mes amis d'ailleurs Amélie Augé, Agnese Mancini, Charlotte Renouvin, Helena Renaud, François Hubert, Stéphanie Walter et Guillaume Sourbier ont été essentiels à l'achèvement de ce projet. Je souhaite clore mes remerciements par mes parents, Bernard et Béatrice, qui m'ont toujours encouragée et aidée à réaliser mes rêves. Sans eux, tout ceci n'aurait pas été possible.

RÉSUMÉ

La morue franche possède deux principaux allèles d'hémoglobine, *Hbl*¹ et *Hbl*², dont la distribution des fréquences présente un cline le long des côtes européennes. L'existence d'un cline similaire dans l'Atlantique nord-ouest a été suggérée, aussi le premier objectif de cette étude était de confirmer l'existence d'une variation géographique des fréquences alléliques le long de la côte est canadienne. Sept cent vingt morues provenant de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent ainsi que de l'ouest du plateau néo-écossais ont été génotypées. Les résultats ont confirmé l'existence d'une variation des fréquences alléliques le long de la côte est canadienne, l'allèle prédominant, *Hbl*², augmentant en fréquence du sud vers le nord. D'autre part, il a récemment été démontré chez des morues juvéniles que le génotype d'hémoglobine influence le preferendum thermique final (PTF). L'ontogénie affectant le PTF, le deuxième objectif était de réaliser une étude similaire avec des morues adultes porteuses des deux génotypes les plus fréquemment rencontrés le long de la côte est canadienne, *Hbl*-1/2 et *Hbl*-2/2. Le PTF de 15 morues de génotype *Hbl*-1/2 et 15 de génotype *Hbl*-2/2 a été déterminé dans un gradient thermique horizontal par la méthode gravitationnelle. Le PTF des morues n'était pas significativement différent selon le génotype d'hémoglobine, cependant les données suggèrent que le stade de maturité sexuelle et un effet saisonnier pourraient avoir masqué l'influence du génotype d'hémoglobine. Le dernier objectif était de déterminer l'influence des dispositifs expérimentaux les plus couramment utilisés, un gradient thermique horizontal et un dispositif à double choix, pour déterminer le PTF. Les morues devaient également être utilisées pour comparer les dispositifs expérimentaux mais des prétests dans le dispositif à double choix ont montré qu'elles ne se comportaient pas adéquatement dans le système. Partant de l'hypothèse que la taille des individus était la cause de ce problème, 16 morues juvéniles de génotype *Hbl*-2/2 ont été utilisées sans plus de succès. La comparaison des dispositifs expérimentaux n'a donc pu être réalisée dû à un problème de comportement des sujets dans le dispositif à double choix, nous conduisant à préconiser un conditionnement des morues préalable à l'utilisation de ce système. Les résultats sont discutés dans le contexte des changements climatiques.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
RÉSUMÉ	V
TABLE DES MATIÈRES.....	VI
Liste des tableaux.....	VIII
Liste des figures	IX
Liste des annexes.....	XI

CHAPITRE I

INTRODUCTION.....	1
I.1. CADRE DE L'ÉTUDE	1
I.2. TEMPÉRATURE ET ECTOTHERMIE	3
I.3. PREFERENDUM THERMIQUE	5
I.4. GÉNÉTIQUE DE L'HÉMOGLOBINE	8
I.5. PROBLÉMATIQUE	11
I.6. OBJECTIFS	15

CHAPITRE II

HAEMOGLOBIN POLYMORPHISM OF ATLANTIC COD (<i>GADUS MORHUA</i> L.) FROM THE SOUTHERN GULF OF ST. LAWRENCE AND SOUTHWEST NOVA SCOTIA.....	17
INTRODUCTION.....	18
MATERIALS AND METHODS.....	19
RESULTS AND DISCUSSION	20

CHAPITRE III

PREFERENDUM THERMIQUE FINAL: EFFET DU GÉNOTYPE D'HÉMOGLOBINE ET DU TYPE DE DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	30
III.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES	31
III.1.1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE.....	31
III.1.2. DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX	32
III.1.3. PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX	35
III.1.4. ANALYSES STATISTIQUES	39

III.2. RÉSULTATS	40
III.2.1. COMPARAISON DES PREFERENDA THERMIQUES FINAUX SELON LE GÉNOTYPE D’HÉMOGLOBINE	40
III.2.2. LE FACTEUR MATURITÉ SEXUELLE	42
III.2.3. SAISONNALITÉ.....	46
III.2.4. COMPARAISON DES DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX	50

CHAPITRE IV

DISCUSSION.....	52
------------------------	-----------

CHAPITRE V

CONCLUSION-PERSPECTIVES.....	63
-------------------------------------	-----------

BIBLIOGRAPHIE.....	68
---------------------------	-----------

ANNEXES	79
----------------------	-----------

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Total number (<i>N</i>) of fish for seven <i>Gadus morhua</i> samples analyzed at the haemoglobin (<i>Hbl*</i>) locus. Also shown are the genotype and allelic frequencies, <i>He</i> : expected heterozygosity, <i>Ho</i> : observed heterozygosity, <i>Fis</i> values were calculated according to Weir and Cockerham (1984).	21
Tableau 2 : Pairwise comparison matrix of <i>Fst</i> values (a) and the P-values obtained after 560 permutations (b) for combined samples.....	25
Tableau 3 : Pairwise comparison of allelic frequency at the Atlantic cod (<i>Gadus morhua</i>) <i>Hbl*</i> locus.....	26
Tableau 4. Nombre d'individus par mois et génotype d'hémoglobine dont le preferendum thermique final a été déterminé.....	38
Tableau 5 : Analyse de variance à deux facteurs : génotype d'hémoglobine et stade de maturité.....	44

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Map of the study area showing the four sampling sites for cod haemoglobin..22
- Figure 2 :** Picture and schematic representation of the five electrophoretic haemoglobin patterns observed on a cellulose acetate gel.....23
- Figure 3 :** Preferendum thermique final (°C) de l'ensemble des morues testées.....41
- Figure 4 :** Preferenda thermiques finaux individuels (°C), preferenda thermiques finaux moyens (°C) et écart-types pour les stades mature et post frai des génotypes d'hémoglobine HbI-2/2 et HbI-1/2.....43
- Figure 5 :** Preferendum thermique final (°C) des individus dont le stade de maturité sexuelle a été déterminé.....45
- Figure 6 :** Preferenda thermiques finaux individuels (°C), preferenda thermiques finaux moyens (°C) et écart-types observés pour les trois mois d'expérimentation : mai, juin et juillet.....47
- Figure 7 :** Preferenda thermiques finaux individuels (°C), preferenda thermiques finaux moyens (°C) et écart-types observés pour les trois mois d'expérimentation (mai, juin, juillet) selon le génotype d'hémoglobine des individus (HbI-2/2 et HbI-1/2).....48

LISTE DES FIGURES (suite)

Figure 8 : Preferenda thermiques finaux individuels ($^{\circ}\text{C}$), preferenda thermiques finaux moyens ($^{\circ}\text{C}$) et écart-types des individus au stade mature pour les mois de mai et juillet et des individus post frai pour les mois de mai, juin, et juillet.....49

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE I : Données brutes présentant la provenance de tous les individus ainsi que leur génotype d'hémoglobine, leur taille, leur masse et leur sexe.....	80
ANNEXE II : Mode d'emploi du dispositif à double choix (« shuttlebox »).....	94
ANNEXE III : Problèmes fréquemment rencontrés avec le dispositif à double choix.....	102

Chapitre I

INTRODUCTION

I.1. Cadre de l'étude

La conscientisation actuelle au sujet du réchauffement global de la planète et du problème plus général des changements climatiques, s'accompagne de nombreuses questions concernant la pérennité et l'adaptabilité des espèces, notamment les espèces en danger ou vulnérables. La morue franche (*Gadus morhua*, Linné) fait l'objet de telles préoccupations. D'une grande importance économique, cette espèce démersale subit une pêche commerciale depuis le XVI^e siècle. Inféodée à l'océan Atlantique nord, on la retrouve le long de la côte nord-américaine de Cap Hatteras à la Baie d'Ungava, le long des côtes sud-est et sud-ouest du Groënland, dans les eaux islandaises ainsi que le long des côtes européennes du golfe de Gascogne à la mer de Barents, incluant l'île de Bear. Les abondances maximales sont observées généralement à une profondeur de 150 à 200 mètres, mais la répartition des individus s'étend des eaux côtières à plus de 600 mètres de profondeur (Cohen *et al.*, 1990).

Alors que la plupart des stocks sont actuellement considérés comme surexploités, le changement de température pourrait également avoir contribué à leur déclin (Brander, 1997) par l'altération de leur niche thermique (Magnuson et Destasio, 1997). Cependant les

effets d'un changement de température varient entre les populations (Daan, 1994). Face à une augmentation de la température, les stocks d'eau froide (c.à.d. Labrador, Groenland, mer de Barents) vont avoir tendance à augmenter leur taille, leur taux de recrutement et leur taux de croissance individuel tandis que les stocks d'eau plus chaude (c.à.d. mer du Nord) vont voir leur taux de recrutement et leur performance de croissance limités (Pörtner *et al.*, 2001). En effet, une diminution du recrutement de la morue franche dans la mer du Nord a notamment été associée à des températures d'eau supérieures aux normales durant la dernière décennie (O'Brien *et al.*, 2000), confirmant l'influence significative de la température de l'eau sur le recrutement des morues (Sirabella *et al.*, 2001). D'autre part, Castonguay *et al.* (1999) ont montré qu'en réponse au refroidissement de la masse d'eau où se distribuaient majoritairement les morues du Golfe du Saint-Laurent, ces dernières ont modifié leur distribution spatiale afin de se maintenir dans leur gamme de températures préférées. Ainsi un changement de température de leur habitat a modifié leur patron de migration et de distribution. Rose *et al.* (1994) ont également remarqué un phénomène similaire au large du Labrador et de Terre-Neuve. Une variation de la distribution moyenne de 250 km vers le sud entre 1987 et 1992 a été observée et mise en relation avec une chute d'environ un degré de la température annuelle moyenne.

I.2. Température et Ectothermie

De tels changements dans l'abondance et la répartition des morues pour une modification de quelques degrés de leur habitat illustrent le fait que la température est un facteur abiotique majeur gouvernant le métabolisme des poissons (Wieser, 1973). Ces derniers, par leur condition d'ectothermes, ne peuvent maintenir leur température corporelle par des moyens physiologiques. Celle-ci est quasi similaire à la température de leur environnement et fluctue avec elle (Brill *et al.*, 1994). Ainsi lorsque la température de l'eau varie, la température corporelle des poissons varie et cela n'est pas sans conséquences.

Les variations de la température corporelle chez les poissons ont un impact sur leur physiologie et leurs effets se retrouvent tant au niveau moléculaire qu'au niveau de l'individu dans son entier. En effet, c'est la température qui détermine la vitesse des réactions enzymatiques et qui dicte le point d'équilibre entre la formation et la suppression des forces non-covalentes qui stabilisent les structures moléculaires et macromoléculaires ainsi que la liaison des ligands aux protéines (Hochachka et Somero, 1984). De plus, la flexibilité structurelle est une condition obligatoire à la fonction des protéines et à l'intégrité des membranes biologiques. Elle est restreinte par les températures froides conduisant à la stabilisation de conformations peu actives alors que les températures chaudes favorisent la plasticité conformationnelle jusqu'à un point où les structures biologiques ne peuvent plus être maintenues (Hochachka et Somero, 1984). Au niveau de l'individu, l'influence de la température se retrouve notamment dans le taux de croissance,

étant donné qu'il résulte de l'intégration d'une grande diversité de processus moléculaires. Brander (1995) a réalisé des modèles mathématiques pour 17 stocks de l'Atlantique Nord et différentes classes d'âge, permettant d'expliquer à plus de 90% la variance de la masse à l'âge des morues et de relier directement la température à la croissance. Colosimo *et al.* (2003) ont démontré qu'une température d'acclimatation de 12°C est plus favorable à la croissance des morues qu'une température de 4°C. Cela est en accord avec de précédentes études démontrant que dans une gamme de températures permettant la croissance, le taux métabolique augmente avec la température de façon exponentielle (Brett, 1979; Jobling, 1994).

Les poissons sont donc dépendants de la température ambiante pour maintenir leur métabolisme. C'est pourquoi ils exercent une thermorégulation comportementale (Hutchison et Maness, 1979), évitant les températures physiologiquement défavorables et recherchant leur *preferendum* thermique (Reynolds, 1977), en corrélation aux optima physiologiques de diverses fonctions (Crawshaw, 1977; Beitinger et Fitzpatrick, 1979), notamment l'optimum de croissance (Brett, 1971; Jobling, 1981). La sélection des zones de températures optimales à leur fonctionnement est très précise, les poissons pouvant discriminer des différences de températures différentes aussi petites que 0,03°C (Bull, 1936; Bardach et Bjorklund, 1957; Steffel *et al.*, 1976; Claireaux *et al.*, 1995).

I.3. Preferendum thermique

Les températures rencontrées par les poissons peuvent être classées en quatre catégories : températures létales, températures de résistance, températures tolérées et températures préférées (Fry, 1947). Les températures létales entraînent un déséquilibre physiologique irréversible conduisant à la mort des organismes. Les températures dites de résistance, intermédiaires entre les températures létales et la zone de tolérance thermique, engendrent un stress thermique chez l'individu qui peut cependant survivre si l'exposition à ces températures ne se prolonge pas au-delà d'une certaine période de temps. Les organismes font fréquemment face à de telles températures, notamment durant les fluctuations circadiennes de la température de leur environnement. Les températures tolérées constituent habituellement la gamme de températures où se distribue une espèce et ne portant pas atteinte à sa survie. Chez la morue franche, la zone de tolérance thermique s'étend de températures légèrement inférieures au point de congélation de l'eau salée, $-1,9^{\circ}\text{C}$, à un peu plus de 20°C (Cohen *et al.*, 1990; Brander, 1997). Cependant, des études ont montré que les limites de la zone de tolérance thermique dépendent de la température d'acclimatation qui est la température à laquelle un organisme est exposé suffisamment longtemps pour qu'il y ait remaniement et ajustement de ses fonctions vitales afin qu'il fonctionne de façon optimale sous ces nouvelles conditions de température (Crawshaw, 1977). Ainsi des morues acclimatées à une température de 5°C présentent une limite supérieure de tolérance de 16 à 17°C , tandis que des morues acclimatées à 16°C ont une limite de 21 à 22°C (Jobling, 1988). Toutefois la température la plus élevée tolérée par les

morues semble être 23-24°C (McKenzie, 1934). Pörtner (2002) a récemment introduit le concept de température *pejus* (T_p) à la suite de la mise en évidence de la limitation de la tolérance thermique par l'oxygène. Cette température correspond à un seuil au delà duquel l'apport en oxygène à l'organisme n'est plus optimal et s'affaiblit plus la température environnant l'organisme s'éloigne de la température *pejus*. Pour chaque espèce, il en existe un froid (T_p I) et un chaud (T_p II). Le ralentissement de la ventilation et de la circulation sanguine par le froid et leur augmentation insuffisante aux températures trop chaudes entraînent une hypoxie progressive chez les individus jusqu'à un second seuil, nommé température critique, où le métabolisme devient alors anaérobique et la tolérance au chaud ou au froid passive et limitée en temps. L'organisme entre alors dans la zone des températures de résistance. Dans la gamme des températures tolérées, souvent dans sa partie centrale, se situe une zone de températures plus restreinte correspondant aux températures préférées, aussi nommée *preferendum* thermique. Il s'agit d'une étroite gamme de températures où les organismes mobiles placés dans un gradient de températures vont se rassembler ou passer la plupart de leur temps (Reynolds, 1977).

On distingue le *preferendum* thermique à court terme du *preferendum* thermique final (Fry, 1947; Reynolds et Casterlin, 1979). Le *preferendum* thermique à court terme est sous la dépendance de la température d'acclimatation de l'individu. Il s'agit de la température choisie par un poisson dans les deux heures suivant son introduction dans un gradient thermique. Le *preferendum* thermique final (PTF) quant à lui est considéré comme la valeur la plus significative du comportement thermique d'une espèce. Fry (1947) a été le premier à introduire ce concept repris plus tard sous le terme du paradigme du *preferendum*

thermique final par Reynolds et Casterlin (1979). Il se définit comme la température à laquelle tous les poissons d'une même espèce vont se regrouper sans égard à leur histoire thermique récente. Il correspond également à la température à laquelle la température d'acclimatation et le preferendum thermique à court terme sont identiques.

Deux méthodes ont été développées pour déterminer ce preferendum thermique, chacune basée sur l'un des volets de sa définition. La première consiste à mesurer le preferendum thermique à court terme de poissons acclimatés à différentes températures. En reportant graphiquement la relation entre preferendum thermique à court terme et la température d'acclimatation, il est alors possible de déterminer, par extrapolation ou interpolation, le point d'équivalence où la température d'acclimatation égale le preferendum. L'autre méthode est connue sous le nom de méthode gravitationnelle. Le poisson est placé dans un gradient thermique où il est laissé à thermoréguler librement jusqu'à ce qu'il « grave » autour de son PTF. Le temps minimum nécessaire pour que le poisson atteigne cette valeur est de 24h. Toutefois si le poisson est laissé plus de 96h dans le gradient la valeur du preferendum devient moins stable (Reynolds et Casterlin, 1979).

Le PTF est exprimé par une valeur moyenne ou modale représentant la gamme de température qu'il couvre (Reynolds et Casterlin, 1976; Reynolds, 1977). Ainsi une valeur de preferendum final de 13,5°C a été communément acceptée pour la morue franche (Jobling, 1988). Toutefois, il est important de noter que cette valeur été extrapolée à l'espèce par une méthode indirecte basée sur les travaux de Tat'yankin (1972, 1974), effectués sur des juvéniles de un et deux ans (Jobling, 1988). Or, bien que l'on considérait à

l'origine que le PTF était propre à chaque espèce, il s'est avéré qu'il varie sous l'influence de divers facteurs tels que l'ontogénie (McCauley et Read, 1973, Kwain et McCauley, 1978; McCauley et Huggins, 1979; Lafrance *et al.*, 2005), la saison (Sullivan et Fisher, 1953; Barans et Tubb, 1973; Reutter et Hedendorf, 1974; McCauley et Huggins, 1979; Clark et Green, 1991), l'intensité lumineuse (Sullivan et Fisher, 1954), l'heure de la journée (Richards *et al.*, 1977; Reynolds, 1978), la condition physiologique (Reynolds *et al.*, 1976), la ration alimentaire (Despatie *et al.*, 2001), la teneur en oxygène dissous (Schurmann *et al.*, 1991; Schurmann et Steffensen, 1992) ou bien encore le génotype d'hémoglobine (Petersen et Steffensen 2003). Le PTF peut par conséquent différer de plusieurs degrés par rapport à la valeur initiale de 13,5°C qui avait été communément admise. Par exemple, Despatie *et al.* (2001) ont montré que des morues adultes avaient un PTF variant entre 4,02°C et 6,52°C selon qu'elles soient à jeun ou nourries *ad libitum*. De même, Lafrance *et al.* (2005) ont observé des PTF, fluctuant entre 2,1°C et 8,3°C, de façon inversement proportionnelle à la taille des morues qui était comprise entre 6,5 et 79 cm.

I.4. Génétique de l'hémoglobine

L'hémoglobine est le pigment respiratoire servant au transport sanguin d'oxygène chez la majorité des espèces animales. Celle des poissons présente un polymorphisme dont les bases génétiques ont été exposées pour la première fois en 1961 par Sick en étudiant des morues de la mer Baltique et des eaux danoises. Par la technique de l'électrophorèse, il a obtenu trois patrons distincts, nommés HbI-1/1, HbI-1/2 et HbI-2/2, révélant l'existence de

deux différentes molécules d'hémoglobine et par extension de deux allèles HbI^1 et HbI^2 au niveau du locus du gène codant pour la synthèse de ces molécules. Ainsi chaque allèle engendre la production d'une hémoglobine qui lui est propre. Les patrons obtenus par la migration des protéines correspondent aux génotypes d'hémoglobine résultants des différentes combinaisons possibles des deux allèles, soit deux génotypes homozygotes (deux allèles identiques) et un hétérozygote (un allèle de chaque type). Les allèles HbI^1 et HbI^2 identifiés par Sick sont les plus répandus des deux côtés de l'Atlantique (Sick, 1961; Sick 1965a; Sick 1965b). Toutefois des études ont révélé l'existence d'autres allèles beaucoup plus rares (Frydenberg *et al.*, 1965; Dahle et Jørstad, 1993; Jamieson et Birley, 1989; Lafrance, 2003), six nouveaux génotypes ayant notamment été détectés dans les eaux norvégiennes (Frydenberg *et al.*, 1965).

