



Université du Québec
à Rimouski

**Effet de la sélection et du régime thermique subi par les
géniteurs lors de la maturation sexuelle sur la croissance et la
survie à l'éclosion et résorption du sac vitellin des alevins
d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Contribution
parentale dans la variance phénotypique**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© MARINE RIVOLET

Juillet 2021

Composition du jury :

Réjean Tremblay, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Céline Audet, directrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Dany Garant, codirecteur de recherche, Université de Sherbrooke

Emmanuel Milot, examinateur externe, Université du Québec à Trois-Rivières

Dépôt initial le 29 mars 2021

Dépôt final le 28 juin 2021

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.

REMERCIEMENTS

Céline, il fallait que ton prénom soit le premier mot de ce paragraphe pour accentuer l'importance que tu as eue dans la réalisation de ce mémoire, dans le déroulement de ma maîtrise ainsi que dans ma vie. J'éprouve beaucoup de reconnaissance et de gratitude envers ta disponibilité, ta bienveillance et ton partage de connaissances et de savoir-faire. Merci, Céline Audet, de m'avoir accompagnée et guidée dans cette aventure enrichissante. C'était un réel plaisir de travailler à tes côtés et d'avancer dans la même direction que toi. J'ai beaucoup d'admiration pour la personne que tu es et je suis très fière d'avoir été ton élève.

Sarah Granier et Erwann Fraboulet, merci de m'avoir accueillie si gentiment chez vous, d'avoir participé à mes premières découvertes du pays, vos conseils sont toujours précieux pour moi et notre amitié est mon trésor.

En y mettant les pieds dès le début de ma maîtrise, Nathalie Morin je te remercie pour toute l'aide que tu m'as apportée à la station aquicole. Comme une vraie gardienne de phare, tu es sur tous les fronts et ton talent est polyvalent, ce que je trouve très impressionnant. J'ai énormément apprécié ton humanité et les moments à discuter avec toi, tu es le soleil de la station aquicole.

Clémence Gourtay, peut-être que je n'ai pas été des plus démonstrative envers toi, mais ta maturité et ton expérience ont été un modèle pour moi. Merci de m'avoir accompagnée et aidée, je suis super heureuse qu'on ait partagé des moments comme l'échantillonnage au LARSA mais aussi quelques trajets et soirées ensemble. Tu es super intéressante et j'adore entendre ton avis et point de vue sur les choses.

Merci Dany Garant pour m'avoir fait découvrir une partie de ce que l'on peut faire en génétique quantitative, c'était très stimulant et passionnant !

Merci Philippine Gossieaux pour ton aide au moment de l'acquisition des données statistiques. J'ai trouvé le goût du langage R grâce à toi, et ma vie n'en a été que plus douce.

Je souhaite encore te remercier, Martine Belzile, car tu as vraiment facilité ma vie avant d'arriver, mais aussi mon arrivée, ma vie pendant la maîtrise, jusqu'à la fin et tout ça dans une gentillesse et une bienveillance digne d'une ange gardienne.

Je vais également te remercier, Benjamin de Montgolfier, pour m'avoir propulsée dans cette aventure. Je suis fière d'avoir pu "suivre" tes pas.

Des petites mains m'ont aidée à prendre des mesures, rentrer quelques données, me relire, prendre soin des poissons et j'aimerais les remercier, ces stagiaires, ces auxiliaires, étudiants, alors merci à Tamara, Marie-Eve, Alexandre, Flavie, Émile, Jean-Christophe et les autres membres du LARSEM et LARSA.

Je suis reconnaissante envers le CRSNG, le MAPAQ et la SEPAQ qui ont financièrement participé à la réalisation de ma maîtrise.

Comme ces deux ans et demi ont très souvent été des moments de doute et de remises en question, il faut également que je remercie mes proches pour leur soutien et leur présence grâce auxquels j'ai pu traverser mes passages à vide émotionnels. Merci Annie et Daniel, vous m'avez toujours encouragée, soutenue, aidée et jamais jugée, j'ai de la chance de vous avoir comme parents. Merci Axel d'avoir été l'épaule sur laquelle je me repose et l'oreille à laquelle je raconte tous pour "vider mes émotions", un rôle pas super agréable, mais si tu es encore à mes côtés pour de nouvelles aventures, c'est que j'ai bien fait d'être aussi transparente avec toi. Merci Matisse, pour tout ce que l'on a partagé, tu m'as aidée bien plus que tu ne le penses en me donnant ton amitié, à Ophélie, merci à toi aussi et un clin d'oeil particulier à Marine et Raphaël, à vous tous et toutes vous êtes ma nouvelle famille du Québec.

Toutes mes amies, et tous mes amis, vous savez que je vous aime. Merci d'avoir été là, ou pas, d'avoir lâché un mot gentil, réconfortant, encourageant, d'avoir parlé de tout et de rien ou bien d'avoir partagé un ou des moments dans ma vie.

Je suis très reconnaissante envers la vie. En seulement deux ans, on vit des peurs, des deuils, des maladies, des angoisses, des échecs, mais les gens qui nous entourent, comme toutes ces personnes que je cite, font que l'on est capable de passer ces épreuves et d'avancer pour vivre.

Ce sera donc mon remerciement le plus sincère, merci à la vie de m'avoir permis de vivre toutes ces expériences, d'avoir rencontré toutes ces belles personnes et d'être si bien entourée pour profiter de vivre.

RÉSUMÉ

Dans le cadre du réchauffement climatique et de l'augmentation des connaissances sur l'épigénétique, cette étude fait partie d'un projet plus global visant à approfondir les connaissances sur la transmission intergénérationnelle d'informations liées aux conditions thermiques en période de maturation sexuelle chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Nous avons testé l'hypothèse que le régime thermique subi par les parents pendant la période de maturation sexuelle pourrait avoir des effets sur la survie, le volume du sac vitellin, le temps de développement et la croissance des alevins aux stades précoces de leur développement, soit à l'éclosion et à la résorption du sac vitellin. Nous avons également vérifié si la sélection génétique pour deux traits d'intérêt (maturation sexuelle tardive et croissance) a des effets, croisés ou non avec les effets de température, sur ces mêmes caractères. Pour ce faire, des croisements de géniteurs de la souche Laval, mais de deux lignées (sélection, contrôle), ont été maintenus soit à un régime thermique chaud, soit à un régime thermique froid (différence de 2°C) durant la période automnale. Suite aux croisements, les œufs et alevins de chaque famille ont été incubés, puis élevés séparément pour toute la durée du projet. Les alevins issus de parents ayant subi un régime thermique plus froid ont mis plus de temps à se développer entre l'éclosion et la résorption de leur sac vitellin. Mais, pour les traits de croissance et de survie, le régime thermique subi par les parents n'a pas induit de variations phénotypiques. Pour l'ensemble des traits, aucun effet d'interaction entre la lignée et le régime thermique subi par les géniteurs n'a été relevé. Dans l'ensemble, les effets parentaux sont significatifs sauf pour le temps de développement. Les effets maternels sont importants, mais diminuent à la résorption du sac vitellin. À ces deux stades de vie, les contributions paternelles sont très faibles, voire négligeables.

Mots clés : régime thermique des parents, effet maternel, effet paternel, sélection, jeunes stades, croissance, survie, temps de développement

ABSTRACT

In the context of global warming and the growing interest on involvement of epigenetics in the adaptation processes, this study aimed to better understand the intergenerational transmission of information related to thermal conditions during sexual maturation in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). We tested the hypothesis that the thermal regime experienced by breeders during sexual maturation may have effects on survival, yolk sac volume, developmental time and growth of fry at early developmental stages, both at hatching and at the yolk sac resorption stage. We also aimed to test whether directional genetic selection for two traits of interest (late sexual maturation and growth) for charr aquaculture significantly influenced whether or not crossed with temperature effects, the same traits. To do so, Laval strain breeders from two lines (selection, control) were submitted to either a cold water regime or a warm water regime during the fall (2°C difference between the two). Crosses were done and incubation and fry rearing was done in a way that each family was kept separate for the whole duration of the project. Fry issued from breeders maintained at the coldest thermal regime showed a longer development time between hatching and yolk sac resorption. However, for growth and survival traits, the thermal regime experienced by the breeders did not induce phenotypic variations. For all the traits considered in this study, no interaction effect between the lineage and the thermal regime experienced by the breeders were found. Overall, parental effects were significant except for development time. Maternal effects were significant but decreased at the resorption of the yolk sac. At the two life stages considered, paternal contribution was very small to negligible.

Keywords: parental thermal regime, maternal effect, paternal effect, selection, young stages, growth, survival, development time

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	v
RÉSUMÉ.....	viii
ABSTRACT	ix
TABLE DES MATIÈRES	x
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
LISTE DES FIGURES.....	xiii
LISTE DES ANNEXES.....	xiv
INTRODUCTION.....	1
1.1 CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX ET CAPACITE D'ADAPTATION DES ESPECES	1
1.2 HERITABILITE ET SOURCES DE VARIANCE PHENOTYPIQUE	3
1.3 IMPORTANCE DE LA TEMPERATURE SUR LA REPRODUCTION ET LE DEVELOPPEMENT	4
1.4 L'OMBLE DE FONTAINE.....	5
1.5 EFFETS PARENTAUX.....	6
1.6 CONTEXTE DANS LEQUEL S'INSERE CE PROJET D'ETUDES	7
1.7 OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	8
MATÉRIEL ET MÉTHODES	10
2.1 LES SOUCHES PARENTALES.....	10
2.2 TRAITEMENT DES GENITEURS	10
2.3 PLAN DE CROISEMENT	11
2.4 INCUBATION DES ŒUFS ET PERIODE DE RÉSORPTION DU SAC VITELLIN	13
2.5 ÉCHANTILLONNAGE	14
2.6 ANALYSES STATISTIQUES	17

2.6.1	Modèles animaux	20
	RÉSULTATS.....	23
3.1	SURVIE.....	23
3.1.1	Éclosion.....	23
3.1.2	Résorption du sac vitellin.....	25
3.2	TEMPS DE DEVELOPPEMENT	27
3.2.1	Éclosion.....	27
3.2.2	Résorption du sac vitellin.....	28
3.3	VOLUME DU SAC VITELLIN	30
3.4	LONGUEUR STANDARD.....	31
3.4.1	Éclosion.....	31
3.4.2	Résorption du sac vitellin.....	32
	DISCUSSION	37
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	44
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	45
	ANNEXES.....	54

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Composition des modèles avec les effets additifs,.....	21
Tableau 2 : Survie, temps de développement, volume du sac vitellin et longueur standard aux stades éclosion et résorption du sac vitellin pour chaque lignée et régime de température. Moyennes \pm é.t.	24
Tableau 3 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la survie des alevins à l'éclosion	25
Tableau 4 : Estimation des parts relatives de la variance totale et héritabilité (h^2) des traits d'après les composantes obtenues dans les analyses des modèles animaux (voir composantes de variance, Annexe I).....	26
Tableau 5 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la survie des alevins à la résorption	27
Tableau 6 Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le temps de développement des alevins de la fécondation à l'éclosion.....	28
Tableau 7 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le temps de développement des alevins de la fécondation à la résorption du sac vitellin	29
Tableau 8 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le volume du sac vitellin des alevins	31
Tableau 9 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la longueur standard des alevins à l'éclosion	34
Tableau 10 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la longueur standard des alevins à la résorption	36

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Courbe de température d'exposition des géniteurs	11
Figure 2 : Schéma du plan de croisement original.....	12
Figure 3 : Schéma des croisements effectués à l'automne 2018.	13
Figure 4 : Schéma du système d'incubation des œufs (A) et du système d'élevage des alevins (B).....	15
Figure 5 : Courbe de température d'incubation des œufs et des alevins	16
Figure 6 : Exemple de la prise de mesure sur les alevins.	17
Figure 7 : Temps de développement de l'éclosion à la résorption du sac vitellin pour les alevins issus d'un croisement de géniteurs ayant subi un régime thermique « Chaud » ou « Froid »	30
Figure 8 : Longueurs standards (en mm) à l'éclosion pour les alevins de la lignée « Sélection » et de la lignée « Contrôle ».	33
Figure 9 : Longueurs standards (en mm) à la résorption du sac vitellin pour les alevins de la lignée « Sélection » et de la lignée « Contrôle ».	35

LISTE DES ANNEXES

Annexe I : Détermination du modèle le plus performant, composantes des variances et estimation moyenne de ces composantes pour chaque trait	54
Annexe II : Inventaire des modèles animaux testés sous ASReml	58

INTRODUCTION

1.1 CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX ET CAPACITE D'ADAPTATION DES ESPECES

D'après le rapport de l'IPCC (2014), les températures moyennes saisonnières ont augmenté de presque 1°C en moyenne depuis 1880 (calculs effectués à partir des températures terrestres et des eaux de surface des océans). Ces changements sont principalement reliés à l'augmentation des émissions de gaz à effets de serre, comme le CO₂, depuis le début de la révolution industrielle. Les océans ont assimilé 90% de ces émissions (IPCC, 2014). En plus de s'être acidifiés (diminution moyenne du pH de 0,1 en milieu océanique), ils se sont réchauffés de 0,44°C de 1971 à 2010. De plus, l'IPCC prédit une augmentation globale de 1,5 à 2°C d'ici 2030 et énonce les différents problèmes que cela pourrait poser aux écosystèmes, notamment aquatiques (IPCC, 2014). En effet, l'augmentation des températures saisonnières moyennes perturbe les écosystèmes aquatiques en modifiant les conditions abiotiques auxquelles les espèces étaient adaptées (Graham et Harrod, 2009). Le réchauffement climatique a des effets directs sur les performances des espèces aquatiques, incluant les poissons, à différents stades de leur cycle de vie par le biais de changements morphologiques, physiologiques et comportementaux (Harley et al., 2006).

En général, on considère que les espèces de poissons ayant un cycle de reproduction rapide, permettant un temps de génération court ont de meilleures capacités à s'adapter à la vitesse des changements climatiques actuels (*Cyprinodontiformes*; *Aplocheiloidei*, Berois et al., 2012, Furness, 2016). Par contre, pour d'autres espèces, la hausse globale des conditions de température peut devenir une source importante de stress (revu par Madeira et al., 2013). Comprendre et prédire les effets potentiels de ces changements est important entre autres pour assurer le maintien des populations et aussi afin d'ajuster les mesures de conservation ou l'exploitation d'une espèce donnée (Vitoustek et al., 1997).

Chaque individu est caractérisé par l'ensemble des gènes qui constituent son génotype, ce dernier permettant l'expression de phénotypes. Un gène pouvant posséder plusieurs allèles, cela engendre une diversité de génotypes, et donc de phénotypes, au sein d'une population. On considère que la présence de plusieurs phénotypes peut avoir un effet considérable sur la capacité d'une espèce à s'adapter à différentes caractéristiques / contraintes environnementales (voir par exemple : *Oncorhynchus tshawytscha*, Quinn et al., 2001, *Salmo salar*, Garant et al., 2003, *Salvelinus fontinalis*, Thériault et al., 2007, *Parus major*, Charmantier et al., 2008,). Si longtemps on a cru que l'adaptation à de nouveaux environnements était essentiellement liée au génotype, on considère maintenant que l'un des mécanismes d'ajustement rapide aux changements environnementaux est la plasticité phénotypique, qui désigne le phénomène par lequel un seul génotype peut donner des phénotypes différents en réponse aux conditions environnementales (Bradshaw, 1965). La plasticité phénotypique est un phénomène complexe et qui fait l'objet de plusieurs discussions. Ainsi Ghalambor et al. (2007), décrivent différents aspects de la plasticité phénotypique dont certains peuvent contribuer de manière unique à l'évolution adaptative lorsque les populations sont confrontées à des environnements nouveaux ou extrêmes (plasticité adaptative menant à des adaptations), d'autres qui sont plutôt neutres (accumulation de phénotypes), ou même négatifs (menant à l'extinction). La plasticité adaptative peut permettre la conversion d'une variation non héritable induite par l'environnement en une variation héritable, ce qui se traduit par une assimilation génétique (Ghalambor et al., 2007). Cependant, deux types de plasticité peuvent également s'exprimer au sein d'une même génération : la plasticité développementale et la plasticité réversible (revu par Donelson et al., 2017). Les effets de la plasticité développementale sont souvent irréversibles pour l'individu (*Danio rerio*, Schaefer et Ryan, 2006, ou *Salvelinus fontinalis*, Cook et al., 2018) et sont induits par l'environnement gamétique des parents et/ou l'environnement embryonnaire de la progéniture. Les effets de la plasticité réversible se produisent chez l'individu en réponse à un changement environnemental. On peut citer par exemple la présence des morphologies littorale et pélagique chez *Salvelinus fontinalis* (Proulx et Magnan, 2004). La plasticité phénotypique peut également être

transgénérationnelle, c'est-à-dire transmise d'une génération à l'autre (revu par Beaman et al., 2016), ce qui constitue un potentiel adaptatif non négligeable qu'il convient d'étudier en regard des changements climatiques.

