Université de Savoie
Ecole doctorale Sciences et Ingénierie des Systèmes de l'Environnement et des Organisations

THÈSE

Présentée et soutenue par

Arnaud CAUDRON

le 11 décembre 2008

en vue de l'obtention du

DOCTORAT de l'UNIVERSITE de SAVOIE
Biodiversité, écologie, environnement

Etude pluridisciplinaire des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) des torrents haut-savoyards soumises à repeuplements : diversité intra-spécifique, évaluation de pratiques de gestion et ingénierie de la conservation de populations natives

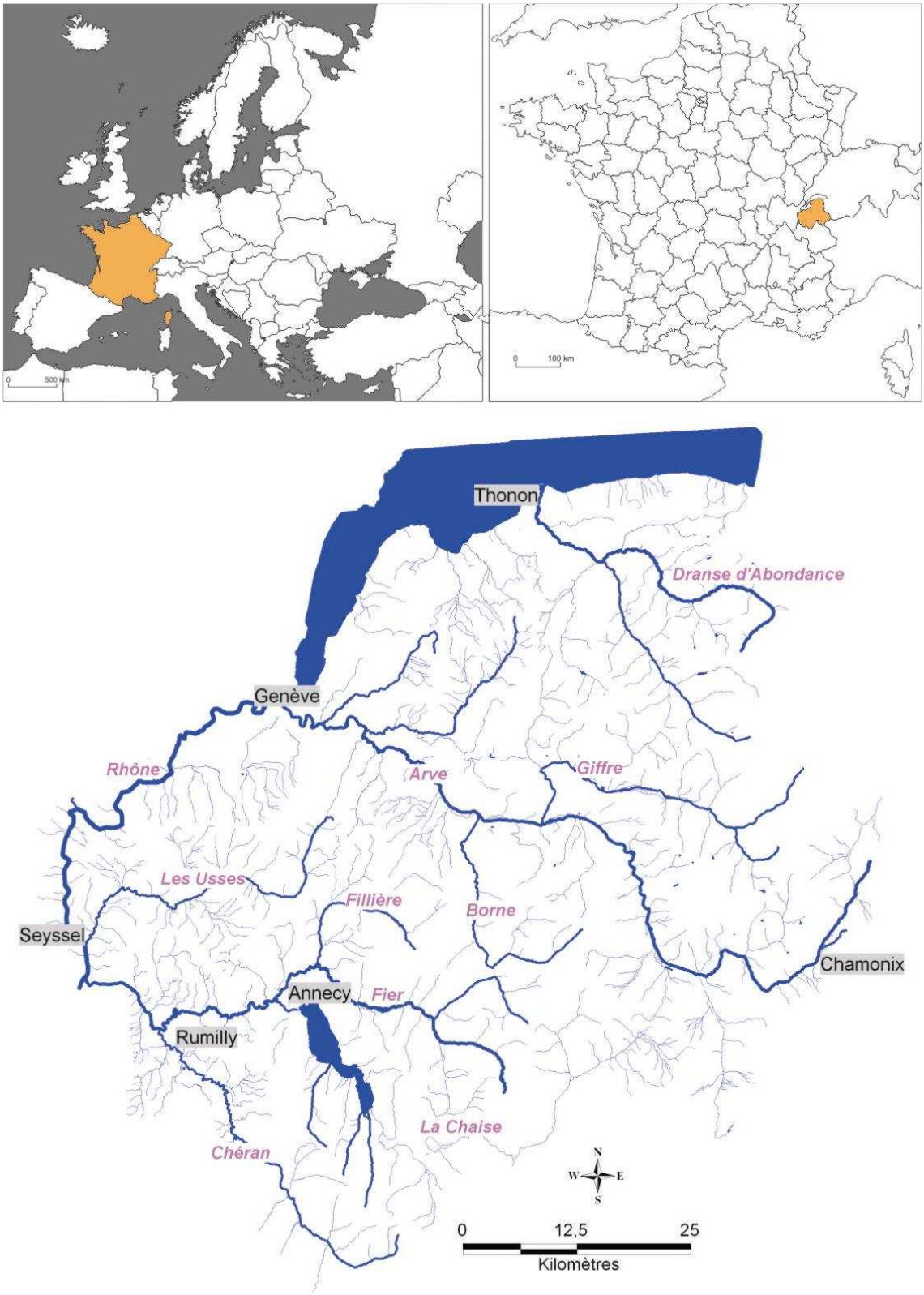
Membres du jury

Mr. Jean-Luc **Baglinière**	Directeur de Recherche	INRA Rennes	**Examinateur**
Mr. Alexis **Champigneulle**	Ingénieur de Recherche	INRA Thonon-Les-Bains	**Responsable scientifique**
Mr. Rémi **Chappaz**	Professeur	Université de Marseille	**Rapporteur**
Mr. Dominique **Fontvieille**	Professeur	Université de Savoie	**Examinateur** (Président)
Mr. René **Guyomard**	Directeur de Recherche	INRA Jouy-en-Josas	**Examinateur**
Mr. Carlo **Largiadèr**	Chercheur habilité	Université de Berne (Suisse)	**Examinateur**
Mr. Henri **Persat**	Chargé de Recherche	CNRS Lyon	**Directeur de thèse**
Mr. Jean-Claude **Philippart**	Chercheur qualifié	Université de Liège (Belgique)	**Rapporteur**

Ces travaux ont pu être mené grâce aux partenaires financiers suivants :

Photo de couverture : géniteurs de truite du Fier sur une frayère

Figure 1. Carte de localisation et de présentation du réseau hydrographique de Haute-Savoie**. Cette illustration placée en tête de manuscrit permettra aux lecteurs de s'y référer aisément si besoin est lors de la lecture des différents chapitres.**



Remerciements

Merci aux actrices principales à savoir les truites et surtout aux populations autochtones d'avoir su subsister malgré les nombreuses actions anthropiques néfastes, sans leur présence, ce travail n'existerait pas.

Tout d'abord, je remercie vivement Alexis Champigneulle pour sa disponibilité, son encadrement et ses précieux conseils tout au long de ce travail.

Merci à Jean-Marcel Dorioz pour avoir accepté que le CARRTEL soit le laboratoire d'accueil de cette thèse.

Merci à Henri Persat d'avoir accepté de diriger cette thèse ce qui a permis de faire naître une nouvelle collaboration qui je suis certain pourra se poursuivre sur d'autres thématiques.

Merci à Olivier Fregolent, Président de la Fédération de Pêche de Haute-Savoie qui a cru à toutes ces études et à leur intérêt pour faire évoluer les pratiques de gestion. L'expérience a montré que la crédibilité technique et scientifique devait être la base de la gestion.

Merci à René Guyomard pour sa participation au volet génétique du programme INTERREG « truites autochtones » et à Martine Andriamanga pour avoir réalisé la majorité du travail de génotypage.

Merci à Carlo Largiadèr de m'avoir permis d'utiliser le laboratoire de recherche en biologie moléculaire de l'hôpital de Berne pour réaliser des analyses génétiques complémentaires. Merci notamment à Gisela pour son enseignement rigoureux des différentes phases de manipulation en laboratoire nécessaires à la réalisation des analyses génétiques.

Merci à Jean-Claude Philippart et à Rémi Chappaz d'avoir accepté la lourde tâche de rapporteur et merci également à l'ensemble des membres du jury pour leurs précieuses remarques.

Merci à Patrick Berrebi pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail dans le cadre du programme genesalm et pour ses observations constructives sur la première partie du manuscript.

Merci Seb «min p'tit garchon » pour ta lecture attentive et pour l'amitié qui est née de notre travail de DEA à l'INRA il y a près de 10 ans.

Merci à tous ceux qui ont apporté une aide technique lors des très nombreuses campagnes de pêches électriques, et particulièrement à Anthony Large qui a été des notre pendant deux années ainsi qu'à l'ensemble des gardes pêches des AAPPMA. Merci à Jean-Philippe Vulliet, pour sa contribution à l'étude des otolithes de truite pendant son stage d'IUP.

Merci à Jacques Escomel pour son important travail d'archivage et de mise en forme des données récoltées.

Merci aux pêcheurs volontaires d'avoir répondu présent pour réaliser des prélèvements fastidieux sur leurs captures.

Merci à l'ensemble des partenaires financiers qui ont soutenu les différentes études composant au final l'ensemble de ce travail.

SOMMAIRE

Avant-propos 1

INTRODUCTION GENERALE 3

PREMIERE PARTIE : BIOLOGIE DE LA CONSERVATION APPLIQUEE AUX POPULATIONS NATURELLES DE TRUITE COMMUNE (*SALMO TRUTTA*) SUR LE RESEAU HYDROGRAPHIQUE DE HAUTE-SAVOIE 11

Chapitre I. Les principes de la biologie de la conservation de la diversité intra-spécifique 12

I.1) La biologie de la conservation appliquée aux salmonidés 12

I.2) Présentation de la démarche globale 14

I.2.1) Importance des connaissances génétiques préalables 14

I.2.2) Unités de conservation et de gestion 15

I.2.3) Hiérarchisation et statut des populations à conserver 16

I.2.4) Choix et recommandations de stratégies de conservation, restauration et de gestion des populations 18

I.3) Application de la démarche aux populations de truite sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie 18

Chapitre II. Bilan initial des connaissances sur la diversité intraspécifique de *Salmo trutta* sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie en 2003 19

II.1) Mise en évidence d'une population autochtone sur le bassin amont de la Dranse d'Abondance et sur le ruisseau de Chevenne 19

II.2) Premier indice de présence d'individus d'origine méditerranéenne sur le Fier 20

II.3) Découverte d'une population autochtone sur le Chéran 20

II.4) Cas particulier des systèmes lac-affluents, Léman et Lac d'Annecy 22

II.4.1) La zone lémanique 22

II.4.2) Le lac d'Annecy 23

II.5) Premières conclusions 24

Chapitre III. Repérage et description de la diversité intra-spécifique au sein du réseau hydrographique et localisation de populations autochtones 25

III.1) Introduction 25

III. 2) Matériels et méthodes 25
III.2.1) Echantillonnage des populations 25
III.2.2) Récolte et analyses des données génétiques 29

III.3) Résultats 30
III.3.1) Résultats globaux des souches de pisciculture 30
III.3.2) Résultats globaux des populations naturelles 30
III.3.3) Répartition spatiale des populations de truites autochtones identifiées 33

Chapitre IV. Structuration génétique des populations de truites autochtones REM repérées et identification des « Management Units » 36

IV.1) Matériel et méthodes 36
IV.1.1) Description des loci utilisés 36
IV.1.2) Extraction de l'ADN et amplification 38
IV.1.3) Analyses statistiques 38

IV.2) Résultats 39
IV.2.1) Caractéristiques et diversité génétique 39
IV.2.2) Différentiation et structuration génétique des populations autochtones 42
IV.2.3) Détermination des Unités de gestion (« MU ») 48

Chapitre V. Statut et niveau de menace des populations et hérarchisation de conservation 49

V.1) Statut démographique des populations natives identifiées 49
V.1.1) Méthodologie 49
V.1.2.) Résultats 51

IV.2) Essai de hiérarchisation de conservation 53
IV.2.1) Méthodologie 53
IV.2.2) Résultats 55

Chapitre VI. Mesures de conservation de la diversité intra-spécifique et gestion des populations autochtones 57

VI.1) Intérêt de la conservation préalable de l'habitat 57
VI.2) Les grands principes de conservation à l'échelle du département 58
VI.3) Exemple d'évolution des pratiques de gestion des populations sur le Borne vers la conservation et la réhabilitation d'une population autochtone 60
Publication acceptée dans la revue Journal of Fish Biology en annexe 4

Chapitre VII. Discussion 61

VII.1) Justification de la méthodologie employée et analyse critique a posteriori 61
VII.2) Premiers facteurs explicatifs de la répartition spatiale observée 64

VII.3) Diversité intra-spécifique de *Salmo trutta* au sein du réseau étudié et implications pour la conservation 66

DEUXIEME PARTIE : EVALUATION DES PRATIQUES DE GESTION DES POPULATIONS DE TRUITE COMMUNE SUR LE RESEAU HYDROGRAPHIQUE DE HAUTE-SAVOIE 72

Introduction 73

Chapitre I. Premières évaluations à moyenne échelle de la contribution spatio-temporelle des repeuplements traditionnels sur le site pilote du Fier amont 75

Publication dans le Bulletin Français pour la Pêche et la Pisciculture en annexe 5

Chapitre II. Evaluation à grande échelle sur l'ensemble du département de Haute-Savoie des pratiques traditionnelles de repeuplement 75

II.1) Validation préalable de l'utilisation à large échelle de la technique de fluoromarquage en masse des otolithes à l'alizarine Red S 75

Publication dans la revue Cybium en annexe 6

II.2) Matériels et méthodes 76
II.2.1) Pratique de repeuplement en 2002, 2003 et 2004 76
II.2.2) Marquage des individus introduits 78
II.2.3) Echantillonnage dans les populations en place 79
II.2.4) Echantillonnage dans les captures par pêche à la ligne 79
II.2.5) Récolte et analyse des données 82

II.3) Description globale des pratiques de repeuplement 83

II.4) Résultats dans les populations en place 86
II.4.1) Contributions respectives du repeuplement et du recrutement naturel au stade 0+ 86
II.4.2) Variations temporelles des taux de marqués sur quelques sites 87
II.4.3) Premières évaluations de caractéristiques morphologiques et cliniques au stade 0+ 89

II.5) Résultats dans les captures des pêcheurs 90
II.5.1) Caractéristiques des captures par pêche à la ligne 90
II.5.2) Contribution du repeuplement dans les captures par pêche à la ligne 94

II.6) Dynamique du taux de marqués dans la population en place et dans les captures des pêcheurs pour la cohorte 2002 97

Chapitre III. Evaluation de la contribution du repeuplement REM et du recrutement dans les captures par pêche à la ligne dans le bassin des Dranses 99

Publication dans la revue cybium en annexe 7

Chapitre IV. Discussion 100

IV.1) Faisabilité et fiabilité de la technique de marquage en masse à large échelle spatiale pour étudier la contribution des repeuplements 100
IV.2) Dynamique spatio-temporelle de la contribution dans les populations en place 102
IV.3) Contribution dans les captures des pêcheurs 103
IV.4) Prise en compte des résultats dans l'évolution des pratiques de gestion 105

TROISIEME PARTIE : EVALUATION DE STRATEGIES DE GESTION DE LA DIVERSITE INTRA-SPECIFIQUE TESTEES SUR DES SITES PILOTES. VERS UNE INGENIERIE DE LA RESTAURATION DES POPULATIONS AUTOCHTONES ? 106

Chapitre I. Introduction, présentation des sites pilotes et méthodologie 107

I.1) Introduction 107
I.2) Sites d'études et investigations 107
I.3) Récolte et analyse des données 108

Chapitre II. Evaluation de stratégies *in situ* sur les site pilotes 110

II.1) Evolution temporelle des caractéristiques génétiques d'une populations autochtone MED peu introgressée placée en zone sanctuaire 110
II.1.1) Matériels et méthodes 110
II.1.2) Résultats discutés 111

II. 2) Effet d'un transfert de géniteurs REM sur la zone amont de la Dranse d'Abondance colonisée par une population REA domestique 116
II.2.1) Matériels et méthodes 116
II.2.2) Résultats discutés 117

II. 3) Le repeuplement utilisé comme une stratégie de réhabilitation d'une population REM sur la rivière Ugine colonisée par une population REA 123

Publication dans la revue Journal of Fish Biology en annexe 8

II.4) Mise en évidence d'un flux génique entre repeuplement REM et une population REA sur la rivière Brevon 123
II.4.1) Matériels et méthodes 123
II.4.2) Résultats discutés 125

II.5) Recherche d'un flux génique potentiel entre repeuplement REM et géniteurs REA de truites lacustres sur les affluents Français du Léman 131
II.5.1) Matériels et méthodes 132
II.5.2) Résultats discutés 134

II.6) Evaluation de la contribution relative de trois stades d'introduction utilisés pour les repeuplements de réhabilitation de populations natives en torrents 138

Publication acceptée dans la revue Fisheries Management and Ecology en annexe 9

Chapitre III. Discussion générale sur les stratégies de conservation et de réhabilitation 139

III.1) Zone sanctuaire ou refuge génétique 139

III.2) Transferts d'individus autochtones 140

III.3) Les repeuplements de réhabilitation à partir de géniteurs autochtones 142
III.3.1) Le « supportive breeding » 144
III.3.2) Le stock de géniteurs captifs 144
III.3.3) Quelques recommandations 146

III.4) Exploitation sélective des populations par pêche à la ligne 149

III.5) Suppression de populations allochtones 151

III.6) Isolement volontaire des populations autochtones menacées par des individus introduits 153

QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION GENERALE, SYNTHESE CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 155

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 168

ANNEXES-PUBLICATIONS 181

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Liste et code des 163 populations analysées lors de la phase de repérage des populations de truites autochtones dans la partie I.

Annexe 2 : Fréquences alléliques obtenues aux loci Str591 et Str541 pour les 163 populations analysées lors de la phase de repérage des populations de truites autochtones dans la partie I.

Annexe 3 : Fréquences alléliques obtenues aux 7 loci microsatellites diagnostiques pour les 36 secteurs étudiés dans l'analyse de la structuration génétique des populations REM.

Annexe 4 : Caudron A., Champigneulle A., Guyomard R. Sous presse. Evidence of two contrasted brown trout populations spatially separated in the River Borne (France) and shift in management towards conservation of the native lineage. *Journal of Fish Biology*.

Annexe 5 : Caudron A., Champigneulle A., 2002. Evaluation spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisé à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365/366, 455-469.

Annexe 6 : Caudron A., Champigneulle A., 2006. Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'Alizarine red S. *Cybium*, 30(1), 65-72.

Annexe 7 : Caudron A., Champigneulle A., 2007. Prise en compte de la biodiversité intraspécifique pour la gestion des populations autochtones de truite (*Salmo trutta* L.) dans le bassin des Dranses (Haute-Savoie). *Cybium*, 31 (2), 261-270.

Annexe 8 : Caudron A., Champigneulle A., Guyomard R. 2006. Assessment of restocking as a strategy for rehabiliting a native population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. *Journal of Fish Biology*, 69, 127-139.

Annexe 9 : Article accepté dans Fisheries Management and Ecology. Caudron A., Champigneulle A. - Multiple marking of otoliths of brown trout with Alizarin RedS to compare efficiency of stocking with three early life stages.

Annexe 10 : Article soumis dans Aquatic Living Resources. Caudron A., Champigneulle A. - Large scale assessment of the 0+ stage of brown trout throughout the hydrographic network of Haute-Savoie (France). Stocking versus natural recruitment: relative contribution and some morphological and clinical comparisons.

Annexe 11 : Protocole simplifié de constitution d'un stock de géniteurs captifs à partir de populations autochtones méditerranéennes.

AVANT-PROPOS

L'ensemble du travail de thèse intègre une importante dimension temporelle avec notamment des phases de récoltes de données et des suivis de populations répartis sur plusieurs années. Cette approche temporelle peu envisageable dans un contexte habituel de thèse a été rendue possible grâce à un contexte socio-politique et scientifique favorable en Haute-Savoie et à mon embauche comme chargé d'études à la Fédération Départementale de Pêche qui ont permis de poursuivre la thématique débutée en 1998 dans le cadre de mon DEA.

Le travail de thèse est présenté selon trois volets thématiques différents qui ne correspondent pas cependant à la réalité chronologique. En effet, en pratique, ces trois thématiques n'ont pas débuté de manière synchrone mais se sont mises progressivement en place sur le plan spatial et temporel pour ensuite être menées en parallèle. Aussi, afin de faciliter la compréhension du travail dans sa globalité, il semble nécessaire de préciser le cheminement scientifique qui a abouti à ce travail et de détailler l'historique des différents travaux réalisés.

Le premier volet concernant la description de la diversité génétique des populations naturelles de truite est le résultat d'un rapprochement dès 2000 entre la Fédération de Pêche de Haute-Savoie et le Corps Forestiers Valdôtain en vu de la mise en place d'un projet commun INTERREG III. C'est officiellement en 2003 que le programme intitulé « Identification, sauvegarde et réhabilitation des populations de truites autochtones en Vallée d'Aoste et en Haute-Savoie » a pu débuter.

Les deux partenaires transfrontaliers gestionnaires du programme ont été :

- la Fédération pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique de Haute-Savoie qui a travaillé en étroite concertation et collaboration avec les AAPPMA.
- la Direction de la Flore, de la Faune, de la Chasse et de la Pêche en Vallée d'Aoste. Les gestionnaires de la pêche italiens ont été représentés par le Consortium régional pour la protection, l'expansion et la pratique de la pêche en vallée d'Aoste.

Le financement a été assuré grâce au Programme d'Initiatives Communautaires Européennes INTERREG III A ALCOTRA (Alpes Latines Coopérations Transfrontalières) et par des contreparties nationales de chaque pays dont pour la partie française, le Conseil Général de Haute-Savoie, le Conseil Régional Rhône Alpes, l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée et Corse et l'Etat.

La Fédération de Pêche de Haute-Savoie maître d'ouvrage de cette étude sur son territoire a donc développé des partenariats techniques et scientifiques avec l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) à travers la Station d'Hydrobiologie Lacustre (SHL)-UMR CARRTEL de Thonon-les-Bains (A. Champigneulle) et le Laboratoire de génétique des poissons de Jouy-en Josas (R. Guyomard).

Ce programme qui s'est officiellement achevé en 2006, a donc permis d'établir des collaborations qui se sont poursuivies par la suite dans le cadre de ce premier volet mais également dans les deux autres thèmatiques abordées.

Le deuxième volet concernant l'étude des contributions respectives du repeuplement et du recrutement naturel est la conséquence des premières études utilisant le fluoromarquage des otolithes initiées au cours des années 1990 à l'INRA par Ricardo Rojas-Beltran. Suite au décés de ce dernier, Alexis Champigneulle a souhaité poursuivre les premières expériences de suivi des individus marqués introduits entre

1994 et 1997 sur le bassin amont du Fier. L'analyse des données de ce premier suivi aux stades juvéniles en place a constitué mon travail de DEA réalisé en 1998. Mon embauche quelques mois après à la Fédération Départementale de Pêche a été l'occasion de poursuivre ce travail par un suivi de la contribution des individus marqués dans les captures des pêcheurs jusqu'en 2000.

Les résultats prometteurs de cette première étude ont incité à élargir progressivement l'échelle de travail et à adapter la technique de fluoromarquage pour la rendre utilisable à une plus grande échelle. Ainsi, à partir de 2000, le marquage des individus introduits a été d'abord généralisé sur le bassin hydrographique des Dranses puis sur l'ensemble du département de 2002 à 2004. Ce travail en vraie grandeur à l'échelle totale du département a pu être réalisé grâce au contexte associatif et socio-professionnel particulier de la Haute-Savoie caractérisé par la présence de seulement quatre AAPPMA gérant des grands bassins hydrographiques et possédant leurs propres personnels et établissements aquacoles.

Le troisième volet concernant l'évaluation des stratégies de gestion et de réhabilitation des populations natives s'inscrit dans une dynamique temporelle initiée par A. Champigneulle à partir du milieu des années 90 suite à la découverte de la population méditerranéenne de la Dranse d'Abondance et à la constitution par l'AAPPMA d'un stock de géniteurs captifs à partir de poissons autochtones. Les premières collaborations engagées entre l'INRA et la Fédération de Pêche sur les deux autres thématiques se sont tout naturellement étendues à cette troisième afin d'apporter des moyens financiers et techniques supplémentaires et permettre ainsi la récolte d'échantillons additionnels et l'analyse globale des données. Cet historique explique le fait que les sites d'études de cette partie soient localisés sur le bassin des Dranses. Pour ces études, une collaboration a par ailleurs été développée avec Carlo Largiadèr, généticien des populations à l'Université de Berne afin de profiter également de ses expériences dans ce domaine.

Ainsi, le travail a nécessité d'associer des partenaires aux compétences complémentaires :

- écologues et halieutes ayant une bonne connaissance du terrain, des caractéristiques éco-biologiques des populations et des problématiques et pratiques de gestion (y compris les repeuplements),
- généticiens des populations dans le cadre d'un partenariat équilibré, c'est à dire avec des questionnements en aller-retour avec les autres partenaires,
- gestionnaires des populations et des milieux en forte attente d'éléments opérationnels pour la gestion (aide à la décision),
- divers utilisateurs des milieux et des ressources aquatiques.

INTRODUCTION GENERALE

Contexte et enjeux

La truite commune (*Salmo trutta* L.) est l'espèce de salmonidé la plus répandue en Europe (Baglinière et Maisse, 1999). C'est une espèce importante sur le plan écologique et patrimonial en raison de sa grande diversité intra-spécifique et également sur le plan socio-économique (activité halieutique, valeur de symbole de qualité du milieu). Au sein de son aire de répartition, cinq grandes lignées évolutives (Figure 2) se distinguant de manière substantielle au niveau des haplotypes de l'ADN mitochondrial (Bernatchez *et al*., 1992 ; Bernatchez, 2001) ont été progressivement identifiées. Grâce au développement et à l'utilisation de plus en plus importante des techniques de génétiques moléculaires, la discrimination de ces lignées est en constante évolution. D'après Laikre *et al.* (1999), chacune de ces entités doit être considérée comme une unité évolutivement significative (ESU, telle que définie par Waples, 1991) qu'il est important de conserver afin de garantir la diversité intra-spécifique de cette espèce. Ces auteurs soulignent la nécessité, en termes de protection de la biodiversité et de gestion durable de la truite commune, de gérer non plus à l'échelle de l'espèce mais à l'échelle des populations dans un but de conservation des populations autochtones encore présentes.

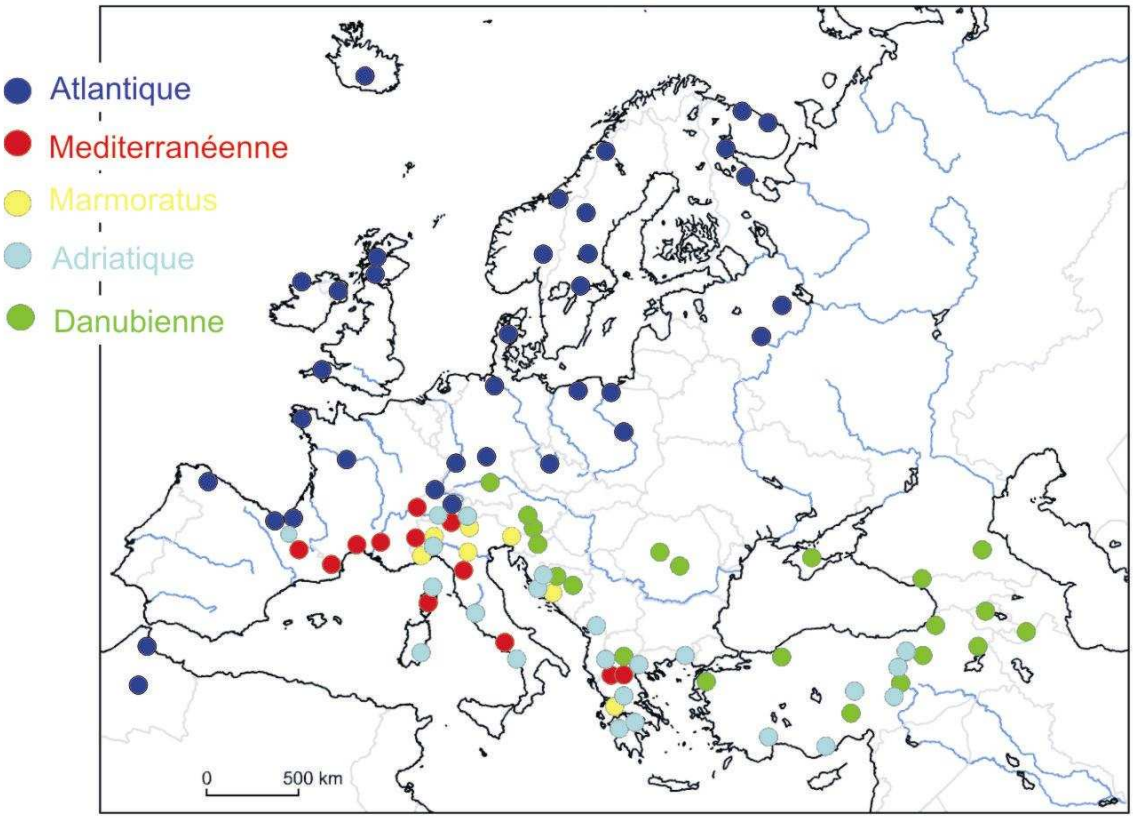


Figure 2. Localisation spatiale des cinq lignées évolutives identifiées au sein de l'aire de répartition naturelle de la truite commune *Salmo trutta* (d'après Bernatchez, 2001).

Jusqu'à présent la gestion a principalement été axée sur l'exploitation de la ressource truite avec une part importante des actions et moyens consacrés au repeuplement. On assiste ces dernières années à une importante évolution vers l'idée et

la pratique d'une gestion plus durable des ressources piscicoles car axée sur la protection et la réhabilitation des milieux (Olver *et al*., 1995). Cette évolution s'est dans un premier temps déjà traduite en France par un changement d'appellation pour les associations de pêcheurs, celles-ci passant d'APP (Association de Pêche et de Pisciculture) à AAPPMA (Association Agréée pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique). Plus récemment, l'adoption récente de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau et la mise en place sur le territoire français des Schémas Directeurs d'Aménagement et de Gestion des Eaux renforcent les outils réglementaires dédiés à la protection des milieux aquatiques.

Dans les nouvelles approches de la biologie de la conservation (Nielsen, 1995 ; Olver, 1995 ; Laikre *et al*., 1999 ; Crivelli *et al*., 2000), l'accent est principalement mis sur la préservation des populations via la préservation des milieux ainsi que de leur biodiversité (Angermeier et Schlosser, 1995).

Les scientifiques insistent cependant sur le fait que cette réhabilitation doit concerner autant les divers aspects de l'habitat (connectivité, physico-chimie, morphologie, occupation des bassins-versants…) que les espèces elles-même (Angermeier et Schlosser, 1995 ; Bradshaw, 1996). Il est donc important, complémentairement à la restauration des milieux, de préserver également les ressources biologiques des milieux aquatiques.

Face aux évolutions du milieu, les populations autochtones issues de la colonisation naturelle des réseaux hydrographiques semblent être les plus aptes à se maintenir dans leur milieu en raison de leurs meilleures adaptations locales. Le repérage spatial de ces populations et la bonne connaissance de leurs aptitudes sont donc nécessaires pour faire les bons choix en matière de préservation puis de réhabilitation et de reconstruction de populations fonctionnelles. La bonne connaissance des populations natives et de leurs aptitudes peut permettre de mieux faire face à certains évènements climatiques soit brutaux (crues ou étiages extrêmes) soit progressifs (réchauffement climatique).

Dans le cas des populations de truite, il s'agit donc, tant qu'il en est encore temps : 1) de repérer les populations autochtones encore existantes 2) de les protéger et de les renforcer et, le cas échéant 3) de les utiliser pour reconstruire des populations fonctionnelles sur des milieux à habitat restauré mais non naturellement recolonisables.

Les ambitions : Opérationnalité à large échelle et au niveau des populations

Une ambition majeure en terme de gestion est de répondre aux attentes des gestionnaires des populations et des milieux sur un plan opérationnel et à grande échelle spatiale. Des savoir-faire opérationnels (ingénierie écologique) à grande échelle sont encore à développer. Il y a notamment un besoin de savoir réaliser, sur de vastes réseaux hydrographiques et de de nombreuses populations, des travaux sur des systèmes complexes (réseaux hydrographiques, écosystèmes aquatiques, populations) en les replaçant dans la perspective des changements environnementaux globaux (évolutions climatiques) et locaux (pollutions, multi-usages de l'eau et des milieux aquatiques…).

L'orientation actuelle vers la protection et la réhabilitation des milieux génère une quantité importante d'études, de diagnoses, puis d'actions de réhabilitation impliquant des engagements humains et financiers importants. Il y a donc besoin de fournir des éléments permettant aux gestionnaires des milieux et des populations de faire des choix entre les diverses options possibles en leur permettant notamment de mieux hiérarchiser les aménagements du milieu ou les mesures de gestion des

populations. Le but majeur recherché est l'obtention à terme d'une bonne fonctionnalité des populations.

Il existe en Amérique du Nord une gestion visant à protéger prioritairement des réseaux hydrographiques abritant des populations de salmonidés précieuses car elles représentent une part significative de la diversité génétique de l'espèce cible considérée (Endangered Species Act 1973). Cette démarche a été encouragée au niveau européen par une récente action concertée portant sur la truite dans laquelle se sont impliqués 20 généticiens des populations européens (Laikre *et al*., 1999). Selon ces scientifiques, il y a en Europe un déficit de diagnoses et d'essais de pratiques et de stratégies visant à repérer à grande échelle et à protéger à long terme certaines populations de truite précieuses en terme de biodiversité intra-spécifique. Cependant, en Europe, dans la pratique et malgré ces connaissances, la truite reste généralement gérée au niveau de l'espèce et non au niveau des populations.

Aussi, pour être pertinent et opérationnel, il est donc nécessaire d'être capable de changer de niveau et de voir comment aborder directement la conservation de la biodiversité avec les partenaires effectifs de la gestion de la pêche et des milieux. C'est une démarche qui n'a pas encore été beaucoup pratiquée dans les études scientifiques sur la truite en Europe. Ces dernières sont le plus souvent réalisées dans des réseaux hydrographiques plus restreints, plus faciles à contrôler (modèles) et impliquant peu les gestionnaires directs. C'était donc un choix majeur pour la présente thèse que de prendre le risque d'un travail inter-disciplinaire et pluri-partenaires en lien avec les gestionnaires à l'échelle d'un département et de l'ensemble de ses populations de truite.

Thématique scientifique de la thèse et principales questions posées

La répartition biogéographique des populations naturelles de truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le territoire français montre l'existence de deux grandes lignées évolutives différentes, le Rameau Evolutif Atlantique (REA) sur le versant atlantique et le Rameau Evolutif Méditerranéen (REM) sur le bassin méditerranéen (Krieg et Guyomard, 1985 ; Guyomard, 1989a). Les rivières de Haute-Savoie, situées dans la zone nord alpine française, sont rattachées au bassin hydrographique du Rhône donc plus largement au bassin méditerranéen. La zone haut-savoyarde, comme l'ensemble du territoire français, a été soumise pendant près d'un siècle, à des repeuplements intensifs pratiqués avec des alevins de truite issus jusqu'à une époque récente de stocks domestiqués appartenant au REA (Krieg, 1984 ; Chevassus *et al*., 1992). L'histoire de la colonisation du bassin rhodanien ainsi que les pratiques anciennes de repeuplements permettent de considérer les truites REM présentes sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie comme autochtones.

Ces repeuplements systématiques ont donc provoqué une introduction massive de truites domestiques de forme atlantique dans des bassins naturellement peuplés par la souche d'origine méditerranéenne. Concrètement, ces pratiques de gestion ont pu conduire à des hybridations et/ou à l'affaiblissement ou la disparition de populations autochtones REM. On peut raisonnablement faire l'hypothèse que, s'étant perpétuées jusqu'à nos jours, ces populations autochtones encore présentes seraient bien adaptées aux conditions de vie difficiles et changeantes des torrents alpins. Elles ont été capables de rester en place et de boucler naturellement leur cycle de vie sur le très long terme. Elles constituent donc un patrimoine naturel irremplaçable qu'il était urgent d'identifier,

de localiser et de mieux gérer dans une perspective de conservation des ressources naturelles. Cette conservation des populations de truite autochtones répond à des enjeux multiples : écologiques et patrimoniaux, humains et socio-économiques. Ces deux derniers enjeux ne sont pas à négliger en particulier en zone de moyenne montagne où l'activité halieutique prend progressivement une place économique dans le contexte actuel d'évolution vers une diversification des activités touristiques.

Des premières études génétiques ont montré des indices de persistance de populations autochtones de truites appartenant au rameau évolutif méditerranéen en Haute-Savoie (Largiadèr *et al.*, 1996, Launey *et al.*, 2003a). Les outils génétiques modernes permettaient d'étendre ce repérage à l'ensemble de la Haute-Savoie.

Le travail de thèse se propose donc dans sa première partie, d'appliquer une démarche de biologie de la conservation aux populations naturelles de truite commune sur l'ensemble du réseau hydrographique de Haute-Savoie dans le but : 1) d'étudier de façon précise, la distribution spatiale de la biodiversité intra-spécifique de la truite commune, 2) de connaître, au sein de ce vaste hydrosystème, l'état de conservation (degré d'introgression) des populations autochtones REM persistantes et 3) de proposer des mesures de conservation et de réhabilitation des populations natives identifiées afin d'assurer au mieux leur pérennité à long terme.

Les pratiques de repeuplements systématiques, massifs et répétés, avec des truites domestiques REA ont récemment été critiquées en raison de leurs impacts, d'une part sur l'intégrité génétique des populations naturelles de truite commune en particulier au sein de la zone méditerranéenne (Barbat-Leterrier *et al*., 1989 ; Guyomard, 1989a ; Beaudou *et al*., 1994a ; Poteaux et Berrebi, 1997 ; Poteaux *et al*., 1998 ; Largiadèr *et al*., 1996 ; Berrebi *et al*., 2000a) et d'autre part sanitaires (introduction et transfert de maladies virales et bactériennes). En outre, l'efficacité de ces déversements pour soutenir les populations en place ou installer de nouvelles populations est controversée depuis plus d'une décennie et, encore actuellement, le sujet est largement soumis à discussion (Cowx, 1994 ; Waples, 1999 ; Brannon *et al*., 2004).

Laikre *et al*. (1999) indiquaient qu'il existait peu de travaux testant à grande échelle l'efficacité et les effets des pratiques de repeuplements ainsi que les diverses stratégies de conservation et réhabilitation des populations de truite autochtone. En effet, jusqu'à récemment, il n'y avait pas de possibilité, faute de technique de marquage, d'étudier les pratiques de repeuplements massifs et à large échelle impliquant des relâchers quantitativement importants et réalisés avec des stades précoces (alevins vésiculés, ou démarrés). Dans une deuxième partie, le travail de thèse s'intéresse à cette problématique de l'étude de la contribution des repeuplements en utilisant les techniques de fluoromarquage des otolithes. Les résultats encourageants des premiers travaux réalisés sur un site pilote puis la validité méthodologique d'un marquage de masse de plusieurs millions d'alevins a permis d'entreprendre un changement d'échelle. Ainsi, les contributions respectives des repeuplements tels qu'ils sont pratiqués par les gestionnaires et du recrutement naturel ont été étudiées en vraie grandeur à l'échelle de l'ensemble du département. L'évaluation a porté à la fois sur des pratiques de repeuplements traditionnels utilisant toujours le REA mais également sur des pratiques de repeuplements temporaires dit de réhabilitation, mises en place à partir de 1999 sur le bassin des Dranses, utilisant des individus natifs REM produits à partir d'un stock de géniteurs captifs.

Le travail de conservation des populations natives impose, après avoir décrit la diversité génétique, d'être capable de proposer des stratégies dans le but de conserver ou de restaurer cette diversité. Cette phase opérationelle, qui implique directement le gestionnaire, est de loin la plus importante mais également la plus délicate. En effet, bien souvent, le gestionnaire, habitué à pratiquer une gestion unique basée sur les repeuplements, se retrouve démuni face à la complexité et à la diversité des situations qu'il rencontre. En outre, les expériences scientifiques actuelles au niveau international manquent encore d'essais de stratégies de conservation et de restauration de populations natives en vraie grandeur. Seules certaines études ponctuelles, souvent récentes, ont été publiées concernant les effets de stratégies telles que le refuge génétique (Araguas *et al*., 2008), les transferts d'individus (Harig *et al*., 2000), les repeuplements de réhabilitation (Crivelli et al., 2000) ou plus marginalement la suppression de populations allochtones (Kulp et Moore, 2000) et l'isolement volontaire des populations natives (Avenetti *et al*., 2006). Le présent travail a souhaité apporté une dimension opérationnelle en proposant sur quelques sites pilotes une première évaluation *in situ* de différentes stratégies de conservation et réhabilitation de populations REM. Ce travail d'ingénierie de la restauration a pour but de mieux orienter les décisions et les actions des gestionnaires.

La synthèse de l'ensemble de ce travail de recherche-action doit être replacée dans un contexte opérationnel d'identification, de sauvegarde et de réhabilitation de la diversité intraspécifique de la truite commune à l'échelle des populations sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie. La thèse visait donc à apporter aux gestionnaires des populations et des milieux naturels des outils opérationnels d'ingénierie écologique à grande échelle permettant de contribuer à la pérennisation du patrimoine truite à l'échelle du département. Il s'agissait de développer des méthodologies permettant de connaître la situation des populations en terme de biodiversité et de prendre en compte cette composante dans la gestion des ressources naturelles en utilisant des stratégies opérationnelles adaptées aux diverses situations rencontrées.

Démarche méthodologique générale

Des approches pluri-disciplinaires ont été menées à deux niveaux :

1) Des travaux à large échelle sur l'ensemble du réseau hydrographique (rivières) haut-savoyard avec deux approches méthodologiques complémentaires :

- Une campagne d'échantillonnages de plusieurs milliers de truites adultes et leur caractérisation génétique par des techniques de biologie moléculaire (analyse de microsatelittes de l'ADN nucléaire principalement) ont été mises en œuvre pour repérer les populations autochtones et caractériser leur diversité intra-spécifique.
- Une campagne de marquage de la totalité des repeuplements utilisant une méthode de fluoromarquage des otolithes avec un suivi au stade 0+ et dans la pêche a permis d'évaluer les parts respectives du repeuplement et du recrutement naturel.

Ces travaux réalisés à l'échelle d'un département entier ont nécessité la conception de méthodologies spécifiques et originales pour la récolte des données qui ont pu être testées en vraie grandeur. L'analyse spatiale des données utilisée sur

l'ensemble du réseau hydrographique haut-savoyard a été réalisée sous un Système d'Information Géographique.

Ces deux approches complémentaires ont permis en outre de récolter des échantillons de poissons permettant d'envisager des premières études de comparaisons phénotypiques selon l'origine de recrutement et/ou le génotype (étude en cours non incluse dans le travail de thèse).

2) Des travaux expérimentaux en vraie grandeur réalisés complémentairement à la démarche globale ont été conduits sur des sites pilotes (Figure 3).

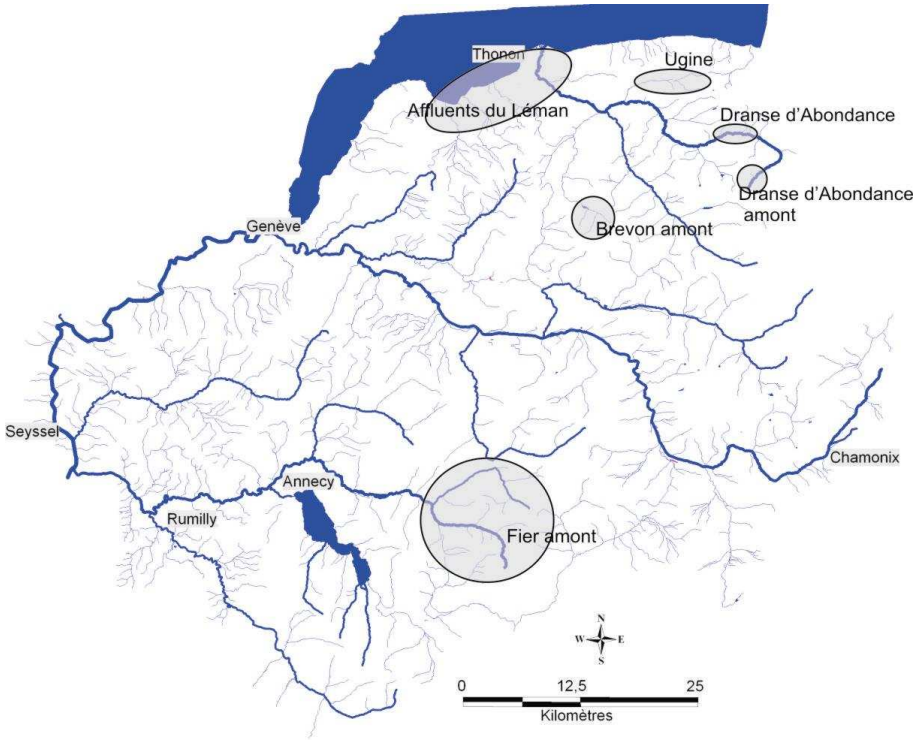


Figure 3. Localisation des différents sites pilotes sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

- En préalable à l'extension à l'ensemble du département des suivis des repeuplements par marquage des otolithes, une étude plus restreinte a été menée sur le site pilote du Fier amont.
- Une évaluation de différentes stratégies de conservation et de réhabilitation de populations natives a été réalisée sur plusieurs secteurs tests du site pilote des Dranses et des affluents Français du Léman.

Organisation du manuscrit de la thèse

La thèse comprend les éléments suivants :

Introduction/contexte scientifique et appliqué/problématique

Première partie : Biologie de la conservation appliquée aux populations de truite commune sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie

Un premier chapitre présente les grands principes de la biologie de la conservation.

Un deuxième chapitre fait une synthèse des travaux réalisés avant le programme et qui ont fourni d'importants éléments d'orientation et/ou techniques pour le programme.

Le chapitre 3 concerne la phase de repérage, de caractérisation et de répartition spatiale de populations autochtones de truites sur le réseau hydrographique haut-savoyard pour laquelle une méthodologie spécifique a été développée.

Le chapitre 4 s'intéresse à la structuration et à la différenciation génétique des populations REM autochtones

Le chapitre 5 est consacré à une évaluation des statuts démographiques des populations natives identifiées.

Le chapitre 6 dresse les grandes mesures de conservation de la diversité intra-spécifique et présente sous forme d'article publié (annexe 4) un exemple concret dans le cas d'une rivière le Borne.

Le chapitre 7 discute de la fiabilité de la méthode et des résultats obtenus.

Deuxième partie : Evaluation des contributions du repeuplement et du recrutement naturel dans les populations de truite commune sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Un premier chapitre porte sur une première évaluation des pratiques de repeuplement traditionnelles menées entre 1995 et 2000 à moyenne échelle sur le site pilote du Fier amont. Ce travail a constitué en partie le sujet de DEA et a fait l'objet d'une publication dans le Bulletin Français pour la Pêche et la Pisciculture (voir annexe 5).

Le deuxième chapitre porte sur l'évaluation en vraie grandeur des pratiques de repeuplements traditionnelles et comprend :

- Une mise au point de la technique de fluoromarquage des otolithes développée à grande échelle (voir publication en annexe 6) ;
- Une évaluation à grande échelle de la contribution des repeuplements traditionnels principalement au stade 0+ en place et aux stades plus âgés dans les captures par pêche à la ligne.

Le troisième chapitre présente une évaluation de la contribution des repeuplements de réhabilitation REM dans le bassin des Dranses (voir publication en annexe 7)

Le chapitre 4 conclue cette partie par une discussion.

Troisième partie : Evaluation *in situ* de stratégies de gestion de la diversité intra-spécifique testées sur des sites pilotes. Vers une ingénierie de la restauration des populations autochtones ?

Un ensemble de chapitres courts présentent successivement des expérimentations exploratoires sur le site pilote des Dranses et des affluents français du Léman avec des suivis temporels portant sur l'évaluation de diverses stratégies de conservation, réhabilitation ou d'élargissement de l'aire de répartition de populations natives. Les évaluations ont portées sur :

- La mise en place d'une zone sanctuaire sans repeuplement avec poursuite de la pêche à la ligne ;
- Les effets de transferts de géniteurs REM sur une zone abritant une population REA ;
- L'utilisation des repeuplements de réhabilitation à partir d'individus REM sur des zones abritant des populations REA (voir publication en annexe 8) ;
- La recherche d'un flux génique potentiel entre les repeuplements REM et les populations de truite migrante sur les affluents français du système Léman-affluents ;
- La contribution comparée de divers stades précoces de relâcher dans le cas de repeuplements de réhabilitation utilisant des poissons REM natifs (voir publication en annexe 9).

Dans un dernier chapitre, l'ensemble des stratégies testées et existant dans la littérature est discuté dans le contexte de leur utilisation pour la conservation et la réhabilitation des populations natives de salmonidés en général et de la truite commune en particulier.

Quatrième partie : Discussion générale, conclusions et perspectives

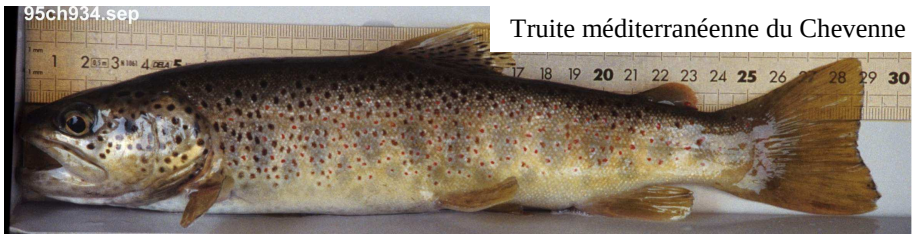
Un bilan sur les apports du travail de thèse est présenté. Quelques perspectives nouvelles qui en découlent sont proposées.

Articles : Les principaux articles publiés, acceptés ou soumis sont joints en annexe.

PREMIERE PARTIE

Biologie de la conservation appliquée aux populations naturelles de truite commune sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie

Truite atlantique typique



Truite méditerranéenne du Chevenne

(photos : A. Champigneulle)

Chapitre I. Les principes de la biologie de la conservation

I.1) La biologie de la conservation appliquée aux salmonidés

La biologie de la conservation s'est développée progressivement à partir de la fin des années 1970 (Soulé et Wilcox, 1980), principalement en raison de la multiplication des espèces disparues, en voie d'extinction ou menacées ainsi que de la prise de conscience de l'importance de maintenir la biodiversité sous ses divers aspects. La biologie de la conservation est donc une science relativement récente qui s'intéresse aux populations menacées ou en déclin et aux espèces présentant des intérêts écologiques, socio économiques et scientifiques forts. Cette science inter-disciplinaire tente de fournir les bases nécessaires pour une gestion à long terme des écosystèmes et de leurs ressources renouvelables tout en maintenant les processus de l'évolution. Elle étudie donc les moyens de gérer les populations de manière à conserver la capacité d'adaptation des espèces pour que celles-ci soient capables de répondre aux changements environnementaux en cours et futurs (Crivelli *et al*., 2000). De nombreuses espèces de poissons d'eau douce en raison de leur statut d'espèce menacée ou en déclin ou en raison de l'importance de leur diversité intra-spécifique comme c'est le cas pour *Salmo trutta* sont, concernées par cette discipline (Pollard *et al*., 1990 ; Crivelli et Maitland, 1995 ; Jonsson *et al*., 1999). La biologie de la conservation appliquée aux salmonidés connaît surtout en Amérique du Nord un développement croissant depuis environ une décennie (Nielsen et Powers, 1995) en particulier chez les espèces de saumons du Pacifique. En Europe, les travaux concernant la conservation de poissons d'eau douce notamment d'espèces dites « patrimoniales » (saumon atlantique, truite marbrée et macrostigma, barbeau méridional, apron, alose) sont plus récents, plus rares et présentent principalement le résultat de diagnostics de l'état actuel de populations ou d'espèces associées à des préconisations ou des projets de réhabilitation. Il y a encore peu de bilans d'opérations de conservation pratiquées en vraie grandeur (Laikre *et al*., 1999 ; Crivelli *et al*., 2000).

Plus récemment, l'écologie de la restauration, une nouvelle discipline dérivée de la biologie de la conservation, a émergé (Young, 2000). Il s'agit d'une ingénierie de la réhabilitation des milieux et des ressources associées. Selon Young (2000), la biologie de la conservation et l'écologie de la restauration sont des disciplines complémentaires utilisables pour tenter de préserver la biodiversité. Par ailleurs, il y a une priorité à préserver les habitats qui sont encore en bon état, peu dégradés, riches en biodiversité et ayant encore toute leur fonctionnalité et qui sont source de potentiel évolutif (Laikre *et al*., 1999 ; Young, 2000).

En ce qui concerne la truite commune (*Salmo trutta* L.), Laikre *et al*. (1999) ont dressé au niveau européen un état des lieux précis du statut de l'espèce et ils ont formulé des recommandations générales et particulières en fonction du type de menace identifié afin d'assurer sa conservation. Les deux recommandations fondamentales sont : 1) de maintenir le plus possible d'écosystèmes naturels dans lesquels des grandes populations peuvent continuer à évoluer et 2) de caractériser la structure génétique des populations afin de connaître ce que l'on gère et définir ce que l'on veut conserver. La conservation du potentiel évolutif de la truite commune nécessite idéalement de prendre en compte et de gérer la diversité génétique présente au sein de chaque population locale.

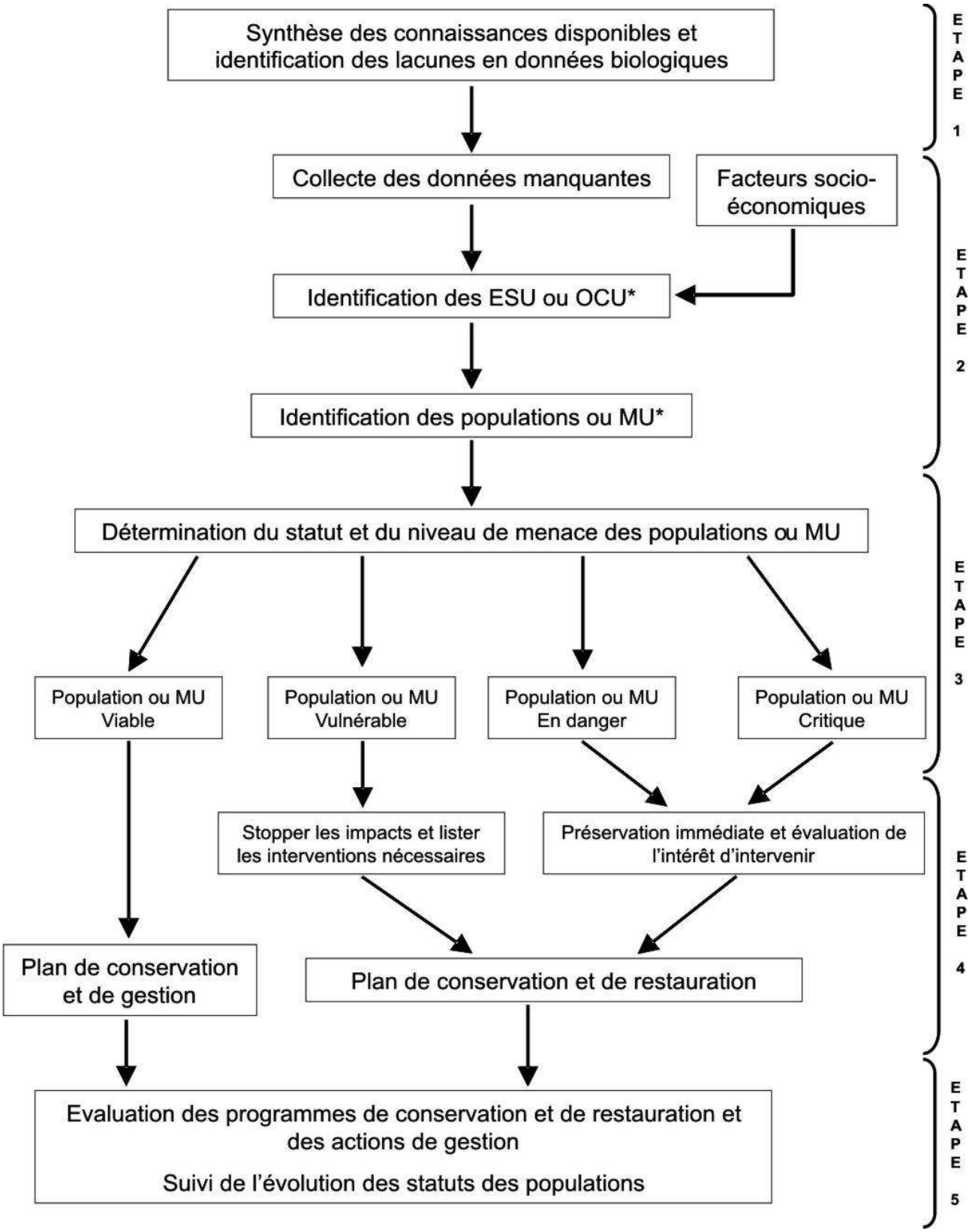


Figure 4. Etapes proposées pour développer une démarche de conservation et de gestion de populations de truite commune (adapté selon les préconisations de Dodson *et al*., 1998 et Laikre *et al*., 1999). ESU = Evolutionarily Significant Unit, OCU = Opérational Conservation Unit, MU = Management Unit (voir § I.2.2 page 15).

Dans un premier temps, ce chapitre présente les principes généraux et les principales étapes d'une démarche de biologie de la conservation applicables aux populations naturelles de truite commune. Ensuite, l'ensemble des chapitres suivants propose une application concrète de cette démarche à des populations de truites autochtones identifiées sur l'ensemble du territoire de la Haute-Savoie.

I.2) Présentation de la démarche globale

Les principales étapes nécessaires au développement d'une démarche de conservation appliquée aux populations de truite commune sont illustrées dans la figure 4.

I.2.1) Importance des connaissances génétiques préalables

La conservation et la gestion des populations de truite commune nécessite de posséder au préalable des informations sur la structure génétique de ces populations. Récoltées au sein d'un territoire, ces données permettent de connaître le nombre de populations présentes qu'il peut être important de préserver, et d'apprécier l'existence d'éventuels flux géniques inter-populations. Dans un premier temps, elles sont utiles pour déterminer les impacts génétiques des programmes de repeuplements passés et en cours sur la composition génétique des populations actuellement présentes. Elles permettent également d'évaluer les effets potentiels de la mise en place de nouvelles stratégies de gestion.

Au sein d'un réseau hydrographique, le manque ou l'absence de données génétiques rend difficile la prise en compte de la diversité des populations naturelles de truite présentes. Cette situation peut conduire à ne pas repérer sur ce territoire la présence de populations natives encore préservées. Un tel manque de connaissance risque de conduire à la mise en place de mesures de gestion inappropriées qui peuvent engendrer des effets négatifs sur la composition génétique des populations locales. Les impacts de l'introduction massive de truite d'origine atlantique sur les populations locales du bassin méditerranéen en sont un exemple majeur. Actuellement, sur le bassin méditerranéen, un risque important de déstabilisation de certaines souches natives persistantes existe également en raison d'une volonté grandissante des gestionnaires de « repeupler » en aveugle à partir de poissons REM dit sauvages. Plusieurs stocks de géniteurs supposés natifs ont été constitués en prélevant simplement des individus dans le milieu naturel sans connaître les véritables caractéristiques génétiques de la ou des populations sources utilisées. Cette situation montre l'importance qu'il y a de mener, préalablement à la mise en place de toute nouvelle stratégie de gestion sur un territoire donné, un diagnostic des populations naturelles en place. Désormais les techniques de génétique moléculaire permettent d'obtenir des résultats fiables à un coût acceptable.

Les informations de base à recueillir et à évaluer concernent :

- La structure génétique des populations en place.
- Les activités de repeuplement (quantités et origines) et les caractéristiques génétiques des stocks utilisés pour les repeuplements passés, récents ou en cours.
- Les impacts potentiels des stratégies passées de gestion (notamment les repeuplements).
- Les conséquences biologiques des changements de gestion projetés sur les populations naturelles en place.

La récolte de données nécessaires à cet état des lieux demande une étroite collaboration entre le gestionnaire qui pratique les repeuplements et apporte sa connaissance de la qualité et des caractéristiques du réseau hydrographique étudié, le généticien qui fixe certaines exigences de protocole pour assurer la faisabilité et la validité des analyses réalisées en laboratoire et l'écologue qui apporte ses connaissances en biologie et écologie des populations et garantit un échantillonnage fiable et adapté (bonne répartition spatiale, choix des individus vis-à-vis de leur âge et de leur taille,…).

I.2.2) Unités de conservation et de gestion

Frankel et Soulé (1981) indiquent que pour conserver une espèce, il est nécessaire de conserver son potentiel évolutif représenté par la variabilité génétique intra et inter populations. Plusieurs auteurs (Ryder, 1986 ; Waples, 1991 et 1995) ont préconisé la conservation des lignées évolutives significatives (ESU = «Evolutionary Significant Unit »). Le principe de cette approche initialement développée pour la conservation de saumons du Pacifique (*Oncorhynchus spp*) peut être utilisé pour diverses espèces et notamment la truite commune (Laikre *et al*., 1999). Une ESU peut être définie comme une population ou un groupe de populations qui: 1) est substantiellement isolé reproductivement des autres unités populationnelles conspécifiques et 2) qui représente une importante composante du potentiel évolutif de l'espèce (Waples, 1991). Dans le cas de la truite commune, au moins cinq ESU peuvent être définies, correspondant aux cinq lignées évolutives principales connues à savoir les lignées atlantique, méditerranéenne, adriatique, danubienne et marmoratus (Laikre *et al*., 1999 ; Bernatchez, 2001). Les ESU sont donc déterminées à partir de critères principalement génétiques et écologiques. Les décisions concernant les efforts de conservation à mener ne peuvent cependant pas être prises uniquement sur des bases biologiques. Les aspects socio économiques sont également importants à prendre en compte dans les démarches de conservation notamment pour des espèces présentant un intérêt halieutique comme la truite commune. Ainsi, Dodson *et al*. (1998) proposent le concept d'unité opérationnelle de conservation (OCU = «Operational Conservation Unit ») qui peut être défini comme l'unité de conservation résultant de l'interaction entre les exigences écogénétiques (les ESU) et les aspects socio-économiques.
Cependant, si les OCU et ESU sont des unités identifiées qu'il est important de conserver, elles ne représentent pas l'unité de base sur laquelle les actions de gestion doivent se porter pour assurer la conservation de l'espèce. En effet, une OCU ou une ESU, peut être constituée de plusieurs populations présentant suffisamment de différences génétiques pour constituer chacune des unités de gestion. Ce concept d'unité de gestion (MU = « management unit ») a été défini par Moritz (1994). La détermination des MU doit reposer sur une connaissance suffisante de la structure génétique des populations afin de ne pas regrouper plusieurs populations différentes au sein d'une même MU (Moritz, 1994).
Cette démarche relativement complexe nécessite, pour déterminer efficacement les différentes unités de gestion, de posséder de nombreuses connaissances sur l'état passé et actuel des populations naturelles présentes sur un territoire. Aussi, en pratique, la prise en compte des différentes exigences utiles à la détermination des différents niveaux de gestion définis peut s'avérer problématique. En effet, si les grandes lignées évolutives de truite commune émergent facilement et peuvent être aisément identifiées, la validation de sous unités au sein de ces grandes lignées peut nécessiter par contre des efforts d'échantillonnage et de génotypage supplémentaires et plus complexes. Ceci est

principalement dû au fait que les différences génétiques inter-populations au sein d'un même rameau deviennent plus faibles et donc moins robustes, parfois plus difficilement interprétables. Par exemple, au sein du rameau évolutif atlantique, la dichotomie entre les races moderne et ancestrale, est basée sur l'existence de deux marqueurs (LDH-C1 et TF) ce qui peut paraître insuffisant (Guyomard, com. pers.). Aussi la découverte de nouveaux marqueurs de la lignée méditerranéenne rend possible la mise en évidence de nouvelles distinctions entre populations ce qui aboutit à identifier de nouvelles sous unités opérationnelles, avec cependant le risque de multiplier les subdivisions à l'infini.
Enfin, une fois les unités de gestion déterminées, la phase de conservation/réhabilitation sera dépendante des moyens techniques et financiers qui lui seront affectés et de leur répartition.

I.2.3) Hiérarchisation et statut des populations à conserver

Lorsque le territoire hydrographique étudié est suffisamment vaste pour abriter plusieurs MU de truite commune constituées chacune d'une ou plusieurs populations naturelles, il peut être nécessaire de hiérarchiser la conservation des MU selon leur importance en raison d'une limitation des moyens techniques et financiers qui ne permet généralement pas de tout conserver. Selon Laikre *et al*. (1999), les intérêts d'une démarche de hiérarchisation sont : 1) allouer de manière prioritaire les ressources financières disponibles, 2) déterminer les efforts de conservation prioritaires pour rendre les programmes d'actions plus efficaces, 3) connaître les données disponibles sur les populations et faire le point sur les informations manquantes nécessaires à leur suivi 4) la méthode peut devenir un outil de gestion efficace de la biodiversité intraspécifique en permettant de suivre l'évolution spatio-temporelle des caractéristiques des populations concernées.

A partir de plusieurs approches de hiérarchisation déjà proposées et notamment de celle d'Allendorf *et al*. (1997) pour la conservation des populations de saumon du Pacifique (*Oncorhynchus spp*), Laikre *et al*. (1999) ont proposé une démarche adaptée aux populations naturelles de truite commune. Cette méthode consiste à donner un ordre de priorité aux populations en prenant en compte à la fois leur risque relatif d'extinction ainsi que leur intérêt phylogénique, génétique, écologique et socio économique.

La première étape consiste donc à évaluer un risque relatif d'extinction pour chaque population. Une estimation de ce risque peut être conduite par une analyse de viabilité de population (PVA* = «Population Viability Analysis ») utilisant des données démographiques, environnementales et génétiques (Gilpin et Soulé, 1986 ; Lacy, 1993). Lorsque par manque de données une PVA ne peut pas être menée, Laikre *et al*. (1999) ont proposé une analyse simplifiée à partir de critères qualitatifs d'après les préconisations de l'IUCN (1996) et d'Allendorf *et al*. (1997).

Dans un deuxième temps, il s'agit de déterminer l'importance de chaque population pour la conservation en répondant à une liste de questions, ce qui permet d'attribuer une note grâce avec un barème de points. L'intérêt des populations est estimé à partir des aspects génétiques et évolutifs, écologiques, et de l'importance socio-économique et scientifique (Allendorf *et al*.,1997 ; Laikre *et al*., 1999).

Enfin, le risque d'extinction et l'importance de conservation des différentes populations peuvent être synthétisés et comparés afin d'identifier les populations à conserver en priorité, à savoir celles qui présentent un fort risque d'extinction et dont la disparition se traduirait par des conséquences négatives.

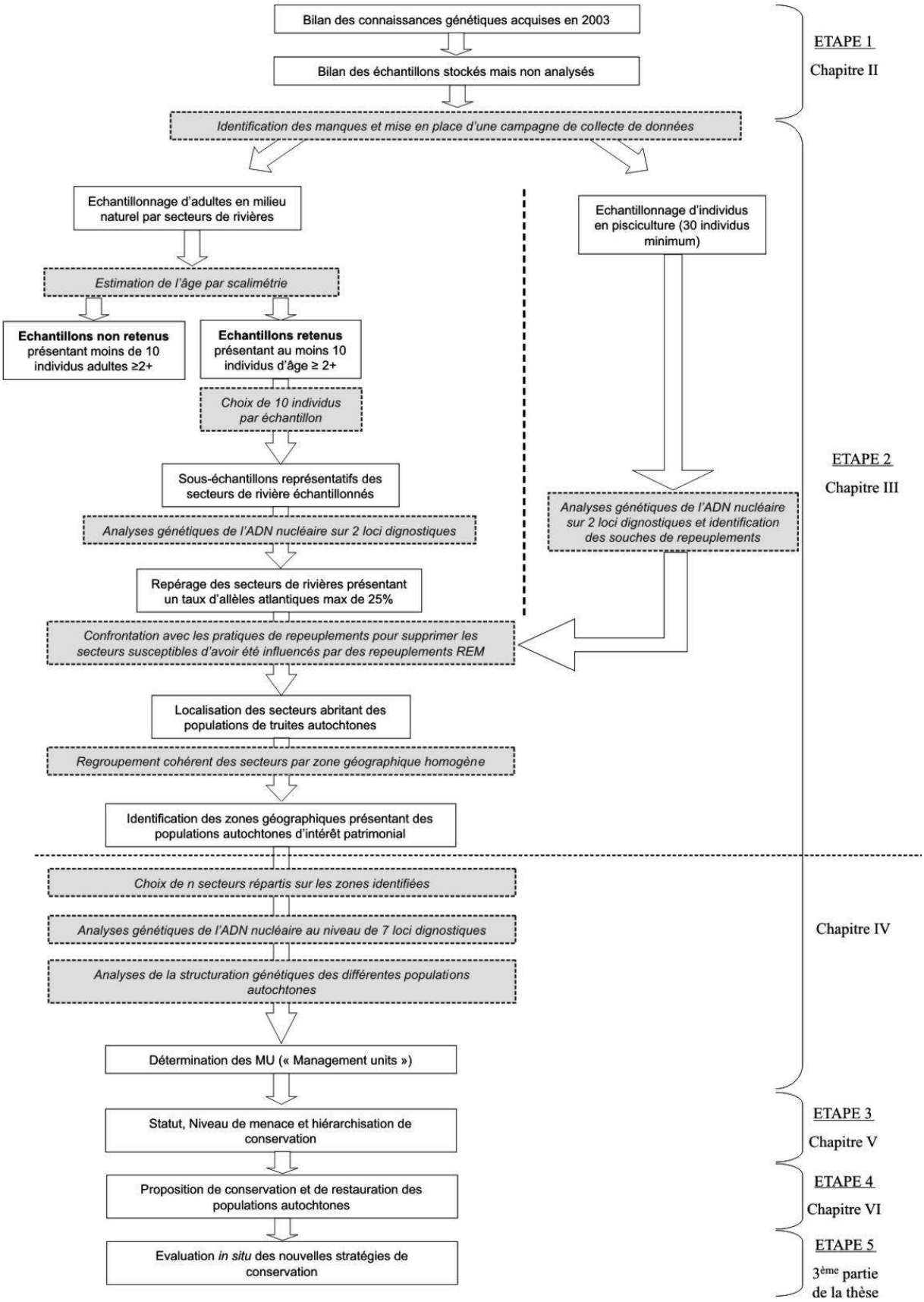


Figure 5. Présentation de la démarche de description et de conservation de la diversité intra-spécifique de la truite commune sur le réseau hydrographique de la Haute-Savoie.

I.2.4) Choix et recommandations de stratégies de conservation, restauration et de gestion des populations

Une fois la hiérarchisation établie, il est nécessaire de connaître précisément, pour les populations prioritaires, l'origine et l'importance des perturbations qui peuvent menacer à terme leur conservation. Ce diagnostic permettra de déterminer le choix d'une stratégie de conservation ou de restauration et de programmer les actions d'amélioration et de gestion à mettre en place.

I.3) Application de la démarche aux populations de truite commune sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie

La démarche globale exposée ci-dessus a été adaptée aux particularités de notre étude pour être appliquée aux populations naturelles de truite commune sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Le protocole, inspiré de la démarche globale, mis en place pour entreprendre un diagnostic précis à grande échelle sur l'ensemble du réseau hydrographique concerné, est illustré par la figure 5. La méthodologie de l'étape 2 relative à la collecte des données manquantes et à la description de la diversité génétique est plus particulièrement détaillée.

Chapitre II. Bilan initial des connaissances sur la diversité intraspécifique de *Salmo trutta* sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie en 2003 (Etape 1)

Préalablement à l'établissement du contenu précis de la thèse notamment en terme de méthodologie, un bilan des connaissances acquises jusqu'en fin 2002-début 2003 sur la génétique des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) en Haute-Savoie a été réalisé.

L'état des connaissances effectué (Tableau 1) permet de dresser une première carte (Figure 6) de répartition des populations de truites autochtones méditerrannéennes identifiées sur le département avant 2003 et de préciser les investigations supplémentaires à mener dans le cadre de la thèse afin de compléter les données disponibles.

Les données accessibles, qui s'étalent de 1989 à 2003, sont très hétérogènes à la fois au niveau des stades étudiés (œufs, juvéniles, adultes…) et du type de matériel biologique analysé (allozyme, ADN nucléaire et mitochondrial) (Tableau 1). La répartition spatiale (Figure 6) est également très hétérogène et inégale avec un nombre plus important de données sur le bassin amont de la Dranse d'Abondance qui a fait l'objet de plusieurs études ponctuelles (Guyomard, 1989a et 1991 ; Largiadèr *et al.*, 1996 ; Estoup *et al*., 2000 ; Launey *et al*., 2003a) et sur le bassin du Chéran sur lequel a été réalisé plus récemment un diagnostic piscicole complet (PNR massif des Bauges, 2003).

II.1) Mise en évidence d'une population autochtone sur le bassin amont de la Dranse d'Abondance et sur le ruisseau de Chevenne

En matière de génétique des populations, les premières analyses (Guyomard, 1989a et 1991) utilisant la technique des allozymes (systèmes enzymatiques) ont été pratiquées sur des truites sédentaires capturées en 1988 dans 2 affluents de la Dranse d'Abondance : le ruisseau de Chevenne et la Serve (une station par affluent). Ces sites ont été choisis sur indication des gestionnaires locaux de la pêche. Les truites du R. de Chevenne et à un degré moindre de la Serve montraient une appartenance au rameau évolutif méditerranéen. Bernatchez *et al*., (1992), par analyses de l'ADN mitochondrial (ADNmt), confirment l'origine méditerranéenne des truites du ruisseau de Chevenne caractérisées par la présence d'haplotypes méditerranéens-adriatiques (Ad1-Ad2). Toujours avec la technique des allozymes, Largiadèr *et al*., (1996) soulignent la situation génétique particulière de la zone de la Dranse d'Abondance qui abrite une population REM faiblement introgressée.

Enfin, plus récemment, des études génétiques utilisant les microsatellites de l'ADN nucléaire (ADNn) ont été menées sur des échantillons de poissons adultes et sub-adultes collectés en 1995 (Estoup *et al*., 2000) et 1999-2000 (Launey *et al*., 2003a). Les résultats indiquent que sur la Dranse d'Abondance, le taux d'allèles méditerranéens dans la population en place est fortement majoritaire pouvant même atteindre près de 100 % sur certains secteurs.

Tableau 1. Synthèse des études génétiques réalisées sur les populations sédentaires jusqu'en début 2003 sur les rivières de Haute-Savoie. Les numéros dans la colonne « Site » font référence aux sites d'échantillonnage indiqués sur la Figure 6.

Bassin	Rivière	Secteur	Site	Stade échantillonné	Type d'analyse	Référence
Léman	Dranse abondance	amont	1	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Chevenne	aval	2	œufs	ADN nucléaire	Largiader *et al*. 2001b
	Chevenne	médian	3	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a; Largiader *et al*. 2001b
				œufs	ADN nucléaire	Largiader *et al*. 2001b
				toutes classes de taille	Allozyme	Guyomard 1989, 1991; Largiader *et al*. 1996;
				toutes classes de taille	ADN mitochondrial	Bernatchez *et al*. 1992
				adultes dans la pêche	ADN mitochondrial	Bauman 1999
	Serve		4	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Les eaux Noires	aval	5	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Basse Dranse	aval	6	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Pamphiot	aval	7	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Redon	aval	8	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Foron de Sciez	aval	9	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
Fier	Fier	médian	10	adultes dans la pêche	ADN mitochondrial	Bauman 1999
	Chéran	totalité	11	toutes classes de taille	ADN nucléaire	PNR des Bauges 2003

II.2) Premier indice de présence d'individus d'origine méditerranéenne sur le Fier

Dans le cadre d'une étude initiée par C. Largiadèr destinée à mieux connaître la répartition sur le territoire suisse des différents haplotypes de l'ADNmt sur les versants rhénan et rhodanien, un échantillon supplémentaire situé en Haute-Savoie sur le bassin du Fier a pu êre traité. Cet échantillon de 48 individus capturés par pêche à la ligne dans le Fier moyen a montré par analyse de l'ADNmt une fréquence moyenne de l'haplotype méditerranéen Me (38% de Me2) (Baumann, 1999). Cette première étude n'a pas été suffisante pour conclure à l'existence d'une population de truite autochtone sur l'ensemble du Fier mais elle a permis de suspecter sa présence et d'orienter des investigations supplémentaires.

II.3) Découverte d'une population autochtone sur le Chéran

Un diagnostic piscicole récent (PNR massif des Bauges, 2003) à l'échelle du bassin du Chéran a permis de réaliser une étude génétique conséquente en utilisant 2 microsatellites diagnostiques de l'ADN nucléaire (Str541 et Str591). Celle-ci a montré

globalement des différences très importantes des taux d'introgression avec des fréquences d'allèles REA pouvant varier de 8% à 95%.
D'une manière générale, le cours principal du Chéran montrait des taux d'allèles méditerranéens plus élevés que sur les affluents. Sur la partie haut-savoyarde, les deux secteurs du Chéran concernés par l'étude (cf secteur 11 Figure 6) possédaient des populations de truites ayant un faible taux d'introgression (8% d'allèles REA).

Ces résultats ont donc permis de repérer la présence de populations autochtones sur deux secteurs situés en amont et en aval de la partie haut-savoyarde du Chéran. Le lien entre ces deux secteurs éloignés et donc la colonisation potentielle de l'ensemble du cours restait par contre à confirmer.