Plusieurs études se sont penchées sur les fréquences alléliques des populations de morues européennes le long de la côte norvégienne (Frydenberg *et al.*, 1965; Moller, 1968, Gjørseter *et al.*, 1992; Dahle et Jørstad, 1993), dans la mer du Nord (Jamieson et Thompson, 1972) ainsi que dans les eaux islandaises (Jamieson et Jónsson, 1971; Jónsdóttir *et al.*, 1999). Une tendance globale se dégage de ces études. L'allèle HbI^1 présente un cline, sa fréquence diminuant du sud vers le nord. Les résultats d'une étude de grande envergure menée dans tout l'Atlantique Nord ont confirmé ce cline (Jamieson et Birley, 1989). Sick (1965b) a rapporté les signes d'un cline similaire le long de la côte ouest de l'Atlantique Nord, soulignant la prépondérance de l'allèle HbI^2 dans cette région du globe. Les données préliminaires de Lafrance (2003) appuient cette hypothèse, bien que les effectifs utilisés aient été petits et que la correspondance des deux principaux allèles, HbI^1 et HbI^2 , n'ait pas

été confirmée. Une telle discrimination dans la répartition des allèles est, comme soutenu par Wilkins (1971) et Kirpichnikov (1981), probablement due à des pressions environnementales, reliées notamment à la température de l'eau.

Karpov et Novikov (1980) ont démontré que les propriétés fonctionnelles des isoformes d'hémoglobine varient avec la température. Les morues porteuses du génotype homozygote HbI-2/2 présentent une affinité accrue pour l'oxygène dissous à l'hémoglobine lorsqu'elles sont dans des eaux froides (<15°C). À l'inverse les morues de génotype HbI-1/1 ont un transport sanguin d'oxygène favorisé pour des températures supérieures à 15°C. Quant aux morues hétérozygotes, porteuses des deux types d'hémoglobine, elles auraient une capacité intermédiaire. Ainsi les performances métaboliques des morues varient selon la température ambiante et leurs isoformes d'hémoglobine (Brix *et al.*, 1998).

Lorsque l'eau se réchauffe, les poissons sont confrontés à une diminution de la teneur en oxygène dissous de leur environnement avec simultanément une demande accrue en oxygène de leur organisme afin de soutenir leur métabolisme, qui augmente avec la température. Sartoris *et al.* (2003) ont montré chez la morue franche que durant une hausse de la température, la pression partielle artérielle en oxygène est constante. L'apport en oxygène ne devient pas un élément limitant même durant un stress sévère dû à un réchauffement de la température. L'augmentation de la demande en oxygène accompagnant une hausse de température se traduit par une diminution des réserves veineuses en oxygène, indiquant que la capacité illimitée d'apport en oxygène par les branchies ne permet pas de pallier à la demande (Pörtner *et al.*, 2001; Sartoris *et al.* 2003). Par conséquent, c'est la

circulation sanguine, et non la capacité ventilatoire, qui pose les limites de la tolérance thermique chez les morues. Le rôle limitant de la circulation et la capacité non limitée d'apport en oxygène par les branchies corroborent l'existence de différentes isoformes d'hémoglobine dépendantes de la température comme un moyen d'optimiser le transport d'oxygène chez les morues (Sartoris *et al.*, 2003). Ainsi, dans le cadre du changement climatique, le génotype d'hémoglobine pourrait s'avérer être un caractère sélectif.

I.5. Problématique

Polymorphisme de l'hémoglobine

Sick (1961) a attribué une nomination aux allèles qu'il a découverts, reposant sur leur vitesse de migration durant l'électrophorèse. L'allèle HbI^2 est celui qui migre le plus rapidement vers l'anode, l'allèle HbI^1 le moins rapidement. L'ensemble des études subséquentes ont repris cette nomenclature que ce soit du côté européen ou nord-américain. Bien que portant la même dénomination de part et d'autre de l'Atlantique, ces allèles HbI^1 et HbI^2 n'ont jamais été comparés à leurs homonymes respectifs afin de vérifier s'ils sont vraiment identiques. En effet, l'électrophorèse est une technique qui permet de déterminer la mobilité relative des protéines dépendamment de leur taille, leur poids, leur forme et leur charge. Si deux protéines ont une séquence d'acides aminés différente, leur charge ou leur taille diffère et par conséquent leur mobilité électrophorétique est différente (Hedrick, 2000). Cette technique a permis de discriminer l'allèle HbI^1 de l'allèle HbI^2 , mais rien n'indique que l'allèle HbI^2 présent le long des côtes européennes est similaire à son homonyme des eaux de l'Atlantique nord-ouest, de même pour l'allèle HbI^1 . D'autre part,

l'existence d'un cline des fréquences alléliques le long de la côte est canadienne similaire à celui observé le long des côtes européennes reste à confirmer. De plus, les fréquences alléliques rencontrées dans le sud du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent n'ont jamais été déterminées hormis celles fournies par Lafrance (2003), basées sur un effectif de 59 individus. De plus, le PTF des génotypes présents dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, notamment ceux formés par les allèles *Hbl*² et *Hbl*¹ décrits par Lafrance (2003) dans l'estuaire du Saint-Laurent, reste encore à déterminer.

Préférences de température

Swain et Kramer (1995) ont analysé les variations interannuelles des températures occupées en septembre par les morues du Sud du Golfe du Saint-Laurent en relation avec leur abondance sur une période de 21 ans. Ils ont observé que les années de forte abondance, les morues tendaient à occuper des eaux plus froides, suggérant que la disponibilité du nombre de proies per capita et la température interagissent pour définir l'aire de distribution des morues. Cette observation est à mettre en relation avec l'abondance de proies selon la profondeur et les changements de distribution bathymétriques des morues selon leur densité (Swain, 1993; Swain et Wade, 1993). Ainsi les morues occuperaient des eaux chaudes, peu profondes, riches en proies, les années de faible abondance tandis que les années de forte abondance elles tendraient à occuper des eaux plus froides, plus profondes et plus pauvres en ressources alimentaires. Ces travaux ont conduit Despatie *et al.* (2001) à étudier le PTF des morues selon la ration alimentaire, observant qu'il diminue avec la ration. D'importantes différences ont été observées entre les PTF de morues européennes (Tat'yankin, 1972, 1974; Schurmann et Steffensen, 1992),

environ 13,5°C, et ceux de l'étude de Despatie *et al.* (2001), environ 6,5°C, qui a utilisé des morues de l'Atlantique nord-ouest. Les études européennes ayant utilisé des morues juvéniles et Despatie *et al.* (2001) des morues adultes, Lafrance *et al.* (2005) ont observé l'effet de l'ontogénie sur la valeur du PTF déjà pressenti par Swain et Kramer (1995). En effet, les juvéniles ont un *preferendum* plus élevé que les adultes, permettant d'expliquer une partie de l'écart des valeurs de *preferendum* thermique final entre les études européennes et celle de Despatie *et al.* (2001). Mais l'ontogénie n'est pas le seul facteur pouvant expliquer l'écart des PTF observé de part et d'autre de l'océan Atlantique. Bien que le génotype d'hémoglobine des morues utilisées par Despatie *et al.* (2001) et Lafrance *et al.* (2005) ne soit pas connu, la plupart devaient être de génotype HbI-2/2 si on se base sur les fréquences alléliques données par Sick (1965b) alors que les études européennes ont dû être menées avec des morues majoritairement HbI-1/1 (Sick 1965a). Or, Petersen et Steffensen (2003) ont récemment découvert l'influence du génotype d'hémoglobine sur le PTF des morues. Ils ont montré qu'il existe un grand écart entre les PTF de morues juvéniles européennes porteuses d'allèles d'hémoglobine différents. Les homozygotes pour l'allèle HbI^1 ont un *preferendum* de 15,4 avec un écart-type de 1,1°C, tandis que les homozygotes porteuses de l'allèle HbI^2 préfèrent une température de $8,2 \pm 1,5^\circ\text{C}$. L'allèle HbI^2 étant le plus répandu dans l'Atlantique nord-ouest à l'inverse des côtes européennes où HbI^1 prédomine, les différences des valeurs de *preferenda* observées pourraient donc avoir été causées par des différences de génotype d'hémoglobine chez les morues testées. Toutefois, aucune étude équivalente n'a été menée chez des morues adultes. On peut cependant s'attendre à ce que l'écart des *preferenda* entre les génotypes d'hémoglobine se

maintienne de manière significative bien que les morues adultes présentent un *preferendum* thermique moins élevé que les juvéniles (Lafrance *et al.*, 2005).

Outre la variabilité naturelle du PTF au sein d'une espèce, l'influence des dispositifs expérimentaux sur la valeur déterminée est sujette à questionnement. Différents systèmes expérimentaux ont été développés au fil des recherches afin de déterminer les préférences de températures de diverses espèces. Les plus fréquemment utilisés sont le bassin à gradient thermique (Ogilvie et Anderson, 1965; Javaid et Anderson, 1967; Peterson, 1973; Peterson, 1976; Richards et Ibara, 1978; Peterson *et al.*, 1979; Tsukuda et Ogoshi, 1985; Despatie *et al.*, 2001; Lafrance *et al.*, 2005) et le dispositif à double choix. Ce dernier est connu dans la littérature sous le nom de « shuttlebox ». Neill *et al.* (1972) ont été les premiers à en introduire le concept qui a été modifié et amélioré selon les besoins d'études subséquentes (Gregory et Anderson, 1984; Reynolds et Casterlin, 1977; Petersen et Steffensen, 2003). Ces deux types de système permettent de déterminer les PTF par la méthode gravitationnelle. McCauley (1977) a conclu, sur la base d'une revue de littérature, à l'équivalence des divers systèmes et méthodes employés. Cependant aucune comparaison expérimentale n'a été réalisée entre le bassin à gradient thermique horizontal et le dispositif à double choix, incluant des individus et des conditions contrôlées identiques dans chaque système et une analyse statistique des résultats.

I.6. Objectifs

Cette étude comporte trois objectifs principaux. Premièrement le chapitre II, écrit sous la forme d'un article, présente les résultats du génotypage de morues de deux stocks, provenant de trois sites de la côte est canadienne: Matane (estuaire du Saint-Laurent, stock de la zone OPANO 4T), Grande-Rivière (baie des Chaleurs, stock de 4T) et l'ouest du plateau néo-écossais (stock de 4X). Ces données sont compilées avec les résultats de l'étude préliminaire de Lafrance (2003) permettant de multiplier d'un facteur 7 l'effectif total de son étude afin d'améliorer la précision des fréquences alléliques trouvées le long de la côte est canadienne et d'offrir pour la première fois des données de fréquences alléliques pour le golfe du Saint-Laurent. L'objectif est de confirmer l'existence de variations géographiques dans les fréquences alléliques le long de la côte nord-américaine et si possible, vérifier l'existence d'un cline des allèles HbI^1 et HbI^2 similaire à celui observé le long des côtes européennes. Parallèlement au génotypage du stock expérimental de morues, une comparaison des allèles HbI^1 et HbI^2 provenant de la côte est canadienne et des eaux européennes a été réalisée dans l'optique de confirmer leur similarité et d'harmoniser leur appellation de part et d'autre de l'Atlantique si besoin est.

Connaissant l'effet de l'ontogénie sur le PTF et l'influence du génotype d'hémoglobine sur le PTF des morues juvéniles, le deuxième objectif de cette étude est de déterminer et de comparer le PTF de morues adultes de la côte est canadienne, porteuses des génotypes les plus fréquemment rencontrés dans l'Atlantique nord-ouest, soit $HbI-2/2$ et $HbI-1/2$. Pour permettre un parallèle avec les études européennes, il aurait été logique de

prendre le génotype HbI-1/1 au lieu de HbI-1/2, malheureusement celui-ci était trop rare pour être étudié.

Troisièmement, il s'agit de faire une comparaison des PTF chez des morues adultes obtenus au moyen des systèmes les plus utilisés à l'heure actuelle, soit un dispositif à double choix (« shuttlebox ») et un gradient thermique horizontal. Si les valeurs de PTF obtenues par ces deux dispositifs s'avèrent ne pas être significativement différentes, l'utilisation du dispositif à double choix pourrait présenter un avantage sur le gradient thermique horizontal puisque la variance des valeurs déterminées dans les études qui utilisent ce type de montage est beaucoup plus faible que celle des études utilisant des bassins à gradient thermique horizontal. Dans le cas contraire, la fiabilité du dispositif à double choix, en tant que système pour déterminer le PTF d'une espèce, serait mise en question. En effet, le gradient thermique horizontal, offrant l'accès en continu à toutes les températures du gradient, serait considéré comme le plus à même de refléter la réalité du PTF.

Le matériel et les méthodes employées pour les deuxième et troisième objectifs ainsi que les résultats sont présentés au chapitre III. Les résultats sont discutés au chapitre IV en même temps qu'une discussion générale concernant les distributions alléliques le long de la côte est canadienne.

Chapitre II

Haemoglobin polymorphism of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.)

from the Southern Gulf of St. Lawrence

and Southwest Nova Scotia

INTRODUCTION

Haemoglobin polymorphism is well documented in populations of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). The most common alleles found at the *HbI** locus are *HbI*¹ and *HbI*² (Frydenberg *et al.*, 1965; Sick, 1965a). In the Northeast Atlantic, the frequency of the *HbI*¹ allele declines from south to north (Karpov & Novikov, 1980; Colosimo *et al.*, 2003, and references therein). In the Northwest Atlantic, *HbI*² is the most common allele and its frequency distribution has suggested the existence of a south–north cline along the North American East Coast (Karpov & Novikov, 1980, and references therein; Jamieson & Birley, 1989). There are no data from the Estuary and the Gulf of St. Lawrence, where there is an important cod fishery.

The aim of this study was to describe the distribution of haemoglobin genotypes in Atlantic cod sampled in the Estuary and Gulf of St. Lawrence and in the Western Scotian shelf (Bay of Fundy and Brown's Bank) in an attempt to confirm the existence of a geographic variation in haemoglobin genotypes along the North American coast.

MATERIALS AND METHODS

The 720 specimens of Atlantic cod were captured between 2000 and 2004 off Matane (45°55 N, 67°30 W, N₂₀₀₁ = 49; N₂₀₀₃ = 395; N₂₀₀₄ = 119; N₂₀₀₀₋₂₀₀₃ = 16) in the St. Lawrence Estuary; Grande-Rivière, Qc, (48°15 N, 64°25 W, N₂₀₀₁ = 56) in the Gulf of St. Lawrence; and in Bay of Fundy-Brown's Bank (N₂₀₀₁ = 52, N₂₀₀₁₋₂₀₀₃ = 33) using bottom trawls (Table 1, Figure 1). The sample collected off Matane comprised individuals of different ages since their length varied from 21.0 cm to 62.0 cm whereas those collected in the Baie des Chaleurs and Bay of Fundy-Brown's Bank may represent a single age group since the average sizes of these fish were respectively 53.7 ± 5.2 cm and 49.4 ± 4.6 cm.

Blood was drawn from the caudal vein using an ice-cold heparinized syringe. The preparation of hemolysates followed the procedure described by Petersen & Steffensen (2003). Haemoglobin genotypes were determined by cellulose acetate electrophoresis (Hebert & Beaton, 1989) using Tris-Glycine buffer (0.025 M Tris, 0.19 M Glycine, pH 8.5). Haemoglobin from a heterozygous individual ($HbI^{1/2}$) was used as a standard on all gels to assess the quality of the electrophoretic separation and to ensure proper allele identification. Further, Norwegian cod haemoglobin genotyped at the Institute of Marine Research of Bergen was used to verify the correspondence between the most common alleles from the Northeast and Northwest Atlantic.

Allelic frequencies as well as expected (Nei, 1978) and observed heterozygosities were calculated using Genetix 4.04 (Belkhir *et al.*, 1999). The FSTAT version 2.9.3 software (Goudet, 1995) was used for estimating *Fis* and *Fst* values following Weir and Cockerham (1984). Genepop software (Raymond & Rousset, 1995) was also used for estimating genetic differentiation among samples.

RESULTS AND DISCUSSION

The observed and expected heterozygosity values (*Ho* and *He*) were low and varied between 0.025 in the Matane 2004 sample and 0.242 (*Ho*) and 0.269 (*He*) in the Bay of Fundy 2001-2003 sample (Table 1). Significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium due to heterozygote deficiencies were observed only in the samples from Matane collected in 2003 (*Fis* = 0.130) and Bay of Fundy-Brown's Bank in 2001 (*Fis* = 0.460) (Table 1).

The electrophoretic mobility of the *Hbl*¹ and *Hbl*² alleles from cod sampled in the Northwest and Northeast Atlantic was not different (Figure 3). We have therefore used the same terminology as is used for the Northeast Atlantic cod genotype. Three alleles, *Hbl*¹, *Hbl*², and *Hbl*³, were detected in the samples collected in the St. Lawrence Gulf and Estuary and Bay of Fundy-Brown's Bank. Five of the six potential genotypes determined by these alleles were observed in the samples (Figure 2). The heterozygous genotype *Hbl*^{1/3} was missing in every site and sampling year. Allele *Hbl*² was the most common allele in all

Table 1. Total number (N) of fish for seven *Gadus morhua* samples analyzed at the haemoglobin (Hbl^*) locus. Also shown are the genotype and allelic frequencies, He : expected heterozygosity, Ho : observed heterozygosity, Fis values were calculated according to Weir and Cockerham (1984). * Significant deviation from Hardy-Weinberg equilibrium after Bonferroni correction for multiple tests ($\alpha = 0.0071$).

Locus Hbl^*	Sample						
	Grande-Rivière (2001)	Matane (2001)	Matane (2003)	Matane (2004)	Matane (2000-2003)	Fundy- Brown's bank (2001)	Fundy- Brown's Bank (2001-2003)
N	56	49	395	119	16	52	33
Genotype frequency							
$Hbl^{1/1}$	0	0	0	0	0	0	1
$Hbl^{1/2}$	5	3	28	1	0	6	6
$Hbl^{2/2}$	51	46	361	116	15	43	24
$Hbl^{2/3}$	0	0	3	2	1	0	2
$Hbl^{3/3}$	0	0	3	0	0	3	0
Allelic frequency							
Hbl^1	0.045	0.031	0.036	0.004	0	0.058	0.121
Hbl^2	0.955	0.969	0.953	0.987	0.969	0.884	0.849
Hbl^3	0	0	0.011	0.009	0.031	0.058	0.030
Computed statistics							
He	0.086	0.060	0.090	0.025	0.063	0.213	0.269
Ho	0.089	0.061	0.079	0.025	0.063	0.115	0.242
Fis	-0.038	-0.021	0.130*	-0.006	0	0.460*	0.099

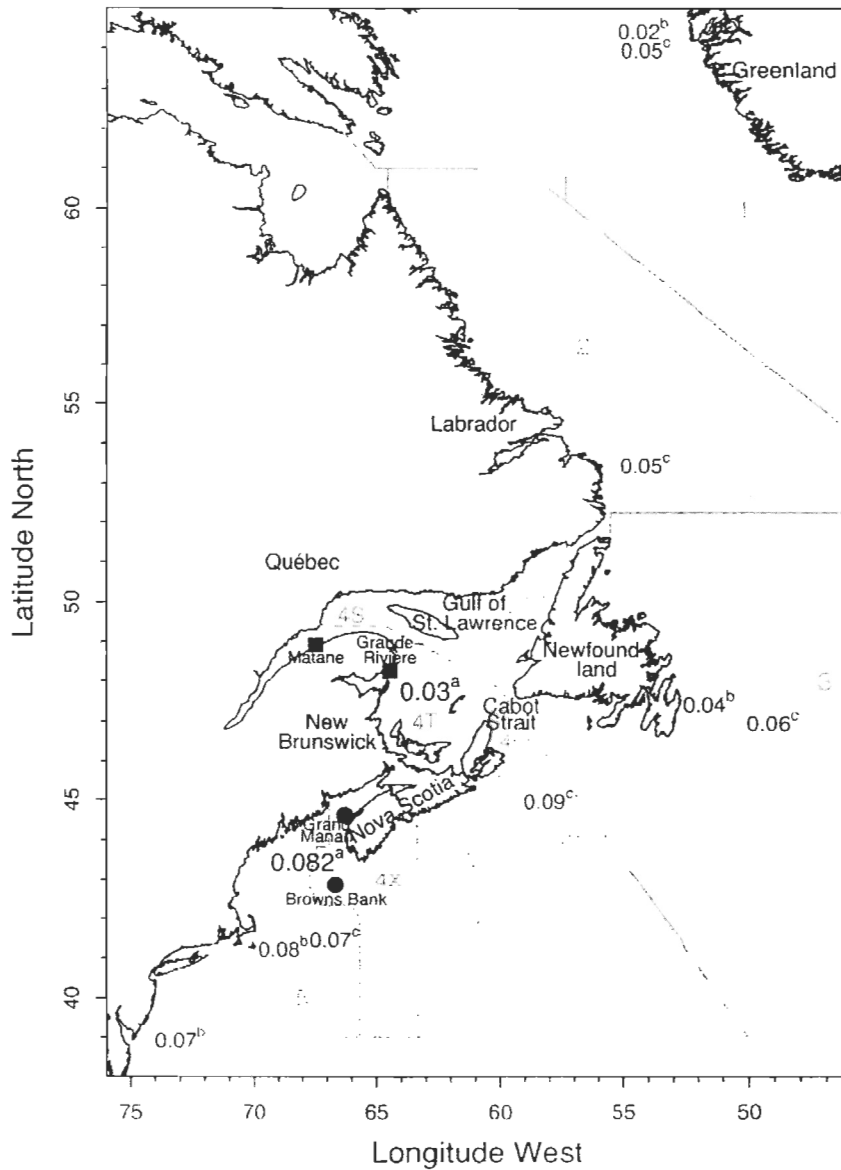


Figure 1. Map of the study area showing the four sampling sites for cod haemoglobin. Solid grey lines indicate Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) subareas and dashed lines indicate Division of subarea 4. Numbers indicate the frequency of allele *Hbl^I* and superscripts indicate origin of data: ^a this study, average values for Divisions 4T and 4X; ^b Sick (1965b) and ^c Jamieson and Birley (1989).