1.2 HERITABILITE ET SOURCES DE VARIANCE PHENOTYPIQUE

Sur le plus long terme, un changement adaptatif nécessitera la présence de variance génétique et donc une base héritable pour les traits d'importance qui sont soumis aux nouvelles pressions de sélection (Falconer et Mackay, 1996, Lynch et Walsh, 1998). Les méthodes de génétique quantitative permettent d'étudier la variance des traits au sein d'une population et d'estimer l'héritabilité de ceux-ci, lorsque les relations entre les individus d'une population sont connues (Falconer et Mackay, 1996, Lynch et Walsh, 1998, Wilson et al., 2010). Des études précédentes ont montré qu'une meilleure qualité de l'habitat augmente l'héritabilité des traits présents dans la population (revu par Charmantier et Garant, 2005). Par exemple, en comparant différentes souches d'ombles de fontaine, Crespel et collaborateurs (2013) ont obtenu des valeurs d'héritabilité de la masse corporelle différentes selon les conditions d'élevage, indiquant un effet gène-environnement spécifique à chaque souche. Les approches analytiques de génétique quantitative permettent aussi d'obtenir plus d'informations sur la source des variations de traits phénotypiques, i.e. si elles sont d'origine familiale, maternelle ou paternelle (Falconer et Mackay, 1996, Lynch et Walsh, 1998).

Les parents peuvent également modifier le phénotype de leur progéniture à travers des processus non-génétiques ou épigénétiques (revu par Donelson et al., 2017). Les mécanismes épigénétiques peuvent intervenir sur l'expression de gènes, sans modifier l'ADN, mais en modifiant son environnement moléculaire (Richards, 2006, Berger et al., 2009). Les processus épigénétiques les plus étudiés sont la méthylation de l'ADN, la méthylation ou l'acétylation des protéines histones (protéines structurales de la chromatine sur laquelle l'ADN vient s'enrouler [revu par Isenberg, 1979]) et la régulation des microARN (Bossdorf et al., 2008). Ces processus vont avoir un effet sur la compaction de

l'ADN, rendant le génome lisible ou non pour la transcription des gènes (revu par Bird, 2002), et dans le cas des microARN, sur la traduction des ARN en protéines (Dong et al., 2013). Ces changements peuvent être réversibles, mais peuvent également être transmis aux générations futures (Richards, 2006, Bird, 2007, Berger et al., 2009), ce qui peut même être décelé dès la première génération (Konstantinidis et al., 2020). Ces changements peuvent induire l'apparition de nouveaux phénotypes mieux adaptés aux nouvelles conditions environnementales (Bossdorf et al., 2008). En effet, il existe un certain nombre d'évidences tant chez l'humain (Pembrey et al., 2014, Van Cauwenbergh et al., 2020), les souris (Roemer et al., 1997), les poissons (Carvan et al., 2017), que chez les plantes (Cubas et al., 1999) qu'il y a de la transmission épigénétique des parents aux descendants. Parfois, les changements induits disparaissent au cours de l'ontogénie. Ainsi, Gavery et al. (2019) ont montré des changements de méthylation de l'ADN dans le foie de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), changements induits par l'environnement d'écloserie qui étaient toujours visibles après un an, mais peu présents après deux ans. Pour les changements transmis aux générations suivantes, nommés transgénérationnels, certains auteurs considèrent que le signal de changement pourrait être transmis via les gamètes mâles (e.g., Donelson et al., 2017, *Oncorhynchus mykiss*, Gavery et al., 2018). Ainsi, Gavery et al. (2018) ont obtenu une différence significative d'ADN méthylé dans les spermatozoïdes de poissons issus d'un environnement naturel et ceux issus d'élevage, ce qui indique que le signal épigénétique peut être transmis par le sperme chez les salmonidés. Gavery et al. (2019) qui ont étudié les patrons de méthylation chez la même espèce, mais dans un contexte différent, insistent sur l'intérêt d'étudier en parallèle les effets familiaux afin de pouvoir interpréter correctement les données de méthylation.

1.3 IMPORTANCE DE LA TEMPERATURE SUR LA REPRODUCTION ET LE DEVELOPPEMENT

Chez les poissons, la température est un facteur abiotique déterminant sur le plan du développement et de la physiologie de plusieurs espèces. Par exemple, chez l'omble de

fontaine, la température de l'eau a des effets sur la reproduction des géniteurs, entre autres sur le processus d'ovulation chez les femelles (revu par Pankhrust et King, 2010) et la qualité et la fécondité des œufs (Hokanson et al., 1973). La température intervient également sur le succès à l'éclosion, à la fois sur le taux de survie et le nombre d'alevins malformés (Hokanson et al., 1973). De plus, Tang et Boisclair (1995) ont montré son effet sur les coûts énergétiques de la nage spontanée chez les juvéniles d'omble de fontaine. Combinée à d'autres facteurs environnementaux, comme le débit d'un cours d'eau ou la densité d'une population, la température peut influencer différemment le taux de croissance saisonnier des jeunes ombles (Xu et al., 2010).

Dans les environnements à température très variable, on retrouve au sein d'une population une plus grande variance de phénotypes que dans des environnements caractérisés par des régimes thermiques plus stables (revu par Beaman, 2016). Ainsi, une population issue d'un environnement variable possèdera un plus grand potentiel d'acclimatation à différentes conditions grâce à la présence d'un spectre plus large de phénotypes (revu par Guderley, 1990). Par contre, les changements globaux actuels, se produisant rapidement et sur une large échelle, ils pourraient excéder la capacité d'acclimatation des espèces qui utilisent des environnements donnés. Par exemple, les conditions environnementales vécues par les saumons coho (*Oncorhynchus kisutch*) en éclosier pendant leur première année de vie engendrent une reprogrammation épigénétique qui peut induire des modifications phénotypiques pouvant persister aux stades de vie ultérieurs (Le Luyer et al., 2017). Ces modifications épigénétiques pourraient représenter un mécanisme explicatif potentiel pour le changement rapide des traits liés à la capacité à migrer en mer chez les saumons juvéniles.

1.4 L'OMBLE DE FONTAINE

L'omble de fontaine se retrouve sur l'ensemble du territoire québécois, dans les lacs, les rivières et jusque dans les eaux côtières pour les populations anadromes (Lacasse et Magnan, 1994). C'est une espèce économiquement importante et son exploitation par les

pêches récréatives génère des revenus importants dans plusieurs régions du Québec (Cantin, 2000). De nombreuses études se sont penchées sur l'écologie et la physiologie de cette espèce, celle-ci possédant une plasticité très grande. Notamment Fraser (1981) a confirmé que les caractéristiques de l'eau en amont sont plus importantes que le type de substrat pour stimuler l'omble de fontaine à choisir un site de frai et Curry et al. (1994) ont montré l'effet négatif des fluctuations du débit d'eau dû à l'activité hydroélectrique sur ce même trait. Comme les autres espèces des zones tempérées froides, le réchauffement climatique pourrait avoir des effets non négligeables sur la répartition de l'omble de fontaine. Par contre, l'omble de fontaine est une espèce particulièrement plastique sur le plan écologique et sur le plan physiologique. Dans certaines populations lacustres, on observe différents écotypes, tels que littoral et pélagique, au sein desquels Proulx et Magnan (2002) ont relié des différences de morphologie trophique à la performance physiologique. Dans les environnements où l'accès à l'eau de mer est présent, on observe des populations anadromes (White, 1940, Doyon et al., 1991) où les individus effectuent des migrations trophiques en milieu salé en période estivale (Curry et al., 2010). Boula et al. (2002) ont montré que des populations d'ombles de fontaine anadromes et résidents parapatriques (Rivière Laval, Qc) présentaient des différences à la fois physiologiques et génétiques, montrant un certain isolement reproducteur. De plus, lors d'expériences mettant en jeu des croisements entre souches d'ombles de fontaine, Crespel et collaborateurs (2012) ont montré la présence d'hétérosis (vigueur hybride) sur les traits masse et longueur, variant en fonction de la souche, de la direction du croisement chez les hybrides réciproques, du stade de développement ou de l'environnement, sans détecter de dépression génétique significative pour ces traits.

1.5 EFFETS PARENTAUX

Les effets parentaux chez l'omble de fontaine ont fait l'objet de plusieurs études. Entre autres, il est intéressant de noter que pour les jeunes stades de vie chez l'omble de fontaine, Perry et collaborateurs (2004) ont montré que la croissance (longueur standard et

volume du sac vitellin) est très influencée par les effets maternels au stade éclosion alors que ceux-ci ne sont plus présents au moment de l'alimentation exogène, soit au stade de résorption du sac vitellin. Les effets maternels sont alors remplacés peu à peu par les effets additifs (effets du génome de l'individu). Chez des individus plus vieux, de 9 à 21 mois, ce sont les effets additifs qui influencent la masse, ainsi que les effets gènes-environnements cités plus haut (Crespel et al., 2013). Si ces derniers travaux ont mis en lumière l'importance des effets maternels, les effets paternels chez cette espèce ont en général été assez peu étudiés.

Les études qui ont été réalisées chez d'autres espèces montrent l'importance que peuvent avoir les effets paternels, même s'ils sont moindres que les effets maternels, sur certains caractères (taux de fécondation, survie des œufs fécondés et croissance des larves pendant la phase embryonnaire) des jeunes stades de vie des poissons comme chez *Dicentrarchus labrax* (Saillant et al., 2001). La présence de maturité précoce chez les mâles du saumon atlantique aurait également un effet sur le taux de croissance des jeunes saumoneaux entre l'éclosion et la résorption du vitellus (Garant et al., 2002). Un bon moyen de connaître un peu plus les caractéristiques des effets parentaux est d'adopter une approche de génétique quantitative (McAdam et al., 2014). En utilisant des modèles permettant de partitionner la variance, les parts respectives des effets maternels et paternels sur la variation phénotypique de la progéniture d'omble de fontaine pourraient être estimés, en prenant en compte à la fois la lignée et le régime thermique subi lors de la période de reproduction.

1.6 CONTEXTE DANS LEQUEL S'INSERE CE PROJET D'ETUDES

Avec toutes les connaissances accumulées sur l'omble de fontaine et compte-tenu de sa situation géographique et de son importance économique, l'espèce est un bon modèle pour étudier certains effets potentiels du réchauffement climatique sur la modification de phénotypes. Plus particulièrement, je me suis intéressée aux changements de phénotypes

apparaissant à la nouvelle génération en réponse aux défis thermiques rencontrés par les parents et à la répartition quantitative entre les effets maternels et les effets paternels sur les variances phénotypiques des descendants. Outre les travaux mentionnés ci-haut, je dispose également d'un modèle biologique particulier, soit une population à l'origine anadrome (souche Laval) en domestication depuis plusieurs générations, mais pour laquelle il existe également une lignée sous sélection (maturation sexuelle tardive et croissance). Ainsi, Sauvage et collaborateurs (2010) ont montré avec la population d'omble de fontaine mentionnée juste au-dessus qu'après trois générations de sélection pour une croissance rapide, on observait une surreprésentation dans la transcription de gènes en lien avec la régulation de la croissance (gènes liés au métabolisme protéique et des coenzymes). Cependant, ils ont également montré un taux d'expression plus faible pour des gènes liés à l'immunité, ce qui pourrait révéler un des inconvénients du processus de sélection. On peut se demander si le processus de sélection entrave ou améliore la capacité des parents à transmettre des modifications phénotypiques pour améliorer l'adaptabilité des jeunes stades. En plus d'une sélection génétique, Gavery et Roberts (2017) suggèrent qu'une sélection épigénétique serait un moyen intéressant d'obtenir des phénotypes souhaités en aquaculture. Ceci pourrait être réalisé soit en manipulant l'environnement lors du développement larvaire, soit lors du conditionnement des géniteurs, afin de « programmer » le développement futur. Ainsi chez les espèces anadromes, l'environnement des alevins est différent de l'environnement des adultes, ce qui souligne l'importance de bien déterminer la « programmation » la plus optimale. Cependant une sélection épigénétique pourrait rendre la sélection génétique plus complexe, sachant que des mécanismes génétiques (comme les éléments transposables) se mettent en place lors de l'exposition à des environnements stressants.

1.7 OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Dans le but de mieux comprendre l'importance des phénomènes épigénétiques et des transmissions parents/progénitures des signaux environnementaux, trois laboratoires ont mis en commun leurs compétences pour vérifier si, en plus de la sélection dirigée sur les

traits de croissance et de maturation sexuelle, la température à laquelle les géniteurs ont été exposés durant la période de maturation sexuelle (période à laquelle la température joue un rôle clé sur la production et la qualité des gamètes) entraîne des modifications épigénétiques transmissibles à la génération suivante, modifiant ainsi les phénotypes observés. Dans le cadre de ce mémoire, mes objectifs sont de vérifier comment la survie, le temps de développement, la croissance à l'éclosion et au stade de résorption du sac vitellin et le volume du sac vitellin sont affectés par les effets parentaux (différence de lignée et différence de température de 2°C pendant la période de maturation des gonades). Mes hypothèses de travail sont décrites ci-dessous.

Hypothèse 1 : La température à laquelle les géniteurs sont exposés lors de la maturation sexuelle engendre des modifications de survie, de temps de développement, de longueur standard corporelle aux stades éclosion et résorption du sac vitellin et le volume du sac vitellin à l'éclosion chez leur descendance.

Hypothèse 2 : La présence d'un processus de sélection chez les géniteurs affecte la capacité des parents à transmettre des informations environnementales à la génération suivante.

Hypothèse 3 : Les effets paternels liés à la transmission d'une information environnementale induisent une partie de la variance phénotypique.

Hypothèse 4 : Les modifications phénotypiques engendrées par les conditions environnementales subies par les parents varient en fonction du stade de développement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 LES SOUCHES PARENTALES

Les stocks d'élevage d'omble de fontaine à la station aquicole de l'ISMER à Pointe-au-Père, Québec, ont fourni les géniteurs pour le projet. Deux lignées sont élevées depuis 2002 dans le cadre d'un programme de sélection : une lignée 'sélection' et une lignée 'contrôle'. La souche sauvage d'origine provient de la rivière Laval près de Forestville, Québec (voir détails dans Bastien et al., 2011). Les traits sélectionnés dans la lignée 'sélection' sont l'absence de maturité sexuelle avant 20-22 mois (pour les poissons d'un an et plus, 1+) et la croissance. Les individus présentant une maturité sexuelle précoce, c'est-à-dire avant l'âge de 20-22 mois, sont éliminés et, parmi les individus restants, sont sélectionnés ceux qui ont la meilleure croissance en masse. Les individus de la lignée contrôle ne subissent pas de sélection, mais peuvent subir néanmoins un effet de domestication (sélection indirecte, non dirigée) (Bastien et al., 2011). Les croisements entre individus, sélectionnés ou contrôles, sont effectués au hasard, mais en évitant les croisements entre frères et sœurs, afin d'éviter les problèmes liés à la consanguinité. Dans la présente étude, les facteurs de consanguinité F_{ST} n'ont pas été calculés. Les croisements pour ce projet ont été effectués avec des géniteurs de cinquième génération, nés en 2012, 2013 ou 2015.