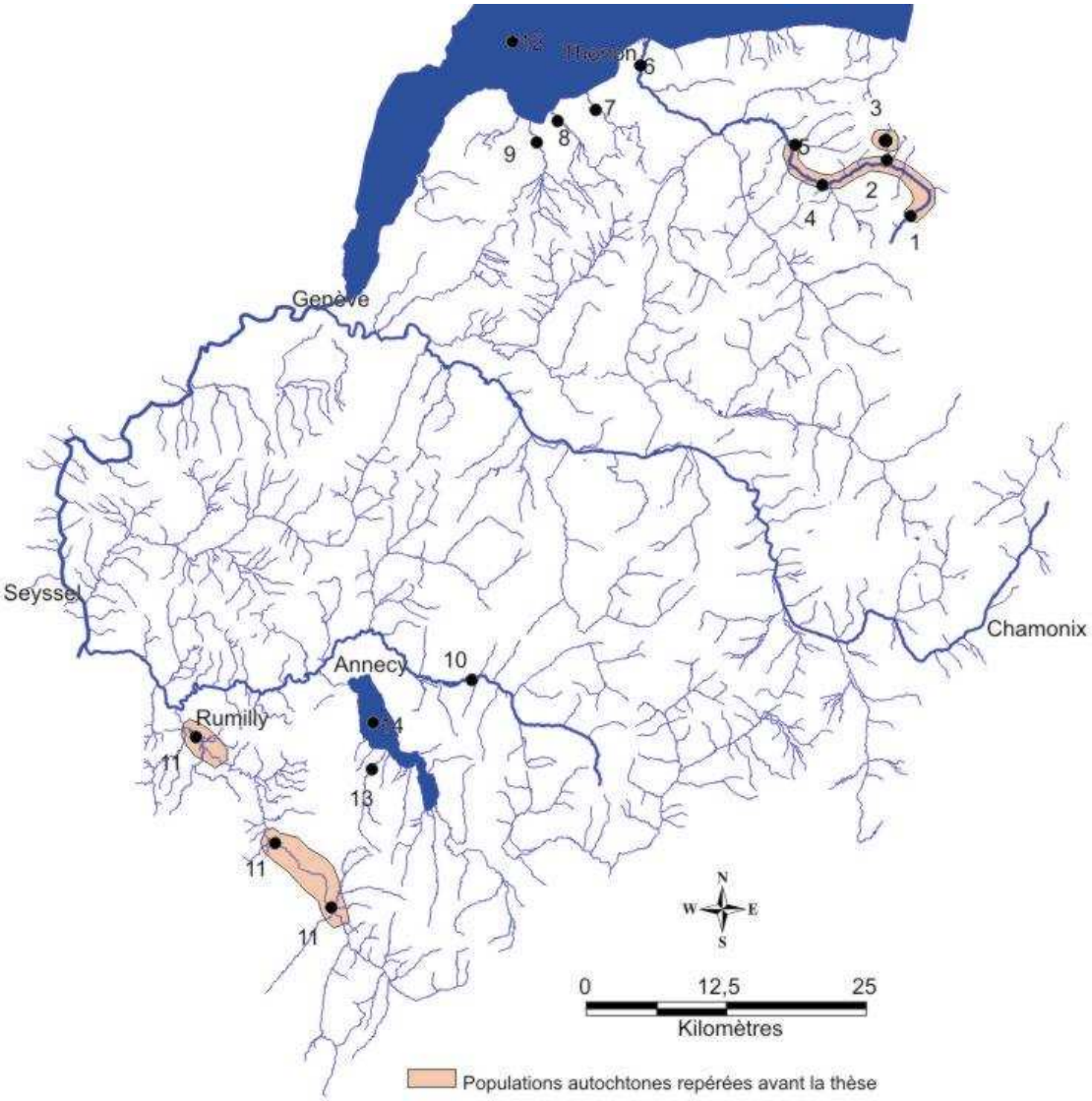


Figure 6. Localisation des secteurs étudiés et Atlas historique de répartition des populations autochtones REM repérées avant le programme de thèse. Les chiffres à proximité des secteurs échantillonnés renvoient à la colonne « Site » des tableaux 1 et 2.

II.4) Cas particulier des systèmes lac-affluents, Léman et Lac d'Annecy

Une des originalités du réseau hydrographique complexe et diversifié de la Haute-Savoie est la présence de deux grands lacs subalpins : le lac d'Annecy (2 700 ha) et le Léman (58 240 ha). Ces lacs associés à leurs tributaires représentent des systèmes écologiques lac-affluents particuliers dans lesquels la truite a développé un écotype migrateur alternant entre le lac pour la croissance et les affluents pour la reproduction et la production des juvéniles (Champigneulle *et al*., 1991).

Bien que le travail de thèse ne s'intéresse pas directement aux truites de lac, on ne peut pas exclure la présence dans ces systèmes de populations autochtones. En outre, une meilleure connaissance des caractéristiques génétiques de ces populations peut apporter des éléments supplémentaires concernant la biogéographie et les impacts éventuels de repeuplements passés.

Les connaissances actuelles (Tableau 2) sur ces populations pouvant être complémentaires aux résultats obtenus dans le cadre de la thèse ont été synthétisées en s'inspirant notamment du travail récent réalisé par Launey *et al*. (2003a).

II.4.1) La zone lémanique

Sur le système lémanique, des repeuplements intensifs sont pratiqués annuellement depuis près de 100 ans. Parmi les stocks de pisciculture historiquement utilisés pour les repeuplements, trois ont fait l'objet d'analyses : Vizille, Vionnaz et Pont Royal. Les deux premiers ont joué un rôle important dans le repeuplement historique respectivement sur la partie française et la partie suisse du lac. Ces trois stocks sont a 100% REA pour l'ADNmt (Baumann et Largiader, données non publiées). Vizille et Pont Royal ont la même composition d'haplotypes avec 52% d'At1, 28% d'At7 et 20% d'At6. La proximité de ces deux stocks concorde avec les résultats obtenus sur l'ADN nucléaire (Launey *et al*., 2003a). Le stock de Vionnaz est caractérisé par 39% d'At6, 37% d'At7 et 16% d'At1.

Les premières analyses (Guyomard, 1991) de systèmes enzymatiques réalisées sur des juvéniles issus de géniteurs de truite de lac capturés sur l'Aubonne, un affluent suisse du Léman, ont montré une forte introgression par les allèles d'origine atlantique.

Concernant l'ADNmt, les échantillons de truites de lac capturés directement au Léman montrent un fort taux d'haplotypes REA avec 55% d'At6 et 32% d'At1. Les géniteurs de truites de lac capturées sur les affluents lors des périodes de reproduction, sont également à très forte dominance d'haplotypes REA. Par contre, les truites sédentaires de ces mêmes affluents montrent un fort taux d'haplotypes REM uniquement Ad. Par exemple sur la Basse-Dranse les truites lacustres présentent 44% d'At1 et 42% d'At6 alors que les truites sédentaires montrent 43% d'Ad1 et 18% d'Ad2.

Dans la partie suisse, sur l'Aubonne et la Promenthouse qui sont deux affluents majeurs du Léman pour la reproduction, les truites de lac montrent respectivement 66% et 72% d'haplotype At6 (Baumann et Largiadèr, données non publiées).

Les résultats obtenus par Launey *et al*. (2003a) ont montré au niveau de l'ADN nucléaire que les populations contemporaines de truite de lac (capturées en lac ou comme géniteurs dans 4 affluents haut-savoyards du Léman : Redon, Foron, Pamphiot, Dranse et 3 affluents suisses : Rhône amont, Aubonne, Promenthouse) se rattachaient très majoritairement au rameau atlantique. Cependant dans chacun des 7 affluents prospectés en France et en Suisse, il existait un taux d'allèles REM tant pour les truites de lac (4 à 41 %) que pour les truites sédentaires (8 à 50%). Les valeurs les plus élevées

(41 et 50 %) ont été observées sur le système des Dranses. Sur les autres tributaires les taux d'allèles REM ne dépassaient pas 17 %. On ne peut exclure dans cette zone de la Haute-Savoie, outre la présence de truites autochtones REM, la présence de truites autochtones REA en particulier parmi les populations de truites lacustres. Certains arguments géologiques et biogéographiques (Largiadèr *et al*., 1996) mettent en avant la possibilité d'une colonisation REA naturelle du Léman.

Tableau 2. Synthèse des études génétiques réalisées sur les populations migratrices (truite de lac) jusqu'en début 2003 sur les grands systèmes lac-affluents de Haute-Savoie. Les numéros dans la colonne « Site » font référence aux sites d'échantillonnage indiqués sur la Figure 6.

Lac	Rivière	Site	Stade échantillonné	Type d'analyse	Référence
Léman	Aubonne (CH)		Juvéniles	Allozyme	Guyomard 1991
	Aubonne (CH)		adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Versoix (CH)		toutes classes de taille	Allozyme	Largiader *et al*. 1996
			adultes>2+	ADN mitochondrial	Bernatchez *et al*. 1992; Bauman 1999
	Basse Dranse	6	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Pamphiot	7	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Redon	8	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Foron de Sciez	9	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Lac	12	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
Annecy	Laudon	13	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
	Lac	14	adultes>2+	ADN nucléaire	Launey *et al*. 2003a
			toutes classes de taille	Allozyme	Berrebi 1995 (non publiées)

II.4.2) Le lac d'Annecy

En ce qui concerne le lac d'Annecy, les deux principaux stocks de pisciculture utilisés pour les repeuplements ont été analysés (Baumann et Largiader, données non publiées). La principale source provient de la pisciculture Chauvey (Appenans, Doubs) qui était caractérisée à 96% par l'haplotype REA (48% d'At7, 28% d'At1 et 20% d'At6) et 4% de Ma2 (Marmoratus). La deuxième origine consiste en un stock de géniteurs de la pisciculture Azolin (St-Alben, Savoie) constitué à partir d'œufs produits par des géniteurs de truite de lac remontant le Laudon. Ce stock montrait 76% d'haplotypes REA dont 72% d'At6 et 24% d'haplotype REM, uniquement Me2 (Baumann et Largiadèr, données non publiées).

L'analyse de systèmes enzymatiques de 29 truites de lac capturées au lac d'Annecy par pêche amateur lors de la saison de pêche 1995 (Berrebi, données non publiées) avait montré que 45% d'entre elles étaient porteuses de l'allèle méditerranéen LDH-C1.

Par ailleurs, les analyses utilisant l'ADN mitochondrial ont montré que les truites sédentaires du Laudon présentent 14% d'haplotype REM, uniquement Me2. Contrairement au Léman l'haplotype Ad n'a pas été trouvé dans les échantillons examinés sur le lac d'Annecy (Baumann et Largiadèr, données non publiées).

Trois échantillons de truites adultes et sub-adultes ont été collectés en 1999 dans le système lac d'Annecy-affluents : truites de lac capturées en lac, géniteurs de truite de lac remontant dans le Laudon et truites sédentaires capturées à l'amont du Laudon. L'analyse de 2 microsatellites diagnostics de l'ADN (Str541 et Str591) a montré que le taux moyen d'allèles REM était respectivement de 17, 12 et 9% (Launey et Krieg, données non publiées).

II.5) Premières conclusions

Les données génétiques déjà recueillies sur les populations en place et sur les stocks de pisciculture (REA) utilisés jusqu'au moment de l'échantillonnage indiquaient que les populations méditerranéennes trouvées sur le réseau hydrographique haut-savoyard étaient des populations autochtones. Il était donc encore possible de repérer ces populations autochtones REM en faisant appel à des techniques d'analyses génétiques, en particulier en utilisant des microsatellites de l'ADN diagnostiques du rameau évolutif REM ou REA.

Les premières données génétiques acquises jusqu'en fin 2002-début 2003 montraient la présence d'indices de persistance de populations autochtones REM sur quelques sites du réseau hydrographique haut-savoyard. Cependant, une part importante des analyses était déjà relativement ancienne et seule une faible partie du réseau hydrographique avait été prospectée avec des échantillonnages hétérogènes (effectifs, âge des individus) ne permettant pas l'obtention d'une image représentative des caractéristiques génétiques des populations de truite sédentaire présentes en Haute-Savoie.

Chapitre III. Repérage et description de la diversité intra-spécifique au sein du réseau hydrographique et localisation de populations autochtones (Etape 1 suite)

III.1. Introduction

Un des principaux objectifs de la thèse était, suite aux premiers résultats prometteurs obtenus localement avant 2003, d'étendre le diagnostic génétique des populations de truite en place à l'ensemble du département dans l'espoir d'identifier de nouvelles populations autochtones. Cette phase d'inventaire était un préalable nécessaire à la mise en place de mesures de conservation et de réhabilitation permettant de garantir la pérennité à long terme de ces populations autochtones REM encore peu introgressées. A notre connaissance, il s'agit de la première étude réalisée à large échelle en zone Nord alpine française afin d'identifier la présence éventuelle de populations de truites autochtones REM. En effet, les études précédentes concernent majoritairement des zones géographiques plus restreintes et s'attachent d'avantage à caractériser les impacts des repeuplements et les effets de l'hybridation sur les populations naturelles.
Ce travail a nécessité une approche en collaboration avec des généticiens, écologues, gestionnaires et pêcheurs. Un protocole spécifique a été élaboré dans le cadre de la thèse afin d'assurer la prospection d'un maximum de sites et la réalisation d'un diagnostic génétique fiable pour un coût financier raisonnable.

III.2. Matériels et Méthodes

III.2.1.) Echantillonnage des populations

+ Répartition et localisation des stations échantillonnées

Les échantillons utilisés dans le cadre de la thèse (Figure 7) proviennent à la fois de prélèvements réalisés avant le lancement de celle-ci et d'une campagne spécifique d'échantillonnage de grande ampleur destinée à compléter les quelques données récoltées précédemment.

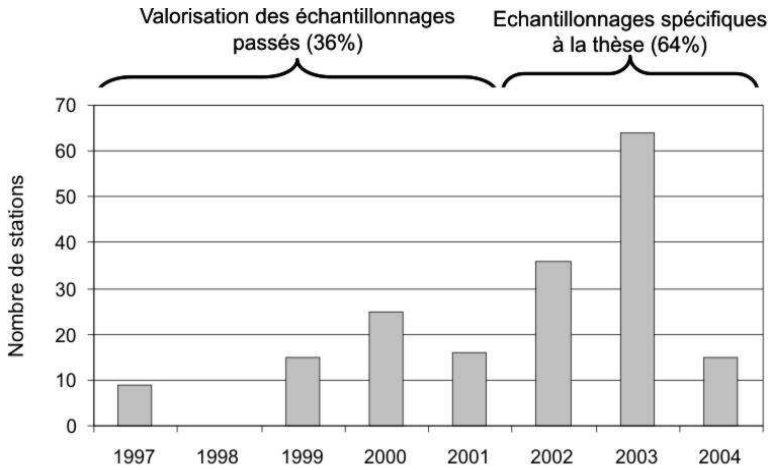


Figure 7. Histogramme de répartition des stations échantillonnées par année (avant et pendant la thèse) et utilisées pour le repérage des populations autochtones REM sur le département de Haute-Savoie.

En effet, suite à la mise en évidence de la présence d'une population autochtone sur la Dranse d'Abondance (Guyomard, 1989a ; Largiadèr *et al*., 1996), une première démarche destinée à récolter et stocker des prélèvements a été mise en place. Les prélèvements étaient alors effectués de manière opportuniste et non systématique lors d'opérations de pêches électriques de sauvetage ou d'inventaire. Ainsi, quelques échantillons ont pu être récoltés dès 1997 sur le bassin de la Dranse d'Abondance et dès 1999 sur le reste du département.

A partir de l'automne 2002, suite à l'obtention des financements nécessaires, une importante campagne de prélèvement a permis de récolter la majorité des échantillons sur l'ensemble du département et de compléter le matériel acquis auparavant.

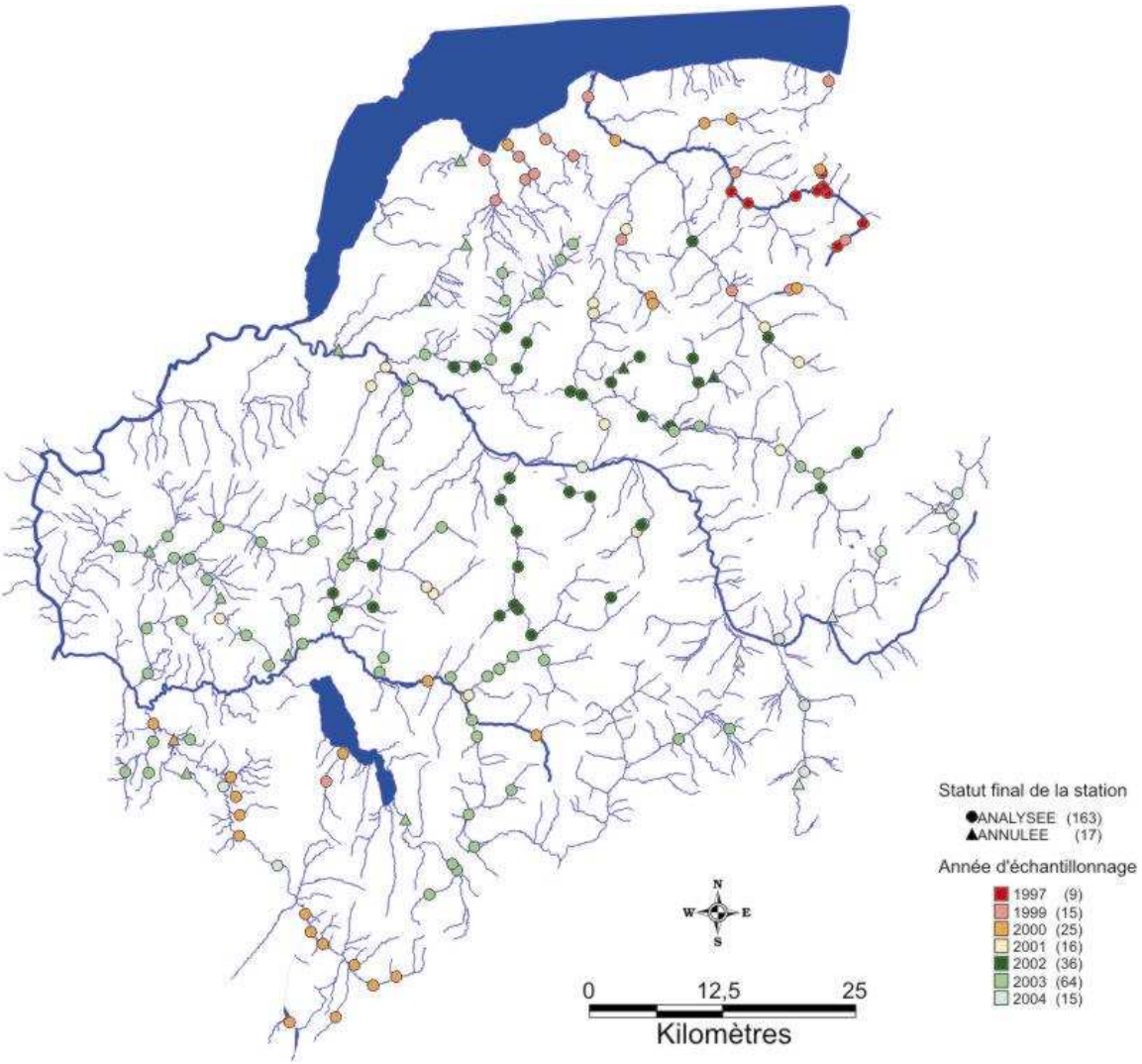


Figure 8. Localisation de l'ensemble des secteurs échantillonnés utilisés dans le cadre du programme sur le réseau hydrographique de la Haute-Savoie.

La méthode a consisté à couvrir dans un premier temps les rivières principales de chaque bassin versant et ensuite à étendre l'échantillonnage sur les axes secondaires (affluents, ruisseaux) présentant des intérêts particuliers (caractéristiques géographiques, isolement, gestion pratiquée, intérêts halieutique et socio-économique). Le but a été d'obtenir un maillage relativement fin permettant de repérer avec le

maximum d'efficacité la présence éventuelle, même isolée, de populations autochtones REM (Figure 8).

L'ensemble des campagnes d'échantillonnage utilisées pour ce travail a permis de couvrir au total 180 secteurs de rivières répartis sur l'ensemble du réseau hydrographique du département. 17 d'entre eux n'ont pas été retenus en raison d'un trop faible nombre de poissons adultes (≥2+) échantillonnés. Ainsi 163 secteurs ont pu faire l'objet d'analyses génétiques (Figure 8, cf annexe 1).

+ *Récolte des données des échantillons et des données in situ*

L'essentiel des échantillonnages a été pratiqué par pêches électriques d'inventaire ou de sondage au cours de la période été-automne.
L'objectif final était d'échantillonner la population d'adulte (âge ≥ 2+) en place. L'échantillonnage a couvert une large gamme de taille et une grande longueur de rivière afin de limiter les biais possibles (différences inter-sectorielles de croissance et de structure d'âge). La récolte des données s'est faite pour chaque secteur sur un échantillon aléatoire de 20 à 30 truites de taille supérieure à 18 cm (longueur totale).

Sur chaque secteur, toutes les truites potentiellement adultes ont été identifiées par un numéro de référence unique et manipulées selon le protocole suivant :

- Anesthésie dans une solution d'eugénol.
- Mesure de la longueur totale (Lt en mm).
- Photographie (diapositive Kodac Elite chrome 400 ISO) en rendant simultanément visible, le côté gauche de la truite, son numéro de référence et une échelle de longueur (règle graduée). Ces photographies ont été réalisées dans le but de rechercher ultérieurement d'éventuels liens entre génotypes et phénotypes.
- Prise d'écailles dans la zone standardisée pour les salmonidés (Ombredane et Richard, 1990). Le traitement des écailles a permis d'une part d'estimer l'âge des poissons et ainsi de sélectionner les poissons adultes utilisés pour la thèse et d'autre part d'envisager ultérieurement des études fines de croissance sur les populations.
- Récolte de la nageoire adipeuse (ou d'une fraction de nageoire pelvienne) et stockage de celle-ci en tube eppendorf dans l'éthanol (95-96°) en vue des analyses génétiques.
- Remise à l'eau du poisson vivant.

Cas particulier de l'Arve :

Dans le cas de la rivière Arve, les échantillonnages par pêches électriques n'étaient pas envisageables en raison des largeurs et profondeurs d'eau trop importantes et de son régime hydrologique glaciaire caractérisé par de fortes eaux en période estivale. Des échantillons ont cependant pu être effectués par piégeage au niveau de la passe à poissons d'Arthaz (située en aval) et dans des captures à la ligne réalisées par quelques pêcheurs volontaires. Ces dernières sont destinées, sur des secteurs impossibles à échantillonner autrement, à compléter les échantillons réalisés par piégeage. En raison du biais que peut engendrer cet échantillonnage par pêche à la ligne dans l'estimation du taux d'allèle domestique d'origine atlantique, les résultats seront utilisés avec précaution.

+ *Caractéristiques des échantillons in situ et choix des individus à analyser*

Les campagnes de terrain ont permis d'échantillonner au total 6 590 poissons dont l'âge a pu être évalué par scalimétrie pour la majorité d'entre eux. L'étude a porté uniquement sur la fraction adulte des populations de truites sédentaires en place. Ainsi, les poissons ≤1+ ont été totalement écartés avant de choisir les spécimens à analyser. Ce choix méthodologique a été fait afin d'éviter de prendre en compte des individus à caractère migrant. En effet, le processus de dévalaison qui est une caractéristique majeure de la fraction migratrice des populations de truite, concerne essentiellement les stades juvéniles (Champigneulle *et al*., 1988 ; Cucherousset *et al*., 2005).

Pour 144 secteurs échantillonnés, les analyses génétiques ont été réalisées sur un sous-échantillon d'au moins 10 individus répartis en 3 classes d'âge (2+, 3+ et ≥ 4+) choisis au hasard en respectant la répartition de ces trois classes d'âge dans l'échantillon global d'adultes échantillonné sur le secteur concerné.

Cas particulier du Chéran :

Pour les 19 échantillons répartis sur le bassin du Chéran, dont les données ont été récoltées pour la majorité avant le lancement du présent travail (PNR massif des Bauges, 2003), l'âge des individus n'a pas été déterminé. Pour ce bassin, les analyses génétiques ont été pratiquées sur les poissons de taille ≥ 200 mm (Lt).

Ainsi sur les 163 secteurs de rivières échantillonnés près de 1 800 individus ont fait l'objet d'une analyse génétique.

+ *Echantillonnage des populations de pisciculture utilisées pour le repeuplement*

Le réseau hydrographique haut-savoyard a fait l'objet d'importants repeuplements, généralement réalisés chaque année, depuis plusieurs décennies. Historiquement, les individus utilisés pour ces repeuplements proviennent de stocks appartenant essentiellement au rameau évolutif atlantique (Krieg, 1984 ; Krieg et Guyomard, 1985). Cependant, afin de compléter ces données, l'origine génétique des individus utilisés plus récemment pour les opérations de repeuplement en Haute-Savoie a été recherchée. Ainsi, 11 souches de piscicultures pouvant potentiellement avoir influencé les résultats génétiques obtenus *in situ* sur les stades 2+ et supérieur ont été échantillonnées et analysées. Les analyses ont été réalisées sur des échantillons minimum de 30 individus sur les mêmes microsatellites (Str541 et Str591) que ceux analysés chez les truites adultes échantillonnées *in situ*. En pratique, la caractérisation génétique des souches de piscicultures utilisées ne peut pas être totalement exhaustive en raison des multiples origines potentielles au cours des décennies de repeuplements et des possibles variations inter-cohortes pour un même fournisseur. Cependant, les données obtenues récemment (Launey *et al*., 2003a) et les échantillonnages complémentaires réalisés ont permis de caractériser la majorité des souches de pisciculture utilisées sur le territoire de Haute-Savoie (Tableau 3).

Tableau 3. Caractéristiques des échantillonnages réalisés sur les principaux stocks de piscicultures utilisés récemment pour repeupler le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Nom du stock	Code	Localisation	Année de prélèvement	Stade échantillonné
Vizille	VI	Isère	2000	Géniteurs
Vionnaz	VZ	Valais (CH)	1999	Géniteurs
Pont Royal	PR	Savoie	2000	Géniteurs
Gianetti	GI	Meuse	2001	Géniteurs
Chazey-bons domestique	CBD	Ain	1999	0+
Chazey-bons sauvage	CBS	Ain	2000	Géniteurs
Pont de Gys	PG	Haute-Savoie	2000/2003	0+
Chauvey	CH	Doubs	2000	0+
Azolin LA	AZA	Savoie	2000	Géniteurs
Azolin LB	AZB	Savoie	2000	Géniteurs
Aillon	AI	Savoie	2000	Géniteurs

III.2.2) Récolte et analyses des données génétiques

Le génotypage a été effectué avec deux marqueurs microsatellites, Str541 et Str591, dont l'origine des allèles peut être rattachée sans ambiguïté au REA ou au REM grâce à l'utilisation conjointe de l'information fournie à ces deux loci ainsi qu'à deux marqueurs adjacents, Str542 et Str592. La validité du caractère diagnostique de ces deux jeux de marqueurs a été établie à partir de nombreuses populations méditerranéennes provenant de France, Italie, Grèce et Espagne (Estoup *et al*., 1999, 2000) et de souches domestiques utilisées localement. En routine, le génotypage des deux locus additionnels, Str542 et Str592, est restreint à un sous-échantillon d'individus naturels de manière à déterminer l'origine génétique (méditerranéenne *versus* atlantique) des allèles ou de la quasi totalité des allèles observés aux locus « principaux » Str541 et Str591. Les deux locus sont situés sur deux groupes de liaison distincts (BT2 et BT7) et donc indépendants (Gharbi *et al*., 2006).

L'ADN de chaque individu a été extrait, à partir d'un prélèvement de nageoire conservé dans l'éthanol à 95%, selon une méthode utilisant une résine, le Chelex® (Estoup *et al*., 1996).

Les deux marqueurs, Str541 et Str591, ont été co-amplifiés par PCR à l'aide d'amorces spécifiques, les amorces 3' étant respectivement marquées par les fluorochromes Fam et Tamra. Les amplifications par PCR, la séparation et la visualisation des produits de PCR ont été réalisées selon Launey *et al.* (2003b) avec une phase de dénaturation de 5 min à 96°C, cinq cycles de 30 s à 96°C, 30 s à 54°C, 1 min à 72°C, 20 cycles de 30 s à 95°C, 30 s à 54°C, 30 s à 72°C, une phase finale d'extension de 5 min à 72°C. L'ensemble des analyses a été réalisé au laboratoire de génétique des poissons de l'INRA de Jouy-en-Josas.

Les fréquences alléliques, le nombre moyen d'allèles par locus, les hétérozygoties attendues et observées ont été calculées à l'aide du logiciel GENETIX

4.05 (Belkhir *et al*., 1996-2004). Les déviations par rapport aux fréquences génotypiques attendues sous l'hypothèse de respect de la loi de Hardy-Weinberg et l'existence de déséquilibres de liaison entre chaque paire de loci ont été estimées à l'aide du logiciel GENEPOP 3.2 (Raymond et Rousset, 1995). Les valeurs de paramètrage retenues pour les deux tests de déviation, Hardy-Weinberg et déséquilibre de liaison, sont : 1000 dememorisation steps, 100 batches, 1000 iterations/batch.
Les tests ont été exécutés sur les échantillons en ne prenant en compte que les marqueurs « principaux » Str591 et Str541, les marqueurs adjacents n'ayant pas été utilisés sur l'ensemble des individus. Les taux d'allèles atlantiques par population ont été obtenu par : (Nombre d'allèles atlantiques à Str591 + Nombre d'allèles atlantiques à Str541)/Nombre total d'allèles.

III.3) Résultats

III.3.1) Résultat globaux des souches de pisciculture

Le polymorphisme observé à Str591 et Str541 pour 11 souches de pisciculture utilisées pour le repeuplement des cours d'eaux haut-savoyards ainsi que celui observé sur le total regroupé des échantillons en milieu naturel est présenté dans le tableau 4. On observe pour les souches de pisciculture presque exclusivement des allèles précédemment identifiés comme atlantiques (Estoup *et al*., 2000). Quelques allèles méditerranéens ont été trouvés dans sept populations à des fréquences très faibles sauf pour les stocks Pont de Gys (PG) et Chazey-Bons Sauvage (CBS). Ce dernier a été constitué en partie par des géniteurs capturés sur le Furans, un affluent du Rhône et montre un taux d'allèles atlantiques de 36%. Le stock PG a été fondé à partir de reproducteurs issus de la zone REM autochtone peu introgressée de la Dranse d'Abondance et porteurs d'allèles méditerranéens au niveau de 3 marqueurs diagnostiques, loci Str541 et Str591 pour les deux premiers et locus Str791 ou LDH-C1 pour le troisième (Largiader et Launey, données non publiées). L'échantillon analysé issu du stock entretenu à la pisciculture du Pont de Gys présente un taux d'allèles atlantiques limité à 5%. Les autres origines montrent des pourcentages d'allèles atlantiques compris entre 91% et 100%. La présence d'un faible pourcentage d'allèles REM dans les stocks récents de pisciculture traduit une pratique de plus en plus courante des piscicultures d'introduire de nouveaux gènes par le biais de géniteurs prélevés directement en rivière.
L'homogénéité génétique constatée entre les principales souches REA de pisciculture utilisées pour le repeuplement permet raisonnablement d'évaluer un profil génétique type de quasiment toutes les souches REA qui ont pu être utilisées (hors souches hybrides REA-REM).

III.3.2) Résultats globaux des populations naturelles (Figure 9)

L'analyse génétique a conduit à identifier six allèles atlantiques et vingt sept allèles méditerranéens à Str591, et trois allèles atlantiques et deux allèles méditerranéens à Str541 (voir tableau des fréquences alléliques en annexe 2).
Dix-huit secteurs sur 163, montrant un déficit d'hétérozygotes, dévient ($P<0,05$) par rapport aux fréquences attendues selon Hardy-Weinberg. Aucun secteur ne montre un excès d'hétérozygotes. Trois cas peuvent expliquer la déviation par rapport à Hardy-Weinberg : 1) la présence d'un seul individu homozygote pour l'allèle 148 au locus

Str591 alors que tous les autres individus ont l'allèle 150 ou 152 (secteur Arl01) ; 2) la présence de quelques individus atlantiques purs aux deux loci alors que tous les autres individus sont méditerranéens purs (exemples : Arl03 et Fie09). Cette situation est caractéristique d'un repeuplement récent avec des poissons atlantiques sur un secteur abritant une population naturelle de truite native REM. et 3) la présence d'un seul individu méditerranéen pur aux deux loci alors que tous les autres individus sont atlantiques purs (secteur DrA12).

Tableau 4. Fréquences alléliques (rouge : allèles méditerranéens ; bleu : allèles atlantiques) observées dans les populations domestiques utilisées en Haute-Savoie. Hn.b= hétérozygotie attendue ; Hobs = hétérozygotie observée ; N allèle = nombre moyen d'allèles.

POP (n)	PR (30)	VI (60)	CBD (29)	VZ (30)	AZA (30)	AZB (30)	AI (31)	CH (30)	GI (30)	CBS (30)	PG (77)	total PN (1786)
Str591												
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,02	0,02	0,02	0,00	0,00	0,01
148	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
149	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,78	0,63	0,55	0,80	0,75	0,73	0,58	0,60	0,88	0,38	0,08	0,37
152	0,22	0,32	0,34	0,17	0,08	0,23	0,39	0,33	0,10	0,00	0,00	0,10
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
162	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
164	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,07
166	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,05	0,00	0,08	0,07	0,19
167	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
168	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,16	0,08
172	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,01
176	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,01	0,02
178	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,01
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
190	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02
192	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,04
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,04
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,01
200	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,01
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
206	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
286	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,35	0,50	0,58	0,34	0,42	0,41	0,52	0,54	0,21	0,79	0,82	0,80
H obs	0,37	0,53	0,66	0,33	0,50	0,50	0,58	0,40	0,17	0,73	0,79	0,61
Str541												
130	0,00	0,03	0,00	0,02	0,02	0,00	0,03	0,08	0,07	0,00	0,00	0,02
132	1,00	0,95	0,90	0,92	0,97	1,00	0,95	0,85	0,93	0,33	0,03	0,47
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
136	0,00	0,02	0,10	0,07	0,02	0,00	0,02	0,07	0,00	0,67	0,97	0,51
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,00	0,10	0,22	0,16	0,07	0,00	0,09	0,27	0,13	0,45	0,05	0,52
H obs	0,00	0,10	0,24	0,17	0,07	0,00	0,10	0,30	0,13	0,53	0,05	0,29
N allèle	1,5	3,5	4,5	3,5	4,0	2,0	3,5	3,5	2,5	5,5	6,0	9,5
Taux REA	100%	97%	97%	95%	91%	100%	98%	93%	100%	36%	5%	49%

Cette situation plus atypique peut être le résultat d'une migration d'un individu REM sur une zone peuplée par des individus atlantiques ou être due à un repeuplement récent à partir de poissons d'origine atlantique sur une zone dégradée abritant une très faible population REM. Une nouvelle analyse, après retrait de ces individus, montre que ces secteurs ne dévient plus par rapport aux fréquences attendues selon Hardy-Weinberg.

Sept secteurs (Chr16, Chr21, DrA01, DrA05, Fie15, Gif11, Uss06) montrent un déséquilibre de liaison significatif ($P<0,05$).

52 secteurs de rivières (soit 33%) présentent un taux d'allèles atlantiques inférieur ou égal à 25% dont 23 avec un taux très faible, inférieur ou égal à 10%. Sur l'ensemble de ces 52 secteurs, 4 résultats (voir annexe 7) sont susceptibles d'avoir été influencés par des pratiques récentes de repeuplement qui utilisent des individus porteurs d'allèles méditerranéens (CBS ou PG). Leur présence ne peut donc pas être directement rattachée à l'existence sur ces secteurs de populations autochtones REM d'origine naturelle.
Au total, 48 secteurs peuvent être considérés comme abritant naturellement des individus à forte dominance d'allèles autochtones c'est-à-dire présentant un taux d'allèles REA inférieur à 25%.

67% (111/163), soit la majorité des secteurs étudiés, montrent un pourcentage d'allèles REA supérieur à 25%. Cette situation traduit à l'échelle globale du département l'importance de l'impact génétique des repeuplements passés sur les populations REM.

Six secteurs (Arl01, Arl02, Arv08, Bor08, DrA14, LcA01) montrent des populations entièrement issues du REA possédant 100% d'allèles atlantiques aux deux loci étudiés. Ces secteurs se situent tous en zone extrême amont isolés par un obstacle infranchissable. Deux hypothèses peuvent expliquer cette situation i)une origine naturelle de populations atlantiques anciennes piégées en zone amont du réseau hydrographique, ii)une implantation suite aux repeuplements sur des zones naturellement non colonisées par les populations autochtones.

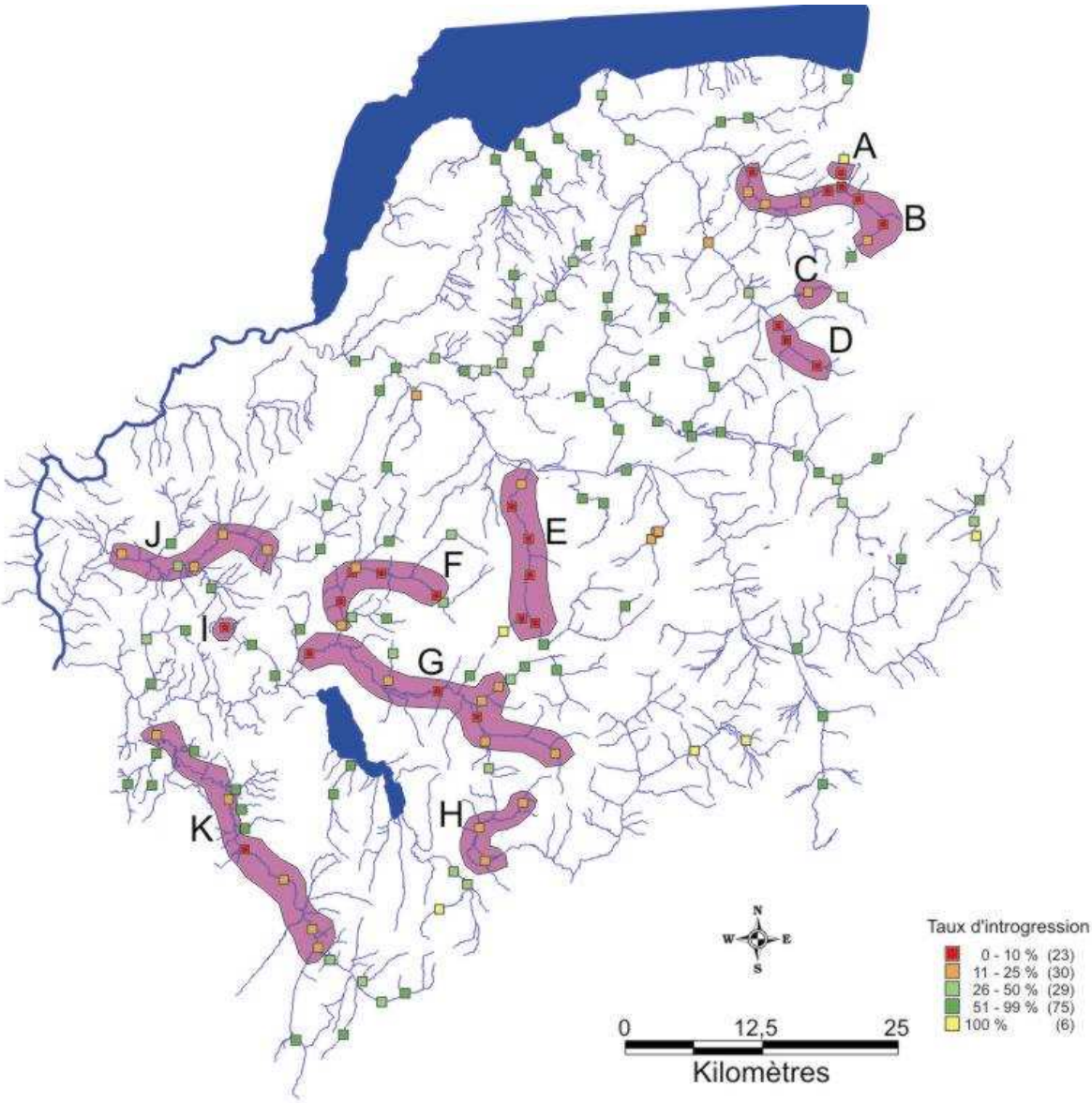


Figure 9. Présentation spatialisée des classes de taux d'allèles atlantiques estimés dans les populations naturelles d'adultes en place sur le réseau hydrographique de la Haute-Savoie à partir de 2 loci diagnostiques et localisation des zones abritant des populations de truites autochtones méditerranéennes.

III.3.3.) Répartition spatiale des populations de truites autochtones identifiées.

Dans un premier temps, en prenant en compte uniquement des critères d'éloignement ou d'isolement spatiaux (présence d'obstacles), les 48 secteurs répartis sur le réseau hydrographique représentant encore un patrimoine truite autochtone REM peu introgressé peuvent être regroupés en 11 zones géographiques distinctes (Figure 9, Tableau 5). Chacune d'entre elles abrite une ou plusieurs population(s) de truites autochtones suffisamment peu introgressée(s) pour représenter un patrimoine intéressant à conserver. Les fréquences alléliques ainsi que les taux d'introgression ont été recalculés sur ces 11 zones géographiques (Tableau 5).

Tableau 5. Fréquences alléliques, taux d'allèles REA et linéaire colonisé sur les 11 zones identifiées abritant des populations de truites autochtones. En bleu : allèles REA, en rouge : allèles REM.

Réf Fig 8	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
POP	Chevenne	Dranse Abondance	Dranse Montriond	D. Morzine	Borne	Fillière	Fier	Chaise	Tenalles	Usses	Chéran
(n)	(40)	(88)	(10)	(30)	(60)	(60)	(80)	(30)	(17)	(40)	(110)
Nb secteurs	1	9	1	3	6	6	8	3	1	4	5
Str591											
146	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,10	0,07	0,25	0,08	0,01	0,03	0,07	0,12	0,00	0,08	0,11
152	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,07	0,00	0,08	0,03
164	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,28	0,21	0,15	0,00	0,11	0,15
166	0,01	0,04	0,05	0,19	0,22	0,55	0,51	0,32	1,00	0,50	0,60
168	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,09	0,20	0,15	0,31	0,02	0,12	0,11	0,18	0,00	0,00	0,06
172	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02
176	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,02
182	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00
186	0,00	0,01	0,10	0,08	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,08	0,00
188	0,00	0,01	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,05	0,10	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,01	0,18	0,00	0,12	0,41	0,00	0,06	0,03	0,00	0,00	0,01
193	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,69	0,27	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
196	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,10	0,11	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,03	0,10	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
210	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
286	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Str541											
130	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,01	0,00
132	0,09	0,10	0,25	0,12	0,15	0,08	0,16	0,23	0,00	0,29	0,14
136	0,90	0,90	0,75	0,88	0,85	0,90	0,84	0,73	1,00	0,70	0,85
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Nt allèle	160	352	40	120	240	240	320	120	68	160	440
N allèle ATL	16	32	10	15	20	16	40	27	0	36	62
Taux REA	10%	9%	25%	12,5%	8,5%	6,5%	12,5%	22,5%	0%	22,5%	14%
Linéaire colonisé	0,5 km	20 km	0,5 km	5 km	17 km	16 km	30 km	10 km	0,3 km	20 km	20 km

Les résultats des prélèvements complémentaires réalisés pour ce programme ont confirmé la présence de populations autochtones déjà repérées avant 2002, sur la partie médiane du Chevenne, sur le cours principal de la Dranse d'Abondance et du Chéran. Ils permettent de valider définitivement les premières mesures de conservation mises en place sur ces rivières et de conforter l'orientation prise alors par les gestionnaires (arrêt des repeuplements avec des poissons d'origine atlantique).

Sur le Fier, les premières investigations très localisées (1 seul secteur) réalisées par Bauman (1999) avaient mis en évidence, à partir de l'ADN mitochondrial, la présence de l'haplotype méditerranéen (Me2) ce qui permettait de suspecter la présence sur cette rivière d'une population autochtone REM. Les analyses, à partir de l'ADN nucléaire, ont montré l'existence d'une importante population de truites encore faiblement introgressée qui colonise la totalité du cours principal du Fier (≈ 30 km) depuis l'agglomération d'Annecy à l'aval jusqu'aux sources en amont ainsi que la partie basse de certains affluents.

Un résultat majeur obtenu lors de ce programme est la découverte sur la Haute-Savoie de 7 nouvelles zones géographiques à populations autochtones faiblement

introgressées. De plus, toutes les entités hydrographiques du département sont concernées :

- Le système des Dranses qui s'enrichit de deux zones supplémentaires avec la Dranse de Montriond à l'amont du lac de Montriond, et la partie amont de la Dranse de Morzine. Pour le système des Dranses, ce dernier étant repeuplé depuis 2000 avec des juvéniles REM produits à partir d'un stock de géniteurs captifs autochtones de la Dranse d'Abondance, notre analyse a porté sur des individus de cohortes antérieures à ces repeuplements REM.
- Le bassin du Fier, avec en plus de celui-ci, la Fillière qui est également colonisée sur tout son cours par une importante population autochtone et Les Tenalles (affluent du Nant de Gillon) sur lequel a été découvert une très petite population isolée totalement non introgressée.
- Le bassin des Usses avec la présence d'une population d'intérêt sur le cours médian de la rivière principale.
- L'ensemble du cours haut-savoyard de la Chaise rattaché au bassin de l'Isère.
- Et enfin sur le bassin de l'Arve, le Borne (cours aval et médian) qui présente un enjeu majeur puisqu'il abrite l'unique population autochtone REM de ce grand bassin versant.

Sur la majorité des zones identifiées (8/11), les populations autochtones occupent un linéaire important et sont quasi-essentiellement présentes dans le cours principal des grandes rivières.
Seules 3 zones, à savoir le Chevenne médian, la Dranse de Montriond et surtout les Tenalles présentent des populations isolées colonisant un faible linéaire de cours d'eau.

Chapitre IV. Structuration génétique des populations de truites autochtones REM repérées et identification des « Management Units » (Etape 2)

La première série d'analyses génétiques réalisées à deux loci diagnostiques sur 163 secteurs a permis de repérer la présence de 11 zones géographiques réparties sur 8 bassins hydrographiques abritant encore des populations de truites REM autochtones peu introgressées par le rameau REA. Le présent chapitre présente une deuxième phase d'analyses plus approfondies réalisées à l'aide d'un nombre de marqueurs plus important et sur un plus grand nombre d'individus par secteur. Cette analyse a été réalisée pour connaître plus précisément les caractéristiques des différentes populations identifiées au sein de ces 8 bassins, estimer leurs différenciations génétiques et identifier ainsi des unités de gestion cohérentes permettant de conserver la diversité génétique des populations.

IV.1) Matériels et méthodes

IV.1.1) Description des loci utilisés

Sur 36 secteurs répartis sur les 8 bassins hydrographiques abritant encore des populations de truites REM autochtones (Figure 10), le polymorphisme génétique a été étudié à partir d'analyses supplémentaires au niveau de cinq loci (en plus des deux déjà analysés) sur un nombre d'individus plus important toujours d'âge supérieur ou égal à 2+. Les 5 loci supplémentaires choisis sont OMM1105 (AF352768), OMM1172 (AF469960), OMM1443 (BV079588), OMM1154 (AY039636) et OMM1164 (AY039645). Les sept marqueurs utilisés sont physiquement indépendants, à l'exclusion de OMM1172 et OMM1154 qui sont situés sur le même groupe de liaison. Ces deux marqueurs sont très fortement liés par la voie mâle, mais indépendants par la voie femelle, et devraient donc fournir des informations indépendantes (Guyomard, données non publiées).

Dans le cas de notre étude, ces loci peuvent également être considérés comme diagnostiques car ils possèdent des allèles spécifiques pouvant être rattachés aux deux rameaux évolutifs atlantique et méditerranéen. La validité de leur caractère diagnostique a été testée en premier lieu en Haute-Savoie sur plus de 900 individus issus de diverses populations naturelles d'origine méditerranéenne, ainsi que sur 3 stocks domestiques de pisciculture d'origine atlantique (Aillon, Azolin, Gournay) déjà utilisés pour valider les marqueurs Str591 et Str541. Dans la pratique, la validation de ces marqueurs discriminants a été réalisée selon une démarche analogue à celle décrite dans Estoup *et al*. (2000). Cela consiste en l'analyse, pour chaque individu, en plus des 5 loci, des deux loci déjà diagnostiques, Str591 et Str541, ainsi que leurs loci adjacents (Str592 et Str542) et de deux autres loci adjacents des loci OMM1172 et OMM1164. Ensuite des analyses supplémentaires ont été réalisées sur la souche de pisciculture dite « Chazey Bons Sauvage » (CBS) et les populations du Guiers mort en Savoie, du Dessoubre dans le Doubs, de l'Argens dans les Alpes Maritimes et des rivières Oja, Irati et Artesiaga du bassin de l'Ebre dans les Pyrénées pour vérifier la pertinence et la valeur à plus grande échelle de la discrimination entre allèles atlantiques et méditerranéens de ces 5 loci. (Guyomard, données non publiées). En outre, pour cette étude plus précise, le locus Str541, analysé initialement dans la phase de repérage des populations, a été remplacé par son locus adjacent Str542, également diagnostic, car ce dernier est plus polymorphe pour les allèles d'origine méditerranéenne et donc plus informatif pour déceler d'éventuelles différences intra-rameau méditerranéen.

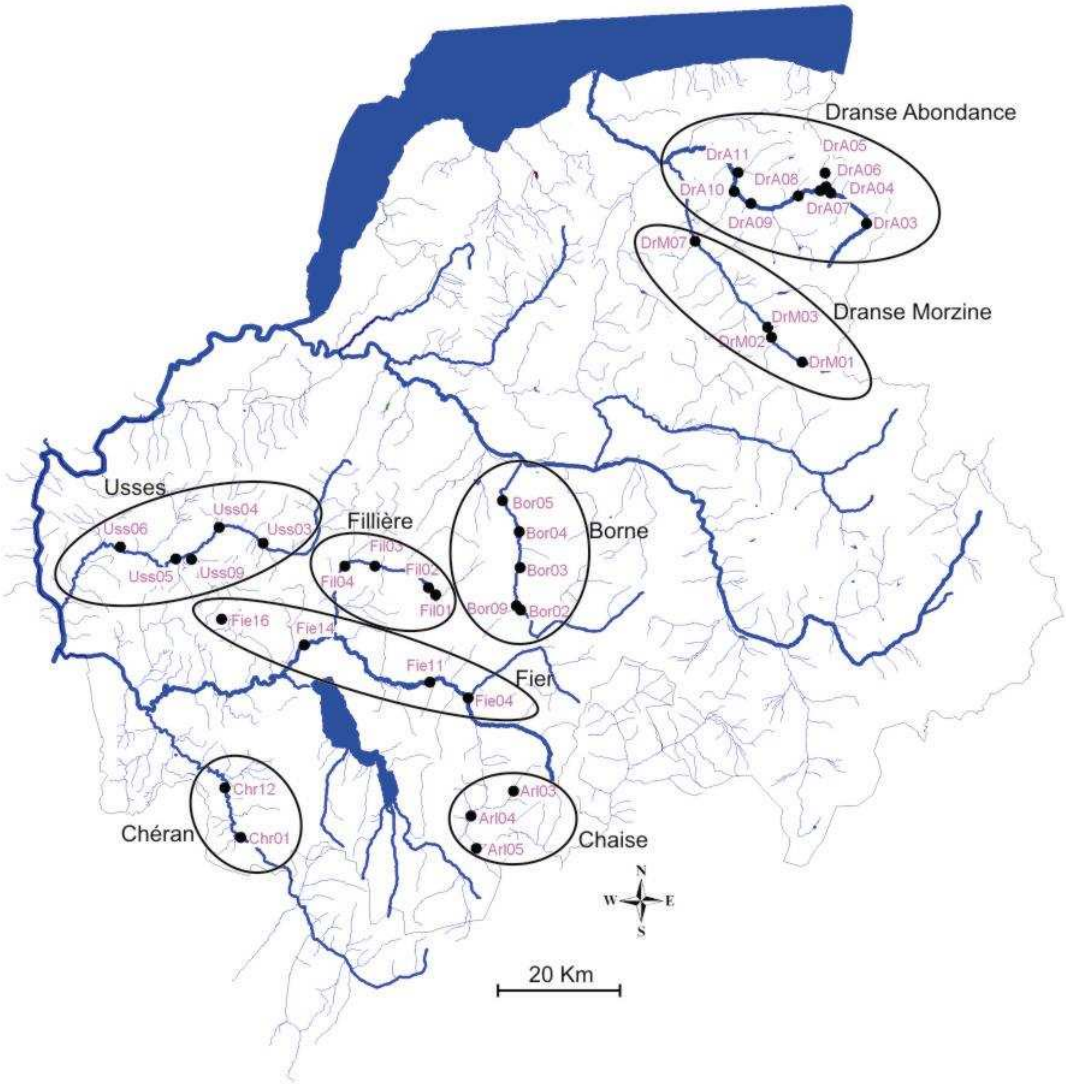


Figure 10. Localisation sur le réseau hydrographique haut-savoyard des 36 secteurs de rivières utilisés pour l'étude approfondie des populations de truite autochtone identifiées lors de la première phase.

Ainsi, en utilisant ces 7 locus diagnostiques, une analyse inter-populations méditerranéennes a pu être conduite en ne considérant que les allèles méditerranéens. Pour réaliser cette analyse, les individus présentant uniquement des allèles atlantiques aux 7 loci ont été retirés et tous les allèles considérés comme atlantiques ont été remplacés par la valeur 0 et n'ont pas été pris en compte dans le calcul des fréquences alléliques.

L'analyse des populations naturelles a porté sur un total de plus de 800 individus répartis sur les 36 secteurs.

Cette analyse génétique approfondie a également été réalisée sur deux souches de pisicultures d'origine atlantique utilisées couramment dans les Savoies (Azolin et Aillon), sur la souche dite Chazey Bons Sauvage (CBS) et sur le stock de la pisciculture expérimentale de l'INRA (souche Gournay). Enfin, à partir de l'ensemble des allèles atlantiques trouvés dans les populations naturelles de Haute-Savoie, une population fictive entièrement domestique (appelée DOM) a été constituée en recalculant des fréquences alléliques uniquement à partir des allèles atlantiques.

IV.1.2) Extraction de l'ADN et amplification

L'ADN de chaque individu a été extrait à partir d'un prélèvement de nageoire conservé dans l'éthanol à 95%, selon une méthode utilisant une résine, le Chelex® (Estoup *et al.*, 1996).
Pour les deux marqueurs, Str591 et Str542, les amplifications par PCR, la séparation et la visualisation des produits de PCR ont été réalisées selon le protocole décrit par Launey *et al*. (2003b) et rappelé dans le paragraphe III.2.2.
Les caractéristiques et les conditions de PCR des 5 loci supplémentaires sont synthétisées dans le tableau 6.

Tableau 6. Présentation des amorces et des conditions spécifiques pour la PCR des 5 loci supplémentaires utilisés.

Locus	Amorce	T° d'hybridation (°C)	MgCl2 (mM)	GenBank
OMM1105	5'-GCACACTGTCTGGGTAAGAGA-3'	52	1,5	AF352768
	5'-GCAGAGCCACACTAAACCA-3'			
OMM1172	5'-CGCTGGTTTCCAGGATTAGA-3'	54	2	AF469960
	5'-GAGGGAGAGGGTCAAAAAGG-3'			
OMM1172 F3R (adjacent de OMM1172)	5'-CGCTGGTTTCCAGGATTAGA-3'	54	2	
	5'-GAGGGGGCCCTGAGAGACGG-3'			
OMM1443	5'-GGACTGAGTGTCAGGCTGTG-3'	60	2	BV079588
	5'-TGTGTCCCCTATCTGTGCTG-3'			
OMM1154	5'-CCCTCTGATTGGCTGAGTTT-3'	54	1,5	AY039636
	5'-TGTGAGAGAAGGAGAAGCTGA-3'			
OMM1164	5'-CAAACATTCACACATACACTTCTCC-3'	54	1,5	AY039645
	5'-CTGCTGATGTCAGCCAGACC-3'			
OMM1163 F (adjacent de OMM1164)	5'-CCAACACAGTAGTCATTCCC-3'	56	1,5	
	5'-CTGCTGATGTCAGCCAGACC-3'			

L'amplification par PCR des 5 loci a été réalisée comme suit : une phase de dénaturation de 5 min à 96°C identique pour les 5 loci ; une phase d'hybridation de cinq cycles de 30 s à 96°C, 30 s à une température variable selon le locus comme indiquée dans le tableau 6, 1 min à 72°C ; puis une phase d'élongation de 25 cycles 30 s à 95°C, 30 s à une température variable selon le locus comme indiquée dans le tableau 6, 30 s à 72°C ; puis une phase finale d'extension de 5 min à 72°C. L'ensemble de ces analyses a été réalisé au laboratoire de génétique des poissons de l'INRA de Jouy-en-Josas.

IV.1.3) Analyses statistiques

Une partie des analyses statistiques sont similaires à celles réalisées lors de la pemière phase (voir § III.2.2 page 29).

Pour chaque secteur, l'indice F_{IS} a été calculé et sa déviation par rapport à la valeur nulle a été testée sous Fstat 2.9.3 (Goudet, 1995).

Les différenciations génétiques entre les 36 secteurs ont été estimées en calculant les valeurs de F_{ST} par paire en utilisant l'estimation de Weir et Cockerham (1984) et leur degré de signification a été estimé après 10 000 permutations sous le logiciel ARLEQUIN 3.01 (Excoffier *et al*., 2005).
Le logiciel PHYLIP (Felsenstein, 1993) a été utilisé pour réaliser un arbre de type neighbour-joining (NJ) à partir des distances entre populations (Dc) de Cavalli-Sforza et Edwards (1967). Selon les recommendations de Van Dongen (1995), en raison d'un

nombre de loci relativement faible, l'analyse a été conduite en réalisant un pseudoréplicat de 1000 bootstraps.
Afin de valider les regroupements obtenus par NJ, des différences significatives dans les fréquences des allèles méditerranéens ont été recherchées en testant l'hypothèse nulle d'homogénéité dans les distributions alléliques entre les groupes identifiés. Cette analyse a été conduite sous le logiciel GENEPOP 3.2. Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée pour les 36 secteurs à partir des fréquences des allèles méditerranéens sous le logiciel Statbox 6.6.
Une analyse hiérarchique de la variance moléculaire (AMOVA, Excoffier *et al*., 1992) a été réalisée à l'aide d'ARLEQUIN 3.01 pour évaluer la pertinence géographique des regroupements obtenus et estimer la variation des fréquences alléliques au sein et entre les groupes obtenus par NJ.
La distance géographique à vol d'oiseau entre les 36 secteurs étudiés a été calculée sous le logiciel MapInfo 7.5 et une analyse de la corrélation entre les distances géographiques et génétiques a été réalisée à l'aide du test de Mantel (1967) sous GENETIX 4.05. La distance à vol d'oiseau a été préférée à celle suivant le réseau hydrographique car elle permet de prendre en compte les changements géologiques intervenus après la colonisation du réseau hydrographique qui ont provoqués certaines modifications importantes du cours des rivières.

Enfin, les unités de gestion et de conservation (appelées MU) des populations autochtones REM identifiées sur la Haute-Savoie ont été définies en appliquant les principes généraux de la démarche présentés au § 1.2.2 (page 15) (Waples, 1991 et 1995 ; Moritz, 1994 ; Dodson *et al*., 1998 ; Laikre *et al*., 1999 ; Bernatchez, 2001).

IV.2) Résultats

IV.2.1) Caractéristiques et diversité génétique

La discrimination des allèles atlantiques et méditerranéens aux loci diagnostics utilisés couramment comme Str591 et Str542 ainsi qu'aux loci supplémentaires n'ont pas posé de problème particulier. Cependant, l'estimation encore expérimentale de l'origine des allèles pour ces loci supplémentaires demande une validation de l'origine par séquençage de régions flanquantes (Guyomard, com. pers.). Seul l'allèle 180 du locus OMM1443 est classé comme ambiguë car il est à la fois courant dans les stocks domestiques et présent à une fréquence jugée trop élévée dans certains échantillons de Haute-Savoie. Cependant, en raison du fait que cet allèle est très courant dans les souches domestiques utilisées pour le repeuplement en Haute-Savoie, sa présence dans ces populations naturelles pourrait être le résultat d'une introgression par les souches domestiques.

Ainsi, les résultats des génotypages sur les populations naturelles de Haute-Savoie et les stocks de pisciculture ont permis de mettre en évidence respectivement 3, 1, 30, 15, 29, 7, 9 allèles atlantiques et 24, 4, 23, 3, 7, 13, et 7 allèles méditerranéens aux loci Str591, Str542, OMM1105, OMM1172, OMM1443, OMM1154 et OMM1164 (voir fréquences alléliques en annexe 3).

A partir de cette discrimination, le taux d'allèles atlantiques à chaque locus et sur l'ensemble regroupé des loci a été calculé pour les 36 secteurs étudiés (Tableau 7). Seul un secteur (Arl04) montre une différence significative ($P<0,05$) entre les taux d'allèles REA des 7 loci alors que sur tous les autres secteurs, ce taux est statistiquement identique ($P>0,05$). En raison de la valeur diagnostique des loci utilisés,

Tableau 7. Taux d'allèles atlantiques évalués par locus et sur le total des 7 loci pour les 36 secteurs étudiés. (*= secteur présentant une différence inter-loci significative).

Bassin	Code Station	Nb allèle/Locus	Str591	Str542	OMM1105	OMM1172	OMM1443	OMM1154	OMM1164	Nb allèle total	Total
Chaise	Arl 03	48	15%	17%	17%	17%	17%	17%	17%	336	16%
	Arl 04*	96	10%	16%	9%	5%	8%	5%	18%	672	10%
	Arl 05	48	6%	17%	8%	4%	17%	4%	4%	336	9%
	Total	192	10%	16%	11%	8%	12%	8%	14%	1344	**11%**
Borne	Bor 02	56	5%	7%	4%	4%	4%	4%	4%	392	4%
	Bor 03	40	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	280	0%
	Bor 04	64	0%	2%	0%	0%	2%	0%	0%	448	0,5%
	Bor 05	120	3%	11%	3%	6%	7%	6%	4%	840	5%
	Bor 09	80	11%	11%	11%	11%	11%	11%	14%	560	11%
	Total	360	4%	7%	4%	5%	6%	5%	5%	2520	**5%**
Chéran	Chr 01	148	2%	5%	3%	2%	6%	2%	2%	1036	3%
	Chr 12	112	6%	4%	5%	5%	4%	6%	6%	784	6%
	Total	260	4%	5%	4%	3%	5%	4%	4%	1820	**4%**
Dranse Abondance	DrA 03	120	2%	3%	1%	3%	3%	3%	3%	840	3%
	DrA 04	120	5%	6%	3%	8%	5%	8%	5%	840	6%
	DrA 05	160	5%	5%	4%	4%	3%	4%	6%	1120	4%
	DrA 06	120	2%	1%	2%	0%	0%	0%	2%	840	1%
	DrA 07	120	3%	5%	2%	3%	2%	3%	2%	840	3%
	DrA 08	120	4%	5%	4%	3%	5%	3%	5%	840	4%
	DrA 09	120	8%	8%	10%	6%	8%	6%	9%	840	8%
	DrA 10	120	8%	8%	8%	10%	10%	10%	10%	840	9%
	DrA 11	120	0%	2%	2%	0%	0%	0%	0%	840	1%
	Total	1121	4%	5%	4%	4%	4%	4%	5%	7847	**4%**
Dranse Morzine	DrM 01	76	5%	3%	3%	1%	5%	1%	1%	532	3%
	DrM 02	68	3%	6%	1%	3%	3%	3%	1%	476	3%
	DrM 03	144	5%	8%	2%	6%	8%	6%	3%	1008	5%
	DrM 07	76	5%	8%	0%	7%	3%	5%	3%	532	4%
	Total	364	5%	7%	2%	4%	5%	4%	2%	2548	**4%**
Fier	Fie 04	104	3%	5%	3%	2%	4%	2%	2%	728	3%
	Fie 11	120	2%	5%	2%	5%	3%	4%	2%	840	3%
	Fie 14	52	0%	6%	4%	0%	0%	0%	0%	364	1%
	Fie 16	68	0%	0%	0%	0%	3%	0%	0%	476	0,5%
	Total	344	1%	4%	2%	2%	3%	2%	1%	2408	**2%**
Fillière	Fil 01	72	12%	14%	12%	15%	17%	15%	13%	504	14%
	Fil 02	72	6%	6%	9%	6%	6%	6%	6%	504	6%
	Fil 03	88	3%	2%	6%	3%	7%	3%	5%	616	4%
	Fil 04	52	6%	2%	11%	6%	8%	6%	2%	364	6%
	Total	284	7%	6%	9%	7%	9%	7%	6%	1988	**7%**
Usses	Uss 03	48	4%	15%	6%	10%	6%	10%	8%	336	9%
	Uss 04	64	9%	11%	14%	19%	13%	19%	9%	448	13%
	Uss 05	52	23%	22%	23%	23%	31%	23%	21%	364	23%
	Uss 06	44	11%	20%	14%	14%	14%	14%	11%	308	14%
	Uss 09	48	8%	13%	13%	13%	8%	13%	13%	336	11%
	Total	254	11%	16%	14%	16%	14%	16%	12%	1778	**14%**

cette absence de variation du taux d'allèles atlantiques entre les loci semble logique sous réserve que les tailles effectives des populations ne soient pas trop petites.

Le nombre moyen d'allèles varie pour les populations naturelles entre 1,4 pour le secteur Fie16 et 10 pour le secteur DrA09 et pour les stocks de pisciculture entre 5,7 et 9. La proportion attendue d'individus hétérozygotes par population est comprise entre 0,135 et 0,807. Sur les 36 secteurs, 9 (Arl03, Bor02, Bor05, Bor09, DrA05, DrA08, DrA09, DrM02, Fil01) montrent une déviation significative (P<0,05) par rapport aux déviations attendues selon Hardy-Weinberg dont huit pouvant être expliqués par un déficit d'hétérozygotes comme le montrent les valeurs de F_{IS} positives et significatives (Tableau 8).

Tableau 8. Nombre moyen d'allèle, hétérozygotie attendue (He) et observée (Ho), valeur de F_{IS} et sa Pvalue pour les 36 secteurs étudiés en milieu naturel et les 4 stocks de pisciculture.

Bassin	Secteur	Effectif	N allèle	He	Ho	Fis	P value
Chaise	Arl 03	12	8,6	0,753	0,655	0,172	**0,000**
	Arl 04	24	7,7	0,702	0,696	0,029	0,226
	Arl 05	12	5,0	0,652	0,716	-0,051	0,771
Borne	Bor 02	14	5,6	0,595	0,551	0,111	**0,043**
	Bor 03	10	3,6	0,575	0,652	-0,082	0,846
	Bor 04	16	4,4	0,531	0,536	0,023	0,398
	Bor 05	30	7,4	0,591	0,529	0,123	**0,002**
	Bor 09	20	7,9	0,686	0,586	0,172	**0,000**
Chéran	Chr 01	37	7,3	0,472	0,450	0,061	0,057
	Chr 12	28	8,0	0,623	0,633	0,003	0,505
Dranse Abondance	DrA 03	30	6,3	0,622	0,643	-0,017	0,670
	DrA 04	30	8,4	0,650	0,643	0,028	0,266
	DrA 05	40	6,3	0,438	0,422	0,048	0,108
	DrA 06	29	5,4	0,580	0,616	-0,044	0,852
	DrA 07	29	6,9	0,610	0,638	-0,029	0,749
	DrA 08	30	8,0	0,680	0,638	0,079	**0,031**
	DrA 09	30	10,0	0,736	0,605	0,194	**0,000**
	DrA 10	30	9,9	0,758	0,776	-0,006	0,609
	DrA 11	30	6,0	0,610	0,586	0,057	0,114
Dranse Morzine	DrM 01	19	6,4	0,682	0,677	0,035	0,265
	DrM 02	17	5,9	0,661	0,580	0,153	**0,004**
	DrM 03	36	8,6	0,690	0,636	0,092	0,005
	DrM 07	19	7,1	0,689	0,732	-0,032	0,793
Fier	Fie 04	26	5,9	0,484	0,479	0,031	0,278
	Fie 11	30	7,1	0,503	0,457	0,108	0,008
	Fie 14	13	3,6	0,473	0,471	0,045	0,315
	Fie 16	17	1,4	0,135	0,185	-0,349	0,995
Fillière	Fil 01	18	8,0	0,677	0,627	0,102	**0,017**
	Fil 02	30	6,4	0,548	0,529	0,053	0,120
	Fil 03	22	5,9	0,537	0,532	0,032	0,281
	Fil 04	13	5,1	0,527	0,601	-0,101	0,949
Usses	Uss 03	11	6,7	0,701	0,675	0,085	0,086
	Uss 04	16	8,6	0,764	0,730	0,075	0,066
	Uss 05	13	9,7	0,807	0,755	0,105	0,011
	Uss 06	11	6,3	0,682	0,662	0,076	0,120
	Uss 09	12	6,6	0,682	0,702	0,013	0,467
Stocks pisciculture	AILLON	24	9,0	0,646	0,657	0,005	0,420
	AZOLIN	30	5,7	0,604	0,603	0,018	0,343
	GOURNAY	35	7,0	0,538	0,557	-0,021	0,682
	CBS	29	7,9	0,751	0,778	-0,036	0,869

Ce résultat peut s'expliquer par la présence en sympatrie dans ces échantillons d'individus « purs » issus des deux rameaux évolutifs atlantique et méditerranéen. En effet, la déviation observée ne semble pas être due à la répartition des allèles au sein des deux rameaux car les tests en ne considérant plus que deux allèles REA et REM montrent les mêmes résultats. Deux cas de figures sont possibles : la présence soit de quelques individus « méditerranéens purs », présentant uniquement des allèles méditerranéens aux 7 loci, dans une population d'individus « atlantiques purs » présentant uniquement des allèles atlantiques aux 7 loci soit à l'inverse de quelques individus atlantiques purs au sein d'une population méditerranéennes pures. Lorsque les individus homozygotes pour des allèles atlantiques sont retirés des échantillons, l'analyse ne montre plus de déviation par rapport à H-W sur ces huit secteurs. Pour le secteur DrA05, l'analyse locus par locus indique que seul le locus OMM1164 montre une déviation significative (P=0,05) par rapport à H-W. Cette déviation semble s'expliquer par la présence, pour 7 individus sur 40, d'allèles atlantiques à ce locus. Lorsque ces individus sont enlevés de l'analyse, la population ne dévie plus significativement de H-W. A noter que sur ce même secteur, des analyses réalisées en 1995 et 2003 (Barnetta, 2005) sur 3 loci diagnostics (Str591, Str541 et Str791) avaient déjà mis en évidence une déviation par rapport à H-W.

L'étude des déviations par rapport à l'équilibre de liaison a montré que sur un total de 733 tests, 46 étaient significatifs au seuil de 0,05 et également 46 autres étaient significatifs au seuil de 0,01. Ces déséquilibres ne sont pas surprenants dans des populations naturelles REM qui ont été soumises encore récemment à des repeuplements REA.

IV.2.2) Différentiation et structuration génétique des populations autochtones

Dans la suite de l'analyse, afin de pouvoir caractériser les différences intra-populations méditerranéennes, les 26 individus présentant des allèles atlantiques aux 7 loci ainsi que l'ensemble des allèles considérés comme atlantiques ont été retirés des populations naturelles. L'étude sur les populations naturelles des 36 secteurs a porté sur un total de 778 individus et 81 allèles REM.

Les résultats montrent un haut degré de divergence génétique entre les 36 secteurs avec une F_{ST} multi-loci de 0,210 (IC 95% : 0,147 – 0,274). Cette diversité génétique entre les populations naturelles contraste avec le peu de divergence obtenu entre les stocks de pisciculture, F_{ST} = 0,035 (IC à 95% : 0,024 – 0,044).

Le premier arbre NJ (Figure 11) obtenu avec l'ensemble des populations naturelles et des stocks de pisciculture met bien sûr en évidence une forte différentiation génétique entre les stocks domestiques (rameau atlantique) et les populations naturelles et le stock CBS (rameau méditerranéen).

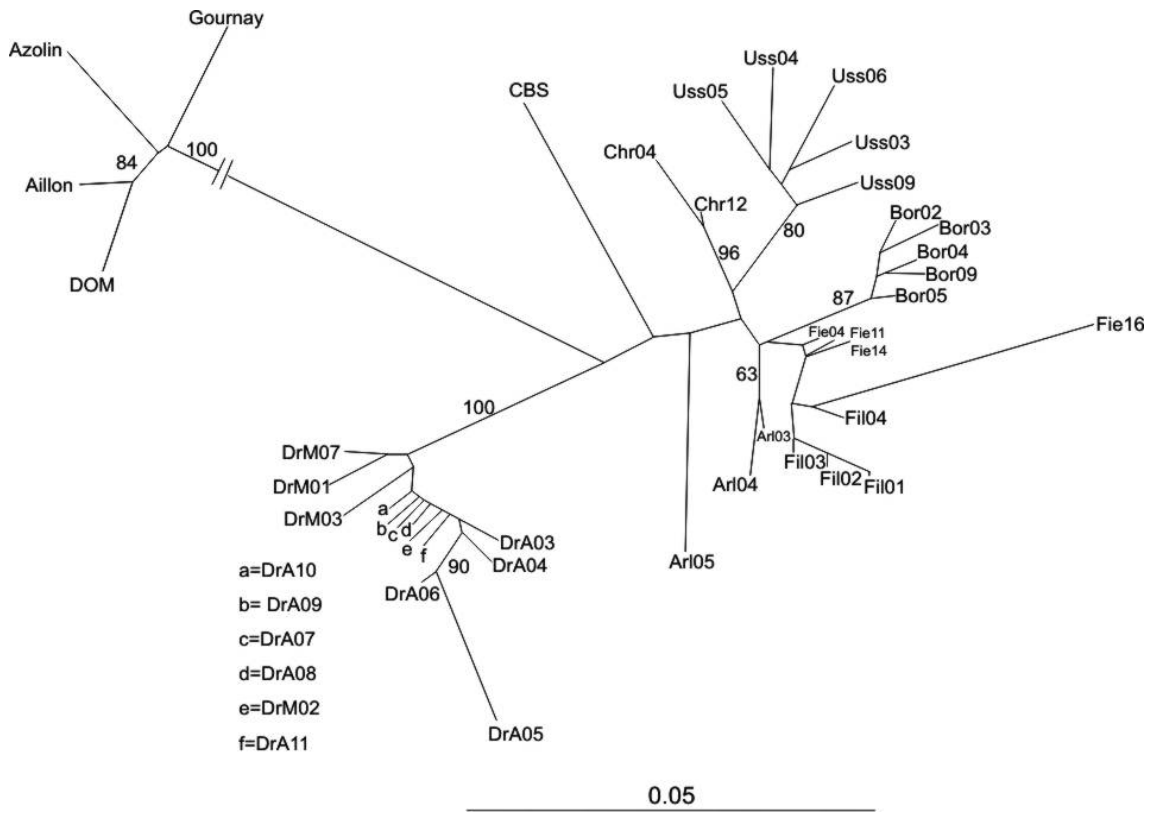


Figure 11. Arbre Neighbour-Joining obtenu à partir des distances (Dc) de Cavalli-Sforza et Edwards (1967) calculées sur 7 loci microsatellites pour les 36 secteurs échantillonnés en milieu naturel, les 4 stocks de pisciculture et la population DOM fictive. Seules les valeurs de bootstrap > à 60% basées sur 1000 pseudoréplicats sont indiquées.

Les 3 stocks domestiques de pisciculture et la population fictive DOM forment un groupe soutenu par une valeur de bootstrap de 100%. Au sein de ce groupe, la population DOM se rattache préférentiellement au stock de la pisciculture d'Aillon (Savoie) (bootstrap de 84%). Cet arbre montre qu'au sein des populations naturelles haut-savoyardes les différents secteurs étudiés se regroupent préférentiellement par rivière ou bassin versant avec des fortes valeurs de bootstrap. Ce premier résultat intéressant justifie la réalisation d'une analyse plus approfondie intra-populations autochtones. Le stock CBS ne se groupe avec aucune population naturelle de Haute-Savoie.

Le second arbre NJ (Figure 12), obtenu en ne prenant en compte que les 36 secteurs étudiés dans les populations naturelles, confirme les premiers regroupements par rivières observés et met en évidence des groupes géographiquement cohérents.