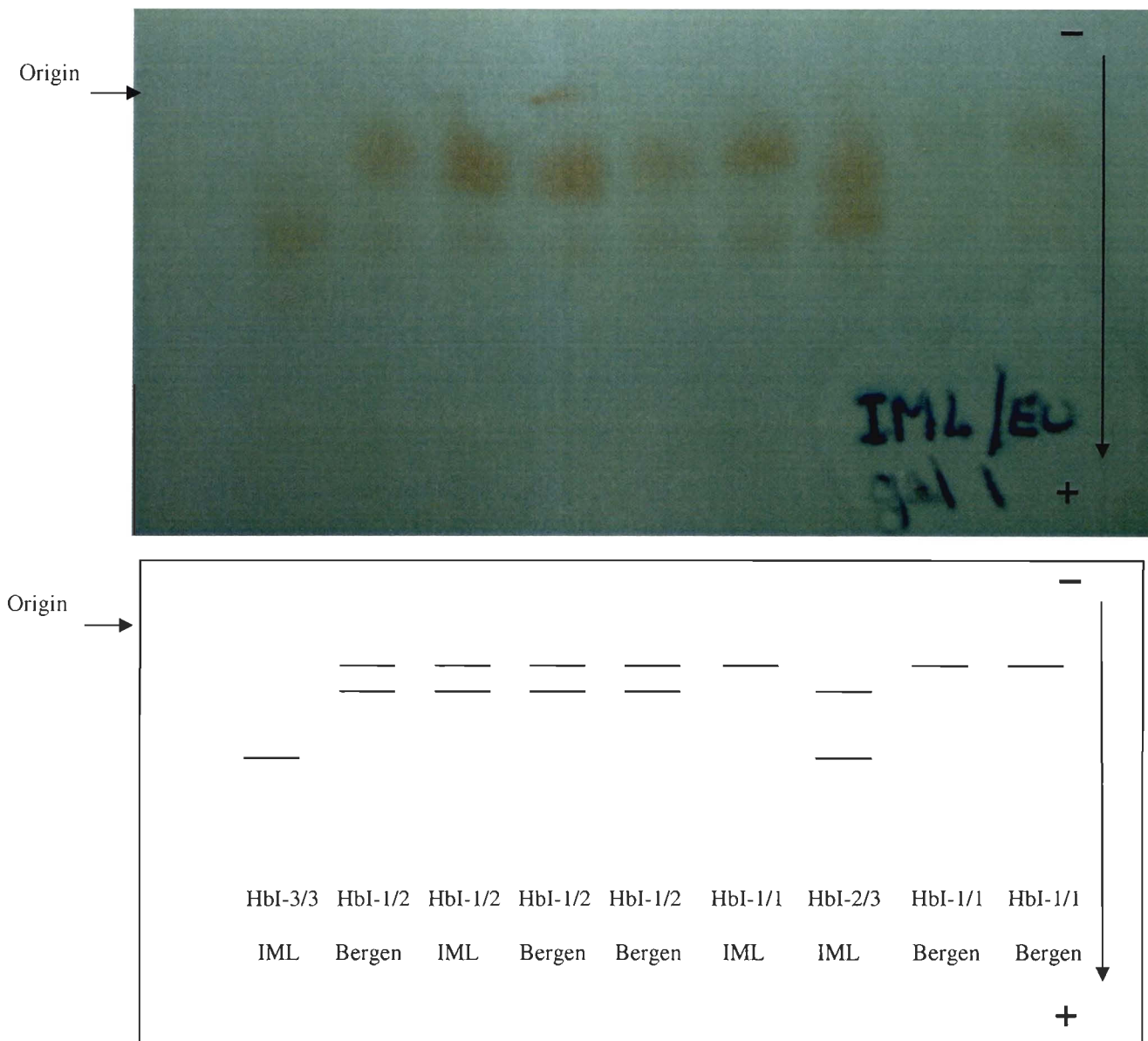


Figure 2. Picture and schematic representation of the five electrophoretic haemoglobin patterns observed on a cellulose acetate gel. Samples identified as IML represent haemoglobin patterns of Canadian cod determined at the Maurice Lamontagne Institute (Canada). The samples identified as Bergen were from Norwegian cod. These samples were analyzed at the Department of Biology, University of Bergen (Norway) and were used in electrophoretic separations to establish correspondence between the most common alleles of the Northwest and Northeast Atlantic cod haemoglobin.

samples, with frequencies varying from 0.849 for the Bay of Fundy-Brown's Bank (2001-2003) sample to 0.987 for the Matane (2004) sample. The *HbI*¹ allele was detected in all samples except in Matane (2000-2003). The frequency of this allele varied significantly, from 0.004 in the Matane (2004) sample to 0.121 in the Bay of Fundy-Brown's Bank (2000-2003) sample. Allele *HbI*³ was found in five of the seven samples at low frequencies. The observation of rare alleles at the *HbI** locus is not unusual and has been reported in other areas (Frydenberg *et al.*, 1965; Dahle and Jørstad, 1993). The frequency of allele *HbI*¹ observed in our study is close to the values reported by Sick (1965b) for this allele in the Northwest Atlantic (0.08 to 0.04 from south to north). Indeed, the frequency of this allele in the two Bay of Fundy-Brown's Bank samples combined is 0.082. Our study suggests that the allelic frequency distribution patterns observed are stable over shorter and longer periods of time: we observed no difference between samples collected during different years in Matane and in Bay of Fundy-Brown's Bank (Table 2 and 3). Furthermore, our samples were taken almost 40 years after those used by Karpov and Novikov (1980). Our results support to some extent the existence of geographic variation from south to north for cod haemoglobin *HbI*¹ allele comparable to that observed in other studies (Karpov and Novikov, 1980, and references therein). A comparison of two size classes (32 - 42 cm and 52 - 62 cm) from the Matane (2003) sample did not reveal a significant difference between these two groups in allelic frequencies ($\chi^2 = 0.211$; $P = 0.899$) or the *Fst* value (-0.0046). Our results differ from those of Mork & Sundnes (1985), who observed a variation in allelic frequencies between year classes in Atlantic cod from a Norwegian population. However, we did not evaluate the age of our specimens.

Table 2. Pairwise comparison matrix of *Fst* values (a) and the P-values obtained after 560 permutations (b) for combined samples: * indicate significant results after adjusted nominal level (5%) for multiple comparisons ($\alpha= 0.0024$).

a. *Fst* values

Site	Matane (2001)	Matane (2003)	Matane (2004)	Matane (2000-2003)	Fundy-Brown's Bank (2001)	Fundy-Brown's bank (2001-2003)
Grande-Rivière (2001)	-0.0066	-0.0045	0.0237	-0.000	0.0164	0.0446
Matane (2001)		-0.0040	0.0083	-0.0046	0.0262	0.0646
Matane (2003)			0.0112	-0.0078	0.0278	0.0747
Matane (2004)				-0.0025	0.0801	0.1705
Matane (2000-2003)					0.0019	0.0446
Fundy-Brown's Bank (2001)						-0.0032

b. *Fst* probabilities (P-values)

Site	Matane (2001)	Matane (2003)	Matane (2004)	Matane (2000-2003)	Fundy-Brown's Bank (2001)	Fundy-Brown's Bank (2001-2003)
Grande-Rivière (2001)	0.7262	0.5429	0.0238	0.1000	0.1048	0.0357
Matane (2001)		0.6643	0.1024	0.1833	0.1309	0.0214
Matane (2003)			0.0238	0.4714	0.0167	0.0214
Matane (2004)				0.4024	0.0048	0.0024*
Matane (2000-2003)					0.5643	0.0857
Fundy-Brown's Bank (2001)						0.4262

Table 3. Pairwise comparison of allelic frequency at the Atlantic cod (*Gadus morhua*) *Hbl** locus. df : Degree of freedom, *: Significant after Bonferroni adjustment ($\alpha=0.05/21 = 0.00238$).

Sample pair	χ^2	df	P-value
Grande-Rivière (2001) / Matane (2001)	0.639	2	0.72656
Grande-Rivière (2001) / Matane (2003)	0.859	2	0.65087
Grande-Rivière (2001) / Matane (2004)	8.547	2	0.01393
Grande-Rivière (2001) / Matane (2000-2003)	3.318	2	0.19035
Grande-Rivière (2001) / Fundy-Brown's Bank(2001)	7.236	2	0.02684
Grande-Rivière (2001) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	8.578	2	0.01372
Matane (2001) / Matane (2003)	0.191	2	0.9089
Matane (2001) / Matane (2004)	3.735	2	0.15453
Matane (2001) / Matane (2000-2003)	2.025	2	0.36335
Matane (2001) / Fundy-Brown's Bank (2001)	6.982	2	0.03047
Matane (2001) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	9.041	2	0.01088
Matane (2003) / Matane (2004)	7.967	2	0.01862
Matane (2003) / Matane (2000-2003)	2.504	2	0.28598
Matane (2003) / Fundy-Brown's Bank (2001)	11.506	2	0.00317
Matane (2003) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	11.157	2	0.00378
Matane (2004) / Matane (2000-2003)	1.85	2	0.39647
Matane (2004) / Fundy-Brown's Bank (2001)	17.29	2	0.00018*
Matane (2004) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	20.829	2	0.00003*
Matane (2000-2003) / Fundy-Brown's Bank (2001)	1.117	2	0.57205
Matane (2000-2003) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	4.769	2	0.09214
Bay of Fundy-Brown's Bank (2001) / Fundy-Brown's Bank (2001-2003)	2.752	2	0.25254

Our results suggest a structuring of the cod populations in the study area. Indeed, there were no differences in the *Fst* values and allelic frequencies among the samples collected within the Estuary and Gulf of St. Lawrence and among the two samples collected in Bay of Fundy-Brown's Bank (Table 2 and 3). However, significant differences were observed between samples from the St. Lawrence (Matane 2004) and samples from Bay of Fundy-Brown's Bank (2000-2003) (Table 2 and 3). When all the samples in each area were pooled regardless of the collection site or sampling year, significant differences were observed in the allelic frequencies ($\chi^2 = \text{infinity}$; $p < 0.0001$) and the *Fst* value (0.05; $p = 0.05$) between the two regions. These results agree with recent evidence that Northwest Atlantic cod stocks separated by major oceanographic features, notably deep channels, are distinct genetically (Ruzzante *et al.*, 1998). Accordingly, the cod stock in Bay of Fundy-Brown's Bank had to be considered and managed as an evolutionarily significant unit independent of the St. Lawrence Estuary and Gulf cod (Smedbol *et al.*, 2002).

Haemoglobin polymorphism is particularly important with respect to the temperature conditions experienced by cod populations. Physiological differences between haemoglobin genotypes have been highlighted by Karpov & Novikov (1980) and Brix *et al.* (1998) as a function of temperature conditions. Taken together with those of Sick (1965b) and Jamieson and Birley (1989) (Figure 1), the allelic frequencies reported in this study do not support Sick's (1965b) hypothesis of a latitudinal cline in *HbI*¹ in Northwest Atlantic cod similar to the cline reported in Northeast Atlantic cod by Frydenberg *et al.* (1965). Instead, there appears to be a dichotomy between samples from

the Scotian Shelf and further south (frequency of allele $HbI^1 \geq 0,07$), versus samples further north (frequency of allele $HbI^1 \leq 0,06$). This does not refute the link between water temperature and the frequency of HbI^1 allele proposed by many authors (i.e. Sick, 1965b; Karpov and Novikov, 1980; Petersen and Steffensen, 2003 and reference therein). In their natural environment, cod from the southern Gulf of St. Lawrence population were shown to inhabit a colder average bottom temperature (2.5°C) and exhibit smaller sizes-at-age than cod from the Western Scotian Shelf population in Bay of Fundy, where the average bottom temperature is 6.0°C (Brander, 1995). Nevertheless, Sick (1965b) has acknowledge that the link between temperature and allelic frequency at HbI^* locus was weak: cod from NAFO subareas 5 and 6 (figure 1) experience warmer temperatures year round than cod off the coast of Denmark, and yet the frequency of HbI^1 is about 0,08 and 0,06 in the two populations, respectively. Cod from the Faroe Islands also have a low frequency of HbI^1 (0,06-0,01, Sick, 1965b; Jamieson and Birley, 1989) and inhabit relatively warm waters. Hence other factors also influence the allelic frequency at this locus like intrinsic population differences in allelic frequency (Frydenberg *et al.*, 1965; Sick 1965b; Dahle and Jorstad, 1993).

More recently, Petersen and Steffensen (2003) determined that haemoglobin genotypes ($HbI-1/1$, $HbI-1/2$, and $HbI-2/2$) influenced temperature preference in cod. As proposed by Lafrance *et al.* (2005), their results could explain the discrepancies found by Despatie *et al.* (2001) regarding the final thermal preferendum of cod from both sides of the Atlantic Ocean. It is in hypoxia that differences in oxygen binding capacities of the two main HbI^* alleles will have the greatest impact. Already Petersen and Steffensen

(2003) have demonstrated that HbI^1 cod seek colder waters than their preferred temperature when exposed to hypoxia (35% saturation), whereas HbI^2 cod did not need to switch to colder water to compensate for the effects of hypoxia. Since the circulatory rather than ventilatory performance sets the thermal tolerance limit in Atlantic cod (Sartoris *et al.*, 2003), the relationship between environmental factors and the oxygen carrying capacity of different haemoglobin genotypes is of great interest and supports the existence of a south-north cline along the East Coast of North America, as proposed by Sick (1965b), Karpov & Novikov (1980), and Jamieson & Birley (1989). Further studies with a larger sampling effort and a detailed comparison of the environmental factors affecting different cod populations might lead to a better understanding of the factors affecting haemoglobin polymorphism in cod populations and their ecological consequences, especially in light of climate change.

Chapitre III

Preferendum thermique final:

**effet du génotype d'hémoglobine et du type de
dispositif expérimental**

III.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

III.1.1. Matériel biologique

Quinze morues adultes de chaque génotype d'hémoglobine dominant soit HbI-2/2 et HbI-1/2, issues du lot de morues pêchées à Matane en 2003 (chapitre II, Annexe I), ont été mises en bassins d'acclimatation à 4°C cinq mois avant l'expérimentation. Les trois morues porteuses de chaque génotype rare décelés dans ce lot, HbI-2/3 et HbI-3/3, ont également été conservées afin de déterminer leur PTF (Chapitre II, Annexe, I). Les morues ont été nourries deux fois par semaine avec une ration de maintien constituée de capelan (*Mallotus villosus*), sortie du congélateur 24h à l'avance. Toutes les morues ont été mises à jeûner 48h avant de déterminer leur PTF et n'ont pas été nourries durant l'expérience afin d'éviter toute influence de l'apport alimentaire sur la valeur du PTF. De plus tout au long de la phase d'acclimatation et des expériences, la photopériode naturelle a été simulée à l'aide de lampes à fluorescence (Despatie, 1999) ou de diodes à électroluminescence. Les individus choisis avaient une taille moyenne de $54,4 \pm 7,6$ cm. Le plus petit mesurait 40,2 et le plus grand 70 cm. Tout au long de la phase expérimentale qui s'est déroulée de mai à juillet 2004, divers problèmes techniques ont engendré des mortalités. Quinze individus, morts peu de temps après que leur PTF ait été mesuré, ont été disséqués afin de déterminer leur stade de maturité sexuelle (Morrison, 1990).

D'autre part, des pré-tests dans le dispositif à double choix ont montré que la majorité de ces morues refusaient d'emprunter le tunnel séparant les deux compartiments

du montage, élément clé pour le fonctionnement du système (voir III.1.2.a.). L'hypothèse d'une trop grande taille des individus a été posée et a conduit à l'utilisation d'individus de plus petite taille. Aussi, pour la comparaison des dispositifs expérimentaux, 16 morues juvéniles, toutes de génotype HbI-2/2 et issues du lot de 119 morues capturées en 2004 à Matane (Chapitre II, Annexe 1), ont par conséquent été conditionnées comme le lot de morues adultes. L'ensemble de ces individus étaient des juvéniles de génotype d'hémoglobine HbI-2/2 dont la taille était comprise entre 20 et 35 cm.

III.1.2. Dispositifs expérimentaux

III.1.2.a. Dispositif à double choix

Principe de fonctionnement

Une petite différence de 1-2°C entre deux bassins connectés crée un gradient thermique spatial instantané qui guide les mouvements du poisson (McCauley, 1977). Lorsque le poisson est dans le bassin « chaud », la température des bassins se met à augmenter lentement et inversement, elle se met à descendre lorsqu'il pénètre dans le bassin « froid ». En allant et venant d'un bassin à l'autre, le poisson contrôle la température ambiante et par là même sa température corporelle.

Montage

La structure du dispositif à double choix est constituée de deux bassins circulaires (0,75 m x 1,25 m Ø) en fibre de verre connectés par un tunnel de PVC transparent (0,3 m x 0,15 m Ø). Les bassins ont un niveau d'eau d'approximativement 40 cm, effleurant

l'extrémité supérieure de l'entrée du tunnel. Chaque bassin est alimenté par un mélange d'eau froide et chaude, effectué en amont par une valve de mélange (NM24-SR; Belimo®). Les valves de mélange sont contrôlées par un système de servomoteur recevant des ordres de contrôleurs de température (Micromega™), eux-mêmes gérés par un ordinateur faisant fonctionner l'ensemble du système.

Deux bassins de tête d'une capacité de 750 L sont ajustés à 15°C et 1°C respectivement grâce à une thermopompe. Ces deux sources peuvent ensuite être mélangées pour obtenir des températures entre 1°C et 15°C. Des pompes apportent l'eau des bassins de tête aux valves de mélange. La pression de l'eau dans le système est contrôlée à l'aide d'un manomètre placé sur chaque tuyau d'arrivée d'eau. De plus, un débitmètre situé après chaque valve de mélange permet de contrôler la quantité d'eau entrant dans chaque bassin.

Une sonde R.T.D. (Resistance Temperature Detector) placée à la sortie de chaque valve de mélange et une sonde de température (DS18B20; 1-wire®) immergée dans chaque bassin permettent respectivement d'enregistrer la température de l'eau entrante et la température de l'eau des bassins. Ces sondes sont reliées à un multiplexeur (232XS5; B&B Electronics) permettant la communication avec l'ordinateur qui conserve les données de température. La liaison des sondes de températures 1-wire® avec le multiplexeur se fait via un module d'acquisition de données RS-232 (HA7E; Embedded Data Systems, LLC).

La détection des allées et venues du poisson au travers du tunnel est assurée par deux lasers placés aux extrémités inférieures du tunnel associés chacun à trois capteurs alignés sur le faisceau linéaire du laser et placés aux extrémités supérieures du tunnel. Les capteurs sont reliés à un adaptateur électronique (DTB25; B&B Electronics), lui-même lié à un module d'acquisition de données RS-232 (23SDA12; B&B Electronics), permettant au multiplexeur de lire les valeurs des capteurs et de les transférer à l'ordinateur. Les données sur les mouvements du poisson au cours du temps et l'évolution des températures des bassins et d'entrée d'eau sont collectées par l'ordinateur. Ce dernier compile l'ensemble des données qu'il reçoit des différentes composantes du système, détermine dans quel bassin se trouve le poisson et ainsi s'il doit commander aux contrôleurs de température d'abaisser ou d'augmenter la température des bassins. Le taux du réchauffement ou du refroidissement qu'il déclenche est constant et a été fixé à 4°C/h en référence à une étude ayant utilisé le même type de montage et la même espèce (Petersen et Steffenssen, 2003). Les paramètres de fonctionnement du système (température initiale des bassins, valeur seuil des lasers, fréquence des relevés de température...) peuvent être modifiés à l'aide d'une interface avec l'ordinateur (Annexe II, Annexe III).

III.1.2.b. Gradient thermique horizontal

Principe de fonctionnement

Toutes les températures du gradient sont accessibles en tout temps au poisson, qui peut thermoréguler librement.

Montage

Le bassin à gradient thermique horizontal utilisé est le même que celui décrit par Lafrance (2003). Il s'agit d'un bassin (6 m x 1m x 0,6m) en PVC où se crée un gradient de température d'environ 11°C, s'étendant de 3°C à 14°C pour la présente étude. Vingt quatre sondes R.T.D., connectées à un ordinateur et installées à 0,2 m de profondeur à intervalles réguliers le long du bassin permettent de relever les températures du bassin au cours du temps et de les sauvegarder sur disque. Les mouvements du poisson à l'intérieur de ce gradient sont enregistrés sur bande vidéo à l'aide d'une caméra située au-dessus du bassin. Afin de pouvoir faire des enregistrements de nuit, des lampes rouges (30 watts) permettent d'éclairer le dispositif sans influencer le poisson. En effet des études ont montré que les morues ont une gamme visuelle n'incluant pas les longueurs d'onde rouges (Anthony et Hawkins, 1983; Bowmaker, 1990; Castonguay et Cyr, 1998). Par comparaison des données informatiques de température et des bandes vidéos, il est possible de déterminer la température à laquelle le poisson se trouve à l'instant t. Cette dernière est présumée être celle relevée par la R.T.D. la plus proche de la tête du poisson (Lafrance, 2003).