2.2 TRAITEMENT DES GENITEURS

La souche Laval est une souche anadrome et les géniteurs sont donc élevés en eau salée pendant l'été (Bastien et al., 2011). À partir du 15 septembre 2018, lors du retour en eau douce, les géniteurs des deux lignées ont été séparés en deux groupes afin de les exposer, lors de la période de fin de maturation de leurs gonades, à deux régimes thermiques différents : un groupe à température « chaude » (de 13,5°C en septembre à 5°C

en décembre) et l'autre à température « froide » à deux degrés en dessous (de 11,5° en septembre à 3° en décembre), les variations suivant la décroissance saisonnière (Fig. 1).

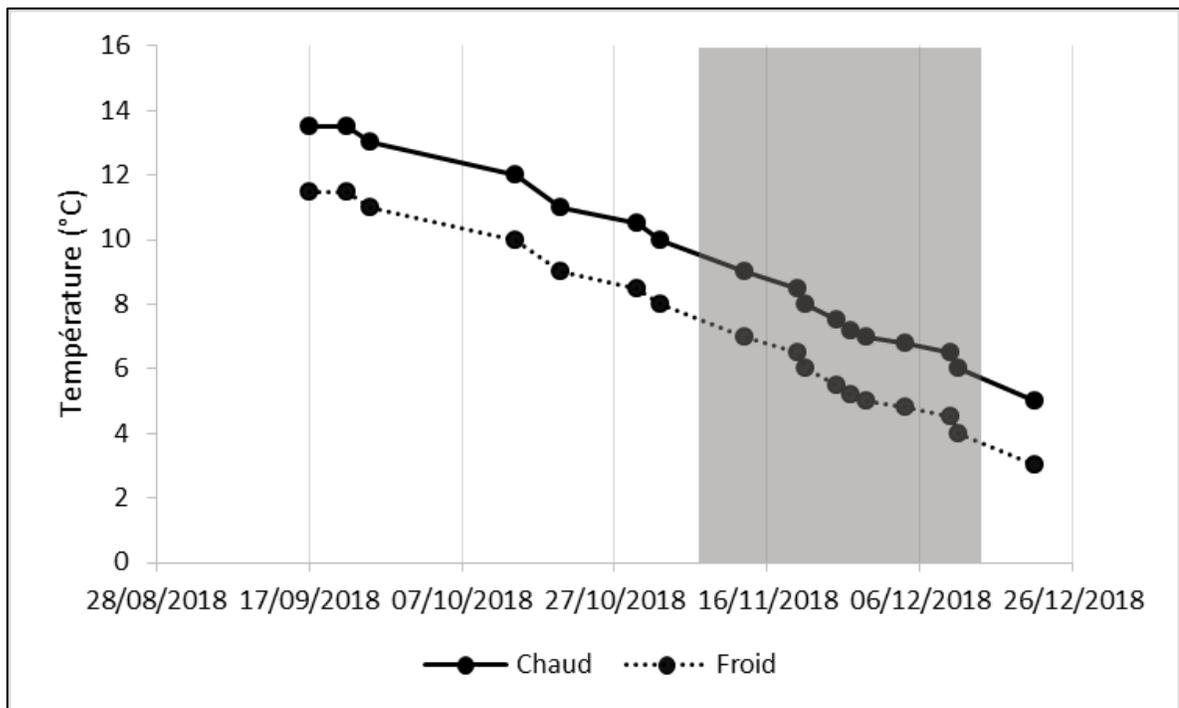


Figure 1 : Courbe de température d'exposition des géniteurs lors de la fin de leur maturation sexuelle, du 17 septembre 2018 au 26 décembre 2018. Les températures pour les groupes « Chaud » et celles pour le groupe « Froid » sont décalées d'environ 2°C. Chacun des deux groupes était constitué d'individus issus des deux lignées. La période de frai (en gris) s'est étalée sur 5 semaines à partir du 9 novembre.

2.3 PLAN DE CROISEMENT

À la base, le plan de croisement pour chaque lignée et chaque traitement était de 5 croisements factoriels (paires de croisements incluant chacun 2 femelles × 2 mâles, générant ainsi 2 familles de demi-frères ; voir Fig. 2).

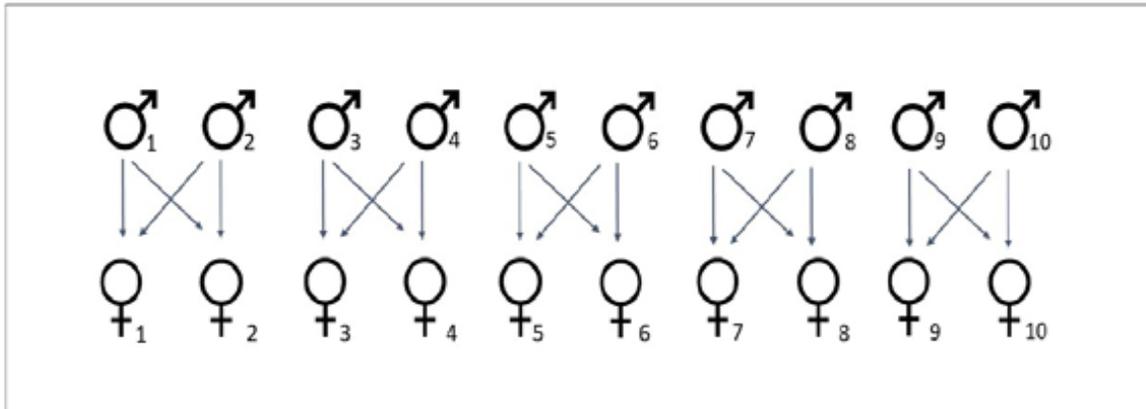


Figure 2 : Schéma du plan de croisement original. Les symboles ♂ représentent les mâles et ♀ les femelles. Chaque flèche indique la fécondation de différents lots d'œufs par un mâle. Les œufs d'une femelle ont été séparés en deux lots afin d'être fécondés par deux mâles différents. Chaque mâle a servi à la fécondation des œufs de deux femelles, et les œufs de ces deux femelles ont été fécondés par les deux mêmes mâles. Pour chaque traitement thermique (chaud et froid), l'utilisation de 10 mâles et 10 femelles était prévue.

Dans les faits, en fonction de la disponibilité des géniteurs aux différentes semaines de frai, une, deux ou trois femelles ont été croisées avec deux mâles de la même lignée (sélection ou contrôle) et d'un même traitement thermique (chaud ou froid), donnant des groupes de 2 à 6 familles de demi-frères. Au total, en eau froide, 4 femelles ont été fécondées par 5 mâles, tandis qu'en eau chaude, 12 femelles ont été fécondées par 13 mâles (Fig. 3). Les œufs des 32 familles ont été placés en clayettes distinctes et incubés à la station aquicole de Pointe-au-Père. Vingt-huit familles ont survécu jusqu'au stade de l'alimentation exogène.

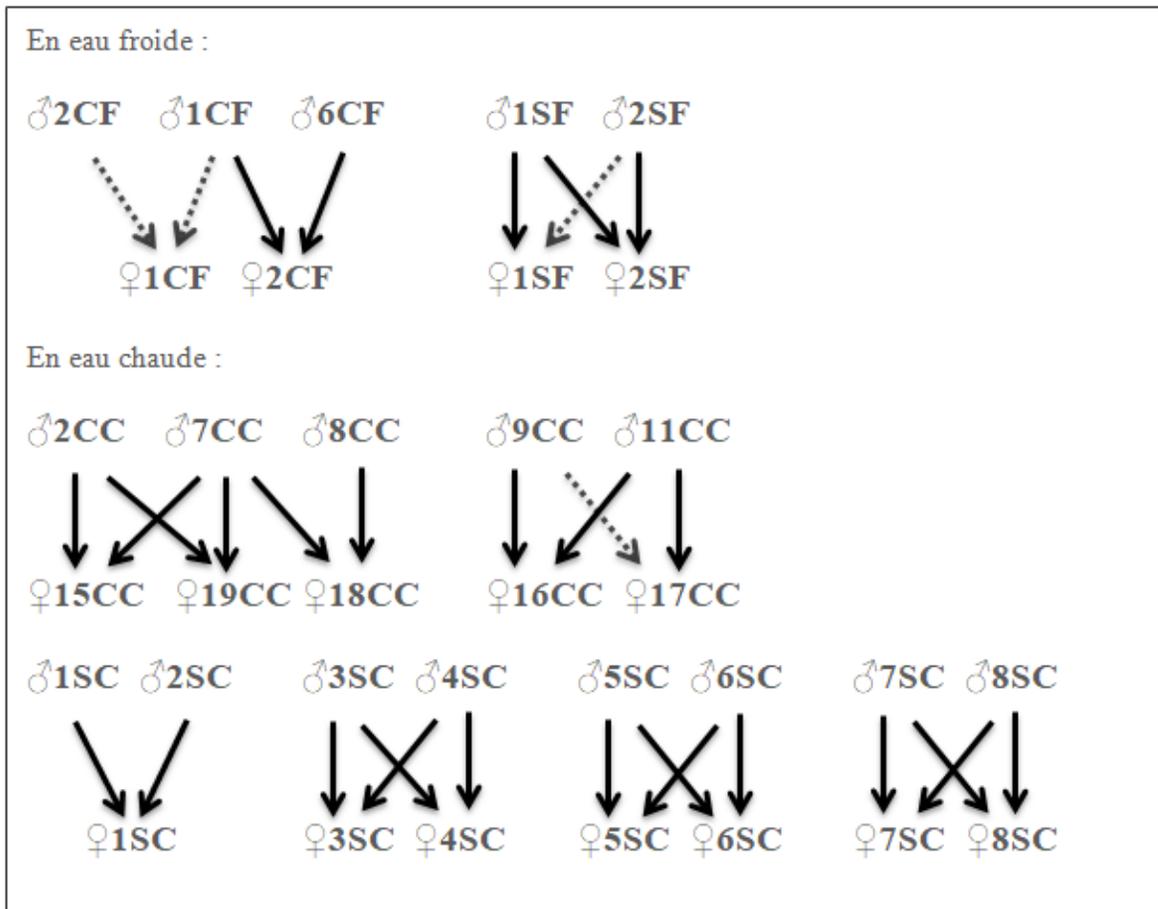


Figure 3 : Schéma des croisements effectués à l'automne 2018. Le symbole ♂ des mâles et ♀ des femelles est suivi par le numéro d'individu et des lettres identifiant lignées et traitements : la première lettre pour la lignée (C pour contrôle, S pour sélectionnée) la deuxième lettre pour le régime thermique lors de la maturation des gonades (C pour chaud et F pour froid). Les flèches pleines indiquent les familles qui ont survécu tandis que les flèches en pointillés indiquent que les familles n'ont pas survécu jusqu'au stade d'alimentation exogène.

2.4 INCUBATION DES ŒUFS ET PERIODE DE RÉSORPTION DU SAC VITELLIN

À Pointe-au-Père, la circulation de l'eau se fait en circuit ouvert, et l'eau douce en provenance du réseau municipal est doublement déchlorée (système pour l'ensemble de la

station, suivi d'une déchloration supplémentaire juste avant l'arrivée dans les bassins d'incubation). Le système d'incubation des œufs est composé de trois auges capables d'accueillir chacune au maximum onze clayettes. La circulation de l'eau dans les clayettes se fait du bas vers le haut, de manière à oxygéner correctement les œufs (Fig. 4A).

Une fois que tous les œufs d'une famille sont éclos, les clayettes sont retournées (une rotation horizontale de 180°) afin que la circulation de l'eau se fasse du haut vers le bas (Fig. 4B) pour stimuler les alevins lors du stade d'initiation à la nage « *swim-up* ». À noter que la position de la clayette n'a pas été prise en compte du fait que les différentes familles ont souvent été changées de clayettes lors des ménages.

Le régime thermique d'incubation des œufs a suivi les variations saisonnières (entre 10,5°C en début de période d'incubation et 3°C au mois de février), jusqu'à l'installation de chauffe-eaux pour favoriser le début de l'alimentation exogène (Fig. 5). La température utilisée pour le début d'alimentation exogène chez l'omble de fontaine est normalement aux environs de 8°C.

2.5 ÉCHANTILLONNAGE

Pour chaque famille, deux échantillonnages ont été effectués : un à 100% d'éclosion, et un à la résorption du sac vitellin (début de l'alimentation exogène). Des mesures ont été prises à ces deux stades, à l'aide d'un vernier, sur 50 individus par famille. Dans les familles où le nombre d'alevins survivants était faible, les mesures ont été faites sur 25 individus. La longueur standard (Ls) a été mesurée aux deux stades, tandis que l'axe long (Al) et l'axe court (Ac) du sac vitellin ont été mesurés au stade éclosion (Fig. 6). L'axe long et l'axe court du sac vitellin ont servi à calculer le volume du sac vitellin sur la base du calcul d'une forme cylindrique (Perry et al., 2004) en utilisant la formule suivante :

$$Al \times \left(\frac{Ac^2}{2}\right) \times \pi$$

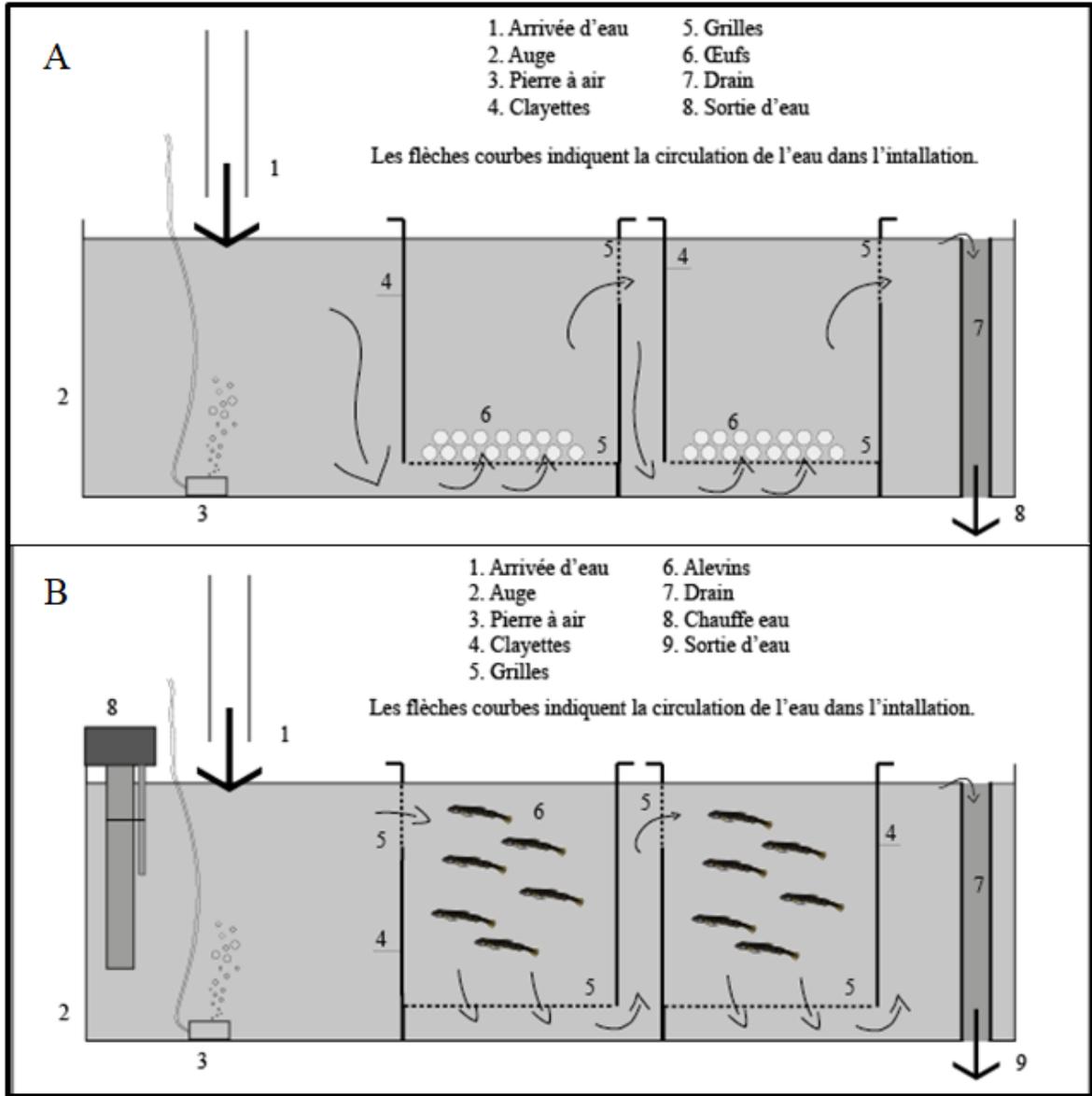


Figure 4 : Schéma du système d'incubation des œufs (A) et du système d'élevage des alevins (B). Seulement deux clayettes sont représentées, mais la capacité maximale d'une auge est de onze clayettes. L'eau est en gris clair. (A) La circulation se fait du bas vers le haut pour une meilleure oxygénation et (B) du haut vers le bas pour stimuler les alevins lors de l'initiation à la nage. L'eau qui arrive dans les auges est passée au préalable par des déchlorinateurs.