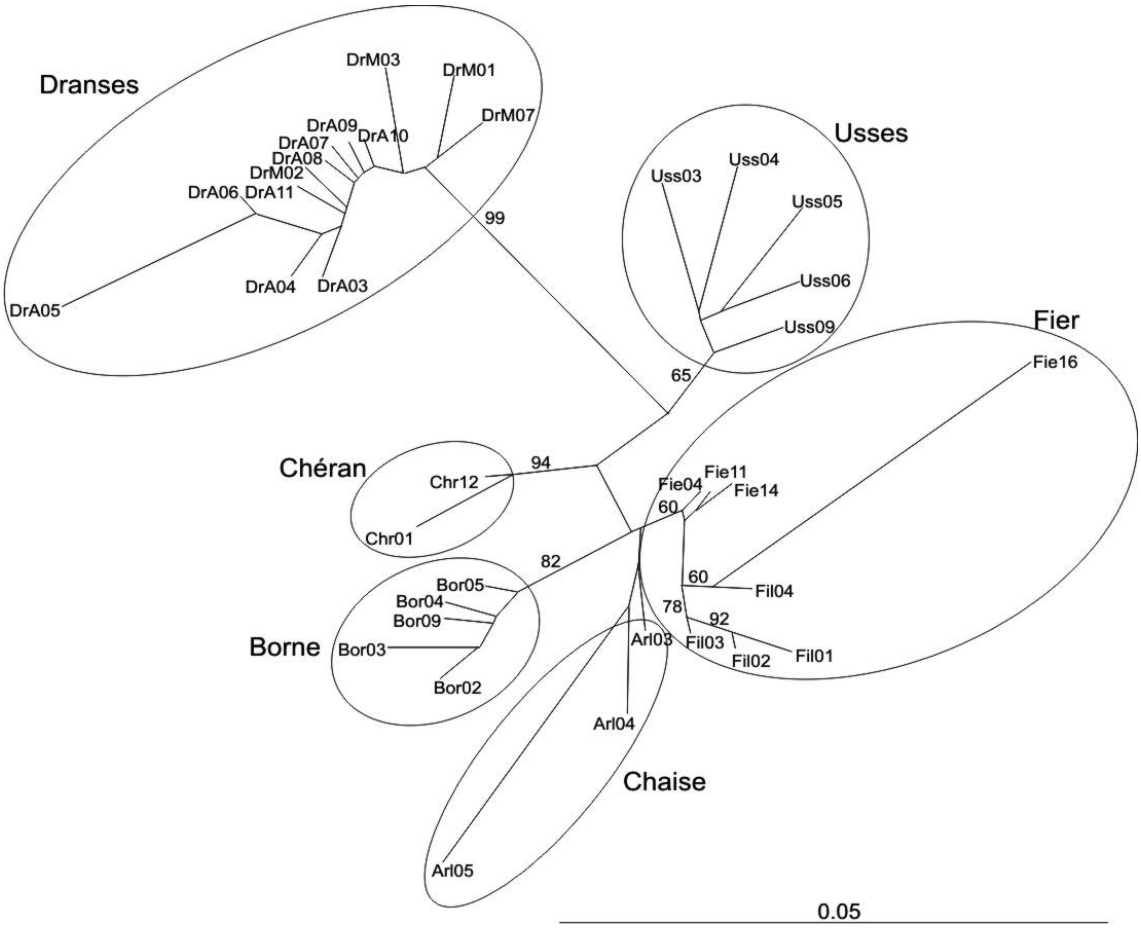


Figure 12. Arbre Neighbour-Joining obtenu à partir des distances (Dc) de Cavalli-Sforza et Edwards (1967) calculées sur 7 loci microsatellites en ne considérant que les allèles d'origine méditerranéenne pour les 36 secteurs échantillonnés en milieu naturel. Seules les valeurs de bootstrap > à 60% basées sur 1000 pseudoréplicats sont indiquées.

Six unités (Chaise, Borne, Chéran, Dranses, Usses et Fier) se distinguent parfaitement dont cinq (tous sauf la Chaise) ont des valeurs de bootstrap > 60%. Ces six entités montrent également des différences hautement significatives dans la fréquence des allèles pour le test multi-loci (P<0,0001). Il est intéressant de noter qu'aucune population d'une rivière donnée ne va se positionner sur une autre zone géographique que la sienne. Les secteurs du Fier (Fie) et de son principal affluent la Fillière (Fil) se regroupent logiquement. De même les secteurs de la Dranse d'Abondance (DrA) et de la Dranse de Morzine (DrM), deux rivières proches situées sur le même système hydrographique des Dranses se regroupent. Au sein du bassin des Dranses, un sous groupe toujours géographiquement homogène se forme avec les deux secteurs DrA05 et DrA06 situés tous deux sur le ruisseau du Chevenne, un affluent de la Dranse d'Abondance.

Les valeurs de F_{ST} par paire (Tableau 9) montrent également une forte différenciation génétique entre populations. Les valeurs de F_{ST} entre populations situées au sein d'un groupe géographiquement homogène sont souvent plus faibles (et dans certains cas non significativement différentes de zéro) que celles obtenues entre populations situées dans

Tableau 9. Matrice des F_{ST} (sous la diagonale) et des Dc (Cavalli-Sforza & Edwards, 1967) (au dessus de la diagonale) estimées par paires d'échantillons pour les 36 secteurs étudiés. Les valeurs de F_{ST} non significatives sont représentées en gras.

	Arl 03	Arl 04	Arl 05	Bor 02	Bor 03	Bor 04	Bor 05	Bor 09	Chr 01	Chr 12	DrA 03	DrA 04	DrA 05	DrA 06	DrA 07	DrA 08	DrA 09	DrA 10	DrA 11	DrM 01	DrM 02	DrM 03	DrM 07	Fie 04	Fie 11	Fie 14	Fie 16	Fil 01	Fil 02
Arl 03	-	0,028	0,090	0,065	0,061	0,062	0,043	0,060	0,078	0,061	0,139	0,156	0,205	0,156	0,134	0,131	0,125	0,121	0,131	0,116	0,136	0,132	0,123	0,029	0,027	0,044	0,141	0,055	0,047
Arl 04	**-0,017**	-	0,075	0,089	0,090	0,092	0,072	0,084	0,092	0,069	0,152	0,168	0,212	0,167	0,148	0,145	0,142	0,137	0,136	0,140	0,143	0,147	0,138	0,052	0,044	0,065	0,131	0,056	0,050
Arl 05	0,054	0,061	-	0,104	0,111	0,104	0,102	0,104	0,095	0,083	0,193	0,187	0,222	0,182	0,164	0,170	0,157	0,158	0,175	0,159	0,166	0,160	0,157	0,084	0,093	0,104	0,144	0,094	0,100
Bor 02	0,084	0,140	0,130	-	0,024	0,030	0,021	0,019	0,096	0,081	0,110	0,121	0,177	0,119	0,100	0,096	0,102	0,108	0,121	0,110	0,118	0,111	0,110	0,057	0,068	0,071	0,137	0,112	0,096
Bor 03	0,065	0,115	0,123	0,038	-	0,027	0,029	0,032	0,104	0,083	0,111	0,127	0,170	0,127	0,105	0,107	0,106	0,108	0,118	0,120	0,121	0,124	0,110	0,072	0,077	0,081	0,158	0,106	0,097
Bor 04	0,073	0,132	0,116	0,043	**0,015**	-	0,022	0,017	0,092	0,074	0,132	0,137	0,199	0,143	0,122	0,120	0,118	0,125	0,143	0,129	0,138	0,132	0,118	0,044	0,055	0,054	0,143	0,091	0,084
Bor 05	0,061	0,131	0,120	0,035	**0,033**	**0,014**	-	0,023	0,093	0,074	0,123	0,132	0,189	0,131	0,112	0,113	0,114	0,117	0,130	0,119	0,123	0,122	0,113	0,035	0,045	0,052	0,120	0,089	0,077
Bor 09	0,052	0,111	0,105	**0,011**	0,056	0,021	0,024	-	0,096	0,086	0,130	0,136	0,205	0,145	0,122	0,117	0,120	0,125	0,144	0,133	0,138	0,133	0,124	0,048	0,060	0,066	0,127	0,093	0,082
Chr 01	0,247	0,279	0,222	0,233	0,236	0,219	0,244	0,229	-	0,024	0,155	0,151	0,197	0,149	0,142	0,142	0,132	0,129	0,157	0,135	0,158	0,146	0,130	0,055	0,067	0,071	0,124	0,089	0,079
Chr 12	0,116	0,154	0,104	0,115	0,118	0,111	0,133	0,122	**0,033**	-	0,130	0,125	0,157	0,117	0,112	0,113	0,106	0,102	0,126	0,111	0,126	0,118	0,106	0,051	0,057	0,057	0,122	0,086	0,077
DrA 03	0,231	0,242	0,271	0,188	0,171	0,217	0,256	0,228	0,336	0,230	-	0,021	0,065	0,023	0,019	0,018	0,017	0,022	0,018	0,051	0,021	0,041	0,032	0,167	0,160	0,161	0,212	0,194	0,190
DrA 04	0,259	0,272	0,276	0,208	0,183	0,223	0,269	0,237	0,323	0,222	0,008	-	0,058	0,019	0,015	0,019	0,019	0,031	0,032	0,052	0,029	0,039	0,034	0,171	0,171	0,169	0,202	0,201	0,193
DrA 05	0,515	0,494	0,532	0,484	0,443	0,488	0,506	0,504	0,547	0,458	0,194	0,168	-	0,034	0,053	0,065	0,069	0,066	0,060	0,092	0,069	0,087	0,076	0,225	0,222	0,215	0,236	0,238	0,242
DrA 06	0,277	0,287	0,297	0,236	0,210	0,260	0,295	0,273	0,353	0,247	0,021	0,010	**0,098**	-	0,017	0,021	0,020	0,025	0,026	0,051	0,029	0,038	0,034	0,170	0,169	0,169	0,209	0,203	0,202
DrA 07	0,212	0,228	0,234	0,161	0,145	0,187	0,222	0,197	0,317	0,206	0,020	0,007	**0,184**	**0,024**	-	0,015	0,017	0,025	0,025	0,043	0,027	0,034	0,028	0,152	0,151	0,147	0,193	0,181	0,178
DrA 08	0,187	0,207	0,205	0,134	0,125	0,173	0,207	0,174	0,298	0,190	0,009	0,016	0,203	0,027	**0,005**	-	0,014	0,019	0,022	0,042	0,024	0,034	0,031	0,147	0,148	0,145	0,193	0,186	0,178
DrA 09	0,169	0,191	0,189	0,140	0,107	0,154	0,199	0,170	0,268	0,162	0,006	0,003	0,196	0,019	0,009	-0,004	-	0,011	0,021	0,039	0,021	0,030	0,023	0,142	0,144	0,143	0,197	0,177	0,175
DrA 10	0,151	0,174	0,180	0,137	0,108	0,158	0,189	0,166	0,273	0,158	0,023	0,031	0,205	0,032	**0,023**	0,005	-0,009	-	0,020	0,042	0,027	0,035	0,026	0,137	0,139	0,139	0,184	0,163	0,164
DrA 11	0,183	0,189	0,222	0,184	0,152	0,204	0,231	0,210	0,330	0,218	0,014	0,037	0,179	0,032	**0,029**	**0,017**	**0,013**	**0,007**	-	0,045	0,021	0,039	0,032	0,160	0,150	0,155	0,201	0,176	0,176
DrM 01	0,149	0,172	0,187	0,141	0,133	0,173	0,200	0,179	0,298	0,180	0,048	0,070	0,279	0,066	0,056	0,040	0,030	**0,033**	**0,045**	-	0,040	0,036	0,025	0,133	0,130	0,129	0,210	0,183	0,169
DrM 02	0,177	0,190	0,207	0,178	0,146	0,192	0,225	0,206	0,332	0,209	0,019	0,040	0,242	0,050	**0,049**	**0,025**	0,006	**0,012**	**0,004**	0,018	-	0,020	0,032	0,160	0,153	0,155	0,197	0,185	0,184
DrM 03	0,181	0,194	0,209	0,167	0,168	0,190	0,222	0,198	0,307	0,198	0,065	0,091	0,308	0,100	0,088	0,068	0,054	0,055	0,069	0,009	0,015	-	0,039	0,146	0,144	0,144	0,197	0,188	0,179
DrM 07	0,171	0,184	0,191	0,152	0,113	0,156	0,203	0,176	0,278	0,171	0,019	0,024	0,227	0,042	0,021	0,011	-0,007	0,013	0,012	0,032	0,019	0,065	-	0,135	0,130	0,130	0,187	0,168	0,167
Fie 04	**0,052**	0,119	0,124	0,131	0,167	0,106	0,082	0,087	0,217	0,120	0,334	0,346	0,566	0,366	0,304	0,279	0,270	0,252	0,294	0,261	0,300	0,274	0,273	-	0,014	0,016	0,088	0,053	0,037
Fie 11	0,013	0,076	0,135	0,153	0,170	0,122	0,101	0,111	0,277	0,161	0,333	0,354	0,563	0,371	0,309	0,287	0,279	0,259	0,289	0,265	0,298	0,283	0,282	0,023	-	0,014	0,104	0,040	0,027
Fie 14	**0,022**	0,077	0,125	0,124	0,133	0,085	0,083	0,094	0,234	0,113	0,294	0,311	0,554	0,332	0,267	0,243	0,232	0,218	0,256	0,220	0,258	0,240	0,232	0,005	-0,014	-	0,096	0,053	0,038
Fie 16	**0,428**	0,380	0,439	0,408	0,459	0,412	0,347	0,373	0,438	0,346	0,487	0,502	0,679	0,507	0,465	0,435	0,432	0,410	0,435	0,466	0,483	0,438	0,468	0,292	0,342	**0,363**	-	0,098	0,083
Fil 01	**0,024**	0,048	0,109	0,179	0,164	0,140	0,143	0,126	0,300	0,178	0,316	0,334	0,556	0,351	0,292	0,268	0,253	0,229	0,262	0,254	0,268	0,267	0,257	**0,108**	0,046	0,053	**0,403**	-	0,014
Fil 02	0,028	0,053	0,123	0,167	0,170	0,142	0,127	0,123	0,275	0,165	0,337	0,354	0,562	0,373	0,310	0,290	0,283	0,259	0,292	0,271	0,300	0,285	0,287	**0,060**	0,020	0,023	0,304	0,012	-
Fil 03	0,023	0,044	0,111	0,154	0,169	0,144	0,124	0,118	0,279	0,160	0,320	0,343	0,556	0,360	0,298	0,273	0,266	0,241	0,273	0,245	0,279	0,259	0,266	0,057	0,022	0,017	0,290	0,023	0,002
Fil 04	0,062	0,111	0,139	0,139	0,161	0,100	0,101	0,100	0,206	0,099	0,315	0,323	0,570	0,346	0,289	0,262	0,250	0,235	0,285	0,245	0,283	0,258	0,262	0,012	0,014	-0,015	0,351	0,067	0,023
Uss 03	0,110	0,128	0,140	0,099	0,114	0,114	0,137	0,124	0,200	0,077	0,152	0,161	0,418	0,184	0,136	0,117	0,104	0,108	0,141	0,105	0,131	0,125	0,097	0,137	0,172	0,108	0,394	0,193	0,170
Uss 04	0,159	0,172	0,174	0,143	0,134	0,165	0,194	0,165	0,205	0,106	0,115	0,107	0,330	0,123	0,106	0,092	0,077	0,095	0,111	0,097	0,112	0,131	0,061	0,225	0,244	0,182	0,455	0,231	0,238
Uss 05	0,068	0,086	0,101	0,080	0,078	0,100	0,119	0,099	0,262	0,108	0,105	0,117	0,352	0,131	0,080	0,062	0,056	0,059	0,066	0,062	0,071	0,093	0,038	0,156	0,153	0,108	0,467	0,158	0,160
Uss 06	0,149	0,150	0,184	0,148	0,131	0,147	0,169	0,163	0,235	0,115	0,154	0,160	0,403	0,182	0,142	0,128	0,113	0,129	0,135	0,121	0,139	0,147	0,083	0,188	0,217	0,152	0,490	0,239	0,218
Uss 09	0,085	0,114	0,122	0,096	0,119	0,111	0,123	0,115	0,173	0,054	0,174	0,191	0,450	0,206	0,160	0,144	0,126	0,131	0,158	0,113	0,146	0,134	0,118	0,105	0,134	0,076	0,439	0,174	0,152

des bassins hydrographiques différents. La structuration par zone géographique homogène est également mise en évidence par le fait que certains secteurs localisés sur les mêmes bassins hydrographiques montrent des valeurs de F_{ST} non significativement différentes. Le secteur Fie16 montre une F_{ST} élevée avec l'ensemble des autres secteurs et qui est non significative avec le secteur Arl03. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que cette population, située en zone apicale d'un petit affluent du bassin du Fier a la particularité d'être complètement isolée, de coloniser un très faible linéaire (300 m) de rivière et donc d'être composée d'un faible nombre de poissons. L'échantillonnage sur ce secteur a d'ailleurs été obligatoirement limité à 17 individus adultes qui correspondent à la quasi-totalité des géniteurs en place. En outre, les génotypages montrent une très faible diversité génétique avec des allèles souvent fixés sur les loci analysés (voir fréquences alléliques en annexe 3) et un taux d'hétérozygotie très faible (He = 0,135), ce qui est compatible avec une hypothèse d'isolement, une faible taille de population et la possibilité d'une divergence par dérive génétique.

Les résultats de l'AMOVA révèlent une différentiation génétique hautement significative entre les 6 groupes définis par NJ (F_{CT} = 0,164, P<0,0001) ainsi qu'une structuration en populations au sein de chaque groupe (F_{ST} = 0,207, P<0,0001). L'AMOVA montre que 16,5% de la variance génétique est attribuable à la différence entre les groupes et 4% à la différence entre populations au sein de chaque groupe.
L'AMOVA entre les secteurs du Fier et ceux de la Fillière ne montre pas de différenciation génétique significative et confirme le regroupement géographique observé par NJ. Le test entre ces deux rivières proches sur les fréquences alléliques ne montre d'ailleurs pas de différence significative (P>0,05). L'AMOVA entre les secteurs de la Dranse d'Abondance et ceux du ruisseau du Chevenne indique, comme pour l'analyse par NJ, une différentiation génétique significative (F_{CT} = 0,176, P = 0,02). Ce résultat peut s'expliquer en partie par le fait que le principal secteur échantillonné (DrA05), situé sur la partie médiane du torrent, abrite une petite population qui est isolée du cours principal de la Dranse d'Abondance par un obstacle naturel infranchissable à la montaison. En outre, cette population est d'autant plus isolée que la zone située en amont de ce secteur DrA05 est colonisée par une population de truite uniquement atlantique d'origine domestique implantée par les repeuplements.
L'AMOVA réalisée entre les secteurs du Fier et de la Chaise ne montre pas de différenciation génétique entre ces deux secteurs géographiques, cependant les tests sur les fréquences alléliques révèlent des différences significatives (P<0,05) entre ces deux rivières pour les 7 loci. Ces résultats sont compatibles avec l'histoire topographique de ces versants puisque la Chaise avant de basculer sur le bassin de l'Isère rejoignait celui du Fier. La configuration actuelle influencée naturellement par le seuil de Faverges et les cônes de déjection de la Chaise et de l'Eau Morte semble avoir été fixée par l'Homme relativement récemment (18-19ème siècle, Pellissier, com. pers.).
Les résultats de l'ACP (Figure 13) réalisée sur les fréquences alléliques des 36 secteurs concordent bien avec les regroupements obtenus par NJ en groupant les secteurs par entités géographiques homogènes. L'axe 1 explique 20% de la variance génétique globale correspondant à une F_{ST} globale estimée à 0,042 et l'axe 2 explique 10% soit une F_{ST} globale estimé de 0,021. L'axe 3, non indiqué ici, explique 7% de la variance génétique globale. La majorité de la différence entre le groupe de la Dranse et les autres groupes se situe le long de l'axe 1. Le second et le troisième axe différencient plus les autres groupes et surtout séparent les populations au sein des groupes.

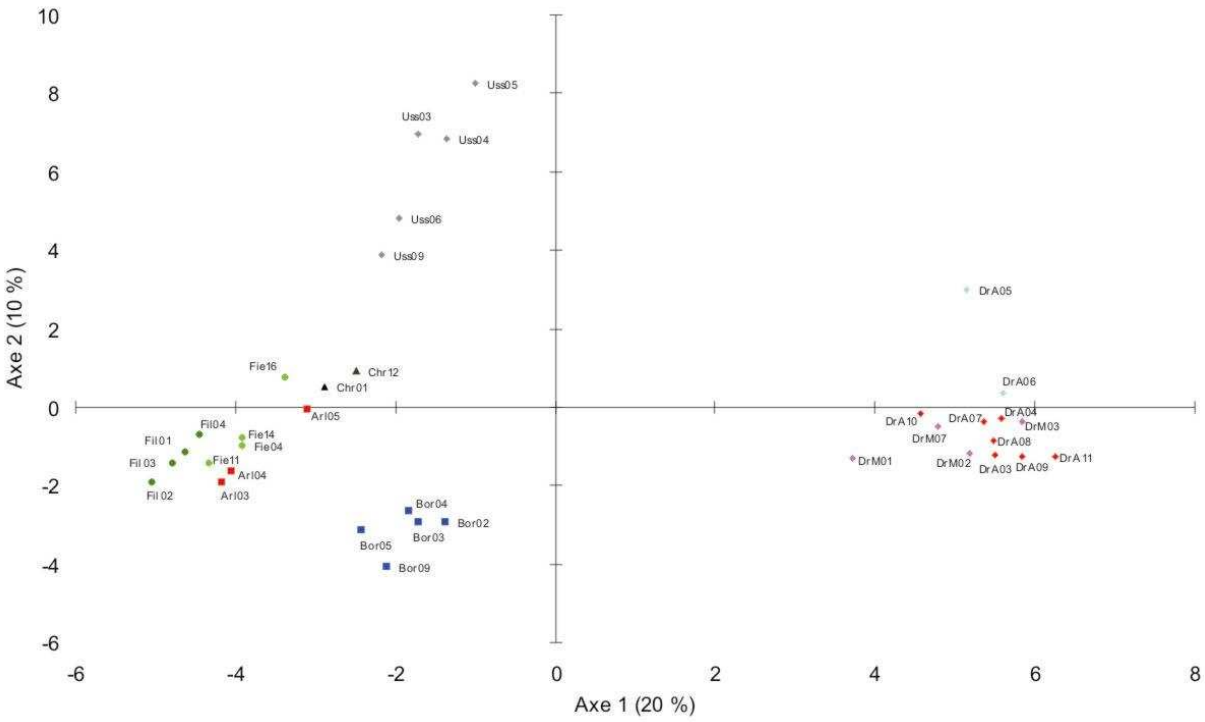


Figure 13. Analyse en Composante Principale (ACP) réalisée à partir des fréquences alléliques des allèles d'origine méditerranéenne au niveau de 7 loci diagnostiques des 36 secteurs échantillonnés en milieu naturel. Seuls les deux premiers axes sont représentés.

Enfin, le test de Mantel sur les 36 secteurs a mis en évidence une forte corrélation positive (r=0,77) et fortement significative (P<0,0001) entre les distances génétiques et géographiques (Figure 14).

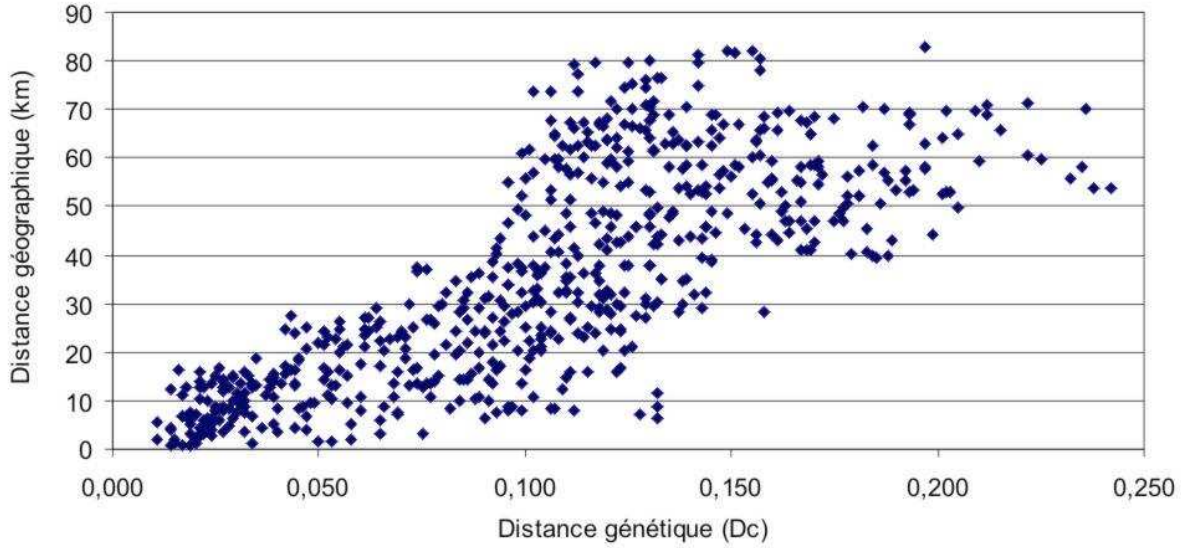


Figure 14. Relation entre distance génétique et distance géographique entre chacun des 36 secteurs étudiés utilisée pour le test de Mantel.

IV.2.3) Détermination des Unités de gestion (« MU »)

La forte structuration génétique obtenue à partir de l'ADNn validée par les analyses statistiques ainsi que sa cohérence géographique nous incite à proposer six unités de gestion différentes au sein du réseau hydrographique correspondant aux bassins des Dranses, du Borne, des Usses, du Fier, du Chéran et de la Chaise.

Les résultats obtenus précédemment avec l'ADNmt (Baumann, 1999) suggéraient l'existence minimale, sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie, de 2 entités méditennéennes (Me2 sur le Fier et Ad1-Ad2 sur les Dranses). Les résultats obtenus par l'étude de l'ADNn au niveau des 7 loci confirme cette dichotomie entre le bassin des Dranses et les autres bassins du département mis en évidence par l'ADNmt.

En outre, bien que les apports massifs réalisés par les repeuplements depuis plus d'un siècle peuvent être à l'origine de la présence des truites REA dans le Léman, on ne peut pas exclure la présence dans le bassin lémanique de populations autochtones issues du rameau évolutif atlantique. Ainsi ce rameau atlantique sur le Léman correspondant également à une unité géographique et représenté par les truites lacustres peut également faire l'objet d'une unité de gestion à part entière.

Chapitre V. Statut et niveau de menace des populations et hiérarchisation de conservation (Etape 3)

V.1) Statut démographique des populations natives identifiées

La formulation de propositions d'actions de conservation et de gestion des populations de truites autochtones nécessite préalablement d'évaluer leur état actuel et de connaître leur statut démographique. Les mesures de conservation doivent avoir comme objectif principal de maintenir à son maximum la variabilité génétique intra et inter-population (Ryman et Stahl, 1980 ; Utter 1981 ; Meffe, 1986 ; Hindar *et al*., 1991 ; Ryman, 1991 ; Waples, 1991 ; Laikre *et al*. 1999). En effet, la perte de cette variabilité génétique peut se traduire par une perte de la variation phénotypique et de la plasticité ainsi qu'une perte du potentiel d'évolution pouvant remettre en cause la persistance des populations à long terme (Allendorf et Ryman, 2002). La variabilité génétique d'une population est directement dépendante du nombre d'adultes présents dans cette population, celui-ci conditionnant le nombre de géniteurs efficace (Soule et Wilcox, 1980 ; Frankel et Soule, 1981) appelé plus exactement effectif génétique efficace (Ne). Ce paramètre joue un rôle primordial dans le domaine de la biologie de la conservation (Rieman et Allendorf, 2001 ; Waples, 2002) car il reflète les risques de perte de diversité génétique et d'augmentation de la consanguinité d'une population (Wright, 1969). Cependant, il reste difficile à déterminer, notamment en milieu naturel, car il nécessite d'obtenir de nombreuses informations sur la structure démographique et génétique des populations étudiées (Waples, 1991 ; Caballero, 1994 ; Rieman et Allendorf, 2001).

Notre démarche, suite à l'identification des populations autochtones, a donc consisté à réaliser une analyse préliminaire de leur viabilité par une estimation du stock en place visant à évaluer le statut démographique des populations.

V.1.1) Méthodologie

Les onze zones géographiques présentées au § III.3.2 (Figure 9 page 33) ont fait l'objet d'une étude spécifique de leur statut démographique afin d'estimer ensuite l'importance de leur conservation. Le ruisseau des Tenalles (zone I, figure 8) présente une situation atypique avec une population de truites totalement isolée couvrant un linéaire très restreint (300 mètres linéaires) et composée de seulement quelques dizaines d'individus. Sur ce secteur les pêches d'inventaires n'ont donc pas été nécessaires pour connaître la taille de la population.

Le protocole mis en place sur les zones étudiées est le suivant :

- Délimitation de l'aire de répartition des truites autochtones. A partir des résultats génétiques obtenus sur les 163 secteurs étudiés et de la connaissance du milieu (présence d'obstacles), les limites amont et aval du domaine actuel des truites autochtones sur les rivières principales ont été déterminées. La définition des aires de répartition peut être considérée comme fiable car les populations présentes sont relativement isolées (donc facilement identifiables) par l'existence de barrières physiques et/ou de populations introduites ou fortement introgressées. Le linéaire colonisé a été calculé à l'aide du SIG puis la surface en eau de chaque aire considérée a été estimée à partir de plusieurs données de largeurs moyennes.

- Recueil de données quantitatives (densité et biomasse) et qualitatives (espèces présentes). Sur 10 des 11 zones à populations autochtones peu introgressées identifiées, des données démographiques et biométriques ont été récoltées suite à la réalisation de 33 stations d'études échantillonnées par pêches électriques d'inventaire (DeLury, 1947). En fonction du peuplement en place, et notamment de la présence majoritaire d'espèces de cyprinidés rhéophiles, les zones identifiées ont pu être partagées en sous zones à peuplement homogène. Sur chaque zone ou sous zone, les résultats obtenus ont permis de calculer une valeur moyenne de densité totale de truite. Sur chacune des 33 stations, à partir de la structure en taille et de la longueur moyenne des truites d'âge 2+ (étude scalimétrique), une estimation de la densité moyenne de truites adultes (≥ 2+) potentielles a été réalisée. Le choix de considérer les individus ≥ 2+ et de longueur supérieure à la taille moyenne des 2+ comme potentiellement adultes a été fondé sur les connaissances actuelles des relations taille-âge-maturité. Ces informations sont rares car leur obtention implique de sacrifier des quantités non négligeables de truites adultes et subadultes. Sur le territoire de la Haute-Savoie, les seules données disponibles concernent le Fier (Caudron, 1998) et à un degré moindre le R. de Chevenne (Champigneulle *et al*., 2003a) ainsi que les stocks captifs récents en pisciculture (Usses, Borne, Dranse d'Abondance, Fier et Fillière). Les données du Fier indiquent qu'au stade 2+ environ 90% des mâles et 40% des femelles sont matures et qu'au stade 3+ la totalité des mâles et 90% des femelles sont des géniteurs. Ces taux de maturation concordent globalement avec ceux obtenus sur d'autres rivières françaises (Maisse et Baglinière, 1991). La densité de truites adultes potentiellement génitrices obtenue par cette méthode reste approximative mais elle peut être considérée comme une évaluation minimale. En effet, la valeur calculée est probablement minorée dans le cas des mâles car certains d'entre eux (40%) sont matures à 1+ et la plupart des 2+ de taille inférieure à la longueur moyenne des 2+ sont matures mais ne sont pas pris en compte dans notre calcul. Par contre, en ce qui concerne les femelles, les sujets matures à 2+ sont principalement ceux de plus grande taille, dépassant la taille moyenne des individus 2+ en place.

- Estimation de l'état du stock en place. A partir des densités moyennes totales, des densités d'adultes potentiellement géniteurs et des surfaces en eau correspondant à l'aire de répartition des truites autochtones, une estimation, par extrapolation, du nombre total d'individus (NT) et du nombre total d'adultes (NA) a été calculée pour chaque zone ou sous zone.

- Proposition d'un statut des populations de truites autochtones présentes sur chaque zone ou sous zone. A partir des préconisations d'Allendorf *et al*. (1997) pour le genre *Oncorhynchus* reprises et adaptées à la truite commune par Laikre *et al*. (1999), un niveau de menace a été défini en fonction de la valeur de NA selon les critères suivants :

- NA ≤ 250	Populations en situation critique. Taux d'hétérozygotie faible, variabilité génétique réduite, présence d'une dérive génétique marquée avec fixation d'allèles. Le potentiel adaptatif est compromis.

- 250 < NA ≤ 2500	Populations en danger. Perte en cours de la variabilité génétique. Le potentiel adaptatif se réduit.
- 2500 < NA ≤ 5000	Populations vulnérables. Risque avéré de perte de la variabilité au cours du temps (100-200 ans). Cette perte pouvant être plus ou moins rapide selon l'isolement et la taille des populations et les fluctuations éventuelles du milieu environnant. Une chute brutale de la taille de la population (pathologie, pollution) entraînerait une accélération importante de la perte de variabilité.
- NA > 5000	Populations viables. La variabilité génétique adaptative est garantie.

V.1.2.) Résultats

Globalement les résultats montrent de fortes variations inter-zones à la fois des linéaires colonisés et des quantités de truites totales ou adultes présentes (Tableau 10). D'une manière générale et en rapport à l'ensemble du réseau hydrographique, les linéaires encore colonisés actuellement par des truites autochtones sont relativement restreints. 13 des 15 sous zones concernées présentent un linéaire colonisé inférieur à 20 km de cours d'eau et 6 une colonisation inférieure ou égale à 5 km. Les nombres totaux de truites estimés sur ces zones varient de 50 à 69000 individus.
Sur la zone aval de la Fillière, des Usses et du Chéran, les densités de truites chutent de manière importante en liaison avec l'apparition d'un cortège d'espèces de cyprinidés rhéophiles. Ce peuplement diversifié traduit en partie un réchauffement de l'eau pénalisant pour la truite.

Ainsi, seules 3 zones abritent des populations viables à long terme, le Fier, la Dranse d'Abondance et le Borne.

Les zones amont de la Fillière et du Chéran présentent des populations vulnérables. Cependant, les raisons de ce statut diffèrent pour les deux rivières. La population de la Fillière présente une densité moyenne élevée (39 ind/100m²) mais semble contrainte par une aire de répartition relativement limitée (9 km). Par contre, la population du Chéran colonise un linéaire et une surface plus importante mais elle présente un stock de truite quantitativement bas en raison de densités faibles. L'état de cette population la place en limite du statut de « population en danger ».
La Dranse de Morzine montre une situation en danger à la fois en raison de densités de truites moyennes et d'un linéaire de cours d'eau relativement faible (5 km).

L'aval de la Fillière, des Usses et du Chéran possède des populations en danger en raison des très faibles densités de truites observées sur ces zones. L'étude des peuplements en place montre que la truite n'est pas l'espèce dominante et que de nombreuses autres espèces sont présentes, les cyprinidés étant majoritaires. Cette limite biotypologique est influencée par les caractéristiques du milieu (zones lentiques, température) et les zones correspondantes ne sont pas favorables au développement de la truite. Les densités de truites sur ces secteurs sont entre 5 et 10 fois plus faibles que sur celles des secteurs ayant un peuplement truiticole typique.

La Chaise possède également un statut de population en danger mais en raison principalement des densités de truites observées qui sont environ 3 fois plus faibles que sur les zones viables. En effet le peuplement présent sur cette rivière (truite et chabot) ne fait pas apparaître de limites d'origine biotypologique.

Enfin, 4 zones sont en situation critique : la Dranse de Montriond, le Chevenne moyen et les Tenalles en raison de leur isolement et d'un linéaire colonisé trop court, les Usses en raison, à la fois de densités faibles, et d'une aire de répartition insuffisante.

Tableau 10. Etat des stocks et niveau de menace des populations de truites autochtones sur les zones étudiées. Avec De=Densité de truites estimée, Be=Biomasse de truites estimée, DmT=Densité moyenne totale, DmA = Densité moyenne d'adultes, Se=Surface en eau (m²), NT=Nombre totale de truite estimé, NA=Nombre estimé de truites adultes.

Réf Figure 8	Zone / Sous zone	De/100m²	Be (kg/ha)	Espèces présentes	DmT	DmA	Linéaire (km)	Se estimée	NT	NA	Statut
A	Chevenne	17,4	66	TRF	20,6	7,5	0,5	1925	400	150	Critique
		26,2	117	TRF							
B	Dranse abondance	8,3	88	TRF, CHA	18,8	5,7	20	160000	30000	9000	Viable
		26,4	164	TRF							
		18,6	177	TRF							
C	Dranse Montriond	38	?	TRF	38	4,5	0,5	2000	760	90	Critique
D	Dranse Morzine	23	112	TRF, CHA	14	2,6	5	55000	7700	1400	En danger
		11	46	TRF, CHA, VAI							
E	Borne	54,9	267	TRF, CHA	34,3	5,1	17	190000	65000	10000	Viable
		43,5	196	TRF, CHA							
		14,1	53	TRF, CHA							
F	Fillière (zone à truite)	25	100	TRF, CHA	39	5,2	9	67000	26000	3500	Vulnérable
		41	203	TRF, CHA							
		42	323	TRF, CHA							
	Fillière (zone à cyprinidés rhéophiles)	2,8	17	VAI, LOF, CHA, BLN, TRF	3,5	0,4	7	87000	3000	350	En danger
		4,4	48	VAI, BAF, BLN, LOF, TRF, CHE, CHA							
G	Fier	22,7	80	TRF	21	4	30	330000	69000	13000	Viable
		16	85	TRF, CHA							
		27	272	TRF, CHA							
		11,4	161	VAI, BAF, TRF, LOF, CHA							
H	La Chaise	8,3	34	TRF, CHA	10,8	1,5	9	57000	6000	900	En danger
		13	50	TRF, CHA							
		8,1	74	TRF, CHA							
	La Chaise (Bief)	62	226	TRF, CHA	62	3,8	5	7500	4500	300	En danger
I	Tenalles			TRF			0,3	250	< 50	10	Critique
J	Usses (zone à truite)	10,6	136	CHA, VAI, TRF, LOF	10,6	0,6	4	24000	2500	150	Critique
	Usses (zone à cyprinidés rhéophiles)	2,7	38	VAI, LOF, BAF, CHE, CHA, BLN, SPI, TRF	3	0,4	16	147000	4500	600	En danger
		4,8	18	VAI, LOF, BAF, SPI, TRF, BLN, CHE, PSR, CHA							
		0,7	5	LOF, VAI, SPI, BAF, CHE, BLN, HOT, GOU, TRF, CHA, PSR							
K	Chéran (zone à truite)	10	45	TRF, VAI, LOF	9,4	1,2	12	240000	22560	2900	Vulnérable
		22	132	CHA, TRF, LOF, VAI							
		4	39	CHA, TRF, VAI, LOF, OMB							
	Chéran (zone à cyprinidés rhéophiles)	4	25	CHA, LOF, VAI, BLN, TRF, BAF, CHE	6	0,3	8	280000	16800	850	En danger
		7	57	VAI, LOF, GOU, BLN, PER, SPI, OBR, TRF, BAF, CHE, CHA							

V.2) Essai de hiérarchisation de conservation

V.2.1) Méthodologie

Un premier essai de hiérarchisation de conservation des populations autochtones identifiées a été conduit sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie à partir des préconisations rappelées au § I.2.3 (page 16). Les méthodes initiales telles que décrites par Allendorf *et al*. (1997) pour les saumons du pacifique et par Laikre *et al*. (1999) pour la truite commune ont été modifiées et complétées afin de la rendre plus applicables à la démarche entreprise dans notre étude. En effet, pour la truite commune, Laikre *et al*. (1999) ont proposé d'accorder moins d'importance aux populations les plus introgressées par des gènes non natifs en introduisant 2, 4 et 6 points de pénalité lorsque le taux d'introgression est respectivement de 1 à 33%, de 34 à 66% et de 67 à 100%. Dans le cas de notre étude, l'objectif était d'identifier et conserver les populations autochtones d'origine méditerranéenne. Ainsi seules celles présentant un taux d'introgression par des gènes d'origine atlantique ≤ 25% ont été retenues comme présentant un intérêt pour la conservation du rameau évolutif méditerranéen sur le territoire de la Haute-Savoie (cf Chapitre III). Aussi selon le barème établi par Laikre *et al*. (1999) toutes les populations retenues se voient attribuer le même nombre de points de pénalité (soit -2) ce qui ne permet pas réellement de les hiérarchiser entre elles. Nous avons donc appliqué un barème plus sévère afin d'allouer encore plus d'importance aux populations les moins introgressées et d'affiner ainsi la hiérarchisation entre populations autochtones (Tableau 11, question 6b). Le nouveau barème proposé pénalise proportionnellement les populations en fonction de leur taux d'introgression selon le principe suivant : - 1 point entre 1 et 10 %, - 2 points entre 11 et 20%, - 3 points entre 21 et 30%... Une autre modification importante permettant de mieux comparer relativement les populations autochtones entre elles est la prise en compte de leur taux d'hétérozygotie moyen après correction des effets du repeuplement. Cette méthode permet de favoriser les populations qui présentent une diversité génétique plus importante (Tableau 11, question 10). Enfin, toujours dans les critères « génétique et évolution », une rubrique supplémentaire a été introduite pour prendre en compte le risque éventuel d'un flux génique entre une population introduite et une population native.

Etant donné que toutes les populations autochtones identifiées représentent un sujet d'étude, elles se verront toutes attribuées 1 point à la question 17 (Tableau 11). Aussi toujours dans l'esprit de mieux hiérarchiser les populations natives entre elles, un petit crédit supplémentaire a été apporté au titre de l'intérêt scientifique des populations natives ayant fait l'objet de travaux publiés dans la littérature (tableau 11, question 18).

Les critères utilisés par rapport à ceux proposés par Laikre *et al*. (1999) ont pour but d'améliorer sensiblement la hiérarchisation de conservation, notamment entre les populations natives. Cet essai de hiérarchisation a été mis en place en raison de la découverte de plusieurs populations autochtones sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie. Cependant, cette approche est encore à l'état exploratoire et mérite d'être testée et affinée sur d'autres territoires. En particulier, la nature des critères choisis et leur poids relatif peuvent encore largement être soumis à discussion.

Tableau 11. Critères de détermination utilisés pour estimer l'importance de conservation d'une population autochtone méditerranéenne sur le département de Haute-Savoie. (Modifié d'après Laikre *et al.*, 1999 et Allendorf *et al.*, 1997).

Critère	Question	Réponse		
Génétique et évolution	1. Cette population possède elle une différence génétique par rapport à d'autres populations de la même espèce mesurée avec des techniques génétiques fiables ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	2. Cette population se trouve elle dans un habitat particulier par rapport à d'autres populations de la même espèce ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	3. Cette population possède elle une histoire de vie (avec des bases génétiques) inabituelle pour cette espèce ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	4. Cette population possède elle des caractéristiques morphologiques (avec des bases génétiques) particulières pour cette espèce ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	5. Cette population a t-elle été isolée géographiquement d'autres populations avec peu ou pas de possibilité de migration ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	6. Cette population a-t-elle été protégée des introductions de poissons non autochtones qui aurait pu l'introgresser ?	oui = 1 point	non = 0 point (si non aller à la question 6a)	pas d'information = 0 point
	6a. Est-on certain que cette population n'a pas été introgressé génétiquement ?	oui = 1 point	non = 0 point (si non aller à la question 6a)	pas d'information = 0 point
	6b. Cette population a été introgressée avec un taux de	-1 point entre 1 et 10%, -2 points entre 11 et 20%, -3 points entre 21 et 30%,…		
	7. Cette population a-t-elle subi un effet de goulot d'étranglement dans le passé ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	8. Cette population est-elle géographiquement située à la limite de l'aire de répartition de l'espèce ou dans un habitat marginal ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	9. Cette population peut-elle être contaminée par un flux génique venant d'une population non native ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	10. Taux moyen d'hétérozygotie de cette population x 10	Ajouter autant de point que la valeur obtenue		
Ecologique	11. Cette population fait-elle partie d'un assemblage d'espèces natives qui est rare ou inhabituel pour cette espèce ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	12. Cette population est-elle présente dans une zone biogéographique inhabituelle ou unique pour l'espèce ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	13. D'autres populations de la même espèce situées a proximité de celle-ci ont-elles disparu ou sont-elles en cours d'extinction ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	14. D'autres espèces aquatiques (poissons ou autres) situées dans le même bassin ont-elles disparu ou sont-elles en cours d'extinction ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	15. La protection de cette population peut-elle permettre d'aider à la réhabilitation d'autres populations ou espèces en périls pour lesquelles les données disponibles sont limitées ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
Socio-économique et scientifique	16. Cette population reflète t-elle une importance particulière sur le plan culturel, économique ou récréationnel ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	17. Cette population peut-elle représenter un sujet d'études génétiques et écologiques ?	oui = 1 point	non = 0 point	pas d'information = 0 point
	18. Existence de publications scientifiques faisant mention de résultats biologiques, écologiques, génétiques obtenus sur cette population ?	Intérêt scientifique fort (>2 publications) = 2 points Intérêt scientifique faible (< 2 publications) = 1 point Intérêt scientifique nul = 0 point		
		SCORE :		

V.2.2) Résultats

Le tableau 13 montre l'importance relative de la population du Chevenne. Le score obtenu pour cette population s'explique principalement par le fait qu'il s'agit de la première population méditerranéenne identifiée sur le département (Guyomard, 1989a) et qu'à ce titre elle a bénéficié d'un fort intérêt scientifique. Néanmoins le statut de cette population incite à rendre prioritaire sa conservation et sa restauration d'autant plus qu'elle est située dans un milieu torrentiel typique et qu'elle est encore susceptible d'être contaminée par un flux génique venant d'une population atlantique localisée en amont.
Les efforts de restauration sont particulièrement prioritaires sur 5 secteurs : la Dranse de Morzine, la Chaise et les Usses qui ont un statut de population en danger et la Fillière et le Chéran toutes deux vulnérables. Ces populations nécessitent une attention plus grande et des efforts de gestion plus conséquents dont les effets se feront sentir à moyen ou long terme.

La population atypique des Tenalles a obtenu un bon score d'importance de conservation en raison de son taux d'introgression de 0%.
La Dranse d'Abondance, le Borne et le Fier apparaissent être des populations importantes à conserver. Elles sont donc prioritaires en terme d'actions de conservation et de préservation du patrimoine actuelle mais leur statut démographique viable n'incite pas à les rendre prioritaires en terme d'actions de restauration ou de réhabilitation. La situation de ces populations permet d'envisager leur conservation et leur gestion sur le long terme sans trop de difficultés.
La Dranse de Montriond présente une importance de conservation moindre en raison de son taux d'introgression plus élevé et de sa situation démographique incertaine.

La hiérarchisation de conservation proposée ici n'a pas pour but d'écarter définitivement des populations puisque toutes les populations natives identifiées et étudiées présentent un intérêt patrimonial indéniable. Cette hiérarchisation est destinée à aider le gestionnaire ou à le conforter dans ses choix pour lui permettre d'agir plus efficacement en orientant les efforts de gestion différemment en rapport avec les besoins particuliers de chaque population et les moyens techniques et financiers disponibles.

Tableau 12. Scores d'importance de conservation obtenus pour les 11 zones abritants des populations de truites autochtones sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

	Référence Figure 8	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
Critère	Question	Chevenne	Dranse d'Abond.	Dranse Montriond	Dranse Morzine	Borne	Fillière	Fier	Chaise	Tenalles	Usses	Chéran
Génétique et évolution	1. Cette population possède elle une différence génétique par rapport à d'autres populations de la même espèce mesurée avec des techniques génétiques fiables ?	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
	2. Cette population se trouve elle dans un habitat particulier par rapport à d'autres populations de la même espèce ?	Oui	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	Non	Non
	3. Cette population possède elle une histoire de vie (avec des bases génétiques) inabituelle pour cette espèce ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non
	4. Cette population possède elle des caractéristiques morphologiques (avec des bases génétiques) particulières pour cette espèce ?	Oui	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	5. Cette population a t-elle été isolée géographiquement d'autres populations avec peu ou pas de possibilité de migration ?	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
	6. Cette population a-t-elle été protégée des introductions de poissons non autochtones qui aurait pu l'introgresser ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	Non	Non
	6a. Est-on certain que cette population n'a pas été introgressé génétiquement ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	Non	Non
	6b. Cette population a été introgressée avec un taux de (voir tableau V)	10% (-1)	9% (-1)	25% (-3)	12% (-2)	8% (-1)	6% (-1)	12% (-2)	22% (-3)	0%	22% (-3)	14% (-2)
	7. Cette population a-t-elle subi un effet de goulot d'étranglement dans le passé ?	?	?	?	?	?	?	?	?	Oui	?	?
	8. Cette population est-elle géographiquement située à la limite de l'aire de répartition de l'espèce ou dans un habitat marginal ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non
	9. Cette population peut-elle être contaminée par un flux génique venant d'une population non native ?	Oui	Non	Non	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	Oui
	10. Taux moyen d'hétérozygotie de cette population x 10 (à partir des valeur du tableau VII)	3,7	6	?	5,8	5,2	4,6	4	5,7	1,7	5,6	4,5
Ecologique	11. Cette population fait-elle partie d'un assemblage d'espèces natives qui est rare ou inhabituel pour cette espèce ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non
	12. Cette population est-elle présente dans une zone biogéographique inhabituelle ou unique pour l'espèce ?	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Non
	13. D'autres populations de la même espèce situées a proximité de celle-ci ont-elles disparu ou sont-elles en cours d'extinction ?	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
	14. D'autres espèces aquatiques (poissons ou autres) situées dans le même bassin ont-elles disparu ou sont-elles en cours d'extinction ?	?	?	?	?	?	?	?	?	Oui	?	?
	15. La protection de cette population peut-elle permettre d'aider à la réhabilitation d'autres populations ou espèces en périls pour lesquelles les données disponibles sont limitées ?	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
Socio-économique et scientifique	16. Cette population reflète t-elle une importance particulière sur le plan culturel, économique ou récréationnel ?	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	Oui
	17. Cette population peut-elle représenter un sujet d'études génétiques et écologiques ?	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
	18. Existence de publications scientifiques font mention de résultats biologiques, écologiques, génétiques obtenus sur cette population ?	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	SCORE :	**12,7**	**13**	**3**	**9,8**	**11,2**	**10,6**	**10**	**9,7**	**11,7**	**9,6**	**9,5**

Tableau 13. Hiérarchisation de conservation des populations autochtones par croisement entre le statut des populations et le score d'importance de conservation obtenu au tableau 12.

Statut	Niveau d'importance de la conservation												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Critique			D. Montriond								Tenalles		Chevenne
En danger									D. Morzine Chaise Usses				
Vulnérable									Chéran	Fillière			
Viable										Fier	Borne		D. Abondance

Chapitre VI. Mesures de conservation de la diversité intra-spécifique et gestion des populations de truites autochtones (Etape 4)

Après les trois phases de 1) repérage des populations de truites autochtones sur le réseau hydrographique, 2) description de la diversité génétique inter-populations et, 3) évaluation du niveau de menace de chaque population, des mesures de gestion destinées à assurer à terme la conservation de la diversité repérée peuvent être proposées.

Comme présenté dans la figure 3, lorsque le statut démographique des populations est viable, des mesures de conservation simples peuvent être directement mises en place. Par contre, lorsque ce statut n'est pas « viable », une étape supplémentaire est nécessaire pour recenser précisément et connaître l'origine des menaces qui pèsent sur les populations afin d'évaluer la faisabilité d'intervenir pour stopper les impacts avant d'envisager une phase plus active de restauration de la population. Les programmes de conservation et de restauration sont donc adaptés à chaque situation en fonction des résultats du diagnostic. Cette étape dans sa globalité n'était pas envisageable dans le cadre du travail de thèse : charge de travail trop lourde et incompatible avec la durée de notre étude ; travail de diagnostic du milieu semblant relever plutôt du rôle des gestionnaires directs que des organismes de recherches. Par contre, nos résultats mis à disposition des gestionnaires, leur permettent de hiérarchiser le travail indispensable de diagnostic et de réhabilitation du milieu.

Ce chapitre présente les grandes préconisations de gestion pouvant être appliquées sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie pour garantir le maintien de la diversité intra-spécifique que représentent les populations de truites autochtones identifiées. La mise en application de ces grands principes est ensuite illustrée à travers un exemple montrant le travail commun réalisé avec les scientifiques et les gestionnaires permettant de prendre en compte la diversité génétique décrite dans la gestion des populations.

VI.1) Intérêt de la conservation préalable de l'habitat

La diversité phénotypique est une conséquence des interactions entre génotype et diversité environnementale. Chez les salmonidés, plusieurs auteurs (Laikre *et al*., 1999 ; Young, 2000 ; Crisp, 2000) indiquent que la diversité de l'habitat en tant que source de potentiel évolutif a un effet sur la diversité génétique. Selon Healey et Prince (1995), pour conserver une diversité maximale, il est primordial de préserver simultanément les habitats et les populations. La simple conservation des génotypes semble insuffisante. L'unité de conservation devient donc la population dans son habitat.

Les torrents alpins peuvent être considérés comme des milieux particuliers pouvant présenter des conditions de vie difficiles et très variées. En réponse à la diversité des habitats et aux variations des conditions climatiques, les populations de truites natives ont probablement développé progressivement des adaptations et/ou des aptitudes permettant d'assurer leur pérennité et le maintien d'une diversité génétique et phénotypique importante.

Dans cette optique, le maintien d'habitats diversifiés et de qualité dans les cours d'eau haut-savoyard est une préconisation indispensable dans le cadre de la conservation des populations autochtones identifiées et apparaît être un pré-requis aux autres mesures de gestion des populations naturelles.

VI.2) les grands principes de conservation à l'échelle du département

Arrêt des repeuplements REA

Le premier principe simple de conservation à mettre en place sur les six unités de gestion identifiées abritant encore des populations autochtones REM est l'arrêt total et définitif des introductions de poissons REA. Cette mesure doit permettre d'éviter de soutenir artificiellement le processus d'introgression des populations natives et ainsi de limiter les flux géniques entre populations autochtones REM et populations allochtones REA domestiques. Cette mesure prioritaire a été appliquée par les gestionnaires dès la divulgation de nos résultats génétiques sur les bassins concernés à savoir les Dranses, le Borne, le Fier, les Usses et la Chaise. Toutefois, nous pensons que ces repeuplements en truites REA domestiques peuvent être également abandonnées sur les autres secteurs du département afin de s'orienter vers d'autres stratégies ayant pour but non plus de maintenir artificiellement les stocks mais de restaurer et de réimplanter de nouvelles populations naturelles REM.

Conserver l'intégrité des populations locales

Les résultats ont mis en évidence la présence de six unités génétiques différenciées sur le département qui doivent être gérées indépendamment les unes des autres. En effet, la conservation de la diversité génétique de *Salmo trutta* impose de conserver la diversité localement présente au niveau de chaque population. Aussi, aucun transfert d'individus autochtones ne doit être réalisé d'une unité de gestion à une autre afin de garantir l'intégrité des populations locales.

De même, certaines pratiques de repeuplements dans le département ont utilisé la souche dite « rhodanienne » de la pisciculture de Chazey-bons dans l'Ain. Or, les résultats des analyses génétiques ont montré que cette souche d'une part était introgressée à 36% par des allèles atlantiques et d'autre part que sa part REM ne s'appariait à aucune de nos six unités de gestion. Aussi, nous recommandons de ne pas utiliser cette souche hybridée et non locale sur les rivières du département de Haute-Savoie.

Vers une diversification des pratiques de gestion

Les seuls résultats des caractéristiques génétiques des populations naturelles et des stocks couramment utilisées pour le repeuplement incitent à proposer comme mesure de conservation un arrêt des repeuplements utilisant des souches allochtones REA ou des souches non locales REM. Cependant, cette simple mesure de préservation n'est pas toujours suffisante et acceptable du point de vue des gestionnaires qui sont en attente d'actions concrètes. Dans un premier temps, les résultats obtenus ont permis de convaincre les gestionnaires d'abandonner les orientations de gestion passées exclusivement halieutiques qui étaient destinées à soutenir le plus possible les stocks en place en pratiquant des repeuplements massifs avec des poissons d'origines diverses. Désormais, les nouvelles pratiques sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie se tournent progressivement vers la gestion des populations naturelles en place et de leur milieu dans un esprit de conservation de la diversité présente.

Les données génétiques ont permis de donner des premières orientations à propos de l'utilisation ou non de telle ou telle souche. Elles ont mis également en évidence l'existence de 6 entités REM différenciées. Cependant, il n'est pas envisageable et peut-être pas nécessaire de constituer 6 stocks natifs différents en pisciculture à partir des entités identifiées afin d'entreprendre des repeuplements. Différents objectifs de gestion peuvent être formulés au sein de chaque MU en fonction

de leur situation : simple préservation de l'existant, restauration de la population au sein de son habitat, ou extension de son aire de répartition par implantation dans de nouveaux milieux. Ensuite, en fonction de différents critères tels que l'état démographique de la population en place, la qualité de l'habitat, l'aire de répartition et l'importance spatiale de la MU, des actions concrètes de gestion (zone sanctuaire, amélioration de l'habitat, transferts d'individus ou passe à poissons, stock de géniteurs captifs, supportive breeding, …) et des mesures réglementaires (réserve de pêche, modification de la taille limite de capture et/ou du nombre de captures autorisées,…) pourront être mises en œuvre seules ou conjointement. A ce sujet, les parties II et III de la thèse qui abordent respectivement l'évaluation de la contribution des repeuplements et l'évaluation *in situ* de diverses stratégies de conservation apporteront des informations complémentaires permettant de préciser les orientations de conservation et de gestion sur les différentes MU.

Programme départemental de conservation et de réhabilitation

Identifier et décrire la diversité génétique au sein d'un territoire n'a d'intérêt que si des actions précises de gestion et de conservation peuvent être mises en place par la suite dans le but de garantir sa pérennité. Cette application nécessite un travail étroit et permanent entre scientifiques et gestionnaires. Le diagnostic réalisé sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie a permis d'élaborer un programme d'actions sur 7 années (2007-2013) pour orienter le travail des gestionnaires. Ainsi, le Schéma Départemental de Conservation et de Réhabilitation des Populations Autochtones (Vigier et Caudron, 2007) synthétise l'ensemble des connaissances acquises ces 5 dernières années et dresse les principales actions de gestion à mener sur les différents bassins du département dans le but de conserver la diversité des populations natives.

De manière pratique, en plus des six unités de conservation correspondant aux bassins abritant une population autochtone, le réseau hydrographique du département a été divisé en différentes unités de gestion géographiquement cohérentes (Figure 15). Ensuite, deux objectifs prioritaires ont été assignés pour la période 2007-2013 à savoir :

- La conservation et si possible l'extension de l'aire de répartition des populations autochtones sur les 6 unités de gestion abritant une population de truites natives.
- Sur 9 unités de gestion, si possible après une étude de faisabilité, la réhabilitation de populations de truites fonctionnelles à partir d'une population source autochtone.

Enfin, les autres secteurs du département en raison de leur dégradation ou de leur faible potentiel n'apparaissent pas prioritaire pour développer des populations naturelles de truites autochtones pendant la période 2007-2013 (Figure 15).

Les actions de conservation et de gestion sont listées par unités de gestion en fonction de l'objectif prévu et du diagnostic initial puis mises en place dans le cadre d'un plan pluriannuel de gestion piscicole réalisé localement avec les gestionnaires directs (AAPPMA et sociétés de pêche). Chaque programme fait l'objet d'un encadrement scientifique en particulier pour évaluer les effets des nouvelles stratégies de gestion proposées.

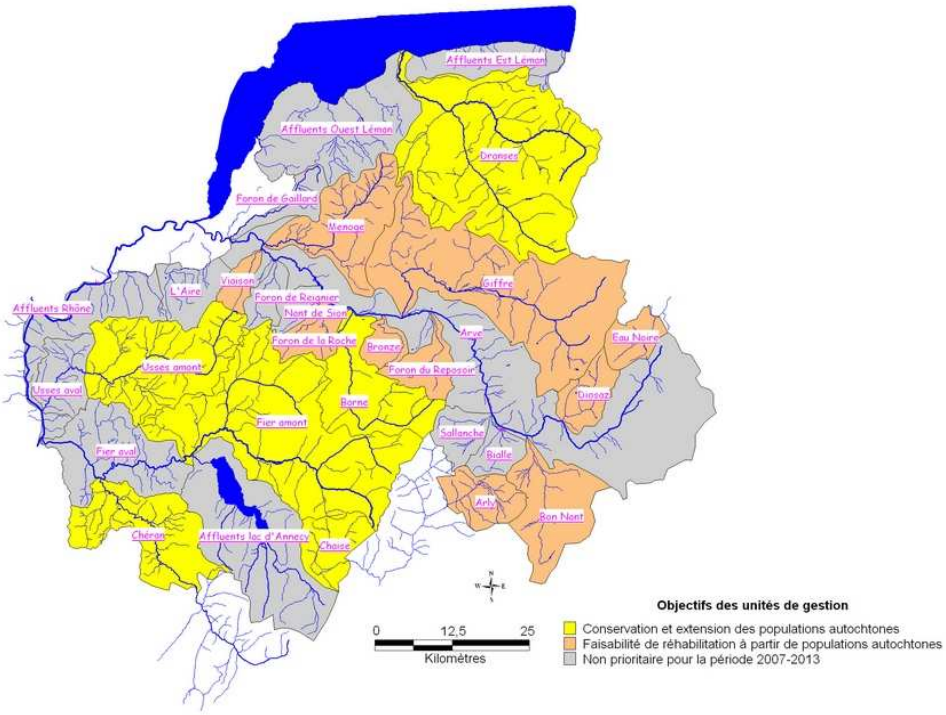


Figure 15. Unités de conservation et de gestion et objectifs envisageables dans le cadre du Schéma Départemental de Conservation et de Réhabilitation des Populations Autochtones pour la période 2007-2013 (d'après Vigier et Caudron, 2007).

A titre d'exemple d'ingénierie de la conservation, le site pilote du Borne, sur lequel des mesures de gestion ont été rapidement mises en place permet d'illustrer la prise en compte par les gestionnaires des différents résultats obtenus, et l'évolution des pratiques de gestion des populations naturelles de truites.

VI.3) Exemple d'évolution des pratiques de gestion des populations sur le Borne vers la conservation et la réhabilitation d'une population autochtone

Résumé

Une démarche multidisciplinaire a permis de réaliser un diagnostic complet de la population de truite commune (*Salmo trutta*) sur le Borne, un torrent de montagne typique de la zone nord alpine française. Les investigations réalisées concernent 1) la contribution des repeuplements évaluée au stade 0+ et au stade adulte dans la pêche grâce à un fluoromarquage des otolithes, 2) la recherche par génotypage d'une population native de lignée méditerranéenne et 3) l'étude démographique de la population en place à l'automne. L'ensemble des résultats met en évidence une situation contrastée entre deux zones de la rivière situées de part et d'autre d'un obstacle infranchissable. En aval de l'obstacle, la zone aval de la rivière abrite une population naturelle de truite autochtone caractérisée par un fort taux d'allèles méditerranéens (82 à 97%), une densité de truites élevée (43 à 55 ind/100m²) et un recrutement naturel dominant (51 à 82%). A l'inverse, la population de truite de la zone amont, caractérisée par un fort taux d'allèles atlantiques domestiques (78 à 100%) apparaît soutenue artificiellement par les repeuplements (90 à 100%) et présente une très faible densité de poisson (1 à 2 ind./100m²). Les hypothèses explicatives de cette situation très contrastée sont discutées : existence d'une crue catastrophique survenue sur cette rivière en 1987, existence d'un gradient amont-aval de la qualité d'eau. Les résultats ont conduits scientifiques et gestionnaires à mettre en place un plan de conservation et de réhabilitation de la population native découverte.

Voir publication acceptée dans la revue Journal of Fish Biology en annexe 4

Chapitre VII. Discussion

VII.1) Justification de la méthodologie employée et analyse critique à posteriori

La méthodologie développée spécifiquement pour le travail de thèse permet, sur un large réseau hydrographique, 1) de repérer les éventuelles populations autochtones persistantes et 2) de décrire la diversité intra-spécifique en vue d'apporter des éléments pour la conservation et la gestion des populations naturelles de truite.

Pour la première étape, la méthode devait permettre de travailler sur l'ensemble du réseau hydrographique de Haute-Savoie, mais de façon suffisamment précise c'est-à-dire avec un maillage suffisamment fin pour ne pas risquer de passer à côté de populations intéressantes. Outre les contraintes liées à l'importance spatiale de l'échelle de travail, cette méthode devait bien sûr être techniquement réalisable dans la durée impartie et pour un coût financier raisonnable. La méthodologie mise en place, fruit d'une concertation entre généticien, écologue et gestionnaire, a été de réaliser au moins sur 150 secteurs de rivières, des analyses génétiques sur 10 individus adultes représentatifs d'une population en place au niveau de deux marqueurs microsatellites diagnostiques de l'ADN nucléaire. Le choix des deux marqueurs microsatellites a été fait en raison d'une part de leur caractère diagnostic reconnu (Estoup *et al*., 2000) permettant de discriminer sans ambiguïté les allèles REA et REM et de garantir ainsi la fiabilité des résultats et d'autre part de leur utilisation récente pour des études génétiques ponctuelles réalisées sur la Dranse d'Abondance et le Chéran (Launey *et al*. 2003a ; PNR massif des Bauges, 2003). Le choix a été fait de privilégier un plus grand nombre de stations d'études et de limiter les analyses génétiques à 10 individus par station. Lors d'études géographiquement plus limitées ou ayant pour but une caractérisation plus précise de la structure génétique d'une population, il est plus commun de réaliser des analyses sur au moins 30 individus. Or, dans notre cas, ce principe n'était pas envisageable lors de la première étape sur un nombre important de stations pour des raisons financières et techniques. Il n'était pas non plus envisageable de diviser par trois le nombre de secteurs de rivières étudié en raison de l'importance du réseau hydrographique à couvrir. Aussi, le calcul d'un taux d'introgression sur 10 individus (40 allèles) à partir de deux loci diagnostiques semblait suffisamment précis pour permettre de répondre à l'objectif de cette première étape qui était de repérer la présence éventuelle de populations REM faiblement introgressées. Ce choix a été précédé de tests réalisés sur des résultats acquis sur la Dranse d'Abondance et le ruisseau de Chevenne avec les mêmes marqueurs et qui ne montraient pas de différences significatives entre les taux d'introgression calculés sur 10 et sur 30 individus. En outre, cette méthode a l'avantage de repérer plus précisément les limites de l'aire de répartition des populations autochtones puis de regrouper ensuite si nécessaire les stations par zone identifiée pour calculer un taux d'introgression moyen sur un nombre plus important de poissons.

Les analyses ont été réalisées sur des individus adultes d'âge supérieur ou égal à 2+ dans le but d'avoir un échantillonnage homogène sur l'ensemble du territoire. En effet, le fait que les juvéniles et en particulier les 0+ puissent avoir des fréquences très variables dans les populations d'un site à l'autre et aussi selon les années aurait conduit à une forte hétérogénéité de notre échantillonnage. En outre, ce stade est trop dépendant des fluctuations du recrutement naturel et des pratiques de repeuplements qui peuvent être différentes selon les années ou selon les rivières. Enfin, l'analyse de poissons adultes permettait bien de caractériser les populations sédentaires en place en évitant en

particulier les stades 0+ et 1+ préférentiellement soumis au processus de dévalaison dans le cas de la présence d'une fraction de population migratrice (Champigneulle *et al*., 1988 ; Cucherousset *et al*., 2005).
Les résultats obtenus dans cette première phase permettent à posteriori de valider cette méthode de travail. En effet, cette dernière a permis de réaliser dans la durée convenue un diagnostic sur la quasi-totalité du réseau hydrographique pour un coût acceptable (< 15 000 €). Suite aux analyses scalimétriques, 17 secteurs de rivières ne présentant pas suffisamment d'individus adultes n'ont pas été retenus ce qui montre l'importance de prendre en compte le critère âge pour assurer un échantillonnage spatialement et temporellement valable. La méthode a permis d'atteindre l'objectif de cette première phase d'une part en validant la présence de populations autochtones déjà repérées, mais surtout en découvrant des populations REM d'intérêt patrimonial sur 7 nouvelles zones. Les limites des aires de répartitions des populations repérées ont pu également être établies en raison du maillage suffisamment fin des stations échantillonnées. Cette délimitation a permis ensuite d'envisager une deuxième phase plus précise de caractérisation génétique des populations au sein de chaque zone.

Pour la deuxième étape destinée à décrire la structure et la variabilité génétique au sein des différentes populations autochtones, la méthode a consisté à choisir les secteurs les moins introgressés et à réaliser sur un plus grand nombre d'individus des analyses au niveau de 7 loci microsatellites. Grâce au développement des marqueurs moléculaires et des nouveaux traitements statistiques, cette méthode est très couramment utilisée en génétique des populations chez de nombreuses espèces (Avise, 2004). Ces techniques, particulièrement intéressantes chez les salmonidés pour détecter les flux de gènes entre populations natives et domestiques (Hansen, 2002 ; Jug *et al*., 2005), sont bien adaptées à l'objectif de notre étude pour être utilisées comme un outil de diagnostic en vue de la conservation et de la restauration de la diversité génétique de *Salmo trutta* sur un territoire. Le choix a été fait d'utiliser des marqueurs diagnostiques des rameaux REA et REM afin de pouvoir étudier plus finement la diversité génétique entre populations d'origine REM. Le caractère diagnostique des deux premiers loci (Str591 et Str541) a été établi par Estoup *et al*., (1999 et 2000). La validation des cinq autres marqueurs discriminants est actuellement en cours (Guyomard, données non publiées) en utilisant la même démarche que celle présentée par Estoup *et al*. (2000) sur de nombreuses populations méditerranéennes et domestiques. Le caractère discriminant du jeu de marqueurs utilisé a permis de déterminer l'origine génétique (méditerranéenne *versus* atlantique) de la quasi-totalité des allèles observés. Ces résultats ont permis d'entreprendre une analyse inter-population REM et d'identifier sur le réseau hydrographique haut-savoyard six souches locales génétiquement différenciées devant être considérées comme des MU.

Les principes méthodologiques développés sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie pour repérer la présence de populations REM faiblement introgressées et décrire la diversité génétique inter-populations ont permis d'obtenir des résultats satisfaisants qui sont synthétisés dans la figure 16. Cette démarche a l'avantage d'être reproductible sur d'autres territoires et elle est d'ailleurs actuellement utilisée dans les départements de la Savoie, du Rhône et de l'Isère qui ont entrepris récemment des études s'inspirant de celle réalisée en Haute-Savoie.

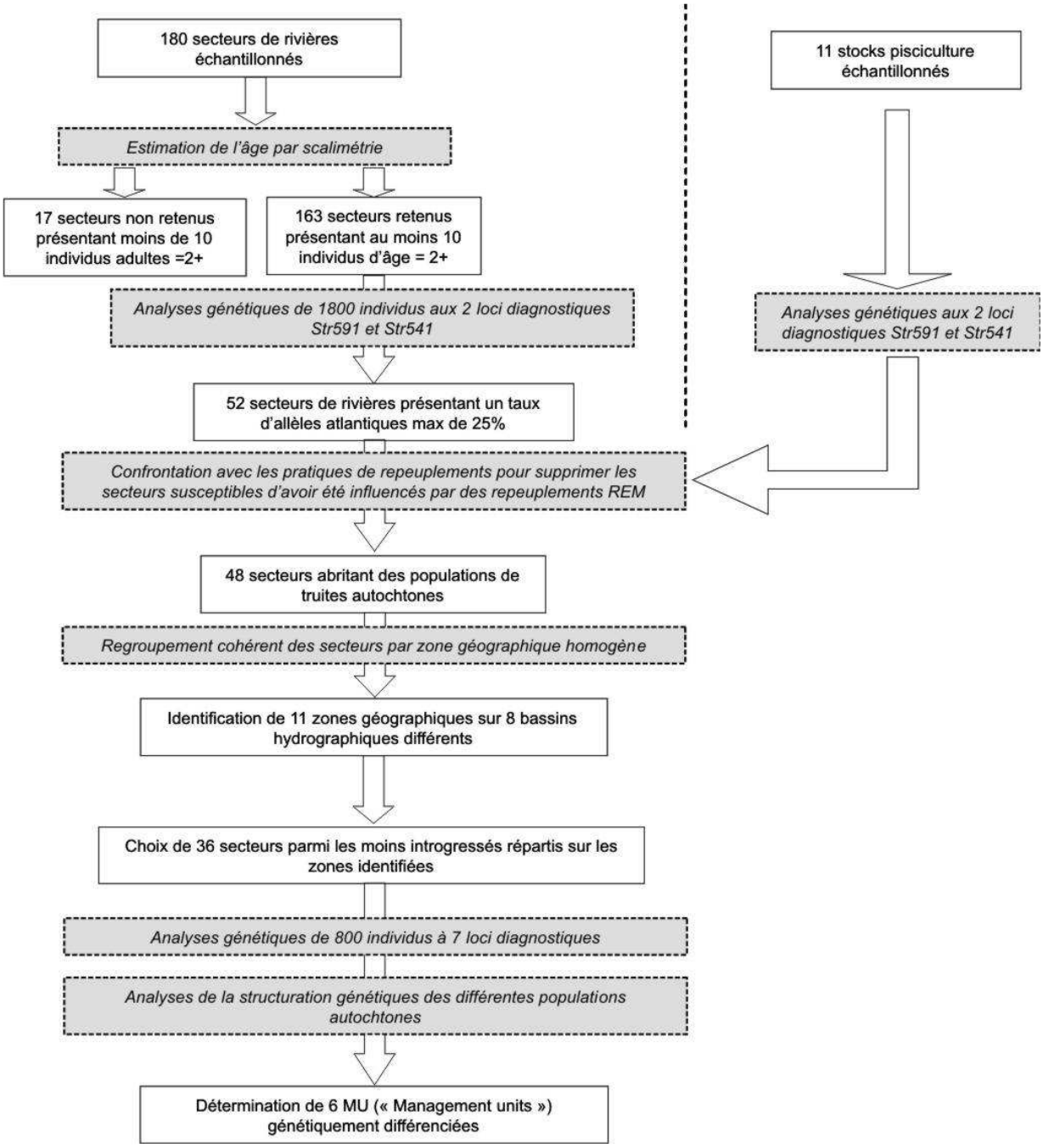


Figure 16. Synthèse de la démarche d'identification des populations autochtones REM mise en place sur le territoire de Haute-Savoie et des résultats obtenus à chaque étape.

VII.2. Premiers facteurs explicatifs de la répartition spatiale observée

+ Une origine naturelle des populations REM

Les résultats obtenus mettent en évidence la présence sur l'ensemble des principaux bassins hydrographiques de Haute-Savoie de populations de la lignée méditerranéenne faiblement introgressées par des allèles atlantiques. Ces populations REM peuvent être considérées comme autochtones c'est-à-dire que leur présence est d'origine naturelle qu'elle soit très ancienne ou relativement récente (Persat et Keith, 1997). En effet, l'hypothèse de repeuplements à partir de poissons REM pour expliquer leur présence sur l'ensemble du territoire étudié peut être exclue car les pratiques anciennes de repeuplements utilisaient des souches de piscicultures d'origine REA (Krieg et Guyomard, 1985). Les pratiques de repeuplement utilisant des individus REM sont très récentes, à partir de 2000 en Haute-Savoie. Ces pratiques sont postérieures aux cohortes analysées dans la présente thèse et donc à la découverte des populations autochtones REM. En outre, ces pratiques locales n'auraient pas été suffisamment massives pour permettre d'expliquer la présence d'importantes populations REM sur tous les grands bassins hydrographiques du département. Aussi, l'hypothèse d'une colonisation naturelle probablement post-glaciaire semble plus probable. D'une manière générale, les variations de conditions climatiques lors la période du Riss et du Würm ont créé un environnement très instable pour la truite qui a conduit à une réduction de son aire de répartition. Certaines populations ont pu être localement isolées par les glaciers au cours des périodes glaciaires, permettant ainsi une recolonisation après chaque glaciation des têtes de bassin à partir de l'aval. Dans la zone Nord-alpine française, selon Persat et Keith (1997), aucune espèce de poisson n'est susceptible d'avoir survécu pendant la dernière glaciation, puisque ce territoire n'était alors qu'un énorme glacier sans possibilité de zone refuge. La présence de populations REM en Haute-Savoie s'expliquerait donc par une recolonisation du bassin du Rhône suite au retrait des glaciers à la fin des glaciations du Würm. Garcia-Marin *et al*., (1999a), à partir d'analyses allozymiques sur 232 populations, proposent un scénario complexe de recolonisation post-glacière avec l'existence d'au moins trois rameaux évolutifs recolonisant simultanément l'Europe Occidentale dont le bassin méditerranéen. Les populations REM semblent également avoir colonisé naturellement le bassin lémanique bien que plus difficilement accessible. En effet, selon Steimann (1951), les pertes du Rhône en aval du Léman près de Bellegarde pourraient avoir constitué un obstacle infranchissable à partir de l'aval du Rhône. Cependant, d'après Largiadèr *et al*. (1996), selon les conditions hydrologiques, on pourrait aussi émettre pour la zone des pertes du Rhône plutôt l'hypothèse d'une connectivité fluctuante dans la période post-déglaciations. Selon Persat et Keith (1997), après le retrait des glaces, les pertes du Rhône auraient constitué un seuil infranchissable pour la plupart des espèces rhodaniennes et seules les espèces les plus rhéophiles (truite, vairon, ombre) auraient, peut-être pu passer. En outre, le glacier de l'Arve a pu aussi représenter un obstacle pour la recolonisation de la truite à partir de l'aval. De toute façon, la présence de truite REM dans le bassin lémanique montre que la colonisation naturelle entre ce bassin versant et le Rhône a été possible à un moment ou à un autre. Largiadèr *et al*. (1996), évoquent également que le bassin lémanique et ses tributaires ont pu être colonisés par la truite migrant vers l'amont du bassin du Rhône et que dans la zone lémanique, la truite REM est certainement une truite native.