III.1.3. Protocoles expérimentaux

Les PTF des individus ont été déterminés par la méthode gravitationnelle : les morues ont été laissées suffisamment longtemps dans les dispositifs, 24h étant le minimum nécessaire, pour qu'elles gravitent autour de leur PTF (Reynolds et Casterlin, 1979).

III.1.3.a. Détermination des préférences thermiques finaux

Chaque morue a été introduite individuellement dans la zone du bassin correspondant à sa température d'acclimatation. Le temps d'exploration du bassin par la morue est d'environ une heure (Lafrance, 2003). Dans un tel dispositif, le poisson ne nage pas jusqu'à une température donnée pour y rester, il fait continuellement des mouvements exploratoires entre des eaux plus chaudes et plus froides (Jobling, 1988). Après 30 heures passées dans le système de gradient, ses mouvements sont enregistrés sur vidéocassette durant 3h (de 19h à 22h) grâce au système vidéo associé au bassin. Par visionnement de bande, sa position a été notée toutes les cinq minutes pour éviter l'autocorrélation des données (Despatie *et al.*, 2001). Grâce à sa position dans le bassin, la température à laquelle il se tenait toutes les cinq minutes a pu être déterminée. De plus, pour éliminer toute pseudoréplication (Mathur et Silver, 1980), la moyenne des 37 températures recueillies pour chaque période expérimentale de 3 heures a été calculée et c'est cette moyenne qui a été considérée comme le PTF de l'individu testé.

Pour les tests effectués dans le « shuttlebox », le protocole a été sensiblement le même. Chaque morue a été introduite individuellement dans le système à sa température d'acclimatation. Les températures environnant la morue sont notées toutes les 5 minutes entre la 30^e et la 33^e heure d'expérimentation et traitées de la manière exposée pour le gradient thermique horizontal. Le PTF de chaque morue a été calculé comme exposé précédemment pour le gradient thermique horizontal.

III.1.3.b. Comparaison des préférences thermiques finales selon le génotype d'hémoglobine

Le PTF des 30 morues de génotype HbI-1/2 et HbI-2/2 a été déterminé dans le gradient thermique horizontal entre mai et juillet 2004 (Tableau 4). Chaque morue a été introduite dans le dispositif à 13h, jour J, et laissée à thermoréguler librement. De 19h à 22h, J+1, ses mouvements ont été enregistrés afin de pouvoir déterminer ultérieurement son PTF. À 13h, J+2, chaque morue a été remplacée par une morue porteuse de l'autre génotype d'hémoglobine qui à son tour a été laissée à thermoréguler dans le système. Ainsi de suite, le PTF de chaque morue a été déterminé en alternant les génotypes d'hémoglobine afin d'éviter qu'un effet saisonnier potentiel ne vienne influencer sur les données. Des numéros d'identification ont été attribués aux individus, de 1 à 15 pour les morues de génotype HbI-1/2 et de 16 à 30 pour celles de génotype HbI-2/2 en conservant l'ordre chronologique de détermination de leur PTF au sein de chaque groupe de génotype d'hémoglobine.

Tableau 4. Nombre d'individus par mois et génotype d'hémoglobine dont le PTF a été déterminé.

Mois	Nombre d'individus	
	Génotype HbI-1/2	Génotype HbI-2/2
mai	5	4
Juin	6	5
Juillet	4	6

III.1.3.c. Comparaison des préférences thermiques finales selon le dispositif expérimental

Pour cette partie du projet, il a été prévu que le PTF de 16 morues de génotype HbI-2/2 serait déterminé dans les deux dispositifs. La moitié des morues aurait été testée en premier dans le gradient thermique horizontal, l'autre moitié dans le dispositif à double choix. Une période de repos d'une semaine, pour minimiser le stress dû à l'expérimentation, devait être octroyée aux morues avant qu'elles ne soient testées dans l'autre système. Cependant, les morues ne s'étant pas comportées adéquatement dans le dispositif à double choix (voir III.2.4), la comparaison des dispositifs expérimentaux n'a pu être réalisée.

III.1.4. Analyses statistiques

La comparaison des PTF selon le génotype d'hémoglobine a été réalisée à l'aide d'une analyse de variance à un facteur (ANOVA) avec le PTF comme variable dépendante et le génotype d'hémoglobine comme variable indépendante. Afin d'évaluer l'influence du stade de maturité sexuelle et de la saison, des ANOVAS à deux facteurs (Sokal et Rohlf, 1995) ont permis de déterminer l'influence de l'interaction entre les variables indépendantes, génotype d'hémoglobine et stade de maturité sexuelle, sur le PTF de même que l'interaction entre le génotype d'hémoglobine et le mois d'expérimentation, ainsi que celle entre le mois d'expérimentation et le stade de maturité sexuelle. Ces ANOVA à deux facteurs ont également permis de déterminer l'influence individuelle de chacun des facteurs cités sur le PTF. D'autre part, lorsque l'interaction entre les facteurs s'est avérée significative, des tests *a posteriori* de Tukey HSD ont été réalisés afin de comparer les niveaux des différents facteurs deux à deux et de déterminer où se trouvait une différence significative.

L'ensemble de ces analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de la procédure des modèles linéaires généraux du logiciel SYSTAT (version 10.0; SPSS, 2000), exceptés les tests *a posteriori* de Tukey HSD qui ont été réalisés à l'aide du logiciel JMP (version 5.1; SAS, 2003). Étant donné les problèmes rencontrés avec le dispositif à double choix (III.2.4), aucune analyse statistique n'a pu être réalisée afin de déterminer l'effet du dispositif expérimental sur la valeur du PTF.

III.2. RÉSULTATS

III.2.1. Comparaison des preferenda thermiques finaux selon le génotype d'hémoglobine

Les PTF observés au sein du groupe d'individus de génotype HbI-2/2, autant que de celui de génotype HbI-1/2, montrent d'importantes variations inter-individuelles (Figure 3). Pour les morues de génotype HbI-2/2, la gamme des preferenda observés s'étend de 3,1°C à 11,7°C pour une moyenne de 6,8°C et un écart-type de 3,1°C. L'amplitude des variations observées pour le groupe des hétérozygotes HbI-1/2 est du même ordre de grandeur. Le plus petit preferendum observé est de 2,6°C, le plus grand de 10,6°C, pour une moyenne de $6,2 \pm 2,9^\circ\text{C}$. Statistiquement, les PTF observés ne diffèrent pas selon le génotype d'hémoglobine des individus ($F_{(1; 28)} = 0,285$; $P = 0,597$). Le PTF des individus porteurs des génotypes rares HbI-2/3 et HbI-3/3 n'a cependant pu être déterminé. Ces individus sont morts de leur faible condition quelques semaines avant le début de l'expérimentation.

Le stade de maturité sexuelle des individus ou la saison sont des facteurs qui pourraient avoir influencé le PTF des individus et obscurci l'effet du génotype d'hémoglobine sur le preferendum au point de ne plus pouvoir le détecter, c'est pourquoi l'effet du stade de maturité sur les preferenda observés a été testé, de même que l'effet du mois durant lequel ils ont été déterminés.

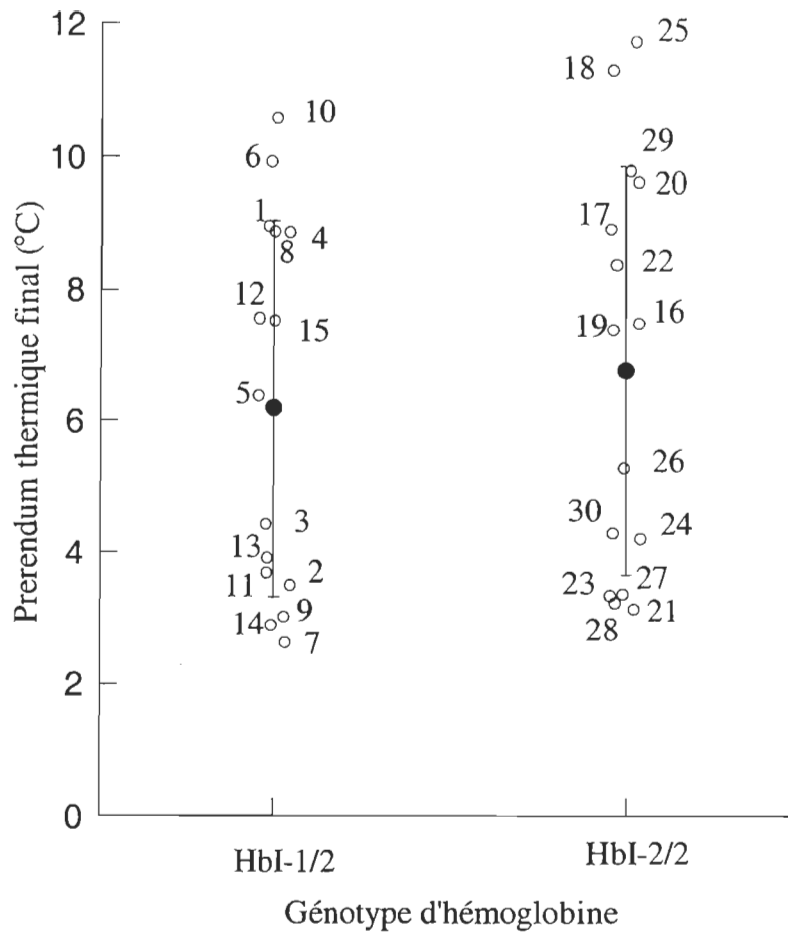


Figure 3. Prerendum thermique final (°C) de l'ensemble des morues testées (cercles vides avec numéro d'identification de chaque individu). Celles-ci sont porteuses soit du génotype d'hémoglobine hétérozygote HbI-1/2 soit de l'homozygote HbI-2/2. Les cercles pleins représentent le PTF moyen de chaque génotype d'hémoglobine et les écart-types qui y sont associés.

III.2.2. Le facteur maturité sexuelle

Même si les effectifs sont réduits, nous avons profité du fait que certaines morues soient mortes peu de temps après la détermination de leur PTF pour déterminer leur stade de maturité sexuelle et ainsi explorer le lien possible entre cette variable et le PTF. Parmi les 15 individus dont le stade de maturité a été déterminé, un était immature (stade 100), un au stade de début de frai (stade 550) et les autres étaient matures (stade 520) ou au stade post frai (stade 561), respectivement au nombre de 7 et 6.

L'interaction entre le génotype d'hémoglobine des individus et leur stade de maturité sexuelle s'est avérée significative ($F_{(1,9)} = 6,51$; $P = 0,031$). Les tests *a posteriori* de Tukey HSD ont montré que seuls les PTF des individus de génotype HbI-2/2 au stade mature et post frai différaient significativement les uns des autres. D'importantes variations inter-individuelles des préférences sont observées chez les morues porteuses du génotype HbI-1/2 (Figure 4). Leurs préférences sont comprises entre 2,9°C et 7,6°C chez les matures et entre 3,7°C et 8,9°C chez les post frai tandis que pour les morues de génotype HbI-2/2, le plus grand écart observé entre les préférences d'un même stade de maturité sexuelle est de 2,8°C (entre les individus matures 16 et 18). Les individus matures de génotype HbI-2/2 ont un PTF moyen de $9,5 \pm 1,9^\circ\text{C}$ tandis que les individus au stade post frai ont des préférences significativement beaucoup plus faibles, en moyenne $3,6 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Une telle disproportion des préférences moyennes entre les stades de maturité sexuelle ne se

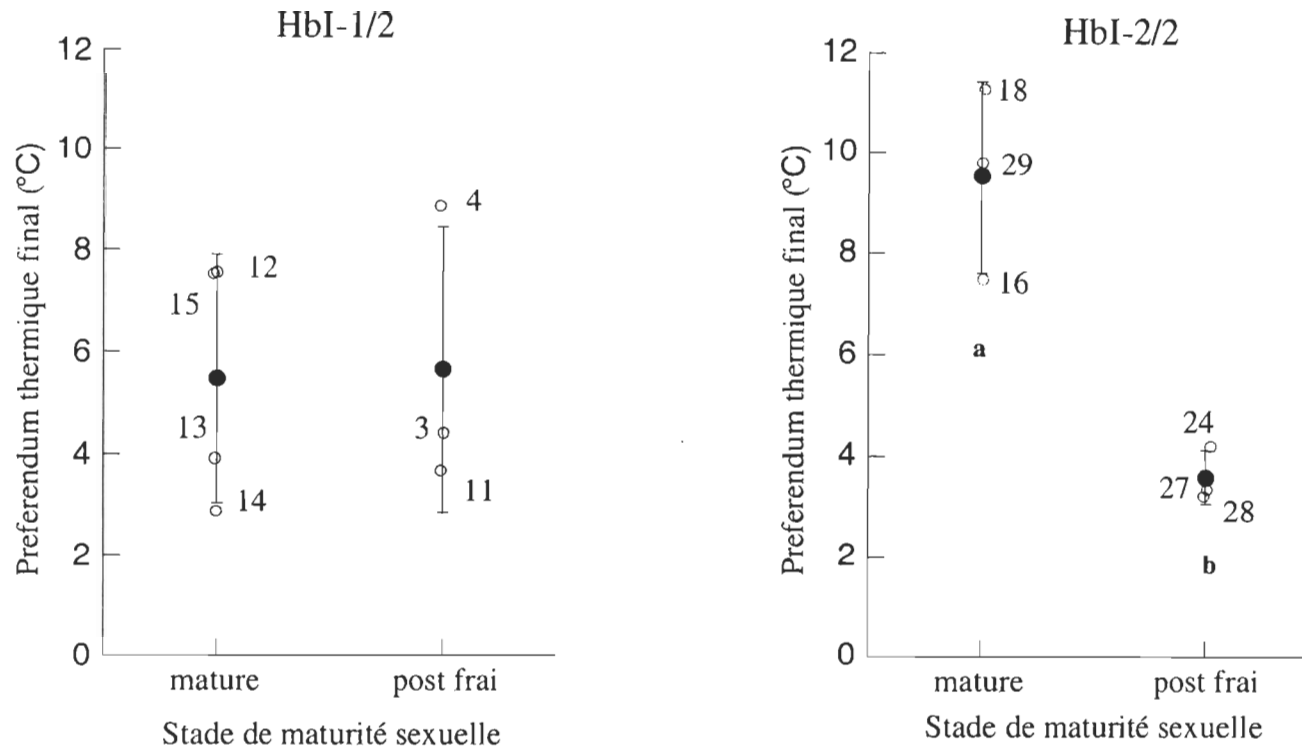


Figure 4. Préférences thermiques finales individuelles (°C, cercles vides avec numéro d'identification des individus), préférences thermiques finales moyennes (°C, cercles pleins) et écart-types pour les stades mature et post fraie des génotypes d'hémoglobine HbI-2/2 et HbI-1/2. Les préférences thermiques finales moyennes des individus portant des lettres différentes (a ou b) diffèrent significativement.

Tableau 5. Analyse de variance à deux facteurs : génotype d'hémoglobine et stade de maturité. La variable dépendante est le PTF.

Facteur	Somme des carrés	dl	Carré moyen	F ratio	P
Génotype d'hémoglobine	3.1820	1	3.182	0.691	0.427
Stade de maturité	26.397	1	26.397	5.734	0.040
Interaction	29.969	1	29.969	6.510	0.031
Erreur	41.430	9	4.603		

retrouve pas chez les individus de génotype HbI-1/2: $5,5 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$ pour les matures pour $5,7 \pm 2,8^{\circ}\text{C}$ chez les stade post frai.

Il est à noter que le stade de maturité sexuelle a, malgré son interaction avec le génotype d'hémoglobine, un effet suffisamment important à lui seul sur le PTF pour être significatif (Tableau 5). Tous génotypes d'hémoglobine confondus, les individus matures ont des PTF supérieurs à ceux observés chez les individus au stade post frai (Figure 5). La moyenne des PTF des individus matures est de $7,2 \pm 3,0^{\circ}\text{C}$ tandis que celle des individus post frai est de $4,6 \pm 2,1^{\circ}\text{C}$. Toutefois l'individu 4 au stade post frai présente un PTF de $8,9^{\circ}\text{C}$, soit supérieur de plus de 4°C aux autres individus au même stade de maturité qui ont tous un PTF de l'ordre de 4°C . De plus, les individus matures 13 et 14 ont un PTF proche de ceux observés chez les post frai (respectivement $3,9$ et $2,9^{\circ}\text{C}$).

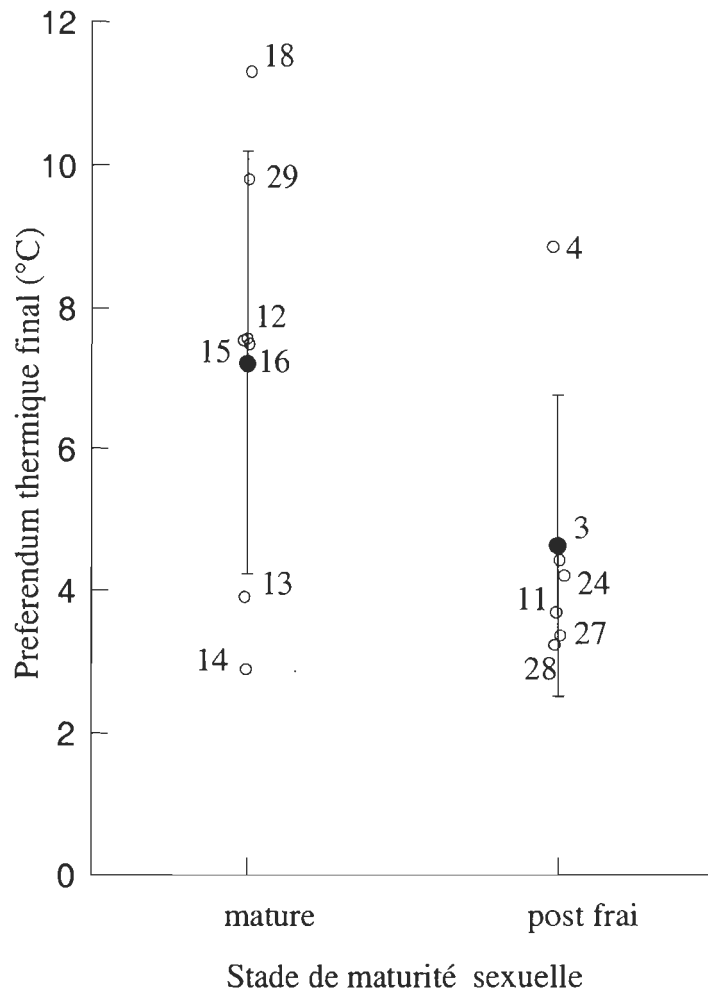


Figure 5. Préferendum thermique final (°C) des individus dont le stade de maturité sexuelle a été déterminé (cercles vides avec numéro d'identification des individus). Le préferendum thermique moyen des individus pour chaque stade de maturité (mature et post frai) est représenté par les cercles pleins avec l'écart-type.

III.2.3. Saisonnalité

Aucun effet saisonnier significatif sur le PTF n'a été détecté durant la période expérimentale ($F_{(2; 27)} = 1,239$; $P = 0,306$). Toutefois une tendance à la diminution des PTF moyens des individus se remarque au cours des mois d'expérimentation (Figure 6). En mai, le preferendum thermique moyen des individus est de $7,5 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$ tandis qu'en juillet il est de $5,2 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$.

De même, l'interaction entre le génotype d'hémoglobine et le mois d'expérimentation n'est pas significative ($F_{(2; 24)} = 4,353$; $P = 0,48$), mais cette tendance de diminution du PTF moyen entre mai et juillet est plus fortement marquée que pour les individus du génotype HbI-2/2. Leur preferendum thermique moyen passe de $8,8 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ en mai à $5,0 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$ en juillet alors que chez les individus de génotype HbI-1/2 la différence des preferenda moyens entre mai et juillet est minime, $6,4 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$ en mai contre $5,5 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$ en juillet (Figure 7).

L'interaction entre le stade de maturité et le mois d'expérimentation est également non significative ($F_{(4; 8)} = 1,898$; $P = 0,204$), même si pour un même stade de maturité les PTF moyens observés tendent également à diminuer au cours de la saison (Figure 8). Chez les individus matures, le PTF moyen est de $9,4 \pm 2,7^{\circ}\text{C}$ en mai. Il diminue au cours de la saison pour atteindre $6,3 \pm 2,9^{\circ}\text{C}$ en est également observé en mai avec une valeur de $6,6 \pm 3,1^{\circ}\text{C}$.