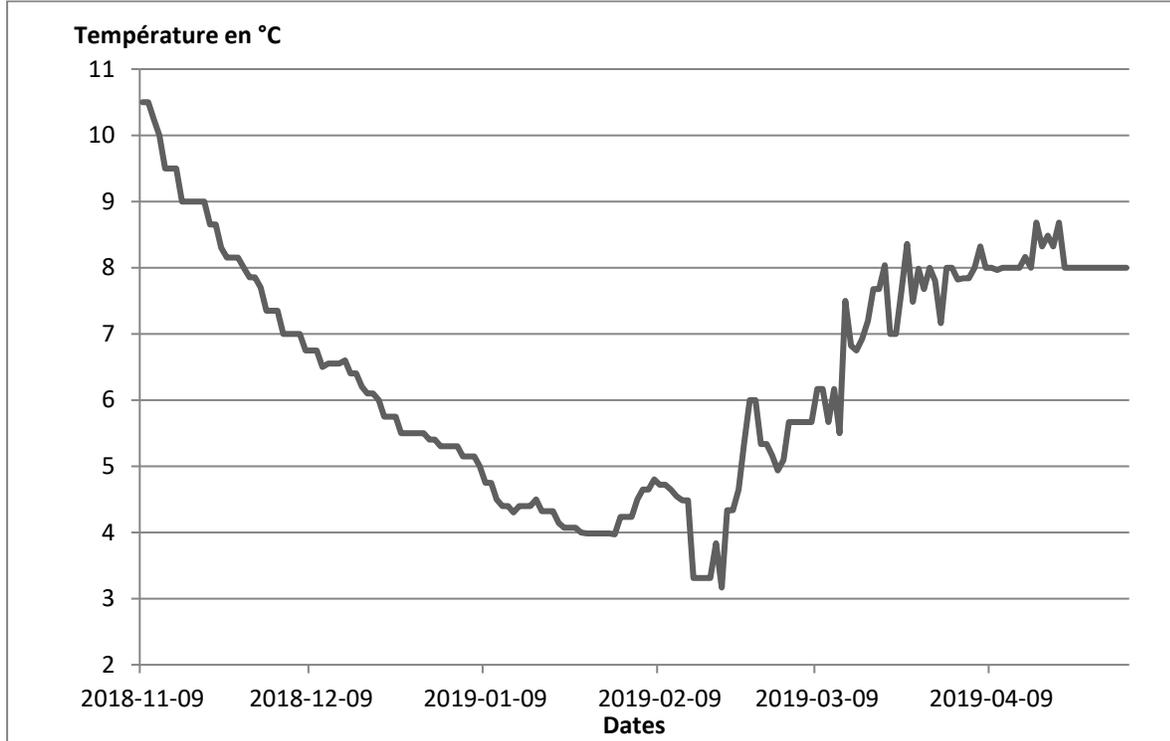


Figure 5 : Courbe de température d’incubation des œufs et des alevins. La première partie de la courbe, la partie descendante, suit les températures saisonnières. À partir du 19/02/2019, des chauffe-eaux ont été installés dans les auge, la température a été progressivement augmentée afin d’atteindre 8°C pour favoriser l’alimentation exogène des alevins.

Le nombre de morts pour chaque croisement a été comptabilisé quotidiennement afin de déterminer le pourcentage de survie pour chacun des croisements utilisés et aux deux stades de développement (à 100% d’éclosion et à la résorption du sac vitellin). Le temps de développement pour chaque famille a été calculé en degrés-jours en faisant la somme des températures mesurées à chaque jour écoulé entre la fécondation et le stade visé. Pour le premier échantillonnage (100% éclosion), le temps de développement a été compté du jour de la fécondation au jour où 100% d’éclosion des alevins a été observé. Pour le second échantillonnage (à la résorption du sac vitellin), le temps de développement a été compté du jour de la fécondation jusqu’au jour où nos observations ont indiqué une résorption du sac vitellin chez l’ensemble des individus d’une même famille.

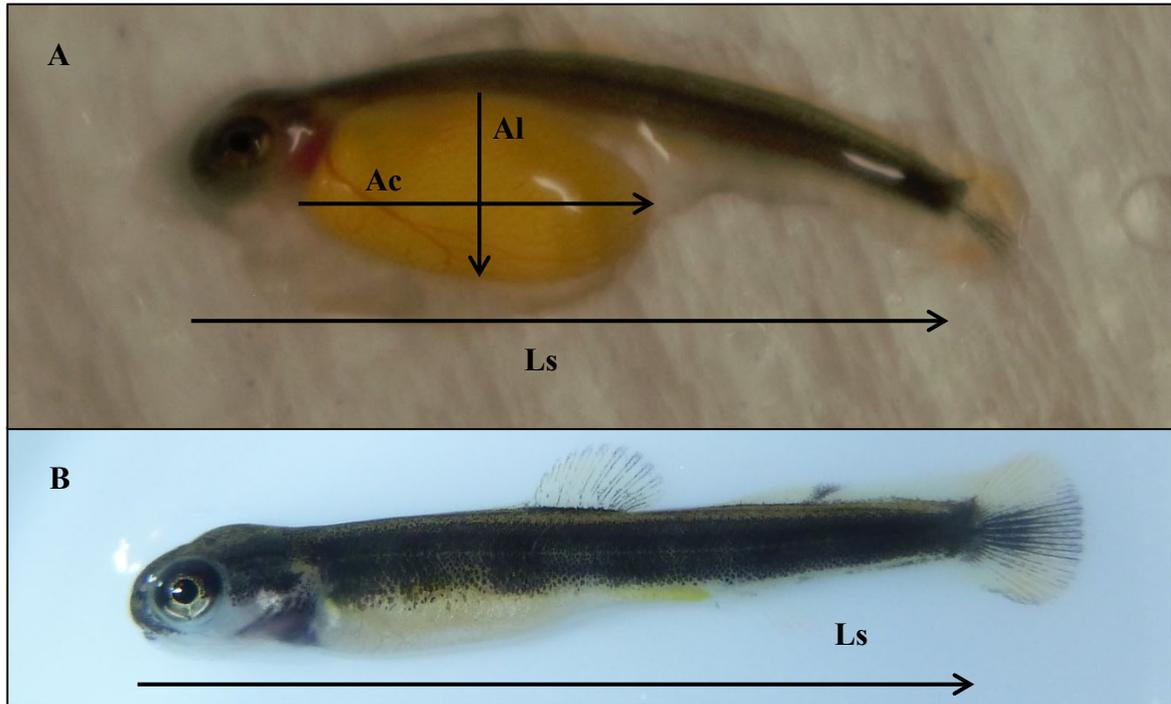


Figure 6 : Exemple de la prise de mesure sur les alevins à l'éclosion (A) et à la résorption du sac vitellin (B). La longueur standard (Ls) se mesure du bout de la tête à la démarcation entre la chair et la nageoire caudale. Al : axe long du sac vitellin ; Ac : axe court du sac vitellin.

2.6 ANALYSES STATISTIQUES

La normalité des données et l'homogénéité des variances ont été testées respectivement à l'aide des tests de Kolmogorov-Smirnov et de Levene (Statistica, version 6.1.478, Statsoft). Les données n'ont pas eu à être transformées.

Les effets aléatoires et fixes ont été évalués à l'aide de modèles linéaires mixtes pour les données de longueurs et de volume, et de modèles linéaires généralisés mixtes pour les données de survie (R version 4.0.2, package lme4). Les différents modèles incluent les effets aléatoires associés aux parents (identité de la mère [MOTHER] et identité du père [FATHER]) ainsi que les effets fixes associés à la température d'exposition des géniteurs

en période de maturation sexuelle (T_MAT) et la lignée (LIGNEE). Des modèles linéaires (R version 4.0.2) ont été utilisés pour les données de temps de développement puisque les effets aléatoires n'étaient pas significatifs pour ces modèles. Une variable « dummy » a été créée et composée aléatoirement de valeurs allant de 1 à 3 (pour des raisons de stabilité) afin de construire un modèle nul ne contenant aucune des variables étudiées, nécessaire pour la comparaison des modèles entre eux (R version 4.0.2, package lme4). À posteriori, après vérification, même si plusieurs valeurs lui ont été assignées, cette variable n'expliquait aucune part de la variance totale.

Afin de tester la significativité des effets aléatoires, différents modèles ont été construits pour chaque variable réponse (survie, temps de développement, volume du sac vitellin et longueur standard) :

- le modèle INTER n'incluait que les variables T_MAT et LIGNEE en interaction, et la variable « dummy »
- le modèle M incluait les variables T_MAT et LIGNEE en interaction et la variable MOTHER, et la variable « dummy »
- le modèle F incluait les variables T_MAT et LIGNEE en interaction et la variable FATHER, et la variable « dummy »
- le modèle COMPLET incluait les variables T_MAT et LIGNEE en interaction et les variables MOTHER et FATHER, et la variable « dummy ».

Les modèles M et F ont été comparés aux modèles INTER et COMPLET avec une approche REML (REstricted Maximum Likelihood) afin de déterminer la significativité des effets aléatoires. Pour que l'effet aléatoire soit significatif, la déviance, calculée à l'aide de la formule :

$$-2(\text{LogLikelihood1}-\text{LogLikelihood2})$$

entre les deux modèles doit être supérieure ou égale à 3,84 ($P < 0,05$ selon une distribution de chi carré) (voir Vega-Trejo et al., 2018). Suite à ces quatre comparaisons, si les effets

aléatoires étaient significatifs (survie, volume du sac vitellin et longueur standard), les variables FATHER et MOTHER étaient conservées dans les modèles testant la significativité des effets fixes. Pour les modèles sur le temps de développement, ces variables n'ont pas été conservées.

Afin de tester la significativité des effets fixes, les modèles suivants ont été construits pour les variables réponses survie, volume du sac vitellin et longueur standard :

- le modèle COMPLET incluait les variables T_MAT et LIGNEE en interaction et les variables MOTHER et FATHER,
- le modèle SANS_INTER incluait les variables fixes LIGNEE et T_MAT sans interaction et les variables MOTHER et FATHER,
- le modèle LIGNEE incluait la variable LIGNEE et les variables MOTHER et FATHER,
- le modèle T_MAT incluait la variable T_MAT et les variables MOTHER et FATHER,
- le modèle NUL n'incluait que les variables MOTHER et FATHER.

Les modèles COMPLET et SANS_INTER ont été comparés entre eux par le biais d'ANOVAs avec une approche ML afin de déterminer la significativité de l'interaction des effets fixes, au seuil de $\alpha = 0,05$. En absence d'interaction significative, les modèles LIGNEE et T_MAT ont été comparés chacun aux modèles COMPLET et NUL par le biais d'ANOVAs avec une approche ML afin de déterminer la significativité de chaque effet fixe. Une fois l'ensemble des variables fixes et aléatoires sélectionnées, le modèle retenu fut analysé avec une REML par RStudio pour obtenir les estimations finales des effets.

Le coefficient de détermination R^2 permettant de quantifier la proportion de variance expliquée par un modèle a été calculé grâce à la fonction rsquared du package lme4. Cette fonction a permis de différencier le R^2_m (marginal) et le R^2_c (conditionnel),

donnant la proportion de la variance expliquée par les effets fixes (R^2_m) et par l'ensemble des effets fixes et aléatoires (R^2_c) du modèle testé (Nagakawa et al., 2017).

2.6.1 Modèles animaux

Les pédigrées issus des croisements ont servi à la construction de modèles animaux (ASReml-R, version 4, VSN, voir aussi Wilson et al., 2010, Butler et al., 2017) afin d'estimer plus efficacement les contributions des effets aléatoires sur la variance phénotypique totale de la survie, de la longueur standard et du volume du sac vitellin aux deux stades étudiés. En effet, le modèle animal permet de mieux décortiquer les différentes composantes de variance (génétique et parentale) et d'intégrer des interactions avec des effets environnementaux plus efficacement qu'un design simple par modèle mixte où les composantes paternelle et maternelle sont utilisées pour calculer la variance génétique. Un total de neuf modèles animaux ont été construits (Tableau 1). Ayant obtenu un effet significatif de la lignée sur la longueur standard des alevins aux deux stades étudiés, les analyses sur ce trait ont été faites séparément pour la lignée contrôle et la lignée sélection, afin de comparer les effets parentaux selon la lignée.

Le choix des modèles les plus pertinents (vraisemblance) a été effectué en comparant les critères d'informations d'Akaike (AIC). Ils ont été calculés selon la formule suivante :

$$AIC = -2\log(L) + 2K$$

où $\log(L)$ est le logarithme de la fonction de vraisemblance et K le nombre de paramètres estimés dans le modèle animal soit V_A , V_M , V_F , $V_M \times V_F$. Les poids des AIC de chaque modèle ont été calculés à partir des ΔAIC (différence entre l'AIC d'un modèle et l'AIC le plus faible obtenu parmi tous les modèles) de sorte que le poids AIC d'un modèle i est égal à

$$AIC_i = \exp(\Delta AIC_i) / \sum (\exp(\Delta AIC))$$

Tableau 1 : Composition des modèles avec les effets additifs, les effets liés à l'identité de la mère, du père et de la famille

Modèles	Effets			
	Additif	Mère	Père	Famille
Nul				
VA	×			
VM		×		
VF			×	
VA+VM	×	×		
VA+VF	×		×	
VA+VM+VF	×	×	×	
VM+VF		×	×	
VA+VM+VF+VM×VF	×	×	×	×

VA étant la composante de la variance génétique additive, VM la composante de la variance des effets maternels, VF la composante de la variance des effets paternels et VM×VF la composante de la variance des effets de la famille. Les effets « famille » représentent les effets d'interaction entre les phénotypes maternel et paternel sur le phénotype du rejeton, modélisé par la covariance des effets parentaux.

Il est à noter que nous avons rencontré des problèmes de convergence au moment de l'exécution de certains modèles dans ASReml-R. Ces modèles n'ont alors pas été retenus pour la suite des analyses ci-dessous.