Les données avec l'ADNmt ont permis de distinguer deux catégories d'haplotypes de truites au sein du rameau recouvrant la zone méditerranéenne (groupe I

- haplotypes Me et groupe II-haplotypes Ad ; Bernatchez, 1995). Les distributions des haplotypes ADNmt Me et Ad se recouvrent largement dans la zone méditerranéenne (Laikre *et al*., 1999 ; Bernatchez, 2001). En Haute-Savoie, les haplotypes Ad1 et Ad2 sont présents dans la zone lémanique (Baumann, 1999). Sur la zone Lac d'Annecy-Fier, seul l'haplotype Me2 a été détecté.

Les résultats de la thèse ont montré l'existence d'une population REM dominante peu introgressée dans le Borne un affluent de l'Arve, de même que la présence d'individus REM sur le cours aval de l'Arve (piège d'Arthaz) et l'amont du Giffre et du Bon Nant, deux autres affluents de l'Arve. Or l'Arve est un affluent majeur du Rhône qui se jette dans le Rhône en amont de la zone des pertes du Rhône. Ce résultat est un argument supplémentaire (outre la présence de truite REM dans le bassin lémanique) en faveur d'une colonisation naturelle du Rhône en amont des pertes du Rhône.

+ Origine du REA : colonisation naturelle versus repeuplement

Si la présence des truites REM repérées dans le présent travail de thèse peut être rattachée à une colonisation naturelle, l'origine des truites REA trouvées est davantage soumise à discussion en particulier dans le système lémanique où les truites de lac possèdent beaucoup plus d'allèles REA que les populations sédentaires des affluents du Léman (Largiadèr *et al*., 1996 ; Launey *et al*., 2003a). Deux hypothèses principales non exclusives sont envisageables, d'une part une colonisation naturelle via le bassin du Rhin liée à une connectivité ancienne ou plus récente entre les bassins du Rhin et du Rhône, d'autre part une origine anthropique liée aux repeuplements intensifs pratiqués depuis plus de cent ans qui auraient introduits massivement des allèles REA.

Plusieurs auteurs (Steimann, 1951 ; Schlüchter, 1988 ; Hantke, 1991) évoquent l'existence d'une connexion entre le Léman et le bassin du Rhin à la fin des glaciations du Würm. Le glacier du Rhône s'étendait en effet dans deux directions : une branche allait vers l'ouest en France et une autre basculait vers le nord-est sur le versant du Rhin et donc rejoignait le bassin atlantique. Le retrait progressif des glaces aurait donc pu permettre une colonisation du système lémanique par des truites REA.

La présence d'autres espèces tels que l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) et le corégone (*Coregonus lavaretus*) autochtones dans le Léman et le lac du Bourget qui est situé plus au Sud dans le bassin du Rhône s'expliquerait par une colonisation à partir du bassin du Rhin. La colonisation naturelle du lac du Bourget par l'omble et le corégone suggère également une possibilité de franchissement des pertes du Rhône, du moins dans le sens amont-aval. Selon Persat et Keith (1997), les captures de tête de bassins Rhin vers Rhône ont eu lieu à travers le plateau suisse par la Venoge en direction du Léman et du Rhône (Fatio, 1890), exploitables par certaines espèces apicales, salmonidés en particulier : truite, omble chevalier, ombre commun, corégone. Plus récemment (Vonlanthen *et al*., 2007) des études génétiques (électrophorèse enzymatique et ADNmt) réalisées sur des chabots (*Cottus gobio*) montrent que les individus de deux tributaires (Dranse et Aubonne) du Léman semblaient s'apparenter à des populations de chabots rhénanes et se distinguaient génétiquement d'une autre population du bassin du Rhône échantillonnée dans le Doubs. L'exemple du chabot renforce l'idée d'une probable connexion entre le Rhin et le Rhône permettant à cette espèce de migrer entre les deux bassins.

Par ailleurs, en plus de l'hypothèse d'une colonisation naturelle ancienne post-glaciation, il y a également l'hypothèse d'échanges liés à l'existence d'une connexion entre le Léman et le bassin du Rhin à une échelle historique. Un canal (Entreroches) a

en effet été construit en 1638 reliant le lac de Neuchâtel et le Léman. Cette connexion hydraulique a été interrompue en 1789. Cette connexion pourrait avoir contribué à des apports de truite REA dans le Léman. Cependant, selon Largiadèr *et al*. (1996), en liaison avec son caractère limité et temporaire, cette connexion expliquerait mal à elle seule l'ampleur de la colonisation REA du bassin lémanique. De plus, dans le cas de cette hypothèse, la présence du rameau REA sur le système lémanique, serait le résultat d'une colonisation opportuniste ce qui, selon la définition de Persat et Keith (1997), ferait des populations REA des populations sub-spontanées et non autochtones.

L'étude de Launey *et al*. (2003a) sur la truite de lac au Léman suggèrent que les populations de truite de lac contemporaines sont à dominante REA et relativement peu introgressées par les truites REA domestiques utilisées pour le repeuplement lors des 20-30 dernières années, ce qui pourrait être un élément en faveur de l'hypothèse d'une composante REA autochtone ou sub-spontanée sous réserve que les souches de repeuplement analysées soient représentatives des souches utilisées dans le passé. L'hypothèse d'une colonisation naturelle par le rameau atlantique reste donc à démontrer. Le cas échéant, les caractéristiques génétiques de cette truite REA autochtone devront être identifiées en vue de la détection d'une éventuelle existence de populations REA résiduelles encore peu introgressées par les REA domestiques.

Il ne peut être exclu une première colonisation du bassin lémanique par des truites porteuses de l'allèle ancestral puis une deuxième colonisation par la race REA moderne. Selon Largiadèr *et al*. (1996), les données allozymiques recueillies dans le bassin lémanique ne sont pas en contradiction avec ce scénario puisque des populations isolées en amont du réseau hydrographique des affluents du Léman sont porteuses à forte fréquence de l'allèle REA ancien (LDH-C1*100) alors que les populations de truites de lac ou de populations des parties plus aval sont porteuses à plus forte fréquence de l'allèle REA moderne. Le fait que l'on trouve dans ces populations aussi des haplotypes Ad (Baumann, 1999) suggère que l'allèle LDH ancestral serait d'origine REM dans le système lémanique.

Enfin, plusieurs arguments mettent en avant l'hypothèse d'une très forte introgression des populations autochtones REM par le REA en raison de l'intensité et de la répétition des repeuplements REA pendant près de 100 ans. Selon Largiadèr *et al*., (1996), une analyse fine des données de fréquence des allèles REA et REM à LDH-C1 et TF permet de conclure que la présence d'allèles REA dans le bassin lémanique est au moins partiellement due au repeuplement. Une étude récente (Bouille, 2003) montre par l'analyse de 8 microsatellites de l'ADN, une proximité génétique entre la truite de lac du lac de Neuchâtel (bassin du Rhin) et la truite de lac du Léman. Cette ressemblance génétique pourrait aussi en partie être expliquée comme étant un effet lié aux repeuplements (Bouille, 2003). En effet la source traditionnelle d'œufs pour l'alevinage du lac de Neuchâtel a été de façon prédominante les œufs de truite de lac en provenance de l'Aubonne, un affluent frayère majeur de la truite de lac au Léman. Par ailleurs, les deux zones ont aussi en commun d'avoir été repeuplées de façon importante avec des souches REA danoises domestiques. Sur plusieurs secteurs de cours d'eau, la présence d'allèles REA peut être rattachée aux repeuplements. En effet les résultats génétiques ont mis en évidence la présence sur différents cours d'eau de plusieurs populations majoritairement REA situées en zone extrême amont alors que les zones moyennes et aval abritent des populations REM faiblement introgressées. Dans ce cas, l'hypothèse la plus probable est celle de populations REA implantées par des repeuplements répétés et massifs. Sur le ruisseau de Chevenne qui présente ce type de situation, l'analyse génétique (Estoup *et al*., 2000) des individus REA ne montre pas de différentiation génétique avec la souche REA de pisciculture utilisée pour le repeuplement. Une étude

récente (Barnetta, 2005) donne une argumentation supplémentaire en faveur d'un effet relativement récent du repeuplement en truite REA dans le Ruisseau de Chevenne. Après seulement 8 ans d'arrêt du repeuplement à partir du milieu des années 90, une forte augmentation du taux d'hybrides a été observée. Ceci suggère qu'en un temps relativement bref (probablement moins de 100 générations) les deux formes auraient dues être totalement mélangées alors que la distribution génétique spatiale observée en 1995 est toute autre. Sur plusieurs zones à truites REM autochtones du réseau hydrographique haut-savoyard situées en aval de population REA, les rares hybrides observés semblent être des F1. Ces résultats semblent indiquer au moins sur ces secteurs que l'introduction des allèles REA dans les populations est récente et soutenue par les repeuplements pratiqués avec des souches REA domestiques. Cette hypothèse semble confortée par le fait que les taux d'allèles REA ne diffèrent pas significativement entre les loci au sein des échantillons.
Cet impact des repeuplements REA sur les populations REM autochtones aurait pu par ailleurs être globalement renforcé par la dégradation progressive des milieux. La situation génétique trouvée dans le Val d'Aoste (Forneris et Lucarda, 2006) suggère qu'une synergie entre des repeuplements intensifs et la dégradation de l'habitat peut fortement agir, pouvant aller jusqu'à l'élimination quasi totale de populations natives sur un large territoire ou le remplacement par des poissons introduits.

Des analyses génétiques supplémentaires d'échantillons anciens (collections d'écailles) ainsi qu'une étude complémentaire croisant des marqueurs à évolution lente (allozyme, ADNmt) et à évolution rapide (microsatellites) (Berrebi, com. pers.) devrait permettre dans l'avenir de faire des hypothèses plus précises sur l'origine possible (repeuplement ou migration ancienne) des allèles atlantiques présents dans le système lémanique. Cependant, les résultats de telles études peuvent être difficiles à interpréter en raison du fait qu'il n'existe actuellement aucun marqueur capable de discriminer les souches domestiques des souches sauvages au sein du REA. En outre, la technique décrite par Hansen *et al*. (2000) qui consiste à analyser des populations REA qui n'ont jamais été soumises à repeuplement n'est pas possible sur le seul territoire de la Haute-Savoie car les repeuplements ont concerné l'ensemble du réseau hydrographique. Il pourrait être envisageable de collecter des échantillons sur des zones du bassin du Rhin jamais soumises aux repeuplements, si celles-ci existent. Enfin, afin de mieux comprendre l'origine des populations REA sur la Haute-Savoie des études génétiques pluri-spécifiques pourraient être menées en s'inspirant des travaux récents réalisés sur le Chabot (Vonlanthen *et al*., 2007), l'Ombre commun (Weiss *et al*., 2002) ou les cyprinidés (Costedoat *et al*., 2006).

VII.3. Diversité intra-spécifique de *Salmo trutta* au sein du réseau étudié et implications de conservation

Les résultats obtenus sur 163 secteurs indiquent qu'à l'échelle d'un département, les taux d'introgression peuvent varier fortement (0 à 100 %) sur le plan spatial indiquant que les repeuplements semblent avoir eu des impacts génétiques très différents d'un secteur à l'autre. Cette variation du taux d'introgression des populations naturelles par des stocks domestiques sur des secteurs géographiquement proches a déjà été signalée à des échelles plus restreintes par plusieurs auteurs. Taggart et Ferguson (1986) ont trouvé des taux d'introgression variant de 19 à 91% sur 12 sites du bassin de l'Erne-Macnean en Irlande. Barbat-Leterrier *et al*., (1989) ont indiqué des taux d'introgression variant de 0 à 40 % sur trois cours méditerranéens. Almodovar *et al*. (2001) ont observé des taux d'introgression compris entre 0 et 29% sur 16 secteurs de la

rivière Douro en Espagne. Hansen (2002) a trouvé des valeurs d'introgression de 6 à 88% sur 6 populations réparties sur deux cours d'eau danois. Madeira *et al*., (2005) ont trouvé sur 20 populations du nord de la péninsule ibérique des taux d'introgression variant de 0 à 65%.

Nos résultats confirment la différence d'impact sur les populations naturelles que peuvent avoir les repeuplements selon les secteurs. Ils suggèrent l'existence de différences dans la performance de reproduction ou de survie entre les rivières. Les raisons de ces divergences spatiales sont par contre plus difficiles à expliquer et actuellement seules des hypothèses peuvent être émises. Hansen (2002), suggère que des facteurs génétiques peuvent jouer un rôle important pouvant expliquer la faible performance des truites domestiques introduites. Selon une revue de Naslund (1993) les facteurs non génétiques liés à la durée d'exposition aux conditions d'élevage sont moins prononcés pour les repeuplements utilisant des juvéniles comme c'est le cas en Haute-Savoie que pour ceux utilisant des adultes. D'autres études (Poteaux et *al*., 1998 ; Ruzzante *et al*., 2001) mettent aussi en avant une faible « fitness » des individus domestiques pour expliquer leur faible implantation. Mais aucun résultat ne permet d'expliquer actuellement pourquoi l'utilisation d'une même souche présente une implantation variable d'un site à l'autre. Il semble plus probable qu'un complexe de facteurs, génétiques et non génétiques, intervient : souche utilisée, qualité des poissons produits, stade et époque de relâcher, qualité du milieu, conditions de vie en particulier en zone de montagne, présence d'une population naturelle déjà en place…Almodovar *et al*. (2001) et Madeira *et al*., (2005) suggèrent également que divers facteurs écologiques et les pratiques de repeuplements peuvent jouer un rôle important dans les différences de taux d'introgression obtenus sur les sites étudiés en Espagne. Hansen (2002) suggère que les différences de taux d'introgression d'un site à l'autre peuvent être le résultat d'une balance entre, d'une part la capacité de la population locale à contre sélectionner les individus domestiques (force d'opposition) et d'autre part la capacité des individus domestiques à s'implanter (force d'implantation). En effet, les populations naturelles en place peuvent engendrer des pressions de sélection différentes selon les sites envers les individus introduits et ces derniers peuvent bénéficier également selon les rivières de conditions plus ou moins favorables à leur implantation. Ces forces d'opposition et d'implantation sont certainement sous la dépendance de variables environnementales. Dans le cas de notre étude, il est envisageable que les individus introduits se soient plus facilement implantés sur les secteurs les moins torrentueux où les conditions de vie et hydrologiques sont les moins contraignantes. D'ailleurs, les populations autochtones repérées sont toutes situées sur des torrents typiques de montagne présentant des pentes importantes et des conditions hydrologiques difficiles et changeantes en raison de leur régime hydrologique à influence nivale. Ces conditions imposent certaines adaptations comportementales et morphologiques qu'ont pu acquérir les populations naturelles au cours de la sélection, ce qui les rendrait plus compétitives par rapport aux individus domestiques. En particulier, la réussite des phases critiques de reproduction et de développement embryo-larvaire sur les milieux torrentiels semble nécessiter certaines adaptations particulières. En effet, sur les torrents alpins deux facteurs contraignants important à prendre en compte pour l'écologie de l'espèce diffèrent de ce qui a été décrit traditionnellement pour les rivières françaises dans la littérature (Maisse et Baglinière, 1991). D'une part, ils n'offrent que très rarement la possibilité aux géniteurs de migrer sur des affluents frayères : ainsi la reproduction qui a essentiellement lieu dans la rivière principale est directement confrontée aux risques hydrologiques et aux impacts des crues printanières. D'autre part, l'habitat de reproduction traditionnel (Haury *et al*., 1991) composé de plage de graviers présentant des conditions optimum de

hauteur de d'eau et de vitesse de courant est très peu présent ce qui incite les populations naturelles à utiliser d'autres micro-habitats et substrats de ponte. La capacité des populations autochtones à se reproduire dans un habitat atypique et, éventuellement, l'utilisation d'un habitat de reproduction différent entre individus sauvages et individus domestiques peuvent aussi expliquer la faible introgression observée sur ces milieux torrentiels. A ce sujet, Champigneulle *et al*. (2003a) ont montré que la population méditerranéenne du ruisseau de Chevenne utilise 5 types de microhabitats de reproduction différents, dont certains sont protégés des crues hivernales très fréquentes sur les hydrosystèmes de montagne. Les auteurs suggèrent que cette diversité des sites de frai pourrait être une des raisons du maintien des populations de truites sauvages en milieu torrentiel. Enfin, l'existence au cours de la période de reproduction d'un décalage dans le temps entre les deux souches REM sauvage et REA domestique permettrait de limiter sur certains secteurs les flux géniques entre les rameaux.

Les différences d'impacts des repeuplements selon les secteurs pourraient en partie s'expliquer par la présence plus ou moins dense d'une population naturellement fonctionnelle sur les rivières où ont lieu les relâchers. Ainsi, les individus introduits auraient plus de difficultés à introgresser une population dense et naturelle déjà bien en place. Cette hypothèse semble être confortée par le fait que les populations 100% domestiques observées se trouvent pour la plupart situées en zone amont de bassin versant sur des linéaires de cours d'eau (généralement moins puissants et à pente plus modérée) qui n'ont probablement jamais été colonisés naturellement en liaison avec la présence d'obstacles infranchissables. Sur ces secteurs, l'absence de poissons autochtones aurait permis aux individus domestiques introduits de s'implanter plus facilement.

Cette explication peut en partie être mise en relation avec la qualité du milieu. En effet, une dégradation au cours du temps de cette qualité peut entraîner un affaiblissant de la population autochtone naturellement en place et profiter davantage aux individus domestiques introduits. A ce sujet, la situation observée sur le territoire du Val d'Aoste (Forneris et Lucarda, 2006) suggère qu'une dégradation importante de l'habitat couplée à des repeuplements massifs à partir d'individus domestiques d'origine atlantique peut aboutir à une disparition quasi-totale des populations natives. Cependant, ces auteurs n'indiquent pas pour autant que la souche atlantique est viable dans ces cas car les résultats ne donnent aucune indication sur la fonctionnalité réelle de ces populations introduites.

Le présent travail a permis de mettre en évidence la présence sur le territoire haut-savoyard de plusieurs populations natives REM encore faiblement introgressées par des allèles REA. Bien que quelques secteurs de rivières montrent localement des taux d'introgression de 0%, le département ne semble pas abriter de populations importantes totalement pures. Cependant, les faibles taux d'allèles atlantiques observés (<10%) montrent l'intérêt majeur de ces populations pour la conservation du rameau évolutif REM. En effet, les données recueillies sur le bassin rhodaniens (Doubs, Ardèche, Savoie, Haute-savoie, Rhône) et même méditerranéen français (Pyrénées, Hérault, Alpes Maritime) indiquent que la présence de populations natives pures est extrêmement rare et essentiellement localisée sur de petits secteurs de rivières (Berrebi, 2006a et b, Guyomard, données non publiées). En outre, si le brassage des deux pools géniques REA et REM peut engendrer des combinaisons défavorables et une dépression des performances de certaines composantes de la valeur sélective à court terme (Guyomard, 1997), il est aussi probable qu'il fasse émerger des associations

susceptibles d'accroître la valeur sélective et la capacité d'adaptation à moyen ou long terme des populations REM. Aussi, les populations autochtones identifiées, même si elles ne sont pas pures à 100%, représentent un patrimoine remarquable qu'il est encore temps de protéger et gérer afin de garantir une bonne conservation du patrimoine génétique de l'espèce. Enfin, les résultats obtenus sur le territoire haut-savoyard montrent, au regard des autres résultats en cours ou récents obtenus sur d'autres départements de Rhône Alpes (Savoie, Rhône, Ardèche), une situation relativement privilégiée où persistent encore 6 entités locales importantes génétiquement différenciées dont 3 qui colonisent un linéaire de cours d'eau important et présentent un statut « viable à long terme ».

La conservation de cette forte diversité génétique observée sur le territoire de Haute-Savoie au sein même du rameau méditerranéen doit être prise en compte de manière primordiale dans la gestion des populations. Ainsi, les 6 entités génétiques identifiées doivent être considérées comme 6 « Management Units » au sens de Moritz (1994) et gérées comme telles.

La première mesure de conservation est l'arrêt des repeuplements à partir de poissons allochtones afin de stopper la source principale de flux génique. Plusieurs auteurs (Hansen *et al*., 1995 ; Laikre *et al*., 1999 ; Almodovar *et al*., 2001 et 2006) suggèrent que l'arrêt des repeuplements peut être une bonne mesure pour conserver les populations natives de truite commune. Cependant, cette précaution à elle seule ne permet pas de garantir un arrêt ou une diminution de l'introgression de la population native. En effet, même si le repeuplement cesse et que sa contribution a été faible sur les zones autochtones préservés, il y a toujours un risque d'hybridation pouvant induire une perte de fitness de la population sauvage sur plusieurs génération (Lynch et O'Hely, 2001). Aussi, un suivi du taux d'introgression doit accompagner cette mesure pour évaluer comment évolue dans le temps l'impact des repeuplements passés afin d'envisager d'éventuelles mesures complémentaires. A ce sujet, les premiers suivis temporels réalisé sur le ruisseau de Chevenne (Barnetta, 2005) et de la Dranse d'Abondance (cf partie III, § II.1.2 page 111) montrent après 10 années sans repeuplement soit environ 3 ou 4 générations, une certaine stabilité des taux d'introgression dans les populations natives.

Les mesures de gestion doivent également préserver l'intégrité des différentes entités génétiques identifiées. Aussi, aucun transfert de poissons natifs ne devrait être effectué au sein du département entre les différentes entités afin d'éviter de mettre en contact deux souches REM locales génétiquement différentiées. De même, pour conserver la diversité génétique, il est primordial d'éviter tout flux génique entre les populations natives locales et d'autres populations du bassin méditerranéen présentant des caractères différents. C'est pour cette raison que les résultats obtenus nous ont conduit à proscrire l'utilisation de la souche dite « Chazey-Bons Sauvage » (ou « Rhodanienne ») sur les zones abritants des populations autochtones. Des précautions similaires sont également proposées sur d'autres zones du bassin méditerranéen où des souches locales ont été préalablement identifiées. Berrebi (2006a) insiste sur l'importance de conserver la particularité génétique des truites méditerranéennes de la Roya et du Var dans le Parc National du Mercantour. De même, le LIFE Macrostigma en Corse a mis en évidence l'existence d'au moins 6 entités génétiques différentes à conserver.

La stratégie de repeuplement de réhabilitation à partir de poissons natifs peut apparaître comme une solution pour restaurer une population native ou augmenter son aire de répartition. Dans le cas de la mise en place de telles mesures, des suivis doivent cependant être impérativement entrepris pour évaluer l'efficacité de ces repeuplements.

Un suivi réalisé par Caudron *et al*. (2006) a montré sur la rivière Ugine en Haute-Savoie que des repeuplements à partir d'une souche REM native locale avaient permis en 8 ans d'installer une population naturellement fonctionnelle et de faire passer le taux d'allèle REM dans la population de 0% à 80%. Le suivi des actions de repeuplements du projet de réhabilitation de la truite marbrée en Slovénie (Crivelli *et al*., 2000) a permis de montrer l'intérêt de mener des analyses de viabilité de population en rapport avec les risques de crues pour améliorer le succès des opérations de réhabilitation (Vincenzi *et al*., 2008).
Cependant, cette stratégie doit rester temporaire et il est primordial d'entreprendre en complément des investigations pour connaître les facteurs responsables du déclin des populations natives afin d'apporter des réponses pérennes.

DEUXIEME PARTIE

Evaluation à large échelle des contributions du repeuplement et du recrutement naturel dans les populations de truite commune en place et dans les captures des pêcheurs sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie

Introduction

Depuis le milieu du XIXème siècle, des opérations régulières d'empoissonnement en truite commune (*Salmo trutta* L.) ont été pratiquées en France dans l'idée de compenser la diminution du potentiel de recrutement naturel liée aux altérations de l'habitat et pour tenter de répondre à la demande des pêcheurs (Thibault, 1983). Des pratiques similaires ont été également mises en place pour les mêmes raisons sur l'ensemble du territoire européen (Laikre *et al*., 1999). L'objectif principal de ces repeuplements pratiqués par les gestionnaires était d'aboutir au maintien et/ou à une augmentation sensible du stock de poissons adultes capturables par pêche à la ligne. A partir de la fin de la seconde guerre mondiale et jusqu'au milieu des années 90, les repeuplements en truite commune ont été pratiqués massivement en utilisant exclusivement des souches domestiques REA. Ces pratiques ont été en outre largement favorisées sur les plans technique, politique et financier par les services d'Etats eux-mêmes persuadés que les introductions massives de truites d'élevage compensaient le déclin des populations naturelles provoqué par la dégradation des milieux et la forte pression de pêche. La France a connu, au cours de la seconde moitié du XXème siècle, une période très favorable au développement des pratiques massives de repeuplement comme le montre la mise en place de piscicultures domaniales destinées aux repeuplements sur le domaine public de l'Etat, et l'obtention d'importantes aides financières par les associations de pêche pour la construction d'établissements de pisciculture. Il est également important de noter qu'à cette époque la production de poissons d'élevage était une mission inscrite dans les statuts des associations dites de pêche et de pisciculture.

A partir du début des années 90, grâce au développement des techniques d'analyses moléculaires, plusieurs études génétiques ont mis en évidence les impacts génétiques de ces repeuplements sur les populations naturelles de truites en France (Guyomard, 1991 ; Poteaux et Berrebi, 1997). D'autres études (Champigneulle *et al*., 1990 ; Beaudou, 1993) se sont intéressées à l'efficacité proprement dite de ces pratiques en terme de quantification de leur contribution aux populations en place et aux captures par la pêche de loisir. A partir du milieu des années 90, l'effet conjoint de la mise en évidence de leurs impacts génétiques, associés aux risques sanitaires potentiels et surtout aux questionnements concernant leur efficacité réelle, a provoqué un changement progressif des pratiques de repeuplement en premier lieu en ce qui concernent les quantités introduites qui ont fortement diminué. A titre d'exemple, la quantité totale, tous stades confondus, de poissons relâchés annuellement sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie était d'environ 15 millions d'individus au milieu des années 80 alors qu'elle n'était plus que de 3 millions au début des années 2000. En parallèle, la gestion de certains stocks domestiques a progressivement évolué à partir du milieu des années 90 avec l'émergence dans un premier temps de la pratique du demi-sang consistant à féconder les femelles domestiques par des mâles sauvages prélevés en milieu naturel puis plus récemment par la constitution de stocks captifs REM à partir de géniteurs sauvages.

L'étude des pratiques de repeuplement dans le but d'en améliorer leur efficacité reste un sujet de préoccupation majeur sur le plan international afin d'apporter des recommendations aux gestionnaires des pêcheries (Cowx, 1994 et 1998 ; Hickley, 1994 ; Arlinghaus *et al*., 2002). Ainsi, les renseignements apportés par le suivi à différents stades des individus introduits dans les populations en place et dans les captures des pêcheurs afin d'évaluer leur contribution réelle par rapport au recrutement naturel sont d'une importance primordiale pour la gestion de l'activité pêche et des

populations naturelles de truite. Or, jusqu'à récemment les principaux travaux publiés sur ce sujet proposaient des suivis de la contribution des poissons de repeuplement principalement à des stades déjà avancés (truitelles et adultes), à des échelles d'étude géographiquement restreintes et avec des quantités de poissons suivis faibles car limitées par les possibilités de marquage existantes (Cresswell, 1981).

Le développement de nouvelles techniques de fluoromarquage des otolithes sur les salmonidés (Tsukamoto *et al*., 1989a ; Rojas Beltran *et al*., 1995a, b ; Champigneulle et Rojas Beltran, 2001) a ouvert de nouvelles possibilités d'investigation permettant d'entreprendre des suivis de grandes quantités de poissons alevinés à des stades précoces. En France, les premières études utilisant cette technique ont été entreprises à l'initiative de R. Rojas Beltran simultanément sur le Doubs Franco-Suisse (Champigneulle *et al*., 2002) et le Fier en Haute-Savoie.

Ce chapitre présente le travail entrepris dans le domaine de l'évaluation de la contribution respective du repeuplement et du recrutement naturel sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie. Après les premiers résultats prometteurs obtenus à une échelle d'étude moyenne sur le bassin amont du Fier (Caudron et Champigneulle, 2002), la technique de marquage des otolithes a été optimisée pour permettre un suivi pendant trois années de la totalité des 3 millions d'alevins de truites déversées sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie (Caudron et Champigneulle, 2006). Les pratiques de repeuplements ont été décrites et la contribution respective du repeuplement et du recrutement naturel a été évaluée dans les populations en place, principalment au stade 0+ et dans les captures des pêcheurs. Le suivi a concerné majoritairement des individus d'origine REA. Cependant, la contribution de repeuplements de réhabilitation REM a pu également être testée dans les captures des pêcheurs sur le bassin des Dranses (Caudron et Champigneulle, 2007).

Chapitre I. Premières évaluations à échelle moyenne de la contribution spatio-temporelle des repeuplements traditionnels sur le site pilote du Fier amont

Résumé

Une première approche expérimentale a été mise en place au milieu des années 90 sur le site pilote du Fier amont pour évaluer l'efficacité des méthodes de repeuplement en truites telles qu'elles étaient pratiquées par les gestionnaires de la pêche en utilisant le marquage en masse des otolithes. L'évolution de la dynamique de la contribution du repeuplement a été suivie à différents stades de développement (juvéniles et adultes) dans la population en place durant trois années consécutives (1995, 1996 et 1997) et dans les captures des pêcheurs pendant les trois autres années suivantes (1998 à 2000). Ce travail a été entrepris à une échelle spatiale moyenne puisque l'efficacité du repeuplement a été suivi sur les 35 km du réseau hydrographique amont du Fier comprenant la rivière principale et deux affluents.

Au stade 0+, l'impact d'alevinage sur les cinq stations étudiées montre des variations interstations et interannuelles très importantes. En effet, le taux de 0+ marqués varie de 2,3 à 85,7% en 1995, de 11,7 à 75,6% en 1996 et de 68,6 à 92,3% en 1997.

Au stade 1+, la contribution des marqués chute significativement (P<0,01) sur toutes les stations. Elle varie de 0 à 63,6% pour la cohorte 1995 et de 0 à 23,2% pour la cohorte 1996.

L'étude du stade 2+ (cohorte 1995) a montré la difficulté d'échantillonner après la saison de pêche des individus dont la longueur totale est susceptible d'être supérieure à la taille limite de capture soit 23 cm. Cependant, les échantillons montrent encore une baisse significative (P<0,05) du taux de marqués par rapport à celui observé au stade 1+ avec des valeurs comprises entre 0 et 11%.

Dans les captures par pêche à la ligne, le taux de 2+ marqués est supérieur à celui observé dans la population en place à l'automne mais la contribution du recrutement naturel reste toujours dominante (> à 80%). Ensuite, la contribution du repeuplement suit la même dynamique que dans la population en place puisqu'il diminue avec l'âge. Elle devient négligeable au stade 3+ (< à 10%) et nulle à partir de 4+.

La contribution réelle du repeuplement dans le panier des pêcheurs est estimée à seulement 10%. Le recrutement naturel a donc fourni l'essentiel des captures.

Cette première étude sur un site pilote était un préalable nécessaire qui a permis de préciser la méthodologie à mettre en place pour réaliser ensuite un travail à plus large échelle sur l'ensemble du réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Voir publication dans la revue BFPP en annexe 5

Chapitre II. Evaluation à grande échelle sur l'ensemble du département de Haute-Savoie des pratiques traditionnelles de repeuplement

II.1) Validation préalable de l'utilisation à large échelle de la technique de fluoromarquage en masse des otolithes à l'alizarine Red S (ARS)

Résumé

La technique de marquage à l'alizarine redS (ARS) utilisée sur le Fier en 1997 a été optimisée et adaptée pour permettre son utilisation à plus large échelle. La technique consiste en un fluoromarquage en masse des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) par un bain de trois heures dans une solution à 100 mg/L d'ARS. La technique employée dans 6 piscicultures différentes à des température allant de 2 à 10°C a permis de marquer avec succès près de 3 millions d'alevins par an pendant trois ans. La mortalité post-marquage est restée inférieure à 5‰ et non différente de la mortalité observée sur des lots comparables non marqués. Les suivis sur 11 lots témoins ont montré un marquage pour 100 % des individus traités avec une pérennité minimale de la marque de 5 ans. La bonne qualité et lisibilité des marques sont confirmées par la concordance totale des doubles lectures réalisées. Les résultats d'un test de double marquage réalisé en début et fin de la période de résorption vitelline a montré également la possibilité de distinguer au moins deux lots au stade précoce d'alevin vésiculé. L'expérimentation réalisée en grandeur réelle a démontré la faisabilité de l'utilisation de cette technique de marquage pour évaluer à grande échelle des pratiques de repeuplement.

Voir publication dans la revue Cybium en annexe 6

II.2) Matériels et méthodes

L'utilisation de la technique de fluoromarquage en masse des otolithes de truite à l'ARS ayant été préalablement validée, une étude globale sur la contribution des repeuplements en truite a pu être entreprise sur le réseau hydrographique du département de Haute-Savoie entre 2002 et 2006. L'ensemble de la méthodologie a du tenir compte des pratiques courantes de repeuplement des différents gestionnaires et être adaptée à l'importante échelle spatiale de travail. En effet, le travail entrepris à large échelle n'avait pas pour but d'évaluer une pratique particulière de repeuplement, de comparer l'efficacité de différentes pratiques, ou d'isoler certains facteurs influençant leur efficacité. La présente étude a été mise en place suite à une demande des gestionnaires désireux de connaître, sur des bases scientifiques, la contribution de leurs repeuplements tels qu'ils étaient couramment pratiqués. En l'occurrence ces pratiques n'ont volontairement pas été modifiées et notre étude a consisté à évaluer la contribution respective des repeuplements et du recrutement naturel dans les populations en place et dans la pêche dans le but d'apporter de nouveaux éléments pour la gestion des populations de truite. En ce qui concerne la phase d'échantillonnage, il n'était pas envisageable de suivre au cours de la même année la contribution des poissons marqués dans la population en place aux différentes classes d'âge sur l'ensemble du réseau hydrographique concerné. Aussi, toujours dans l'esprit de répondre le mieux possible à la question initiale des gestionnaires, deux types d'échantillonnages ont été privilégiés, un dans les populations en place à l'automne principalement au stade 0+ et l'autre aux stades plus âgés dans les captures par pêche à la ligne.

Les principales étapes du protocole utilisé sont décrites dans la figure 17.

II.2.1) Pratiques de repeuplement en 2002, 2003 et 2004

Pour les gestionnaires questionnés avant la présente étude, leurs pratiques de repeuplement ont un double objectif. Le but premier est d'essayer de maintenir ou d'augmenter le nombre de truites capturées par les pêcheurs sur les rivières pour pallier à un éventuel déficit du recrutement naturel. Le deuxième objectif plus secondaire est de permettre aux poissons introduits de se reproduire et donc de participer au recrutement naturel afin de contribuer au soutien des populations en place.

Les repeuplements sur ce territoire sont réalisés par trois grandes associations de pêches (AAPPMA). Chaque AAPPMA se fournit librement en œufs de truite soit auprès d'un pisciculteur (privé ou associatif) soit en réalisant sa propre production à partir d'un stock de géniteurs captifs (cas du bassin des Dranses). L'incubation des œufs et/ou le grossissement des alevins jusqu'au stade introduit ont été réalisés dans des écloseries et piscicultures par six pisciculteurs professionnels employés par les AAPPMA.

Afin de décrire les pratiques de repeuplement, les six professionnels responsables des repeuplements ont rempli une fiche précisant pour chaque secteur repeuplé les informations suivantes : les limites géographiques amont et aval du secteur considéré, la quantité de poissons introduits, l'origine des œufs utilisés, le nom de la pisciculture d'élevage, le stade d'introduction et la date de relâcher.

Ces informations une fois recueillies et informatisées sous SIG ont permis de décrire pour chaque année, les pratiques de repeuplements des gestionnaires, de calculer les linéaires repeuplés et les densités de poissons introduits.

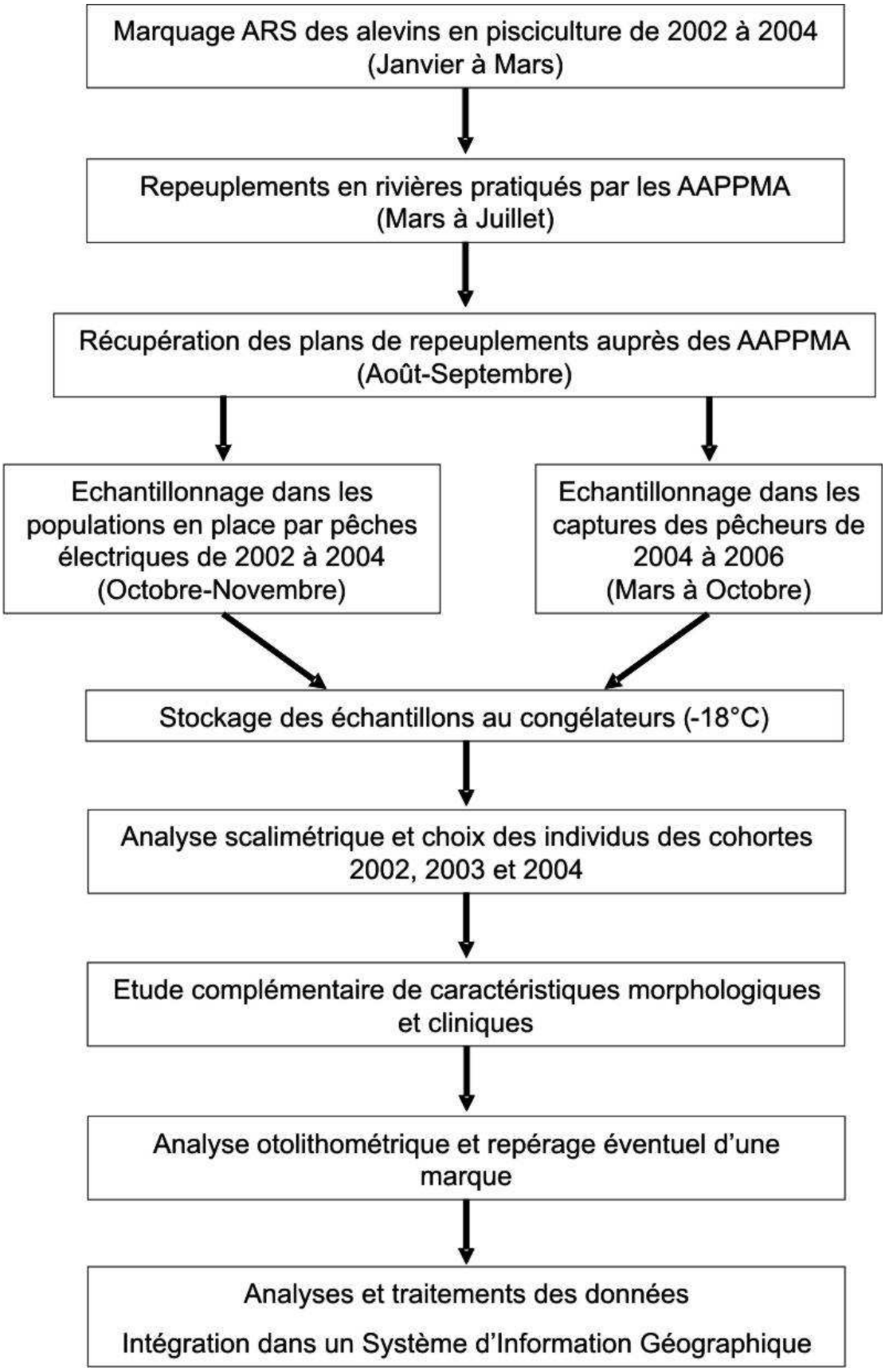


Figure 17. Présentation générale du protocole mis en place pour évaluer à grande échelle la contribution des repeuplements sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Sur le plan génétique, d'après plusieurs études (voir partie I de la thèse) réalisées sur le réseau hydrographique concerné, la majorité des poissons déversés par les gestionnaires dans le passé (Krieg and Guyomard, 1985 ; Guyomard, 1989) et récemment (Launey *et al*. 2003a) ont été réalisés avec des alevins domestiqués issus du rameau évolutif Atlantique. Plus récemment, depuis les années 2000, quelques bassins bien identifiés ont été repeuplés avec des alevins issus de géniteurs sauvages d'origine REM essentiellement de deux origines possibles possédant des taux d'allèles atlantiques variables (voir partie I de la thèse).

II.2.2) Marquage des individus introduits

En 2002, 2003 et 2004, la totalité des deux millions d'alevins de truite destinés au repeuplement du réseau hydrographique de Haute-Savoie a été fluoromarquée aux otolithes par une balnéation de 3 heures dans une solution de 100 mg/l d'alizarine redS (ARS) selon le protocole décrit par Caudron et Champigneulle (2006) (voir annexe 6). Les principales étapes de marquage réalisées dans les piscicultures sont rappelées dans la figure 18.

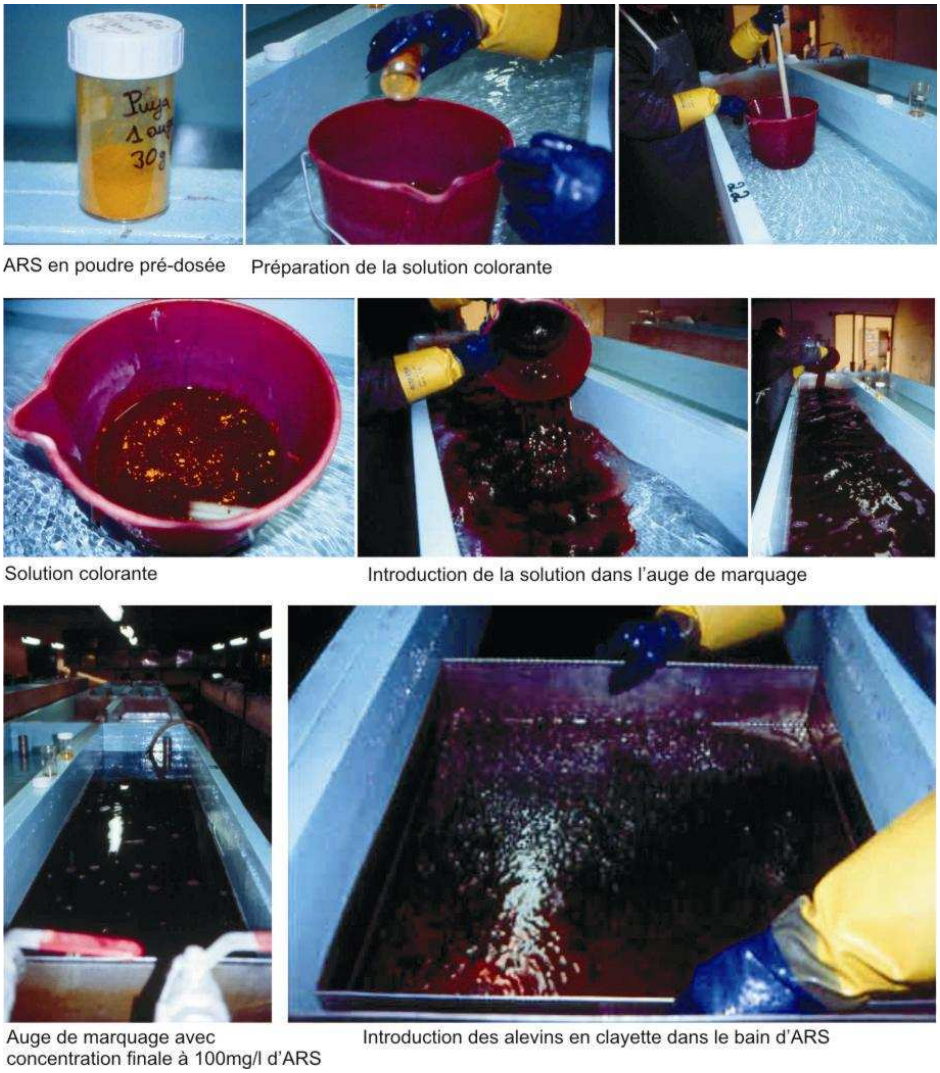


Figure 18. Illustation des différentes étapes en pisciculture de la technique de marquage à l'ARS au stade alevin vésiculé.

II.2.3) Echantillonnages dans les populations en place

A l'automne des trois années (2002, 2003 et 2004), des prélèvements de truites ont été pratiqués par pêches électriques de sondage sur des secteurs de rivières concernés par les pratiques de repeuplement. Afin d'obtenir un échantillonnage représentatif de la population en place sans mettre cette dernière en péril, chaque secteur étudié a été prospecté sur un linéaire de plusieurs centaines de mètres et des échantillons de truites ont été sacrifiés (par excès d'anesthésiant) au hasard dans des gammes de tailles susceptibles de contenir les différentes cohortes recherchées. Les secteurs échantillonnés étaient donc suffisamment longs pour offrir une succession de différents faciès d'habitat (fosse, plat, courant, radier…) caractéristiques des rivières concernées.

Deux investigations principales complémentaires ont été menées pour évaluer la contribution des repeuplements dans les populations en place ainsi que son évolution spatiale et temporelle.

- D'une part **une étude globale au stade 0+** a été conduite sur le réseau hydrographique concerné par le repeuplement pour évaluer les contributions respectives du repeuplement et du recrutement naturel. Pour ce faire, durant les trois années du suivi, un total de 4670 truites 0+ répartis en 99 échantillonnages différents a été récolté sur 13 bassins versants différents (Tableau 14, Figure 19).
- D'autre part, **une étude de l'évolution des taux de marqués présents aux différents âges 0+, 1+, 2+** a été menée sur dix secteurs (A à J) sélectionnés parmi les 99 déjà étudiés (Figure 19). Ces dix secteurs ont été choisis parmi ceux ayant montré lors des échantillonnages de 2002 et 2003 des taux d'individus marqués au stade 0+ compris entre 70 et 100% et sur lesquels les pratiques de repeuplements n'ont pas été modifiées par les gestionnaires au cours des trois années étudiées. Ils ont été de nouveau échantillonnés en 2004 en recherchant cette fois les classes d'âge 0+, 1+ et 2+ (Tableau 14, Figure 23). L'objectif de ces investigations plus locales était d'apprécier l'évolution de la contribution aux classes d'âge ultérieures 1+ et 2+, pour les cas où les taux d'individus marqués au stade 0+ étaient considérés comme très élevés.

Tous les individus échantillonnés ont été sacrifiés par excès d'anesthésiant (eugénol) et conservés au congélateur à -18°C.

II.2.4) Echantillonnages dans les captures par pêche à la ligne

A partir de 2004 et durant trois années consécutives soit jusqu'en 2006, l'effort d'échantillonnage a été poursuivi au stade adulte afin de connaître la contribution réelle des poissons repeuplés directement dans les captures des pêcheurs (taille minimale 230 mm). Pour ce faire, entre 55 et 85 pêcheurs volontaires, selon les années, ont accepté de récolter des données sur leurs captures (date, lieu précis, mode de pêche, taille) et de faire des prélèvements (écailles et têtes).

A la fin de chaque saison de pêche, les prélèvements effectués ont été récupérés et traités en laboratoire à la Fédération de Pêche et à l'INRA de Thonon-les-Bains.

Au cours des trois saisons de pêche (2004, 2005 et 2006), un total de 2700 truites a été capturé par les pêcheurs volontaires dont, après lecture des écailles, 1995 faisant partie des cohortes (2002, 2003 et 2004) potentiellement marquées, ont été analysées.

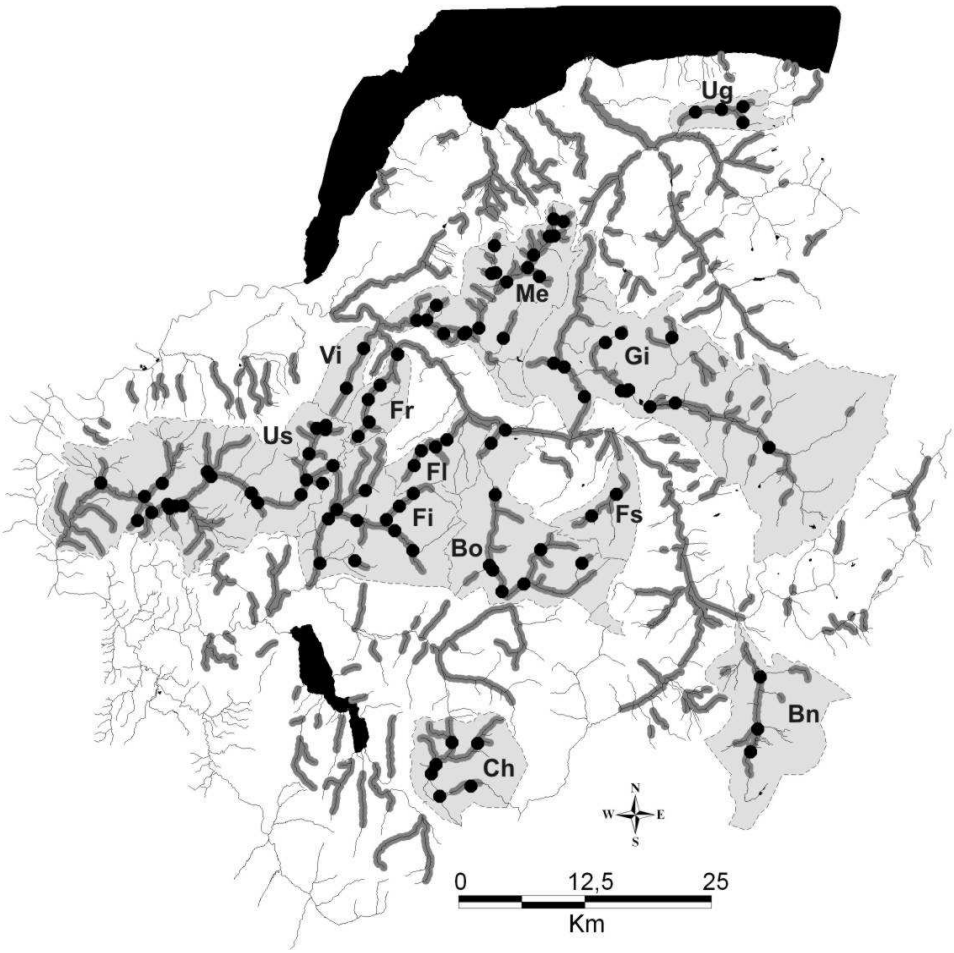


Figure 19. Localisation des principaux linéaires de rivières repeuplés (linéaire grisé) et des secteurs échantillonnés par bassin versant (aire grise) sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Tableau 14. Rivières, nombre de secteurs et stades étudiés au cours des trois années d'échantillonnage des populations en place sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie.

Année d'échantillonnage	Nom de la rivière	Code BV	Nombre de secteurs étudiés	Stade étudié
2002	Borne	Bo	8	0+
	Giffre	Gi	11	0+
	Fillière	Fi	12	0+
	Foron Scionzier	Fs	2	0+
	Foron Fillinges	Me	3	0+
2003	Usses	Us	23	0+
	Ugine	Ug	4	0+
	Menoge	Me	17	0+
	Viaison	Vi	2	0+
2004	Chaise	Ch	5	0+
	Foron Reignier	Fr	5	0+
	Bon Nant	Bn	3	0+
	Foron LaRoche	Fl	4	0+
	Ugine	Ug	2	0+
	Borne	Bo	2	0+, 1+, 2+
	Giffre	Gi	3	0+, 1+, 2+
	Fillière	Fi	2	0+, 1+, 2+
	Foron Scionzier	Fs	2	0+, 1+, 2+
	Usses	Us	1	0+, 1+, 2+

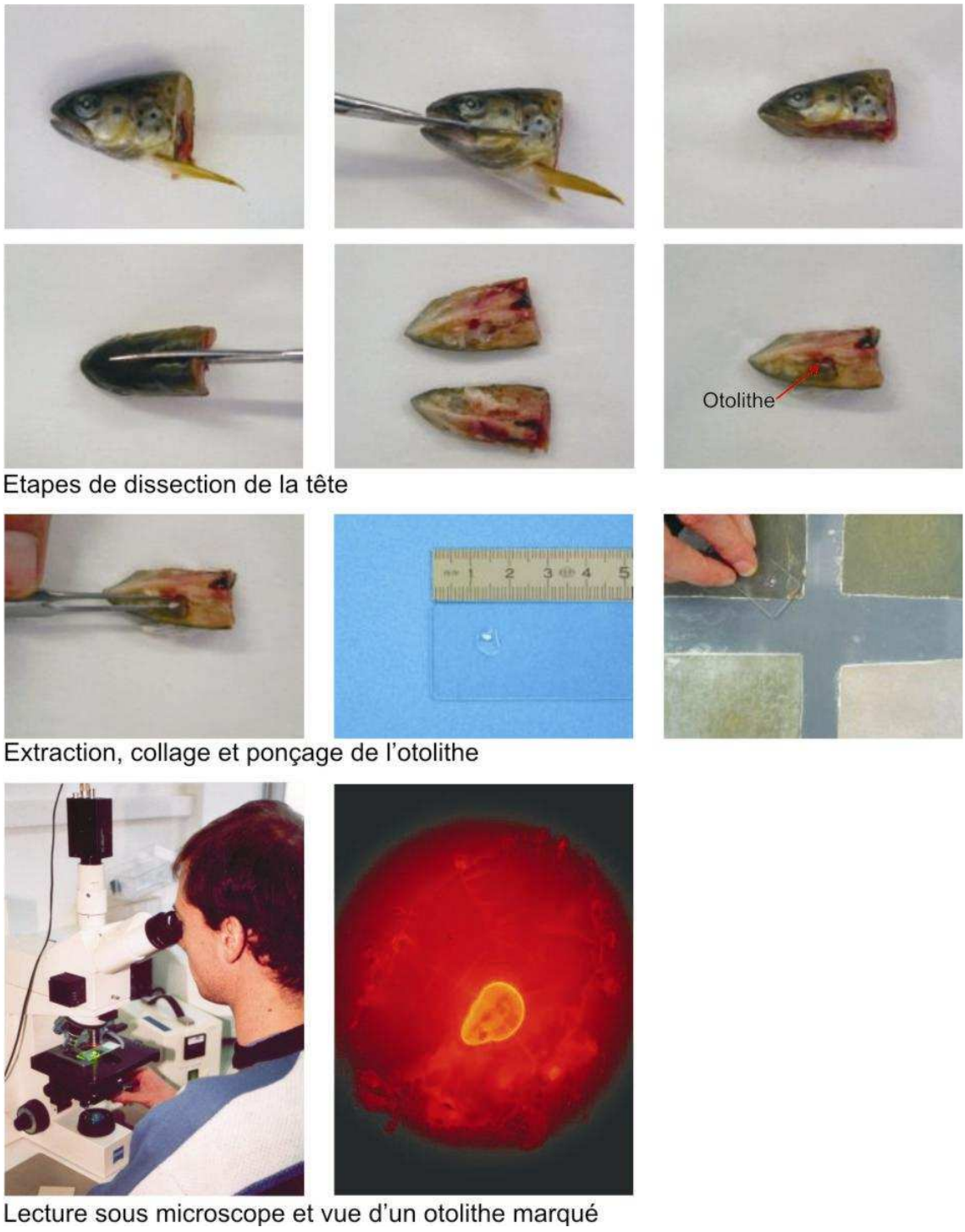


Figure 20. Illustration des différentes étapes nécessaires pour l'extraction, la préparation et la lecture d'un otolithe.

II.2.5) récoltes et analyses des données

L'âge de chaque individu a été estimé par scalimétrie afin d'étudier uniquement les cohortes susceptibles d'être marquées (2002, 2003 et 2004).

Les poissons étant sacrifiés, dans un souci d'optimiser l'utilisation des échantillons, une étude préliminaire de quelques caractéristiques morphologiques et cliniques simples a été réalisée sur les 4670 truites 0+. Ainsi, avant de procéder à la dissection de la tête, les individus ont été mesurés (longueur totale en mm, Lt) et pesés (précision à 0,1g). Le coefficent de condition (K) de chaque individu a été calculé selon les préconisations de Bolger et Connoly (1989) en utilisant l'équation suivante $K = (Px100)/Lt^3$ où P est le poids en gramme et Lt la longueur totale en mm.

Pour chaque poisson la longueur de la nageoire pectorale gauche (Lp) a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse (précision à 0,1mm) et la longueur relative (LpR) de cette nageoire a pu être calculé comme un pourcentage de Lt (Bosakowski et Wagner, 1994). Cette caractéristique a été étudiée en raison du rôle important que joue cette nageoire dans la capacité des poissons à coloniser des milieux à courant rapide (Gibson, 1973 ; Jones, 1975 ; McLaughlin et Grant, 1994) comme c'est le cas pour les torrents de montagne.

Sur les 99 secteurs échantillonnés au stade 0+, 66 montraient des effectifs suffisants pour permettre de calculer des moyennes de Lt, K et LpR pour chaque origine de recrutement (Marqué = repeuplé ; Non marqué = recrutement naturel) et envisager des comparaisons.

Enfin, deux paramètres indicatifs de l'état sanitaire des individus ont été observés visuellement : la présence de sang injecté à la base des nageoires et/ou de l'orifice urogénital, symptômes d'infection bactérienne ; et la présence d'un gonflement rénal et/ou de granulomes dans le foie caractéristique de la MRP (Maladie Rénale Proliférative) (Clifton-hadley *et al*., 1987). Ces observations cliniques avaient pour but d'apprécier l'état sanitaire des juvéniles en place et notamment de détecter la présence éventuelle de la MRP qui a été mise en évidence récemment sur plusieurs rivières suisse (Wahli *et al*., 2002).

Pour chaque individu sacrifié, l'extraction, la préparation et la lecture des otolithes ont été réalisées selon la technique présentée par Caudron et Champigneulle (2006) (Voir Annexe 7). La tête a été disséquée pour accéder au sacculi contenant les otolithes (sagittae). Les otolithes ont été extraits, collés sur une lame mince à l'aide d'une thermo-colle (crystalbond Arenco numéro 509), puis poncés pour accéder au nucléus. Enfin, pour repérer la présence éventuelle d'une marque, chaque lame a été examinée sous un microscope à épifluorescence (Zeiss Axioskop 40) équipé d'une lampe à vapeur de mercure (HBO50) et d'un filtre à Alizarine (Zeiss n°15 : BP546/12, FT 580, LP 590). La technique est illustrée dans la figure 20.

Sur chaque site étudié, la contribution des individus marqués a été traduite en pourcentage. Les intervalles de confiance à 95% de ces taux de marqués ont été calculés à partir des tables de Beyer (1986). Les contributions respectives des poissons marqués et non marqués ont été comparées à l'aide du test Chi^2 lorsque les échantillons étaient suffisamment grands et du test exact de Fisher (Sprent, 1992) pour les petits échantillons.

Les caractéristiques morphologiques entre individus marqués et non marqués sur les 66 secteurs étudiés ont été comparées en utilisant le test t de Student.

L'ensemble des résultats obtenus a été intégré dans un système d'information géographique sous le logiciel Mapinfo 7.0 pour faciliter les analyses spatiales.

II.3) Description globale des pratiques de repeuplements

L'analyse des programmes de repeuplement fournis par les AAPPMA pendant les trois années du marquage (2002, 2003 et 2004) a permis de mettre en évidence sur l'ensemble du territoire départemental l'existence d'une grande variabilité annuelle et spatiale des pratiques. Le linéaire total des rivières soumises à repeuplement a été évalué chaque année à près de 1000 km soit environ 35% des 2800 km du réseau hydrographique du département considéré comme piscicole. Ce linéaire total ainsi que les secteurs repeuplés ont peu varié durant les trois années du suivi (Tableau 15, Figure 21).

Tableau 15. Linéaire de rivières repeuplées et quantités totales introduite par les trois AAPPMA pour les trois années étudiées.

	Annecy Rivières		Faucigny		Chablais Genevois		Total	
	Linéaire	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire	Quantité
2002	351 km	234 000	255 km	1 060 000	400 km	611 000	1006 km	1 905 000
2003	341 km	230 000	319 km	1 300 000	380 km	568 000	1040 km	2 098 000
2004	360 km	244 000	272 km	900 000	351 km	480 000	983 km	1 624 000

Par contre l'hétérogénéité des pratiques est surtout visible dans la diversité et la variabilité à la fois des origines de poissons utilisés et des stades de déversement (Tableau 16 ; Figure 21).

Les introductions en rivières ont été pratiquées à 5 stades différents : alevin en fin de résorption, alevin démarré de 2-3 cm, truitelle de 4-6 cm, 0+ d'automne ou encore 1+ avec cependant une forte majorité (>99%) des déversement aux stades jeunes pré-estivaux (alevins ou truitelles). Cependant les quantités respectives des différents stades utilisés ainsi que les linéaires de rivières repeuplés par ces stades montrent d'importantes variations d'une année sur l'autre (Tableau 16 ; Figure 21).

Tableau 16. Répartition des linéaires de rivières repeuplées et quantités introduites par stade et par origine pour chacune des trois années étudiées.

Stade	2002		2003		2004	
	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire
Alevins vésiculés	299 900	128 km	819 500	234 km	451 300	166 km
Alevins démarrés	886 650	328 km	621 230	305 km	496 100	268 km
4-6 cm	720 200	524 km	674 700	488 km	641 800	498 km
0+	860	8 km	5 000	3 km	38 270	41 km
1+	4 420	18 km	3 070	10 km	3 380	10 km
Total	1 912 030	1 006 km	2 123 500	1 040 km	1 630 850	983 km

Origine	2002		2003		2004	
	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire	Quantité	Linéaire
Baulat	0	0 km	26 000	51 km	110 300	141 km
Chauvey	376 200	401 km	498 900	384 km	0	0 km
CBD	843 700	180 km	809 800	187 km	782 800	434 km
CBS	129 200	60 km	226 500	84 km	89 900	47 km
Lozère	0	0 km	0	0 km	421 500	142 km
Pont de Gys	310 930	272 km	276 800	247 km	226 350	218 km
Petit	0	0 km	285 500	87 km	0	0 km
Vizille	252 000	93 km	0	0 km	0	0 km
Total	1 912 030	1 006 km	2 123 500	1 040 km	1 630 850	983 km

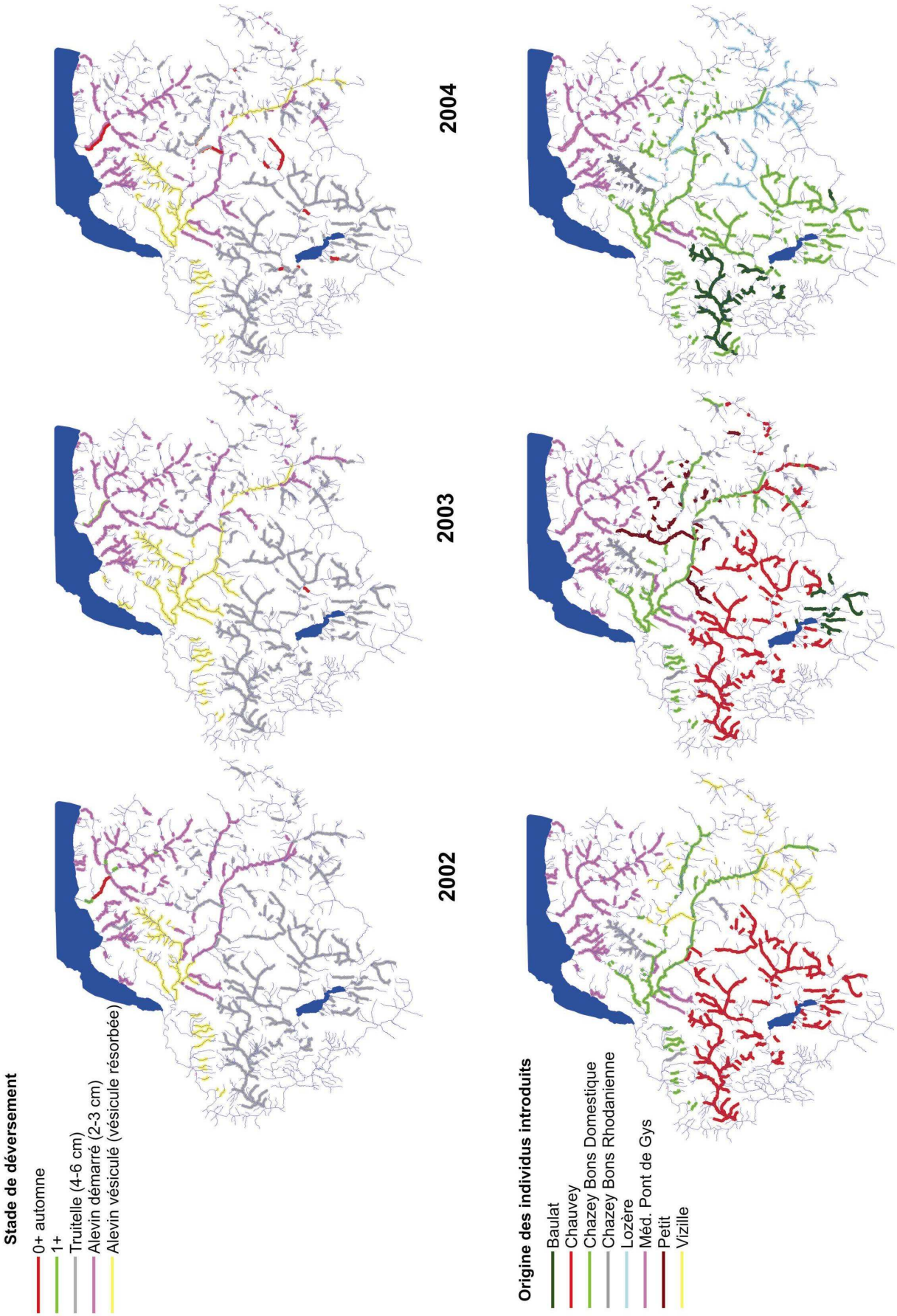


Figure 21. Linéaires repeuplés sur le réseau hydrographique selon les stades de déversement et l'origine des individus pour les trois années étudiées.

Les variations annuelles et spatiales les plus importantes dans les pratiques de repeuplements se situent au niveau des origines des poissons introduits. Au total, ce sont 8 origines différentes qui ont été utilisées sur le réseau hydrographique départemental par les AAPPMA entre 2002 et 2004. Chaque année ce sont entre 5 et 6 origines différentes de poissons qui sont introduites. En outre, d'une année sur l'autre les mêmes secteurs de rivières peuvent être repeuplés avec des origines différentes.

Sur les rivières étudiées pour évaluer la contribution du repeuplement au stade 0+, les caractéristiques des pratiques de repeuplement durant la période 2002-2004 sont les suivantes :

6 origines d'œufs différentes ont été utilisées : Chazey-Bons Domestique (CBD), Chazey-Bons Sauvage (CBS), Chauvey (Ch), Lozère (Lo), Pont de Gys (PG) et Vizille (Vi).

L'incubation des œufs a été réalisée dans 5 écloseries différentes : Ayse, Pont-Morand, Sallanches, La Puya et Pont de Gys.

3 stades de relâcher ont été pratiqués : alevins vésiculés, alevins légèrement nourris (2-3 cm) et truitelles de 4-5 cm.

Les introductions dans la milieu naturel ont été réalisées à deux périodes différentes : au printemps en mars/avril avant la fonte des neiges ou en juin, début juillet après la fonte des neiges.

La densité repeuplée varie fortement entre 30 et 200 individus / 100 m². Afin de mieux évaluer la diversité des pratiques, trois classes principales de densité ont été considérées : 30-50 ind/100 m² ; 50-100 ind/100 m² et 100-200 ind/100m².

En prenant en compte l'ensemble de ces informations, pas moins de 22 pratiques différentes de repeuplements ont pu être distinguées durant le suivi sur les rivières étudiées (Tableau 17).

Tableau 17. Présentation des 22 pratiques différentes pouvant être considérées d'après les données des programmes de repeuplements au cours des trois années étudiées.

	Origine des œufs	Pisciculture d'incubation	Stade de relâché	Période d'introduction	Densité introduite	Nombre de secteur étudié
1	CBD	Ayse	Alevin nourri	Mars-Avril	30-50	5
2	CBD	Ayse	Alevin nourri	Mars-Avril	50-100	1
3	CBD	Ayse	Alevin nourri	Mars-Avril	100-200	5
4	CBD	Ayse	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	100-200	4
5	CBD	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	30-50	3
6	CBD	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	50-100	1
7	CBD	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	100-200	1
8	CBS	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	30-50	1
9	CBS	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	50-100	7
10	CBS	Pont Morand	Alevin vésiculé	Mars-Avril	100-200	4
11	CBS	Sallanches	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	100-200	2
12	Ch	Ayse	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	30-50	4
13	Ch	Ayse	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	100-200	2
14	Ch	La puya	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	30-50	34
15	Ch	La puya	Truitelle 4-5 cm	Juin-Juillet	50-100	3
16	Lo	Sallanches	Alevin nourri	Mars-Avril	30-50	2
17	Lo	Sallanches	Alevin nourri	Mars-Avril	50-100	1
18	PG	Pont de Gys	Alevin nourri	Juin-Juillet	30-50	5
19	PG	Pont de Gys	Alevin nourri	Juin-Juillet	50-100	13
20	PG	Pont de Gys	Alevin nourri	Juin-Juillet	100-200	1
21	Vi	Ayse	Truitelle 4-5 cm	Mars-Avril	50-100	2
22	Vi	Ayse	Truitelle 4-5 cm	Mars-Avril	100-200	2

Ainsi, cette situation montrant une forte variabilité spatiale et temporelle des pratiques de repeuplement à l'échelle du département et donc également sur les rivières étudiées a rendu difficile une comparaison de l'efficacité des pratiques de gestion entre elles. Les analyses multi-factorielles réalisées n'ont pas permis de mettre en évidence l'influence d'un ou plusieurs facteurs pour expliquer les différences de contribution observées. Notre étude s'est donc principalement attachée à évaluer à large échelle la contribution dans les populations en place et dans la pêche des repeuplements tels qu'ils étaient pratiqués.

II.4) Résultats dans les populations en place

II.4.1) Contribution globale du repeuplement et du recrutement naturel au stade 0+

Globalement, sur le total des 4670 0+ analysés, 1900 étaient issus des repeuplements soit une moyenne de la contribution de 40% sur l'ensemble du réseau hydrographique repeuplé et suivi. Cependant, la distribution des 99 échantillons étudiés au stade 0+ par classes de taux de poissons marqués révèle qu'au sein du vaste réseau hydrographique, la contribution des repeuplements mesurée au stade 0+ en place à l'automne varie fortement, de 0 à 100%, quelques mois seulement après l'introduction des poissons dans le milieu naturel. La majorité des secteurs montre une faible contribution des individus marqués puisque 57% d'entre eux contiennent moins de 40% d'individus marqués. Au contraire, seulement 23% des secteurs étudiés montrent une forte proportion d'individus marques (> 60%) (Figure 22). Finalement 14% des secteurs (15 secteurs) ont une contribution voisine (40-60%) entre individus marqués et non marqués.

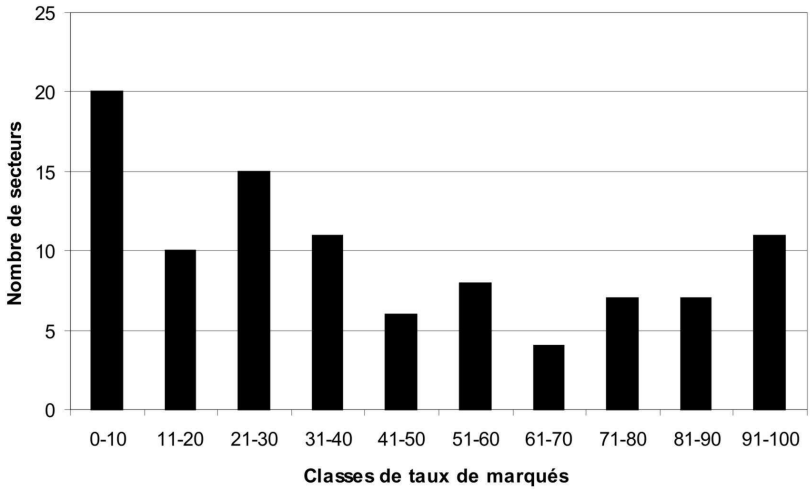


Figure 22. Répartition des 99 secteurs de rivières étudiés par classes de taux de 0+ marqués trouvés à l'automne dans les populations en place.

La répartition spatiale des taux de marqués montre une très forte hétérogénéité. La contribution du repeuplement peut varier d'un secteur à l'autre au sein du même bassin et deux secteurs géographiquement proches repeuplés avec les mêmes pratiques peuvent parfois avoir des contributions très différentes (Figure 23). Cependant, il est néanmoins possible de localiser certaines zones sur un même bassin incluant seulement

des secteurs présentant un fort (40-70%) ou très fort (70-100%) taux de recrutement naturel et au contraine certaines zones présentant seulement des secteurs ayant un faible (10-40%) ou très faible (0-10%) taux de recrutement naturel (Figure 23).

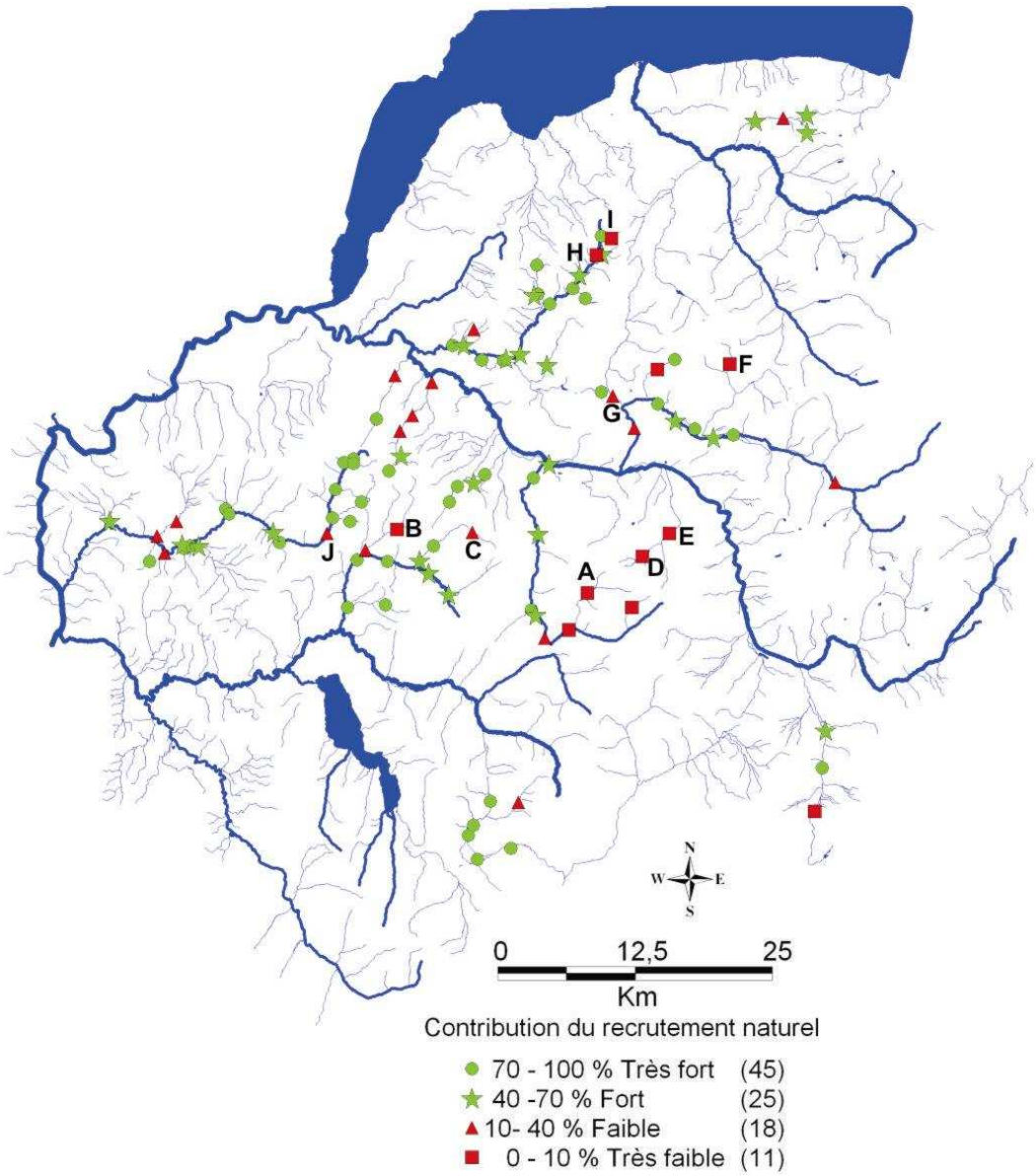


Figure 23. Présentation spatiale sur les rivières étudiées de la contribution du recrutement naturel au stade 0+ dans les populations en place à l'automne et localisation des 10 secteurs (A à J) rééchantillonnés en 2004.