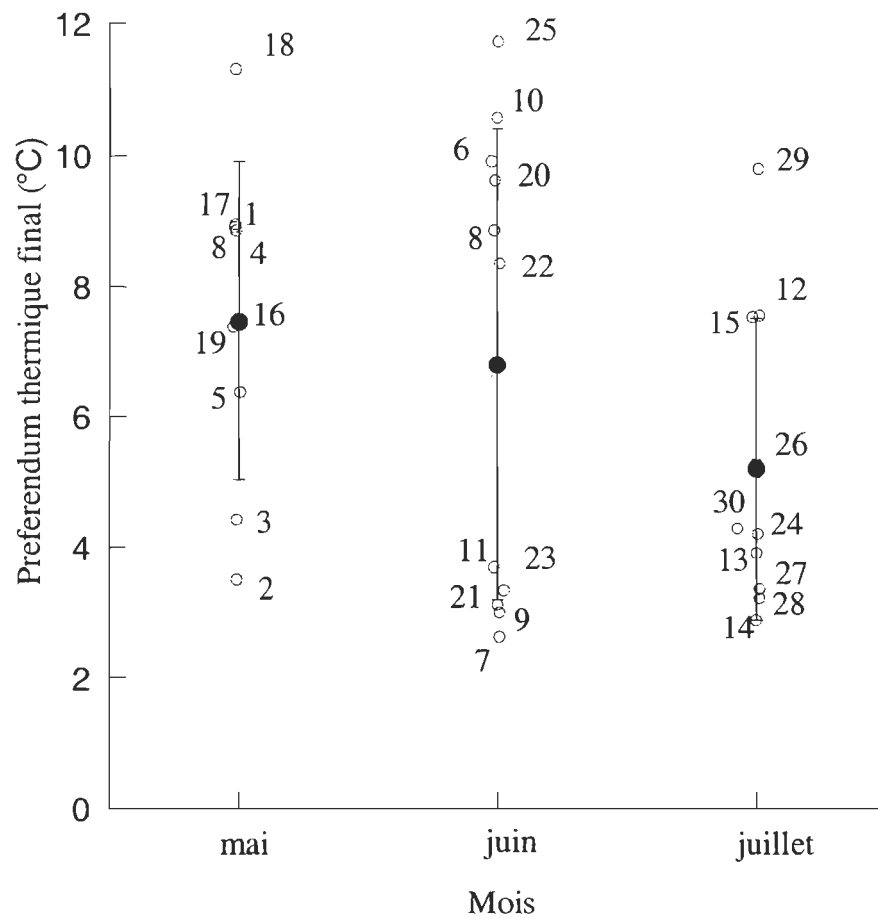


Figure 6. Préferenda thermiques finaux individuels (°C, cercles vides avec numéro d'identification des individus), préferenda thermiques finaux moyens (°C, cercles pleins) et écart-types observés pour les trois mois d'expérimentation : mai, juin et juillet.

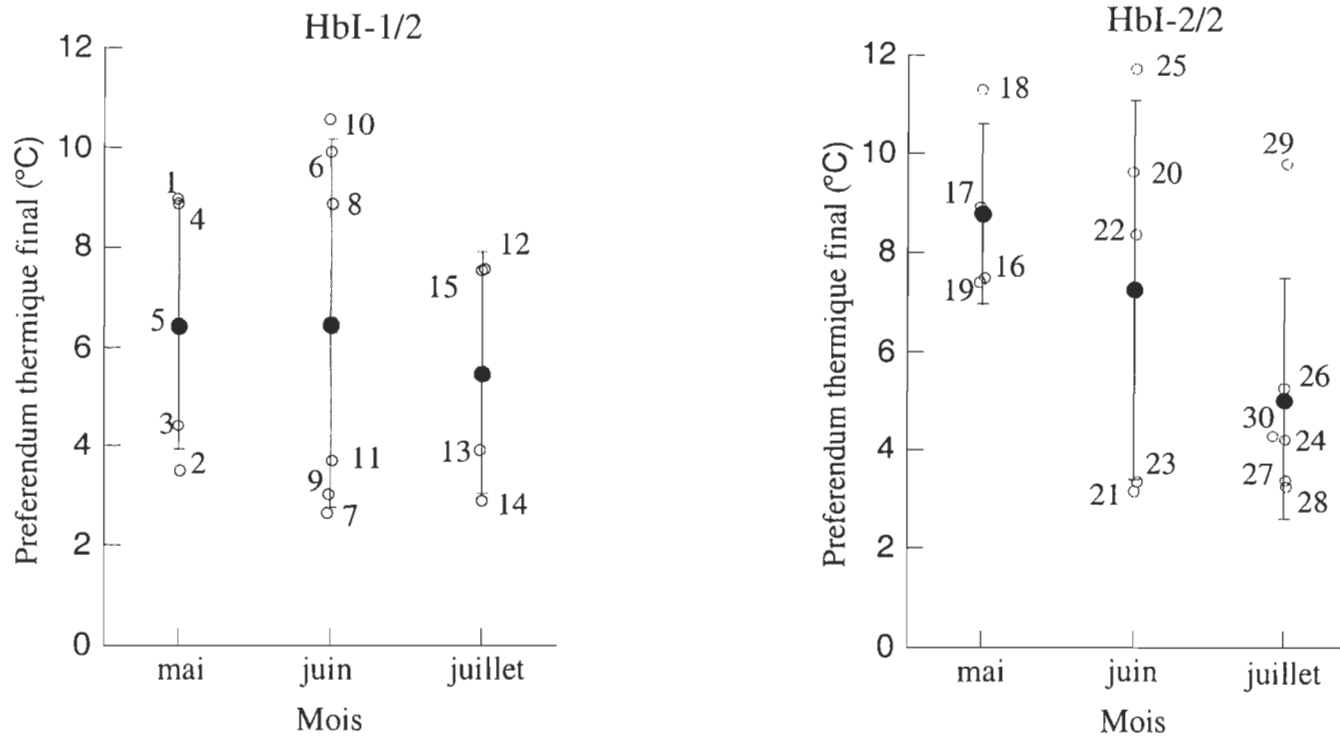


Figure 7. Préférences thermiques finales individuelles (°C, cercles vides avec numéro d'identifications des individus), préférences thermiques finales moyennes (°C, cercles pleins) et écart-types observés pour les trois mois d'expérimentation (mai, juin, juillet) selon le génotype d'hémoglobine des individus (HbI-2/2 et HbI-1/2).

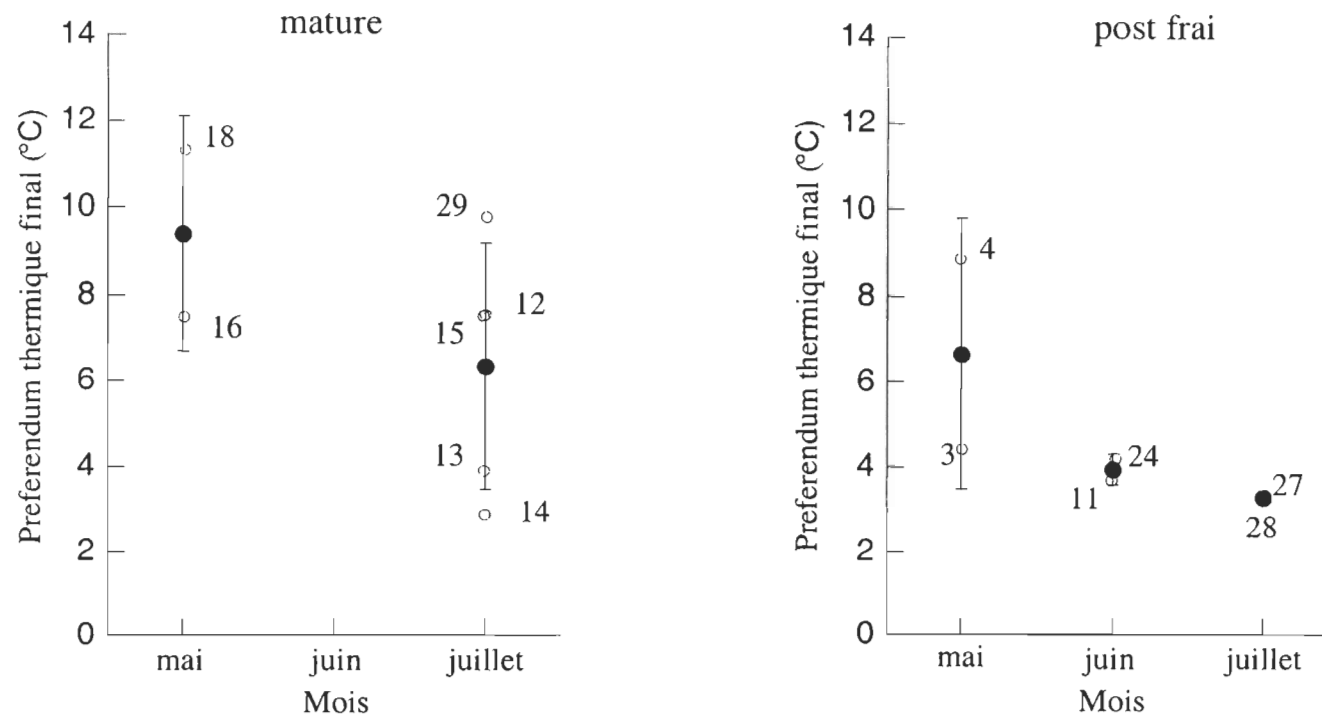


Figure 8. Preferenda thermiques finaux individuels (°C, cercles vides avec numéro d'identification des individus), preferenda thermiques finaux moyens (°C, cercles pleins) et écart-types des individus au stade mature pour les mois de mai et juillet (aucune donnée disponible pour le mois de juin) et des individus post frai pour les mois de mai, juin, et juillet.

juillet. Pour les individus en post frai le PTF moyen le plus élevé tandis qu'en juillet il n'est plus que de $3,3 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$.

III.2.4. Comparaison des dispositifs expérimentaux

Ce volet de l'étude n'a pu être réalisé en raison de problèmes rencontrés avec le dispositif à double choix. En effet, les morues ont refusé d'emprunter le tunnel du dispositif, élément clé de son fonctionnement. Les morues adultes utilisées dans cette étude avaient un diamètre corporel oscillant pour la majorité entre 8 et 10 cm. Le tunnel de notre dispositif est de 15 cm. Aussi, on a émis l'hypothèse que le tunnel était perçu comme étant trop étroit pour que les morues se hasardent à passer à l'intérieur. Par conséquent un lot de morues juvéniles dont le diamètre corporel était de 3-5 cm a été employé. Toutefois, les morues plus petites ne passaient toujours pas dans le tunnel. Une série d'essais a été réalisée dans le but de résoudre ce problème. Une morue a été introduite à sa température d'acclimatation dans le système dont les deux bassins étaient éclairés et laissée à explorer le système pendant plus de 24h. Aucun passage entre les deux bassins du dispositif n'a été détecté. Le même type d'essais a été réalisé, cette fois-ci dans l'obscurité sans plus de résultat. De même, nous avons essayé d'éclairer un bassin et de laisser l'autre dans l'obscurité. Ceci n'a pas favorisé le passage de la morue dans le tunnel, qu'elle soit placée dans le bassin éclairé ou obscur. En absence de résultats, une morue a été introduite dans le système à une température de plusieurs degrés supérieur

ou inférieure à sa température d'acclimatation dans l'expectative que ce « choc thermique » la pousse à fuir vers l'autre bassin. Ces essais n'ont pas été concluants. Les morues étant très petites (20-25 cm de longueur) par rapport à la taille des bassins (125 cm de diamètre), des séparateurs ont été placés dans les bassins afin de réduire l'espace disponible pour inciter les morues à explorer le tunnel. Un « apprentissage » par la contrainte a également été tenté. À l'aide d'une épuisette, une morue a été forcée à plusieurs reprises d'emprunter le tunnel mais cela n'a pas abouti à des passages délibérés de la morue. Il a également été essayé d'attirer la morue au travers du tunnel à l'aide de morceaux de capelan et même de crevettes vivantes placées dans le bassin opposé, espérant que l'odorat ou la vision de la morue serait stimulé lui permettant d'apprendre à négocier le tunnel. Il est à noter que chacun de ces essais a été mené avec un individu vierge et que plusieurs réplicats ont été réalisés afin d'exclure tout effet individuel. Les morues vivant en bancs, des essais impliquant le phénomène de facilitation sociale ont été effectués. Deux morues ont été introduites dans le même bassin pensant que l'exploration de leur nouvel environnement serait facilitée dont le passage du tunnel. Deux autres essais, impliquant une morue dans chaque bassin ou deux morues dans un bassin et une dans l'autre, ont été réalisés. Le but recherché était de faire jouer l'instinct grégaire des morues pour qu'elles empruntent le tunnel et se regroupent. Tous les essais décrits qu'ils soient réalisés avec un individu ou plusieurs individus simultanément ont tous duré au minimum 24 heures. De plus des combinaisons de plusieurs de ces essais ont été effectuées mais n'ont pas non plus résolu le problème.

Chapitre IV

DISCUSSION

Le chapitre II a montré que la population de morue de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent ainsi que celle du sud-ouest de la Nouvelle-Écosse ne présentent pas de déviation de l'équilibre d'Hardy Weinberg et sont par conséquent des populations mendéliennes. Les allèles d'hémoglobine les plus fréquemment rencontrés sont HbI^1 et HbI^2 ce qui est en accord avec les études antérieures menées en Europe et dans l'Atlantique nord-ouest (Frydenberg *et al.*, 1965, Sick, 1965b; Jamieson et Birley, 1989; Dahle et Jørstad, 1993). L'allèle HbI^3 a été observé en très faible fréquence dans l'estuaire du Saint-Laurent et la baie de Fundy. L'existence d'allèles rares a déjà été rapportée dans la littérature (Frydenberg *et al.*, 1965; Jamieson et Birley, 1989; Dahle et Jørstad, 1993). Il est tout de même possible de spéculer sur la correspondance des génotypes $HbI-3/3$ et $HbI-2/3$ avec les patrons génotypiques rares 6 et 9, observés par Frydenberg *et al.* (1965) par comparaison de la Figure 2 avec leur Figure 3. Cette similarité est d'autant plus intéressante par le fait que Sick (1965b) ait trouvé au large de Terre-Neuve deux morues sur un échantillon de 80, porteuses du patron rare 9. D'autre part, aucun individu du génotype hétérozygote $HbI-1/3$ n'a été détecté, tous sites et années confondus, alors que les allèles HbI^1 et HbI^3 ont été observés à l'état homozygote et hétérozygote en association avec l'allèle HbI^2 . L'erreur d'échantillonnage pourrait être la cause de cette absence. Il est également possible que les individus porteurs de ce génotype aient un taux de mortalité plus élevé que ceux porteurs des autres génotypes d'autant plus qu'il n'a jamais été rapporté dans des études antérieures.

L'allèle HbI^2 est l'allèle le plus abondant dans les trois régions échantillonnées. Karpov et Novikov (1980) ont démontré que cet allèle engendre la production d'une protéine d'hémoglobine dont la fonction de transporteur d'oxygène est optimale aux températures froides ($<15^{\circ}\text{C}$), aussi la forte abondance de l'allèle HbI^2 serait une adaptation des morues à la température de leur environnement. En effet, les températures annuelles moyennes observées dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent sont de $2,5^{\circ}\text{C}$ et de 6°C dans la Baie de Fundy (Brander, 1995). La plus grande abondance de l'allèle HbI^1 dans la baie de Fundy peut être liée au fait que cette région présente des températures globalement plus chaudes que l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. De plus, les morues de l'estuaire et du golfe sont considérées historiquement comme faisant partie de la même population tandis que les morues de la baie de Fundy appartiennent à une unité évolutive différente, isolée de la population du golfe et de l'estuaire par le plateau néo-écossais et le Banc Brown (Smedbol *et al.*, 2002). Cependant le lien entre température et fréquences allélique reste faible. En effet, les morues des subdivisions NAFO 5 et 6 sont dans des eaux plus chaudes tout au long de l'année que les morues présentent au large des côtes du Danemark et pourtant la fréquence de l'allèle HbI^1 au sein de ces deux populations (respectivement 0,08 et 0,06) est nettement inférieure à celle observé au Danemark (0,6) (Sick, 1965b; Jamieson et Birley, 1989). De même, les morues des îles Feroe ont une fréquence allélique faible pour l'allèle HbI^1 (0,06-0,1) alors qu'elles habitent des eaux relativement chaudes (Jamieson et Birley, 1989). Il doit par conséquent exister d'autres facteurs qui influencent les fréquences allélique au locus HbI^* . Sick (1965a) a proposé l'existence de différences intrinsèques à la population pour ce locus entre les morues du sud-ouest et du nord-est de la Baltique. De même, le cline

observé le long des côtes nord et ouest de la Norvège semble être le reflet d'un mélange à différents degrés entre les morues côtières et celles de la mer de Barentz, les premières avec une fréquence intrinsèque en HbI^1 élevée et les autres avec une faible fréquence intrinsèque (Frydenberg *et al.*, 1965; Dahle et Jorstad, 1993). Par manque d'informations suffisantes, il est actuellement difficile de considérer les variations de fréquences alléliques observées le long de la côte est canadienne comme un cline comparable à celui observé le long des côtes européennes. Un plus grand effort d'échantillonnage à différents sites répartis à intervalles réguliers le long de la côte est canadienne serait nécessaire pour confirmer l'existence d'un tel cline. Pour l'instant, parler de variations géographiques des fréquences alléliques le long de la côte canadienne est plus juste.

D'autre part la comparaison par l'électrophorèse des allèles HbI^1 et HbI^2 avec leurs homonymes européens a révélé qu'ils produisent des protéines d'hémoglobine ayant la même vitesse de migration et sont donc considérés comme étant identiques. Rattazzi et Pik (1965) ont montré que les protéines d'hémoglobine codées par les allèles HbI^1 et HbI^2 ne diffèrent que d'une histidine supplémentaire pour HbI^1 . Cependant des différences d'acides aminés entre les deux allèles peuvent ne pas avoir été détectées par l'électrophorèse car des mutations ne résultent pas toujours en un changement de charge ou de taille des molécules (Hedrick, 2000). De plus seules 32% des substitutions de bases résultent en un acide aminé de charge différente (Ferguson, 1981). Aussi il serait intéressant, étant donné la technologie disponible à l'heure actuelle, de séquencer l'ADN des allèles HbI^1 et HbI^2 issus des eaux européennes et de l'Atlantique nord-ouest afin de

vérifier si les allèles détectés dans cette étude présentent réellement la même séquence d'acides nucléiques que leurs homonymes européens.

Indépendamment du génotype d'hémoglobine des individus, les PTF moyens observés ici étaient inférieurs à ceux décrits par Petersen et Steffensen (2003). Cela s'explique probablement par le fait que les morues utilisées dans cette étude sont des adultes tandis que Petersen et Steffensen ont utilisé des morues juvéniles. Lafrance *et al.* (2005) ont montré l'effet de l'ontogénie sur le PTF de la morue franche. Les morues juvéniles présentent des PTF plus élevés que les adultes. Cette tendance est observée, les morues adultes de génotype HbI-2/2 de cette étude ont un PTF moyen de $6,8 \pm 3,1^{\circ}\text{C}$ tandis que Petersen et Steffensen donnent des valeurs de $8,2 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ pour des juvéniles du même génotype. D'autre part, les valeurs de PTF moyen observées pour les individus de génotypes HbI-2/2 et HbI-1/2, respectivement $6,8 \pm 3,1^{\circ}\text{C}$ et $6,2 \pm 2,9^{\circ}\text{C}$, sont similaires aux $6,36^{\circ}\text{C}$ trouvés par Despatie *et al.* (2001) pour des morues de tailles similaires (40-50 cm) et nourries avec une ration de maintien comme dans la présente étude. Aussi l'écart entre les valeurs de préférence observé par rapport à l'étude de Petersen et Steffensen (2003) est dû possiblement à un effet ontogénique.

Le génotype d'hémoglobine ne s'est pas révélé être un facteur influençant significativement le PTF des morues. Ce résultat diverge de l'étude de Petersen et Steffensen (2003) qui montrent l'existence d'un lien entre le génotype d'hémoglobine et le PTF des morues. L'antagonisme apparent de ces résultats peut s'expliquer en comparant les conditions expérimentales de cette étude et de l'étude européenne. En

effet, la comparaison des PTF n'a pas été réalisée avec les mêmes génotypes d'hémoglobine. Petersen et Steffensen (2003) ont comparé les PTF d'individus porteurs des génotypes d'hémoglobine HbI-1/1 et HbI-2/2 tandis que cette étude a comparé les PTF d'individus porteurs du génotype homozygote HbI-2/2 et du génotype hétérozygote HbI-1/2. L'étude de Karpov et Novikov (1980) sur les capacités de transport de l'oxygène des différents type d'hémoglobine et l'étude de Mork *et al.* (1983) sur la taille des individus selon leur génotype d'hémoglobine soutiennent que les individus hétérozygotes HbI-1/2 sont supposés avoir des capacités métaboliques et physiologiques intermédiaires à ceux porteurs des génotypes homozygotes HbI-1/1 et HbI-2/2. Par conséquent les hétérozygotes devraient présenter un PTF intermédiaire. Il était donc attendu que l'écart entre les préférences trouvés soit moins important que celui décrit dans l'étude européenne mais une différence non significative n'avait pas été envisagée.