Les modèles qui ont été retenus sont ceux dont le poids de l'AIC était le plus élevé (Vega-Trejo et al., 2018). Pour les traits survie et longueur standard, plusieurs modèles avaient un poids AIC non négligeable (poids AIC > 11%). Afin d'estimer au mieux chaque composante de la variance pour ces traits, des estimations moyennes ont été calculées (ligne « Estimation moyenne », Annexe I) pour chaque composante de la variance selon Vega-Trejo et al. (2018). L'estimation d'une composante de variance V^* (ainsi que son écart type associé) a été calculée en pondérant les V_i estimations de la variance du modèle i avec les poids AIC du modèle i selon la formule :

$$V^* = \Sigma (V_i \times w_i)$$

À partir de ces estimations, les estimations des proportions de la variance phénotypique et l'héritabilité ont ensuite été calculées comme suit:

$$h^2 = V_A/V_P$$

$V_P = \Sigma$ des composantes de la variance; la part maternelle = V_M/V_P ; la part paternelle = V_F/V_P .

RÉSULTATS

Les valeurs moyennes (\pm é.-t.) obtenues pour chaque trait (survie, temps de développement, volume du sac vitellin et longueur standard), à chaque traitement (lignée sélection et contrôle, régime thermique des géniteurs chaud et froid) et à chaque stade de développement (éclosion et résorption du sac vitellin) sont montrées au Tableau 2. Les résultats des analyses de vraisemblances sur les modèles animaux ont été compilés dans un tableau permettant la détermination des modèles les plus performants, regroupant toutes les composantes des variances et les estimations moyennes de ces composantes pour chaque trait (Annexe I).

3.1 SURVIE

3.1.1 Éclosion

La température utilisée durant la maturation des gonades n'a eu aucun effet significatif sur le pourcentage de la survie à l'éclosion (Tableau 3) et les pourcentages de survie étaient similaires entre les deux lignées. La valeur moyenne de la survie à l'éclosion était de $62,9 \pm 25,2$ %. Les effets parentaux étaient significatifs et expliquaient 12 % de la variance pour la survie à l'éclosion (Tableau 3). De plus, l'analyse du modèle animal a montré que la portion de la variance associée à la mère (0,80) était près de 10 fois supérieure à celle associée à l'identité du père et que l'héritabilité mesurée pour ce trait à ce stade était très faible (0,06) (Tableau 4).

Tableau 2 : Survie, temps de développement, volume du sac vitellin et longueur standard aux stades éclosion et résorption du sac vitellin pour chaque lignée et régime de température. Moyennes \pm é.t.

Lignée		Sélection	Sélection	Contrôle	Contrôle
Régime de température en		Chaud	Froid	Chaud	Froid
période de développement					
gonadique					
N (familles)		14	3	9	2
Survie (%)	Éclosion	57,3 \pm 28,2	81,9 \pm 9,9	64,3 \pm 24,9	66,9 \pm 5,8
	Résorption	54,2 \pm 27,8	79,0 \pm 8,9	60,5 \pm 25,1	60,9 \pm 7,4
Temps développement (degrés-jours)	Éclosion	497,0 \pm 24,3	477,0 \pm 15,7	481,0 \pm 19,6	471,0 \pm 25,5
	Résorption	771,0 \pm 30,2	791,0 \pm 19,8	752,0 \pm 39,6	808,0 \pm 16,3
N (alevins)		675	150	450	100
Volume du sac vitellin (mm ³)		60,1 \pm 25,8	64,0 \pm 36,9	65,1 \pm 23,6	36,1 \pm 17,3
Longueur standard (mm)	Éclosion	17,3 \pm 0,9	16,4 \pm 1,0	16,3 \pm 0,8	15,5 \pm 0,7
	Résorption	23,3 \pm 0,9	22,7 \pm 0,8	22,5 \pm 1,2	21,3 \pm 0,8

Tableau 3 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la survie des alevins à l'éclosion

Survie éclosion			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	χ^2	<i>P</i>
Température	-0,305 \pm 0,523	0,323	0,57
Lignée	0,135 \pm 0,434	0,083	0,77
Température \times Lignée	-0,387 \pm 1,079	0,128	0,72
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>		
Mère	0,546	3825,8	< 0,001
Père	0,142	1842,8	< 0,001
Résiduelle	1		
R^2	0,12		

Les valeurs de χ^2 et *P* sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

3.1.2 Résorption du sac vitellin

Ni la température en période de maturation des gamètes, ni la lignée, ni l'interaction entre ces deux facteurs n'ont eu d'effets significatifs sur le pourcentage de survie des alevins au stade de résorption du sac vitellin (Tableau 5). À ce stade, la survie moyenne pour l'ensemble des familles était de $59,3 \pm 25$ %. Les effets parentaux étaient significatifs et les identités parentales expliquaient 13 % de la variance observée (Tableau 5). De plus,

Tableau 4 : Estimation des parts relatives de la variance totale et héritabilité (h^2) des traits d'après les composantes obtenues dans les analyses des modèles animaux (voir composantes de variance, Annexe I)

Modèles	h^2	Part maternelle	Part paternelle	Part résiduelle	Part VM \times VF
Survie					
<i>Éclosion</i>	0,06	0,80	0,08	0,07	
<i>Résorption</i>		0,73	0,09	0,18	
Volume du sac vitellin	0,21	0,45	0	0,14	0,20
Longueur					
<i>Éclosion sélection</i>	0,17	0,54	0,04	0,25	
<i>Éclosion contrôle</i>	0,34	0,34	0,08	0,24	
<i>Résorption sélection</i>	0,46	0,04	0	0,39	0,11
<i>Résorption contrôle</i>	0,75	0,09	0,03	0,13	

Tableau 5 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la survie des alevins à la résorption

Survie résorption du sac vitellin			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	χ^2	<i>P</i>
Température	-0,314 \pm 0,520	0,347	0,56
Lignée	0,191 \pm 0,431	0,181	0,67
Température \times Lignée	-0,398 \pm 1,064	0,140	0,71
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>		
Mère	0,493	3274,5	< 0,001
Père	0,196	1454,8	< 0,001
Résiduelle	1		
<i>R</i> ²	0,13		

Les valeurs de χ^2 et *P* sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

L'analyse du modèle animal a montré que la part maternelle représente environ 73 % de la variance totale alors que la part paternelle en représente 9 % (Tableau 4).

3.2 TEMPS DE DEVELOPPEMENT

3.2.1 Éclosion

Ni le régime thermique utilisé en fin de période de maturation sexuelle, ni la lignée, ni l'interaction entre ces deux facteurs n'ont eu d'effets significatifs sur la durée de développement entre le moment de la fécondation et l'éclosion (Tableau 6). Pour l'ensemble des familles, la durée moyenne du développement était de 488,1 \pm 23,2 degrés-

jours à l'éclosion. Les identités parentales n'ont pas contribué de façon significative à la variance phénotypique pour ce trait (Tableau 6).

Tableau 6 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le temps de développement des alevins de la fécondation à l'éclosion

Temps de développement éclosion			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	<i>F</i>	<i>P</i>
Température	16,73 \pm 11,18	2,34	0,15
Lignée	14,31 \pm 8,70	2,81	0,11
Température \times Lignée	10,43 \pm 22,44	0,22	0,65
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>	χ^2	<i>P</i>
Mère	242,5	1,153	0,28
Père	332,9	0,675	0,41
Résiduelle	69,4		
<i>R</i> ²	0,04		

Les valeurs statistiques et P sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

3.2.2 Résorption du sac vitellin

Contrairement au stade précédent, la température en période de maturation gonadique a eu un effet significatif sur le temps de développement entre l'éclosion et la résorption du sac vitellin (Tableau 7). Ces effets expliquent 15 % de la variance pour ce trait à ce stade. Le temps de développement était significativement plus court lorsque les parents avaient subi un régime thermique dit « chaud » lors de la fin de leur maturation sexuelle (Fig. 7).

Par contre, aucune interaction entre la température de maturation gonadique et la lignée n'a été observée et seulement l'identité maternelle contribuait de façon marginalement non significative à la variance phénotypique pour ce trait (Tableau 7).

Tableau 7 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le temps de développement des alevins de la fécondation à la résorption du sac vitellin

Temps de développement résorption du sac vitellin			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	F	P
Température	-34,53 \pm 16,13	4,60	0,04
Lignée	12,09 \pm 13,51	0,94	0,34
Température \times Lignée	36,7 \pm 32,83	1,25	0,28
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>	χ^2	
Mère	654,7	3,34	0,07
Père	0	0	1
Résiduelle	489,1		
R^2	0,15		

Les valeurs statistiques et P sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

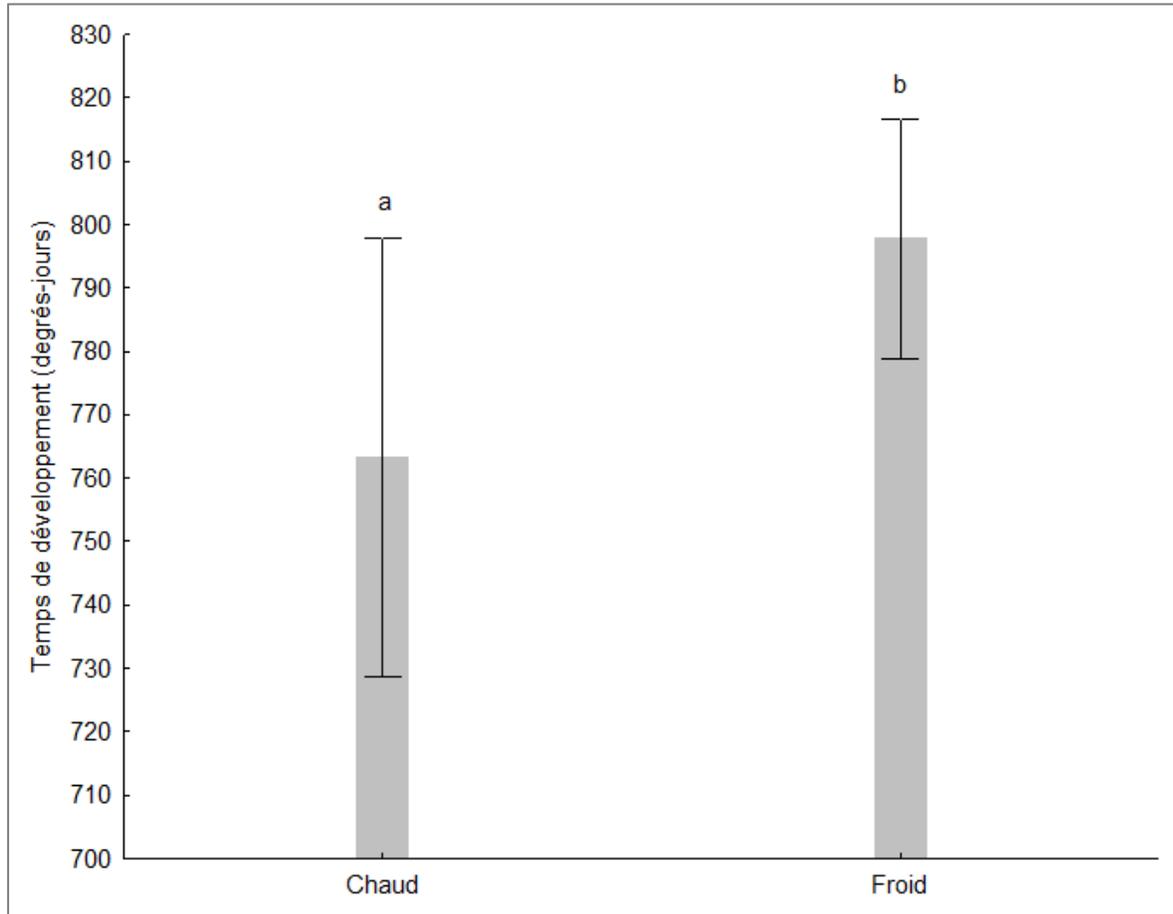


Figure 7 : Temps de développement de l'éclosion à la résorption du sac vitellin pour les alevins issus d'un croisement de géniteurs ayant subi un régime thermique « Chaud » ou « Froid » pendant la fin de la période de maturation sexuelle. Moyennes \pm écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

3.3 VOLUME DU SAC VITELLIN

Ni le régime thermique utilisé en fin de période de maturation sexuelle, ni la lignée, ni l'interaction entre ces deux facteurs n'ont eu d'effet significatif sur le volume du sac vitellin des alevins à l'éclosion (Tableau 8). Le volume du sac vitellin est en moyenne de $60,4 \pm 27 \text{ mm}^3$. Des effets parentaux significatifs ont été observés et expliquent 79 % de la variance phénotypique. De plus, l'analyse du modèle animal a montré que l'identité de la

mère représente 45 % de la variance totale, alors que l'effet d'interaction entre les phénotypes maternel et paternel sur le phénotype du rejeton représente 20 %. L'héritabilité mesurée pour ce trait est de 0,21 (Tableau 4).

Tableau 8 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur le volume du sac vitellin des alevins

Volume du sac vitellin			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	χ^2	<i>P</i>
Température	4,37 \pm 18,31	0,051	0,82
Lignée	6,18 \pm 14,98	0,184	0,67
Température \times Lignée	-51,31 \pm 37,94	2,196	0,14
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>		
Mère	606,6	1167,4	< 0,001
Père	175,9	639,8	< 0,001
Résiduelle	205,8		
R^2_m	0		
R^2_c	0,79		

Les valeurs de χ^2 et *P* sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

3.4 LONGUEUR STANDARD

3.4.1 Éclosion

Les alevins issus de la lignée sélection étaient significativement plus longs que ceux de la lignée contrôle (Fig. 8, Tableau 9). Le régime thermique utilisé en fin de période de maturation sexuelle n'a pas eu d'effet significatif sur ce trait et l'interaction entre ces deux

facteurs n'était pas significative. La variance de longueur standard à l'éclosion est expliquée significativement par les effets parentaux. La variance phénotypique des alevins de la lignée sélection est représentée à 54 % par l'identité de la mère et à 4 % par l'identité du père et l'héritabilité est de 0,17 (Tableau 4). Pour les alevins de la lignée contrôle, l'identité de la mère et du père représentent respectivement 34 % et 8 % de la variance phénotypique et l'héritabilité est de 0,33.

3.4.2 Résorption du sac vitellin

Au moment de la résorption du sac vitellin, les alevins issus de la lignée sélection étaient significativement plus longs que ceux de la lignée contrôle (Fig. 9, Tableau 10). On observe aussi que les alevins dont les parents ont subi un régime thermique plus chaud ont une tendance marginalement non significative à être plus longs. L'interaction du régime thermique avec la lignée n'était pas significative. La variance de ce trait est expliquée significativement par les effets parentaux. Pour les alevins de la lignée sélection, l'effet d'interaction entre les phénotypes maternel et paternel sur le phénotype du rejeton représente 11 % de la variance (Tableau 4), l'identité de la mère 4 % et l'identité du père a un effet négligeable. L'héritabilité de ce trait est de 0,46. Pour les alevins de la lignée contrôle, environ 9 % de la variance phénotypique est représentée par l'identité de la mère et 3 % par l'identité du père. L'héritabilité est de 0,75.