II.4.2) variations temporelles des taux de marqués sur quelques sites

L'étude ayant montré sur certains secteurs des contributions importantes (> 70%) du repeuplement au stade 0+ en 2002 ou 2003, un échantillonnage supplémentaire a été réalisé en 2004 sur 10 secteurs de ce type (Figure 23) pour évaluer la stabilité interannuelle de ce fort taux de 0+ marqués. Sur les 10 secteurs échantillonnés en 2002 ou 2003 au stade 0+ et ayant un fort pourcentage (> 70%) d'individus 0+ marqués, sept (B, C, D, E, F, H, I) ont une proportion significativement ($P < 0,05$) plus faible de 0+ marqués en 2004 que lors du premier échantillonnage en 2002 ou 2003 (Figure 24).

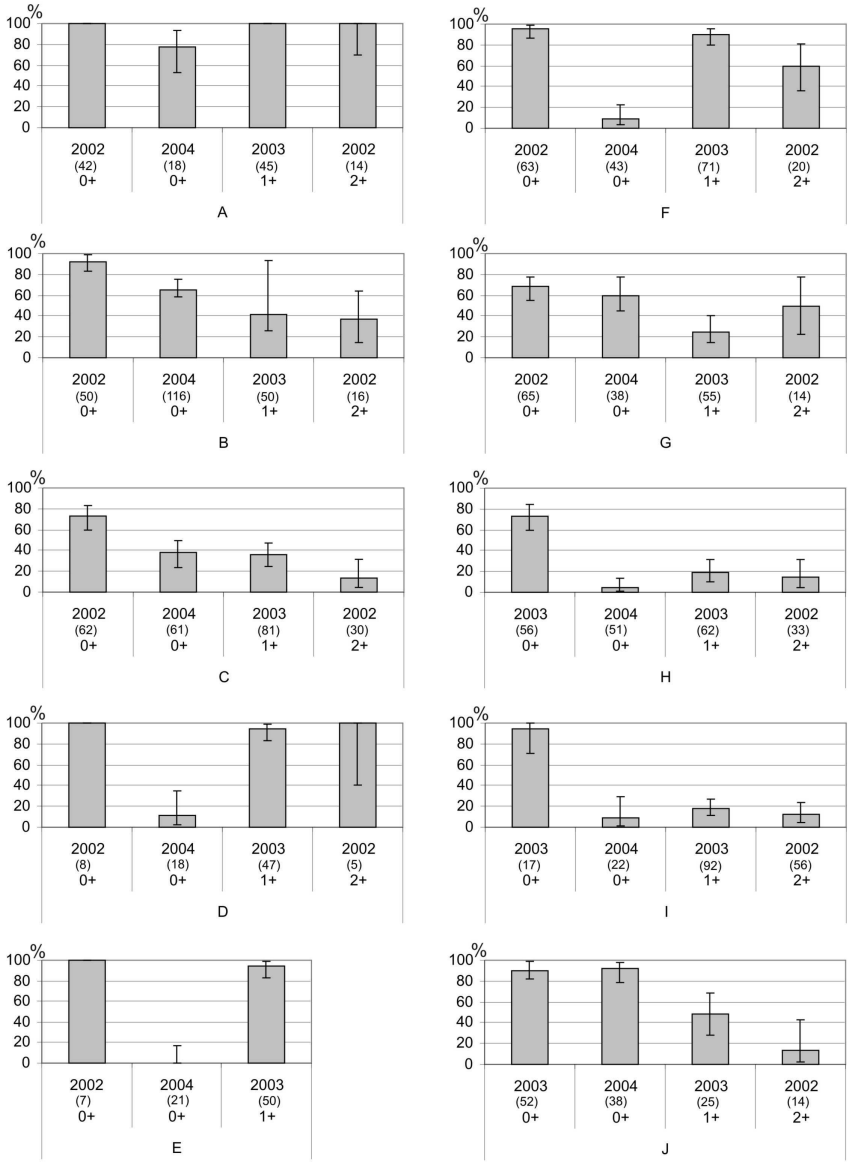


Figure 24. Evolution temporelle de la contribution des repeuplements à des diférentes classes d'âge pour 10 secteurs (A à J) présentant un fort taux de 0+ marqués en 2002 ou 2003.

Les échantillonnages pratiqués en 2002 et 2003 ont également été mis à profit pour examiner la variabilité du taux de marqués évalué aux classes d'âge supérieures : 1+ et 2+. Pour chacun des 9 secteurs pour lesquels l'évaluation est réalisable, le taux de marqués évalué au stade 1+ et le taux de marqués évalué au stade 2+ ne diffèrent pas significativement (P>0,05) (Figure 24). La variabilité inter-annuelle de la contribution du repeuplement semble moins prononcée dans les classes d'âge plus avancées (1+ et 2+) qu'au stade 0+ (Figure 24).

Enfin pour 7 secteurs il a été possible d'évaluer l'évolution du taux de marqués pour la même cohorte (2002) échantillonnée au stade 0+ en 2002 et au stade 2+ en 2004. Pour 4 secteurs (A, D, E, F), les taux de marqués ne diffèrent pas significativement (P>0,05) entre le stade 0+ et le stade 1+. Pour 3 secteurs (B, C, G), le taux de marqués baisse significativement (P<0,05) entre le stade 0+ et le stade 1+ (Figure 24).

L'ensemble de ces résultats indique que sur des secteurs dont les pratiques de repeuplement ne varient pas au cours du temps, les contributions au stade 0+ des individus issus de ces repeuplements peuvent varier significativement (P<0,05) (Figure 24).

II.4.3) Première évaluation de caractéristiques morphologiques et cliniques au stade 0+

Les résultats indiquent que sur un même site la taille moyenne, à la fin du stade 0+, des individus repeuplés est généralement plus élevée que celle des individus du même âge issus du recrutement naturel. Sur 57% des secteurs étudiés, la taille moyenne des individus marqués est significativement (P<0,05) supérieure à celle des individus non marqués (Tableau 18). Cette différence est plus fréquemment observée sur les secteurs repeuplés avec des truitelles de 4-5 cm mais elle est également observée sur des secteurs repeuplés avec des individus de plus petite taille. Au contraire, la longueur moyenne à l'automne des 0+ non marqués n'est jamais significativement plus élevée que celle des 0+ marqués (Tableau 18).

Une tendance similaire mais avec un degrès moinde de significativité a été observée pour les valeurs de coefficient de condition. Lorsque les individus sont introduits au stade 4-5 cm, la valeur moyenne de K des individus 0+ marqués est plus souvent plus élevée que celle des 0+ non marqués (Tableau 18).

La taille relative de la nageoire pectorale (LpR) est plus importante chez les individus issus du recrutement naturel. En effet, sur 35% des secteurs, la LpR moyenne à l'automne des 0+ non marqués est significativement plus élevée que celle des 0+ marqués. Au contraire, la LpR moyenne à l'automne des 0+ introduits n'est jamais significativement supérieure à celle des 0+ issus du recrutement naturel. Cette plus grande taille de la nageoire pectorale des 0+ sauvages est observée pour les trois stades de relâcher mais est plus fréquente sur les secteurs repeuplés au stade 4-5 cm (Tableau 18).

Tableau 18. Pourcentage de secteur dont la moyenne de Lt, K et LpR est significativement supérieure (NM>M) ou inférieure (NM<M) entre individus marqués (issus du repeuplement) et non marqués (issus du recutement naturel).

Stade	Lt		K		LpR	
	NM > M	NM < M	NM > M	NM < M	NM > M	NM < M
Truitelles 4-5 cm (n=25)	0% (0)	68% (17)	0% (0)	44% (11)	60% (15)	0% (0)
Alevins nourris 2-3 cm (n=22)	0% (0)	41% (9)	18% (4)	9% (2)	14% (3)	0% (0)
Alevins vésiculés (n=19)	0% (0)	53% (10)	0% (0)	0% (0)	26% (5)	0% (0)
Total (n=66)	0% (0)	57% (36)	6% (4)	20% (13)	35% (23)	0% (0)

L'observation clinique d'éventuels symptômes pathologiques a révélé quelques tendances. Seulement 35% des secteurs étudiés ne montrent aucun signe de symptômes pathologiques, infection bactérienne ou par la MRP. Ainsi, 65% des secteurs étudiés incluent des juvéniles présentant à l'automne des symptômes pathologiques inquiétants et ce quel que soit l'origine du recrutement. Les symptômes d'infection bactérienne sont observés sur un plus grand pourcentage de secteurs (63%) comparativement au pourcentage de secteurs touchés par la MRP (16%) (Figure 25). Les symptômes d'infections bactériennes sont plus souvent présents chez les juvéniles introduits (61%)

que chez les individus issus du recrutement naturel (41%). Concernant la MRP, les signes d'infection sont davantage présents chez les individus naturels.

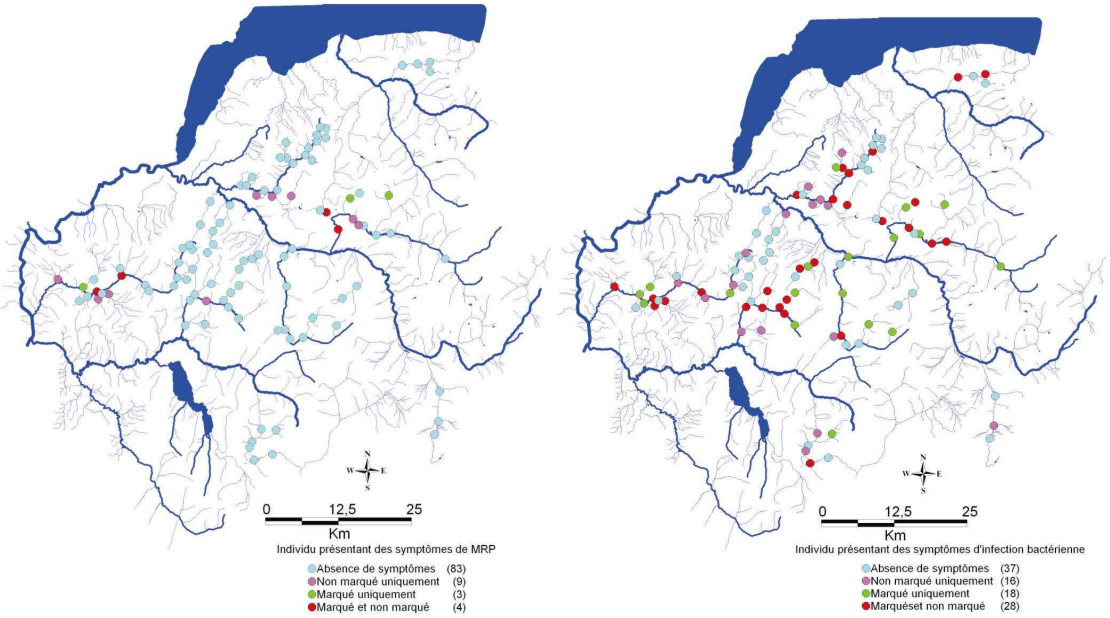


Figure 25. Répartition spatiale des secteurs étudiés en rapport avec les symptômes pathologiques (MRP et infections bactériennes) observés au stade 0+ à l'automne.

II.5) Résultats dans les captures des pêcheurs

Au total au cours des saisons de pêche 2004, 2005 et 2006, 2700 truites ont été capturées par les pêcheurs volontaires. Après évaluation de l'âge par scalimétrie, 1990 truites faisant partie des cohortes potentiellement marquées (2002, 2003, 2004) ont été utilisées pour caractériser les captures et évaluer la contribution relative des repeuplements et du recrutement naturel.

II.5.1) Caractéristique des captures par pêche à la ligne

La figure 26 précise la répartition des captures en fonction de la technique de pêche et de l'origine de recrutement (naturelle ou repeuplement). L'essentiel des captures a été réalisé en pêche au toc avec des appâts vivants (appâts aquatiques : 37% et ver : 27%). Viennent ensuite les techniques de pêche au vairon (17,5%) et à la cuillère (13%). La technique de pêche à la cuillère a pris une proportion significativement ($P<0,01$) plus élévée de truites repeuplées comparativement aux techniques de pêches au toc et à la nymphe (Figure 25). Un faible pourcentage de truite a été capturé par pêche à la mouche (sèche ou noyée et en pêche de surface à la sauterelle. Cependant on peut observer que les pêches de surface à la mouche sèche ou à la sauterelle prennent un pourcentage significativement ($P<0,01$) plus élévé de truites repeuplées que dans le cas des autres techniques.

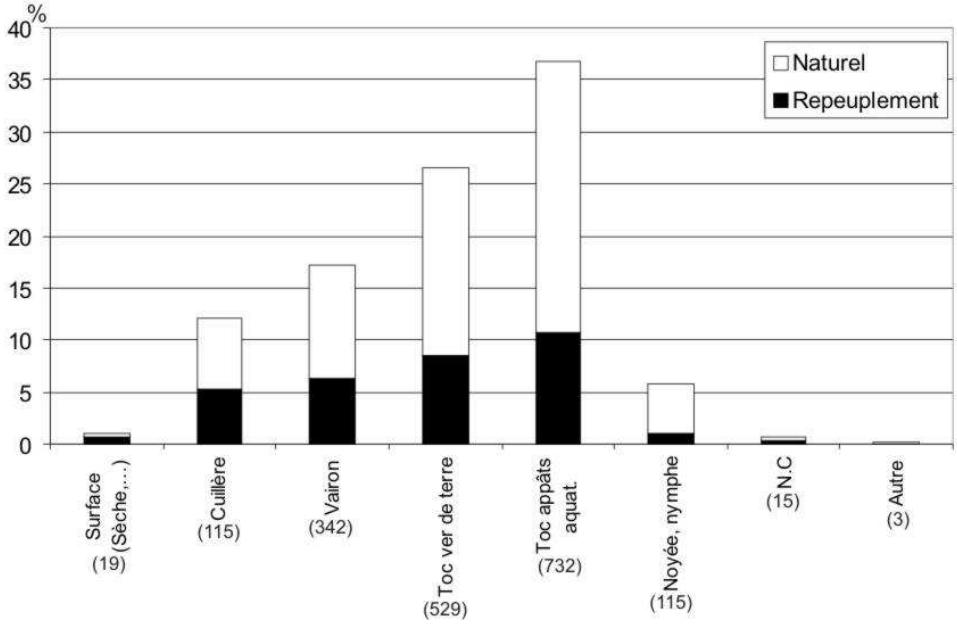


Figure 26. Répartition des truites naturelles et issues des repeuplements capturées en fonction des différentes techniques de pêche pour l'ensemble des poissons échantillonnés.

La répartition mensuelle des captures totales (Figure 27) pour l'ensemble des saisons de pêche étudiées montre que le taux de truites déversées est significativement (P<0,01) plus élevé au mois de mars (53%) que pour les autres mois. Les autres mois, les taux de truites issues des repeuplements varient entre 23 à 38 % mais ne diffèrent pas significativement (P>0,05) entre eux.

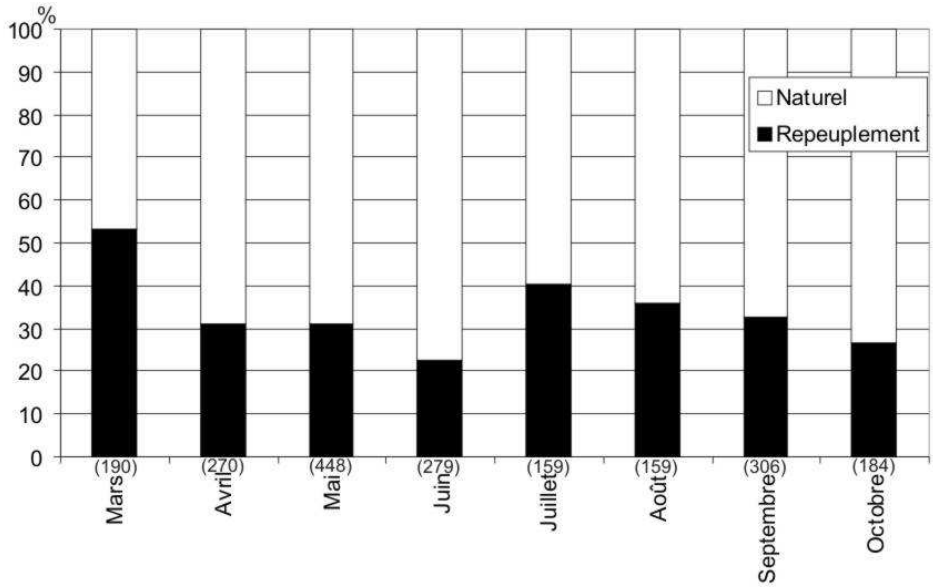


Figure 27. Contribution mensuelle des truites naturelles et repeuplées dans les captures par pêche à la ligne pour l'ensemble des saisons de pêches étudiées.

Mis à part le mois de mars, où les différences sont significatives (P<0,01), la répartition des captures par mois suit la même tendance avec deux pics de captures observés, en mai et septembre quelle que soit l'origine des poissons, naturels ou déversés (Figure 28).

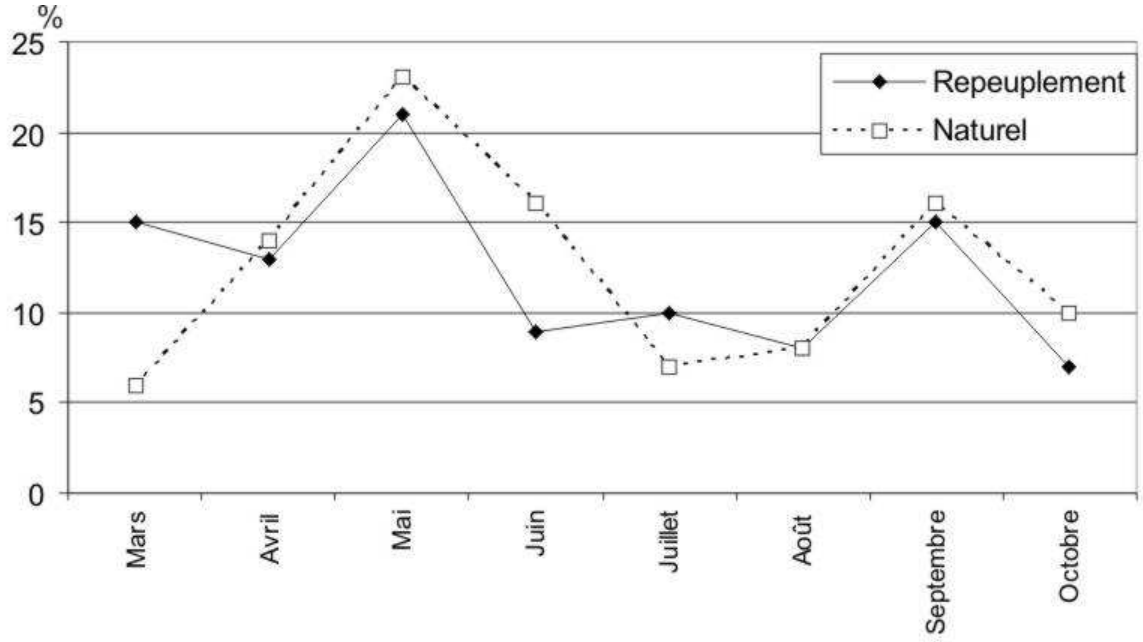


Figure 28. Répartition des captures par mois pour les deux origines de recrutement, naturelle (n = 1337) et repeuplée (n = 658) pour l'ensemble des saisons de pêche étudiées.

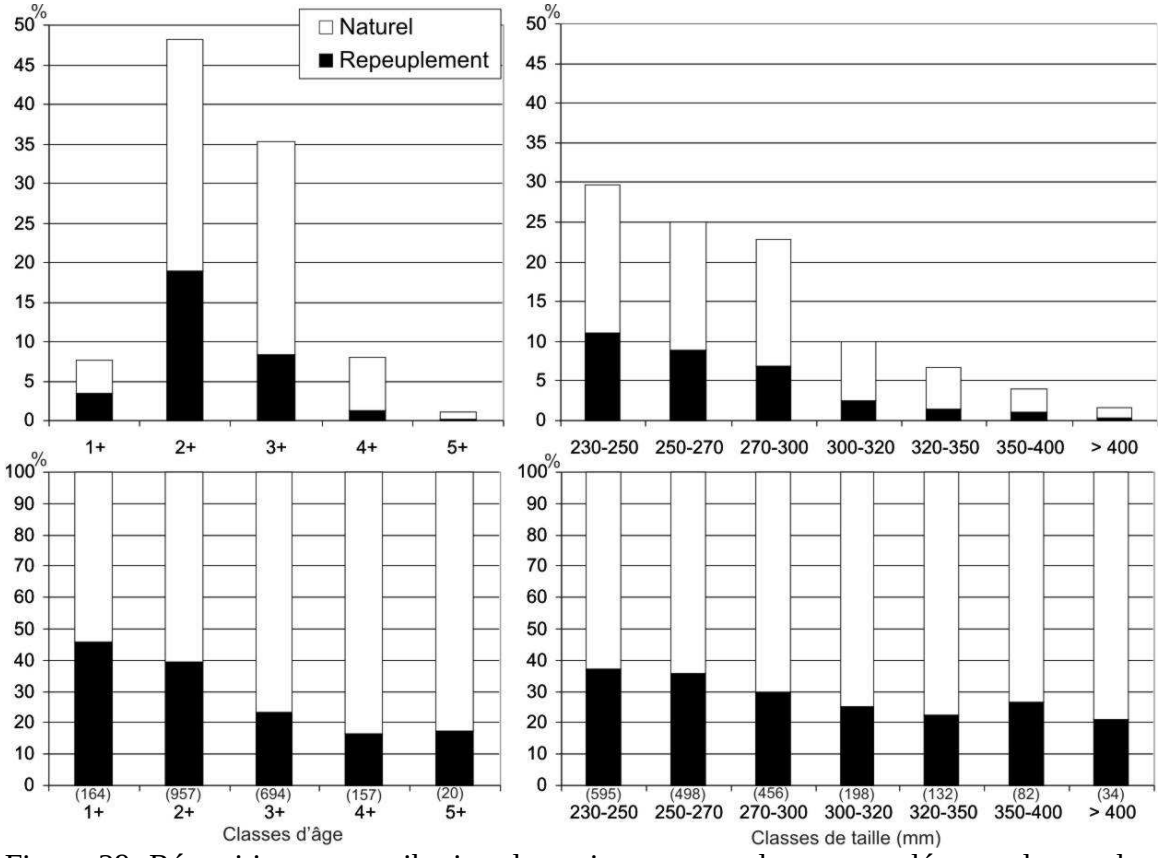


Figure 29. Répartition et contribution des poissons naturels et repeuplés par classes de taille et classes d 'âge pour l'ensemble des saisons étudiées.

La structure en taille des truites capturées (Figure 29) montre que les captures de taille inférieure à 300 mm sont largement majoritaire (78%) avec une prépondérance de la classe 230-250 mm (30%). Les taux de truites issues du repeuplement dans les classes de taille 230-250 et 250-270 sont significativement (P<0,01) supérieurs à ceux des classes de taille au delà de 300 mm. Par contre, le taux d'individus repeuplés ne varie pas significativement (P>0,05) entre les 3 classes de taille 230-250, 250-270 et 270-300 mm de même qu'entre les 4 classes de tailles les plus élevées.

La structure en âge des captures totales indique que quelques truites à croissance rapide atteignent la taille légale de capture dès le stade 1+. Cependant la majorité des captures sont âgées de 2+ (48%) et le total des classes d'âge 1+, 2+ et 3+ représentent 91% des captures.

Le taux d'individus issus des repeuplements varie en fonction des classes d'âge capturées. A partir de la classe d'âge 3+, les taux d'individus repeuplés dans les captures sont significativement (P<0,01) plus faibles que ceux des classes d'âge 1+ et 2+. Par contre ces taux ne diffèrent pas significativement (P>0,05) entre les classes 1+ et 2+ et de même qu'entre les classes 3+, 4+ et 5+ (Figure 29).

Afin de réaliser une analyse plus fine des variations de taille et de structure d'âge des captures au cours de la saison de pêche, les captures totales ont été réparties en trois périodes comme suit :

- début de saison (DS) : mars, avril et mai
- milieu de saison (MS) : juin et juillet
- fin de saison (FS) : août, septembre et début octobre

Le tableau 19 présente, période par période, et pour les quatre classes d'âge étudiées, la taille moyenne des truites capturées pour l'ensemble des saisons de pêche. Pour toutes les périodes et pour toutes les classes d'âges, aucune différence de taille significative (P>0,05) n'est observée entre poissons marqués et non marqués. Pour les deux classes d'âges 2+ et 3+, la taille des individus marqués et non marqués ne varient pas significativement (P>0,05) en fonction de la période de la saison de pêche. Pour les poissons non marqués de la classe d'âge 4+, les tailles moyennes en début et milieu de saison sont significativement (P<0,01) plus élevées que celles observées en fin de saison.

Tableau 19. Taille moyenne par classes d'âges des truites marquées et non marquées capturées par période de pêche au cours des saisons de pêches étudiées.

Période de pêche	1+		2+		3+		4+	
	Non marqués	marqués	Non marqués	marqués	Non marqués	marqués	Non marqués	marqués
Début de saison	(4) 299 ± 6	(4) 252 ± 29	(221) 272 ± 35	(204) 267 ± 27	(301) 290 ± 43	(110) 294 ± 46	(96) 317 ± 70	(18) 306 ± 61
Milieu de saison	(13) 243 ± 8	(10) 242 ± 7	(183) 272 ± 36	(99) 266 ± 34	(160) 288 ± 46	(41) 285 ± 36	(29) 317 ± 50	(4) 351 ± 110
Fin de saison	(74) 260 ± 25	(63) 255 ± 26	(240) 273 ± 31	(117) 273 ± 33	(136) 285 ± 40	(33) 282 ± 56	(24) 288 ± 43	(6) 271 ± 25

La répartition des captures totales par classes de taille et par classes d'âge ne varie pas au cours de la saison de pêche en fonction des périodes DS, MS et FS (Figure 30). La répartition des individus marqués dans les classes de tailles reste identique pour les trois périodes et est comparable à celle obtenue sur le total de la saison (Figure 30) avec des taux de poissons repeuplés plus importants dans les classes d'âge inférieures à 300mm. Par contre, la répartition des individus marqués et non marqués varie en fonction de l'âge. En effet, la proportion d'individus issus des repeuplements dans les

captures d'âge 1+ est significativement (P<0,01) plus élevée que dans les captures des autres classes d'âge (Figure 30).

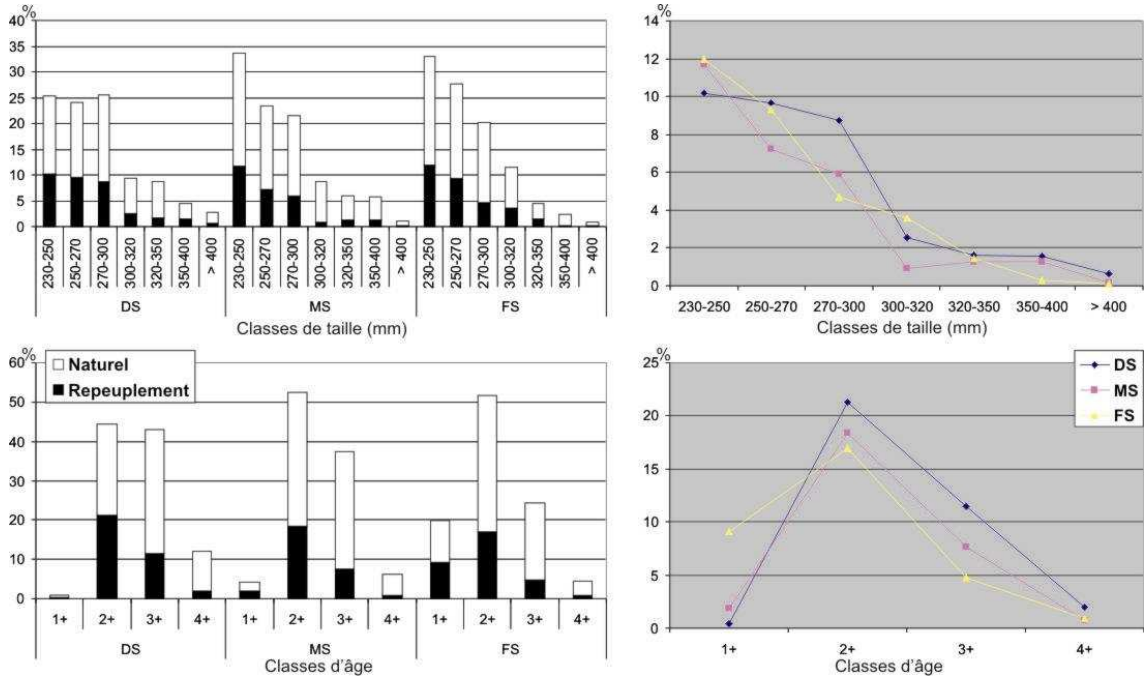


Figure 30. Répartition et évolution des taux d'individus marqués par classes de taille et par classes d'âge pour les trois périodes début de saison (DS), milieu de saison (MS) et fin de saison (FS) sur l'ensemble des trois saisons étudiées.

II.5.2) Contribution des repeuplements dans les captures par pêche à la ligne

Les captures des pêcheurs volontaires ont permis d'analyser sur les trois saisons de pêches un total de 1995 truites dont 793 en 2004, 765 en 2005 et 437 en 2006 (Figure 30). Pour chacune des trois saisons de pêche, les classes d'âges 2+ et 3+ représentent à elles deux la majorité des captures (80%, 83% et 81% respectivement en 2004, 2005 et 2006). En 2004 et 2005 quelques poissons à forte croissance d'âge 1+ dépassant la taille limite de 230 mm ont été capturés, représentant environ 10 % des captures (Figure 31).

Les taux de marqués dans les captures faites aux stades 1+ et 2+ ne varient pas significativement d'une saison de pêche à l'autre. Pour chacune des cohortes 2003 et 2004, les taux de marqués dans les captures réalisées aux stades 1+ et 2+ ne diffèrent pas significativement (P>0,05).

La contribution de poissons marqués dans les captures réalisées au stade 3+ est identique pour les saisons 2005 et 2006. Par contre, pour chacune des cohortes 2002 et 2003, le taux de marqués baissent significativement (P<0,01) entre les captures faites à l'âge 2+ et les captures faites à l'âge 3+ (Figure 31). Pour la cohorte 2002 suivie jusqu'au stade 4+, le taux de marqués continue à baisser significativement (P<0,01) entre le stade 3+ et le stade 4+ (Figure 31).

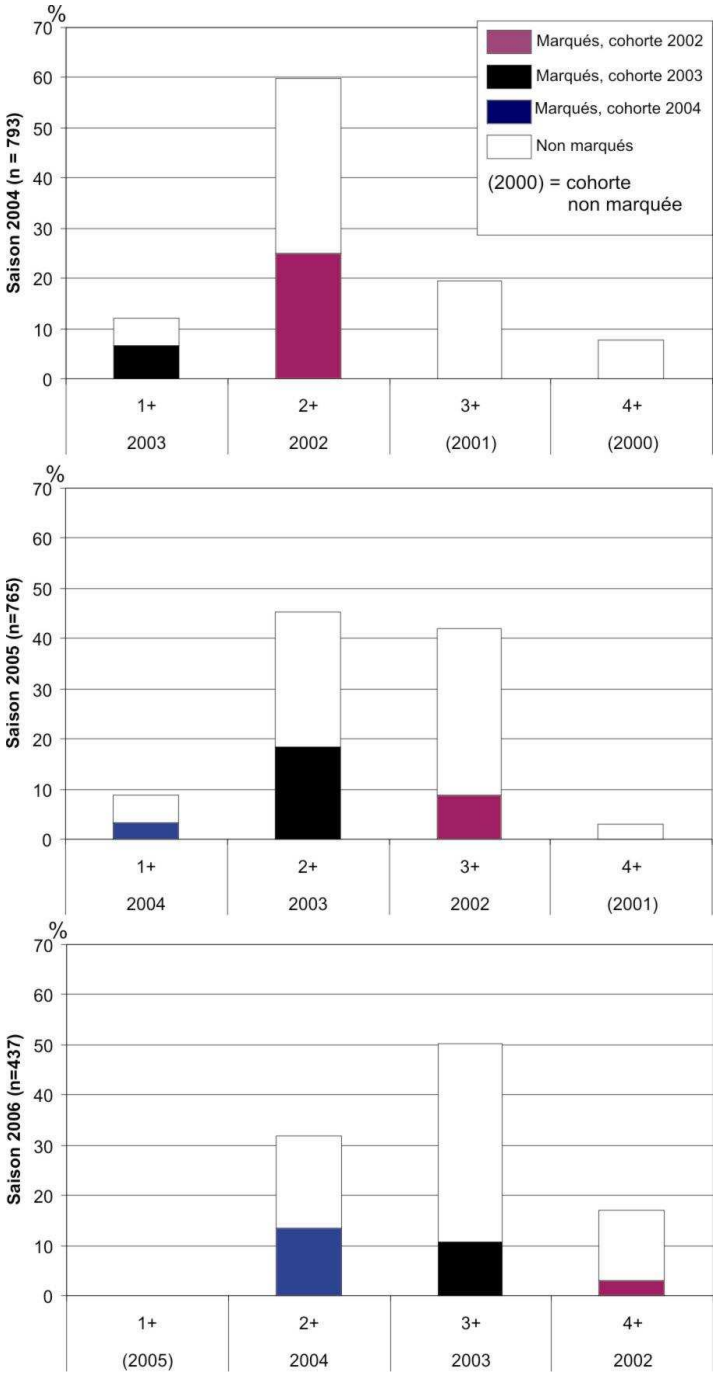


Figure 31. Total des captures échantillonnées par les pêcheurs volontaires. Répartition du taux de truites marqués et non marqués par âge pour les cohortes suivies au cours des saisons de pêche 2004, 2005 et 2006. (Les cohortes 2000 et 2001 sont non marquées).

Globalement sur l'ensemble des captures examinées, 658 truites étaient marquées, soit 33%. Cependant, la spatialisation des 1995 captures étudiées suggère que l'effort de pêche n'a pas été réparti de manière homogène sur l'ensemble du réseau hydrographique du département (Figure 32). Plusieurs bassins versants ne présentant pas suffisamment ou pas du tout de captures ne peuvent donc pas être étudiés. Sur le reste du département, 13 bassins montrent des taux de captures de truites marquées inférieurs à 50% et 3 bassins des taux supérieurs à 50% dont 2 des taux élevés, supérieurs à 70% (Figure 32).

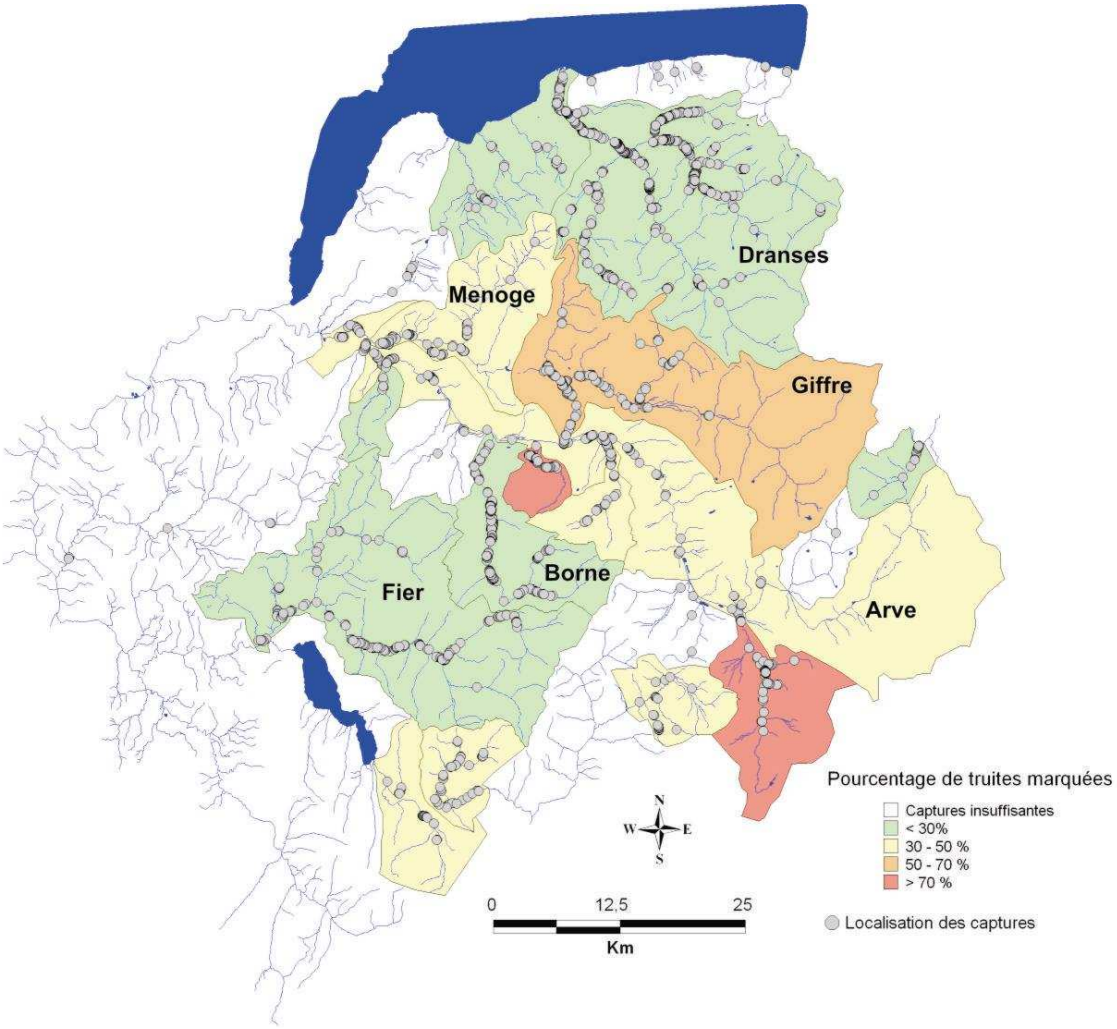


Figure 32. Localisation spatiale des 1995 truites capturées par les pêcheurs au cours des trois saisons de pêche et contribution globale par bassin versant des repeuplements dans les captures des pêcheurs.

Sur six bassins (Menoge, Borne, Giffre, Fier, Arve et Dranses, Figure 32) le nombre de captures est suffisant pour étudier plus localement la contribution comparée des repeuplements dans les différentes classes d'âges capturées par les pêcheurs. Cette contribution du repeuplement en fonction des classes d'âge capturées montre de fortes variations d'un bassin à l'autre avec des bassins qui montrent globalement soit une baisse soit une stabilisation de leur taux de marqués. Sur 4 bassins repeuplés en truites REA domestiques (Borne, Giffre, Fier et Arve), le taux de marqués dans les captures baisse significativement ($P<0,01$) entre les captures faites au stade 2+ et les captures faites au stade 3+ (Figure 33). Sur deux bassins (Dranses et Menoge) repeuplés en truites REM (respectivement de la souche Pont de Gys et Chazey Bons Sauvage) les taux de marqués ne différent pas significativement entre les captures faites au stade 2+ et les captures faites au stade 3+ (Figure 33). Par ailleurs sur le bassin des Dranses le taux de poissons marqués dans les captures faites au stade 4+ ne diffère pas significativement du taux de marqués dans les captures faites au stade 2+ et 3+ (Figure 33).

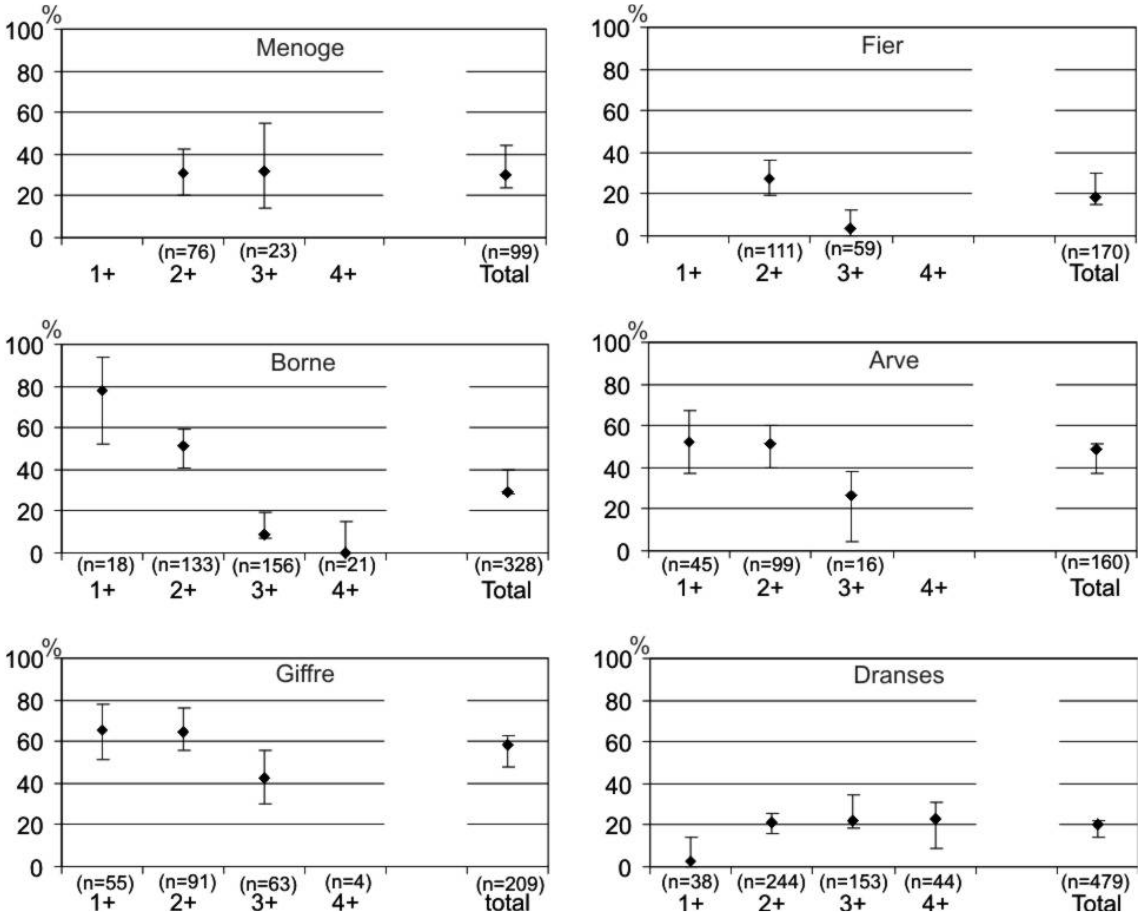


Figure 33. Contribution des repeuplements par classes d'âge dans les captures des pêcheurs sur six bassins versants.

II.6) Dynamique du taux de marqués dans la population en place et dans les captures des pêcheurs pour la cohorte 2002

Sur trois bassins (Borne, Giffre et Menoge) pour la cohorte 2002 marquée, le nombre de captures est suffisant pour suivre l'évolution de la contribution des repeuplements au stade 0+ dans la population en place et aux stades plus âgés dans les captures des pêcheurs. Sur les bassins Borne et Giffre, le taux de marqués dans les captures faites au stade 2+ reste comparable à celui obtenu au stade 0+ dans la population en place. Par contre pour ces deux mêmes bassins le taux de marqués chute significativement ($P<0,01$) entre les captures faites au stade 2+ et celles faites aux stades 3+ et 4+ également dans le cas du bassin du Borne. Sur le Bassin Menoge, alors qu'il y avait près de 40% de marqués dans la population de 0+ en place, comme dans les 2 autres bassins, le taux de marqués dans les captures des pêcheurs était significativement plus faibles dès le stade 2+ et il est resté bas au stade 3+ (Figure 34).

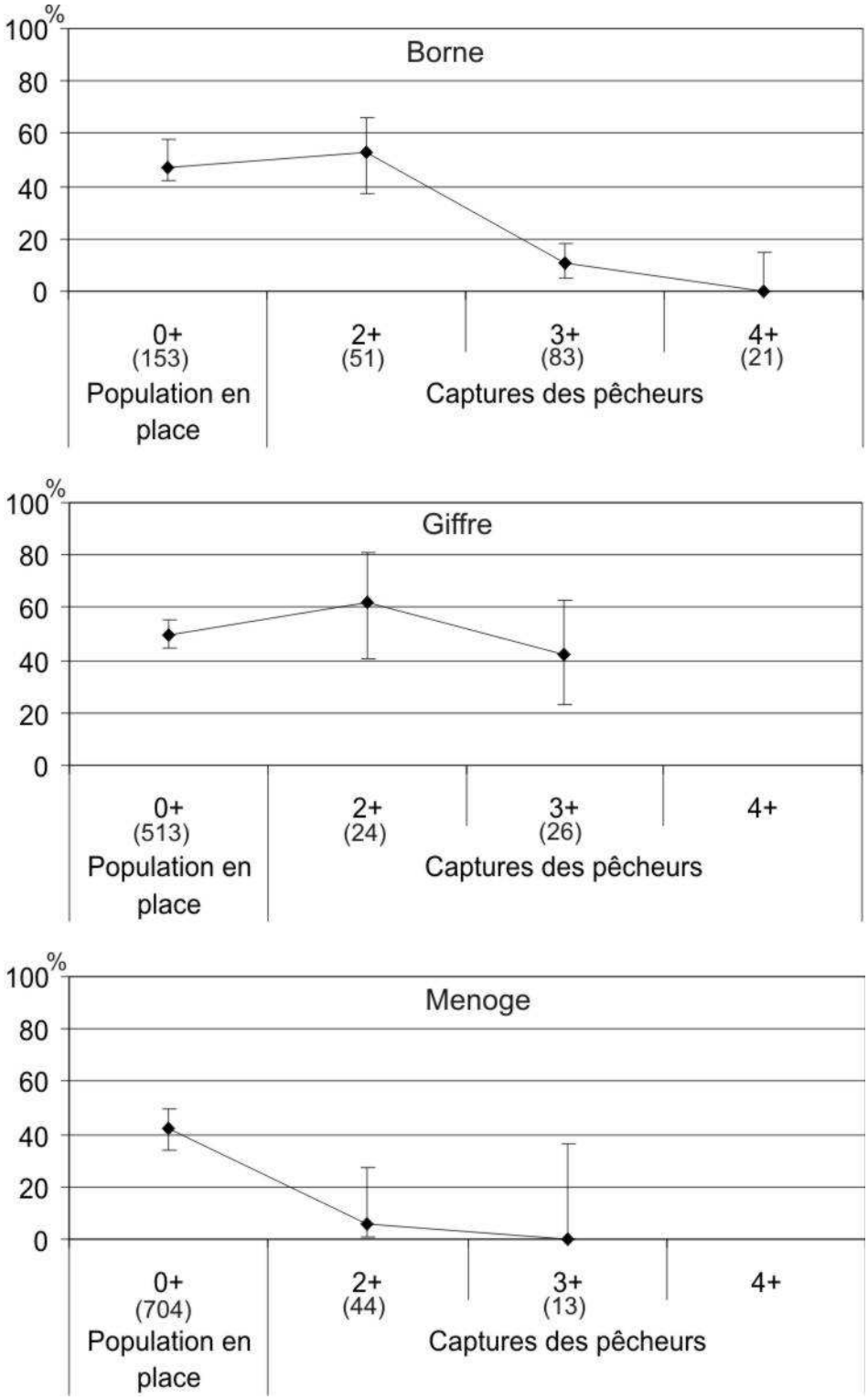


Figure 34. Evolution de la contribution des repeuplements au stade 0+ en place à l'automne et dans les captures des pêcheurs pour la cohorte 2002 sur 3 rivières du département de Haute-Savoie.

Chapitre III. Evaluation de la contribution du repeuplement REM et du recrutement dans les captures par pêche à la ligne dans le bassin des Dranses

Résumé

Une approche concertée entre scientifiques et gestionnaires des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) a été menée dans le bassin des Dranses en Haute-Savoie suite à des études génétiques ayant montré le maintien de populations issues du rameau évolutif méditerranéen (REM) autochtone. Sur cette zone, des déversements d'alevins de souche domestique appartenant au rameau évolutif atlantique (REA) ont été pratiqués durant des décennies. L'étude a donc visé à évaluer et à faire évoluer les pratiques de gestion vers une meilleure prise en compte de la composante REM autochtone des populations de ce système.

L'utilisation des techniques de fluoromarquage des otolithes a permis de suivre, aux stades juvéniles (0+ et 1+), la contribution de deux modes de repeuplement, à savoir les repeuplements traditionnels REA pratiqués à de fortes densités (1,5 ind./m²) et les repeuplements de réhabilitation pratiqués à des faibles densités (0,3 ind./m²) avec des alevins REM nourris. Les résultats indiquent qu'à densité identique, les déversements ATL réalisés avec des alevins nourris ont des contributions (43 % au stade 0+ et 20 % au stade 1+) plus élevées que celles obtenues avec des alevins vésiculés (7 % au stade 0+ et 0 % au stade 1+). Avec une densité cinq fois moindre, les repeuplements de réhabilitation REM montrent une contribution qui est non négligeable au stade juvénile et qui varie peu entre le stade 0+ (21 %) et le stade 1+ (30 %). Quelle que soit la pratique de repeuplement, la grande majorité (70 à 100 %) des juvéniles 1+ est fournie par le recrutement naturel.

Suite aux résultats de plusieurs analyses génétiques et aux suivis de repeuplements, la pratique de repeuplements intensifs en alevins ATL nourris a été abandonnée sur l'ensemble du système des Dranses. Sur une partie du système (Dranse d'Abondance amont) une zone sanctuaire sans repeuplement a été créée et sur le reste un repeuplement temporaire de réhabilitation pratiqué avec des densités faibles en alevins nourris REM a été mis en place. La contribution de ce mode de repeuplement a été évaluée durant quatre années au travers des captures par pêche à la ligne dans 5 zones et pour 3 cohortes.

Les classes d'âge 2+ et 3+ représentent la majorité (77-90 %) des captures des pêcheurs. Pour les 3 cohortes suivies, la contribution des marqués au total des captures ne change pas du stade 2+ au stade 3+. Pour les trois classes d'âge (2+, 3+ et 4+) les taux de marqués ne varient pas significativement d'une cohorte à l'autre.

Pour les trois classes d'âge 2+, 3+ et 4+ réunies et sur l'ensemble des saisons de pêche suivies, les taux de truites marquées dans les captures à la ligne varient de 10 à 30 % selon les zones. L'ensemble des résultats obtenus ainsi que le rapprochement entre scientifiques et gestionnaires ont permis de faire évoluer les pratiques de gestion permettant de mieux prendre en compte les connaissances acquises sur la diversité intra-spécifique de la truite.

Voir publication dans la revue cybium en annexe 7

Chapitre IV. Discussion

IV.1) Faisabilité et fiabilité de la technique de marquage en masse à grande échelle pour étudier la contribution des repeuplements

La technique de marquage des otolithes à l'ARS utilisée à grande échelle est effective à 100% pour la totalité des alevins vésiculés de truite avec une pérennité minimale de 4-5 ans (100 % de marqués) (Caudron et Champigneulle, 2006). Plusieurs études réalisées sur d'autres espèces font également état d'une bonne pérennité du marquage à l'alizarine. Nagiec *et al*. (1995) observent une pérennité du marquage allant jusqu'à 718 jours pour des ombres communs (*Thymallus thymallus*) marqués au stade de larves de 14-15 mm dans un bain de 3-4 heures dans une solution de 70 mg d'ARS/L. Champigneulle et Cachera (données non publiées), pour un lot de corégone (*Coregonus lavaretus*) marqué à un stade très précoce (stade œuf juste avant l'éclosion) par un bain de 3 heures dans une solution d'ARS à 200 mg/L ont obtenu un taux final de marqués à 3 ans de 100%. De même, Eckmann *et al*. (1998) signalent une bonne qualité et une bonne pérennité (jusqu'à 620 jours) du marquage de larves de corégone (*Coregonus albula*) en balnéation de 3 heures dans une solution à 100 mg ARS/L.

Le travail de thèse a permis sur le plan méthodologique de tester la mise en œuvre à grande échelle d'une technique qui s'était révélée satisfaisante et fiable à petite échelle. La faisabilité du changement d'échelle a été montrée par la réalisation du marquage durant trois années de plusieurs millions d'alevins vésiculés, avec diverses origines d'œufs, dans plusieurs piscicultures et sans surmortalité postmarquage constatée en pisciculture. Ceci montre que la technique apparaît performante et fiable et semble particulièrement bien adaptée aux objectifs d'études à grande échelle visant à suivre des d'individus introduits en masse en milieu naturel.

Tout d'abord le fait que le mode opératoire proposé se révèle facile d'emploi et surtout aisément transmissible après une formation simple, permet d'entreprendre des marquages par différents opérateurs dans différentes structures sans mettre en doute la réussite de chaque opération. La concentration de 100 mg/L et la durée de balnéation de 3 heures sont un bon compromis. La concentration utilisée est suffisamment forte pour permettre un marquage en trois heures tout en évitant des mortalités au marquage notées par certains auteurs à des concentrations d'ARS plus élevées (Blom *et al*., 1994 ; Beckman et Schulz, 1996 ; Eckmann *et al*., 1998). Blom *et al*. (1994) ont marqué avec succès (100 % de marqués et faible mortalité) des larves de morue (*Gadus morhua*) par une balnéation de 24 heures dans une solution d'ARS à 100 mg/L, mais des concentrations supérieures (200 et 400 mg/L) avec la même durée ont provoqué d'importantes mortalités. Beckman et Schulz (1996) obtiennent un marquage fiable (100 % de marqués, mortalité faible, persistance minimale de 160 jours) sur des larves de meunier noir (*Catostomus commersoni*) par une balnéation de 12 ou 24 h dans une solution d'ARS de 200-300 mg/L mais une mortalité significative a été observée à partir de 400 mg/L. Pour des larves de corégone (*Coregonus albula*), Eckmann *et al*. (1998) ont obtenu des mortalités faibles à 100 mg ARS/L pendant 3 heures et des mortalités plus fortes (10-100 %) à 150-300 mg ARS/L.

La concentration de 100 mg/L reste suffisamment faible pour ne pas nécessiter un ajustement du PH. La durée de 3 heures de balnéation est compatible avec l'organisation du travail en pisciculture et permet de mener et de surveiller 2 à 3 séries de marquages par jour.

Les techniques alternatives de balnéation avec choc osmotique (CHTC : Alcobendas *et al*., 1991 et calcéine : Molher, 2003) ont l'avantage d'être très courtes mais elles nécessitent une plus étroite surveillance du comportement des alevins vésiculés. La balnéation à la tétracycline avec choc osmotique a cependant été utilisée avec succès dans plusieurs suivis écologiques de populations d'anguille (Alcobendas *et al*., 1991 ; Meunier, 1994) ou d'évaluation de repeuplements en truite (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al.*, 2002). Cette dernière technique, bien que permettant un marquage à 100 % et durable, a cependant l'inconvénient de provoquer sur des alevins vésiculés de truite des mortalités post-marquage pouvant atteindre 10 à 15% (Champigneulle, données non publiées). Ces taux de mortalité sont difficilement acceptables dans le cas d'opérations de marquage de plusieurs millions d'individus car ils peuvent se traduire par la mort de plusieurs centaines de milliers de poissons. De plus, ce colorant ayant un pouvoir antibiotique (Panfili *et al.*, 2002), il est préférable de limiter son usage.

L'alizarine complexone a déjà été employée avec succès à grande échelle (Tsukamoto *et al.*, 1989 a et b) chez plusieurs espèces. L'intérêt de l'utilisation de l'ARS est de fournir des résultats comparables à ceux obtenus avec l'alizarine complexone mais avec un coût significativement moindre (Blom *et al.*, 1994 ; Beckman et Schulz, 1996) ce qui est important pour ces opérations de marquage de grande envergure, comme c'est le cas dans la présente étude.

La principale limite des diverses techniques de fluoromarquage des otolithes est la nécessité de devoir sacrifier le poisson pour rechercher la présence éventuelle d'une marque. La méthode est donc mieux adaptée aux études portant sur les pêcheries (poissons pêchés et prélevés par les pêcheurs) que sur la fraction non exploitée des populations. Des études récentes utilisant la calcéine en balnéation suggèrent des résultats prometteurs (marquage des écailles et des rayons de nageoires) pour des suivis à court terme. En effet, elles présentent l'avantage de permettre la détection du marquage sur des poissons vivants mais le marquage des pièces extérieures n'est pas définitif. Ainsi, Mohler (1997), après une balnéation de 48 heures d'alevins vésiculés (60 jours après éclosion) de saumon atlantique dans une solution de 150 et 250 mg/L de calcéine, a obtenu des taux d'individus marqués à 234 jours post-immersion de respectivement 93 et 97%. L'auteur signale que les marques obtenues avec un bain à 250 mg/L sont plus facilement visibles mais le taux de mortalité est cependant plus élevé (18%). Depuis, Mohler (2003) a montré également la possibilité de marquer des alevins vésiculés de saumon atlantique par 2 balnéations successives : une première balnéation de 3,5 mn dans une solution salée à 5% de NaCl suivie d'un rapide bain de rinçage avant de pratiquer une deuxième balnéation de 3,5 mn dans une solution à 1% de calcéine. 47 jours après le marquage, l'utilisation d'un détecteur de calcéine permettait de repérer de façon non létale la présence d'une marque visible sur les rayons de nageoires. Cependant, ces techniques de marquage utilisant la calcéine ainsi que les méthodes de lecture non létales sont encore insuffisamment validées pour envisager leur utilisation dans le cadre de suivis à grande échelle et à long terme. Par ailleurs, l'utilisation de la calcéine, marqueur se fixant dans les écailles et rayons de nageoires, reste à être autorisée pour des poissons de consommation (Mohler, 2003).

Le deuxième principal inconvénient de la technique de fluoromarquage des otolithes est que le repérage de la marque n'est pas immédiat et qu'il nécessite un travail relativement important en laboratoire (dissection du poisson et préparation de l'otolithe) ainsi que l'utilisation d'un microscope à épifluorescence.

La réussite des opérations de marquages et le fait que la totalité des poissons introduits dans le milieu naturel soit marquée permettent de connaître avec certitude, sur un vaste réseau hydrographique, l'origine (repeuplée ou naturelle) des individus présents dans les populations en place ou exploitées. Par ailleurs il devient possible de comparer les caractéristiques et la dynamique spatio-temporelle de ces deux composantes du recrutement dans les populations en place et dans les pêcheries (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al*., 2002 ; Champigneulle et Cachera, 2003).

La méthodologie peut contribuer à des programmes de biologie de la conservation, même en situation de repeuplement. En effet, le marquage de la totalité de la fraction repeuplée permet le repérage de populations naturellement fonctionnelles se traduisant par une faible contribution des individus marqués.
En outre, la pérennité de la marque jusqu'à un âge élevé permet d'envisager le suivi des poissons marqués jusqu'au stade adulte et dans les captures par pêche à la ligne, ce qui peut permettre d'optimiser la gestion des pêcheries.

IV.2) Dynamique spatio-temporelle de la contribution dans les populations en place

Pour le vaste réseau hydrographique suivi, l'étude à large échelle a montré la forte variabilité spatio-temporelle (0-100%) de la contribution du repeuplement évaluée au stade 0+ en automne, avec une tendance globale à la dominance du recrutement naturel. L'étude confirme à grande échelle les resultats obtenus précédemment à des échelles plus restreintes (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al*., 2002 ;Virbickas and Kesminas, 2002).

Le but de l'étude n'était pas de déterminer à large échelle les facteurs de réussite des pratiques de repeuplement mais les résultats acquis ont néanmoins montré la difficulté d'expliquer les variations spatio-temporelles du taux de marqués observé au stade de juvéniles 0+ en début d'automne sur un large réseau hydrographique. Ainsi que suggéré par Garcia-Marin *et al*. (1999b), cette variabilité pourrait être liée aux nombreux facteurs (climatologie, hydrologie, habitat, démographie, génétique…) qui peuvent agir seuls ou en interaction. Dans le cas présent, certaines variations observées, y compris lorsque les pratiques de repeuplement ne changent pas, incitent à penser que la contribution des repeuplements pourrait être davantage dépendante de facteurs environnementaux et de l'état de la population receveuse au moment du déversement que des pratiques de repeuplements en elles mêmes (stade, période origine des œufs…). Par exemple, pour la cohorte 2004, une baisse générale du taux de 0+ marqués a été observée sur les sites suivis sur plusieurs années. Or l'année 2004 a été caractérisée par des conditions hydrologiques relativement stables qui ont pu favoriser un fort recrutement naturel et ainsi contribuer à limiter la contribution du repeuplement. L'importance de la population sauvage en place comme facteur explicatif de la plus ou moins bonne survie in situ des truites repeuplées a été montrée par Deverill *et al*. (1999). Kelly-Quinn et Bracken (1989) ont montré que la survie post-estivale des alevins relachés était meilleure quand il y avait peu d'alevins sauvages alors que quand la capacité en juveniles était saturée par des alevins sauvages, la contribution à l'automne des alevins introduits était très faible. L'étude à large échelle a permis de montrer que pour la majorité des secteurs suivis, malgré des repeuplements variés et intensifs, les populations de 0+ en place à l'automne étaient composées en majorité de truites issues du recrutement naturel. Par contre, sur quelques zones, représentant 10 à

15% du territoire étudié, certaines populations sont entièrement supportées par les repeuplements. Ces informations ont une importance capitale pour la gestion des pêcheries car un arrêt des repeuplements en truite sur ces secteurs risquerait de provoquer un effondrement de la population en place et pourrait avoir des conséquences négatives sur les captures dans la pêche. Cependant, ces secteurs sont bien localisés et montrent souvent un habitat dégradé. A ce sujet, plusieurs études (Aass, 1993 ; Naeslund, 1992 ; Caudron et Champigneulle, 2007) ont montré que les poissons introduits avaient une forte contribution (60 - 80%) dans des rivières caractérisées par des conditions d'habitats défavorables (présence d'aménagements hydroélectriques, faible potentiel de reproduction, altitude élevée, qualité d'eau altérée). Sur ce type de rivière, l'étude suggère l'importance qu'il y a, avant de totalement arrêter le repeuplement, de prendre en compte l'aspect halieutique, et surtout d'identifier les causes naturelles ou anthropiques de l'absence de populations naturelles et si possible d'y remédier.

La pratique d'inventaires automnaux des populations de truite est très fréquente et la fraction 0+ représente le plus souvent la part dominante de la densité dans le cas de populations soumises à repeuplement. La présente étude montre tout l'intérêt de pouvoir distinguer l'origine du recrutement en juvéniles pour interpréter correctement les données. Les résultats obtenus incitent à formuler une recommandation de prudence quant à la généralisation sur une zone géographique de résultats ponctuels obtenus sur certains secteurs mêmes proches et concernés par des pratiques de repeuplement comparables. Afin d'apporter des réponses pertinentes aux gestionnaires, il semble préférable de mener les évaluations sur des territoires cohérents sur le plan spatial (bassin versant identifié) et administratif (territoires des gestionnaires bien connus) afin de faciliter les prises de décisions, et suffisamment vastes pour couvrir le maximum de conditions différentes. Enfin, les protocoles de suivi devraient préconiser le marquage de la totalité des individus introduits sur la zone d'étude, une bonne répartition spatiale du repeuplement et la collecte de grands échantillons répartis sur des linéaires importants. L'ensemble de ces précautions doit permettre d'aboutir à un diagnostic précis et fiable des repeuplements pratiqués.

IV.3) Contribution dans les captures des pêcheurs

Un point suggéré par le suivi des marqués, au stade 0+ puis dans la pêche, est que les résultats obtenus au stade 0+ en automne ne permettent pas de prédire de façon fiable la contribution des repeuplements dans les captures dans la pêche. La réponse à ce point doit donc reposer sur une étude spécifique des truites pêchées.

Sur l'ensemble du réseau hydrographique étudié, le taux moyen de truites marquées de 33% obtenu dans les captures des pêcheurs peut être considéré globalement comme non négligeable en particulier en raison de la précocité des stades introduits. En effet, de nombreuses études (voir revue bibliographique de Lasenby et Kerr, 2001), ont montré que les contributions à la pêche des lâchers de fingerlings étaient généralement faibles et parfois négligeables alors que les relachers de truites de taille pêchable avaient une contribution plus élevée en relation avec le fait qu'elles étaient capturables dès l'année du relacher. Ce résultat global pourrait donc paraître à première vue satisfaisant quant aux pratiques de gestion utilisées sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie. Cependant ce même résultat permet également d'avancer que, malgré l'importance quantitative du nombre de juvéniles déversés (> 2 millions : densité : 30-200 /100 m²), l'essentiel des captures (67%) par les pêcheurs est

issu de la reproduction naturelle, ce qui constitue, à l'inverse, une remise en cause des repeuplements sur la zone d'étude. Cependant, il est nécessaire de prendre en compte un autre résultat majeur de l'étude des truites pêchées qui est la mise en évidence de fortes variations spatiales (entre 5% et 90%) de la contribution des repeuplements. Ces variations également rapportées sur d'autres rivières françaises (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al*., 2002 ; Gerdeaux *et al*., 2006), peuvent s'expliquer en partie par des différences de qualité de l'habitat conduisant à divers degrés de fonctionnalité des populations en place permettant ou non de garantir un recrutement naturel. Aussi, ces résultats doivent inciter les gestionnaires, plutôt que de réaliser des repeuplements identiques sur tout leur réseau hydrographique, à moduler leur pratique de gestion en fonction de la qualité de l'habitat et de la capacité de la population en place à assurer un recrutement naturel.

L'étude a par ailleurs montré que les individus issus des repeuplements REA domestiques participent préférentiellement aux captures réalisées aux stades jeunes: 2+ et voir même 1+ dans certains secteurs. Par contre le taux de marqués chute fortement aux stades 3+ et 4+, classes d'âge pour lesquelles les truites sont essentiellement issues du recrutement naturel. Ce résultat pourrait être lié à une plus forte capturabilité des truites de repeuplement par la pêche de loisir comparativement aux truites sauvages (Garcia-Marin *et al*., 1998 ; Mezzera et Largiadèr, 2001a).

La possibilité pour les truites de repeuplement de contribuer ou non à la fraie naturelle est un point majeur (Fleming et Petersson, 2001). Dans le cas présent, sachant que les femelles sont matures majoritairement au stade 3+ dans la zone d'étude, les résultats obtenus suggèrent donc qu'en zone ouverte à la pêche, une part importante des truites femelles issues du repeuplement REA domestique serait capturée avant d'atteindre le stade de reproducteur. De ce point de vue, la pêche contribuerait donc à limiter en partie la contribution des truites de repeuplement REA à la reproduction naturelle *in situ*. Ceci pourrait être un point positif dans la mesure où les stocks domestiques peuvent avoir une influence négative sur les populations sauvages (Einum et Fleming, 2001 ; Lassenby et Kerr, 2001 ; Kostow, 2008). Cette même dynamique de la contribution différentielle du repeuplement en fonction de l'âge à la capture par pêche à la ligne a été observée à plus petite échelle sur des zones de rivières repeuplées également à des stades précoces avec des souches domestiques (Mezzera et Largiadèr, 2001a ; Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle et Cachera, 2003).

Par contre, dans le cas de repeuplements utilisant non pas des souches domestiques mais une souche sauvage REM locale, la présente étude a montré (bassins Dr et Me) que les contributions dans les captures des truites REM introduites à un stade précoce ont une dynamique différente avec une stabilité entre les différentes classes d'âge 2+-3+-4+. Ceci suggère que les individus REM (d'origine native) introduits atteindraient davantage le stade géniteur (y compris des femelles) comparativement au REA domestiques. Aussi l'utilisation pour les repeuplements de souches locales bien identifiées semble être une pratique mieux appropriée permettant à la fois d'assurer des captures supplémentaires aux pêcheurs (objectif 1) et de soutenir également à terme le recrutement naturel de la population en place (objectif 2). En outre, de telles pratiques, à condition d'être validées par des études de génétique des populations, seraient plus respectueuses de la diversité génétique intra spécifique existant au sein des populations de truite commune.

IV.4) Prise en compte des resultats dans l'évolution des pratiques de gestion

Le suivi dans les populations en place, pendant plusieurs années, des alevins de truite introduits dans le milieu naturel a permis d'apporter des renseignements importants aux gestionnaires sur leurs pratiques de gestion. L'expérimentation réalisée à large échelle spatiale a permis de remettre en cause sur plusieurs zones les repeuplements en truite tels qu'ils étaient pratiqués puisque la majorité des populations de juvéniles en place y était issue du recrutement naturel. En outre, les résultats génétiques obtenus conjointement (partie I de la thèse), également sur l'ensemble du réseau hydrographique de Haute-Savoie, montrant l'existence de plusieurs populations natives de truites issues du rameau évolutif méditerranéen, ont été pris en compte dans l'établissement de nouvelles stratégies de gestion. Désormais, les pratiques sont différentiées et ajustées selon les zones géographiques en relation avec les résultats des études réalisées. La gestion intègre davantage les aspects de conservation et la réhabilitation des populations de truites autochtones. Cette évolution permet d'envisager une gestion plus durable des populations naturelles de truite, satisfaisant la pêche de loisir tout en conservant la diversité intra-spécifique de cette espèce.

TROISIEME PARTIE

Evaluation de stratégies de gestion de la diversité intra-spécifique testées sur des sites pilotes. Vers une ingénierie de la restauration des populations autochtones ?

Chapitre I. Introduction, présentation des sites pilotes et méthodologie

I.1 Introduction

Chronologiquement la première phase à mener était celle de la description de la diversité intraspécifique et de sa répartition spatiale sur le réseau hydrographique. Cette phase initiale étant réalisée, gestionnaires et scientifiques ont alors été confrontés au maintien de la viabilité des populations natives identifiées. S'est alors posée la question des choix à faire concernant la modification des pratiques actuelles et la mise en place de nouvelles stratégies avec comme objectif la conservation de populations natives existantes et la réhabilitation de populations REM fonctionnelles à partir de populations sources.

Le choix de mesures appropriées à la situation rencontrée puis leur mise en place se sont révélés être délicats à la fois pour les gestionnaires et les scientifiques. Ceci a conduit à mener en concertation entre gestionnaires, généticiens et écologistes, une phase plus opérationnelle consistant à évaluer *in situ* certaines stratégies de conservation et de réhabilitation de populations autochtones REM sur plusieurs sites tests situés sur le bassin des Dranses.

Une étude supplémentaire a également été réalisée afin d'essayer de répondre à un questionnement précis des gestionnaires sur le choix d'un stade d'introduction des alevins dans le cas des repeuplements de réhabilitation REM. Aussi, en utilisant la technique de pluri-marquage des otolithes à l'alizarine RedS, nous avons cherché à évaluer la contribution respective de trois stades d'introduction (alevins vésiculés, alevins démarrées et truitelles de 4-5 cm) de poissons REM dans des petits cours d'eau typiques de zone de montagne.

I.2) Sites d'études et investigations

Les études ont concerné des sites pilotes situés sur le bassin lémanique (Figure 35) déjà caractérisés lors d'études précédentes (Guyomard, 1989a ; Largiadèr *et al*, 1996 ; Launey *et al*. 2003a) et sur lesquels des modifications des pratiques de gestion traditionnelles avaient été réalisées dès le milieu des années 1990. Ces sites ont les caractéristiques suivantes : 1) la possibilité de connaître l'état initial (année i) de la population avant changement de gestion, 2) avoir subi un changement radical des pratiques de gestion entre l'année i et l'année j, 3) posséder une importante collection d'échantillons annuels (années j+n) archivés.

Quatre tests *in situ* ont été conduits à savoir :

1) L'évolution temporelle des caractéristiques génétiques d'une population native REM située sur la Dranse d'Abondance (site A, Figure 35), placée depuis plus de dix ans en zone sanctuaire sans repeuplement et en partant d'une situation initiale peu introgressée.

2) L'évaluation sur deux cours d'eau, l'Ugine (site B, Figure 35) et le Brevon (site C, Figure 35), de la stratégie de repeuplement de réhabilitation à partir d'alevins REM pour tenter de reconstruire des populations fonctionnelles à dominante REM sur des secteurs colonisés par des individus REA.

3) L'évaluation sur une zone amont isolée par un obstacle (site D, Figure 35), de la stratégie d'arrêt du repeuplement REA et du transfert de géniteurs REM pour installer une population fonctionnelle à dominante REM.

4) La recherche d'une production de géniteurs de truite de lac issue de repeuplements REM récemment pratiqués sur les affluents français du Léman (site E, Figure 35). Dans cette étude, il s'agit de savoir si des juvéniles issus des repeuplements REM (souche sédentaire de la Dranse d'Abondance) pratiqués dans des affluents français du Léman participent ou non aux remontées de géniteurs de truite de lac dans ces mêmes affluents.

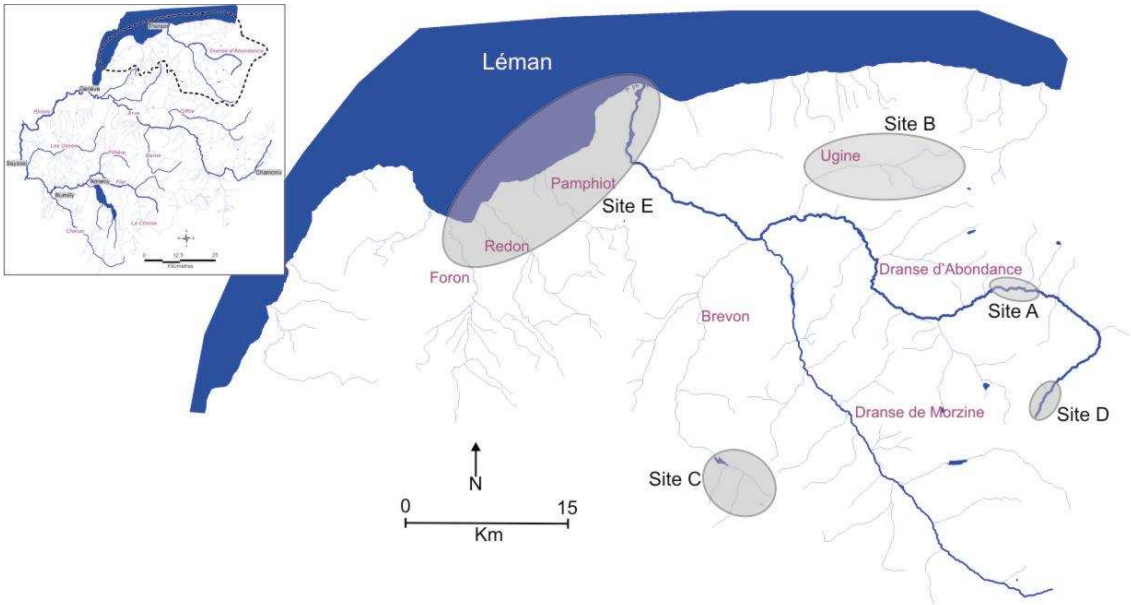


Figure 35. Localisation des différents sites pilotes sur le bassin lémanique utilisés pour tester l'effet sur les populations en place de différentes stratégies de gestion.

I.3) Récoltes et analyses des données

Les protocoles d'échantillonnage (années suivies, cohortes et classes d'âge étudiées) ont été adaptés à chaque site en fonction de la stratégie évaluée. L'échantillonnage des populations a été réalisé par pêche électrique de sondage ou piégeage dans le cas de la Basse-Dranse au cours de la période automne-hiver. Sur chaque poisson échantillonné, des écailles ont été prélevées afin de sélectionner uniquement les individus des cohortes suivies. Un fragment de nageoire (adipeuse ou pelvienne) a été conservé dans un tube eppendorf contenant de l'éthanol (95-96°) en vue des analyses génétiques.

Dans chaque cas, un génotypage a été effectué au niveau de deux marqueurs microsatellites, Str541, Str591, dont l'origine des allèles peut être rattachée sans ambiguïté au REA ou au REM (Estoup *et al*., 2000 ; voir partie I § III.2.2 page 29).

Les méthodes de traitement des données génétiques sont les mêmes que celles utilisées dans la partie I de la thèse (voir partie I § III.2.2 page 29).