On supposait initialement que les individus hétérozygotes HbI-1/2 présentaient des concentrations sanguines équivalentes en hémoglobine HbI-1 et HbI-2. Or, Brix *et al.* (2004) ont récemment démontré que les individus hétérozygotes HbI-1/2 changent leur concentration sanguine en hémoglobine selon la température à laquelle ils sont acclimatés à long terme. Ainsi pour une acclimatation à long terme à une température froide (4°C), ces individus ont une concentration en HbI-2 similaire aux individus homozygotes HbI-2/2. De même pour une acclimatation au chaud (12°C), ils présentent une concentration en HbI-1 se rapprochant de celle des homozygotes HbI-1/1. Dans leur étude Brix *et al.* (2004) ont également démontré que les hétérozygotes HbI-1/2 acclimatés à long terme à 4°C et 12°C présentaient une capacité de transport d'oxygène semblable respectivement

aux homozygotes HbI-2/2 et HbI-1/1. Il est donc probable que les morues hétérozygotes de cette étude, acclimatées cinq mois à 4°C, aient pu favoriser la production d'hémoglobine de type HbI-2 afin de s'adapter à cette température froide. La capacité de transport d'oxygène étant étroitement liée au PTF (Schurmann et Steffensen, 1992; Petersen et Steffensen, 2003), cela pourrait expliquer l'absence de différence significative entre les PTF observés pour les morues homozygotes HbI-2/2 et les hétérozygotes HbI-1/2.

De plus, les morues employées étaient majoritairement des adultes sexuellement matures, contrairement aux juvéniles immatures utilisés dans l'étude européenne de Petersen et Steffensen (2003), et l'expérimentation a été effectuée des mois de mai à juillet soit en pleine période de reproduction (Cohen *et al.*, 1990; Hutchings et Myers, 1994; Ouellet *et al.*, 1997). Les PTF observés pour les morues matures étaient significativement plus élevés que ceux observés chez les morues au stade post frai. Cette différence significative des PTF moyens des individus matures et en post frai n'a toutefois été observée que pour les individus du génotype HbI-2/2. Cependant, en conclure à un effet du génotype sur le comportement des préférences selon le stade de maturité sexuelle serait très probablement une erreur. En effet, la significativité de ce résultat est basée sur un effectif de six individus, trois matures et trois au stade post frai, et doit donc être considérée avec prudence. De plus, il a été observé qu'au cours de la saison, entre mai et juillet, les PTF moyens des individus aux stades mature et post frai ont tendance à diminuer. Or le groupe d'individus de génotype HbI-1/2 dont le stade de maturité a été déterminé était constitué de deux individus en post frai en mai, un en juin

et de quatre individus matures en juillet. Bien que les PTF moyens des individus au stade mature soient significativement supérieurs à ceux des individus en post frai, les preferenda observés pour les individus matures en juillet s'approchent des valeurs observées pour des individus post frai en avril. Ainsi un effet saisonnier pourrait avoir contrebalancé l'effet du stade de maturité sexuelle au sein du groupe d'individus de génotype HbI-1/2 ou bien encore il est possible que le stade de maturité sexuelle variant au cours de la saison ait induit un biais saisonnier dans l'évaluation du PTF. De même, cela peut expliquer pourquoi la tendance générale observée de diminution des PTF au cours de la saison était plus marquée chez les individus de génotype HbI-2/2. En effet au sein de ce groupe, deux individus étaient matures en mai, un l'était en juin et le mois de juillet comptait deux individus au stade post frai ainsi qu'un individu mature. Aussi les preferenda des individus matures, significativement plus élevés que ceux des individus au stade post frai, ont été observés en mai, mois de l'expérimentation où ils ont généralement tendance à être plus élevés tandis que les individus au stade post frai ont été testés en juillet, mois où la valeur de leur PTF est la plus faible.

Par conséquent, le PTF apparaît comme étant sous l'influence du stade de maturité sexuelle. La saison semble également agir, directement ou indirectement via le stade de maturité sexuelle, sur le preferendum même si la preuve reste à donner, puisque cette constatation est basée sur des tendances. Ce lien entre le preferendum thermique final, la saison et le stade de maturité sexuelle pourrait être d'intérêt adaptatif. En effet, les morues du golfe du Saint-Laurent occupent des eaux plus chaudes l'hiver que l'été (Swain *et al.*, 1998; Castonguay *et al.*, 1999) et ce même si choisir des eaux chaudes est

plus coûteux du point de vue énergétique. L'avantage possible à une telle sélection est que la maturation des gonades requière des températures chaudes afin que la ponte puisse avoir lieu à temps au printemps. De plus, en préférant des eaux chaudes, les morues évitent une réduction de leur activité locomotrice et de leur vitesse de nage qui résulterait de l'exposition à des températures froides durant l'hiver et leur migration (Castonguay et Cyr, 1998). L'effet de la saison sur le PTF de différentes espèces a été évoqué à plusieurs reprises dans la littérature (Sullivan et Fisher, 1953; Barans et Tubb, 1973; Reutter et Hedendorf, 1974; McCauley et Huggins, 1979; Clark et Green, 1991). De plus, l'absence de significativité des tendances observées est fort probablement le fruit du faible effectif dont le stade de maturité a été déterminé et de l'hétérogénéité des stades de maturité sexuelle au cours de la période d'expérimentation, même si à l'inverse un plus grand effectif pourrait démontrer qu'une telle tendance n'existe pas. Cette conclusion rejoint la remarque de Huey et Stevensen (1979) disant que le *preferendum* thermique peut être modifié par l'état hormonal et physiologique des individus ainsi que par le contexte comportemental. Le *preferendum* serait en quelque sorte une valeur labile reflétant un compromis entre la physiologie et l'écologie d'une espèce. Les PTF plus élevés des individus matures (respectivement $9,4 \pm 2,7^{\circ}\text{C}$ en mai et $6,3 \pm 2,9^{\circ}\text{C}$ en juillet) pourraient donc être le reflet de la température optimale pour la fonction de reproduction. Cela est cohérent avec le fait que les différentes étapes de la reproduction, de la cascade endocrine reproductrice à l'ovulation en passant par la gamétogenèse, requièrent des températures élevées pour être optimales (Van Der Kraak et Pankhurst, 1997). Néanmoins, tout comme des températures froides limitent le développement des gonades

(Hutchings et Myers, 1994), des températures trop élevées ont un effet néfaste sur le recrutement (O'Brien *et al.*, 2000) chez une espèce boréale comme la morue.

Colosimo *et al.* (2003) ont récemment étudié l'influence du génotype d'hémoglobine et de la température sur le taux de croissance chez la morue. Contrairement à ceux de Karpov et Novikov (1980), leurs résultats montrent que la capacité de l'hémoglobine à fixer l'oxygène et la croissance des individus sont optimales à 12°C indépendamment du génotype d'hémoglobine. Ces résultats ont été confirmés par Brix *et al.* (2004). Cela indiquerait une adaptation physiologique des individus basée sur des effets non génétiques avec une contribution du génotype d'hémoglobine peu significative. Ces données appuient l'étude de Årason *et al.* (2000), suggérant que les différences interstocks pourrait être attribuées à des forces sélectives agissant plus au niveau physiologique qu'au niveau génétique. Cependant Pörtner *et al.* (2001) ont montré que bien que l'optimum de température pour la croissance soit le même chez toutes les populations de morues franches le long des côtes européennes, les taux de croissance spécifique à une température varient entre les populations suggérant qu'elles diffèrent génétiquement. Ils ont observé que la croissance et la fécondité diminuent significativement avec l'augmentation de la latitude, ce qui est en relation avec l'augmentation de la représentation du génotype HbI-2/2, mieux adapté aux températures froides des hautes latitudes, soutenant une différence génétique des populations.

En conclusion, la possibilité que les morues hétérozygotes HbI-1/2 aient augmenté leur concentration d'hémoglobine HbI-2 au détriment des HbI-1 et par

conséquent se comportent dans le gradient thermique horizontal comme des morues homozygotes HbI-2/2 peut expliquer l'absence d'une influence du génotype d'hémoglobine sur le PTF. De même, le fait que cette étude se soit déroulée du mi-printemps au début de l'été avec des morues adultes en pleine période de reproduction pourrait avoir induit un effet masquant de la physiologie sur la génétique des individus ne permettant pas de déceler une différence des PTF entre les génotypes d'hémoglobine semblable à celle observée chez les morues juvéniles.

L'étude de l'influence du génotype d'hémoglobine à été réalisée dans le bassin à gradient thermique horizontal qui est un système moins sensible que le dispositif à double choix, étant donné qu'il fournit des valeurs de préférence avec des écart-types deux à trois fois supérieurs aux écart-types issus de tests menés dans un dispositif à double choix. Bien que peu probable, la faible sensibilité du gradient thermique horizontal pourrait également avoir empêché la détection d'un effet du génotype d'hémoglobine sur le PTF. Cependant, il est à noter que Despatie *et al.* (2001) ont réussi à détecter à l'aide de ce dispositif des différences significatives de 2 à 3°C entre les PTF. La comparaison entre le dispositif à double choix et le gradient thermique horizontal n'a pu être réalisée et par conséquent la preuve de l'équivalence de ces deux dispositifs pour déterminer le PTF reste à faire. L'échec rencontré avec le dispositif à double choix a ouvert la porte à une réflexion sur la façon d'utiliser de nouveaux systèmes expérimentaux. Le refus des morues à emprunter le tunnel du dispositif à double choix reste inexplicé, sachant que les utilisateurs de ce type de système affirment n'avoir jamais connu un tel problème (J.F. Steffensen, Université de Copenhague, comm. pers.). Alors que l'utilisation d'individus

naïfs nous apparaissait être un prérequis essentiel à l'expérimentation dans le dispositif à double choix comme dans le gradient thermique horizontal, un conditionnement des morues pourrait devoir être réalisé afin de les habituer à négocier le passage au travers du tunnel (P. Magnan, Université du Québec à Trois-Rivières, comm. pers.) pour les études à venir envisageant l'utilisation de ce système. Plusieurs cas d'apprentissage associé à des techniques de réponse conditionnée ont été rapportés par Bone *et al.* (1982). Pour le dispositif à double choix, il s'agirait de placer tout au long du tunnel des morceaux de capelan afin d'y attirer la morue. Cette opération devrait être répétée, puis la nourriture supprimée afin de vérifier si la morue emprunte le tunnel en absence de nourriture, dans l'affirmative elle pourrait alors être sujette à l'expérimentation dans le dispositif. Toutefois un tel conditionnement pourrait s'avérer fastidieux et coûteux en temps surtout pour des études nécessitant l'utilisation de nombreux individus. Une alternative pourrait être le conditionnement d'un groupe de morues durant leur phase d'acclimatation précédant l'expérimentation. Deux bassins à la température d'acclimatation pourraient être reliés par un tunnel de dimension similaire à celui du dispositif à double choix. Les morues seraient placées dans l'un des bassins et le nourrissage aurait lieu dans l'autre bassin obligeant les morues à emprunter le tunnel pour se nourrir. Au fil du temps, les morues devraient aller et venir entre les deux bassins. Si elles venaient à rester dans le bassin où a lieu le nourrissage, la nourriture pourrait alors être distribuée dans l'autre bassin afin de les forcer à passer le plus souvent possible au travers du tunnel et que celui-ci devienne partie intégrante de leur environnement.

Chapitre V

CONCLUSION-PERSPECTIVES

Dans le contexte actuel de réchauffement climatique global, les modèles prévisionnels prédisent une hausse des températures de 1,5 à 4,5 °C dans les 50 ans à venir (Houghton et Woodwell, 1989; Intergovernmental Panel on Climate Change, 1992; Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat, 2001), accompagnée de vagues de chaleurs de plus en plus fréquentes et intenses (Meehl et Tebaldi, 2004). Étant donné la quantité de gaz à effets de serre émis chaque année dans l'atmosphère, il n'est pas impossible que dans un futur plus ou moins lointain, la température des océans s'élève de 4-6 °C au niveau des tropiques et de 8-10 °C aux hautes latitudes, ce qui a déjà été observé par le passé (Schrag et Alley, 2004). Récemment, des impacts d'une élévation de la température de l'eau ont été observés en mer du Nord (Sirabella *et al.*, 2001) où les morues ont modifié leur migration pour se déplacer plus au nord dans des eaux plus froides et rester ainsi dans leur gamme de températures préférées, optimales pour leur croissance et leur reproduction. La qualité du recrutement étant essentielle au maintien de la structure des populations et à leur santé, tout comme l'est la performance de croissance, un réchauffement généralisé de la température de l'eau pourrait donc conduire à un déplacement vers le nord des populations de morues afin de se maintenir dans leur gamme de température optimale pour la croissance et le recrutement (Pörtner *et al.*, 2001). D'autre part si les eaux polaires restent aussi froides qu'à l'heure actuelle, elles vont limiter la distribution des morues au nord, des températures inférieures à 3-4°C réduisant fortement le taux de croissance (Dutil et Brander, 2003). Aussi la distribution

plus septentrionale des morues et la limite des eaux polaires vont restreindre la distribution géographique des morues conduisant à une réduction de la taille de la population (Pörtner *et al.*, 2001). Jobling (1997) a avancé qu'une hausse des températures affectera plus profondément le succès reproducteur et le recrutement des populations que la survie et le taux de croissance individuel au sein même des populations. De plus, le réchauffement global pourrait avoir à long terme une conséquence sur la génétique de l'hémoglobine des populations de morue franche. L'allèle d'hémoglobine HbI^1 serait le mieux adapté aux températures chaudes (Karpov et Novikov, 1980; Petersen et Steffensen, 2003). Cet allèle est actuellement le plus fréquemment observé en Europe (Frydenberg *et al.*, 1965 ; Gjøsaeter *et al.*, 1992). Face à l'élévation de la température, sa fréquence pourrait encore augmenter et l'allèle HbI^2 , déjà minoritaire, deviendrait encore plus rare. D'autre part, dans l'Atlantique nord-ouest l'allèle HbI^1 actuellement observé en très faible fréquence (Sick, 1965b ; Lafrance 2003 ; cette étude), pourrait augmenter en fréquence et même devenir à plus long terme l'allèle le plus abondant également de ce côté de l'océan. Toutefois, l'augmentation des températures pourrait également entraîner l'augmentation des phénomènes d'hypoxie (Rudolf, 2002), ce qui serait dommageable aux morues porteuses de l'allèle HbI^1 étant donné qu'elles préfèrent des températures froides lorsque leur milieu est pauvre en oxygène (Schurmann et Steffensen 1992, Petersen et Steffensen, 2003). Il est également à noter qu'à température égale, l'allèle HbI^1 est plus rare dans l'Atlantique nord-ouest que dans l'Atlantique nord-est et que par conséquent des effets de populations sont très probablement impliquées dans la détermination des fréquences alléliques.

Un tout autre scénario climatique est aujourd'hui de plus en plus proposé. Il s'agit de l'affaiblissement voire de l'arrêt de la circulation thermohaline engendré par le réchauffement climatique actuel et pouvant survenir d'ici quelques décennies ou quelques siècles (Manabe et Stouffer, 1993 ; Stocker et Schmittner, 1997 ; Weaver et Hillaire-Marcel, 2004). Cela produirait un refroidissement abrupt de l'Atlantique nord (Rahmstorf, 2002), l'apport d'eau chaude des tropiques serait amoindri ou arrêté et le Gulf Stream dévié plus au sud. La conséquence à court terme de ce changement abrupt du climat dans l'Atlantique Nord serait très probablement une migration plus au sud des populations de morues vers des eaux plus chaudes afin de rester dans leur gamme de températures préférées. Un tel phénomène a déjà été observé par Rose *et al.* (1994) au large du Labrador et de Terre-Neuve, la distribution des morues s'étendant à 250 km plus au sud suite à une diminution de 1°C de la température annuelle moyenne entre 1987 et 1992. De même Castonguay *et al.* (1999) ont remarqué un changement de la distribution spatiale des morues en réponse au refroidissement de la masse d'eau où elles se distribuaient majoritairement. De plus l'allèle HbI^2 qui est le mieux adapté aux températures froides (Karpov et Novikov, 1980 ; Petersen et Steffensen, 2003) et actuellement minoritaire en Europe augmenterait probablement en fréquence pour devenir l'allèle le plus fréquemment rencontré en Europe. Pour les populations de l'Atlantique nord-ouest, ce refroidissement aurait moins de conséquences du point de vue du polymorphisme de l'hémoglobine, étant donné que l'allèle HbI^2 y est déjà majoritaire.

D'autre part, il se peut que l'augmentation des gaz à effet de serre, entraînant un réchauffement, puisse compenser partiellement les conséquences de l'arrêt possible de la

circulation thermohaline (Rahmstorf, 2002 ; Higgins et Vellinga, 2004) qui est un phénomène naturel cyclique (Hall et Stouffer, 2001 ; Clark *et al.*, 2002), induisant un refroidissement. Un tel couplage complexifie les prévisions des conséquences potentielles qu'aurait le changement climatique en cours. Si les températures se trouvaient peu modifiées par rapport aux températures actuelles, les populations de morues présenteraient peu de modifications de leur distribution et de leurs fréquences alléliques par rapport à la température. Mais il va de soi qu'un réchauffement climatique ou un refroidissement abrupt causé par l'arrêt de la circulation thermohaline voire du couplage des deux phénomènes n'aura pas que des conséquences sur la température de l'eau. Par exemple, un réchauffement va entraîner la fonte de la calotte glaciaire et pourrait augmenter les précipitations (Alley *et al.* 2003), engendrant des apports d'eau douce supplémentaires conduisant à une diminution de la salinité notamment dans l'Atlantique Nord. Or la salinité est aussi un facteur important pour le recrutement des morues (Sirabella *et al.*, 2001). Toutefois, il a été démontré que les morues tolèrent très bien les faibles salinités et présentent même un taux de croissance plus fort dans des eaux saumâtres de salinité 7‰ et 14‰ qu'en eau de mer (Lambert *et al.*, 1994). De plus les changements de régime climatique proposés vont également avoir des impacts sur la circulation des masses d'eaux des régions où se distribuent les morues (Higgins et Vellinga, 2004 ; Weaver et Hillaire-Marcel, 2004), or ces dernières en dépendent pour leur migration (Otterlind, 1985 ; Ouellet *et al.*, 1997).

Le *preferendum* thermique d'une espèce représente la température à laquelle elle a évolué pour que son métabolisme fonctionne de manière optimale. Aussi il a été suggéré

dans cette étude que les besoins physiologiques peuvent occulter les différences génétiques de PTF au sein d'une espèce. Il est bien évident, même si les tenants et les aboutissants ne sont pas encore très clairs, que le changement climatique actuel va avoir des conséquences sur la biogéographie des morues et à plus long terme sur la génétique de l'espèce. Dans le contexte d'un changement climatique accéléré tel qu'observé aujourd'hui où les pressions environnementales se font plus fortes, la génétique des individus pourrait revenir au premier plan dans la détermination du devenir des différentes populations de morues. Le génotype d'hémoglobine pourrait donc s'avérer être un caractère sélectif. D'autre part, il va de soi que la morue ne va pas être l'unique espèce touchée par ces changements climatiques dont les conséquences vont se traduire par d'importants impacts trophodynamiques au niveau de l'écosystème planétaire.

BIBLIOGRAPHIE

Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke Jr., R.A., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D. et J.M. Wallace. 2003. « Abrupt climate change. » **Science**. 299: 2005-2010.

Anthony, P. D. et A. D. Hawkins. 1983. « Spectral sensitivity of cod, *Gadus morhua* L. » **Marine Behaviour and Physiology**. 10: 145-166.

Àrnason, E., Petersen, P. H., Kristinsson, K., Sigurgislason, H. et S. Pálsson. 2000. « Mitochondrial cytochrome b DNA sequence variation of Atlantic cod from Iceland and Greenland. » **Journal of Fish Biology**. 56: 409-430.

Barans, C.A. et R.A. Tubb. 1973. « Temperatures selected seasonally by four fishes from Western Lake Erie. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 30: 1697-1703.

Bardach, J. E. et R. G. Bjorklund. 1957. « The temperature sensitivity of some American freshwater fishes. » **American Naturalist**. 41: 233-251.

Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, N., Raufaste, N. et F. Bonhomme. 1999. **GENETIX 4.04, logiciel sous windows TM pour la génétique des populations**. Laboratoire Génome, Population, Interactions, CNRS UMR 5171. Montpellier: Université de Montpellier II.

Beitinger, T. L. et L. C. Fitzpatrick. 1979. « Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. » **American Zoologist**. 19: 319-329.

Bone, Q., Marshall, N.B. et J.H.S. Blaxter. 1982. « Behavior. » pp. 301-302. *Dans* **Biology of fishes**. Tertiary level biology. Second edition. Blackie Academic and Professional. London: Chapman et Hall.

Bowmaker, J. 1990. « Visual pigments of fishes. » pp. 81-108. *Dans* **The visual system of fish**. Douglas, R. D. et Mustafa, B. A. (eds). London: Chapman et Hall.

Brander, K. M. 1995. « The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). » **ICES Journal of Marine Science**. 52: 1-10.

Brander, K. 1997. « Effets of climate change on cod (*Gadus morhua*) stocks. » pp 255-278. *Dans* **Global warming: Implications for freshwater and marine fish**. Wood, C. M. et McDonald, D. G. (eds). Cambridge: Cambridge University Press.

Brett, J. R. 1971. « Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). » **American Zoologist**. 11: 99-113.