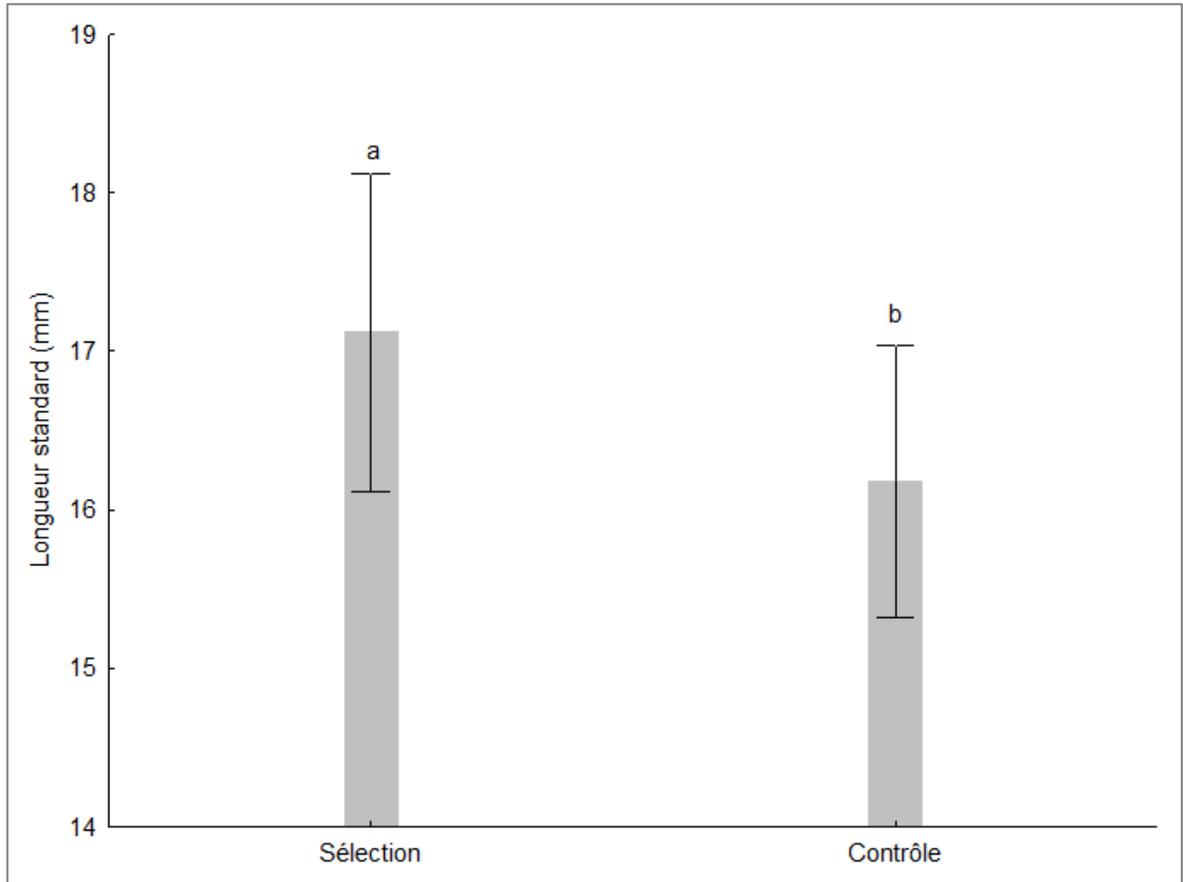


Figure 8 : Longueurs standards (en mm) à l'éclosion pour les alevins de la lignée « Sélection » et de la lignée « Contrôle ». Moyennes \pm écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

Tableau 9 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la longueur standard des alevins à l'éclosion

Longueur standard éclosion			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	χ^2	<i>P</i>
Température	0,424 \pm 0,60	1,09	0,30
Lignée	1,058 \pm 0,42	5,97	0,015
Température \times Lignée	-0,391 \pm 1,10	0,16	0,69
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>		
Mère	0,568	841,8	< 0,001
Père	0,117	425,0	< 0,001
Résiduelle	0,358		
R^2_m	0,21		
R^2_c	0,72		

Les valeurs de χ^2 et *P* sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

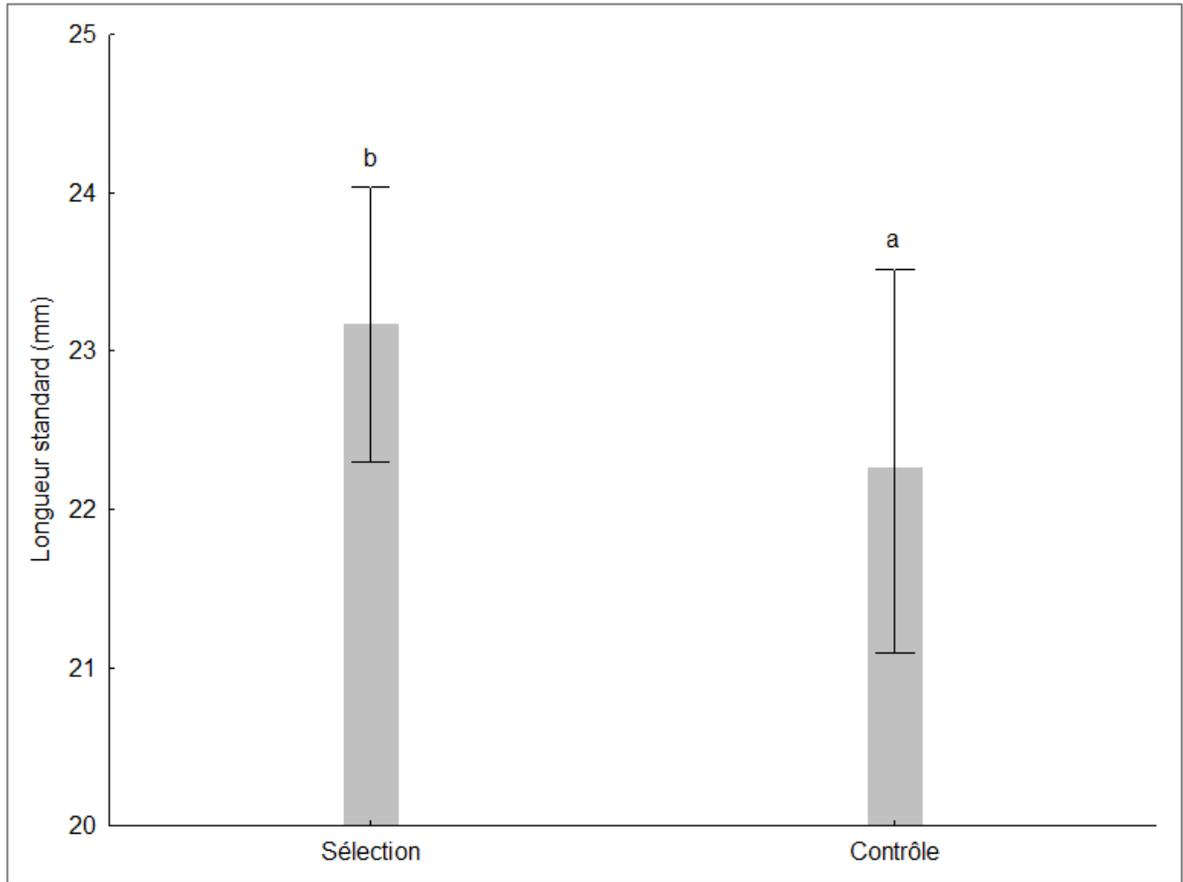


Figure 9 : Longueurs standards (en mm) à la résorption du sac vitellin pour les alevins de la lignée « Sélection » et de la lignée « Contrôle ». Moyennes \pm écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

Tableau 10 : Effets de la lignée et du régime de température lors de la maturation gonadique sur la longueur standard des alevins à la résorption

Longueur standard résorption du sac vitellin			
Effets fixes	Taille de l'effet (\pm erreur-type)	χ^2	<i>P</i>
Température	0,725 \pm 0,485	3,679	0,06
Lignée	0,882 \pm 0,368	5,477	0,019
Température \times Lignée	-0,699 \pm 0,863	0,807	0,37
<u>Effets aléatoires</u>	<u>Variance</u>		
Mère	0,347	420,0	< 0,001
Père	0,144	301,2	< 0,001
Résiduelle	0,613		
R^2_m	0,15		
R^2_c	0,53		

Les valeurs de χ^2 et *P* sont rapportées pour les différents modèles testés ainsi que l'ampleur des effets fixes et les composantes de variance aléatoire. Les niveaux de références sont « froid » pour la Température et « contrôle » pour la Lignée.

DISCUSSION

Les objectifs de cette étude étaient de vérifier comment la survie, le temps de développement, le volume du sac vitellin et la croissance à l'éclosion et à la résorption du sac vitellin étaient affectés par le processus de sélection génétique et par la température subie par les parents en période de maturation gonadique. Globalement la température subie par les géniteurs n'a eu que peu d'effets (temps de développement à la résorption) alors que la sélection a eu un effet significatif sur les longueurs des alevins aux deux stades étudiés. À l'éclosion et à la résorption du sac vitellin, la part de la variance maternelle qui explique la variabilité des phénotypes considérés est beaucoup plus importante que la part de variance paternelle.

La part des variations phénotypiques expliquée par la composante de variance maternelle est significative pour tous les traits sauf le temps de développement. Ceci n'est sans doute pas surprenant compte tenu de l'investissement maternel dans le vitellus chez plusieurs espèces de poissons, ce qui a nécessairement des impacts sur la survie et la croissance pendant la période embryonnaire et la période d'alimentation endogène (à même les réserves du sac vitellin) (Kerrigan, 1997). Les réserves du sac vitellin sont constituées d'éléments indispensables pour le développement, la survie et la croissance et elles sont entreposées dans l'œuf, par la mère, au moment de la maturation des ovocytes (revu par Brooks et al., 1997). L'identité et l'histoire de vie de la mère sont les facteurs qui interviennent le plus dans la qualité du vitellus (revu par Brooks et al., 1997). La taille de la mère est également corrélée avec la taille des œufs, ainsi que la taille de la progéniture (*Oncorhynchus tshawytscha*, Heath et al., 1999). Le rôle de la qualité du vitellus sur différents traits de la progéniture a été mis en évidence chez de nombreuses espèces. Ainsi, Moodie et al., (1989) ont démontré que pour les dorés bleus (*Stizostedion vitreum*), la taille de l'œuf est corrélée avec le volume du sac vitellin et sa qualité, que des alevins issus

d'œufs plus gros ont des taux de croissance plus importants et que le sac vitellin d'alevins issus d'œufs plus petits était moins riche en lipides. Chez le saumon du Pacifique, des œufs plus gros engendrent des alevins plus grands tant à l'éclosion qu'en début d'alimentation exogène, mais présentant un développement (morphologie des nageoires) moins avancé que des alevins issus d'œufs plus petits (Hayashizaki et al., 1995). Cependant, si on peut comparer l'effet de la taille des œufs au sein d'une même espèce, les comparaisons inter-espèces sont plus hasardeuses. Ainsi, dans une étude comparant les effets de la taille des œufs entre la truite fardée (*Oncorhynchus clarki clarki*) et la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), Hawkins et Foote (1998) n'ont pas trouvé de différence significative pour les traits de succès de la fécondation, de survie, du temps de développement entre l'éclosion et l'alimentation exogène, de l'absorption du vitellus par rapport au poids total de l'alevin et de l'efficacité de conversion du vitellus alors que les œufs des truites arc-en-ciel étaient en moyenne deux fois plus gros que ceux des truites fardées ($0,110 \pm 0,008\text{g}$ vs. $0,056 \pm 0,003$ et $0,051 \pm 0,001\text{g}$ pour les deux populations considérées).

Il est à noter que dans la présente étude nous avons observé que les effets maternels sur la survie perdurent jusqu'à la résorption du sac vitellin. Ces résultats sont contraires à ceux observés par Perry et al., (2005), qui avaient montré, chez l'omble de fontaine, que les effets maternels sur la survie disparaissent au moment de l'éclosion. Cependant, comme pour Perry et al., (2004), nous avons observé que les effets maternels sur la longueur des alevins sont importants en début de vie (0,54 et 0,34 pour les lignées sélection et contrôle respectivement) et qu'ils disparaissent après la résorption du sac vitellin (0,04 et 0,09 pour les lignées sélection et contrôle respectivement). Par contre, aucun effet maternel n'a été observé pour le temps de développement aux deux stades étudiés, alors que Perry et al., (2005) observaient un développement plus lent chez les progénitures des femelles anadromes que celles des femelles résidentes, du stade œillé au stade d'alimentation exogène.

Les effets paternels sont en général peu étudiés chez les poissons, sauf dans les cas où les pères procurent des soins aux jeunes (par ex. McGhee et Bell, 2014), mais il existe certaines preuves quant à l'existence d'effets paternels comme ceux rapportés par Vega-Trejo et al. (2018) qui ont étudié l'effet de l'âge du père et de la mère et de la consanguinité sur la progéniture du poisson-moustique (*Gambusia holbrooki*). Chez l'omble de fontaine, Perry et al. (2004) ont relevé des effets paternels sur la survie au stade œillé et au stade d'alimentation exogène. Dans notre étude, même si ils sont faibles, les effets paternels sur la survie à l'éclosion et à l'alimentation exogène sont significatifs. Ainsi l'importance de l'identité du père, bien que moins importante que celle de la mère (portion de variance expliquée entre 0,08 et 0,03) est toutefois significative pour les mêmes traits que pour l'identité de la mère, aux deux stades étudiés. Compte tenu de ce qui a été discuté ci-haut, cela reste quand même surprenant, l'investissement du père dans la qualité des jeunes étant considéré comme moindre. Des effets paternels sur le développement, la survie et la croissance des jeunes stades ont été montrés chez différentes espèces. Chez la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*, Fraboulet et al., 2009), l'identité du père a des effets significatifs sur le taux de croissance des larves, mais ces effets sont absents chez les juvéniles (Fraboulet et al., 2010). Chez la truite fardée et la truite arc-en-ciel, l'identité du père est associée à la variation de la capacité de l'alevin à convertir les réserves vitellines en masse corporelle (Hawkins et Foote, 1998) et chez le saumon atlantique, l'identité du père est associée à la fois à la variation de la survie et de la croissance des alevins (Garant et al., 2002). Les spermatozoïdes peuvent être une source de variance non génétique importante dans des modèles demi-frères et demi-sœurs, dans le cas où la contribution paternelle ne se limite qu'au sperme, i.e. absence de soins parentaux (Gasparini et al., 2017). Selon les mêmes auteurs, le stockage du sperme peut avoir des effets complexes sur la progéniture, car la durée de stockage affecte les caractéristiques de reproduction chez la descendance mâle (diminution de la qualité du sperme des fils), mais n'a aucun effet sur la survie ou la croissance de la progéniture. Les mécanismes spécifiques sous-jacents restent toutefois inconnus.

Dans la présente étude, les contributions paternelles sont faibles, voire négligeables, en comparaison avec les contributions maternelles. Reste également à savoir si les effets mesurés sont d'origine génétique ou d'origine épigénétique. Donelson et al., (2017) indiquent que la période du développement précoce (de la fécondation au début du développement des juvéniles) et la période de la reproduction sont les deux stades de vie où les conditions environnementales vécues par les parents peuvent influencer la génération suivante. Labbé et collaborateurs (2017) ont regroupé différentes études montrant que chez les mammifères, les gamètes mâles transmettent plus ou autant d'ADN méthylé que les gamètes femelles. Ils rapportent également que, chez le poisson rouge, la méthylation de l'ADN dans les spermatozoïdes est plus importante que dans les ovules. Ils indiquent également que le sujet mérite plus de recherches chez les autres familles de poissons pour tirer des conclusions générales pour ce groupe d'animaux. Une de nos hypothèses était que la température à laquelle les géniteurs sont exposés lors de la maturation sexuelle engendre des modifications de survie et de croissance aux stades éclosion et résorption du sac vitellin chez leur descendance. En effet la littérature sur les effets épigénétiques transgénérationnels indique que les modifications environnementales notamment la température peuvent engendrer la modification de traits phénotypiques chez la descendance. Or dans la présente étude, la température de maturation des géniteurs n'a eu que peu d'influence sur les variables considérées. Cependant, nous avons observé un effet significatif sur le temps de développement de l'éclosion à la résorption du sac vitellin. Cela suggère qu'il y a eu une transmission épigénétique de l'information liée au régime thermique et qu'ici, les alevins dont les parents ont subi un traitement thermique plus chaud se développent plus rapidement. On sait que chez les salmonidés, la température de l'eau affecte le temps de développement, de l'éclosion à la première alimentation exogène (revu par Jensen et al., 1989). Plus la température est élevée, plus le temps de développement est court, et au-dessus de 10°C d'incubation des œufs et d'élevage, le taux de survie diminue chez le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*, Heming, 1982). Par contre, chez la Chromie à épines (*Acanthochromis polyacanthus*), l'exposition des parents à différentes

températures a entraîné des différences de taux métabolique chez la descendance (Donelson et al., 2012). Si la transmission est épigénétique, on ne peut toutefois parler de transmission transgénérationnelle. En effet, pour identifier une véritable transmission transgénérationnelle, il faudrait utiliser un design expérimental incluant une F0 (imposition du stress environnemental), une F1 et une F2.