Globalement, la méthodologie a consisté à suivre l'évolution temporelle des caractéristiques génétiques des populations en place (ou migrantes pour le test 4) suite aux changements de gestion. Les principaux indicateurs génétiques suivis au cours du temps ont été l'évolution des fréquences alléliques, la variation du taux d'allèles REM et REA dans les populations, l'existence ou non d'un déséquilibre par rapport à la loi de Hardy-Weinberg et de déséquilibre de liaison permettant de mettre en évidence un éventuel croisement récent entre les deux rameaux évolutifs. Etant donné que tous les allèles observées à ces deux loci peuvent être discriminés selon leur origine REA et

REM, les traitements statistiques ont également été réalisés sur des fréquences d'allèles recodés selon leur origine en deux catégories REA et REM. Sur la Dranse d'Abondance (site A), en plus du taux d'allèles atlantiques, le taux réel d'introgression, après retrait des individus purement REA et des F1, a été calculé pour comparer leur évolution respective au cours du temps.
De même, un traitement des individus selon leur génotype a pu être réalisé comme décrit par Mezzera et Largiadèr (2001a et b). Quatre catégories de génotypes ont été distinguées : Atlantique (A) : individus homozygotes pour des allèles d'origine REA aux deux loci ; F1 : individus hétérozygotes présentant un allèle REA et un allèle REM à chaque locus ; Hybride autre que F1 (H) : individus présentant un total de un ou trois allèle REA aux deux locis, ou soit 2 allèles REA au même locus ; Méditerranéen (M) : individus homozygotes pour des allèles d'origine REM aux deux loci.

Chapitre II. Evaluation des stratégies *in situ* sur les sites pilotes

II.1.) Evolution temporelle des caractéristiques génétiques de populations autochtones REM peu introgressées placées en zone sanctuaire

En matière de conservation des populations autochtones la stratégie d'arrêt de tout repeuplement a souvent été préconisée comme méthode privilégiée de conservation de populations de truite commune (Hansen *et al*., 1995 ; laikre *et al*., 1999 ; Almodovar *et al*., 2001 et 2006). Cependant, peu d'évaluations des impacts de cette stratégie ont été conduites en particulier en suivant l'évolution temporelle des fréquences alléliques dans la population suite à l'arrêt des repeuplements REA. Un travail original a donc été mené sur la zone médiane de la Dranse d'Abondance qui présente une population de truite autochtone REM faiblement introgressée et qui n'a plus été repeuplée depuis 1996 (inclus).

II.1.1). Matériels et méthodes

La zone de la Dranse d'Abondance concernée par cette étude a été, jusqu'en 1995 inclus, intensément repeuplée chaque année avec des alevins nourris issus de stocks domestiques REA. La découverte d'une population autochtone de truite REM sur cette rivière (Guyomard, 1989a ; Largiadèr *et al*., 1996) a conduit les gestionnaires à stopper leurs pratiques de repeuplements. Les zones médiane et amont de la Dranse d'Abondance ont été placées en zone sanctuaire sans aucun repeuplement. La zone d'étude n'a pas pu être influencée par des repeuplements pratiqués en aval car la limite aval était constituée par un obstacle infranchissable pendant la période de suivi.

Cette zone a été échantillonnée par pêche électrique en début automne, chaque année de 1995 à 2000 et en 2006.

Les truites capturées ont été mesurées et des écailles ont été prises permettant d'évaluer l'âge par scalimétrie et ainsi de connaître la cohorte d'appartenance de chaque individu. Les truites analysées génétiquement ont été échantillonnées au hasard dans chacune des classes d'âge suivies : 1+, 2+, 3+ et 4+.

L'étude s'est en particulier focalisée sur les caractéristiques génétiques de la population totale en 1995 lorsqu'elle était soumise aux repeuplements REA et en 2000 et 2006 respectivement cinq et onze ans après l'arrêt total de ces repeuplements REA. Les analyses ont porté également sur l'évolution des caractéristiques génétiques entre les différentes classes d'âge (1+ à 4+) pour les cohortes 1994 encore sous dépendance du repeuplement REA puis 1996 et 1997 sous dépendance uniquement du recrutement naturel. Au total, 549 poissons ont été analysés (Tableau 20).

Tableau 20. Quantités de truites analysées par classes d'âge pour chaque année d'échantillonnage (* suivi de la cohorte 1994, § suivi de la cohorte 1996 et # suivi de la cohorte 1997).

Années	1+	2+	3+	4+	Total
1995	14*	16	16	5	51
1996	-	47*	-	-	47
1997	38§	-	20*	-	58
1998	46#	51§	-	26*	123
1999	-	37#	29§	-	66
2000	17	49	49#	17§	132
2006	20	16	23	13	72

II.1.2) Résultats discutés

Les fréquences alléliques observées aux deux loci diagnostiques Str541 et Str591 pour les trois années étudiées et les trois cohortes sont présentées dans le tableau 21.

Tableau 21. Fréquences alléliques aux loci microsatellites diagnostiques Str541 et Str591, hétérozygotie attendue (Hn.b.) et observée (Hobs.) et nombre moyen d'allèles (N allèles) pour les trois années et les trois cohortes suivies ainsi que pour le stock de pisciculture utilisé au cours des années 1990. (En gras : les allèles d'origine REM).

	ANNEES			COHORTES			Stock
Locus	**1995**	**2000**	**2006**	**1994**	**1996**	**1997**	**Pisciculture**
Str541							
(N)	54	132	72	106	136	132	27
130	0,00	0,02	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02
132	0,17	0,07	0,08	0,15	0,04	0,07	0,98
136	**0,83**	**0,91**	**0,91**	**0,85**	**0,95**	**0,92**	**0,00**
H n.b.	0,28	0,17	0,17	0,25	0,10	0,15	0,04
H obs.	0,04	0,16	0,15	0,14	0,09	0,16	0,04
Str591							
(N)	53	132	72	105	136	132	27
149	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,13	0,06	0,05	0,07	0,04	0,08	0,89
152	0,02	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,09
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
166	**0,03**	**0,06**	**0,07**	**0,04**	**0,07**	**0,07**	**0,00**
170	**0,18**	**0,22**	**0,17**	**0,16**	**0,15**	**0,20**	**0,00**
176	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
184	**0,00**	**0,00**	**0,01**	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
186	**0,05**	**0,03**	**0,06**	**0,03**	**0,04**	**0,05**	**0,00**
190	**0,01**	**0,02**	**0,03**	**0,02**	**0,04**	**0,02**	**0,00**
192	**0,04**	**0,06**	**0,09**	**0,10**	**0,04**	**0,08**	**0,00**
194	**0,32**	**0,36**	**0,28**	**0,44**	**0,44**	**0,36**	**0,00**
196	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
198	**0,12**	**0,09**	**0,12**	**0,08**	**0,13**	**0,07**	**0,00**
200	**0,08**	**0,08**	**0,13**	**0,03**	**0,06**	**0,07**	**0,00**
H n.b.	0,82	0,79	0,84	0,76	0,76	0,80	0,20
H obs.	0,75	0,81	0,89	0,74	0,69	0,81	0,22
N allèle	7,5	6,5	6,5	7,5	6	6	2,5

Comparaisons des caractéristiques génétiques entre les années 1995, 2000 et 2006

Seule la population de l'année 1995, encore sous influence des repeuplements REA, n'est pas en équilibre d'Hardy-Weinberg pour les deux loci (P<0,0001) et est également en déséquilibre de liaison (P<0,001). Ce déséquilibre semble s'expliquer par un déficit d'hétérozygotie (P=0,003) due à la présence dans l'échantillon de sept individus domestiques atlantiques purs qui montraient uniquement des allèles atlantiques aux deux loci. D'ailleurs quand ces individus sont retirés de l'analyse, la

population ne montre plus de déviation significative (P>0,05) par rapport à la loi d'Hardy-Weinberg et elle est également en équilibre de liaison (P>0,05).

L'échantillon de l'année 2000 ne dévie plus significativement (P=0,5) des fréquences attendues sous H-W mais reste en déséquilibre de liaison (P<0,0001) montrant l'existence encore récente d'un croisement entre la population REM en place et la population REA introduite. Les déséquilibres observés en 1995 et 2000 restent valables lorsque les tests sont effectués avec les allèles recodés en deux catégories REM et REA. Ceci implique que ces différences sont bien le résultat d'un croisement encore récent entre les deux rameaux évolutifs. Par contre la population échantillonnée en 2006 ne montre plus de déséquilibre de liaison (P=0,16) et ne dévie pas des fréquences attendues sous H-W.

Les fréquences alléliques pour le test multi-locus montrent des différences significatives entre les années 1995 et 2000 (P<0,01) et 1995 et 2006 (P<0,05) mais pas entre 2000 et 2006 (P=0,39). Ces résultats restent identiques en ne considérant que deux catégories d'allèles REA et REM. Ceci semble indiquer que les différences observées s'explique par la présence dans la population de deux catégories d'allèles REM et REA.

Le taux d'allèles atlantiques obtenu en 1995 (16,3%) est significativement plus élevé (P<0,05) que ceux obtenus en 2000 (8,1%) et en 2006 (7%). Par contre il n'y a pas de différence significative (P>0,05) entre les taux d'allèles atlantiques de 2000 et 2006. En 1995, une différence significative (P<0,05) est observée entre le taux d'allèles atlantiques et le taux réel d'introgression. Cette différence s'explique par la présence des sept individus domestiques atlantiques purs essentiellement aux stades 1+ et 2+. En effet, pour ces deux classes d'âge des différences significatives (P<0,05) existent entre ces deux types de taux.
A l'inverse, le taux réel d'introgression ne varie pas significativement (P>0,05) entre les années (Tableau 22).

Tableau 22. Taux d'allèles atlantiques et taux réel d'introgression (en italique) dans les populations par classes d'âge pour les trois années étudiées.

Années	1+	2+	3+	4+	Total
1995	19,6% (14) *6,2% (12)*	29% (16) *4,3% (12)*	3% (16)	0% (5)	16,3% (51) *3,8% (45)*
2000	3% (17)	13,3% (49) *4,7% (42)*	7,6% (49) *1,1% (43)*	0% (17)	8,1% (132) *2,7% (119)*
2006	11,2% (20) *4,4% (17)*	6% (16) *6,6% (15)*	3,2% (23)	3,8% (13)	7% (72) *4,4% (68)*

Ces résultats indiquent que la présence des allèles REA dans la population REM en 1995 s'explique majoritairement par l'existence d'individus présentant un génotype entièrement REA. Ainsi, la baisse du taux d'allèles atlantiques en 2000 et 2006 peut être attribuée à la perte de ces individus REA suite à l'arrêt du repeuplement. Par contre, il semble que malgré cet arrêt du repeuplement et après environ 4-5 générations, les allèles REA qui ont introgressé la population REM persistent.

L'étude de la répartition des génotypes (Figure 36) confirme la perte des individus de génotype A dans les populations entre 1995, 2000 et 2006. Par contre le taux d'individus de génotype H reste constant. En outre, la présence du génotype F1 en 2000 mais surtout en 2006 dans les classes d'âge 1+ et 2+ indique que des géniteurs REA persistent dans la population en place.

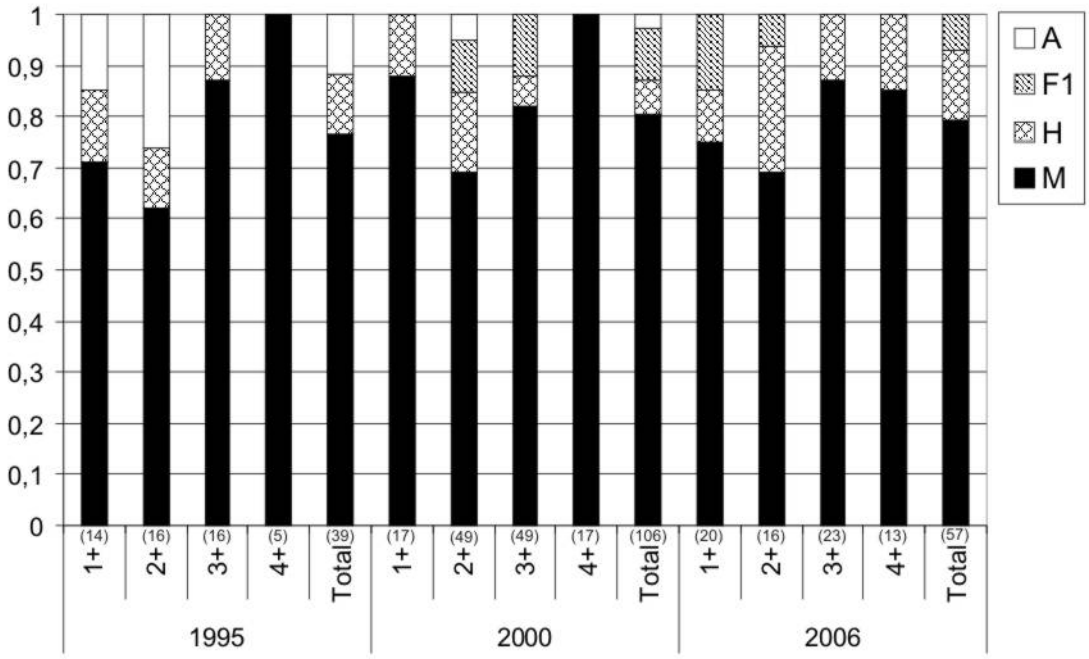


Figure 36. Distribution des fréquences relatives des catégories de génotype par classes d'âge pour les 3 années étudiée. (A : Atlantique ; F1 : hybride de première génération ; H : Hybride autre que F1 ; M : Méditerranéen).

Comparaisons des caractéristiques génétiques entre les cohortes 1994, 1996 et 1997

Seule la cohorte 1994, encore sous influence des repeuplements REA, n'est pas à l'équilibre H-W pour le test multi-loci (P<0,0001). Cette cohorte montre également un déficit d'hétérozygotie (P<0,01). Ce déséquilibre semble influencé par la présence au sein de cette cohorte de six individus domestiques atlantique purs. Quand ces individus sont retirés de l'analyse, la cohorte 1994 ne dévie plus significativement (P=0,34) des fréquences attendues sous H-W. Les tests réalisés avec les allèles recodés en deux catégories REM et REA montrent les mêmes résultats indiquant que ces déséquilibres sont bien le résultat du croisement entre les deux rameaux.

Les deux autres cohortes 1996 et 1997, sous influence uniquement du recrutement naturel respectent la loi d'Hardy-Weinberg (P>0,05).

Les trois cohortes ne sont pas en équilibre de liaison avec des tests hautement significatifs (P<0,0001) pour les cohortes 1994 et 1997 et significatif (P<0,05) pour la cohorte 1996. Les tests de déséquilibre de liaison avec les allèles recodés sont hautement significatifs (P<0,0001) entre toutes les cohortes. Ces résultats indiquent que les deux premières cohortes suivant l'arrêt des repeuplements REA (1996 et 1997) restent encore sous influence des croisements passés entre les rameaux REA et REM.

Les fréquences alléliques pour le test multi-locus réalisé en considérant l'ensemble des allèles montrent des différences hautement significatives (P<0,001) entre la cohorte 1994 sous influence des repeuplements REA et les deux cohortes 1996 et 1997 sous influence du recrutement naturel. Une différence moins significative (P<0,05) est également présente entre les fréquences alléliques des cohortes 1996 et 1997. Les tests réalisés en considérant que deux catégories d'allèles REA et REM ne montrent plus qu'une différence significative (P<0,001) entre la cohorte 1994 et 1996.

Ce résultat signifie que la différence entre la cohorte 1994 et 1997 s'estompe en raison de l'apparition d'allèles REA par le biais d'individus F1 dans la cohorte 1997. L'étude des résultats bruts du génotypage signale pour la cohorte 1997 la présence dans l'échantillon de 12% d'individus de génotype F1 (Figure 37).

Tableau 23. Taux d'allèles atlantiques et taux réel d'introgression (en italique) dans les populations par classes d'âge pour les trois cohortes suivies.

Cohortes	1+	2+	3+	4+	Total
1994	19,6% (14) *6,25% (12)*	13,7% (46) *4,4% (40)*	7,5% (20) *2,7% (18)*	6,7% (26) *3% (25)*	11,6% (106) *3,9% (95)*
1996	5,2% (38) *1,4% (36)*	5,2% (52) *2,5% (49)*	5,2% (29) *1,8% (27)*	0% (17)	4,6% (136) *1,7% (129)*
1997	7,6% (46) *2,4% (41)*	8,7% (37) *2,3% (32)*	7,6% (49) *1,7% (43)*	-	7,9% (132) *2,1% (116)*

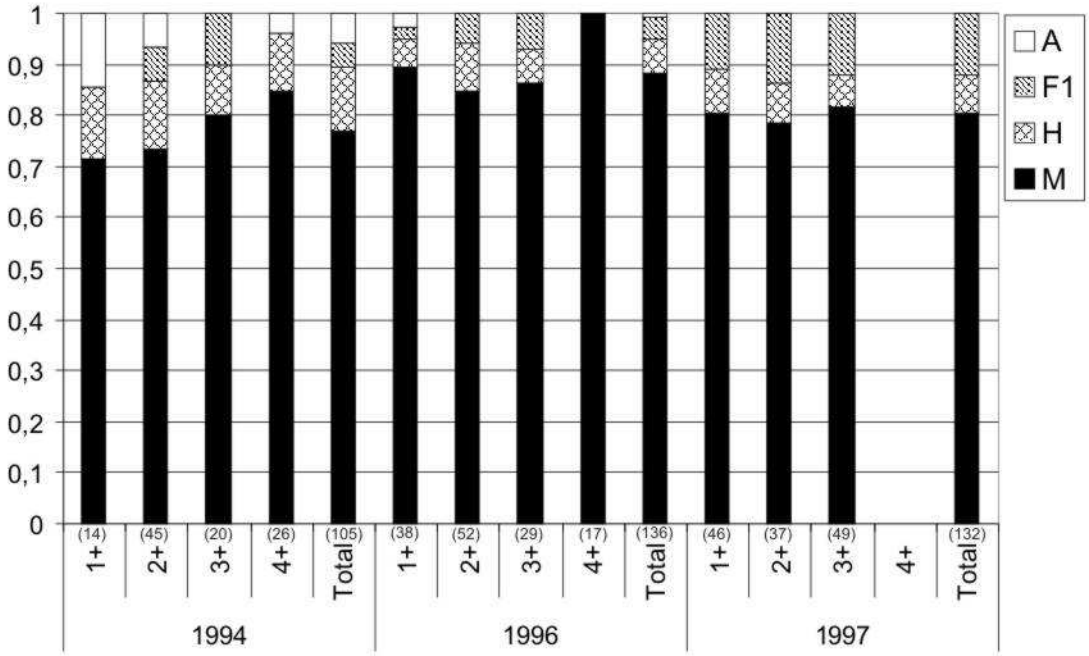


Figure 37 Distribution des fréquences relatives des catégories de génotype par classes d'âge pour les 3 cohortes suivies. (A : Atlantique ; F1 : hybride de première génération ; H : Hybride autre que F1 ; M : Méditerranéen).

Le taux d'allèles atlantiques de la cohorte 1994 (11,6%) est significativement (P<0,05) plus élevé que celui de la cohorte 1996 (4,6%) mais est statistiquement comparable (P>0,05) à celui de la cohorte 1997 (7,9%) (Tableau 23). Aucune différence significative n'a été trouvée entre le taux réel d'introgression des cohortes étudiées. Ce résultat indique que, même après l'arrêt des repeuplements REA, l'introgression de la population REM continue à persister dans les cohortes pourtant soumises uniquement au recrutement naturel. Des différences significatives (P<0,05) entre les taux d'allèles atlantiques et les taux réels d'introgression ont été trouvées pour les trois cohortes.

La disparition des individus de génotype A est également visible entre la cohorte 1994 encore sous influence des repeuplements REA et les cohortes 1996 et 1997 sous influence uniquement du recrutement naturel (Figure 37). Par contre le taux de génotype H reste stable et la présence de génotype F1 dans les cohortes qui ne sont plus sous influence des repeuplements REA indiquent que des géniteurs REA doivent persister dans la population en place.

L'ensemble des résultats montre qu'une population de truite REM autochtone placée en zone sanctuaire retrouve rapidement un équilibre par rapport à H-W après l'arrêt des repeuplements REA. Le retour de cet équilibre s'explique essentiellement par la perte directe dans la population des individus purs REA. Par contre, après 10 années sans repeuplements REA, un déséquilibre de liaison est toujours présent entre les deux loci diagnostics étudiés et les allèles d'origine atlantique qui ont introgressé la population REM persistent. Les résultats obtenus sur la Dranse d'Abondance sont similaires à ceux observés récemment par Araguas *et al*. (2008) dans des populations des Pyrennées Espagnoles. Ces auteurs ont détecté une introgression significative sur des populations de truites autochtones placées en zone sanctuaire sans repeuplements depuis 9 ans. Poteaux *et al*. (1998) ont montré qu'un arrêt des repeuplements pendant 5 années n'était pas suffisant pour éliminer l'introgression génétique due aux repeuplements passés dans une population REM autochtone.

Aussi, si l'arrêt des repeuplements REA est une mesure nécessaire de conservation des populations autochtones REM, elle n'est cependant pas suffisante pour réduire ou supprimer l'introgression lié aux repeuplements historiques. Ces résultats doivent donc inciter les scientifiques et gestionnaires à également évaluer des stratégies de réhabilitation complémentaires en suivant leurs effets dans le temps. C'est l'objet de premières études exploratoires entreprises dans le bassin des Dranses et qui sont présentées ci-dessous.

II.2) Effet d'un transfert de géniteurs REM sur la zone amont de la Dranse d'Abondance colonisée par une population REA domestique

La stratégie de transfert de poissons dans un but de conservation ou de maintien d'espèces menacées ou de populations natives a été utilisée chez plusieurs espèces (Stockwell *et al*., 1995 ; Moritz, 1999 ; Schmetterling, 2003). Dans le cas de la truite commune, il n'y a, à notre connaissance, encore aucune donnée publiée concernant le suivi d'individus transférés dans le but d'installer une population fonctionnelle afin d'augmenter l'aire de répartition d'une population native préalablement identifiée.

La stratégie de transfert temporaire de géniteurs sauvages REM a pu être testée sur un secteur isolé à l'amont de la Dranse d'Abondance dans le but de réhabiliter une population naturelle REM sur un secteur abritant une population non native REA.

II.2.1) Matériels et méthodes

Le site test se situe en zone apicale sur la Dranse d'Abondance compris entre 1150 et 1300 m d'altitude en amont d'un obstacle naturel infranchissable vers l'amont. Ce secteur de 3 km de long présente une pente de 5% et une largeur de 5-6 m en moyenne.

Les résultats d'analyses génétiques réalisées sur des truites échantillonnées en 1995 (Launey *et al*. 2003a) ont montré une situation très contrastée avec un taux d'allèles atlantiques de 78% à l'amont de l'obstacle et de seulement 12 % à l'aval immédiat de l'obstacle. Aussi, dès 1996, les pratiques de gestion qui consistaient à repeupler le cours d'eau avec des alevins nourris REA ont été modifiées et la population a été suivie : de 1996 à 1998, aucun apport extérieur de truite n'a été pratiqué. Ensuite, en décembre 1999 puis en août et décembre 2000, un total de 223 individus sauvages d'âge 2+ à 6+ a été prélevé sur la Dranse d'Abondance au niveau de la zone faiblement introgressée et transféré à l'amont de l'obstacle infranchissable sur le secteur d'étude. Les individus transférés en décembre ont pu être sexés (Tableau 24). Chaque individu transféré a été marqué par ablation de la nageoire adipeuse, elle-même conservée dans l'éthanol en vue des analyses génétiques. Ceci nous a permis lors de l'échantillonnage de 2003 de distinguer les individus transférés de ceux issus du recrutement naturel afin de ne pas les échantillonner. Ainsi, l'étude des caractéristiques de la population en place après les transferts a uniquement porté sur la fraction issue du recrutement naturel.

Tableau 24. Quantités et caractéristiques des poissons transférés en amont de l'obstacle infranchissable sur le site amont de la Dranse d'Abondance.

	Gamme de taille	Classe d'âge	Femelle	Mâle	Immature	Total
Décembre 1999	135-280 mm	1+ - 6+	26	50	7	83
Décembre 2000	150-360 mm	1+ - 6+	22	30	11	63
Août 2000	145-375 mm	1+ - 6+	-	-	-	77

Un suivi a été entrepris sur le site d'étude afin d'évaluer l'évolution temporelle des caractéristiques génétiques de la population d'adultes en place ainsi que son état démographique. Ainsi pendant 4 années consécutives de 1996 à 1999, puis en 2003 la population a été échantillonnée par pêche électrique sur un secteur de 580 m de long et d'une largeur moyenne de 6,5 m (3770 m² de surface) situé sur la partie aval. En 1997, 1998, 2000 et 2003 la population a été également échantillonnée sur un second secteur long de 500 m et large en moyenne de 4,8 m (2400 m² de surface) situé sur la partie

amont. Chaque truite échantillonnée a été comptabilisée et des écailles ainsi qu'un morceau de nageoire ont été prélevés. Après estimation de l'âge par scalimétrie, seules les truites d'âge 2+ et 3+ ont été analysées génétiquement. Les quantités finales analysées sont présentées dans le tableau 25. Les faibles effectifs analysés en particulier pour le secteur amont et pour la période sous influence uniquement du recrutement naturel sont en rapport avec la faiblesse de la population en place. En 1998, un inventaire quantitatif a été réalisé sur chacun des secteurs et a permis d'estimer à 54% l'efficacité moyenne de la technique de pêche de sondage pratiquée de façon standardisée. Cette estimation a permis d'évaluer les effectifs de truites d'âge 2+ et 3+ en place chaque année.

Tableau 25. Quantité de truites 2+ et 3+ analysées pour chaque année d'échantillonnage sur le secteur d'étude de la Dranse d'Abondance amont.

Année d'échantillonnage	Secteur aval			Secteur amont		
	2+	3+	Total	2+	3+	Total
1996	39 (1994)	14 (1993)	53	-	-	
1997	10 (1995)	15 (1994)	25	8 (1995)	8 (1994)	16
1998	22 (1996)	4 (1995)	26	0 (1996)	7 (1995)	7
1999	21 (1997)	7 (1996)	28	-	-	
2000	17 (1998)	8 (1997)	25	-	4 (non analysés)	
2003	60 (2001)	34 (2000)	94	19 (2001)	15 (2000)	34

Population sous influence des repeuplements REA et du recrutement naturel
Population sous influence unique du recrutement naturel
Population sous influence du recrutement naturel après transfert des géniteurs REM

Les prélèvements de 2+ et 3+ réalisés en 1996 et 1997 s'intéressent à 3 cohortes (93-94-95) influençables par les pratiques de repeuplement. Ceux de 1998 et 1999 s'intéressent aux cohortes (96-97) uniquement sous dépendance du recrutement naturel avant transfert. Enfin, l'échantillonnage de 2003 (cohortes 00-01) permet d'étudier la population issue du recrutement naturel de l'ensemble « géniteurs transférés et géniteurs en place » et ainsi d'évaluer la contribution de la descendance de ces géniteurs transférés sur la population d'adulte en place (Tableau 25).

Enfin des analyses génétiques sur les mêmes marqueurs que ceux utilisés sur la population *in situ* ont été pratiquées afin de connaître les caractéristiques génétiques (1) de la souche domestique utilisée lors des derniers repeuplements REA et (2) des géniteurs sauvages REM transférés sur la zone d'étude.

II.2.2) Résultats discutés

Les fréquences alléliques observées dans les échantillons des populations étudiées et des géniteurs transférés sont présentées dans le tableau 26. Les résultats indiquent en particulier sur le secteur aval la présence d'allèles REM à des fréquences non négligeables dans les populations en place avant les transferts de géniteurs. Ceci indique qu'historiquement la population REM autochtone de la Dranse d'Abondance a colonisé cette partie amont du réseau hydrographique. Les résultats obtenus en 2003, après transferts des géniteurs, sur les individus 2+ et 3+ issus du recrutement naturel

montrent sur le secteur aval et amont l'apparition respectivement de deux (166 et 194) et trois (166, 190 et 194) nouveaux allèles REM présents uniquement dans la population transférée. Ces indications sont un signe que le recrutement naturel issu des individus transférés en 1999 et 2000 a contribué à la population d'adultes en place en 2003.

Tableau 26. Fréquences alléliques aux loci microsatellites diagnostics Str541 et Str591, hétérozygotie attendue (Hn.b.) et observée (Hobs.) et nombre moyen d'allèles (N allèle) des populations naturelles pour chaque année étudiée et des populations transférées. (En gras : les allèles d'origine REM).

	Secteur Aval						Secteur Amont		Individus transférés		
	1996	1997	1998	1999	2000	2003	1997	2003	Déc. 1999	Déc. 2000	Août 2000
Str541	(53)	(25)	(26)	(28)	(24)	(94)	(16)	(34)	(41)	(28)	(39)
130	0,04	0,06	0,08	0,05	0,06	0,01	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00
132	0,66	0,70	0,27	0,29	0,42	0,32	0,88	0,10	0,05	0,04	0,05
136	**0,30**	**0,24**	**0,65**	**0,66**	**0,52**	**0,66**	**0,06**	**0,90**	**0,95**	**0,96**	**0,95**
Hn.b.	0,48	0,46	0,50	0,49	0,56	0,45	0,23	0,19	0,09	0,07	0,10
Hobs.	0,51	0,44	0,54	0,61	0,58	0,53	0,25	0,15	0,10	0,07	0,10
Str591	(53)	(25)	(25)	(28)	(25)	(94)	(16)	(34)	(41)	(27)	(38)
150	0,58	0,64	0,40	0,36	0,28	0,24	0,72	0,13	0,00	0,02	0,04
152	0,09	0,18	0,08	0,05	0,18	0,11	0,19	0,01	0,00	0,02	0,00
166	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,03**	**0,00**	**0,03**	**0,05**	**0,06**	**0,08**
170	**0,13**	**0,06**	**0,26**	**0,29**	**0,24**	**0,20**	**0,03**	**0,21**	**0,18**	**0,19**	**0,21**
184	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,02**	**0,01**
186	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,04**
188	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,01**	**0,00**	**0,00**
190	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,06**	**0,10**	**0,09**	**0,00**
192	**0,08**	**0,06**	**0,08**	**0,11**	**0,10**	**0,12**	**0,03**	**0,09**	**0,22**	**0,09**	**0,11**
194	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,10**	**0,00**	**0,28**	**0,22**	**0,24**	**0,38**
196	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,04**	**0,00**	**0,00**
198	**0,04**	**0,00**	**0,08**	**0,09**	**0,02**	**0,07**	**0,03**	**0,16**	**0,17**	**0,13**	**0,07**
200	**0,08**	**0,06**	**0,10**	**0,09**	**0,18**	**0,13**	**0,00**	**0,03**	**0,00**	**0,15**	**0,07**
202	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,02**	**0,00**	**0,01**	**0,00**	**0,00**	**0,01**	**0,00**	**0,00**
Hn.b.	0,64	0,56	0,76	0,77	0,80	0,85	0,46	0,83	0,84	0,86	0,79
Hobs.	0,57	0,40	0,80	0,79	0,80	0,82	0,31	0,88	0,80	0,85	0,79
N allèle	5,0	4,0	4,5	5,0	4,5	6,0	4,0	5,5	5,5	6,0	5,5

L'ensemble des tests a montré que les 3 populations de géniteurs REM transférés ne déviaient pas de la loi d'H-W et étaient en équilibre de liaison.

Sur le secteur aval, les échantillons de 1996 et 1997 sous influence des repeuplements REA, ne montrent pas de déviation par rapport à la loi de H-W mais les tests indiquent un déséquilibre de liaison ($P<0,05$) en utilisant l'ensemble des allèles ou les allèles recodés en deux catégories REM et REA. Ces résultats indiquent qu'un croisement récent existe entre les deux rameaux, probablement soutenu par les repeuplements REA. Après arrêt des repeuplements REA, les échantillons de 1998, 1999 et 2000, sous influence unique du recrutement naturel, ne dévient pas par rapport à H-W et retrouvent un équilibre de liaison. Par contre, en 2003, le test réalisé avec l'ensemble des allèles montre une déviation significative ($P=0,019$) par rapport à H-W alors que le test avec les allèles recodés ne montre pas de déviation ($P=0,34$). Cette déviation peut s'expliquer par l'apparition de nouveaux allèles REM au sein de la population introduite suite aux transferts de géniteurs.

Sur le secteur amont présentant suffisamment d'effectifs pour être étudié en 1997 et 2003, les populations sont toutes deux en déséquilibre de liaison (P<0,05) pour les tests réalisés avec et sans les allèles recodés.

Les tests sur les fréquences allèliques montrent que les différences significatives obtenues entre la période sous repeuplement REA (1996, 1997) et celle sous influence du recrutement naturel (1998, 1999 et 2000) s'expliquent d'avantage par une variation des fréquences des catégories d'allèles REA et REM entre les deux périodes que par une différence au sein d'un rameau. Cette différence de fréquence pourrait donc être une conséquence de l'arrêt des repeuplements REA. Par contre, entre la période avant et après transferts de géniteurs, les différences significatives de fréquences allèliques s'expliquent par une variation des fréquences au sein des allèles REM. Cette différence pourrait être le résultat de l'apparition dans la population de nouveaux allèles REM apportés par les géniteurs transférés.

L'analyse temporelle de l'évolution du taux d'allèles REM et des fréquences des catégories de génotypes dans les populations en place au cours des différentes périodes montre des différences entre les deux secteurs (Figure 38 et 39).

Sur le secteur aval, le taux d'allèles REM qui est faible mais non négligeable en 1996 et 1997 augmente significativement dès 1998 représentant la première cohorte après arrêt des repeuplements REA et reste ensuite stable y compris en 2003 après transferts des géniteurs (Figure 38). Des résultats similaires sont observés concernant l'évolution de la fréquences des catégories de génotypes avec une baisse dès l'année 1998 du taux de génotype A et une augmentation du génotype M. Les génotypes F1 et H continuent à être majoritairement présents au cours du temps (Figure 39). Une évolution identique est observée sur la classe d'âge 2+ étudiée pour différentes cohortes (Figure 39).

Sur ce secteur aval, les résultats ne permettent pas de distinguer l'effet génétique de l'arrêt des repeuplements REA de celui des transferts de géniteurs REM. En effet, ils ne permettent pas de mettre en évidence un effet significatif de la descendance issue des géniteurs transférés sur l'évolution du taux d'allèles REM puisque suite à l'arrêt des repeuplements REA une augmentation significative de ce taux a déjà été observée. Le seul effet génétique observable est l'apparition de deux nouveaux allèles REM dans la population suite aux transferts de géniteurs REM.

Sur le secteur amont, le taux d'allèle REM est très faible (8%) en 1997 et nul en 1998 alors qu'il augmente significativement (P<0,001) pour atteindre 88% en 2003 (Figure 38). L'étude de la classe d'âge 2+ des cohortes 1995 sous influence des repeuplements REA et 2003 sous influence des transferts de géniteurs REM permet de mettre en évidence un effet génétique important de ces transfert de géniteurs sur la population en place. En effet, le taux d'allèles REM de la classe d'âge 2+ passe de 0 à 100% entre 1997 et 2003 ce qui correspond également à une évolution de 0 à 100% du génotype M entre les cohortes 1995 et 2001 (Figure 39).

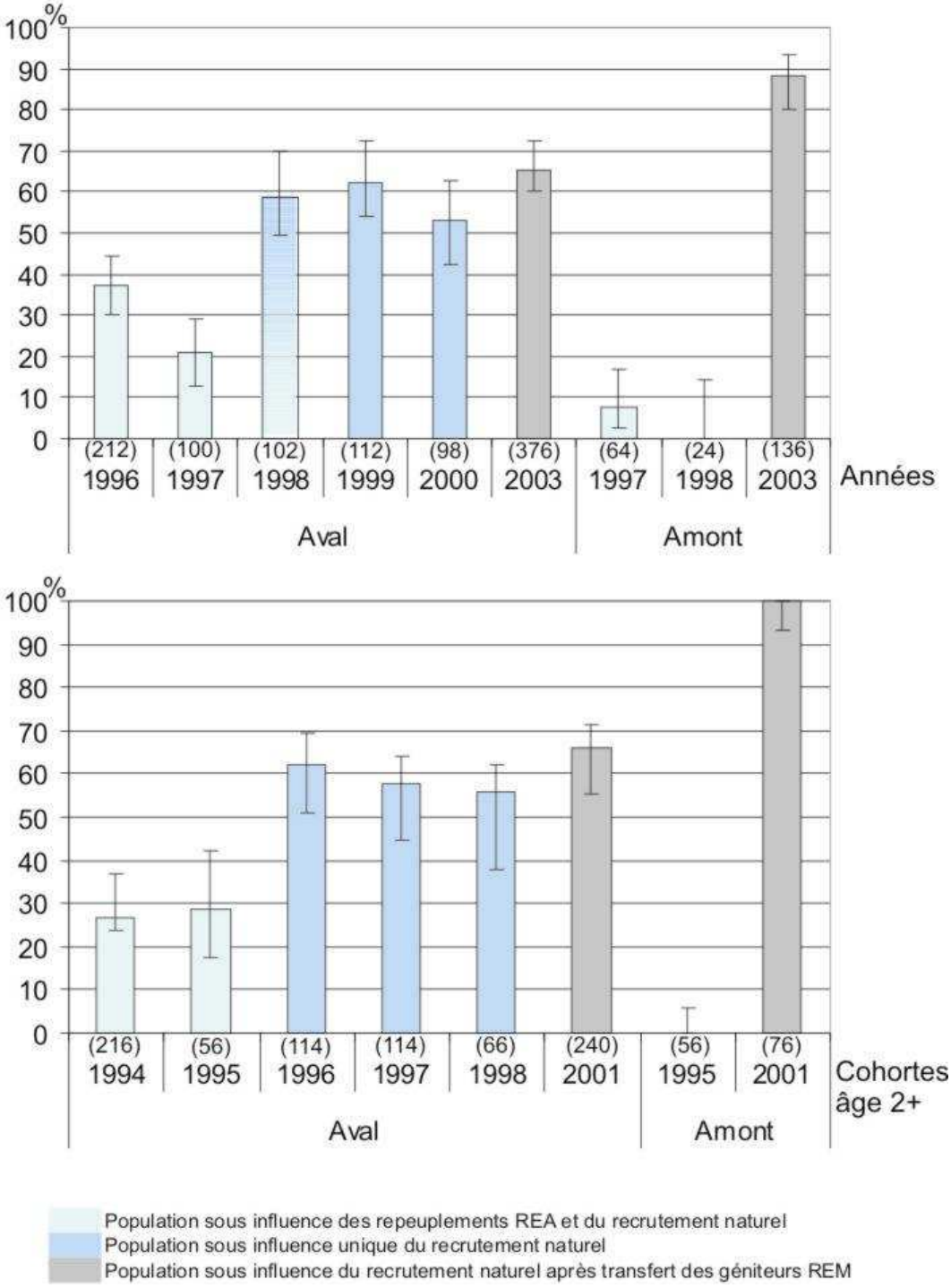


Figure 38. Taux d'allèles REM obtenus dans les échantillons prélevés sur les deux sites d'études de la Dranse amont pour les différentes années étudiées et pour la classe d'âge 2+ pour différentes cohortes. (Entre parenthèses : nombre d'allèles utilisé pour le calcul).

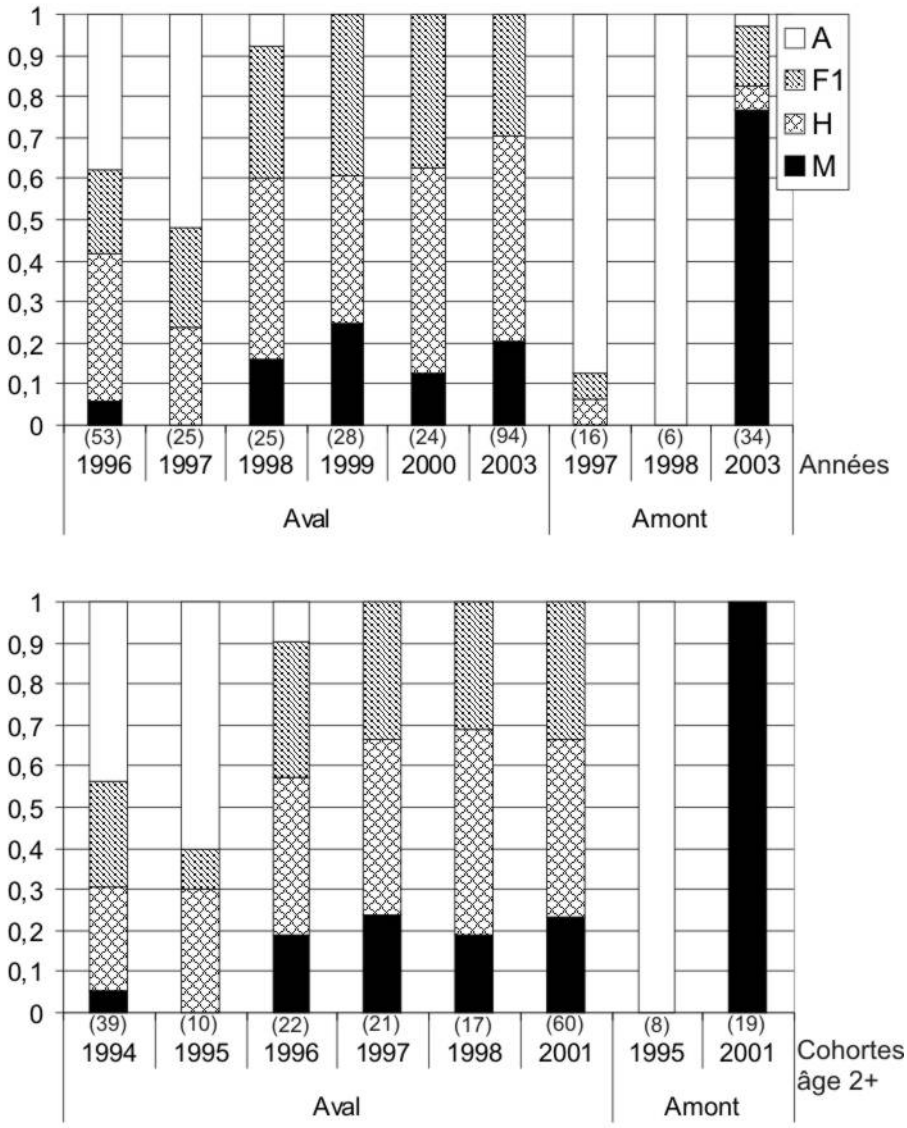


Figure 39. Distribution des fréquences relatives des catégories de génotype pour l'ensemble des classes d'âge 2+ et 3+ pour les différentes années étudiées et pour la classe d'âge 2+ pour différentes cohortes suivies. (A : Atlantique ; F1 : hybride de première génération ; H : Hybride autre que F1 ; M : Méditerranéen).

Sur le plan démographique (Figure 40), la densité d'individus 2+ et 3+ baisse de manière non significative entre la période sous influence du repeuplement REA et celle sous influence du recrutement naturel avant transferts de géniteurs. Globalement cette densité est faible à très faible au cours de ces deux périodes avec des valeurs comprises entre 1,2 et 2,5 individus / 100 m² sur le secteur aval et entre 0,2 et 1,8 individus / 100 m² sur le secteur amont. Par contre, en 2003 après effet du transfert de géniteurs, les densités sont multipliées respectivement par 6 et 3,5 sur les secteurs amont et aval par rapport à celles observées avant transferts (Figure 40). Ainsi, les densités observées en 2003, respectivement de 1,6 individus / 100 m² en amont et de 4,6 individus / 100 m² en aval sont plus conformes à celles rencontrées dans des populations naturelles fonctionnelles en torrent de montagne.

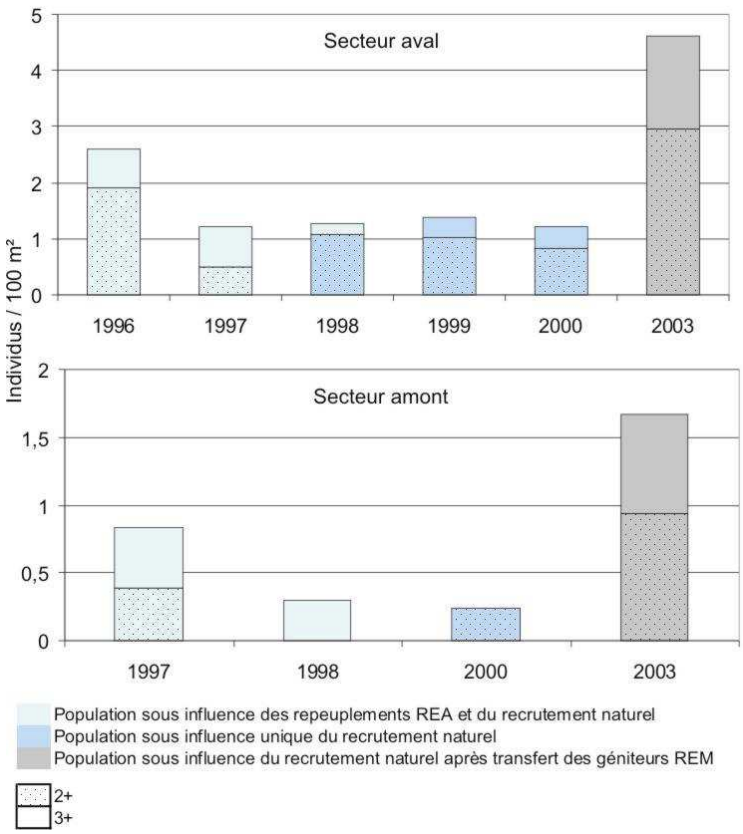


Figure 40. Densité estimée de la population d'adultes d'âge 2+ et 3+ pour chaque année étudiée sur les deux secteurs suivis sur la Dranse d'Abondance amont.

L'ensemble des résultats indique donc que sur le secteur aval, un effet génétique significatif initial a été obtenu par simple arrêt des repeuplements REA avec en particulier une augmentation du taux d'allèle REM allant de 20 à 40%. Sur ce secteur, les transferts de géniteurs n'ont pas permis une augmentation globale du taux d'allèles REM mais leur effet génétique semble visible par l'introduction de nouveaux allèles REM dans la population. Par contre, sur le secteur amont, les transferts de géniteurs semblent avoir permis de remplacer la population REA installée et soutenue grâce aux repeuplements par une population REM fonctionnelle. En effet, entre les années 1995, 1998 et l'année 2003, les taux d'allèles REM et REA s'inversent totalement passant d'une population quasiment 100% REA à une population 100% REM. En outre, sur ce secteur contrairement à l'aval, aucun signe tangible de croisement entre les deux rameaux n'a été observé. L'étude suggère l'existence d'effets quantitatifs (sur les fréquences allèliques) liés à l'importance relative entre la taille de la population réceptrice et celle de la population transférée. Une hypothèse permettant d'expliquer cette situation serait que sur le secteur amont la population avant les transferts de géniteurs était caractérisée par un recrutement naturel nul Cette caractéristique expliquerait également les faibles densités présentes sur ce secteur en 1998 et 2000 lorsque la population était sous influence du recrutement naturel. Ainsi, l'introduction de géniteurs REM adaptés à ce type de milieu très apical aurait permis l'installation par recrutement naturel d'une population REM sans croisement avec les individus REA présents en faible quantité.

Sur les deux secteurs, les transferts de géniteurs semblent avoir permis d'augmenter de manière importante la densité de la population d'adultes d'âge 2+ et 3+ en place.

II.3) Le repeuplement de réhabilitation REM comme une stratégie de réhabilitation d'une population MED sur la rivière Ugine colonisée par une population REA

Résumé

En utilisant la population de truite autochtone de la Dranse d'Abondance comme population source, une tentative d'extension de son aire de répartition a été réalisée en essayant d'implanter une composante REM dans la population dominante REA persistant sur l'Ugine, le principal affluent de la Dranse d'Abondance. Une stratégie de repeuplement de réhabilitation a été testée en utilisant des juvéniles produits par un stock de géniteurs captifs élevés en pisciculture et issus de géniteurs sauvages REM capturés dans la population peu introgressée de la Dranse d'Abondance.

En 1995 et 1998, deux premiers lâchers quantitativement faibles de truites REM ont été effectués conjointement aux repeuplements traditionnels avec des individus REA. A partir de 1999 et jusqu'en 2003, les repeuplements traditionnels ont été stoppés et remplacés par une introduction chaque année sur la zone d'étude d'environ 12 000 juvéniles REM.

Afin d'estimer l'aptitude de ces repeuplements à installer une population fonctionnelle, une méthode originale couplant technique de fluoromarquage des otolithes et analyses génétiques a été utilisée.

Le fluoromarquage des otolithes pratiqué sur la totalité des alevins déversés a montré des contributions significatives du repeuplement REM dans la population de 0+ en place à l'automne avec des taux variant de 34,3% à 61,4%.

L'évolution des caractéristiques génétiques de la population de 0+ produite par le recrutement naturel a été suivie par analyse des sujets non marqués. Le suivi temporel réalisé entre 1995 et 2003 sur cette zone a mis en évidence une remontée importante de la fréquence des allèles méditerranéens dans la population naturelle de 0+ depuis la mise en place des repeuplements utilisant des individus REM. Entre 1995 et 2003, le taux d'allèles méditerranéens chez les 0+ non marqués des échantillons examinés passe de 0% à 60%.

Cette expérimentation est une première évaluation de la stratégie de réhabilitation d'une population par un repeuplement utilisant des juvéniles REM produits à partir d'un stock de géniteurs captifs.

Voir publication dans la revue Journal of Fish Biology en annexe 8

II.4) Mise en évidence d'un flux génique entre repeuplement REM et population REA sur la rivière Brevon

En complément de l'investigation menée sur la rivière Ugine, un suivi des repeuplements REM a pu également être réalisé sur un autre secteur situé sur le Brevon, une des trois branches amont du système des Dranses. Ce site d'étude a la particularité d'être situé en amont d'un petit lac (15 ha) d'altitude (1080m) et d'abriter, en plus d'une fraction de population sédentaire, une petite fraction migratrice de truite lacustre.

II.4.1) Matériel et méthodes

Présentation du site d'étude

Le site d'étude se situe à l'amont du lac Vallon, sur le Brevon et sa branche amont principale, le ruisseau de Bellecombe (Figure 41). En plus du lac de 15 ha, ces deux cours d'eau forment un petit réseau apical d'un linéaire d'environ 5 km situé entre 1250 et 1080 m d'altitude et présentent une pente moyenne d'environ 7%. Le lac Vallon est un plan d'eau qui s'est créé suite à un éboulement en 1943. La population de truites de cette zone est donc, depuis cet éboulement, isolée de l'aval par la présence d'un obstacle naturel (cascades) au niveau de l'exutoire du lac Vallon. Les données génétiques disponibles (Launey *et al.*, 2003a) ont montré que ce petit hydrosystème

apical abritait à la fin des années 90 une population de truite d'origine REA, probablement implantée par les repeuplements massifs, alors que le réseau hydrographique situé en aval était colonisé par une population REM native. En raison de la présence d'un lac de montagne, la population de truite est présente, au sein de ce réseau hydrographique, sous deux formes : l'écotype sédentaire en rivière qui est majoritaire et l'écotype truite lacustre migratrice présent en minorité.

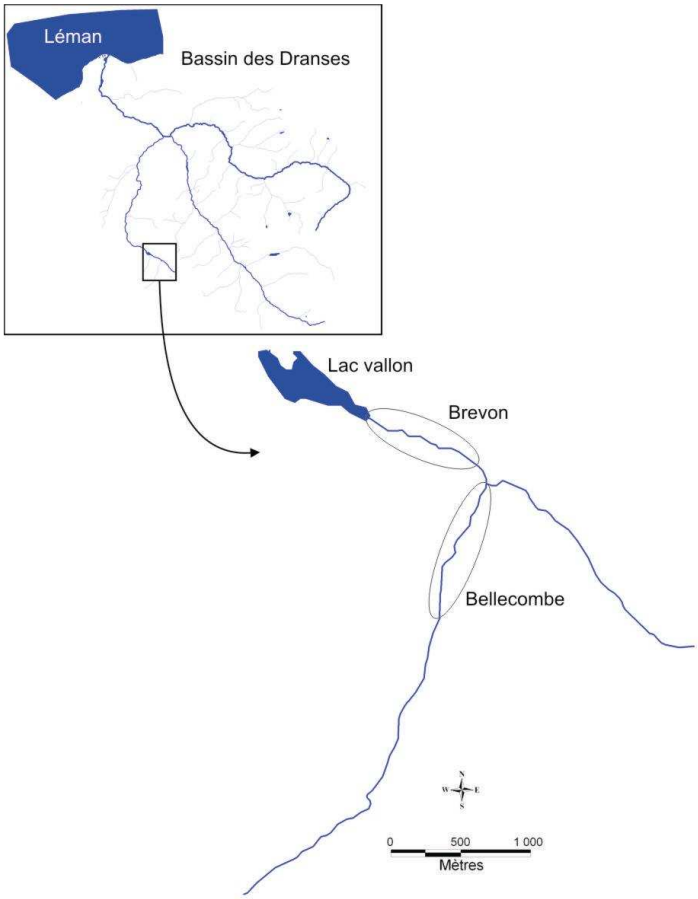


Figure 41. Présentation du site d'étude du Brevon amont et localisation des secteurs échantillonnés.

Pratiques de repeuplement

Les pratiques de repeuplement dans le lac et sur les deux cours d'eau, ont consisté pendant des décennies et jusqu'en 1999 à introduire chaque année des quantités importantes de poissons d'origine REA domestique. A partir de 1999, les pratiques de gestion ont changé et les repeuplements ont utilisé uniquement des individus REM natifs produits à partir d'un stock de géniteurs REM captifs. Le tableau 27 présente, pour la période 1996 à 2004, les quantités repeuplées dans le lac et sur les affluents pour les deux origines REA et REM. Les années considérées pour les données de repeuplement permettent de couvrir les différentes cohortes étudiées (1996 à 1998, et 2001 à 2004). La population du secteur Bellecombe a été soumise directement à des repeuplements REM. Sur le Brevon, les individus de repeuplement n'ont pas été introduits directement sur le site d'étude mais soit juste en amont sur la rivière et soit juste en aval, directement dans le lac.

Les fréquences alléliques des souches REA et REM utilisés pour les repeuplements concernant les cohortes étudiées sont rappelées dans le tableau 28.

Tableau 27. Bilan des quantités de truites introduites dans le lac Vallon et sur le réseau amont du lac entre 1996 et 2004. En gras, repeuplement d'origine REM.

Année	Lac				Rivière		Total
	2-3 cm	4-5 cm	6 mois	1+	2-3cm	4-5 cm	
1996	30 000	-	5 000	-	13 000	-	48 000
1997	15 000	20 000	2 900	-	12 000	-	49 900
1998	5 000	3 500	-	-	11 900	-	20 400
1999	**-**	**4 000**	**-**	**-**	**5 600**	**-**	**9 600**
2000	**-**	**5 000**	**-**	**-**	**7 200**	**-**	**12 200**
2001	**5 000**	**-**	**2 500**	**-**	**6 500**	**800**	**14 800**
2002	**-**	**12 000**	**7 700**	**700**	**5 800**	**-**	**26 200**
2003	**-**	**-**	**2 000**	**700**	**7 000**	**-**	**9 700**
2004	**-**	**2 000**	**-**	**2 000**	**6 500**	**-**	**10 500**

Echantillonnages des populations

Afin d'évaluer les effets génétiques des repeuplements REM sur la population d'adultes et d'estimer leur implantation, deux secteurs, Brevon et Bellecombe, ont été échantillonnés à trois reprises par pêches électriques de sondage. Les échantillonnages ont eu lieu chaque année au cours de la fin de l'automne et début de l'hiver et ont concerné les individus de taille supérieure à 150 mm susceptible d'être des adultes d'âge supérieure à 2+. Pour chaque individu échantillonné, la taille (Longueur totale en mm) a été mesurée, et des prélèvements d'un morceau de nageoire et d'écailles ont été réalisés. La lecture des écailles a permis de discriminer les deux écotypes par la présence ou non d'une phase de croissance rapide typique de la forme lacustre et/ou par leur robe argentée. Le suivi des poissons adultes de la forme sédentaire a été limité aux classes d'âge 2+ et 3+ car seules celles-ci permettaient de garantir des échantillons homogènes entre secteurs et entre années. Pour la forme migratrice l'étude a porté sur des individus adultes d'âge 2+ à 5+. Les deux secteurs étudiés, Brevon et Bellecombe, représentent chacun un linéaire d'environ 800 mètres de long (Figure 41).

Le premier échantillonnage réalisé en 1999 sur le Brevon et en 2000 sur le ruisseau de Bellecombe a permis de caractériser la population sous influence des repeuplements REA et avant introduction des individus REM. Les deuxième et troisième échantillons ont été collectés en 2004 et 2006 et ont concerné les individus sous influence de repeuplements REM depuis 4 et 6 ans.

II.4.2) Résultats discutés

Les fréquences alléliques obtenues aux loci Str541 et Str591 pour les trois années suivies des échantillons de truites sédentaires du ruisseau de Bellecombe et de truites sédentaires et lacustres du Brevon ainsi que celles des stocks REA et REM utilisés pour les repeuplements sont présentées dans le tableau 28. Les résultats montrent pour les échantillons de 1999 la présence à des fréquences faibles mais non négligeables d'allèles REM dans les populations du Brevon et de Bellecombe. L'allèle 136 au locus Str541 est présent à des taux variant de 4 à 17%. Au locus Str591, plusieurs allèles REM sont également présents dans les échantillons initiaux avant la mise en place des repeuplements REM comme l'allèle 202 sur le ruisseau de Bellecombe, et les allèles 166, 170, 182, 184 et 202 sur le Brevon. Ces résultats suggèrent qu'historiquement cette zone a été colonisée par une population REM. Cette hypothèse est tout à fait plausible puisque l'éboulement qui a entraîné la création du lac Vallon et isolé cette partie du réseau des Dranses date seulement de 1943. En outre, si certains allèles comme le 166, 170 sont communs à l'ensemble des populations de

truites REM sur le département de la Haute-Savoie (voir annexe 2), d'autres comme le 182, 184 et 202 sont caractéristiques du bassin des Dranses.

Les fréquences alléliques des échantillons de 2004 et 2006 montrent sur les deux sites une augmentation de la fréquence de l'allèle 136 au locus Str541 mais surtout l'apparition au locus Str591 de plusieurs allèles REM qui sont présents dans l'échantillon des individus REM introduits. Par exemple, l'allèle 194 qui est présent à 36% dans le stock utilisé pour les repeuplements REM apparaît en 2004 à un taux de 22% sur le ruisseau de Bellecombe, de 20% sur la fraction lacustre du Brevon et de 4,5% dans la fraction sédentaire. Cette variation importante des fréquences alléliques des allèles REM est un premier élément suggérant qu'un croisement s'est produit entre la population REA présente et la population REM introduite par repeuplements. Cependant, ce constat semble plus prononcé sur le site de Bellecombe qui a été soumis directement aux repeuplements REM que sur le site d'étude du Brevon qui est situé sur un secteur non directement repeuplé.

Tableau 28. Fréquences alléliques aux loci micrisatellites diagnostics Str541 et Str591, hétérozygotie attendue (Hn.b.) et observée (Hobs.) et nombre moyen d'allèle (N allèle) des échantillons de truites sédentaires et lacustres prélevés sur les deux secteurs d'études du Brevon et des stocks REA et REM utilisés pour le repeuplement. (En gras, les allèles d'origine REM).

	Bellecombe			Brevon			Lacustre			Stock de pisciculture	
	2000	2004	2006	1999	2004	2006	1999	2004	2006	REA	REM
(n)	(24)	(38)	(35)	(38)	(33)	(35)	(19)	(10)	(10)	(27)	(77)
Str541											
130	0,06	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00
132	0,77	0,39	0,49	0,96	0,79	0,71	0,89	0,30	0,80	0,98	0,03
136	**0,17**	**0,60**	**0,51**	**0,04**	**0,21**	**0,29**	**0,11**	**0,70**	**0,20**	**0,00**	**0,97**
Hnb	0,38	0,50	0,51	0,08	0,34	0,42	0,19	0,44	0,34	0,04	0,05
Hobs	0,38	0,22	0,57	0,08	0,18	0,39	0,11	0,20	0,20	0,04	0,05
Str591											
146	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,79	0,40	0,49	0,75	0,62	0,68	0,84	0,25	0,75	0,89	0,08
152	0,08	0,00	0,04	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00
154	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00
166	**0,00**	**0,01**	**0,03**	**0,03**	**0,00**	**0,03**	**0,00**	**0,05**	**0,00**	**0,00**	**0,07**
170	**0,00**	**0,13**	**0,09**	**0,08**	**0,15**	**0,12**	**0,11**	**0,20**	**0,20**	**0,00**	**0,16**
176	**0,00**	**0,01**	**0,03**	**0,00**	**0,02**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,01**
182	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,03**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
184	**0,00**	**0,00**	**0,01**	**0,04**	**0,09**	**0,03**	**0,00**	**0,05**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
186	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,03**
190	**0,00**	**0,03**	**0,00**	**0,00**	**0,02**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,03**
192	**0,00**	**0,04**	**0,03**	**0,00**	**0,03**	**0,02**	**0,00**	**0,05**	**0,00**	**0,00**	**0,10**
194	**0,00**	**0,22**	**0,19**	**0,00**	**0,05**	**0,09**	**0,00**	**0,20**	**0,05**	**0,00**	**0,36**
198	**0,00**	**0,04**	**0,04**	**0,00**	**0,02**	**0,02**	**0,00**	**0,10**	**0,00**	**0,00**	**0,08**
200	**0,00**	**0,11**	**0,04**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,10**	**0,00**	**0,00**	**0,08**
202	**0,10**	**0,00**	**0,01**	**0,01**	**0,02**	**0,02**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**	**0,00**
Hnb	0,36	0,77	0,72	0,43	0,59	0,52	0,29	0,87	0,42	0,20	0,82
Hobs	0,42	0,53	0,71	0,42	0,52	0,52	0,32	0,80	0,40	0,22	0,79
N allèle	3.5	6.0	6.5	4.5	5.5	5.0	3.0	5.5	2.5	2.5	6.0

Pour la fraction sédentaire, les tests Hardy-Weinberg et de déséquilibre de liaison montrent des résultats identiques pour les deux secteurs étudiés. Avant la mise en place du repeuplement REM, en 1999 et en 2000, les populations d'adultes en place sont à l'équilibre H-W et les loci ne montrent pas de déséquilibre de liaison. Par contre en 2004, les populations de truites d'âge 2+ et 3+ c'est-à-dire de la cohorte 2001 et 2000, ne sont plus à l'équilibre H-W et les loci montrent un déséquilibre de liaison

significatif sur les deux secteurs étudiés. Ces différences ont un seuil de signification plus élevé sur le site de Bellecombe que sur le Brevon. Enfin en 2006, les populations retrouvent l'équilibre H-W mais les loci restent significativement en déséquilibre de liaison sauf sur le ruisseau de Bellecombe. L'ensemble de ces résultats est valable qu'on prenne en compte la totalité des allèles ou uniquement les allèles recodés REA ou REM (Tableau 29).

Tableau 29. *P* value des tests Hardy-Weinberg (HW) et déséquilibre de liaison (DL) réalisés à partir des échantillons prélevés sur les deux sites d'études du Brevon.

		Sédentaire Bellecombe			Sédentaire Brevon			Lacustre Brevon		
		2000	2004	2006	1999	2004	2006	1999	2004	2006
Tous les allèles										
	Str541	1	0,000	0,507	1	0,002	1	0,158	0,132	0,305
HW	Str591	1	0,000	0,839	0,492	0,016	0,363	1	0,161	0,217
	Test global	1	0,000	0,789	0,841	0,000	0,731	0,450	0,104	0,246
	DL	0,351	0,001	0,027	0,848	0,003	0,005	0,507	0,124	0,018
Allèles recodés										
	Str541	0,503	0,000	0,505	1	0,017	1	0,159	0,132	0,310
HW	Str591	1	0,000	0,498	0,565	0,138	0,688	1	0,484	0,482
	Test global	0,849	0,000	0,598	0,888	0,016	0,945	0,452	0,240	0,433
	DL	0,369	0,000	0,000	1	0,003	0,02	0,311	0,005	0,017

Ces résultats mettent en évidence qu'un brassage progressif a eu lieu sur les deux secteurs suivis entre les populations REA en place et les individus REM introduits. En 2004, le mélange entre les deux populations est récent comme l'indique le double déséquilibre de liaison et H-W. Les deux cohortes étudiées (2001 et 2002), peuvent correspondre à la fois à des individus 2+ et 3+ provenant directement d'individus repeuplés au stade 0+ en 2001 et 2002 et à la fois à la première génération issue de la reproduction des individus REM 0+ repeuplés à partir de 1999.
En 2006, le mélange semble s'être poursuivi aboutissant à des populations à l'équilibre H-W mais toujours avec des loci en déséquilibre de liaison ce qui indique un mélange encore récent. Contrairement à 2004, les cohortes suivies (2003 et 2004) en 2006 peuvent correspondre, outre les individus directement repeuplés, à la deuxième génération provenant du recrutement naturel des individus REM introduits à partir de 1999.
Les résultats des tests sont identiques pour l'analyse avec tous les allèles et pour l'analyse avec les allèles recodés en deux catégories en fonction de leur origine REA ou REM. Ce résultat indique que les déséquilibres significatifs observés sont bien le résultat d'un effet génétique des individus REM sur la population REA en place et non d'une éventuelle variation des fréquences allèliques au sein de chaque rameau.

Pour la fraction lacustre, les résultats obtenus sont différents de ceux de la fraction sédentaire. Les populations restent en équilibre H-W pour les trois années étudiées et seul un déséquilibre de liaison significatif apparaît en 2006 pour l'analyse faite sur l'ensemble des allèles et en 2004 et 2006 pour l'analyse sur les allèles recodés (Tableau 29). Cette situation indique que le brassage entre les individus REM introduits et la population REA est moins visible pour l'écotype lacustre que pour l'écotype sédentaire.

Dans les populations de truites sédentaires, le taux d'allèles REM augmente significativement après la mise en place des repeuplements REM sur les deux secteurs

suivis (Figure 42). Sur le Brevon, ce taux augmente significativement (P<0,01) passant de 10% entre 1999 à 29% en 2004 et continue à augmenter significativement (P<0,01) en 2006 pour atteindre 49%. Sur le ruisseau de Bellecombe, le taux d'allèles REM est significativement (P<0,01) plus élevé en 2004 (57%) et 2006 (49%) qu'en 2000 (15%). En 2004, le secteur du Brevon présente un taux d'allèle REM significativement (P<0,01) plus faible que celui du ruisseau de Bellecombe. En 2006, ce taux devient comparable sur les deux secteurs (P>0,05) (Figure 42).

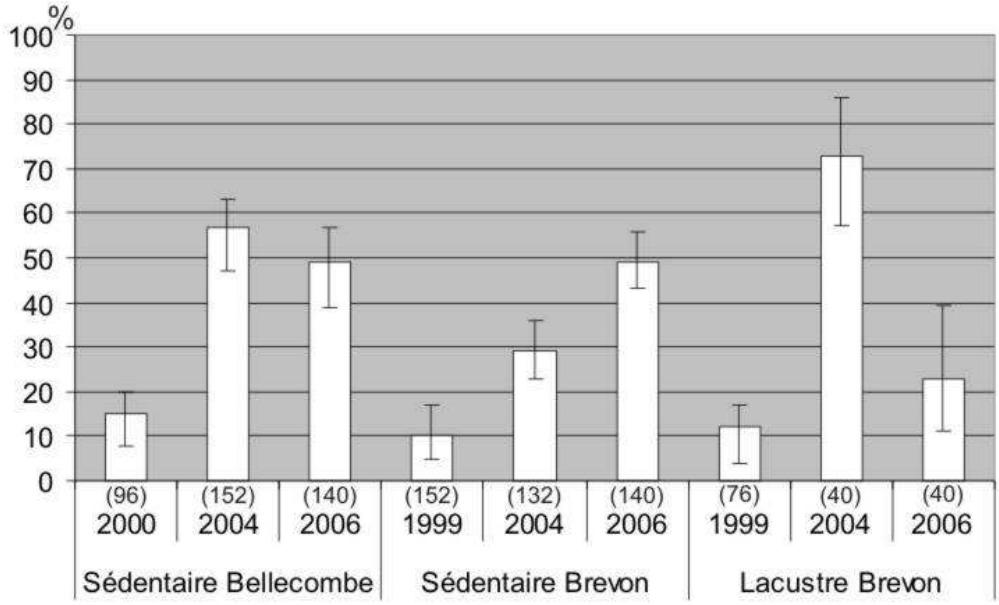


Figure 42. Taux d'allèles REM obtenus dans les échantillons prélevés sur les deux sites d'études du Brevon avant (1999 et 2000) et après (2004 et 2006) repeuplement avec des individus REM. (Entre parenthèse : nombre d'allèles utilisé pour le calcul).

Par contre, pour la fraction lacustre sur le Brevon, le taux d'allèle REM ne suit pas la même évolution. Il augmente significativement (P<0,01) entre 1999 et 2004 passant de 12% à 73% puis il chute significativement (P<0,01) en 2006 pour atteindre un niveau (23%) statistiquement comparable (P>0,05) à celui de 1999 (Figure 42).

La composition des génotypes pour les trois populations, sédentaire Bellecombe, sédentaire Brevon et lacustre Brevon est significativement (P<0,01) différente entre les trois périodes (Figure 43).

Pour l'échantillon sédentaire Bellecombe les génotypes montrent des répartitions significativement (P<0,01) différentes pour chaque année. Le génotype Atlantique représentant 62% en 2000, chute à 25% en 2004 et à 11% en 2006.A l'inverse le génotype méditerranéen absent en 2000, représente 51% en 2004 et 23% en 2006. Le génotype F1 faible (11%) en 2000 et nul en 2004 augmente en 2006 pour représenter 29% des individus.

Pour l'échantillon sédentaire Brevon, la composition des génotypes est significativement (P<0,01) différente entre 1999 et 2004 et entre 1999 et 2006 mais est comparable (P>0,05) entre 2004 et 2006. Le génotype atlantique baisse de 63% à 39% entre 1999 et 2004 et représente 33% en 2006. Le génotype méditerranéen absent en 1999 apparaît à des taux faibles avec respectivement 12% et 6% en 2004 et 2006. Par

contre le taux d'hybride reste comparable avec des valeur comprise entre 34 et 42%, et le génotype F1 augmente progressivement passant de 2% en 1999 à 18% en 2006.
Pour l'échantillon Lacustre Brevon, le faible nombre d'individus échantillonnés rend plus difficile les comparaisons. Cependant, les génotypes montrent en 2004 une répartition très différente de celle de 1999 et de 2006 avec une baisse importante du génotype atlantique et une forte proportion (60%) du génotype méditerranéen. En 2006, le génotype atlantique retrouve la même proportion (60%) qu'en 1999 (63%) alors que le génotype méditerranéen chute par rapport à 2004 pour ne représenter que 10%.

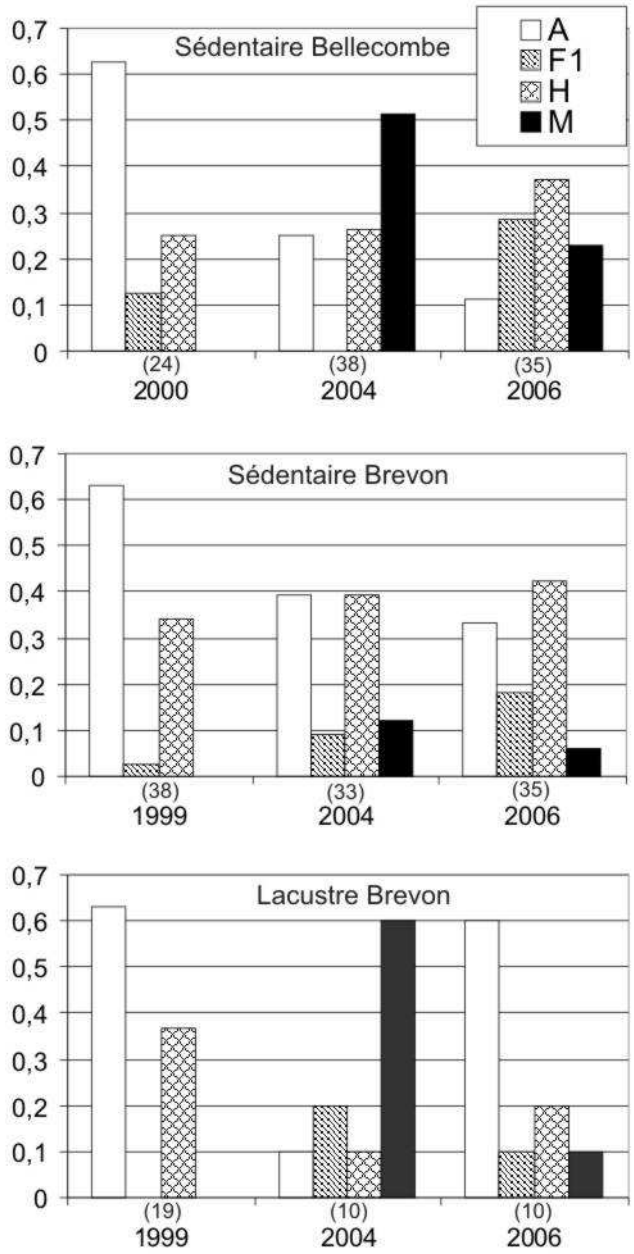


Figure 43. Distribution des fréquences relatives des catégories de génotype pour chaque période étudiée sur les secteurs échantillonés sur le Brevon. (A : Atlantique ; F1 : hybride de première génération ; H : Hybride autre que F1 ; M : Méditéranéen).

Concernant la fraction sédentaire, l'ensemble des résultats indique que les repeuplements REM ont eu un impact sur les populations REA présentes. En effet, les populations sous influence de 6 années de repeuplement REM ont augmenté leur taux d'allèle REM d'environ 40% par rapport aux populations présentes avant la mise en place de ces repeuplements REM. Cette augmentation importante ne peut être imputée qu'aux repeuplements mis en place. Les résultats montrent que l'effet de ces repeuplements REM sur les populations REA présentes a été plus prononcé et plus rapide sur le site de Bellecombe que sur le site du Brevon. Cette observation peut s'expliquer par le fait que le secteur échantillonné sur le ruisseau de Bellecombe contrairement à celui échantillonné sur le Brevon a été directement soumis à l'introduction d'individus REM. Les repeuplements REM sur le Brevon ont été réalisés directement dans le lac et sur la partie située en amont de la confluence avec le ruisseau de Bellecombe. Donc, aucune introduction directe d'alevins REM n'a été réalisée sur le site échantillonné sur le Brevon. Ainsi, les effets génétiques obtenus dans nos résultats sur ce site ont pu être induits par une dévalaison des individus introduits en amont et/ou par une remontée des truites introduites dans le lac. Ces deux origines possibles ne peuvent pas être distinguées dans le cas de notre étude.

Les résultats indiquent également qu'un croisement important et relativement rapide a eu lieu entre la population REA en place et la population REM introduite. En effet, l'augmentation du taux d'allèles REM en particulier en 2006 est liée à l'augmentation des génotypes hybrides et des F1. Aussi, l'effet des repeuplements REM pratiqués ne semble pas être l'installation d'une nouvelle population constituée majoritairement d'individus REM mais plutôt la création d'une population fortement hybridée. Hors, l'enjeux de ces zones amont colonisés par des populations REA et situées sur des rivières colonisés plus en aval par des populations REM autochtones est d'éviter un flux génique amont-aval qui continue à introgresser les populations autochtones. A ce sujet, Barnetta (2005) a montré sur le ruisseau du Chevenne, qu'après 10 années d'arrêt des repeuplements REA, la population REM autochtone continuait à être introgressée par la simple présence en amont d'une population REA fonctionnelle. La gestion de ces zones amont abritant des populations REA fonctionnelles est un enjeu important pour la conservation de l'intégrité génétique des populations autochtones REM d'autant plus que de nombreux cas existent. Nos résultats suggèrent que la stratégie de repeuplements REM, si elle entraîne la mise en place de populations hybrides, ne constitue pas à elle seule une solution acceptable.

En ce qui concerne la fraction migratrice, malgré l'aspect minoritaire de cette fraction par rapport à la fraction sédentaire et les faibles échantillons récoltés, les fortes différences obtenues entre les résultats de 2004 et 2006 méritent d'être notées. En 2004, nos échantillons suivent la même tendance que pour la fraction sédentaire et montrent l'apparition par rapport à 1999 d'une importante part REM qui est cependant majoritairement de génotype M. Contrairement à la fraction sédentaire, cette situation s'inverse totalement deux années après et la part des hybrides et F1 n'augmente pas.

Une hypothèse plausible est que les individus REM introduits où les individus naturels issus du croisement entre REA et REM participeraient moins à la fraction migratrice qu'à la population de sédentaire en place. Les individus REM introduits et leurs descendants auraient plutôt tendance à se sédentariser sur le Brevon qu'à adopter un comportement migrateur. Cette hypothèse expliquerait également l'évolution obtenue dans la population sédentaire du Brevon.