Brett, J. R. 1979. « Environmental factors and growth. » pp. 599-675. *Dans Fish Physiology, Vol 8*. Hoar, W. S., Randall, D. J. et J. R. Brett (eds). London: Academic press.

Brill, R. W., Dewar, H. et J. B. Graham. 1994. « Basic concepts relevant to heat transfer in fishes, and their use in measuring the physiological thermoregulatory abilities of tunas. » **Environmental Biology of Fishes**. 40: 109-124.

Brix, O., Forås, E. et I. Strand. 1998. « Genetic variation and functional properties of Atlantic cod haemoglobins: introducing a modified tonometric method for studying fragile haemoglobins. » **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**. 119: 575-583.

Brix, O., Thorkildsen, S. et A. Colosimo. 2004. « Temperature acclimation modulates the oxygen binding properties of their Atlantic cod (*Gadus morhua*) genotypes-HbI*1/1, HbI*1/2 and HbI*2/2- by changing the concentrations of their major hemoglobin components (results from growth studies at different temperatures). » **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**. 138: 241-251.

Bull, H. O. 1936. « Studies on conditioned responses in fishes. Part II. Temperature perception in teleosts. » **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**. 21: 1-27.

Castonguay, M. et D. G. Cyr. 1998. « Effects of temperature on spontaneous and thyroxine-stimulated locomotor activity of Atlantic cod. » **Journal of Fish Biology**. 53: 303-313.

Castonguay, M., Rollet, C., Fréchet, A., Gagnon, P., Gilbert, D. et J.-C. Brêthes. 1999. « Distribution changes of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northern Gulf of St Lawrence in relation to an oceanic cooling. » **ICES Journal of Marine Science**. 56: 333-344.

Claireaux, G., Webber, D. M., Kerr, S. R. et R. G. Boutilier. 1995. « Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. » **The Journal of Experimental Biology**. 198: 49-60.

Clark, D.S. et J.M. Green. 1991. « Seasonal variation in temperature preference of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.), with evidence supporting an energetic basis for their diel vertical migration. » **Canadian Journal of Zoology**. 69: 1302-1307.

Clark, P. U., Piasias, N. G., Stocker, T.F. et A. J. Weaver. 2002. « The role of the thermohaline circulation in abrupt climate change. » **Nature**. 415: 863-869.

Cohen, D. M., Inada, T., Iwamoto, T. et N. Scialabba. 1990. pp 44-47. *Dans FAO species catalogue V10 – Gadiform fishes of the world*. FAO Fisheries Synopsis. 125. Rome. Food and Agriculture Organisation of the United Nations.

Colosimo, A., Giuliani, A., Maranghi, F., Brix, O., Thorkildsen, S., Fischer, T., Knust, R. et H. O. Poertner. 2003. « Physiological and genetical adaptation to temperature in fish populations. » **Continental Shelf Research**. 23: 1919-1928.

Crawshaw, L.I. 1977. « Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 34:730-734.

Daan, N. 1994. « Trends in North Atlantic cod stocks: a critical summary. » **ICES Marine Science Symposium**. 198 : 406-413.

Dahle, G. et K. E. Jørstad. 1993. « Haemoglobin variation in cod – a reliable marker for Arctic cod (*Gadus morhua* L.). » **Fisheries Research**. 16: 301-311.

Despatie, S. P. 1999. « L'effet de la ration alimentaire sur le preferendum thermique final de la morue franche (*Gadus morhua*). » **Mémoire de maîtrise en océanographie**. Rimouski: Université du Québec à Rimouski.

Despatie, S. P., M. Castonguay, D. Chabot et C. Audet. 2001. « Final thermal preferendum of Atlantic cod : effect of food ration. » **Transactions of the American Fisheries Society**. 130: 263-275.

Dutil, J. D. et K. Brander. 2003. « Comparing productivity of North Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production. » **Fisheries Oceanography**. 12: 502-512.

Ferguson, A. 1981. « Limitations and artefacts of electrophoretic techniques. » p 42. *Dans Biochemical Systematics and Evolution*. Wiley and Sons (eds). New-York.

Fry, F. E. J. 1947. « Effects of the environment on animal activity. » **Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory**. University of Toronto Studies Biological series 55. 68: 1-62.

Frydenberg, O., Møller, D., Nævdal, G. et K. Sick. 1965. « Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. » **Hereditas**. 53: 257-271.

Gjøsæter, J., Jørstad, K., Nævdal, G. et S. Thorkildsen. 1992. « Genotype distributions of cod from the Norwegian Skagerrak coast. » **Sarsia**. 76: 255-259.

Goudet, J. 1995. « FSTAT (version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. » **Journal of Heredity**. 86:485-486.

Gregory, M. A. et P. D. Anderson. 1984. « A modified electronic shuttlebox for joint thermoregulatory and toxicological studies. » **Canadian Journal of Zoology**. 62: 1950-1953.

- Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat. 2001. **Bilan 2001 des changements climatiques: les éléments scientifiques**. <http://www.ipcc.ch>
- Hall, A. et R.J. Stouffer. 2001. « An abrupt climate event in a coupled ocean-atmosphere simulation without external forcing. » **Nature**. 409: 171-174.
- Hebert, P. D. N. et M. J. Beaton. 1989. **Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate electrophoresis**. Helena Laboratories. Beaumont, Texas, U.S.A.
- Hedrick, P. W. 2000. « Allozyme variation. » pp. 25-29. *Dans Genetics of populations*. 2nd edition. Jones and Bartlett Publishers, Inc. USA.
- Higgins, P.A. et M. Vellinga. 2004. « Ecosystem responses to abrupt climate change: teleconnections, scale and the hydrological cycle. » **Climatic Change**. 64: 127-142.
- Hochachka, P. W. et G. N. Somero. 1984. **Biochemical Adaptation**. Princeton University Press (eds). Princeton.
- Houghton, R.A. et G. M. Woodwell. 1989. « Global climatic change. » **Scientific American**. 260: 36-44.
- Huey, R.B. et R.D. Stevensen. 1979. « Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. » **American Zoologist**. 19: 357-366.
- Hutchings, J. A. et R. A. Myers. 1994. « Timing of cod reproduction: interannual variability and the influence of temperature. » **Marine Ecology Progress Series**. 108: 21-31.
- Hutchison, V. H. et J. D. Maness. 1979. « The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in Ectotherms. » **American Zoologist**. 19: 367-384.
- Intergovernmental Panel on Climatic Change (IPCC). 1992. **Climate Change 1992: The supplementary report on the IPCC Assessment**. Houghton, J.T., Callander, B.A., et S. K. Varney (eds). Cambridge: Cambridge University press.
- Jamieson, A. et A. J. Birley. 1989. « The demography of a hemoglobin polymorphism in the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. » **Journal of Fish Biology**. 35(supp.A):193-204.
- Jamieson, A. et J. Jónsson. 1971. « The Greenland component of spawning cod at Iceland. » **Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, Rapports et Procès Verbaux**. 161: 65-72.
- Jamieson, A. et D. Thompson. 1972. « Blood proteins in North Sea cod (*Gadus morhua* L.). » **Proceedings of the XIIth European Conference of Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphism**. Budapest. 585-591.

- Javaid, M.Y. et J.M. Anderson. 1967. « Thermal acclimation and temperature selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout, *S. gairdneri*. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 24: 1507-1513.
- Jobling, M. 1981. « Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for assessment of optimum growth temperatures. » **Journal of Fish Biology**. 19: 439-455.
- Jobling, M. 1988. « A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed conditions. » **Aquaculture**. 70: 1-19.
- Jobling, M. 1994. **Fish Bioenergetics**. Chapman et Hall (eds). London.
- Jobling, M. 1997. « Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. » pp.225-253 **Dans Global warming: Implications for freshwater and marine fish**. Wood, C. M. et McDonald, D. G. (eds). Cambridge: Cambridge University Press.
- Jónsdóttir, Ó. D. B., Imsland, A. K., Daniélsdóttir, A. K., Thorsteinsson, V. et G. Nævdal. 1999. « Genetic differentiation among Atlantic cod in south and south-east Icelandic waters: synaptophysin (*Syp I*) and haemoglobin (*Hbl*) variation. » **Journal of Fish Biology**. 54: 1259-1274.
- Karpov, A. K. et G. G. Novikov. 1980. « Hemoglobin alloforms in cod, *Gadus morhua* (Gadiformes, Gadidae), their functional characteristics and occurrence in populations. » **Journal of Ichthyology**. 20: 45-49.
- Kirpichnikov, V. S. 1981. « The use of biochemical variation in embryological, populational and evolutionary studies of fishes. » pp 200-254. **Dans Genetic bases of fish selection**. Springer (eds). Berlin.
- Kwain, W. et R. W. McCauley. 1978. « Effects of age and overload illumination on temperatures preferred by underyearling rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 35: 1430-1433.
- Lafrance, P. 2003. « Changements ontogéniques du preferendum thermique final et polymorphisme de l'hémoglobine chez la morue franche (*Gadus morhua* L.). » **Mémoire de maîtrise en océanographie**. Rimouski: Université du Québec à Rimouski.
- Lafrance, P., Castonguay, M., Chabot, D. et C. Audet. 2005. « Ontogenic changes in temperature preference of Atlantic cod. » **Journal of Fish Biology**. 66: 553-567.
- Lambert, Y., Dutil, J.-D. et J. Munro. 1994. « Effects of intermediate and low salinity conditions on growth rate and food conversion of Atlantic cod (*Gadus morhua*). » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences**. 51: 1569-1576.

Manabe, S. et R.J. Stouffer. 1993. « Century scale effects of increased atmospheric CO₂ on the ocean-atmosphere system. » **Nature**. 364: 215-218.

Magnuson, J. J. et B. T. Destasio. 1997. « Thermal niche of fishes and global warming. » pp 255-278. **Dans Global warming: Implications for freshwater and marine fish.** Wood, C. M. et McDonald, D. G. (eds). Cambridge: Cambridge University Press.

Mathur, D. et C.A. Silver. 1980. « Statistical problems in studies of temperature preference of fishes. » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 37: 733-737.

McCauley, R.W. 1977. « Laboratory methods for determining temperature preference. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 34: 749-752.

McCauley, R. W. et N. W. Huggins. 1979. « Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish. » **American Zoologist**. 19: 267-271.

McCauley, R.W. et L.A.A. Read. 1973. « Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*) acclimated to 24 degree C. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 30: 1253-1255.

McKenzie, R. A. 1934. « The relation of the cod to water temperatures. » **Canadian Fisherman**. 21: 11-14.

Meehl, G.A. et C. Tebaldi. 2004. « More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. » **Science**. 305: 994-997.

Moller, D. 1968. « Genetic diversity in spawning cod along the Norwegian coast. » **Hereditas**. 60: 1-32.

Mork, J. et G. Sundnes. 1985. « Haemoglobin polymorphism in Atlantic cod (*Gadus morhua*): allele frequency variation between year-classes in a Norwegian fjord stock. » **Helgoländer Meeresuntersuchungen**. 39: 55-62.

Mork, J., Giskeoedegaad, R. et G. Sundnes. 1983. « Haemoglobin polymorphism in *Gadus morhua*: genotypic differences in maturing age and within-season gonad maturation. » **Helgoländer Meeresuntersuchungen**. 36:313-322.

Morrison, C.M. 1990. **Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*, Troisième partie, Organes reproducteurs.** Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques : 110.

Nei, M. 1978. « Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. » **Genetics**. 89: 583-590.

Neill, W.H., Magnuson, J.J. et G.D. Chipman. 1972. « Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach. » **Science**. 176: 1443-1445.

O'Brien, C. M., Fox, C. J., Planque, B. et J. Casey. 2000. « Climate variability and North Sea cod. » **Nature**. 404: 142.

Ogilvie, D.M. et J.M. Anderson. 1965. « Effect of DDT on temperature selection by young Atlantic salmon, *Salmo salar*. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 22: 503-512.

Otterlind, G. 1985. « Cod migration and transplantation experiments in the Baltic. » **Journal of Applied Ichthyology**. 1: 3-16.

Ouellet, P., Lambert, Y. et M. Castonguay. 1997. « Spawning of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence: a study of adult and egg distribution and characteristics. » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 54: 198-210.

Petersen, M.F. et J.F. Steffensen. 2003. « Preferred temperature of juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* with different haemoglobin genotypes at normoxia and moderate hypoxia. » **Journal of Experimental Biology**. 206: 359-364.

Peterson, R.H. 1973. « Temperature selection of Atlantic salmon (*Salmon salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as influenced by various chlorinated hydrocarbons. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 30: 1091-1097.

Peterson, R.H. 1976. « Temperature selection of juvenile Atlantic salmon (*Salmon salar*) as influenced by various toxic substances. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 33:1722-1730.

Peterson, R. H., Sutterlin, A. M. et J. L. Metcalfe. 1979. « Temperature preference of several species of *Salmo* and *Salvelinus* and some of their hybrids. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 36: 1137-1140.

Pörtner, H.O. 2002. « Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. » **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**. 132: 739-761.

Pörtner, H.O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., De Wachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fisher, T., Knust, R., Lannig, G., Naevdal, G., Nedenes, A., Nyhammer, G., Sartoris, F.J., Serendero, I., Sirabella, P., Thorkildsen, S. et M. Zakhartsev. 2001. « Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationship in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). » **Continental Shelf Research**. 21: 1975-1997.

- Rahmstorf, S. 2002. « Ocean circulation and climate during the past 120,000 years. » **Nature**. 419: 207-214.
- Rattazzi, M. C. et C. Pik. 1965. « Haemoglobin polymorphism in the cod (*Gadus morhua*): a single peptide difference. » **Nature**. 208: 489-491.
- Reutter, J. M. et C. E. Hedendorf. 1974. « Laboratory estimates of the seasonal final temperature preferenda of some Lake Erie fish. » **Proceedings of the 17th Conference on Great Lakes Research**. 59-67.
- Raymond, M. et F. Rousset. 1995. « GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. » **Journal of Heredity**. 86: 248-249.
- Reynolds, W.W. 1977. « Temperature as a proximate factor in orientation behavior. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 34: 734-739.
- Reynolds, W.W. 1978. « The final thermal preferendum of fishes: shuttling behavior and acclimation overshoot. » **Hydrobiologia**. 57: 123-124.
- Reynolds, W.W. et M.E. Casterlin. 1976. « Thermal preferenda and behavioural thermoregulation in three Centrarchid fishes. » **Thermal Ecology II**. Proceedings of a Symposium held at Augusta Georgia April 2-5, 1975. 185-190.
- Reynolds, W.W., Casterlin, M.E. et J.B. Covert. 1976. « Behavioural fever in teleost fishes. » **Nature**. 259: 41-42.
- Reynolds, W.W. et M.E. Casterlin. 1977. « Temperature preferences of four fish species in an electronic thermoregulatory shuttlebox. » **Progressive Fish Culturist**. 39: 123-125.
- Reynolds, W.W. et M.E. Casterlin. 1979. « Behavioural thermoregulation and the final preferendum paradigm. » **American Zoologist**. 19: 211-224
- Richards, F. P., Reynolds, W. W., Coutant, I.I., Gift, J.J. et R. W. McCauley. 1977. « Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 34: 728-761.
- Richards, F. P. et R. M. Ibara. 1978. « The preferred temperatures of the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*, with reference to its orientation to the discharge canal of a nuclear power plant. » **Transactions of the American Fisheries Society**. 107: 288-294.
- Rose, G. A., Atkinson, B. A., Baird, J., Bishop, C. A. et D. W. Kulka. 1994. « Changes in distribution of Atlantic cod and thermal variations in Newfoundland waters, 1980-1992. » **ICES Marine Science Symposium**. 198: 542-552.

Rudolf, S. S. W. 2002. « Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. » **Marine Pollution Bulletin**. 45: 35-45.

Ruzzante, D. E., Taggart, C.T. et D. Cook. 1998. « A nuclear DNA basis for shelf- and bank-scale population structure in the northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank. » **Molecular Ecology**. 7: 1663-1680.

SAS Institute Inc. 2003. **JMP® version 5.1: user guide**. SAS Institute Inc. Cary, N.C.

Sartoris, F.J., Bock, C., Serendero, I., Lannig, G. et H. O. Pörtner. 2003. « Temperature-dependent changes in energy metabolism, intracellular pH and blood oxygen tension in the Atlantic cod. » **Journal of Fish Biology**. 62 :1239-1253.

Schrag, D.P. et R.B. Alley. 2004. « Ancient lessons for our future climate. » **Science**. 306: 821-822.

Schurmann, H., Steffensen, J.F. et J.P. Lomholt. 1991. « The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. » **Journal of Experimental Biology**. 157 :75-86.

Schurmann, H. et J.F. Steffensen. 1992. « Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. » **Journal of Fish Biology**. 41: 927-934.

Sick, K. 1961. « Haemoglobin polymorphism in fishes. » **Nature**. 192 :894-896.

Sick, K. 1965a. « Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt Sea. » **Hereditas**. 54 : 19-48.

Sick, K. 1965b. « Haemoglobin polymorphism of cod in the North Sea and the North Atlantic Ocean. » **Hereditas**. 54 : 49-69.

Sirabella, P., Giuliani, A., Colosimo, A. et J. W. Dippner. 2001. « Breaking down the climate effects on cod recruitment by principal component analysis and canonical correlation. » **Marine Ecology Progress Series**. 216 : 213-222.

Smedbol, R. K., Shelton, P. A., Swain, D. P., Fréchet, A. et G. A. Chouinard. 2002. **Review of population structure, distribution and abundance of cod (*Gadus morhua*) in Atlantic Canada in a species-at-risk context**. Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document 2002/082.

Sokal, R. R. et F. J. Rohlf. 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research 3rd edition**. W. H. Freeman (eds). New York.

SPSS. 2000. **SYSTAT version 10.0 pour Windows: statistics**. SPSS. Chicago.

Steffel, S., Dizon, A. E., Magnuson, J. J. et W. H. Neill. 1976. « Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis*. » **Transactions of the American Fisheries Society**. 5 : 588-591.

Stocker, T.F. et A. Schmittner. 1997. « Influence of CO₂ emission rates on the stability of the thermohaline circulation. » **Nature**. 364 : 215-218.

Sullivan, C. M. et K. C. Fisher. 1953. « Seasonal fluctuations in the selected temperature of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). » **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**. 10: 187-195.

Sullivan, C. M. et K. C. Fisher. 1954. « The effects of light on temperature selection in speckled trout, *Savelinus fontinalis*. » **Biological Bulletin**. 107 : 278-288.

Swain, D. P. 1993. « Age- and density- dependent bathymetric pattern of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence. » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 50: 1255-1264.

Swain, D. P. et D. L. Kramer. 1995. « Annual variation in temperature selection by Atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St Lawrence, Canada, and its relation to population size. » **Marine Ecology Progress Series**. 116: 11-23.

Swain, D. P. et E. J. Wade. 1993. « Density-dependent geographical distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence. » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 50: 725-733.

Swain, D. P., Chouinard, G. A., Morin, R., et K. F. Drinkwater. 1998. « Seasonal variation in the habitat associations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippogloissoides platessoides*) from the southern Gulf of St. Lawrence. » **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 55: 2548-2561.

Tat'yankin, Y. V. 1972. « The distribution of juvenile cod (*Gadus morhua* L.), pollock (*Pollachius virens* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) under temperature gradient conditions. » **Journal of Ichthyology**. 12 : 1002-1011.

Tat'yankin, Y. V. 1974. « The effect of preliminary adaptation temperature on the distribution of young cod *Gadus morhua morhua* and pollock *Pollachius virens* within the temperature gradient. » **Voprosy Ikhtiologii**. 14 : 869-874.

Tsukuda, H. et K. Ogoshi. 1985. « Temperature gradient apparatus and temperature preference of the thermally acclimated planarian, *Dugesia japonica*. » **Comparative Biochemistry and Physiology**, A. 82: 805-807.

Van Der Kraak, G. et N. W. Pankhurst. 1997. « Temperature effects on the reproductive performance of fish. » pp. 159-176. *Dans* **Global warming: Implications for**

freshwater and marine fish. Wood, C. M. et McDonald, D. G. (eds). Cambridge: Cambridge University Press.

Weaver, A.J. et C. Hillaire-Marcel. 2004. « Global warming and the next ice age. » **Science**. 304 : 400-402.

Weir, B. S. et C. C. Cockerham. 1984. « Estimating *F-statistics* for the analysis of population structure. » **Evolution**. 38: 1358-1370.

Wieser, W. 1973. **Effects of temperature on ectothermic organisms: Ecological implications and mechanisms of composition.** Springer-Verlag (eds). Berlin.

Wilkins, N. P. 1971. « Haemoglobin polymorphism in cod, whiting and pollock in Scottish waters. » **Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, Rapports et Procès Verbaux**. 161: 60-63.

ANNEXES

ANNEXE I

Données brutes présentant la provenance (Fundy-Banc Brown : Baie de Fundy et Banc Brown; Grde-Riv : Grande-Rivière, Matane) de tous les individus ainsi que leur génotype d'hémoglobine, leur taille (cm), leur masse (g) et leur sexe (F= femelle; M= mâle). Les données non disponibles sont notées n.d.