Dans notre étude, nous avons observé un effet de la lignée (et donc de la sélection génétique) sur la longueur standard aux deux stades. Ce n'est pas un résultat surprenant et il concorde avec les effets de sélection déjà démontrés auparavant chez l'omble de fontaine de la souche Laval, durant les premiers stades de vie. Bastien et al. (2011) ont confirmé que la longueur et la masse des individus, ainsi que l'âge à la maturité sexuelle étaient fortement héritables dans un processus de sélection. Crespel et al. (2012) ont obtenu des effets significatifs de la lignée sur la masse et la longueur à la fourche. La lignée a eu également un effet significatif sur la réponse et la tolérance au stress selon la souche (Crespel et al., 2011). L'ensemble de ces résultats souligne l'efficacité de la sélection. Il faut rappeler qu'une sélection couplée pour ces deux traits (croissance élevée et une maturation sexuelle tardive) est généralement présumée incompatible en raison des associations génétiques et phénotypiques négatives entre le taux de croissance ou la taille à l'âge et l'âge à la maturité sexuelle. Malgré ce processus de sélection combinée, au bout de deux générations, Bastien (2010) a obtenu un gain génétique bien supérieur à ce qui avait déjà été obtenu chez d'autres salmonidés en deux générations. Nos géniteurs étant issus de la cinquième génération, nous pouvons dire que les effets de la double sélection sont toujours visibles sur la longueur des alevins aux jeunes stades de vie.

Comme vu précédemment par Perry et al (2004 et 2005) ainsi que Crespel et al. (2013), les effets additifs remplacent petit à petit les effets maternels au moment de

l'alimentation exogène, à la disparition des réserves vitellines, pour la longueur standard pour les deux lignées étudiées (sélection et contrôle).

L'estimation de l'héritabilité pour la survie à la résorption n'a pas été possible à cause d'un problème d'application des modèles animaux au moment de tester l'effet de la variance additive sous ASReml-R. Malgré l'augmentation du nombre d'itérations, des singularités ont empêché la convergence des modèles testant les effets additifs. Nous n'avons alors conservé que les modèles qui réussissaient à converger (Annexe II) et calculé les estimations des parts de variances avec les estimations obtenues en Annexe I (tableau des estimations de variance) même si cela signifiait ne pas avoir d'héritabilité pour la survie à la résorption. Le nombre de familles était plus faible pour les conditions « froides ». Par conséquent, la puissance statistique des analyses de survie et de temps de développement était plus faible pour l'analyse de ce traitement. Il serait donc intéressant d'obtenir des résultats supplémentaires dans le futur, pour mieux étayer les effets du traitement « froid ».

On peut se demander si un écart de 2°C sur trois mois était suffisant pour induire un signal parental de type épigénétique. Le stade de la reproduction est l'un des deux stades identifiés comme importants pour la transmission d'une information environnementale à l'autre génération (Donelson et al. 2017). De plus, des études sur la transmission intergénérationnelle, mais il faut le spécifier, sur une espèce tropicale (*Acanthochromis polyacanthus*) et non une espèce de zone tempérée, ont montré qu'un réchauffement progressif de 1,5°C sur deux générations induisait une plus grande plasticité qu'un réchauffement de 3°C dès la première génération (Donelson et al. 2016). Les différences de méthylation de l'ADN sont fortement liées au développement de l'individu, notamment à son âge et au stade de développement. Chez des espèces anadromes, Gavery et al. (2019) soulignent que le processus de smoltification pourrait engendrer des modifications de la méthylation et ainsi estomper des effets de méthylation observés plus tôt dans le temps de développement. Dans notre cas, les stades de développement étudiés ont été choisis en fonction des travaux de Perry et al. (2004) qui suggéraient que le développement à la

frontière embryon-alevin était le point de bascule pour des changements ontogéniques d'architecture génétique, c'est-à-dire des effets maternels à ceux des effets génétiques du jeune lui-même.

Sans la mesure de méthylation, il est très difficile de déterminer si l'effet de la température sur le temps de développement à la résorption du sac vitellin est un effet génétique ou épigénétique. Pour les effets de la lignée, on peut supposer que nous avons observé des effets génétiques et donc, normalement, transgénérationnels. Toutefois, dans le cas d'effets de la température, il aurait été intéressant de vérifier si ceux-ci étaient ou non transgénérationnels, ce qui aurait exigé un suivi sur une génération ultérieure, tout en essayant d'obtenir plus de familles pour les différentes conditions afin de renforcer la puissance statistique sur les analyses de survie et de temps de développement. Les effets paternels pourraient également n'être visibles qu'à des stades ultérieurs. En ce sens, les expériences de challenges thermiques effectués sur les alevins 1+ dans le cadre de ce projet, mais par un autre expérimentateur, pour les différentes progénitures issues d'un même père pourraient nous en apprendre un peu plus. Cependant, dans ce dernier cas, seule l'identité du père est connue ce qui limite également l'interprétation de la nature des effets (par ex. effets de dominance), sauf si l'identité de la mère est reconstruite via des analyses génétiques en laboratoire.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude n'a pas permis d'établir si le régime thermique de deux degrés d'écart entre deux groupes de géniteurs d'omble de fontaine avait influencé la variation phénotypique chez la progéniture pour différents traits mesurés aux premiers stades de vie, à l'exception du temps de développement entre l'éclosion et la résorption du sac vitellin. Une étude similaire, mais effectuée sur trois générations, nous apporterait sans doute des réponses plus précises et spécifiques à la transmission du signal épigénétique. Par contre, les effets de la lignée (absence ou présence d'une sélection génétique) étaient présents pour la longueur standard aux deux stades de développement. La puissance de la sélection combinée pour deux traits, taille et absence de maturité sexuelle précoce, a été confirmée dans cette étude, ce qui indique que des améliorations de performance pour ces deux traits sont toujours possibles. L'influence maternelle sur la variance phénotypique des traits étudiés était bien plus importante que l'influence paternelle. En conclusion, pour notre hypothèse 1, effet du régime thermique sur les traits à l'éclosion et à la résorption du sac vitellin, on peut dire que celle-ci n'a pas été vérifiée. Également l'hypothèse 2 a été invalidée, étant donné l'absence d'effets du signal environnemental chez les géniteurs. Notre hypothèse 3 (part paternelle plus importante) n'a également pas été vérifiée, mais l'hypothèse 4 (effets maternels remplacés par des effets additifs entre l'éclosion et la résorption du sac vitellin) est partiellement confirmée. Ces travaux sont d'intérêt pour l'industrie aquacole puisqu'ils semblent démontrer qu'un écart de 2°C en période de maturation gamétique n'entraîne pas d'effets négatifs sur la survie de la progéniture. Ils confirment également que même après 6 générations, l'effet de domestication (sélection non dirigée) ne permet pas d'avoir les mêmes performances que la sélection pour la croissance aux jeunes stades, apportant des données nouvelles au suivi à long terme effectué sur la souche Laval.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BASTIEN A. (2010)** Évaluation d'un programme de sélection et identification des traits physiologiques liés à l'anadromie chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Ph.D. Thèse, Université du Québec à Rimouski, 150p.
- BASTIEN A., PERRY G.M.L., SAVARIA J.Y., BERNATCHEZ L. ET AUDET C. (2011)** Genetic gain for growth and delayed sexual maturation using a feral strain of anadromous brook trout. *North American Journal of Aquaculture*, 73: 24-33.
DOI: 10.1080/15222055.2011.544609
- BEAMAN J.E., WHITE C.R. ET SEEBACHER F. (2016)** Evolution of plasticity: Mechanistic link between development and reversible acclimation. *Trends in Ecology & Evolution*, 31: 237-249. DOI: 10.1016/j.tree.2016.01.004
- BERGER S.L., KOUZARIDES T., SHIEKHATTAR R. ET SHILATIFARD A. (2009)** An operational definition of epigenetics. *Genes & Development*, 23: 781-783.
DOI: 10.1101/gad.1787609
- BEROIS N., AREZO M.J., PAPA N.G., ET CLIVIO G.A. (2012)** Annual fish: developmental adaptations for an extreme environment. *WIREs Developmental Biology*, 1: 595-602. DOI: 10.1002/wdev.39
- BIRD A. (2002)** DNA methylation patterns and epigenetic memory. *Genes & Development*, 16: 6-21. DOI: 10.1101/gad.947102
- BIRD A. (2007)** Perception of epigenetics. *Nature*, 447: 396-398.
DOI: 10.1038/nature05913
- BOSSDORF O., RICHARDS C.L. ET PIGLIUCCI M. (2008)** Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11: 106-115. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x
- BOULA D., CASTRIC V., BERNATCHEZ L. ET AUDET C. (2002)** Physiological, endocrine, and genetic bases of anadromy in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, of the Laval River (Quebec, Canada). *Environmental Biology of Fishes*, 64: 229-242.
DOI: 10.1023/A:1016054119783
- BRADSHAW A.D. (1965)** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115-155.
- BROOKS S., TYLER C.R. ET SUMPTER J.P. (1997)** Egg quality in fish: what makes a good egg? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 387-416.
DOI: 10.1023/A:1018400130692

- BUTLER D.G., CULLIS B.R., GILMOUR A.R., GOGEL B.G. ET THOMPSON R. (2017)** ASReml-R Reference Manual Version 4. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK. En ligne : <https://asreml.kb.vsni.co.uk/wp-content/uploads/sites/3/2018/02/ASReml-R-Reference-Manual-4.pdf>
- CANTIN M. (2000)** Situation de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) dans la région de la capitale-nationale. Société de la faune et des parcs du Québec. Direction de l'aménagement de la faune de la capitale-nationale. Québec. 76 p. ISBN : 2-550-36455-4
- CARVAN M.J., KALLUVILA T.A., KLINGLER R.H., LARSON J.K., PICKENS M., MORAZAMORANO F.X., CONNAUGHTON V.P., SADLER-RIGGLEMAN I., BECK D. ET SKINNER M.K. (2017)** Mercury-induced epigenetic transgenerational inheritance of abnormal neurobehavior is correlated with sperm epimutations in zebrafish. PLoS One, 12(5): 1-26. DOI: 10.1371/journal.pone.0176155
- CHARMANTIER A. ET GARANT D. (2005)** Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 272: 1415-1425. DOI: 10.1098/rspb.2005.3117
- CHARMANTIER A., MCCLEERY R., COLE L., PERRINS C., KRUK L. ET SHELDON B. (2008)** Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science, 320: 800-803. DOI: 10.1126/science.1157174
- COOK C.J., WILSON C.C. ET BURNES G. (2018)** Impacts of environmental matching on the routine metabolic rate and mass of native and mixed-ancestry brook trout (*Salvelinus fontinalis*) fry. Conservation Physiology, 6: 1-12. DOI: 10.1093/conphys/coy023
- CRESPEL A., BERNATCHEZ L., GARANT, D. ET AUDET C. (2011)** Quantitative genetic analysis of the physiological stress response in three strains of brook charr *Salvelinus fontinalis* and their hybrids. Journal of Fish Biology, 79: 2019-2033. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.03149.x
- CRESPEL A., AUDET C., BERNATCHEZ L. ET GARANT D. (2012)** Effects of rearing environment and strain combination on heterosis in brook trout. North American Journal of Aquaculture, 74: 188-198. DOI: 10.1080/15222055.2012.672884
- CRESPEL A., BERNATCHEZ L., AUDET C. ET GARANT D. (2013)** Strain specific genotype–environment interactions and evolutionary potential for body mass in Brook charr (*Salvelinus fontinalis*). G3: Genes, Genomes, Genetics, 3: 379-386. DOI: 10.1534/g3.112.005017

- CUBAS P., VINCENT C. ET COEN E. (1999)** An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*, 401: 157-161. DOI: 10.1038/43657
- CURRY R.A., GEHRELS J., NOAKES D.L.G. ET SWAINSON R. (1994)** Effects of river flow fluctuations on groundwater discharge through brook trout, *Salvelinus fontinalis*, spawning and incubation habitats. *Hydrobiologia*, 277: 121-134. DOI: 10.1007/BF00016759
- CURRY R.A., BERNATCHEZ L., WHORISKEY F. ET AUDET C. (2010)** The origins and persistence of anadromy in brook charr. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20: 557-570. DOI: 10.1007/s11160-010-9160-z
- DONELSON J.M., MUNDAY P.L., MCCORMICK M.I. ET PITCHER C.R. (2012)** Rapid transgenerational acclimation of a tropical reef fish to climate change. *Nature Climate Change*, 2: 30-32. DOI: 10.1038/nclimate1323
- DONELSON J.M., WONG M., BOOTH D.J. ET MUNDAY P.L. (2016)** Transgenerational plasticity of reproduction depends on rate of warming across generations. *Evolutionary Applications*, 9: 1072-1081. DOI: 10.1111/eva.12386
- DONELSON J.M., SALINAS S., MUNDAY P.L. ET SHAMA L.N.S. (2017)** Transgenerational plasticity and climate change experiments: Where do we go from here? *Global Change Biology*, 24: 13-34. DOI: 10.1111/gcb.13903
- DONG H., LEI J., DING L., WEN Y., JU H. ET ZHANG X. (2013)** MicroRNA: function, detection, and bioanalysis. *Chemical Reviews*, 113: 6207-6233. DOI: 10.1021/cr300362f
- DOYON J.-F., HUDON C., MORIN R. ET WHORISKEY F.G. (1991)** Bénéfices à court terme des mouvements anadromes saisonniers pour une population d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Nouveau Québec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(11): 2212-2222. DOI: 10.1139/f91-260
- FALCONER D.S. ET MACKAY T.F.C. (1996)** INTRODUCTION TO QUANTITATIVE GENETICS. 4th edition ed.: Longman Group, Essex, UK, 464p.
- FRABOULET E., LAMBERT Y., LITVAK M. ET AUDET C. (2009)** The effects of latitudinal origin and paternal contribution on larval growth of winter flounder in a northern environment. *Transactions of The American Fisheries Society*, 138: 407-415. DOI: 10.1577/T08-014.1

- FRABOULET E., LAMBERT Y., TREMBLAY R. ET AUDET C. (2010)** Assessment of paternal effect and physiological cost of metamorphosis on growth of young winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* juveniles in a cold environment. *Journal of Fish Biology*, 76: 930-948. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02538.x
- FRASER J.M. (1981)** Comparative survival and growth of planted wild, hybrid, and domestic strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Ontario lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1672-1684. DOI: 10.1139/f81-216
- FURNESS A. I. (2016)** The evolution of an annual life cycle in killifish: adaptation to ephemeral aquatic environments through embryonic diapause. *Biological Reviews*, 91: 796-812. DOI: 10.1111/brv.12194
- GARANT D., FONTAINE P.M., GOOD S.P., DODSON J.J. ET BERNATCHEZ L. (2002)** The influence of male parental identity on growth and survival of offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolutionary Ecology Research*, 4: 537-549. DOI: 10.1.1.614.5000
- GARANT D., DODSON J.J. ET BERNATCHEZ L. (2003)** Differential reproductive success and heritability of alternative reproductive tactics in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Evolution*, 57: 1133-1141. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00322.x
- GASPARINI C., DOSSELLI R. ET EVANS J.P. (2017)** Sperm storage by males causes changes in sperm phenotype and influences the reproductive fitness of males and their sons. *Evolution Letters*, 1: 16-25. DOI: 10.1002/evl3.2
- GAVERY M.R. ET ROBERTS S.B. (2017)** Epigenetic considerations in aquaculture. *PeerJ* 5:e4147, 21p. DOI: 10.7717/peerj.4147
- GAVERY M.R., NICHOLS K.M., GOETZ G.W., MIDDLETON M.A. ET SWANSON P. (2018)** Characterization of genetic and epigenetic variation in sperm and red blood cells from adult hatchery and natural-origin steelhead, *Oncorhynchus mykiss*. *G3-Genes Genomes Genetics*, 8: 3723-3736. DOI: 10.1534/g3.118.200458.
- GAVERY M.R., NICHOLS K.M., BEREJIKIAN B.A., TATARA C.P., GOETZ G.W., DICKEY J.T., VAN DOORNIK D.M. ET SWANSON P. (2019)** Temporal dynamics of DNA methylation patterns in response to rearing juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in a hatchery versus simulated stream environment. *Genes (Basel)*, 10(5): 356p. DOI: 10.3390/genes10050356
- GHALAMBOR C.K., MCKAY J.K., CARROLL S.P. ET REZNICK D.N. (2007)** Adaptive versus non adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21: 394-407.

DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x

GRAHAM C.T. ET HARROD C. (2009) Implications of climate change for the fishes of British Isles. *Journal of Fish Biology*, 74: 1143-1205.

DOI: 10.1111/j.1095-8649.2009.02180.x

GUDERLEY H. (1990) Functional significance of metabolic responses to thermal acclimation in fish muscle. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259: 245-252.

DOI: 10.1152/ajpregu.1990.259.2.r245

HARLEY C.D.G., RANDALL HUGHES A., HULTGREN K.M., MINER B.G., SORTE C.J.B., THORNER C.S., RODRIGUEZ L.F., TOMANEK L. ET WILLIAMS S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9: 228-241. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x

HAWKINS D.K. ET FOOTE C.J. (1998) Early survival and development of coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*), steelhead (*Oncorhynchus mykiss*), and reciprocal hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 2097-2104. DOI: 10.1139/f98-099

HAYASHIZAKI K., HIROHASHI M. ET IDA H. (1995) Effect of egg size on the characteristics of embryos and alevins of chum salmon. *Fisheries science*. 61: 177-180. DOI: 10.2331/fishsci.61.177

HEATH D.D., FOX C.W. ET HEATH J.W. (1999) Maternal effects on offspring size: variation through early development of chinook salmon. *Evolution*, 53: 1605-1611. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1999.tb05424.x

HEMING T.A. (1982) Effects of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 184-190. DOI: 10.1139/f82-021

HOKANSON K.E.F., MCCORMICK J.H., JONES B.R. ET TUCKER J.H. (1973) Thermal requirements for maturation, spawning, and embryo survival of the brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 30: 975-984. DOI: 10.1139/f73-158

IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151p.

- ISENBERG I. (1979)** Histones. Annual Review of Biochemistry, 48: 159-191.
DOI: 10.1146/annurev.bi.48.070179.001111
- JENSEN A.J., JOHNSEN B.O. ET SAKSGÅRD L. (1989)** Temperature requirements in atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 46: 786-789.
DOI: 10.1139/f89-097
- KERRIGAN, B. (1997)** Variability in larval development of the tropical reef fish *Pomacentrus amboinensis* (Pomacentridae): the parental legacy. Marine Biology, 127: 395-402. DOI: 10.1007/s002270050026
- KONSTANTINIDIS I., SÆTROM P., MJELLE R., NEDOLUZHKO A.V., ROBLEDO D. ET FERNANDES J.M.O. (2020)** Major gene expression changes and epigenetic remodelling in Nile tilapia muscle after just one generation of domestication. Epigenetics, 15: 1052-1067. DOI: 10.1080/15592294.2020.1748914
- LABBÉ C., ROBLES V. ET HERRAEZ M.P. (2017)** Epigenetics in fish gametes and early embryo. Aquaculture, 472: 93-106. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2016.07.026
- LACASSE S. ET MAGNAN P. (1994)** Distribution post-glaciaire de l'omble de fontaine dans le bassin hydrographique du fleuve Saint-Laurent: impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, 83p.
- LE LUYER J., LAPORTE M., BEACHAM T.D., KAUKINEN K.H., WITHLER R.E., LEONG J.S., RONDEAU E.B., KOOP B.F. ET BERNATCHEZ L. (2017)** Parallel epigenetic modifications induced by hatchery rearing in a Pacific salmon. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 114: 12964-12969. DOI: 10.1073/pnas.1711229114
- LYNCH M. ET WALSH J. B. (1998)** Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 980p.
- MADEIRA D., NARCISO L., CABRAL H.N., VINAGRE C. ET DINIZ M.S. (2013)** Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 166: 237-243. DOI: 10.1016/j.cbpa.2013.06.008.
- MCADAM A.G., GARANT D. ET WILSON A.J. (2014)** The effects of others' genes: maternal and other indirect genetic effects. Dans : Quantitative genetics in the wild OUP Oxford. Charmantier, A., Garant, D., & Kruuk, L.E. (Eds.). (2014). Oxford University Press. 84-103.

DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199674237.001.0001

- MCGHEE K.E. ET BELL A.M. (2014)** Paternal care in a fish: epigenetics and fitness enhancing effects on offspring anxiety. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1794): 6p. DOI: 10.1098/rspb.2014.1146
- MOODIE G.E.E., LOADMAN N.L., WIEGAND M.D. ET MATHIAS J.A. (1989)** Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 516-521. DOI: 10.1139/f89-069
- NAKAGAWA S., JOHNSON P.C.D. ET SCHIELZETH H. (2017)** The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of The Royal Society Interface*, 14: 1-11. DOI: 10.1098/rsif.2017.0213
- PANKHURST N.W. ET KING H.R. (2010)** Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture. *Fish Biology*, 76: 69-85.
DOI: 10.1111/j.1095-8649.2009.02484.x
- PEMBREY M., SAFFERY R. ET BYGREN L.O. (2014)** Human transgenerational responses to early-life experience: potential impact on development, health and biomedical research. *Journal of Medical Genetics*, 51: 563-572.
DOI: 10.1136/jmedgenet-2014-102577
- PERRY G., AUDET C., LAPLATTE B. ET BERNATCHEZ L. (2004)** Shifting patterns in genetic control at the embryo-alevin boundary in brook charr. *Evolution*, 58: 2002-2012. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00485.x
- PERRY G., AUDET C. ET BERNATCHEZ L. (2005)** Maternal genetic effects on adaptive divergence between anadromous and resident brook charr during early life history. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1348-1361.
DOI: 10.1111/j.1420-9101.2005.00954.x
- PROULX R. ET MAGNAN P. (2002)** Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. Dans : Magnan P., Audet C., Glémet H., Legault M., Rodríguez M.A., Taylor E.B. (eds) *Ecology, behaviour and conservation of the charrs, genus Salvelinus*. *Developments in environmental biology of fishes*, vol 22. Springer, Dordrecht.
DOI: 10.1007/978-94-017-1352-8_10

- PROULX R. ET MAGNAN P. (2004)** Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research*, 6: 502-522. DOI: v06n04/ddar1620
- QUINN T.P., KINNISON M.T., ET UNWIN M.J. (2001)** Evolution of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations in New Zealand: pattern, rate, and process. *Genetica*, 112: 493-513. DOI: 10.1023/A:1013348024063
- R CORE TEAM (2019)**. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. En ligne : <https://www.R-project.org/>.
- RICHARDS E. J. (2006)** Inherited epigenetic variation — revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics*, 7: 395-401. DOI: 10.1038/nrg1834
- ROEMER I., REIK W., DEAN W. ET KLOSE J. (1997)** Epigenetic inheritance in the mouse. *Current Biology*, 7: 277-280. DOI: 10.1016/S0960-9822(06)00124-2
- SAILLANT E., CHATAIN B., FOSTIER A., PRZYBYLA C. ET FAUVEL C. (2001)** Parental influence on early development in the European sea bass. *Journal of Fish Biology*, 58: 1585-1600. DOI: 1510.1006/jfbi.2001.1564
- SAUVAGE C., DERÔME N., NORMANDEAU E., ST.-CYR J., AUDET C. ET BERNATCHEZ L. (2010)** Fast transcriptional responses to domestication in the brook charr *Salvelinus fontinalis*. *Genetics*, 185: 105-112. DOI: 10.1534/genetics.110.115071
- SCHAEFER J. ET RYAN A. (2006)** Developmental plasticity in the thermal tolerance of zebrafish *Danio rerio*. *Journal of Fish Biology*, 69: 722-734. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01145.x
- TANG M. ET BOISCLAIR D. (1995)** Relationship between respiration rate of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*), water temperature, and swimming characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 2138-2145. DOI: 10.1139/f95-806
- THÉRIAULT V., GARANT D., BERNATCHEZ L. ET DODSON J.J. (2007)** Heritability of life-history tactics and genetic correlation with body size in a natural population of brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2266-2277. DOI : 10.1111/j.1420-9101.2007.01417.x

- VAN CAUWENBERGH O., DI SERAFINO A., TYTGAT J. ET SOUBRY A. (2020)** Transgenerational epigenetic effects from male exposure to endocrine-disrupting compounds: a systematic review on research in mammals. *Clinical Epigenetics*, 12: 23p. DOI: 10.1186/s13148-020-00845-1
- VEGA-TREJO R., HEAD M.L., JENNIONS M.D. ET KRUUK L.E.B. (2018)** Maternal-by-environment but not genotype-by-environment interactions in a fish without parental care. *Nature Heredity*, 120: 154-16.
DOI: 10.1038/s41437-017-0029-y
- VITOUSEK P.M., MOONEY H.A., LUBCHENCO J. ET MELILLO J.M. (1997)** Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499.
DOI: 10.1126/science.277.5325.494
- WHITE H.C. (1940)** Life history of sea-running brook trout (*Salvelinus fontinalis*) of moser river, N.S.. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 5a: 176-186. DOI: 10.1139/f40-018
- WILSON A.J., RÉALE D., CLEMENTS M.N., MORRISSEY M.M., POSTMA E., WALLING C.A., KRUUK L.E.B ET NUSSEY D.H. (2010)** An ecologist's guide to the animal model. *Journal of Animal Ecology*, 79: 13-26.
DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01639.x
- XU C.L., LETCHER B.H. ET NISLOW K.H. (2010)** Size-dependent survival of brook trout *Salvelinus fontinalis* in summer: effects of water temperature and stream flow. *Journal of Fish Biology*, 76: 2342-2369.
DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02619.x

ANNEXES

Annexe I: Détermination du modèle le plus performant, composantes des variances et estimation moyenne de ces composantes pour chaque trait. Données de survie en pourcentage.

Modèles	Log(L)	AIC	Δ AIC	Poids AIC	VA	VM	VF	VR	VM \times VF	VP
SURVIE										
Éclosion										
VM + VF	-93,9	193,8	0	0,57		561,3 ± 231,1	88,9 ± 53,2	32,18 ± 22		682,4
VA + VM	-94,8	195,6	1,76	0,24	155,6 ± 60,7	494,9 ± 227,1		0,042 ± 0,02		650,5
VM	-96,0	195,9	2,12	0,20		505,2 ± 221,6		138 ± 54		643,3
Estimation moyenne					37,3 ± 14,6	539,76 ± 230,5	50,7 ± 30,3	45,9 ± 23,4		673,7

Résorption											
VM	-97,7	199,3	0	0,50		441,7			190,9		632,6
						±			±		
						210,2			74,6		
VM + VF	-96,7	199,4	0,10	0,48		546,9	122,8		53,3		723,1
						±	±		±		
						235,6	80,12		40		
Estimation moyenne						483,4	59		121,1		663,4
						±	±		±		
						218,2	38,5		56,5		
VOLUME du SAC											
VITELLIN											
VA+VM+	VF+	-4370,7	8751,4	0	1	180	381,1	7,52e-05	118,5	172,2	851,8
VM ×VF						±	±		±	±	
						27,9	207,3		10,8	78,3	
LONGUEURS											
STANDARDS											
Éclosion sélection											
VM + VF	-32,7	71,4	1	0,49		0,65	0,1		0,37		1,11
						±	±		±		
						0,34	0,06		0,02		

VA + VM	-32,7	71,4	1	0,49	0,38	0,55		0,18		1,11
					±	±		±		
					0,26	0,35		0,13		
Estimation moyenne					0,19	0,6	0,05	0,27		1,11
					±	±	±	±		
					0,13	0,35	0,03	0,07		
Éclosion contrôle										
VM + VF	-0,8	7,6	1	0,5		0,36	0,14	0,34		0,83
						±	±	±		
						0,25	0,1	0,02		
VA + VM	-0,8	7,6	1	0,5	0,58	0,23		0,07		0,88
					±	±		±		
					0,3	0,28		0,2		
Estimation moyenne					0,29	0,29	0,07	0,21		0,86
					±	±	±	±		
					0,15	0,26	0,05	0,11		
Résorption sélection										
VA+VM+ VF+	-113,2	236,4	0	1	0,34	0,03	2,41e-07	0,28	0,08	0,73
VM ×VF					±	±		±	±	
					0,25	0,01		0,13	0,06	
Résorption contrôle										

VA	-241,7	487,4	0	0,42	1,6			0,03	1,63
					±			±	
					0,69			0,39	
VM + VF	-241,6	489,2	1,83	0,17		0,52	0,3	0,83	1,64
						±	±	±	
						0,4	0,23	0,05	
VA + VM	-241,6	489,2	1,83	0,17	1,18	0,23		0,23	1,64
					±	±		±	
					0,92	0,49		0,46	
VA + VF	-241,7	489,4	2	0,15	1,60		1,42e-07	0,03	1,62
					±			±	
					0,77			0,39	
Estimation moyenne					1,11	0,13	0,05	0,19	1,49
					±	±	±	±	
					0,56	0,15	0,04	0,31	

VA : variance génétique additive ; VM : variance des effets maternels ; VF : variance des effets paternels ; VM × VF : variance de l'interaction des effets parentaux ; VR : variance résiduelle. Les lignes surlignées en gris indiquent le modèle conservé pour déterminer par la suite les parts des composantes de la variance phénotypique. Lorsque plusieurs modèles ont des poids AIC relativement similaires, ce sont les estimations des composantes de variances sur l'ensemble des modèles qui ont servi pour les valeurs données au tableau 3.

Annexe II : Inventaire des modèles animaux testés sous ASReml

Modèles	Survie		Volume du sac vitellin	Longueur standard			
	Éclosion	Résorption		Sélection		Contrôle	
				Éclosion	Résorption	Éclosion	Résorption
Nul	×	×	×	×	×	×	×
VA			×		×		×
VM	×	×	×	×	×	×	×
VF	×	×	×	×	×	×	×
VA+VM		×	×	×	×	×	×
VA+VF			×		×		×
VA+VM+VF			×		×		×
VM+VF	×	×	×	×	×	×	×
VA+VM+VF+VM×VF			×		×		×

× : modèles qui ont pu être testés adéquatement avec ASReml. VA étant la composante de la variance génétique additive, VM la composante de la variance des effets maternels, VF la composante de la variance des effets paternels et VM×VF la composante de la variance des effets de la famille.