En ce qui concerne l'échantillonnage de la fraction migratrice, on ne peut cependant totalement exclure que des périodes de migration décalées et différentes entre

les géniteurs REM et REA aient conduit à d'avantage échantillonner une catégorie en 2004 et une autre catégorie en 2006 induisant ainsi un biais d'échantillonnage.

II.5) Recherche d'un flux génique potentiel entre repeuplement REM et géniteurs REA de truites lacustres sur les affluents français du léman

La particularité du bassin hydrographique lémanique est d'abriter à la fois deux formes écologiques, une sédentaire bouclant entièrement son cycle de vie sur les affluents du Léman et une migratrice partageant son cycle biologique entre le lac pour la croissance et les affluents pour la reproduction et la production des juvéniles et deux lignées évolutives différentes, Atlantique (REA) et Méditerranéenne (REM). Launey *et al*. (2003a) ont montré dans le bassin lémanique que les truites lacustres possédaient un taux d'allèles atlantiques important. L'origine des truites lacustres AL actuellement présentes reste encore difficile à préciser. Deux hypothèses non exclusives sont toujours en discussion (Largiadèr *et al*., 1996) : une colonisation ancienne naturelle via une connexion post glaciaire entre le Léman et le bassin du Rhin, et/ou une origine anthropique liée aux repeuplements REA. En effet, l'ensemble des affluents français et suisses du Léman ont été intensivement repeuplés pendant près de cent ans avec des souches domestiques d'origine REA (Largiadèr *et al*., 1996 ; Rubin, 1999 ; Champigneulle *et al*., 1999 ; Launey *et al*., 2003a). Par contre, plusieurs études (Guyomard, 1989a ; Bernatchez *et al*., 1992 ; Largiadèr *et al*., 1996) permettent de considérer les populations REM situées en tête du bassin des Dranses (deuxième plus important affluent du Léman après le Rhône) comme native. L'étude de Launey *et al*. (2003a) a ensuite montré pour les géniteurs de truite de lac des Dranses, l'existence d'individus porteurs d'allèles d'origine REM, les allèles d'origine REA restant cependant majoritaires (69 %).

La situation particulière de ce bassin versant rend plus délicate la gestion des populations qui doit prendre en compte la présence des deux formes et les deux lignées. Les populations de truites migratrices et sédentaires de cet hydrosystème sont exploitées à la fois sur le lac par des pêcheurs professionnels et amateurs et sur les rivières par les pêcheurs amateurs. La gestion des populations sur les affluents du Léman et en particulier les repeuplements pratiqués peuvent avoir des répercussions sur les deux fractions sédentaire et lacustre et intéresse deux catégories d'usagers pouvant avoir des intérêts différents. En particulier, les zones aval des affluents concernées par les remontées de géniteurs de truites lacustres pendant la période de reproduction abritent des densités de truites sédentaires très faibles qui ne favorisent pas la pêche amateur en rivière.

Pendant près d'un siècle et jusqu'en 1999, la totalité des truites repeuplées sur les affluents français du Léman était issue de souches domestiques d'origine REA. A partir de 2000, sur les affluents français du Léman, les repeuplements REA ont été quantitativement réduits et un repeuplement utilisant des individus REM produits à partir du stock captif de géniteurs autochtones REM provenant de la Dranse (Pisciculture du Pont de Gys) a été mis en place. Le but des analyses réalisées dans la présente étude prospective était d'évaluer, après plusieurs années de pratique, si les repeuplements REM avaient ou non modifié des caractéristiques génétiques de la fraction migratrice. Pour ce faire des signes potentiels d'un mélange récent entre les deux lignées REM et REA ont été recherchés au sein des géniteurs de truite de lac remontant les quatre principaux affluents français du Léman.

II.5.1) Matériels et méthodes

La zone d'étude comprend les secteurs aval accessibles aux géniteurs de truites lacustres des principaux affluents français du Léman soumis aux repeuplements : Pamphiot, Redon, Foron et Basse-Dranse (Figure 44).

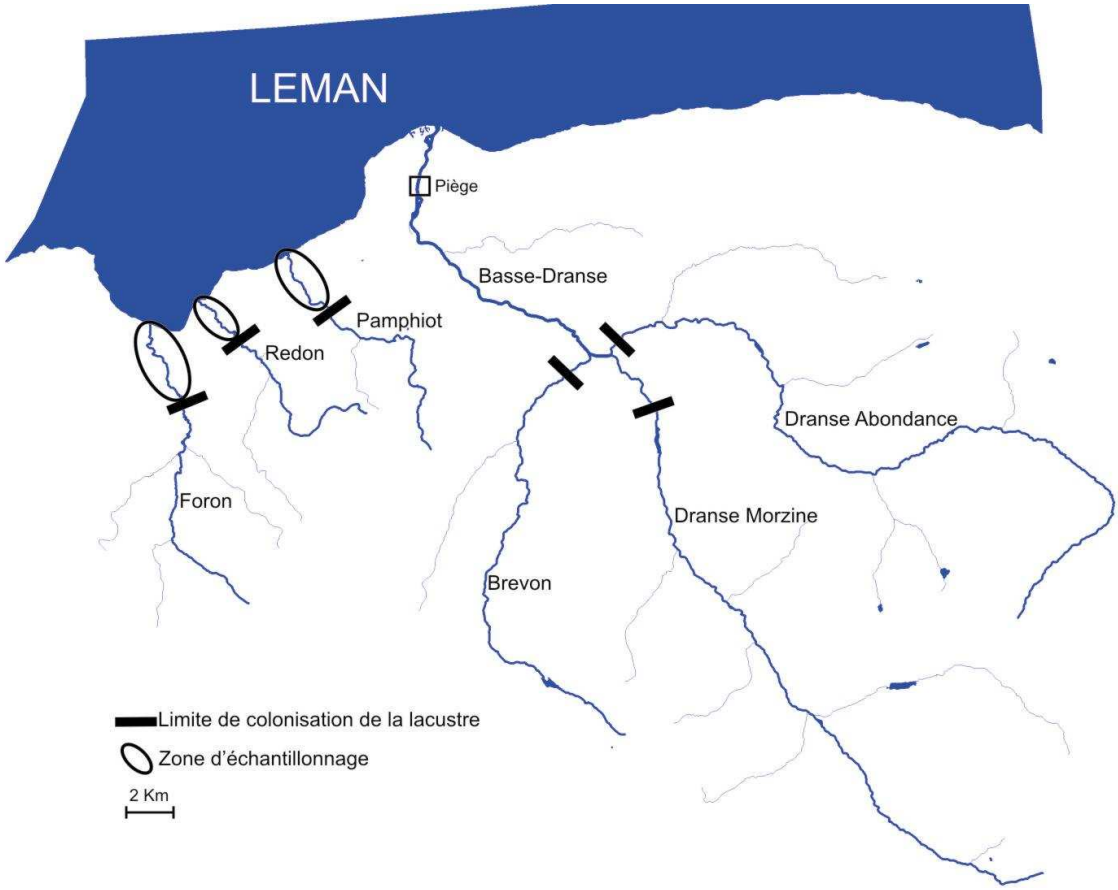


Figure 44. Présentation des 4 principaux bassins versants français colonisés par les géniteurs de truites de lac du Léman et localisation des secteurs d'études.

La totalité de ces cours d'eau ont été massivement repeuplés depuis près d'un siècle par des individus REA domestiques et ce jusque 1999 inclus. A partir de 2000, suite à la découverte de la population autochtone de truites REM sur la Dranse d'Abondance et à la constitution, à partir de cette population, d'un stock de géniteurs captifs à la pisciculture du Pont de Gys, les pratiques de repeuplements ont évolué sur l'ensemble des cours d'eau. En effet, à partir de 2000, les repeuplements REA ont été réduits quantitativement et ils ont uniquement été conservés sur les parties aval des affluents colonisées par les truites lacustres. Sur tout le reste des bassins versants, les repeuplements ont consisté à introduire des poissons uniquement d'origine REM au stade d'alevins démarrés mais avec des quantités environ trois à quatre fois moins élevées que dans le passé.

Le principe de l'étude a consisté sur les 4 cours d'eau concernés à réaliser sur des géniteurs de truites lacustres deux génotypages aux locus Str591 et Str541, un premier en 1999 qui couvre des cohortes sous influence des repeuplements REA (1995, 1996 et 1997) et un deuxième quelques années après la mise en place des repeuplements REM qui couvrent donc des cohortes (2000, 2001 et 2002) sous influence de ces

nouveaux repeuplements REM. Les quantités repeuplées sur les cours d'eau étudiés pour les cohortes suivies sont précisées dans le tableau 30.

Tableau 30. Quantités totales d'alevins introduits pour les deux origines REA et REM sur les bassins versants étudiés pour les cohortes concernées par l'échantillonnage.

Origine	Année/Cohorte	Dranses	Pamphiot	Redon	Foron
REA	1995	722 000	42 500	76 000	80 000
	1996	759 000	44 000	76 000	80 000
	1997	674 000	47 000	80 000	90 000
	2000	21 000	1 250	1 500	1 500
	2001	28 000	3 000	3 000	4 000
	2002	13 600	2 000	1 500	2 500
REM	1995	0	0	0	0
	1996	0	0	0	0
	1997	0	0	0	0
	2000	157 200	14 600	26 300	27 200
	2001	225 600	19 000	30 000	34 000
	2002	181 500	17 000	21 700	27 300

Sur le Pamphiot, le Redon et le Foron, le premier échantillonnage réalisé par pêche électrique pendant la période de reproduction 1999-2000 a permis de génotyper des géniteurs de truite lacustre des cohortes 1995, 1996 et 1997 encore sous influence des repeuplements REA (Launey *et al*., 2003a). Le second échantillonnage réalisé pendant la période de reproduction 2004 a permis de génotyper des individus des cohortes 2000, 2001 et 2002 sous influence des repeuplements REM.

Sur la Basse-Dranse, le milieu étant plus important et difficile à échantillonner par pêche électrique, les échantillonnages ont été réalisés par piégeage dans la passe à poissons de Vongy (en aval des Dranses) au cours des périodes de migration de 1999 (cohorte 1995, 1996 et 1997) pour le premier génotypage (Launey *et al*., 2003a) et de 2005 et 2006 (cohorte 2000, 2001 et 2002) pour le second génotypage.

Pour l'ensemble des échantillonnages, l'âge des truites lacustres a été estimé par scalimétrie afin de génotyper uniquement les cohortes concernées. Les quantités finales analysées sur chaque rivière sont précisées dans le tableau 31. Le traitement des données a été réalisé pour chaque site sur le total des classes d'âge.

Tableau 31. Effectifs analysés sur chaque rivière étudiée pour les cohortes sous influence des deux origines de repeupelments REA et REM.

Année d'échantillonnage	**Rivière**	**Cohortes sous influence REA**				**Cohortes sous influence REM**			
		1995	1996	1997	TOTAL	2000	2001	2002	TOTAL
1999	Foron	2 (4+)	21 (3+)	6 (2+)	**29**	-	-	-	-
	Pamphiot	0	8 (3+)	11 (2+)	**19**	-	-	-	-
	Redon	1 (4+)	2 (3+)	32 (2+)	**35**	-	-	-	-
	Basse-Dranse	24 (4+)	5 (3+)	1 (2+)	**30**	-	-	-	-
	TOTAL	**27** (4+)	**36** (3+)	**50** (2+)	113	-	-	-	-
2004	Foron	-	-	-	-	10 (4+)	17 (3+)	16 (2+)	**43**
	Pamphiot	-	-	-	-	9 (4+)	11 (3+)	6 (2+)	**26**
	Redon	-	-	-	-	6 (4+)	8 (3+)	17 (2+)	**31**
2005-2006	Basse-Dranse	-	-	-	-	0	11 (4+, 5+)	26 (3+, 4+)	**37**
	TOTAL	-	-	-	-	**25**	**47**	**65**	137

II.5.2) Résultats discutés

Les fréquences allèliques observées aux loci diagnostiques Str541 et Str591 des échantillons prélevés sur les 4 secteurs d'études pour les deux périodes d'échantillonnages avant (1999) et après la mise en place des repeuplements REM (2004, 2005-2006) sont présentées dans le tableau 32. Les résultats obtenus en 2004 indiquent que les allèles d'origine REM présents chez les individus utilisés pour le repeuplement depuis 2000 n'apparaissent pas dans les échantillons de géniteurs de truites lacustres remontant les 4 affluents étudiés. En particulier, les trois allèles REM 194, 170 et 192 les plus présents chez les individus repeuplés n'apparaissent pas entre 1999 et 2004 ou 2005/2006 ou apparaissent à des fréquences négligeables (Tableau 32).

Tableau 32. Fréquences alléliques aux loci microsatellites diagnostics Str541 et Str591, hétérozygotie attendue (Hn.b.) et observée (Hobs.) et nombre moyen d'allèle (N allèle) pour chaque site et chaque période étudiée ainsi que pour les individus REM utilisés pour le repeuplement. (En gras : les allèles REA).

	Foron		Pamphiot		Redon		Basse Dranse		Stock REM
Année (n)	1999 (29)	2004 (43)	1999 (19)	2004 (26)	1999 (35)	2004 (31)	1999 (39)	2005-2006 (50)	2000-2003 (77)
Str541									
130	**0,03**	**0,05**	**0,11**	**0,08**	**0,04**	**0,06**	**0,03**	**0,02**	**0,00**
132	**0,81**	**0,84**	**0,89**	**0,83**	**0,93**	**0,90**	**0,77**	**0,79**	**0,03**
136	0,16	0,12	0,00	0,10	0,03	0,03	0,21	0,19	0,97
H n.b.	0,32	0,29	0,19	0,31	0,14	0,18	0,37	0,34	0,05
H obs.	0,38	0,30	0,21	0,27	0,14	0,19	0,46	0,34	0,05
Str591									
150	**0,86**	**0,74**	**0,71**	**0,90**	**0,81**	**0,81**	**0,83**	**0,81**	**0,08**
152	**0,12**	**0,23**	**0,24**	**0,10**	**0,14**	**0,15**	**0,10**	**0,09**	**0,00**
166	0,02	0,00	0,03	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,07
170	0,00	0,01	0,03	0,00	0,01	0,03	0,01	0,00	0,16
176	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03
192	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
194	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,36
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,03	0,08
200	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,03	0,08
H n.b.	0,25	0,40	0,45	0,18	0,32	0,33	0,30	0,34	0,82
H obs.	0,28	0,49	0,47	0,19	0,29	0,26	0,33	0,28	0,79
N allele	3,0	3,5	3,0	2,5	4,0	3,5	5,0	5,0	6,0
Taux d'allèle REA	86%	93%	97%	94%	96%	96%	86%	86%	5%

Sur les 4 cours d'eau, le taux d'allèles atlantiques des géniteurs de lac reste très élevé avec des valeurs comprises entre 85% et 98% et ne varie pas significativement (P>0,05) entre 1999 et 2004 pour le Foron, Pamphiot et Redon et entre 1999 et 2005-2006 pour la Basse-Dranse (Figure 45). Ce taux d'allèles REA est toutefois significativement (P<0,05) plus faible dans les échantillons de la Basse-Dranse (85%) que dans les autres échantillons (>93%), Foron 1999 excepté (Figure 45). Ces résultats ne permettent donc pas de mettre en évidence une éventuelle modification des caractéristiques génétiques dans les populations de géniteurs de truite lacustre échantillonnées remontant frayer en fin automne-début hiver.

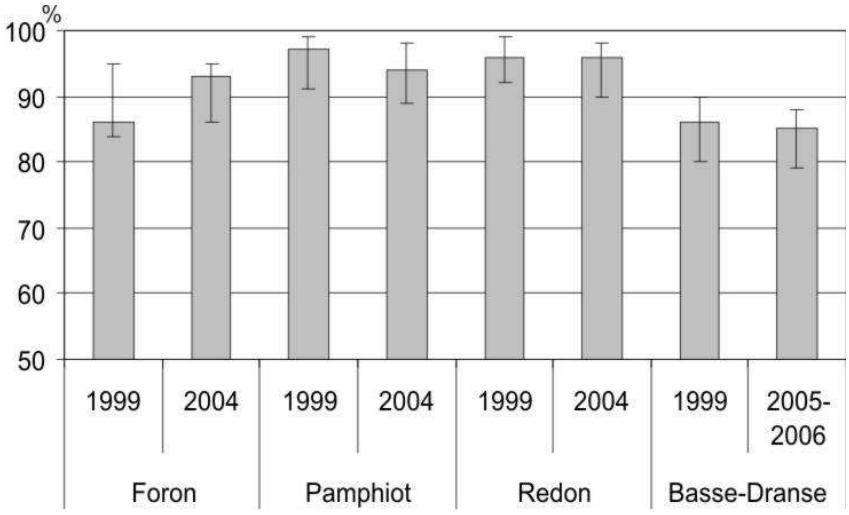


Figure 45. Taux d'allèles atlantiques dans les échantillons de géniteurs de truites lacustres pour les 4 sites étudiés avant (1999) et après (2004, 2005-2006) la mise en place des repeuplements REM.

Les tests multi-loci réalisés en prenant en compte tous les allèles pour chaque population étudiée et pour chaque période indiquent que les échantillons ne diffèrent pas significativement (P>0,05) des fréquences attendues sous Hardy-Weinberg et sont en équilibre de liaison (P>0,05).

Les tests pour les deux loci Str541 et Str591 séparés ainsi que le test multi-loci indiquent que les fréquences restent identiques (P>0,05) entre 1999 et 2004 ou 2005-2006 pour les quatre cours d'eau. Les résultats sont identiques en réalisant le test avec les allèles recodés REA ou REM.

Dans tous les cas, les tests réalisés à partir des allèles recodés montrent pour chacun des 4 sites étudiés que pour les deux périodes suivies les échantillons restent à l'équilibre H-W et en équilibre de liaison. Ces résultats indiquent qu'aucun signe de mélange récent ne peut être mis en évidence entre la population de géniteurs de truite de lac majoritairement REA et les repeuplements REM.

La répartition et l'évolution des fréquences des deux types d'allèles REA et REM peuvent montrer plusieurs différences (Figure 46). Ainsi, sur le site du Foron et de la Basse-Dranse, le taux de REA garde la même évolution entre les deux périodes suivies en restant plus élevé au locus Str591 qu'au locus Str541. Par contre, sur l'échantillon du Pamphiot, l'évolution entre les taux de REA des deux loci s'inverse entre 1999 et 2004. En effet, en 1999, le locus Str541 présente un taux de REA (100%) supérieur à celui du locus Str591 (95%) alors qu'en 2004 c'est le locus Str591 qui présente un taux de REA de 100% et le locus Str541 un taux de 90%.

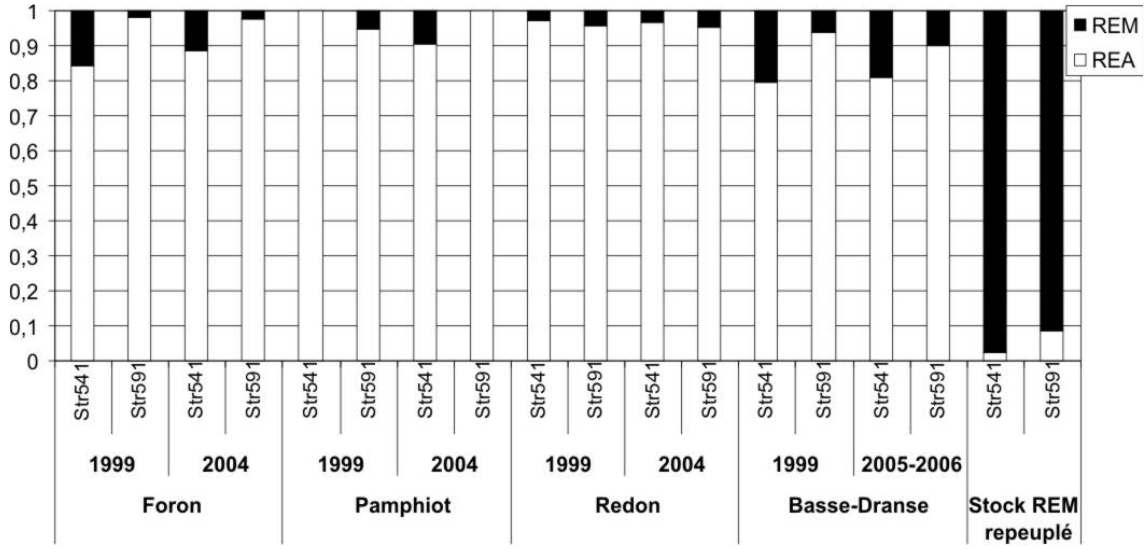


Figure 46. Fréquences des deux catégories d'allèles REA et REM pour chacun des deux loci diagnostics analysés sur chaque site étudié et pour les deux périodes suivies. Les fréquences des individus REM utilisés pour le repeuplement sont également rappelées.

Les échantillons analysés peuvent être considérés comme représentatifs des populations de géniteurs de truites de lac remontant les affluents français du Léman au cours de la période principale de la migration de reproduction en fin automne-début hiver car ils représentent une part non négligeable des populations de géniteurs migrants sur chaque affluent. Par ailleurs, pour chaque période (sans puis avec repeuplement REM), trois cohortes différentes couvrant les trois classes d'âge (2+, 3+ et 4+) représentant l'essentiel de la population migrante ont été prises en compte.

L'ensemble des résultats obtenus ne permet de mettre en évidence l'existence ni la production de géniteurs REM ni de croisements entre les repeuplements REM récemment pratiqués et les géniteurs de truites lacustres remontant les principaux affluents français du Léman. Les principaux arguments permettant d'aboutir à ce diagnostic sont :

- La non apparition dans les populations de géniteurs, d'allèles REM présents à des fréquences importantes dans le stock utilisé pour le repeuplement REM contrirement aux résultats obtenus sur l'Ugine (Caudron *et al*., 2006) et sur le Brevon amont qui montrent tous deux une forte apparition des allèles 170, 192 et 194 caractéristiques de la souche REM utilisée pour les repeuplements.
- La stabilité du taux total d'allèles atlantiques dans les populations de truite de lac et donc l'absence d'une augmentation du taux d'allèles REM contrairement aux observations faites sur le Brevon et l'Ugine.
- L'absence de déséquilibre H-W et de déséquilibre de liaison qui ne permet pas de mettre en évidence un croisement récent entre deux populations contrairement aux résultats obtenus sur le site du Brevon amont.
- Enfin, le fait que les résultats soient similaires sur les quatre sites étudiés pouvant être considérés comme autant de réplicats.

Ces résultats montrent donc une contribution négligeable des repeuplements REM dans la production de géniteurs de truite de lac remontant sur les affluents où ils ont été relâchés. A l'inverse, sur un des sites d'étude, le Redon, Champigneulle *et al*. (2003b) ont mis en évidence à plusieurs reprises (cohortes 1985-86-88) des retours de géniteurs

de truite de lac obtenus à partir de déversements d'alevins REA lacustres ou domestiques. Cependant l'essentiel des géniteurs de truite de lac des cohortes correspondantes était issu du recrutement naturel. Les résultats de la présente étude confirment que l'essentiel des géniteurs de truite de lac sur les 4 principaux affluents français du Léman provient du recrutement naturel. Ces résultats sont en accord avec ceux de Heggenes *et al*. (2002 et 2006), qui ont montré sur des lacs de Norvège que la population naturelle de truite de lac était peu influencée par les individus introduits après plusieurs décennies de repeuplements.

Des investigations complémentaires (Caudron et Champigneulle, données non publiées) ont mis en évidence la non implantation de repeuplements REM en tant que truites sédentaires sur les parties aval des affluents du Léman colonisées par la forme migratrice. Par contre, la présente étude n'a pas concerné la fraction sédentaire des populations de truites présentes, dans les affluents, sur les secteurs non colonisés par la fraction migratrice. Aussi, une étude complémentaire apparaît nécessaire pour évaluer en particulier sur le Redon, le Pamphiot et le Foron la contribution des repeuplements REM sur la fraction sédentaire d'autant plus que ces secteurs non colonisés par les populations migratrices sont situés en amont d'obstacles infranchissables. Or, les juvéniles REM utilisés pour les repeuplements sont issus d'un stock de géniteurs captifs très récemment constitué à partir d'une population sédentaire autochtone REM située en tête de bassin en amont d'un obstacle infranchissable. Selon Northcote (1992) et Ferguson (2006), les populations de truite en amont des obstacles infranchissables sont sujettes à une forte pression de sélection dans le sens de la sédentarisation. Cette caractéristique propre à la souche REM utilisée pourrait avoir conduit les individus introduits à se sédentariser. Une autre hypothèse serait que cette souche serait mal adaptée à la réalisation d'un cycle de vie complexe passant par une phase lacustre dans un grand milieu comme le Léman.

II.6) Evaluation de la contribution relative de trois stades d'introduction couramment utilisés pour les repeuplements de réhabilitation de populations natives en torrent

Résumé

Cette étude s'inscrit dans le cadre plus large d'un programme de repeuplements de réhabilitation à partir d'individus d'origine sauvage. Le projet vise à reconstruire et/ou à renforcer des populations natives de truite commune de lignée évolutive méditerranéenne (REM) identifiées dans des torrents de la zone nord alpine française.

Le but de la présente étude était de tester différents stades précoces de repeuplement sur plusieurs sites afin d'évaluer celui qui permet la meilleure contribution relative mesurée au stade 0+. L'objectif était d'explorer l'efficacité des relâchers en situation de faibles quantités d'œufs disponibles tout en les réalisant à un stade précoce permettant de limiter en partie les effets de domestication. Pour ce faire, 5 secteurs de cours d'eau ont été successivement repeuplés avec trois stades différents :

- stade I : alevin en fin de résorption ;
- stade II : alevins nourris de 2-3 cm ;
- stade III ; alevins nourris de 4-5 cm.

Tous les individus introduits proviennent du stock de géniteurs captifs REM de la pisciculture du Pont de Gys constitué à partir de poissons REM autochtones issus de la Dranse d'Abondance. Les trois stades ont été différenciés par fluoromarquage simple ou multiple des otolithes à l'alizarine red S. Les résultats préalables ont permis de valider l'utilisation de cette technique de marquage utilisée pour différencier sans ambiguïté trois lots différents dès les stades précoces.

Ensuite la contribution respective ainsi que les caractéristiques morphologiques (taille et poids) de chaque stade introduit ont été étudiées au stade 0+ à l'automne quelques mois après introduction.

Les résultats indiquent que le stade I apporte à l'automne une contribution très faible à nulle alors que le stade II apporte lui une contribution supérieure à celle du stade I et III. En outre, sur tous les secteurs, les individus introduits au stade II montrent au stade 0+ en octobre une taille moyenne et un poids moyen significativement supérieurs à ceux des individus du stade III. L'utilisation de ce mode de repeuplement (stade II) est préférée dans une perspective de restauration des populations REM de la zone concernée.

Voir publication acceptée dans la revue Fisheries Management and Ecology en annexe 9

Chapitre III : Discussion générale sur les stratégies de conservation et de réhabilitation

Cette partie originale et exploratoire du travail de thèse concernant l'évaluation *in situ* de différentes stratégies de conservation et réhabilitation des populations autochtone REM a permis d'obtenir des premiers résultats intéressants dans le domaine de l'ingénierie de la conservation et de la réhabilitation des populations autochtones. Ces résultats confrontés à la littérature existante sur le sujet apportent des éléments supplémentaires importants en terme de biologie de la conservation car ils permettent de mieux orienter les actions de gestion dans le but de conserver la diversité intra-spécifique préalablement identifiée.

Les principaux questionnements actuels des gestionnaires et conservationnistes confrontés à la gestion de populations autochtones peuvent être synthétisés comme suit :

Comment conserver simplement les populations autochtones viables en l'état en réduisant si possible les effets des repeuplements passés ?

Comment réussir à maintenir à terme sur son aire de répartition une population autochtone en danger ?

Comment favoriser l'extension de l'aire de répartition d'une population autochtone ?

Quelle solution mettre en place pour limiter les flux géniques entre deux populations allochtone et autochtone situées en allopatrie partielle ou en sympatrie ?

Dans ce chapitre, nous avons rassemblé les principales connaissances actuelles dans ce domaine et nous proposons quelques éléments visant à éclairer les décisions des gestionnaires des populations naturelles confrontés à diverses situations. Ces préconisations restent encore modestes et prudentes car il y a encore trop peu de recul sur les stratégies appliquées à la gestion de la biodiversité intra-spécifique en vraie grandeur tant au niveau spatial que temporel.

III.1) Zone sanctuaire ou refuge génétique

Lorsqu'une population autochtone a été identifiée, quel que soit son statut, l'importance de sa conservation et les différentes perturbations qui la menacent, un des objectifs premiers du gestionnaire devrait être de ne pas risquer par le biais d'introductions de lui porter d'avantage préjudice. Sur les rivières abritant encore des populations autochtones peu introgressées, les deux premières recommandations sont donc : 1) consolider le maintien de la qualité des milieux, 2) arrêter tout repeuplement utilisant des individus d'origine domestique en particulier lorsque ceux-ci ne sont pas issus de la même lignée évolutive. Il est important d'éviter d'introduire d'emblée, sans analyse préalable, des poissons, même sauvages, de caractéristiques génétiques encore insuffisamment connues et/ou adaptés à un type de milieu différent.

Lorsque les populations autochtones sont naturellement viables et qu'aucune perturbation sérieuse ne menace leur conservation à long terme, l'objectif de gestion est donc le maintien en l'état de cette fonctionnalité écologique naturelle. Cette stratégie simple de mise en place d'une zone sanctuaire avec arrêt des repeuplements, bien que souvent préconisée, n'a cependant pas ou quasiment pas fait l'objet d'évaluations de l'évolution temporelle des caratéritiques écologiques et démographiques dans le cas de populations naturelles partiellement introgressées. Poteaux *et al.* (1998) indiquent que la contribution génétique des truites (*S. trutta*) de repeuplement diminue avec le temps suggérant une sélection contre les truites de pisciculture. Ces mêmes auteurs indiquent

cependant que quelques années (5 ans) sans repeuplement semblent insuffisantes pour éliminer les perturbations génétiques dues à l'introgression. Araguas *et al*. (2004) rapportent la mise en place à partir de 1997 de réservoirs génétiques sur les têtes de bassins de certaines rivières de l'est des Pyrénées espagnols qui présentent des populations de truite commune (*S. trutta*) native peu introgressées par les repeuplements. Les effets de cette mesure destinée à préserver autant que possible la diversité génétique de *S. trutta* mais aussi d'améliorer la pêche dans cette région sont présentés par Araguas *et al*. (2008). Les résultats indiquent, sur ces zones, une perte de la diversité génétique et des changements significatifs de fréquences alléliques pouvant traduire une dérive génétique. Ils montrent également qu'après 9 années sans introduction de poissons allochtones, un taux d'introgression significatif est toujours présent dans les populations autochtones.

Les résultats obtenus sur le site de la Dranse d'Abondance vont dans le même sens que ceux obtenus par Araguas *et al*. (2008) dans les Pyrennées espagnoles. En effet, le taux d'introgression de la population native REM de la Dranse d'Abondance ne varie pas réellement après 10 années sans repeuplements REA. Les principaux effets génétiques observés dans ce lapse de temps sont un retour rapide à l'équilibre Hardy-Weinberg et la perte des individus de génotypes Atlantique. Les études publiées jusqu'à présent n'offrent donc qu'un recul à moyen terme (5 ans pour Poteaux *et al*. 1998, 9 ans pour Araguas *et al*. 2008 et 10 ans dans le cas de l'étude sur la Dranse d'Abondance) et donc des suivies temporels plus long doivent être mis en place pour évaluer si la sélection naturelle ne permet pas de réduire les effets génétiques des repeuplements passés.

La mise en place de sanctuaires génétiques, semble plus particulièrement valable dans le cas de territoires suffisamment importants abritant des populations natives démographiquement importantes. Il est nécessaire de s'assurer qu'aucune (ou du moins le moins possible) population non native ne persiste localement sur tel ou tel secteur de la zone choisie comme sanctuaire génétique. Cependant, les premières études réalisées indiquent qu'à elle seule cette stratégie n'est pas toujours suffisante pour permettre de réduire les effets génétiques des repeuplements passés et donc que des actions complémentaires devraient être envisagées et évaluées sur le moyen/long terme.

III.2) Transfert d'individus autochtones

Une des stratégies permettant d'étendre l'aire de répartition d'une population autochtone consiste à transférer, sur des secteurs préalablement choisis, des individus prélevés dans une population source le permettant. Des exemples, dans l'ouest des Etats-Unis de l'utilisation de cette technique pour conserver des populations de diverses espèces de poissons en danger ont été présentés par Minckley (1995). Maitland (1995) rapporte l'existence en Grande Bretagne de procédures de transfert d'individus de Corégone (*Coregonus albula* et *Coregonus lavaretus*) à partir de populations sources vers des lacs présentant les critères adéquats et non peuplés par ces espèces et ce dans le but de les préserver en créant de nouvelles populations viables.

Cette stratégie a été testée aux USA afin de préserver les populations des divers rameaux évolutifs autochtones de truite à gorge coupée (*Oncorhynchus clarki*) qui ont perdu 95% de leur aire initiale de distribution suite à l'introduction de salmonidés non natifs (*Salvelinus fontinalis*; *Oncorhynchus mykiss*; *S. trutta*) et à la dégradation de l'habitat (Harig *et al*., 2000). Ces auteurs ont analysé 37 tentatives de réhabilitation par transfert de populations génétiquement pures prélevées en zone fonctionnelle puis déversées dans des sites sans poisson ou bien ayant subi une éradication préalable des

non natifs (empoisonnement). Dans les cas cités, les critères de réussite des opérations de transfert étaient : 1) maintien d'une biomasse naturelle minimale de 22 kg/ha, 2) présence d'une population minimale de 500 adultes dépassant 12 cm de longueur totale, 3) production d'au moins deux classes d'âge par reproduction naturelle en 5 ans et 4) population transplantée isolée des salmonidés non natifs. Les transferts étaient considérés comme infructueux si au minimum un des critères précédents n'était pas rempli. Les résultats indiquent que 14 transferts ont pu être considérés comme réussis et 23 comme ayant échoué. 48% des échecs étaient liés à une réinvasion du secteur par des individus non natifs, 43% à un habitat non favorable et 9% à des facteurs autres (prédation par des oiseaux, pollutions…). Les succès ont été surtout obtenus sur des sites isolés des non natifs par une barrière, ou bien pour lesquels l'éradication des non natifs avait été complète, et qui étaient connus auparavant comme ayant abrité des populations fonctionnelles et contenant au moins 2 ha d'habitat favorable (Harig et Fausch, 2002).

Hilderbrand (2002), également sur les petites populations de truites à gorge coupée (*O. clarki*) menacées d'extinction, a construit un modèle pour évaluer la stratégie de réhabilitation par transfert. Les résultats de simulations indiquent que cette stratégie peut permettre d'assurer la persistance de populations à long terme s'il n'existe pas d'autres moyens d'accroître l'aire de répartition des populations concernées. Cette étude montre qu'en général le transfert d'adultes limite d'avantage les risques d'extinction que le transfert d'un nombre comparable de 0+, de sub-adultes, ou de sub-adultes et d'adultes. Par ailleurs, plus le nombre est important plus le risque d'extinction est faible. Le transfert d'un minimum de 250 adultes (10% de la capacité d'accueil) en une seule fois est plus efficace qu'un fractionnement du transfert sur plusieurs années. Par contre, le transfert de 0+ ou de sub-adultes doit de préférence, soit être répété plusieurs années, soit concerner un nombre d'individus représentant un pourcentage important de la capacité d'accueil (Hilderbrand, 2002).

Dans le cadre de l'expérimentation menée sur l'amont de la Dranse d'Abondance, les transferts de géniteurs semblent avoir été efficaces, d'une part pour maintenir la diversité génétique présente après l'arrêt des repeuplements REA et étendre vers la zone apicale la population autochtone et, d'autre part pour augmenter significativement la densité de la population de truites adultes en place. L'étude a montré que l'effet génétique obtenu était plus net si le transfert avait lieu sur un secteur isolé qui abrite une population initiale REA non fonctionnelle entièrement soutenue par le repeuplement. Dans ce cas l'action combinée de l'arrêt des repeuplements REA et du transfert de géniteurs REM apparaît être une stratégie opérationnelle pour installer une nouvelle population de truites autochtones REM. Par contre sur un secteur présentant une population REA fonctionnelle, le transfert d'individus REM peut conduire à favoriser la mise en place d'une population fortement hybridée. Il convient donc avant de mettre en place une telle stratégie de connaître l'état démographique et fonctionnel des populations en place sur les secteurs concernés. A ce sujet, un diagnostic complet de la population de truites du Borne en Haute-Savoie a conduit à proposer une opération de transferts d'individus REM en amont d'un obstacle infranchissable pour augmenter l'aire de répartition de la population REM présente en aval (Caudron *et al*., sous presse annexe 4). Cette stratégie a été choisie en raison d'une part de la forte densité de la population REM pouvant être utilisée comme population source et d'autre part de l'absence de reproduction de la population REA située en amont.

La stratégie de transfert de proximité pour installer de nouvelles populations fonctionnelles présente l'avantage de limiter les effets génétiques et la propagation de pathologies associées à l'élevage (Leighton, 2002), et surtout elle conserve les traits

adaptatifs de la population originelle à conserver. Cependant, lors de la planification d'opérations de transfert de population dans un programme de conservation d'une espèce en danger, certains critères devraient être respectés (Williams *et al*., 1988; Maitland et Lyle, 1992) :

- Connaître les raisons précises de l'isolement des populations et notamment de leur absence sur les zones potentielles d'accueil. En effet, selon Carvalho (1993), la compréhension de la répartition naturelle, des causes et de la signification des discontinuités biologiques est fondamentale pour comprendre pourquoi les animaux vivent dans des habitats particuliers. Ceci est notamment important quand les activités humaines, au travers de l'exploitation (Smith *et al*., 1991), des introductions (Ferguson, 1990) et du repeuplement (Skaala *et al*., 1990), ont la capacité de modifier les répartitions naturelles. Dans la majorité des cas, les populations sont isolées en raison de la fragmentation de l'habitat, mais d'autres facteurs peuvent également expliquer les discontinuités observées comme l'existence de pollutions présentes ou passées, ou l'apparition de phénomènes naturels exceptionnels (crue, éboulement, tectonique).

- Pour les secteurs choisis, s'assurer de leur aptitude à accueillir des individus supplémentaires et à permettre l'installation à terme d'une population fonctionnelle. Les critères de choix des secteurs d'accueil sont : a) l'absence de perturbations risquant de compromettre la réussite de l'opération (pollutions,…), b) la présence d'un linéaire de cours d'eau et d'une surface d'habitat favorable suffisants, c) l'existence d'une connectivité possible avec la population source afin d'assurer un certain flux génique inter-populations, et d) l'impossibilité de recolonisation par une population non native.

- Vérifier que l'abondance de la population source est suffisante pour permettre de prélever des individus sans risquer de la mettre elle même en péril.

- Transférer un nombre d'individus suffisant pour permettre d'occuper au moins 10% de la capacité d'accueil du site receveur. De plus, d'après Stockwell *et al*. (1995), une quantité trop faible d'individus transférés ne permet pas de transférer la diversité génétique de la population source.

III.3) Les Repeuplements de réhabilitation à partir de géniteurs autochtones

L'intérêt et l'utilisation des différentes pratiques de repeuplements font actuellement l'objet d'un vif débat international. Plusieurs auteurs ont récemment apportés quelques éléments en faveur de l'utilisation de certains types de repeuplement dans le but de réhabiliter des populations en danger en les discernant des pratiques mal adaptées (Brown et Day, 2002 ; Brannon *et al.*, 2004 ; Hansen *et al*., 2006). Hansen *et al*. (2006) ont démontré la faisabilité de restaurer des populations de truite qui ont été introgressées par des individus non natifs en faisant appel à des marqueurs génétiques pour identifier des individus non introgressés. Mais les résultats montrent aussi que ces derniers peuvent être en faible nombre, nécessitant alors l'identification de populations proches et de caractéristiques génétiques voisines qui peuvent alors être incorporées dans les stocks de géniteurs captifs. Anders (1998) indique que l'aquaculture de

conservation doit avoir pour but la conservation à long terme des populations sauvages avec leur pool de gènes support d'adaptations locales et leurs caractéristiques phénotypiques et comportementales. En effet, le repeuplement dans certains cas et sous certaines conditions peut être une mesure efficace soit pour soutenir des populations en danger ou en cours d'extinction pour des raisons démographiques soit pour réhabiliter des populations sur des zones où elles ont disparu (Laikre *et al*., 1999). De nombreux programmes à grande échelle de restaurations de populations disparues ou en danger essayent d'utiliser avec plus ou moins de succès l'aquaculture comme outil de conservation : par exemple le saumon atlantique (*Salmo sala*r) sur la Loire et l'Adour Garonne en France, l'esturgeon (*Acipenser transmontanus*) sur la rivière Kootenai en Amérique du Nord (Anders, 1998), ou encore la truite marbrée (*Salmo marmoratus*) en Slovénie (Crivelli *et al*., 2000 ; Vincenzi *et al*., 2007). Young et Harig (2001) indiquent que la réplication ou la fondation de nouvelles populations peut s'avérer une stratégie viable pour maintenir des populations non introgressées qui ont un risque élevé d'extinction. Cependant, il est nécessaire de toujours garder à l'esprit que des repeuplements non appropriés et mal pratiqués sont sources de menaces pour l'intégrité génétique des populations naturelles.

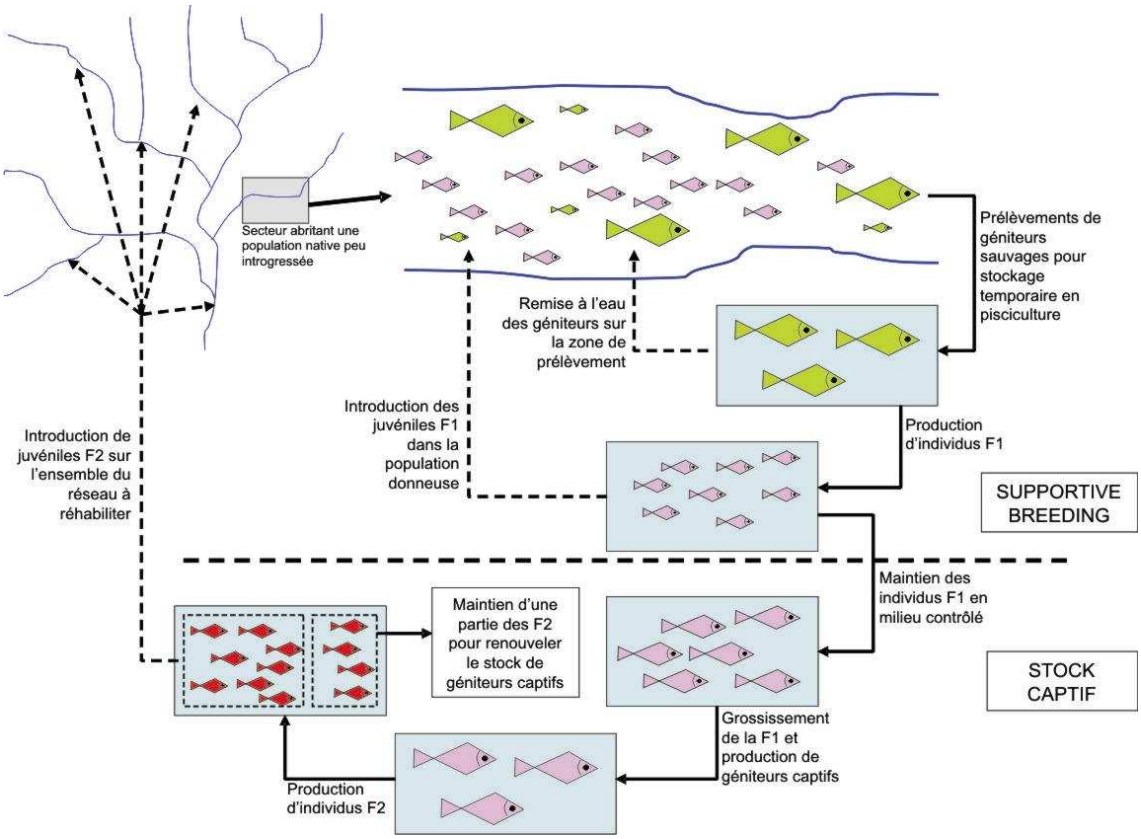


Figure 47. Schéma de principe des pratiques de repeuplement de réhabilitation par supportive breeding et de la constitution d'un stock de géniteurs captifs.

Deux pratiques possibles de production aquacole à partir de géniteurs autochtones peuvent être différenciées : i) le supportive breeding destiné, en utilisant des géniteurs de cette même population, à soutenir provisoirement une population en place démographiquement faible, et ii) le stock de géniteurs plutôt appliqué à la

réhabilitation, à l'extension ou à la création de nouvelles populations. Ces objectifs nécessitent une production de poisson quantitativement importante (Figure 47).

III.3.1) Le supportive breeding

Le supportive breeding consiste à capturer des individus sauvages, à les faire se reproduire artificiellement et à introduire les juvéniles F1 de première génération dans la population donneuse de façon à ce qu'ils se mélangent aux individus sauvages (Ryman et Laikre, 1991 ; Wang et Ryman, 2001) (Figure 47). Le but recherché est d'accroître la survie des individus issus de la population source grâce à une phase de protection dans l'environnement contrôlé de la pisciculture (Laikre *et al*., 1999). Le supportive breeding peut convenir au soutien temporaire d'une population qui a décliné pour des raisons démographiques et dont les causes du déclin ont été traitées. Cette stratégie est utilisable en biologie de la conservation lorsqu'il s'agit d'augmenter la taille d'une population naturelle sans introduire des gènes étrangers.

Cependant, cette pratique peut également, dans certaines conditions (faible effectif efficace et avantage numérique de la cohorte relâchée), produire des effets négatifs sur la population en place tels que l'augmentation des risques de dérive génétique, une baisse de la taille effective Ne et une perte de la variabilité génétique. En effet, la contribution des géniteurs produisant les juvéniles captifs ont, en cas de bonne survie de ces derniers après introduction dans le milieu naturel, une contribution à la population nettement plus forte que celle les géniteurs s'étant reproduits naturellement (Laikre *et al*., 1999). Ryman et Laikre (1991) ont par ailleurs montré qu'une seule génération issue de supportive breeding permettait d'augmenter la taille de la population mais pouvait entraîner une réduction de la Ne et ainsi accroître la dérive génétique au sein de la population naturelle et également diminuer sa variabilité génétique. Wang and Ryman (2001) indiquent que lorsque l'opération est prolongée pendant plusieurs générations, la taille de la population totale et la Ne augmentent mais qu'un accroissement important du nombre de géniteurs est nécessaire pour éviter les effets liés à la consanguinité et à la dérive génétique.
Enfin Ryman *et al*. (1995) préconisent de réaliser, avant toute mise en place de supportive breeding, une analyse des conséquences génétiques potentielles afin de prévoir un mode opératoire qui minimise ou élimine les effets génétiques négatifs.

Ainsi, cette pratique a un champ d'application relativement limité et convient davantage au soutien temporaire de populations autochtones en danger sur des zones géographiques restreintes. Cette stratégie limitée dans le temps doit être stoppée une fois l'obtention d'une démographie suffisante permettant ensuite à la population de garantir sa pérennité par recrutement naturel. Cette stratégie bien spécifique n'a pas été testée ni proposée sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie au regard des situations rencontrées.

III.3.2) Le stock de géniteurs captifs

Cette pratique consiste à constituer en pisciculture un stock de géniteurs captifs à partir d'oeufs issus de géniteurs sauvages prélevés dans le milieu naturel en zone peu introgressée et d'origine génétique connue. La descendance des géniteurs sauvages est utilisée pour produire plusieurs générations de reproducteurs captifs, ainsi le stock est entretenu en partie (apports externes partiels de géniteurs sauvages) ou totalement par lui-même (Figure 46). D'une manière générale, l'établissement de stocks de géniteurs

peut être une mesure conservatoire préconisée à court terme notamment pour les espèces à fort risque d'extinction mais elle doit rester temporaire avec le but d'installer des populations autosuffisantes dans des habitats réhabilités ou adéquats (Philippart, 1995).

Sur le département de la Haute-Savoie, des premiers repeuplements de réhabilitation REM à partir d'un stock de géniteurs captifs ont été mis en place sur le bassin des Dranses suite à la découverte de la population REM autochtone peu introgressée de la Dranse d'Abondance. Pour constituer ce stock 150 mâles et 150 femelles ont été prélevés (période 1996 –98) sur la Dranse d'Abondance et croisés entre eux (1 mâle X 1 femelle). Après analyses génétiques des deux parents, seuls les 98 familles sur 150 dont les deux parents montraient uniquement des allèles REM aux trois marqueurs diagnostics Str541, Str591 et Str791 ont été conservées pour fonder le stock de géniteurs. A partir de 1999, une production suffisante d'alevins REM a permis de tester des repeuplements REM sur le réseau des Dranses. Une première évaluation de l'effet de ces pratiques, en raison de leur caractère exploratoire, a été réalisée à plusieurs niveaux et notamment dans le présent travail de thèse. Dans l'exemple de l'Ugine, Caudron *et al*. (2006) ont montré que le taux d'allèles natifs de la population avait évolué en 5 ans de 0 à 50% et avait atteint 77% en 8 ans. Le suivi par marquage de la contribution des repeuplements REM a permis d'arrêter cette pratique en fonction de l'évolution de la contribution du recrutement naturel. Caudron et Champigneulle (2007) ont suivi sur l'ensemble du bassin des Dranses la contribution des repeuplements REM dans les captures des pêcheurs au cours de 4 saisons de pêche consécutives entre 2003 et 2006. Les résultats indiquent que les individus repeuplés contribuent entre 10 et 30% aux captures avec un taux qui reste stable entre les différentes classes d'âge. Les résultats indiquent donc que les individus REM repeuplés contribuent à la population d'adultes en place bien que la majorité des captures soient issues du recrutement naturel. Enfin, sur le site test du Brevon amont, les résultats indiquent que les repeuplements REM ont contribué en quelques années à augmenter significativement le taux d'allèles REM dans la population en place. Cependant, cette apparente réussite doit être relativisée car les résultats indiquent aussi que l'introduction d'individus REM sur un site abritant une population REA fonctionnelle conduit à court et ou moyen terme plutôt à la mise en place d'une population hybride qu'au remplacement de la population REA par une population REM.

L'utilisation des repeuplements de réhabilitation semble montrer de bons résultats pour établir de nouvelles populations pures de *Salmo marmoratus* dans des rivières Slovène (Crivelli, com. pers.). Caroffino *et al*. (2008) ont montré sur les tributaires du Lac Supérieur (Minnesota, USA) que le repeuplement d'alevins natifs de truite Arc-en-Ciel permettait d'augmenter l'abondance des populations locales. Ces auteurs indiquent également que ces repeuplements en raison de leur réussite peuvent induire un changement génétique à long terme dans les populations et ils incitent donc à entreprendre un suivi génétique temporel dans le cas des populations soumises aux repeuplements.

L'avantage de la mise en place d'un stock de géniteurs captifs est la possibilité de produire de plus grandes quantités de poissons comparativement à la technique du supportive breeding. Ceci permet d'entreprendre des changements d'échelle et de lancer des opérations de réhabilitation sur des réseaux hydrographiques plus vastes ou lorsque la population native est très affaiblie. De plus, les repeuplements mis en place n'ont pas forcément comme but de soutenir une population en déclin mais peuvent également être utilisés pour élargir son aire de répartition ou installer de nouvelles populations fonctionnelles.

Un des principaux inconvénients de cette pratique est la durée nécessaire à l'établissement d'un stock de géniteurs productif. En effet, la mise en place d'un stock de géniteurs captifs à partir de la descendance d'individus prélevés en milieu naturel nécessite au moins 3 années d'élevage avant d'obtenir la première production. L'autre inconvénient est que lorsque ce type de production est mise en place, certains gestionnaires éprouvent de la difficulté à arrêter la production lorsqu'elle devient inutile. Il est donc important de prévoir des suivis temporels permettant d'argumenter cet arrêt de la production.

Le deuxième inconvénient majeur est l'existence de risques génétiques liés à la captivité qui peuvent altérer les aptitudes des poissons produits et avoir des effets négatifs non souhaités sur les populations naturelles. Plusieurs auteurs ont montré les conséquences génétiques associées à l'utilisation du même stock captif sans renouvellement. La domestication progressive des individus provoque en effet des modifications du comportement chez les poissons (Berejikian *et al*., 1996 ; Johnsson *et al*., 1996). Les truites domestiquées perdent la rusticité de la souche d'origine et son adaptabilité au milieu naturel. Ce phénomène peut entraîner une baisse du taux de survie des individus introduits et donc une perte d'efficacité des repeuplements pratiqués. L'utilisation chaque année d'une partie de la descendance du stock pour renouveler les géniteurs provoque également un risque de consanguinité pouvant altérer à terme la capacité de reproduction, la croissance et la survie des individus produits. Cependant, ce risque de consanguinité peut en partie être évité par une maîtrise de l'effectif efficace et par des apports externes. Enfin, une perte non négligeable de la variabilité génétique de stock captif a été observée chez plusieurs espèces de salmonidés (Allendorf et Phelps, 1980 ; Verspoor, 1988 ; Winans, 1989). Une sélection involontaire en particulier pour les espèces migratrices peut se produire au fil des générations pour les gros sujets et ceux se reproduisant plus tôt (McLean *et al*., 2005).

Les modifications observées dans les populations captives, peuvent entraîner, suite aux repeuplements avec cette origine, des impacts génétiques également sur les populations naturelles. Hindar *et al.* (1991) a synthétisé les effets génétiques que les salmonidés domestiques ont pu avoir sur les populations indigènes de la même ou des espèces voisines. Guyomard (1989a) a montré la perte de variabilité génétique qu'ont subie les populations naturelles de truite commune en France suite aux repeuplements utilisant des souches domestiques. Kostov (2008) a fait une synthèse bibliographique récente des risques écologiques liés à certaines pratiques de repeuplement.

III.3.3) Quelques recommandations

L'intérêt pour le gestionnaire de la constitution d'un stock natif captif est de s'affranchir des souches domestiques habituellement utilisées pour le repeuplement, qui sont dans le cas de la truite commune essentiellement constituées de stocks REA. Les attentes des gestionnaires vis à vis des stocks captifs sont souvent multiples : rétablir des populations fonctionnelles, assurer les effectifs nécessaires aux activités de pêche, restaurer ou maintenir la diversité génétique des populations natives dans les rivières.

Afin de limiter les impacts génétiques, les premières précautions à prendre se situent au niveau de la phase de constitution du stock captif lors du choix des géniteurs sauvages et de la réalisation des croisements. Des travaux de génétique quantitative (De Rochambeau *et al*., 2000 ; Dupont-Nivet *et al*., 2003) permettent de conseiller des plans de croisement garantissant le maintien lors de la constitution du stock du maximum de la diversité génétique présent dans la population source. Ces techniques ont été mises en pratiques très récemment et un protocole simplifié destiné aux pisciculteurs a été établi

pour la constitution de trois nouveaux stocks (Fier, Usses et Borne) de géniteurs REM captifs en Haute-Savoie (voir annexe 11).

Par contre, la gestion courante au cours du temps de l'effectif génétique en captivité pour limiter les impacts génétiques liés à la domestication, à la perte de variabilité et à la consanguinité est plus délicate. La principale solution semble être de gérer le stock de manière ouverte en utilisant régulièrement en plus des géniteurs captifs, des individus sauvages prélevés en milieu naturel (Guyomard, 1989b). Cette pratique devrait permettre de réduire la perte de variabilité génétique du stock de reproducteurs et de garder une proximité génétique avec la population naturelle. Cependant, en pratique, les gestionnaires manquent d'informations plus opérationnelles leur permettant de garantir le maximum de variabilité génétique au sein de leur stock comme par exemple le taux et le sexe des géniteurs à renouveler, le nombre de générations entre chaque renouvellement, et les plans de croisement à réaliser. Selon Guyomard (1989b), la diversité génétique d'un stock peut être préservée en introduisant à chaque génération 50 mâles sauvages dans un stock de 50 femelles captives. Les apports externes dans un stock captif peuvent se faire sous la forme directe de géniteurs ou d'œufs produits à partir de géniteurs sauvages (Philippart, 1995). Les préconisations doivent être adaptées aux difficultés liées à l'élevage de poissons sauvages (incorporations de nouveaux individus sauvages, goulots d'étranglement de la production, décalages temporels des pontes, mortalités sélectives…), aux particularités des établissements piscicoles et aux règles sanitaires de plus en plus exigeantes. L'essor de l'aquaculture de conservation devrait s'accompagner d'un suivi temporel à la fois des caractéristiques génétiques des stocks établis afin de permettre de les gérer au mieux mais également des populations naturelles soumises aux repeuplements dans le but de ne pas leur porter atteinte à terme. Depuis 1996-97-98 époque de sa création, il n'y a pas eu de suivi génétique poussé du stock de géniteurs issus de la Dranse d'Abondance pour suivre l'évolution au cours des générations de ses caractéristiques génétiques et évaluer les effets potentiels de la domestication. Un bilan de ce stock est donc envisagé à brève échéance. Dans le cas des trois nouveaux stocks mis en place en Haute-Savoie, une étude génétique spécifique devrait accompagner les différentes étapes de leur constitution et de leur gestion dans le but d'apporter des réponses concrètes aux gestionnaires en charge de ces stocks.

Enfin, l'expérimentation faite sur l'efficacité comparée de relachers à des stades précoces réalisé dans le cadre de la thèse a montré que l'usage d'alevins démarrés (2-3 cm) c'est-à-dire nourris quelques semaines après la résorption de la vésicule était un bon compromis permettant une certaine efficacité tout en minimisant la phase d'élevage.

En s'inspirant des nombreux travaux publiés (Waples, 1991 ; Cowx, 1994 ; Philippart, 1995 ; Laikre *et al*., 1999 ; Brannon *et al*., 2004) et des résultats du présent travail de thèse, des premières préconisations peuvent être données concernant la truite commune pour la mise en place de repeuplements de réhabilitation REM :

- Récolter des données démographiques préalables pour vérifier si l'état de la population concernée nécessite effectivement un repeuplement.

- S'assurer préalablement que les facteurs responsables du déclin de la population à soutenir ou de la disparition de la population à réhabiliter ne sont plus d'actualité.

- S'assurer que la réduction de ces facteurs ne soient pas suffisant et que le repeuplement représente une option de gestion viable qui permettra à terme de conserver les populations naturelles concernées. Il s'agira notamment de prendre en compte lors de l'établissement du programme de repeuplement, les effets écologiques et génétiques potentiels ainsi que le rapport coût/bénéfice.

- En complément de la stratégie de repeuplement temporaire de réhabilitation, surveiller et restaurer la qualité du milieu si celle-ci est menacée.

- Récolter des informations génétiques initiales sur la population naturelle à conserver afin d'apprécier les modalités de la pratique de repeuplement à mettre en place.

- Prélever des géniteurs sauvages de différentes tailles par pêches électriques de sondage pendant la période de reproduction dans les populations naturelles les moins introgressées. Le choix des secteurs de rivières doit être réalisé en fonction des informations génétiques et démographiques initiales collectées.

- Le marquage individuel par PIT tags et l'analyse génétique de chaque individu au niveau de marqueurs diagnostics permet de garder uniquement les géniteurs natifs présentant le moins possible d'introgression par des allèles allochtones. La quantité finale de géniteurs doit être suffisante pour s'assurer que l'effectif génétique utilisé permet de représenter la variabilité génétique de la population source.

- Suivre un plan de croisement optimisé en fonction du nombre de géniteurs récoltés établi par collaboration avec des généticiens quantitatifs et des populations. Prévoir un nombre de mâle 2 à 3 fois supérieur à celui des femelles.
- Réaliser un suivi des caractéristiques génétiques et de l'effectif efficace du stock au cours du temps (lors de la première génération, puis dans les lots de géniteurs des générations successives). En fonction des résultats des analyses, mettre en place un protocole adapté de renouvellement du stock.

- Eviter au maximum dans les pratiques d'élevage d'engendrer des effets de sélection et de domestication (tri en fonction de la taille, du sexe, du comportement,…). A défaut de pouvoir limiter ces phénomènes, le suivi génétique entrepris doit permettre au moins de les évaluer et les suivre au cours des générations.

- Programmer les opérations de repeuplements de manière à ce que les quantités introduites soient en rapport avec la capacité d'accueil du milieu (état de la population en place, qualité du milieu).

- Ne pas utiliser les alevins issus des stocks captifs REM pour repeupler les zones sources sanctuaires peu introgressées et fonctionnelles. La population d'une zone sanctuaire fonctionnelle peu introgressée devrait être laissée en évolution naturelle sans aucun repeuplment, même REM autochtone.

- Pratiquer les repeuplement de réhabilitation de façon temporaire uniquement le temps d'atteindre l'objectif de réhabilitation d'une population naturellement fonctionnelle.

- Stopper la production des stocks captifs lorsque les objectifs de réhabilitation justifiant son usage sont atteints.

III.4) Exploitation sélective des populations par pêche à la ligne

La possibilité de réglementer les pratiques de pêche à la ligne en rivière permet d'envisager des mesures accompagnant les stratégies de soutien ou de réhabilitation destinées à conserver certaines populations menacées. L'activité peut être volontairement réglementée afin d'éviter le prélèvement d'une certaine catégorie d'individus (adultes reproducteurs), de protéger entièrement une population fragile sur un secteur ou d'orienter la pression de pêche sur des zones capables de la supporter. Les gestionnaires et les pêcheurs deviennent alors des acteurs de la conservation c'est à dire que leurs actions contribuent à assurer à long terme la survie et la capacité d'adaptation des populations naturelles tout en maintenant une pratique halieutique de qualité.

III.4.1) Limiter l'exploitation par pêche dans les populations en déclin ou en voie de réhabilitation

D'une manière générale, la pêche a un effet sur les populations via la sélectivité des captures en fonction de la taille (Ricker, 1969). Elle peut également induire une réduction de la diversité génétique de la population exploitée par dérive génétique et/ou par sélection (Guyomard, 1989a). Par exemple, Jones *et al*. (2001) associent la perte de la variabilité génétique des populations d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du lac Bennett au New Brunswick à une pression de pêche intensive. Ainsi, les populations en déclin ou en voie de réhabilitation étant particulièrement fragiles, une surexploitation peut provoquer leur disparition, retarder ou faire échouer un programme de réhabilitation en cours (Olver *et al*., 1995). Ces auteurs indiquent qu'il faut en particulier être attentif à ne pas pratiquer des réglementations qui conduisent à sur-exploiter les concentrations de géniteurs. Dans plusieurs bassins des Pyrénées espagnoles, sur les secteurs classés en réservoirs génétiques qui ne sont plus soumis aux repeuplements, le nombre de captures journalières autorisé par pêche à la ligne a été réduit pour limiter l'exploitation (Araguas *et al.*, 2004 et 2008). Almodovar et Nicola (2004) ont montré dans les rivières espagnoles que l'exploitation par pêche de la truite sédentaire avait fait baisser l'âge moyen, la diversité en âge, le nombre de truites dépassant la taille légale, la production et l'abondance des stocks de géniteurs de la population en place. Ces auteurs suggèrent que la protection de l'exploitation d'un nombre plus grand de géniteurs devrait permettre d'accroître le recrutement naturel et de se passer des repeuplements avec des poissons non natifs.

III.4.2) Exploiter en priorité les individus non natifs

La capturabilité des salmonidés par pêche sportive peut varier en fonction de la souche et également selon que les individus sont sauvages ou domestiqués. Dwyer et Piper (1984) ont trouvé que deux souches de truite arc en ciel (*O. mykis*) domestiquées étaient beaucoup plus capturables par la pêche sportive que des souches sauvages. Par ailleurs Dwyer (1990) a montré pour trois souches domestiques de truite à gorge coupée

(*O. clarki*) que la capturabilité était d'autant plus grande que le degré de domestication était important. Chez la truite commune, Garcia-Marin *et al*. (1998), ont montré que le taux de gènes domestiques était significativement plus faible pour les populations soumises à la pêche que pour celles non exploitées. Les auteurs suggèrent que ce résultat serait lié à une plus forte capturabilité par la pêche pour les truites d'élevage que pour les truites sauvages. Plus récemment, Mezzera et Largiadèr (2001a) ont comparé la composition génétique des truites communes échantillonnées non sélectivement par pêche électrique dans la population en place du Doubs franco-suisse et celle des captures par la pêche de loisir. Cette rivière contient à la fois des individus autochtones REM, d'origine domestique atlantiques ainsi que des hybrides des deux formes. Les pêcheurs capturent proportionnellement plus de truites de génotype atlantique et hybride comparativement à leur proportion dans la population en place. Selon ces auteurs, les effets de la domestication pourraient expliquer cette plus forte capturabilité. Garcia-Marin *et al*. (1998), dans des rivières repeuplées ont trouvé une plus grande persistance de truites natives dans des zones exploitées par pêche à la ligne que dans les zones non pêchées; ce qui selon ces auteurs serait lié à une plus grande capturabilité par pêche à la ligne pour les truites repeuplées. Les résultats acquis dans la présente thèse vont dans le même sens.
Ces résultats indiquent que la pêche peut avoir un impact sur la structure génétique des populations mélangées et donc que des orientations réglementaires pourraient potentiellement influencer la structure génétique de populations à conserver.

III.4.3) Mode de capture et taille limite de capture

L'étude de Mezzera et Largiadèr (2001a) sur le Doubs a montré que les techniques de pêche utilisant comme leurre une cuillère ou un vairon manié favorisaient la capture de truites autochtones méditerranéennes et/ou de grandes truites. Cependant les données ne permettent pas de savoir si ce type de pêche capture préférentiellement les individus méditerranéens ou les grands spécimens en général. En effet les truites de génotypes atlantique et hybride deviennent plus rares parmi les individus âgés (âge>3+). Les résultats présentés dans la partie II de la présente thèse mettent également en évidence que certaines techniques de pêche capturent préférentiellement des individus non repeuplés. Ces résultats suggèrent que des mesures d'interdiction de certains modes de pêche capturant préférentiellement les individus natifs peuvent être envisagées dans le cas de populations autochtones très menacées ou en cours de réhabilitation.

La taille limite de capture est une mesure réglementaire pouvant être utilisée pour limiter l'exploitation des individus adultes en particulier au niveau de certaines populations démographiquement affaiblies. A ce sujet, l'étude de Mezzera et Largiadèr (2001a) a montré dans la boucle suisse du Doubs que les truites capturées à un jeune âge étaient préférentiellement de génotype atlantique ou hybride. Par conséquent, dans ce type de situation, l'adoption d'une taille minimale trop basse peut avoir un effet contre-productif en protégeant les individus non natifs qui en participant au frai augmentent ainsi le risque d'introgression de la population naturelle. Ainsi, sur certaines zones abritant des populations autochtones menacées pour des raisons démographiques, l'augmentation locale de la taille limite de capture peut contribuer en protégeant préférentiellement les géniteurs à conserver les populations et aider à soutenir le recrutement naturel. De même, ces mesures peuvent être envisagées sur les zones où des opérations de réhabilitation ou d'installation de populations fonctionnelles sont prévues.

En raisonnant au niveau de la gestion de la pêche sur un vaste réseau hydrographique, il apparaît donc souhaitable de connaître et prendre en compte la diversité des situations afin d'adopter des gestions différenciées adaptées à celles-ci, permettant par exemple de mieux répartir spatialement l'effort de pêche. Ceci devrait permettre de limiter l'exploitation de rivières dont les populations sont en cours de réhabilitation.

III.5) Suppression de populations allochtones

L'élimination d'une population non désirable présente dans une rivière ne signifie pas que les individus devront être directement sacrifiés. Il est possible d'envisager un transfert des individus prélevés vers un nouveau milieu où ils permettront de satisfaire une activité halieutique sans exercer de perturbations écologiques et génétiques. Dans certain cas, la menace principale risquant de compromettre la conservation d'une population autochtone est la présence, à proximité ou en sympatrie, d'une population non native. Dans cette situation, la suppression de la population allochtone de la zone où se situe la population native à conserver a parfois été envisagée. Leary *et al*. (1993) ont suggéré comme mesure de conservation de populations autochtones l'éradication des populations présentant un taux élevé d'introgression. Cette mesure permet d'éviter le maintien d'un flux génique important entre population hybridée et population native. Cependant, Allendorf *et al.* (2004) signalent que, comme toute action réglementaire visant les hybrides, cette pratique pour être efficace ne doit pas être systématique ou généralisée mais doit prendre en compte les particularités de chaque situation. Par exemple, l'éradication des populations de truites hybridés n'est pas une solution quand l'origine de l'introgression est due à une migration de poissons non natifs venant d'un site proche (Araguas *et al*., 2004).

Les rares études citées dans la littérature faisant mention de l'utilisation de cette technique concernent la conservation de populations de truite cutthroat (*O. clarki*) (Harig *et al.*, 2000) ou d'omble de fontaine (Kulp et Moore, 2000) sur le continent nord-américain.

La mise en application d'une telle stratégie impose une distinction visuelle aisée entre les individus natifs et les non natifs afin d'être sûr de limiter la population menaçante. Cette discrimination est valable et simple dans le cas d'espèces différentes, par exemple lorsque une population introduite d'omble de fontaine menace une population native de truite *cutthroat*. Par contre, la distinction est plus délicate entre différentes lignées évolutives de la même espèce comme c'est le cas par exemple pour la truite commune. Des études ont montré la possibilité de distinguer efficacement selon des critères morphologiques la lignée *marmoratus* de plusieurs autres lignées (Delling *et al*., 2000 ; Delling, 2002). Des premières études ont montré que les différences entre les autres lignées (atlantique et méditerranéenne) étaient plus difficiles à distinguer (Lascaux, 1996) mais que l'utilisation de certains critères phénotypiques pouvait néanmoins permettre une discrimination significative (Mezzera *et al*., 1997 ; Aparicio *et al.*, 2005 ; Monet *et al*., 2005).

L'application de cette stratégie peut donc, dans certains cas et en respectant certaines précautions, être envisagée pour limiter une population introduite présentant une menace pour une population native Cependant, l'application peut être délicate lorsque les deux lignées évolutives vivent en sympatrie depuis plusieurs générations et que le taux d'introgression de la population originelle est suffisamment élevé pour conduire à la présence de nombreux individus hybrides viables. En revanche, cette stratégie peut être plus aisément mise en œuvre quand les deux populations ne vivent

pas en sympatrie mais sont soit situées à proximité ou géographiquement isolées et qu'un flux génique inter-populations existe. Cependant, une des principales limites de cette stratégie est son application difficile dans le cas de quantités importantes d'individus à éliminer et/ou de grandes surfaces à traiter. Par contre sur des petits cours d'eau, Kulp et Moore (2000) ont montré que la technique de pêche électrique était efficace pour éliminer des truites arc en ciel (*O. mykiss*) présentes sur l'aire de répartition naturelle d'omble de fontaine. Dans le cas étudié, les auteurs préconisent 3 opérations durant l'été pour réduire significativement le nombre d'individus non natifs. Harig *et al*. (2000) ont montré que les principaux facteurs d'échec étaient l'élimination d'une quantité insuffisante d'individus non natifs et l'existence d'une possibilité de recolonisation de la zone concernée par une autre population indésirable.
Cette stratégie peut être suivie d'une opération de repeuplement de réhabilitation ou de transfert d'individus natifs.

En Haute-Savoie, cette stratégie est en cours d'essai (Caudron et Champigneulle, données non publiées) sur l'amont du ruisseau de Chevenne, un petit affluent de la zone moyenne de la Dranse d'Abondance qui est caractérisé par une zone aval et moyenne abritant une population REM peu introgressée et par une zone amont, au dessus d'un obstacle infranchissable, abritant une population REA dominante introduite par le repeuplement. Ce type de situation étant rencontré couramment sur le réseau hydrographique haut-savoyard, ce site a donc une valeur de modèle et présente donc un intérêt à réaliser un suivi spatio-temporel à moyen terme.

La population REA amont représente une réelle menace pour l'intégrité génétique de la population native située en aval. Sur le Ruisseau de Chevenne a été pratiquée une stratégie d'arrêt total des repeuplements REA depuis 1995 et simultanément une mise en réserve de pêche. Le suivi de la stratégie mise en place entre 1995 et 2003 a montré que malgré 8 années sans repeuplement et sans pêche, la population REA non native s'était maintenue et qu'elle continuait à introgresser la population native située plus en aval (Barnetta, 2005). Une hypothèse explicative est que cette évolution serait facilitée par : 1) une survie accrue des REA par l'absence de pression de pêche ; Des travaux de Mezzera et Largiader (2001a) ont en effet montré dans le Doubs une mortalité par pêche plus forte pour les génotypes atlantiques et hybrides que pour les génotypes méditerranéen ; 2) la difficulté pour la population REM aval de recoloniser facilement la zone amont en raison de la présence d'obstacles difficilement franchissable. En raison d'un habitat permettant le bouclage du cycle de vie, la population REA amont peut continuer à produire des individus dévalant pouvant hybrider la population REM autochtone présente en aval de l'obstacle. Face à cette situation il a été décidé à partir de 2006 de tester la stratégie de suppression de la population REA amont en réalisant des pêches électriques d'épuisement avant d'entreprendre un transfert de population REM.

Cependant, les difficultés de mise en place de ce type d'opération (accès, linéaire de rivière important, destination des individus prélevés) et la répétition nécessaire des pêches électriques pour épuiser efficacement la population REA indiquent que cette stratégie bien qu'efficace doit être réservé à des situations bien précises et limitées (faibles linéaires, quantités limitées, populations bien identifiées). Rappelons enfin l'intérêt qu'il peut y avoir à utiliser la sélectivité de la pêche de loisir pour contribuer à limiter sélectivement les truites REA domestiques et les hybrides REA-REM. On peut en effet envisager dans des cas spatialement bien circonscrits et bien encadrés l'intérêt de pratiquer une sur-pêche volontaire et temporaire avec une finalité de conservation.

III.5) Isolement volontaire des populations autochtones menacées par des individus introduits

Dans le cas d'un risque important d'introgression d'une population native par une population non native et lorsqu'il n'est pas possible de supprimer cette dernière, il peut être possible d'isoler la population native pour assurer son intégrité. Van Houdt *et al.* (2005) indiquent que l'existence de barrières de migration a permis sur des rivières en Belgique de protéger sur les zones amont l'intégrité génétique de populations indigènes de *S. trutta* en évitant l'introgression avec les populations introduites en aval. Cette stratégie d'isolation des populations natives en positionnement apical en vue de prévenir les risques d'introgression génétique réduit également les risques de compétition et de maladies (Shepard *et al*., 2005).

Avenetti *et al.* (2006) ont montré que la mise en place de barrières en gabions destinées à isoler des populations de truite apache (*O. clarki*) en amont de cours d'eau de populations non natives situées en aval, était une stratégie efficace à court terme. Une défaillance partielle de certains obstacles a cependant été mise en relation avec de fortes crues qui ont facilité le franchissement de la structure par les poissons. Young *et al.* (1996) rapportent également des cas de mouvements d'omble de fontaine à travers des obstacles volontaires destinés à protéger des populations de cutthroat trout (*O. clarki*). Ces passages ont été rendus possibles en raison d'une mauvaise conception et maintenance des ouvrages. Thompson et Rahel (1998) ont évalué pendant 3 années l'efficacité de barrières préventives destinées à éviter les mouvements d'omble de fontaine dans 4 petits cours d'eau abritant des populations natives de Cutthroat trout. Seul un obstacle en gabion s'est révélé non fonctionnel en raison d'interstices dans la structure.

Novinger et Rahel (2003) ont évalué sur des rivières du Wyoming la technique d'isolation de populations natives de truites à gorge coupée (*O. clarki pleuriticus*) en amont d'obstacles afin de les protéger. Les résultats ont montré que l'accroissement des populations de *Clarki* n'était pas très fort et que les poissons avaient une tendance à la dévalaison en raison d'un manque d'habitat sur les zones amont isolées. Aussi, afin d'éviter une perte de variabilité génétique et d'assurer la réussite d'une telle stratégie, les zones isolées en amont des obstacles doivent être les plus vastes possible (Novinger et Rahel, 2003).

Hilderbrand et Kershner (2000) ont évalué la persistance à long terme de populations isolées de truite à gorge coupée (*O. clarki*) et la faisabilité d'utiliser des obstacles pour les protéger des populations non natives. Ils ont pour cela estimé la longueur minimale de rivière requise pour des populations d'abondances variées avec différents taux d'émigration et de mortalité. En utilisant la valeur de 2500 individus de plus de 75 mm comme population cible correspondant à une population effective Ne de 500, ils ont estimé qu'un minimum de 8 km de rivière était requis pour maintenir une population d'abondance élevée (0,3 poisson par m) et 25 km pour maintenir une population de faible abondance (0,1 poisson par m).