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-3/3	36.5	415.4	nd
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	36.7	404.4	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	38.0	616.2	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	38.7	577.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	40.2	688.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	40.3	712.8	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	44.5	823.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	44.7	1034.4	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	44.7	1088.9	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	44.8	690.9	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	45.9	976.7	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	47.3	1041	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	47.5	1263.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	47.8	825.1	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	48.9	1308.5	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	48.9	1335.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-3/3	49.3	1316.1	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	49.7	1036.4	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	49.8	1313.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	49.9	1332.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	49.9	1467.5	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	49.9	1456.7	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	50.2	1150.8	nd
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	50.2	1090	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	50.4	1439.1	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	50.7	1188	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	51.0	1266.3	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-3/3	51.1	1239.8	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	51.7	1394.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	51.8	1398.9	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	51.9	1182.5	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	51.9	1527.7	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.0	1424.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.1	1083	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.1	1058.8	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.3	1474.2	F

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.5	1471.2	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.6	1615.5	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.6	1525.4	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	52.7	1077.1	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	53.3	1579.2	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	53.7	1429.1	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	53.7	1462.5	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-1/2	53.8	1421.5	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	54.1	1795.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	54.3	1739.5	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	54.5	1539	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	55.0	1645.9	M
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	55.3	1365.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	55.4	1675.2	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	55.5	1825.3	F
Fundy-Banc Brown	2001	HbI-2/2	38.4	616.3	F
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	45.8	842.9	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	46.7	888.8	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	47.3	975	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	47.9	1007.5	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	48.9	1015.5	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	49.7	1038.1	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	50.3	1091.9	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/3	50.5	1120.2	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	50.7	1084.9	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	50.9	1175.9	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.1	1157.9	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	51.2	1209	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.2	1104.1	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.3	1229	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.3	1196.4	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.3	1100.7	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	51.9	1199.4	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/1	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-1/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/2	nd	nd	nd
Fundy-Banc Brown	2001-2003	HbI-2/3	nd	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	40.6	612.9	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	44.4	716.6	F
Grde Riv	2001	HbI-2/2	47.1	963.3	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	47.7	1015.1	M
Grde Riv	2001	HbI-1/2	48.4	1157.2	M

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Grde Riv	2001	HbI-2/2	48.6	1001.1	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.2	1372.4	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.8	1570.3	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	41.4	634.7	F
Grde Riv	2001	HbI-2/2	43.7	822.8	M
Grde Riv	2001	HbI-2/2	49.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	49.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	50.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	50.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	50.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.1	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	51.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	52.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	52.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	53.6	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	54.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	54.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-1/2	55.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	56.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	56.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	56.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	56.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	57.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	57.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	57.3	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-1/2	57.4	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	57.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	57.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	58.7	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	59.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	59.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	60.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-1/2	60.5	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	61.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	61.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	62.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-1/2	65.0	nd	nd
Grde Riv	2001	HbI-2/2	65.0	nd	nd
Matane	2001	HbI-1/2	nd	nd	nd
Matane	2001	HbI-1/2	nd	nd	nd
Matane	2001	HbI-1/2	nd	nd	nd

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Matane	2003	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	35.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	35.8	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	36.9	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.8	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	37.8	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	38.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	38.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	39.5	nd	nd

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	45.8	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-3/3	46.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	46.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.3	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.3	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	47.5	nd	nd

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Matane	2003	HbI-2/2	52.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	52.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	52.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	52.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	52.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	52.9	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	53.8	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.3	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	54.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/3	54.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	55.5	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	56.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	56.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	56.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	56.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-1/2	57.0	nd	nd
Matane	2003	HbI-2/2	57.5	nd	nd

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Matane	2004	HbI-2/2	29.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	29.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	29.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	30.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	31.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	32.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	32.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	32.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	32.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	32.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	33.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	34.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	35.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	36.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/3	36.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	36.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	37.0	nd	nd

Provenance	Année	Hémoglobine	Taille (cm)	Masse (g)	Sexe
Matane	2004	HbI-2/2	37.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	38.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	38.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-1/2	39.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	39.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	40.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	41.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	41.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	42.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	42.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	42.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	42.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	43.5	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	45.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	47.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	52.0	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	nd	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	nd	nd	nd
Matane	2004	HbI-2/2	nd	nd	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	43.3	748.4	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	43.6	749.6	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	44.1	776.2	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	44.6	726.2	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	44.9	792.6	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	45.2	795.5	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	45.3	853.5	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	45.3	857.9	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	45.4	835.5	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	46.2	805.7	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	46.4	898.4	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/3	49.2	1131.9	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	49.3	1045.4	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	51.0	1121.7	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	51.4	1202.7	nd
Matane	2000-2003	HbI-2/2	52.7	1312	nd

ANNEXE II

Mode d'emploi du dispositif à double choix (« shuttlebox »)

- Mettre sous tension l'ensemble de l'appareillage électrique et électronique.
- Démarrer l'ordinateur.
- Démarrer successivement les services DIBE thermolaser et DIBE thermoservice.

Ces services peuvent être placés en mode manuel ou automatique.

En mode manuel, il faut les démarrer à chaque ouverture de l'ordinateur et les redémarrer à chaque fois qu'ils ont été coupés. L'utilisation des services en mode automatique est préférable car elle permet la mise en marche des services dès l'ouverture de l'ordinateur ainsi qu'à chaque fois qu'ils sont sollicités par des programmes sans que l'utilisateur ait besoin d'intervenir.

- Ouvrir le programme THERMOCONTROL situé dans le fichier RACCOURCI VERS TEMP. Ce programme permet de configurer le système (Figure 9).

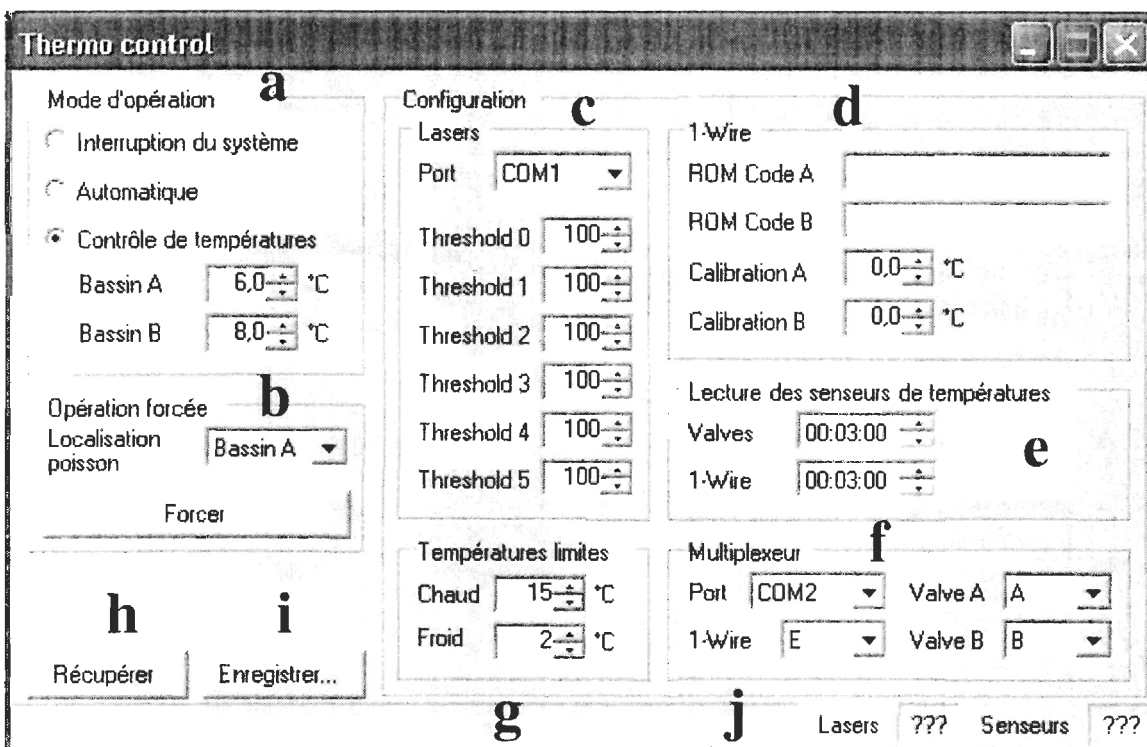


Figure 9. Interface utilisateur du programme THERMOCONTROL

Figure 9a. Le mode opération permet de définir l'état dans lequel le système doit se trouver :

- interruption du système
- automatique : dans cet état, le système enclenche un refroidissement/réchauffement lorsqu'il détecte un changement de bord du poisson
- contrôle de température : ce mode permet d'atteindre, le plus rapidement possible, la température choisie pour chaque bassin et ce, indépendamment de la position et des mouvements du poisson, si poisson il y a. Ce mode est utilisé pour préparer les bassins avant l'introduction d'un poisson.

Figure 9b. L'option forcée permet de déclencher un refroidissement ou un réchauffement des bassins selon le bassin dans lequel le poisson se trouve, bassin indiqué au programme par l'utilisateur.

Cette option s'utilise pour déclencher le début de la phase expérimentale afin d'indiquer au système de quel côté se trouve le poisson et par conséquent s'il doit initier un refroidissement ou un réchauffement. Elle peut également servir lorsqu'un problème de détection survient, le poisson pouvant être passé par exemple dans le bassin froid et le système resté en mode réchauffement. Cette option permet de rétablir la situation.

Figure 9c. La partie c de la configuration concerne les lasers.

Le port correspond au port du multiplexeur auquel est lié la composante qui va être lu par l'ordinateur, soit dans le cas présent les capteurs des lasers : COM 1.

Les seuils (notés thresholds) de 0 à 5 indiquent la valeur seuil pour chaque capteur des lasers, toute valeur inférieure lue étant interprétée comme une coupure du faisceau laser.

Les valeurs seuils sont définies par l'utilisateur, 100 usuellement.

Figure 9d. La partie d de la configuration contient les paramètres des 1-wires.

Le ROM code A est le code du 1-wire placé dans le bassin A, idem ROM code B pour le bassin B.

A : 97 000 000 50 BF6628

B : B 000 000 50 C3C728

En cas de perte des codes ou du remplacement d'un 1-wire, les ROM codes peuvent être retrouvés à l'aide de la fonction Find Devices du programme TEST (Figure 10). Les services doivent être désactivés pour permettre à ce programme de fonctionner.

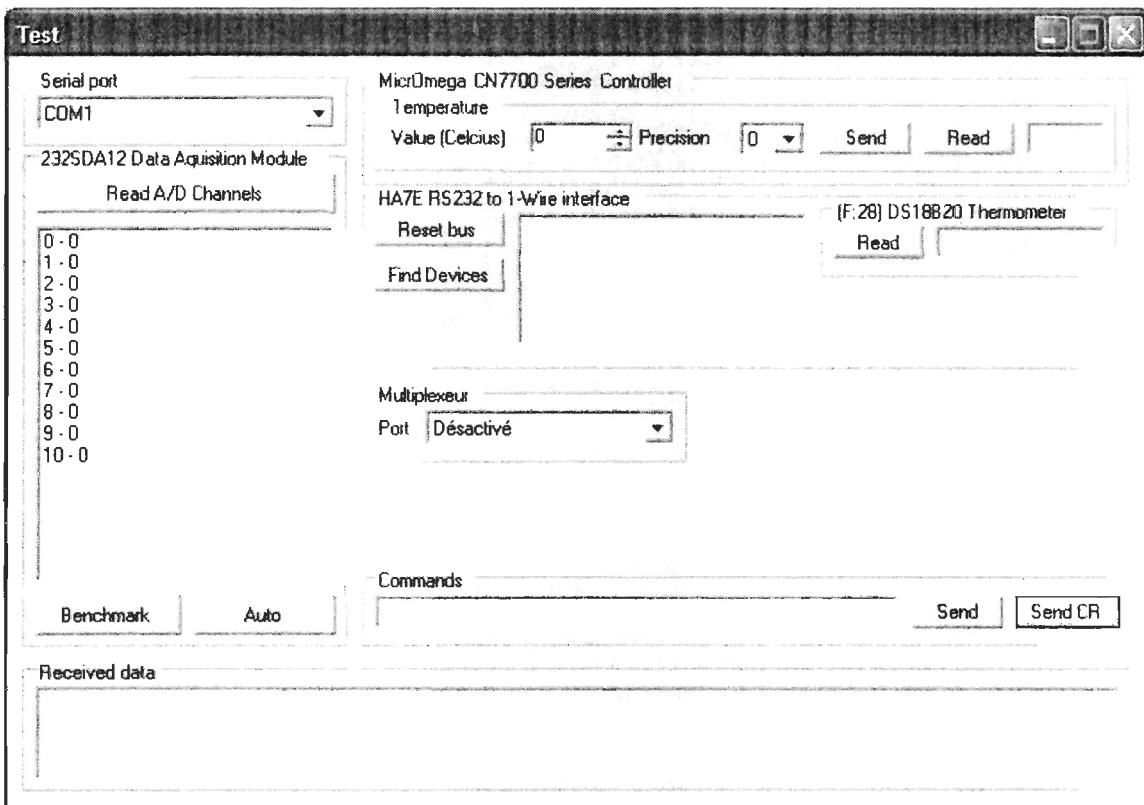


Figure 10. Interface utilisateur du programme TEST.

Les cases de calibration permettent d'ajouter un terme correctif aux valeurs de températures relevées par les 1-wires de chaque bassin.

Figure 9e. La partie lecture des senseurs de température sert à fixer le délai (hh : mm : ss) entre chaque relevé de température par les R.T.D. situées au niveau des valves et les 1-wires dans les bassins.

Figure 9f. La partie multiplexeur permet, comme son nom l'indique, de configurer le multiplexeur.

Le port est le port du multiplexeur par lequel l'information provenant des différentes composantes va être lue par l'ordinateur, soit COM 2.

Les cases 1-wire, valve A (R.T.D.) et valve B (R.T.D.) contiennent le nom du port du multiplexeur auquel est liée la composante en question, soit respectivement E, A et B.

Figure 9g. La zone « températures limites » permet d'imposer au système une limite de température inférieure et supérieure au-delà de laquelle il ne demandera plus de refroidissement ou de réchauffement, mais maintiendra à la place le système dans un état stationnaire. L'un des bassins aura la température limite et l'autre sera à 2°C en dessous dans le cas d'un réchauffement ou 2°C au dessus dans le cas d'un refroidissement.

Figure 9h. Le bouton « récupérer » sert à retrouver la configuration du contrôle telle que lors de la dernière utilisation avant de faire un changement de mode d'opération ou de forcer le système.

Figure 9i. Le bouton « enregistrer » sert à exécuter les changements effectués. Lorsqu'on clique dessus une fenêtre s'affiche disant que cette action va entraîner une interruption des services. Cliquer sur oui, les services vont redémarrer s'ils sont en mode automatique, sinon l'utilisateur doit les redémarrer manuellement.

Figure 9j. Lasers et senseurs indiquent respectivement l'état des services (noté actif ou inactif) DIBE thermolaser et DIBE thermoservice

Une fois la configuration complétée, on appuie sur le bouton enregistrer pour la valider et la mettre en application. Les services vont s'arrêter et redémarrer, le système sera alors en fonction. (N.B. : si les services sont en mode manuel ils doivent être redémarrés par l'utilisateur). L'ensemble des données collectées au cours du fonctionnement du système, température des bassins, position du poisson, températures d'entrée d'eau, date et heure pour chaque paramètre sont contenues dans deux fichiers au format .txt nommés sondes et valves et situés dans le bureau de l'ordinateur.

Une application, THERMOPREF, a été spécialement créée pour analyser les données de ce projet. Elle permet de calculer le PTF en faisant la moyenne des températures, où se trouve le poisson, relevées toutes les 5 minutes entre la 33^{ième} et la 36^{ième} heure d'expérimentation. Ce programme donne par la même occasion le PTF corrigé qui est le preferendum calculé à partir de la température du corps du poisson et non celle de l'eau l'environnant. La température corporelle du poisson est déterminée à l'aide de la loi de Newton sur le refroidissement (Schurmann et Steffenssen, 1992) :

$$T_b = T_a + (T_i - T_a) e^{-kt}$$

Avec

T_b : température du corps du poisson
 T_a : température ambiante
 T_i : température initiale du corps du poisson
 $k = 3,32 W^{-0.536}$ où W est la masse du poisson
 t : temps

Les écarts-types de ces preferenda sont également calculés par ce programme.

- Ouvrir le programme THERMOVISION (Figure 11) contenu dans le fichier RACCOURCI VERS TEMP (facultatif pour le fonctionnement du système).

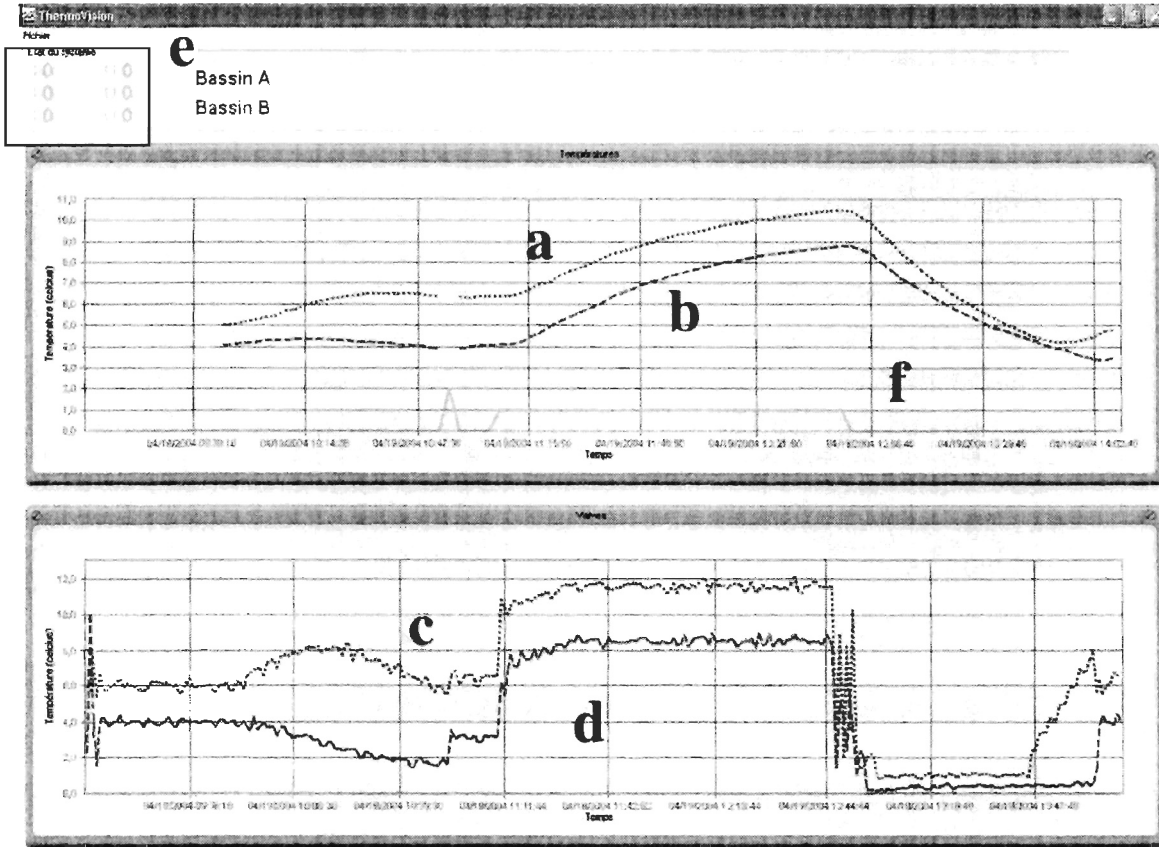


Figure 11. Interface utilisateur du programme THERMOVISION.

C'est une application permettant de suivre graphiquement l'évolution de la température des bassins (Figure 11a; 11b) et de leur entrée d'eau (Figure 11c; 11d) au cours du temps. Elle indique également en temps réel l'état des faisceaux lasers et les valeurs lues par les capteurs (Figure 11e). De plus, si simultanément le programme THERMOCONTROL est en mode automatique, elle permet de suivre les mouvements du

poisson (Figure 11f). La valeur 0 est attribuée à une position indéfinie, 1 signifie que le poisson est dans le bassin A et 2 dans le bassin B.

ANNEXE III

Problèmes fréquemment rencontrés

avec le dispositif à double choix

Difficulté à atteindre ou maintenir la température et l'écart de température désirés

-Vérifier la pression d'arrivée d'eau, nécessité d'avoir au minimum 15 psi dans chaque tuyau.

-Vérifier le débit d'entrée d'eau dans les bassins, préférentiellement 10L/min.

-Vérifier la température des bassins de tête et réajuster si nécessaire les thermopompes. Si la demande dépasse les capacités de la thermopompe, modifier la limite de demande du programme à l'aide de la partie températures limites (Figure 9g) du programme « THERMOCONTROL ». Cela évitera que les valves balayent continuellement la plage de températures disponibles à la recherche d'une température qui ne l'est pas.

Difficultés de détection des passages du poisson

- Vérifier la valeur des lasers détectée par les capteurs et modifier si nécessaire l'alignement des capteurs

- Vérifier s'il y a de la condensation sur les lasers, les capteurs et le tunnel. Un ventilateur placé devant le tunnel peut aider à faire disparaître la buée.