Les résultats montrent que beaucoup de populations isolées ne peuvent pas survivre à long terme à cause d'un espace insuffisant pour maintenir l'effectif minimum de Ne=500. Les études indiquent que l'isolation de populations natives à l'amont d'obstacles n'est pas une méthode efficace à 100% mais la technique peut être utilisée comme une solution provisoire. Hilderbrand et Kershner (2000) concluent plutôt à la nécessité de mettre en place des mesures plus globales de protection des milieux.

QUATRIEME PARTIE
Synthèse, conclusions et perspectives

Bilan sur les apports et contributions du travail de thèse

Contribution au débat sur la nécessité d'une gestion durable des populations de truite et de leur diversité

Les gestionnaires, les chercheurs, les utilisateurs des milieux aquatiques, dont les pêcheurs, prennent progressivement conscience de la nécessité de pratiquer une gestion plus durable des ressources piscicoles.
Or beaucoup de populations de salmonidés et leurs pêcheries associées ont évolué (dégradation des habitats, baisse de résilience, changements climatiques, rupture d'intégrité génétique, surpêche…) jusqu'à un point compromettant leur persistance (Kendall, 1999). La question se pose donc de savoir comment repérer, caractériser et gérer les populations en tant que ressources renouvelables ainsi que les écosystèmes et les pêcheries associées de manière à maintenir leur viabilité à long terme dans un esprit de développement durable. Cette gestion doit également être mise en relation avec les changements globaux et l'évolution de la biodiversité (Barbault et Chevassus au Louis, 2004 ; Chevassus au Louis *et al*., 2004 ; Cury et Morand, 2004 ; Génot et Barbault, 2004). Les études de génétique des populations ont eu un apport majeur ces dernières décennies en permettant, pour certaines espèces de poissons, d'identifier et de caractériser la diversité génétique intra-spécifique encore présente. Elles ont par ailleurs révélé, par exemple dans le cas des salmonidés en Amérique du Nord (Nielsen, 1995), de la truite en Europe (Laikre *et al*., 1999) et du Saumon en France (Thibault et Billard, 1987), des pertes déjà très conséquentes, nécessitant des mesures d'urgence.

Plusieurs travaux ont néamoins été initiés en Europe à partir des années 2000 dans le but de décrire et de conserver la diversité génétique intra-spécifique de la truite commune (Marmoratus en Slovénie, Macrostigma en Corse, Rameau méditerranéen en Espagne, Rameau Atlantique en Europe du Nord). Le travail réalisé sur les populations autochtones REM en Haute-Savoie s'inscrit dans cette dynamique et il contribue à une amélioration des connaissances sur la variabilité génétique intraspécifique de la truite (Laikre *et al*., 1999). Les résultats obtenus à l'échelle du territoire de la Haute-Savoie ont contribué à la prise de conscience des gestionnaires sur la nécessité d'agir de façon opérationnelle pour conserver la source de biodiversité que représentent les populations de truites autochtones REM repérées lors de la thèse.

Répondre à la nécessité d'une gestion plus opérationnelle et participative

Globalement, l'amélioration progressive de nos connaissanecs par l'acquisition régulière de nouvelles données scientifiques permet potentiellment de modifier des pratiques anciennes ou de proposer de nouvelles pratiques de gestion durable visant à conserver la diversité des populations de truite. Cependant, la mise en œuvre pratique par les gestionnaires directs de nouvelles stratégies proposées reste en réalité très limitée.

La mise en place d'une gestion durable est confrontée à certaines lacunes dans les processus décisionnels et dans la prise en compte de l'ensemble des aspects socio-économiques liés à l'activité pêche. Par exemple, sur le plan règlementaire, les textes de loi permettent encore mal la mise en place de mesures particulières de protection de populations d'intérêt patrimonial ou des milieux particuliers abritant ces populations car la gestion actuelle se limite encore au niveau de l'espèce alors que les niveaux

« rameaux évolutifs et populations » sont plus pertinents. L'expérience acquise en Haute-Savoie montre par ailleurs que bien souvent, les connaissances scientifiques ne suffisent pas à elles seules à conduire à l'opérationnel au niveau des gestionnaires de la pêche et des milieux. L'avis scientifique ne joue souvent qu'un rôle incitatif. Il semble nécessaire lors de l'acquisition des connaissances scientifiques d'engager une phase de communication et d'explication avec les gestionnaires décisionnaires permettant d'aboutir à des objectifs partagés permettant d'inscrire une politique de gestion dans la durée et avec des objectifs bien définis. Dans ce contexte, la mise en application des aspects théoriques de la gestion durable du patrimoine truite en Haute-Savoie doit être considéré avec réalisme car la recherche de la perfection peut conduire à l'inaction. Aussi, une démarche en grandeur réelle, plus progressive même imparfaite mais intégrant la réalité et les erreurs passées nous semble être une solution réaliste pour mieux faire prendre en compte la gestion durable dans les opérations de gestion des ressources piscicoles. Le but est d'inciter les divers acteurs à faire des rétrospectives critiques de gestions passées et en cours pour en discuter la pertinence et proposer de nouvelles gestions plus collectivement assumées sur la base d'analyses interdisciplinaires.

Des premières données sont désormais disponibles en liaison avec les apports des études pluridisciplinaires menées dans le cadre du travail de thèse. La nouvelle étape est de réussir le passage entre les connaissances scientifiques et techniques et leurs applications dans les opérations de gestion des populations. Dans ce but, l'orientation prise désormais est de mener des actions à objectifs partagés et donc issues d'une concertation étayée sur les résultats acquis et sur des objectifs de gestion préalablement définis et acceptés. Cette démarche permet par exemple de mieux faire accepter par les pêcheurs certaines restrictions (limitation de la pression de pêche lors des phases de conservation et de reconstruction) car les objectifs sont suffisamment partagés par une majorité d'entre eux. L'exemple du travail mené sur le Borne (voir publication en annexe 4) illustre bien la nouvelle démarche pratiquée.

Il s'agit d'un processus qui demande beaucoup de temps et qui nécessite un dialogue entre pêcheurs, gestionnaires et scientifiques; ce dialogue nous apparaît être un des aspects incontournables de la mise en place d'une gestion durable.

Pour information, les résultats obtenus sur le territoire valdotain dans le cadre du programme européen INTERREG III n'ont pas permis de modifier la gestion pratiquée par les gestionnaires directs. D'une part, aucune population native REM n'a été trouvée et les torrents abritent dans leur majorité uniquement des populations REA domestiques issues des déversements de truite portion.

Mise en place d'outils méthodologiques et de savoir-faire opérationnels

Un des objectifs importants de la thèse était de mettre en place des savoirs-faire opérationnels sur le plan méthodologique qui répondaient d'une part à la large échelle spatiale du travail mené et d'autre part aux caractéristiques à la fois du réseau hydrographique étudié (milieux torrentiels) et des populations de truites (soumises à des repeuplements importants). Réussir à mettre en place une gestion durable des populations de truite sur un vaste territoire nécessite d'être capable : 1) de décrire la diversité génétique présente, 2) de faire le point sur les pratiques des gestionnaires et en particulier sur le repeuplement qui constitue souvent une part importante de leurs actions de gestion et enfin 3) de proposer de nouvelles mesures de gestion à l'échelle des populations plus respectueuses de la diversité décrite. Pour répondre à ces trois

préoccupations, un travail complémentaire de repérage et de description de la structure génétique des populations autochtones, d'évaluation de la contribution des repeuplements et de test de différentes stratégies alternatives de conservation et de gestion des populations natives a été mené.

En ce qui concerne l'étude des caractéristiques génétiques des populations d'adultes en place, il était nécessaire d'être capable de réaliser sur un vaste territoire un échantillonnage des populations suffisamment précis ainsi qu'une analyse et un traitement fiable des données génétiques, le tout à un coût raisonnable. L'approche pluri-partenariale développée apparaît satisfaisante car elle a permis de réaliser, à l'échelle d'un réseau hydrographique conséquent et complexe, une localisation correcte des populations autochtones REM encore présentes. En outre, l'acquisition de données suffisamment précises permettant de connaître l'aire de répartition des différentes populations a permis d'entreprendre des investigations plus fines au sein de chacune de ces populations. La validation de cette méthodologie permet d'envisager son utilisation sur d'autres territoires et c'est actuellement le cas dans plusieurs département de Rhône-Alpes. Sur le plan opérationnel, ces éléments ont permis d'anticiper certaines propositions de gestion et de mettre en place rapidement des premières mesures de conservation des populations remarquables identifiées. Ensuite, dans un deuxième temps l'acquisition de données écologiques et démographiques supplémentaires associée à une meilleure connaissance de la qualité des milieux et des habitats permet d'envisager des mesures globales de conservation et de réhabilitation à l'échelle des populations.

En ce qui concerne l'étude de la contribution des repeuplements, les deux principaux problèmes méthodologiques posés étaient la réalisation d'un marquage de plusieurs millions d'alevins sans modifier les pratiques courantes des gestionnaires et l'organisation d'une collecte de données raisonnable mais scientifiquement exploitables. Une première phase importante a donc été de mettre en place à partir des expériences passées un protocole de marquage en masse utilisant la technique de l'Alizarine RedS adaptée aux exigences de notre étude (voir publication en annexe 6). Ensuite, l'évaluation complémentaire de la contribution aux stades 0+ en place sur certains secteurs et aux stades ultérieurs dans les captures des pêcheurs a permis de mieux préciser géographiquement les différences de contribution des repeuplements et du recrutement naturel. Le marquage total des individus introduits permet d'avoir des données sur la fonctionnalité naturelle des populations de truite. Ces résultats sont des éléments supplémentaires d'aide à la décision pour les gestionnaires des populations d'autant plus qu'ils concernent une de leur leurs activités principales et qu'ils apportent des arguments incitant à une modification des pratiques de repeuplement.

Enfin, les premiers suivis de stratégies de gestion et de réhabilitation de populations natives REM *in situ* sur des sites pilotes se sont avérés un complément très utile et riche en enseignements permettant de progresser dans le domaine de l'ingénierie de la restauration des populations REM autochtones. Ces premiers résultats de recherche-action apportent progressivement des indications pratiques dans un domaine encore exploratoire mais dont les gestionnaires attendent beaucoup. En effet, c'est à partir de ces expériences acquises en vraie grandeur que des stratégies plus efficaces et mieux maitrisées pourront être proposées par les scientifiques et mises en œuvre par les gestionnaires pour garantir la perennité des populations de truites autochtones.

Mise en évidence d'un patrimoine truite autochtone REM en Haute-Savoie

Les résultats obtenus dans la première partie de la thèse ont permis de mettre en évidence sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie la présence de plusieurs populations autochtones REM différenciées en 6 entités distinctes. Ce résultat indique la richesse du patrimoine truite encore présent sur ce département malgré les pratiques historiques de repeuplement intensif. Préalablement au travail de thèse, 4 zones abritant encore des populations autochtones REM avaient été identifiées mais non clairement délimitées sur le plan spatial. Le travail de thèse a permis de découvrir 7 nouvelles zones, de préciser les limites spatiales de ces zones et de caractériser la structure génétique des différentes populations permettant de proposer des Unités de Gestion « Management Units = MU ». La situation montre que l'ensemble des grands bassins du département et donc que toutes les AAPPMA sont concernées par la présence d'au moins une population autochtone. Ce travail apporte aux gestionnaires une image précise du patrimoine truites autochtones les incitant à le prendre en compte dans leurs opérations de gestion et dans la fixation de grandes lignes directrices de mesures destinées à la conservation de la diversité intra-spécifique.
En outre, l'analyse de la distribution spatiale des deux rameaux évolutifs montre l'existence sur les différentes MU identifiées d'un schéma de répartition avec les populations REM en zone médiane ou aval et la présence de populations REA en zone apicale. Les actions de conservation et de réhabilitation de populations REM doivent donc prendre en compte ces populations REA potentiellement sources de flux géniques non maitrisés.

Inciter à une évolution des pratiques de repeuplements

En premier lieu, le travail de description des pratiques de repeuplement a montré leur extrême diversité interannuelle et spatiale mettant en évidence une absence de stratégies bien définies et différenciées. Les résultats ont montré que globalement le recrutement naturel avait une contribution majeure que ce soit au stade 0+ en place à l'automne ou dans les captures par pêche à la ligne. Les travaux ont montré que le non discernement entre recrutement naturel et repeuplement masquait la réalité sur l'état de fonctionnalité réelle des populations. Un enseignement important des campagnes de marquage a été la mise en évidence de fortes variations spatio-temporellles dans les contributions relatives du repeuplement et du recrutement naturel. Cependant la technique employée a permis de repérer au sein des divers bassins des zones à forte dominance du recrutement naturel. Ces résultats joints à l'existence d'une ressource locale « populations autochtones » incitent désormais les gestionnaires à faire évoluer leurs pratiques traditionnelles de repeuplement et à mettre en place une gestion plus différenciée en fonction du degré de fonctionnalité des populations et en intégrant les aspects de préservation de la biodiversité intra-spécifique.

En outre, le marquage total des individus introduits a permis d'envisager des premières études comparatives des caractères phénotypiques simples (longueur totale, poids, coefficients de conditions, taille de nageoire, longévité). Par exemple, les résultats ont mis en évidence que les individus issus du recrutement naturel avaient une taille de nageoire pectorale significativement plus grande que les individus repeuplés.

Concrétement les résultats ont conduit à stopper l'ensemble des repeuplements REA sur les zones abritant des populations REM autochtones. Il a également été décidé

d'arrêter toute opération de repeuplements sur certaines zones présentant des populations REM fonctionnelles et dont la viabilité ne semblait pas pouvoir être remise en cause par l'exploitation par la pêche à la ligne. Enfin, afin d'entreprendre des opérations de réhabilitation de populations REM, trois stocks de géniteurs correspondants à trois entités génétiques différentes (Fier, Usses, Borne) sont en cours de constitution et une autre (Dranse d'Abondance) déjà opérationnelle a permis de mener des premières évaluations de stratégies de repeuplement de réhabilittation sur des sites pilotes. Ces repeuplements de réhabilitation ont vocation à être temporaires et donc à être stoppés dès que l'objectif atteint d'une population suffisante se maintenant par recrutement naturel. Complémentairement à ces nouvelles pratiques de repeuplement, d'autres stratégies de gestion et de conservation seront mises en œuvre en fonction de la situation et des résultats obtenus sur des sites tests. Par ailleurs, une interrogation majeure reste en suspens en ce qui concerne la gestion à adopter pour les populations REA ou hybrides notamment lorsque celles-ci continuent à provoquer un flux génique au sein des populations REM.

Aider à la mise en place de stratégies de conservation et de réhabilitation différenciées

Le choix des actions de conservation et réhabilitation des populations natives REM à mettre en œuvre en Haute-Savoie pourrait être déterminé en fonction de plusieurs facteurs qui sont la présence ou non sur l'aire de répartition d'une population REA, l'état démographique et le statut de la population REM, et la qualité globale du milieu abritant cette population. A partir des résultats obtenus dans la partie I et des premiers suivis de stratégies réalisés (partie III), cinq grandes situations différentes (Tableau 33) peuvent être distinguées pour lesquelles des orientations de conservation et de réhabilitation peuvent être formulées

Une situation demeure très problématique en terme de gestion dans le cas de la présence au sein d'une MU d'une population REM et de populations REA vivant en allopatrie. En effet, la population REA peut être localisée en zone apicale au dessus d'un obstacle infranchissable qui empêche l'incursion des REM vers l'amont tout en permettant à l'inverse la dévalaison de REA vers la zone REM en aval. Cette situation est d'autant plus problématique qu'elle semble courante comme le montrent par exemple les résultats obtenus en Haute-Savoie (Figure 48). Ce type de situation semble avoir été favorisé par des repeuplements intensifs et répétés pratiqués en zone apicale en amont d'obstacles infranchissables, dans certains cas dans des milieux naturellement non colonisés par la truite.

Tableau 33. Présentation des cinq grandes situations pouvant être distinguées et des orientations de gestion associées.

	Situation	Mesure préalable	Objectifs envisageables	Stratégie de réhabilitation
1	Une population REM viable occupe l'ensemble du linéaire de la MU avec des densités normales	Aucune	Conserver l'existant, maintenir la population dans son état	Aucune. Veiller au maintien de la qualité de l'habitat
2	Une population REM occupe une partie du linéaire de la MU avec des densités normales	Chercher les facteurs limitants la colonisation du reste du linéaire (obstacles, pollutions, facteurs naturels…) et traiter si possible les problèmes	Augmenter l'aire de répartition de la population en installant de nouvelles populations sur les secteurs non colonisés	Selon l'importance du linéaire à gagner, tester une opération de transferts de populations ou des repeuplements provisoires en constituant un stock de géniteurs captifs
3	Une population REM non viable en raison d'une faible densité occupe l'ensemble du linéaire de la MU	Chercher les facteurs expliquant la faible densité actuelle (pollutions, qualité de l'habitat, surpêche, facteurs naturels…), et traiter si possible les problèmes	Augmenter le stock en place afin d'atteindre des densités plus élevées	Selon la quantité nécessaire, tester des repeuplements temporaires à partir soit de supportive breeding ou d'un stock de géniteurs captifs
4	Une population REM non viable en raison d'une faible densité occupe seulement une partie du linéaire de la MU	Chercher les facteurs expliquant la faible densité et la colonisation partielle du linéaire (obstacles, pollutions, qualité de l'habitat, surpêche, facteurs naturels…) et traiter si possible les problèmes	Augmenter à la fois l'aire de répartition de la population en installant de nouvelles populations sur les secteurs non colonisés et le stock en place afin d'atteindre des densités plus élevées. Les opérations peuvent être menées conjointement ou successivement selon les moyens	Tenter, conjointement ou successivement selon les moyens à disposition et l'état de la population source, des repeuplements temporaires à partir de supportive breeding ou d'un stock de géniteurs captifs et des transferts de population
5	La présence en allopatrie d'une population REM viable ou non et d'une ou plusieurs populations majoritairement REA	Evaluer la fonctionnalité naturelle de la population REA	Tenter dans un premier temps de limiter la contamination des populations REM par flux géniques provenant des populations REA	En cas de population REA non fonctionnelle : dans ce cas, l'arrêt des repeuplements REA combiné à l'activité pêche devrait entraîner une réduction progressive de la population. Dans un délai d'environ 3-5 ans, la population REM se trouverait dans une situation de type 2. En cas de population REA fonctionnelle : **?** Situation plus délicate, propositions difficiles liées à un manque de connaissances

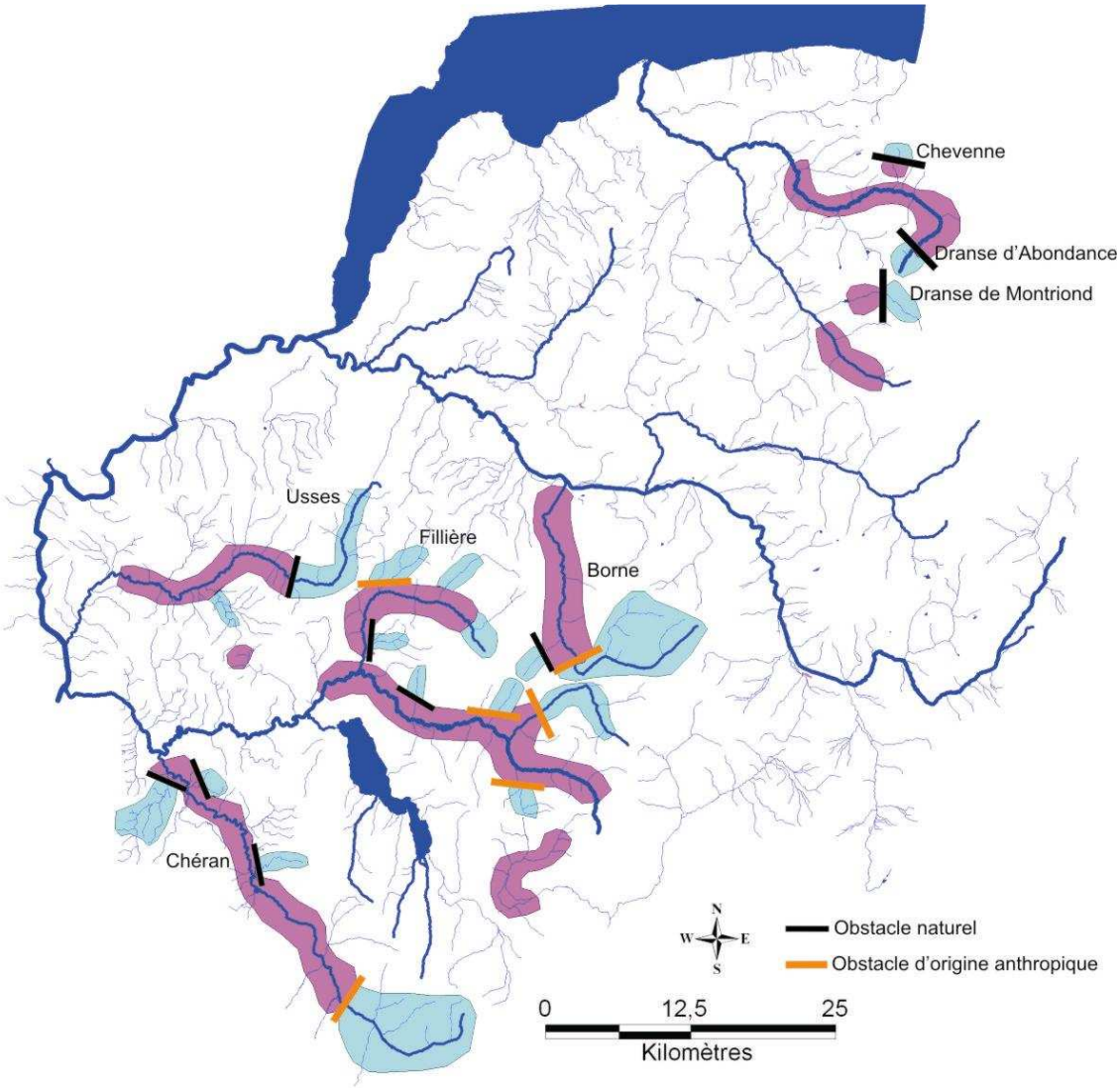


Figure 48. Répartition schématique sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie des populations REM et REA au sein des MU identifiées (violet : populations REM, bleu : populations REA).

Lorsque la population REA n'est pas naturellement fonctionnelle c'est-à-dire qu'elle est soutenue entièrement par les repeuplements (cas du Borne par exemple), la situation est moins grave et plus facile à traiter car aucun flux génique REA ne vient contaminer la population native REM. Dans ce cas, il est possible de réduire progressivement la population jusqu'à sa suppression par un simple arrêt des repeuplements REA. En outre, le maintien d'une exploitation par la pêche permettra d'accélérer le processus.

Par contre, lorsque la population REA est naturellement fonctionnelle c'est-à-dire qu'elle est soutenue majoritairement par le recrutement naturel celle-ci d'une part représente une menace constante de flux génique pour la population native et d'autre part limite les actions possibles de réhabilitation et de conservation de la population autochtone REM. En effet, même si un arrêt des repeuplements REA est la première mesure à prendre, celle-ci ne sera de toute façon pas suffisante pour limiter significativement la population REA en place. A ce sujet, Barnetta (2005) a montré sur le ruisseau de Chevenne qu'après 10 années sans repeuplement REA (et sans pêche), un

flux génique provenant d'une population REA fonctionnelle située en zone amont (et en amont d'un obstacle infranchissable) continuait à contaminer la population REM native située plus en aval. En outre, il y a un risque réel en introduisant des individus REM sur ces zones (par repeuplements ou transferts) de créer des populations mojoritairement hybrides. En effet, des expériences menées au cours de la thèse sur certains sites pilotes ont montré qu'un repeuplement ou un transferts d'individus REM sur une zone abritant une population REA fonctionnelle ne permettait pas d'installer rapidement une population REM mais aboutissaient à l'établissement d'une population hybride. En l'état actuel des connaissances et en raison du peu de recul disponible, aucune proposition de gestion fiable définitive ne peut encore être formulée et beaucoup d'interrogations demeurent.

En terme de conservation, est-il plus judicieux de ne rien faire et laisser la population REA ou contribuer à créer des zones à populations hybrides ?

De fortes mises en charge de REM permettraient-t-elles de limiter le taux d'hybrides comparativement à des mises en charge plus faible ? Des premières expériences suggèrent l'existence d'effets « densités-dépendants », mais on manque encore d'études spécifiques sur cette problématique.

Lorsque la population REA occupe un linéaire relativement faible et facilement accessible comme par exemple sur le Ruisseau de Chevenne (650 m et environ 1300 m²) il peut être envisagé de tenter de la supprimer par pêches électriques d'épuisement. Dans ce cas, il semble qu'au moins trois opérations décalées dans le temps avec deux passages consécutifs soient nécessaires sur l'ensemble du linéaire concerné pour permettre une réduction importante de la population (Kulp et Moore, 2000 ; Caudron données non publiées). Après épuisement, l'installation d'une population REM peut être testée par repeuplements ou transferts d'individus.

Enfin, dans tous les cas, il semble que maintenir l'exploitation par la pêche à la ligne est un moyen permettant de limiter l'importance de la population REA et donc ses impacts. En effet, plusieurs auteurs (Dwyer et Piper, 1984 ; Garcia-Marin *et al*., 1998 ; Mezzera et Largiader, 2001a) ont montré chez diverses espèces de salmonidés que les souches domestiques étaient plus facilement capturables par la pêche sportive que les souches sauvages. La pêche de loisir voire éventuellement une surpêche volontaire et controlée pourraît dans certain cas être une stratégie provisoire envisageable pour limiter l'introgression des populations natives.

Notons enfin qu'il n'est pas exclu qu'une introgression limitée de gènes REA dans le pool génique REM ne soit pas bénéfique et n'apporte pas à terme un avantage sélectif (Guyomard, 1997). Allendorf *et al*. (2001) ont indiqué que dans certain cas un certain degré d'introgression peut être acceptable.

En conclusion, l'état actuel des connaissances incite à la prudence dans la situation n°5 avant d'entreprendre des mesures de gestion et en premier lieu il semble indispensable de bien connaître l'état de fonctionnalité des populations allochtones avant d'entreprendre des opérations destinées à installer des populations autochtones.

Inciter à conserver les populations dans leur milieu

La conservation, la réhabilitation et la gestion de la ressource en salmonidés natifs doivent impérativement être associées à la protection et/ou à la reconquête de la qualité des milieux. Naturellement, les torrents alpins sont déjà des milieux présentant des conditions de vie très difficiles pour la truite en relation avec les phénomènes morphodynamiques, climatiques et hydrologiques extrêmes (fortes pentes, obstacles

importants, habitat de reproduction atypique, crues dévastatrices). De plus, l'aménagement anthropique de la montagne (accès routiers, urbanisation, stations de ski, exploitation forestière, agriculture, mitage péri-urbain) a conduit à une perturbation des torrents (érosion accrue, extraction de granulats, chenalisation du cours, rejets domestiques, industriels et agricoles mal ou insuffisamment traités, captages pour eau potable et neige artificielle, retenue collinaire,…). Le développement de l'hydroélectricité a entraîné la création de prises d'eau et de barrages qui ont également modifié les régimes hydrologiques et fragmenté les réseaux hydrographiques, perturbant les migrations et les échanges populationnels. Ces aménagements ont conduit à l'échelle des bassins versants à une modification des caractéristiques des torrents notamment sur le plan hydromorphologique avec des crues plus violentes, un transport solide plus important et des étiages plus sévères. Dans ce contexte, les opérations entreprises depuis une quinzaine d'année pour restaurer la qualité des rivières et de l'habitat physique (traitements des rejets, épuration des eaux usées, création de passes à poissons, renaturation de cours d'eau, amélioration des habitats,…) sont indispensables dans le contexte d'une gestion durable des ressources piscicoles et en particulier pour garantir la perennité des populations de truites autochtones. En effet, ces actions devraient aboutir à des évolutions positives de la qualité de certains écosystèmes rivières dans les années à venir permettant à de nouvelles populations de se développer.

Aussi, il peut être utile de mettre en œuvre complémentairement des interventions et/ou des stratégies de gestion (conservation, réhabilitation, reconstruction) à l'échelle des populations afin d'une part de préserver le potentiel évolutif de l'espèce mais également pour permettre à terme une recolonisation des milieux réhabilités. Il apparaît donc important de caractériser et de prendre en compte les différentes aptitudes des populations colonisant différents types de milieux car ces connaissances seront précieuses pour mieux ajuster les opérations de gestion, de conservation et de réhabilitation de populations fonctionnelles.

Les phénomènes liés au réchauffement climatique peuvent également contribuer à restreindre l'aire de répartition de la truite (Hari *et al*., 2006), en particulier sur un territoire de montagne comme la Haute-Savoie. En effet, le réchauffement climatique est potentiellement un facteur (dépassement des optima thermiques pour l'espèce, accentuation de problèmes pathologiques comme la MRP) risquant de provoquer une réduction ou un déplacement vers des altitudes plus élevées de l'aire de répartition de la truite. Ceci renforce l'intérêt du travail réalisé en Haute-Savoie qui a permis de repérer les populations de truites sédentaires bien adaptées à boucler leur cycle de vie en montagne malgré des facteurs limitants comme la pente, le fractionnement (obstacles), la rigueur de l'hiver, la productivité limitée, le manque de substrats de fraie. En outre, dans un contexte de modification plus rapide des milieux, certaines populations de truites REM autochtones présentes dans des habitats «extrêmes» ou «marginaux» comme des torrents d'altitude (milieux froids et pauvres en nourriture) ou à l'inverse en zone aval de rivières (température élevée mais riches en nourriture) peuvent représenter un potentiel adaptatif non négligeable.

Conclusions générales

Les résultats obtenus joints aux données antérieures ont montré la persistance en Haute-Savoie d'une grande diversité génétique intra-spécifique chez la truite REM malgré les pratiques historiques de repeuplements intensifs de truites REA domestiques. Cependant, les résultats indiquent la présence de populations hybrides REM/REA sur une grande partie du réseau hydrographique. Les éléments passés disponibles et les résultats obtenus permettent de dire que la lignée REM est autochtone en Haute-Savoie. Par ailleurs, des éléments supplémentaires, obtenus par étude génétique et marquage des individus repeuplés, indiquent que le maintien d'une partie des truites REA est fortement dépendant des introductions. Cependant, dans le système lémanique en particulier, on ne peut pas exclure que la lignée REA n'ait pas une origine naturelle. La présence d'autres espèces autochtones (omble chevalier, corégones, chabot) fournit des arguments suggérant que des connexions naturelles permettant des migrations de populations ont existé entre le bassin du Rhône et le bassin du Rhin. En cas de colonisation naturelle de la zone lémanique par la lignée REA, on ne peut pas non plus écarter l'hypothèse également d'une colonisation du Rhône en aval du Léman.

Le travail de thèse a porté sur les populations REM autochtones dans la mesure où l'on pouvait clairement les identifier, contrairement à d'éventuelles populations REA autochtones, peu introgressées impossible à identifier et à distinguer des populations atlantiques majoritairement issues du repeuplement ou d'une colonisation à une échelle de temps historique.

Le présent travail a permis:

- De montrer la pertinence d'une approche pluri-partenaires et pluri-disciplinaire pour mener à bien les objectifs d'une gestion durable du patrimoine truite à l'échelle d'un large réseau hydrographique.
- De montrer la faisabilité et l'importance de repérer, préserver et conserver les populations de truite natives par rapport à la diversité qu'elles représentent au sein même de l'espèce et du rameau évolutif méditerranéen.
- De mettre au point et valider des outils opérationnels permettant de travailler à large échelle et donc de fournir des aides à la décision pour les gestionnaires des populations et des milieux. Ces méthodologies peuvent, moyennant adaptation, s'avérer utiles pour d'autres départements français en zone de cohabitation de truites REM autochtones et REA introduites par les repeuplements.
- A partir de l'ensemble des résultats obtenus (structure génétique des populations, contribution des repeuplements et tests de stratégies de réhabilitation) de mettre en œuvre avec les gestionnaires des mesures de gestion différenciées mieux adaptées aux situations rencontrées et en prenant en compte la diversité génétique décrite.

En conclusion le travail de thèse aura contribué concrètement à la fourniture des premières bases d'une véritable ingénierie écologique appliquée à la conservation et à la réhabilitation du patrimoine truite à l'échelle du territoire de la Haute-Savoie.

L'analyse de la diversité génétique intra-spécifique en utilisant la technique des miciostellites de l'ADN s'est avérée être un bon outil pour détecter des populations à préserver et /ou à réhabiliter. Néanmoins il resterait à mieux caractériser ces populations

sur le plan des phénotypes (ex. : divers traits anatomiques, biologiques, physiologiques, comportementaux, aptitudes et adaptations diverses…).

Perspectives

Les résultats obtenus et les données récoltés aux cours de ce travail permettent d'envisager plusieurs perspectives à diverses échelles géographiques :

A l'échelle locale,

- Continuer les suivis temporels entrepris sur les sites pilotes pour évaluer les effets à plus long terme sur les populations des différentes stratégies de réhabilitation.
- Tenter d'apporter des éléments de réponse concernant l'origine des populations REA en particulier sur la zone lémanique.

A l'échelle départementale,

- Une importante collection d'échantillons a été récoltée au cours de ce travail : 6500 individus échantillonnés dans les populations naturelles, près de 5000 juvéniles 0+ et 3000 adultes capturés par pêche pour lesquels l'origine du recrutement est connu. Ainsi, grâce à l'évolution permanente des techniques de biologie moléculaire de nouvelles analyses génétiques sur de telles quantités pourront être prochainement envisagées. L'acquisition de telles données pourrait permettre d'envisager à moyen terme une phase de modélisation permettant de fournir des prévisions d'évolution des populations de truites et de leur diversité génétique en fonction de différents scénarii d'évolution des milieux (facteurs anthropiques ou climatiques) et des pratiques de gestion.
- Des actions de recherches-actions doivent être mises en place pour accompagner les nouvelles mesures de gestion grâce à des suivis démographiques et génétiques des populations. Le travail de thèse a permis de réaliser de bons points initiaux des caractéristiques démographiques, écologiques et génétiques des populations. Ainsi, la mise en place de suivis utilisant des protocoles adéquats permettrait d'évaluer l'évolution spatio-temporelle des caractéristiques des populations en réponse à la mise en place de stratégies de gestion bien identifiées.

A l'échelle du bassin méditerranéen,

- Les données récoltées en Haute-Savoie peuvent permettre une analyse comparative de caractéristiques phénotypiques quantitatives et qualitatives en fonction des génotypes. Des méthodes validées permettant de partiellement évaluer la présence de populations REM autochtones à partir des phénotypes pourraient s'avérer être des outils de pré-repérage de populations REM intéressants à large échelle spatiale.
- La problématique de la gestion des populations hybrides REM/REA et en particulier de la gestion des populations REA fonctionnelles sur des

zones majoritairement REM sont des problématiques importantes qui intéressent l'ensemble des gestionnaires des populations de la zone méditerranéenne.

Enfin, à l'échelle européenne,

Envisager une mise en commun des approches mises en place dans la zone Nord-Alpine (Italie, France et Suisse) mais aussi plus au Sud (midi de la France et zone Pyrénéenne, Espagne et Portugal) et plus à l'Est (Slovénie). L'existence d'un groupe d'expertise interdisciplinaire européen (généticiens, écologistes, halieutes, biologistes de la conservation, ingénierie écologique) serait utile pour améliorer nos connaissances dans ce domaine et répondre à des cas concrets. L'existence de sites où des stratégies de gestion durable des populations de truites seraient effectivement testées selon un protocole collectivement approuvé serait de nature à profiter à la collectivité européenne. Le réseau hydrographique de la Haute-Savoie pourrait être une des zones ateliers au niveau européen.

En outre, les méthodologies de biologie de la conservation développées pour la truite sur le réseau hydrographique de la Haute-Savoie au travers de la présente thèse ont commencé à être transférées avec succès sur d'autres réseaux hydrographiques Rhône-alpins dont la Savoie. Par ailleurs les 3 grands lacs péri-alpins (Léman, Bourget et Annecy) ainsi que leurs affluents associés constituent un observatoire de l'environnement reconnu au niveau national. Il y a donc un contexte très favorable pour que les réseaux hydrographiques "des Savoies" deviennent une zone atelier reconnue au niveau national mais également européen en matière de biologie de la conservation de populations de truite mais également de trois autres espèces endémiques (omble chevalier, corégone et ombre commun) présentes sur ce territoire très riche en biodiversité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aass P., 1993. Stocking strategy for the rehabilitation of a regulated brown trout (*Salmo trutta*) river. *Regulated Rivers: Research and Management*, 8, 135-144.

Alcobendas M., Lecomte F., Castanet J., Meunier J.F., Maire P. & Holl, M., 1991. Technique de marquage en masse des civelles (*Anguilla anguilla*) par balnéation rapide dans un fluorochrome. Application au marquage à la tétracycline de 500 kg de civelles. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 321, 43-54.

Allendorf F.W., & Phelps S.R., 1980. Loss of genetic variation in a hatchery stock of Cutthroat trout. *Transaction of the American Fisheries Society*, 109, 537-543.

Allendorf F.W., Bayles D., Bottom D.L., Currens K.P., Frissel C.A., Hankin D. Lichatowich J.A., Nehlsen W., Trotter P.C. & Williams T.H., 1997. Prioritizing pacific salmon stocks for conservation. *Conservation Biology*, 11, 140-152.

Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. & Wenburg J.K., 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evoluion*, Vol. 16, n°11, 613-622.

Allendorf, F.W. & Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability analysis. In: Beissinger, S.R & D.R. McCullough (eds). *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, USA. pp. 50-85.

Allendorf F.W., Leary R.F., Hitt N.P., Knudsen K.L., Lundguist L.L. & Spruell P., 2004. Intercrosses and the U.S. Endangered Species Act: should hybridrised populations be include as Westlope cuttroat trout? *Conservation Biology*, 18, 1203-1213.

Almodóvar, A. Suárez J. Nicola, G.G. & Nuevo M., 2001. Genetic introgression between wild and stocked brown trout *Salmo trutta* in the Douro river basin (Spain). *Journal of Fish Biology*, 59, 68-74.

Almodovar A. & Nicola G.G., 2004. Angling impact on conservation of Spanish stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology*, 11, 173-182.

Almodóvar, A. Nicola, G.G. Elvira, B. & García-Marín J.L. (2006). Introgression variability among Iberian brown trout evolutionary significant units: the influence of local management and environmental features. *Freshwater Biology*, 51, 1175-1187.

Anders P.J., 1998. Conservation aquaculture and endangered species: Can objective science prevail over risk anxiety? *Fisheries*, 23, 28-31.

Angermeier P.L. & Schlosser I.J., 1995. Conserving aquatic biodiversity: beyond species and populations, *American Fisheries Society Symposium*, 17, 402–414.

Aparicio E., Garcia-Berthou E., Araguas R.M., Martinez P. & Garcia-Marin J.L., 2005. Body pigmentation pattern to assess introgression by hatchery stcoks in native Salmo trutta from lediterranean streams. *Journal of Fish Biology*, 67, 931-949.

Araguas R.M., Sanz N., Pla C. & Garcia Marin J.L., 2004. Breakdown of the brown trout evolutionary history due to hybridization between native and cultived fish. *Journal of Fish Biology*, 65, 28-37.

Araguas R.M., Sanz N., fernandez R., Utter F.M., Pla C. & Garcia Marin J.L., 2008. Genetic refuges for a self-sustained fishery: experience in wild brown trout populations in the eastern Pyrenees. *Ecology of Freshwater Fish*, doi:10.1111/j.1600-0633.2008.00312.x.

Arlinghaus R., Mehner T. & Cowx I.G., 2002. Reconciling traditional inland fisheries management and sustainability in industrialized countries, with emphasis on Europe. *Fish and Fisheries*, 3, 261-316.

Avenetti L.D., Robinson A.T. & Cantrell C.J., 2006. Short-term effectiveness of constructed barriers at protecting apache trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 26, 213-216.

Avise J.C., 2004. Molecular markers, natural history and evolution. 2nd édition. Sinaeur & associates, Sunderland, Massachusetts.

Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds), 1999. Biology and ecology of the brown trout and sea trout. Springer Published in association with Praxis Publishing, Chichester, U.K.

Barbat-Leterrier A., Guyomard R. & Krieg F., 1989. Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquatic Living Resources*, 2, 215-223.

Barbault R., & Chevassus-au-Louis B, 2004. Que décider, comment ?, Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable. In « Biodiversité et changements globaux », Barbault R. & Chevassus au Louis B. (Eds),. Adfp-publications-la petite bibliothèque, Paris. pp 192-223.

Barnetta S., 2005. Temporal admixture analysis of atlantic and Mediterranean brown trout (*Salmo trutta*) in the Chevenne. Diplomarbeit der philosophish-naturwissenschaftlichen, Fakultät der universität Bern, 37p.

Baumann F., 1999. Entwicklund und anwendung der analyse von Konformationspolymorphismus als effiziznte methode zur identtifikation von mtDNA-sequenzhaplotypen bei der Forellle. Diplomarbeit der Phylesophisch –naturwissenschaftlichen Fakultât der Universitât Bern, 76 p.

Beaudou D., 1993. Impact des déversements de truites domestiques dans les populations naturelles de truites communes, *Salmo trutta fario*. Etude dynamique et génétique. Cas du bassin de l'Orb, Hérault. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 308 p.

Beaudou D., Cattaneo-Berrebi G. & Berrebi P., 1994. Impacts génétiques des repeuplements en truites communes (*Salmo trutta* L.) sur les populations en place : cas du bassin de l'Orb (Hérault). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 332, 83-92.

Beckman D. W. & Schulz R.G., 1996. A simple method for marking fish otoliths with alizarin compounds. *Transaction of the American Fisheries Society*, 125: 146-149.

Belkhir, K. Borsa, P., Chikhi, L. Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004). GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Intéractions, CNRS UMR5171, Université de Montpellier II, France.

Berejikian B.A., Mathews S.B. & Quinn T.P., 1996. Effects of hatchery and wild ancestry and earing environnements on the developpement of agonistic behaviour in Steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 2004-2014.

Bernatchez L., 1995. A role for molecular systematics in defining evolutionary significants units in fishes. *American Fisheries Society Symposium*, 17, 114-132.

Bernatchez L., 2001. The evolutionary history of brown trout *Salmo trutta* L. inferred from phylogeographic, nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, 55, 351-379.

Bernatchez L., Guyomard R. & Bonhomme F., 1992. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote Eurpean brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology* , 1,161-173.

Berrebi P., Poteaux C., Fissier M. & Cattaneo-Berrebi G., 2000. Stocking impact and allozyme diversity in brown trout from Mediterranean southern France. *Journal of Fish Biology*, 56, 949-960.

Berrebi P., 2006a. Structure génétique de 10 populations de truites du parc National du Mercantour. Rapport final.

Berrebi P., 2006b. Etude génétique des truites fario sur quinze stations du département de l'Ardèche. Rapport final. Disponible sur http://www.peche-ardeche.com/etude_genetique_truites.htm

Beyer W. H., 1986. Handbook of Tables for Probability and Statistics (2nd edn). Boca Raton: CRC Press.

Blom G., Nordeide J.T., Svasand T. & Borge A., 1994. Application of two fluorescent chemicals, alizarin complexone and alizarin red S, to mark otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture and Fisheries Management*, Supp. 1, 229-243.

Bolger T. & Connoly P.L., 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, 34, 171-182.

Bosakowski T. & Wagner E.J., 1994. Assessment of fin erosion by comparison of relative fin length in hatchery and wild trout in Utah. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 636-641.

Bouille R., 2003. La truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la région du lac de Neuchâtel ; biologie et perspectives de gestion. Thèse de Doctorat. Université de Lausanne. Faculté des Sciences. Département d'Ecologie et Evolution.

Bradshaw A.D., 1996. Underlying principles of restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(S1), 3–9.

Brannon A.L., Amend D.F., Cronin M.A., Lannan J.E., LaPatra S., McNeil W.J., Noble R.E., Smith C.E., Talbot A.J., Wedemeyer G.A. & Westers H., 2004. The controversy about salmon hatcheries. *Fisheries*, 29, 12-31.

Brown C. & Day R., 2002. The future of stock enhancement: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish and Fisheries*, 3, 79-94.

Caballero A., 1994. Developments in the prediction of effective population size. *Heredity*, 73, 657-679.

Caroffino D.C., Miller L.M., Kapuscinski A.R. &,Ostazeski J., 2008. Stocking success of local-rigin fry and impact of hatchery ancestry: monitoring a new steelhead stocking program in a Minnesota tributary to Lake Superior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 309-318.

Carvalho G.R., 1993. Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology*, 43 (Supplement A), 53-73.

Caudron A., 1998. Biologie et gestion de la truite (Salmo trutta L.) d'un torrent alpin : le cas du Fier (74). Rapport de DEA Société et Environnement : gestion des espaces montagnards. Institut de Géographie Alpine, Grenoble, 65 p.

Caudron A. & Champigneulle A., 2002. Evaluation spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisé à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365/366, 455-469.

Caudron A. & Champigneulle A., 2006. Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'Alizarine red S. *Cybium*, 30(1), 65-72.

Caudron A., Champigneulle A. & Guyomard R. 2006. Assessment of restocking as a strategy for rehabiliting a native population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. *Journal of Fish Biology*, 69, 127-139.

Caudron A. & Champigneulle A., 2007. Prise en compte de la biodiversité intraspécifique pour la gestion des populations autochtones de truite (*Salmo trutta* L.) dans le bassin des Dranses (Haute-Savoie). *Cybium*, 31(2), 261-270.

Cavalli-Sforza L.L. & Edwards A.W.F., 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution*, 21, 550-570.

Champigneulle A., Melhaoui M., Maisse G., Baglinière J.L., Gillet C. & Gerdeaux D., 1988. Premières observations sur la population de truite dans le Redon, un petit affluent-fryère du lac Léman. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 310, 59-76.

Champigneulle A., Melhaoui M., Gerdeaux D., Maisse G., Rojas Beltran R., Gillet C. & Guillard J., 1990. La truite commune (*Salmo trutta*) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. I Caractéristiques de la population en place (1983-87) et premières données sur l'impact des relâchers d'alevins nourris. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 319, 181-196.

Champigneulle A., Buttiker B., Durand P. & Melhaoui M., 1991. Principales caractéristiques de la biologie de la truite (Salmo trutta L) dans le Léman et quelques affluents. In « la truite : Biologie et Ecologie ». Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds.), INRA, Paris, pp153-182.

Champigneulle, A. Buttiker, B. & Melhaoui, M., 1999. Main characteristics of the biology of the trout (*Salmo trutta*) in Lake Leman (Lake Geneva) and some of its tributaries. In “Biology and ecology of the brown trout and sea trout”. Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds). Springer Published in association with Praxis Publishing, Chichester, U.K., pp. 147-174.

Champigneulle A., Rojas Beltran R., 2001. Le marquage des poissons. In « La gestion piscicole des Grands Plans d’Eau ». Gerdeaux D. (ed). INRA Paris, pp 311-346.

Champigneulle A., Degiorgi F., Raymond J.C., Cachera S., 2002. Dynamique temporelle de la contribution du repeuplement en stades précoces de truite (*Salmo trutta* L.) dans la population en place et dans la pêche sur le Doubs franco-suisse. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365/366, 471-485.

Champigneulle A. & Cachera S., 2003. Evaluation of large scale stocking of early stages of brown trout, *Salmo trutta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fisheries Management and Ecology*, 10, 79-85.

Champigneulle A., Largiader C.R. & Caudron A., 2003a. Reproduction de la truite (*Salmo trutta*) dans le torrent de Chevenne, Haute-Savoie. Un fonctionnement original ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 369, 41-70.

Champigneulle A., Melhaoui M., Gillet C. & Caudron A., 2003b. Repeuplements en alevins nourris et démographie de la population de truite (*Salmo trutta*) dans le Redon, un affluent du Léman interrompu par un obstacle. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 369, 17-40.

Chevassus B., Krieg F., Guyomard R., Blanc J. M. & Quillet E., 1992. The genetics of the brown trout: twenty years of French research. *Icelandic Agricultural Sciences*, 6:109–124.

Chevassus-au-Louis B., Barbault R., & Blandin P., 2004. Biodiversité et crise de croissance des sociétés humaines: l’horizon 2010. In "Biodiversité et changements globaux », Barbault R. & Chevassus au Louis B. (Eds), Adfp-publications-la petite bibliothèque, Paris, pp 8-23.

Clifton-Hadley R.S., Bucke D. & Richards R.H., 1987. A study of the sequential clinical and pathological changes during proliferative kidney disease in rainbow trout, *Salmo Gairdneri*. *Journal of Fish Disease*, 10, 335-352.

Costedoat C., Chappaz R., Barascud B., Guillard O. & Gilles A., 2006. heterogeneous colonization pattern of European Cyprinids, as highlighted by the dace complex (Teleostei: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41, 127-148.

Cowx I.G., 1994. Stocking strategies. *Fisheries Management and Ecology*, 1, 15-30.

Cowx I.G., 1998. Stocking and introduction of fish. Fishing news Books, Blackwell Science, Oxford.

Cresswell R.C., 1981. Post-stocking movements and recapture of hatchery-reared trout released into flowing waters - a review. *Journal of Fish Biology*, 18, 429-442.

Crisp D.T., 2000. Trout and salmon: ecology, conservation and rehabilitation. Oxford: Fishing. News Books, Blackwell Science

Crivelli A., Poizat G., Berrebi P., Jesensek D. & Rubin J.F., 2000. Conservation biology applied to fish: the exemple of a project for rehabiliting the marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium*, 24 (3), 211-230.

Crivelli A., & Maitland P.S., 1995. Endemic freshwater fishes of the northern mediterranean rebion. *Biological Conservation*, 72, 121-337.

Cucherousset J., Ombredane D., Charles K., Marchand F. & Baglinière J.L., 2005. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 1600-1610.

Cury P. & Morand S., 2004. Biodiversité marine et changements globaux : une dynamique d'interactions où l'humain est partie prenante. In « Biodiversité et changements globaux », Barbault R. & Chevassus au Louis B. (Eds),. Adfp-publications-la petite bibliothèque, Paris, pp 50-79.

Delling B. 2002. Morphological dictinction of the marble trout, *Salmo marmoratus*, in comparison to marbled *Salmo trutta* from river otra, Norvège. *Cybium*, 26, 283-300.

Delling B., Crivelli A.J., Rubin J.F. & Berrebi P., 2000. Morphological variation in hybrids between *Salmo marmoratus* and alien *Salmo* species in the Volarja stream, Soca River basin, Slovenia. *Journal of Fish Biology* 57, 1199-1212.

DeLury D.B., 1947. On the estimation of biological populations. *Biometrics*, 3, 145-167.

De Rochambeau H., Fournet-Hanocq F. & Vu Tien Khang J., 2000. Measuring and managing genetic variability in small populations. *Ann. Zootech*, 49, 77-93.

Deverill J.I., Adams C.E. & Bean C.W., 1999. Prior residence, aggression and territory acquisition in hatchery-reared and wild brown trout. *Journal of Fish Biology*. 55, 868-875.

Dodson J.J., Gibson R.J., Cunjak R.A., Friedland K.D., Garcia de Leaniz C., Gross M.R., Newburym R., Nielsen J.L., Power M.E. & Roy S., 1998. Elements in the developpement of conservation plans for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 312-323.

Dupont-Nivet M., Vandeputte M., Haffray P. & Chevassus B., 2003. Efficacité de différents plans d'accouplement pour la conservation de la variabilité génétique dans les populations de poissons. *Les actes du BRG*, 4, 49-61.

Dwyer W.P. & Piper R.G., 1984. Three–year hatchery and field evaluation of four strains of rainbow trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 4, 216-221.

Dwyer W.P., 1990. Catchability of three strains of cuttroat trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 10, 458-461.

Eckmann R., Czerkies P., Helms C. & Kleibs K, 1998. Evaluating the effectiveness of stocking vendace (*Coregonus albula* L.) eleutheroembryos by alizarin marking of otoliths. *Archiv fur Hydrobioloy, Spec. Issues Advanc. Limnol*., 50: 457-463.

Einum S. & Fleming I.A., 2001. Implications of stoking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 75, 56-70.

Estoup A., Largiader C.R., Perrot E. & Chourrout D., 1996. Rapid one-tube extraction for reliable PCR detection of fish poplymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 5, 295-298.

Estoup A. Cornuet J.M. Rousset F. Guyomard R., 1999. Juxtaposed microsatelitte systems as diagnostic markers for admixture: theoritical aspects. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 898-908.

Estoup A., Largiader C.R., Cornuet JM., Gharbi K., Presa P. & Guyomard R., 2000. Juxtaposed microsatellites systems as diagnostic markers for admixture. an empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta*) as model organism. *Molecular Ecology*, 9, 1873-1886.

Excoffier L., Smouse P.E. & Quattro J.M., 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479-491.

Excoffier L., Laval G., & Schneider S., 2005. Arlequin version 3.0 : an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47-50.

Fatio V., 1890. Histoire des vertébrés de la Suisse – 5 : histoire naturelle des poissons. Genève.

Felsenstein J., 1993. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5.c. Departement of Genetics, University of Washington, Seattle.

Ferguson M.M., 1990. The genetic impact of introduced fishes on native species. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 1053-1057.

Ferguson, A., 2006. Genetics of sea trout with paricular reference to Britain and Ireland. In “Sea Trout: biology, conservation and management”. Harris G.S. & Milner N.J. (Eds.)

Fleming I.A. & Petersson E., 2001. The hability of released, hatchery salmonids to breed and contribute to the natural productivity of wild populations. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 75, 71-98.

Forneris G. & Lucarda A.N, 2006. Caratteristiche genetiche delle popolazioni di trote in valle d’Aosta. Rappot final INTERREG. pp163-185. disponible sur http://www.truites-autochtones.org/content.asp?ID=14.

Frankel O.H. & Soulé M.E., 1981. Conservation and Evolution. Cambridge University Press, New York.

Garcia-Marin J.L., Sanz N. & Pla C., 1998. Proportions of native and introduced brown trout in adjacent fished and unfished spanish rivers. *Conservation Biology*, 12, 313-319.

Garcia-Marin J.L., Utter F.M. & Pla C., 1999a. Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants. *Heredity*, 82, 46-56.

Garcia-Marin J.L., Sanz N.R. & Pla C., 1999b. Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecology of Freshwater Fish*, 8, 151-158.

Génot J-C. & Barbault R., 2004. Quelle politique de conservation ? In « Biodiversité et changements globaux », Barbault R. & Chevassus au Louis B. (Eds), Adfp-publications-la petite bibliothèque, Paris, pp 162-191.

Gerdeaux D. Luquet J.F. Poupart A., Tostivint C., 2006. Contribution of trout yolk-sac fry (Salmo trutta L.) originating from wild stock to fishing in the Moselotte river, France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 383, 13-22.

Gibson J.R., 1973. Interactions of juvenile atlantic salmon and brook trout. The international Atlantic Salmon Foundation, special publication series vol. 4, 1, 181-202.

Gilpin M.E., Soulé M.E., 1986. Minimum viable populations : processes of species extinction. In "Conservation Biology". Soulé M.E. (Ed.). The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA, pp 19-34.

Goudet J., 1995. Fstat (version 1.2) : a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86, 486-786.

Guo S.W. & Thompson E.A., 1992. Performing the exact test for hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*, 48, 361-372.

Guyomard R., 1989a. Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 314, 118-135.

Guyomard R., 1989b. Gestion génétique des populations naturelles : l'exemple de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 314, 136-145.

Guyomard R., 1991. Diversité génétique et gestion des populations naturelles de truite commune. In « La truite : biologie et écologie ». Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds), INRA, Paris. . pp 215-235

Guyomard R., 1997. Conséquences génétiques des introductions d'espèces de poissons en l'absence d'isolement reproducteur : intérêt et limites d'une approche en milieu expérimental. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, 301-308.

Hansen M.M., Hynes R.A., Loeschke V. & Rasmussen G., 1995. Assessment of the stocked or wild origin of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in a Danish river system, using mitochondrial DNA RFLP analysis. *Molecular Ecology*, 4, 189-198.

Hansen M., Nielson E., Ruzzante D., Bouza C. & Mensberg K., 2000. Genetic monitoring of supportive breeding in brown trout (*Salmo trutta* L.) using microsatellite DNA markers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 2130-2139.

Hansen M.M., 2002. Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout populations: an approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Molecular Ecology*, 11, 1003-1015.

Hansen M., Bekkevold D., Jensen L., Mensberg K.L. & Nielsen E., 2006. Genetic restoration of a stocked brown trout *Salmo trutta* population using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Journal of Applied Ecology*., 43, 669-679.

Hantke R., 1991. Landschaftsgesschichte der Schweiz und ihrer Nachbargebiete: Erd-,Klima-und Vegetationgeschichte der letzten 30 millionen Jahre. Ott Verlag, Thun.

Harig A.L., Fausch K.D. & Young M.K., 2000. Factors influencing success of greenback cutthroat trout translocations. *North American Journal of Fisheries Management*, 20, 994-1004.

Harig A.L. & Fausch K.D., 2002. Minimum habitat requirements for establishing translocated cutthroat trout populations. *Ecological Application*, 12, 535-551.

Haury J., Ombredane D., & Baglinière J.L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta*) en cours d'eau. In « La Truite : Biologie et Ecologie ». Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds). INRA Paris, pp 47-96.

Healey M.C. & Prince A., 1995. Scales of variation in life history tactics of Pacific salmon and the conservation of phenotypes and genotypes. *American Fisheries Society Symposium*, 17, 176-184.

Heggenes J. Røed KH., Høyheim B. & Rosef L., 2002. Microsatellite diversity assessment of brown trout (*Salmo trutta*) population structure indicate limited genetic impact of stocking in a Norwegian alpine lake. *Ecology of Freshwater Fish*, 11, 93-100.

Heggenes J., Skaala Ø., Borgstrøm R. & Igland O.T., 2006. Minimal gene flow from introduced brown trout (*Salmo trutta* L) after 30 years of stocking. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 119-124.

Hickley P., 1994. Stocking and introduction of fish: a synthetis. in "The Rehabilitation of Freshwater Fisheries". Cowx I.G. (Ed). Oxford: Fishing ews Books, Blackwell Scientific Publications. pp. 247-254.

Hilderbrand R.H., 2002. Simulating supplementation strategies for restoring and maintaining stream resident cutthroat trout populations. *North American Journal of Fisheries Management*, 22, 879-887.

Hilderbrand R.H. & Kershner J.L., 2000. Conserving inland Cutthroat trout in small streams. How much stream is enough? *North Americain Journal of Fisheries Management*, 20, 513-520.

Hindar K., Ryman N., & Utter F., 1991. Genetic effects of cultured fish on natural populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 945-957.

IUCN 1996. 1996 IUCN Red List of threatened animals, Gand, Switzerland ans Cambridge, U.K., 448pp.

Johnsson J.I., Petersson E., Jönsson E., Björnsson B.T. & Järvi T., 1996. Domestication and growth hormone alter antipredator behavior and growth patterns in juvenile brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 1546-1554.

Jones A.N., 1975. A preliminary study of fish segregation in salmon spawning stream. *Journal of Fish Biology*, 7, 95-104.

Jones M.W., McParland T.L., Hutchings J.A. & Danzmann R.G., 2001. Low genetic variability in lake populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*): a consequence of exploitation?. *Conservation Genetics*, 2, 245-256.

Jonsson B., Waples R.S. & Friedland K.D., 1999. Extinction considerations for diadromous fishes. *Journal of Marine Science*, 56, 405-409.

Jug T., Berrebi P. & Snoj A., 2005. Distribution of non-native trout in Slovenia and their introgression with native trout populations as observed through microsatellite DNA analysis. *Biological Conservation*, 123, 381-388.

Kelly-Quinn M., & Bracken J.J., 1989. Survival of stocked hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) fry in relation to the carrying capacity of a trout nursery stream. *Aquaculture and Fisheries Management*, 20, 211-226.

Kendall R. L., 1999. Sustainability. *Fisheries*, 24 (3), 4.

Kostow K., 2008. Factors that contribute to ecological risks of salmon and steelhead hatchery programs and some mitigating strategies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*; sous presse.

Krieg F., 1984. Recherche d'une différenciation génétique entre populations de *Salmo trutta*. Thèse de 3è cycle, Université de Paris-sud, Orsay.

Krieg F. & Guyomard R., 1985. Population genetics of french brown trout *(Salmo trutta L.)*: large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique Sélection Evolution*, 17, 225-242

Kulp M.A. & Moore S.E., 2000. Multiple electrofishing removals for eliminating rainbow trout in a small southern Appalachian stream. *North American Journal of Fisheries Management*, 20, 259-266.

Lacy R.C., 1993. VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife research*, Australia 20, 45-65.

Laikre L., Antunes A., Apostolidis A., Berrebi P., Duguid A., Ferguson A., Garcia-Marin J.L., Guyomard R., Hansen M.M., Hindar K., Koljonen M-L., Lardiadèr C., Martinez P., Nielsen E.E., Palm S., Ruzzante D., Ryman N. & Triantaphyllidis C. (1999). Conservation genetic management of Brown trout (Salmo trutta) in Europe. Report by the concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the Brown trout (*Salmo trutta*). ("Troutconcert"; EU FAIR CT97-3882). 91p.

Largiadèr C.R., Scholl A. & Guyomard R., 1996. The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In "Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe". Krchhofer A. & Hefti D. (Eds). Birk hauser Verlag Basel, Switzerland, pp 181-197.

Largiadièr C.R., Estoup A., Lecerf F., Champigneulle A. & Guyomard R., 2001. Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Génétique Sélection Evolution*, 33, 205-222.

Lasenby T.A. & Kerr S.J., 2001. Brown trout stocking: An annoted bibliography and literature review. Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough.

Lascaux J.M., 1996. Analyse de la variabilité morphologique de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les cours d'eau du bassin pyrénéen méditerranéen. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, Toulouse France.

Launey S., Krieg F., Champigneulle A. & Guyomard R., 2003a. Ecotypes sympatriques migrateurs et sédentaires de truite commune (*Salmo trutta* L.) : différenciation génétique et effet des repeuplements. *Les Actes du BRG*, 4, 63-78.

Launey S., Krieg F., Haffray P., Bruant J.S., Vannier A. & Guyomard R., 2003b. Twelve new microsatellite markers for gilted seabream (*Sparus aurata* L.): characterization, polymorphism and linkage. *Molecular Ecology Notes*, 3, 457-459.

Leary R.F., Allendorf F.W. & Forbes S.H., 1993. Conservation of genetics of Bull trout in the Columbia and Klamath River drainages. *Conservation Biology*, 7, 856-865.

Leighton F.A., 2002. Health risk assessment of the translocation of wild animals. *Revue Scientifique et Technique de l'Office Internationale d'Epizootie* 21, 187-195.

Lynch M. & O'Hely M., 2001. Captive breeding and the genetic fitness of natural populations. *Conservation Genetics*, 2, 363-378.

Madeira M.J., Gomez-Moliner B.J. & Machordom Barbé A., 2005. Genetic introgression on freshwater fish populatins caused by restocking programmes. *Biological Invasions*, 7, 117-125.

Mantel N., 1967. The detection of desease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.

Maisse G. et Baglinière J.L., 1991. Connaître les bases biologiques de la gestion, une idée toujours d'actualité, pour la truite (*Salmo trutta* L.). In « La Truite : Biologie et Ecologie ». Baglinière J.L. & Maisse G. (Eds). INRA Paris, pp 297-302.

Maitland P.S., 1995. The conservation of freshwater fish: past and present experience. *Biological Conservation*, 72, 259-270.

Maitland P.S. & Lyle A.A., 1992. Conservation of freshwater fish in the British Isles: proposals for management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst*., 2, 165-183.

McLaughlin R.L. & Grant J.W.A., 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr foraging in slow-vs. fast-running water. *Environmental Biology of Fishes*, 39, 289-300.

McLean J.E., Bentzen P. & Quinn T.P., 2005. Nonrandom, size and timing biased breeding in a hatchery population of Steelhead trout. *Conservation Biology*, 19, 446-454.

Meffe G.K., 1986. Conservation genetics and the management of endangered fishes. *Fisheries*, 11, 14-23.

Meunier F., 1994. Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 133-144.

Mezzera M., Largiader C.R. & Scholl A., 1997. Discrimination of native and introduced brown trout in the River Doubs (Rhone drainage) by number and shape of parr marks. *Journal of Fish Biology*, 50, 672-677.

Mezzera M. & Largiader C.R., 2001a. Evidence for selective angling of intoduced trout and their hybrids in a stocked brown trout population. *Journal of Fish Biology*, 59, 287-301.

Mezzera M. & Largiader C.R., 2001b. Comparative analysis of introgression at three marker classes: a case study in a stocked population of brown trout. *Journal of Fish Biology*, 59 (Suppl. A), 289-305.

Minckley W.L., 1995. Translocation as a tool for conserving imperiled fishes: esperiences in western united states. *Biological Conservation*, 72, 297-309.

Mohler J.W., 1997. Management briefs: Immersion of Larval Atlantic Salmon in Calcein Solutions to Induce a Non-Lethally Detectable Mark. *North American Journal of Fisheries Management*, 17, 751-756.

Mohler J.W., 2003. Producing fluorescent marks on Atlantic Salmon fin rays and scales with calcium via osmotic induction. *North American Journal of Fisheries Management*, 23, 1108-1113.

Monet G., Uyanik A. & Champigneulle A., 2005. geometric morphometrics reveals sexual and genotypic dimorphisms in the brown trout. *Aquatic Living Resources*, 19, 47-57.

Moritz C., 1994. Applications of mitochondrial DNA analisys in the conservation : a critical review. *Molecular Ecology*, 3, 401-411.

Moritz C. 1999. Conservation units and translocations: strategies for conserving evolutionary processes. *Hereditas*, 130, 217-228.

Naeslund I., 1992. Survival and distribution of pond and hatchery-reared 0+ brown trout (*Salmo trutta*) released in a Swedish stream. *Aquaculture and Fisheries Management*. 23, 477-488.

Näslund, I. 1993 Survival and distribution of released brown trout in small streams. *Information from the Fishery Board of Sweden*, 1, 17-41.

Nagiec M., Czerkies P., Goryczko K., Witkowski A. & Murawska E., 1995. Mass-marking of grayling (*Thymallus thymallus* L.) larvae by fluorochrome tagging of otoliths. *Fisheries Management and Ecology*, 2: 165-175.

Nielsen J.L. (Ed.), 1995. Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique inuts in population conservation. *American Fisheries Society Symposium 17*, 435 pp.

Nordwall F., Lundberg P., & Eriksson T., 2000. Comparing size-limit strategies for exploitation of self-thinned stream population. *Fisheries management and Ecology*, 7, 413-424.

Northcote T.G. 1992. Migration and residency in stream salmonids-some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 67: 5-17.

Novinger D.C. & Rahel F.J., 2003. Isolation management with artificial barriers as a conservation strategy for cutthroat trout in headwater streams. *Conservation Biology*, 17, 772-781.

Olver C.H., Shuter B.J. & Minns C.K., 1995. Towards a definition of conservation principles for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 1584-1594.

Ombredane D. & Richard A., 1990. Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles chez les smolts de truite de mer (*Salmo trutta* L.). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 319, 224-238.

Panfili J., Pontual H., Troadec H. & Wrright P.J., 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, 464p.

Persat H. & Keith P., 1997. La répartition géographique des poissons d'eau douce en France : qui est autochtone et qui ne l'est pas ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, 15-32.

Philippart J.C., 1995. Is captive breeding an effective solution for the preservation of endemic species. *Biological conservation*, 72, 281-295.

PNR du Massif des Bauges, 2003. Etude piscicole du Chéran, Développement d'une souche de truite autochtone. Vallet GEN, Téléos, 93p.

Pollard D., Ingram B., Harris J & Reynolds L., 1990. Threatened fishes in Australia. An overview. *Journal of Fish Biology*, 37, 67-78.

Poteaux C. & Berrebi P., 1997. Intégrité génomique et repeuplement chez la truite commune du versant méditerranéen. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, 309-322.

Poteaux C., Beaudou D. & Berrebi P., 1998. Temporal variations of genetic introgression in stocked brown trout populations. *Journal of Fish Biology*, 53, 701-713.

Raymond M. & Rousset F., 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.

Ricker W.E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 26, 479-541.

Rieman B.E. & Allendorf F.W., 2001. Effective population size and genetic conservation criteria for Bull trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 21, 756-764.

Rojas Beltran R., Champigneulle A. & Vincent G., 1995a. Mass-marking of bone tissue of *Coregonus lavaretus* and its potential application to monitoring the spatio-temporal distribution of larvae, fry and juveniles of lacustrines fishes. *Hydrobiologia*, 300/301, 399-407.

Rojas Beltran R., Gillet C. & Champigneulle A., 1995b. Immersion mass-marking of otoliths and bone tissue of embryos, yolk-sac fry and juveniles of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Nordic Journal of Freswater Research*. 71, 411-418.

Rubin, J.F. 1999. Evolution des peuplements de truites (*Salmo trutta*) dans le Léman au cours du XXème siècle. In « Découvrir le Léman. 100 ans après François–Alphonse Forel ». Bertola C., Goumand C. & Rubin J.F. (Eds.). Colloque Nyon, 1998. Editions Slatkine, Genève, pp. 276-299.

Ryder O.A., 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1, 9-10.

Ryman N., 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of Fish Biology*, 39, 211-224.

Ryman N., Jorde P.E. & Laikre L., 1995. Supportive breeding and variance effective population size. *Conservation Biology*, 9, 1619-1628.

Ryman N., & Ståhl G., 1980. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37. 82-87.

Ryman N. & Laikre L., 1991. Effects of supportive breeding on the effective population size. *Conservation Biology*, 5, 325-329.

Schlüchter C., 1988. The deglaciation of the Swiss Alps a paleoclimatic event with chronological problems. *Bull. Assoc. Fr. pour l'étude du Quaternaire*, 2, 141-145.

Schmetterling D., 2003. Reconnecting a fragmented river: movements of westslope cutthroat trout and bull trout after transport upstream of milltown dam, Montana. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 721-731.

Shepard B.B., May B.E. & Urie W., 2005. Status and Conservation of Westslope Cutthroat Trout within the Western United States. *North American Journal of Fisheries Management*, 25, 1426-1440.

Skaala O., Dahle G., Jorstad K.E. & Naevdal G., 1990. Interactions between natural and farmed fish populations: information from genetic markers. *Journal of Fish Biology*, 36, 449-460.

Smith P.J., Francis R.I.C.C. & McVeagh M., 1991. Loss of genetic diversity due to fishing pressure. *Fisheries Research*, 10, 309-316.

Soulé M.E. & Wilcox B.A., (eds), 1980. Conservation biology. An Evolutionary-Ecological perspective. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA, 395pp.

Sprent P., 1992. Pratique des statistiques non paramétriques. INRA, Paris.

Steinmann P., 1951. Monographie des schweizerrischen Koregonen (Teil. 2). *Swiss journal of Hydrology*, 13, 54-191.

Stockwell C.A., Mulvey M. & Vinyard G.L., 1995. Translocation and preservation of allelic diversity. *Conservation Biology*, 10, 1133-1141.

Taggart J.B. & Ferguson A., 1986. Electrophoretic evaluation of a supplemental stocking programmes for brown trout. *Aquaculture and Fisheries Management*, 17, 155-162.

Thibault M., 1983. Les transplantations de Salmonidés d'eau courante en France, saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et truite commune (*Salmo trutta* L.). *C.R. Société de Biogéographie*, 59, 405-420.

Thibault M. & Billard R., (Eds), 1987. La restauration des rivières à saumon. INRA éditions, Paris, 414 p.

Thompson D. & Rahel F.J., 1998. Evaluation of artificial barriers in small rocky mountain streams for preventing the upstream movement of brook trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 18, 206-210.

Tsukamoto K., Seki,Y., Oba T., Oya,M. & Iwahashi,M. 1989a. Application of otolith to migration study of salmonids. *Physiol. Ecol. Japan*, 1, 119-140.

Tsukamoto K, Kuwada H., Hirokawa J., Oya M., Sekiva S., Fujimoto H. & Imaizumi K., 1989b. Size-dependent mortality of red sea bream (*Pagrus major*) juveniles released with fluorescent otolith-tags in New Bay, Japan. *Journal of Fish Biology*, 35, 59-69.

Utter F.M., 1981. Biological criteria for definition of species and distinct intrespecific populations and salmonids under the U.S. Endagered Species Act of 1973. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 1626-1635.

Van Dongen S., 1995. How should we bootstrap allozyme data? *Heredity*, 74, 445-447.

Van Houdt J.K.J., Pinceel J., Flamand M.C., Briquet M., Dupont E., Volckaert F.A.M. & Baret P.V., 2005. Migration barriers protect indigenous brown trout (Salmo trutta) populations from introgression with stocked hatchery fish. *Conservation Genetics*, 6, 175-191.

Verspoor E., 1988. Reduced genetic variability in firts generations of hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 1686-1690.

Vincenzi S., Crivelli A., Jesensek D., Rubin J.F., Poizat G. & De Leo G., 2008. Potential factors controlling the population viability of newly introduced endangered marble trout populations. *Biological Conservation* **141**, 198-210.

Vigier L. & Caudron A., 2007. Schéma Départemental de Conservation et de Réhabilitation des Populations de Truites Autochtones 2007-2013. Evolution des connaissances depuis 2002 et propositions d'actions. Disponible sur http://www.pechehautesavoie.com/pdf_etude/Schema_departemental_2007_2013.pdf.

Virbickas T. & Kesminas V., 2002. Salmon (*Salmo salar*) and Sea-trout (*Salmo trutta*) restocking efficiency in potential rivers of Lithuania. Initial study. *Acta Zool. Lit.* 12, 129-137.

Vonlanthen P., Excoffier L., Bittner D., Persat H., Neuenschwanders S. & Largiadèr C.R., 2007. Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings in central Europe by the bullhead (*Cottus gobio* L). *Molecular Ecology*, 16, 4572-4584.

Wahli T., Knuesel R., Bernet D., Segner H., Pugovkin D. Burkhardt-Holm P., Escher M. & Schmidt-Posthaus H. 2002. Proliferative kidney diseases in Switzerland: current state of knowledge. *Journal of Fish Diseases*, 25, 491-500.

Wang J. & Ryman N., 2001. Genetic effects of multiple generations of supportive breeding. *Conservation Biology*, 15, 1619-1634.

Waples R.S., 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus spp*., and the definition of 'species' under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review*, 53, 11-22.

Waples R.S., 1995. Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the endangered species act. *American Fisheries Society Symposium*, 17, 8-27.

Waples R.S., 1999. Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries*, 24, 12-21.

Waples R.S., 2002. Definition and estimation of effective population size in the conservation of endangered species. In "Population Viability Analysis". Beissinger SR & McCullough DR (Eds). University of Chicago Press, Chicago, pp. 147-168.

Weir B.S. & Cocckerham C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.

Weiss S., Persat H., Eppe R., Schlötterer C. & Uiblein F. 2002. Complex patterns of colonization and refugia revealed for European grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA region. *Molecular Ecology*, 11, 1393-1407.

Williams J.E., Sada D.W., & Williams C.D., 1988. American fisheries society guidelines for introductions of threatened and endangered fishes. *Fisheries*, 13, 5-11.

Winans G.A., 1989. Genetic variability in Chinook salmon stocks from the Columbia river basin. *North American Journal of Fish Management*, 1, 47-52.

Wright S., 1969. Evolution and the genetics of populations, volume 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago.

Young M.K., Schmal R.N., Kohley T.W. & Leonard V.G., 1996. Conservation and status of Colorado river cutthroat trout *Oncorhynchus clarki pleuriticus*. U.S. Forest Service General technical Report RM-282.

Young T.P., 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, 92, 73-83.

Young M.K. & Harig A.L., 2001. A critique of the recovery of greenback Cutthroat trout. *Conservation Biology*, Vol. 15, n°6, 1575-1584.

ANNEXES

Population	Bassin Versant	Riviere	Station
Arl 01	L'Arly	L'Arly	PRAZ SUR ARLY
Arl 02	L'Arly	Le Planay	PONT LE PLANAY
Arl 03	L'Arly	La Chaise	LE BOUCHET
Arl 04	Arly	La Chaise	ST FERREOL
Arl 05	L'Arly	LaChaise(Bief)	BIEF AVAL
Arv 01	Arve	Bronze	BUTTEX
Arv 02	Arve	Bronze	CASCADE DU DARD
Arv 03	Arve	Foron de Reignier	LES SONGETS
Arv 04	Arve	Foron de Reignier	PONT DE FORON
Arv 05	Arve	Viaison	PONT DU LOUP
Arv 06	Arve	Arve Aval	PIEGE D'ARTHAZ
Arv 07	Arve	Ugine (Passy)	MARLIOZ
Arv 08	Arve	R. Trélechamp	RESERVE N
Arv 10	Arve	Arve	AVAL ARTHAZ
Arv 11	Arve	Arve	AMONT ARTHAZ
BaD 01	Léman	Brevon	BELLECOMBE
BaD 02	Léman	Brevon	AMONT LAC VALLON
BaD 03	Léman	Brevon	CHEZ MAURICE
BaD 04	Léman	Brevon	RESERVE DE PECHE
BaD 05	Léman	Basse Dranse	DOUCEUR+EGLISE
BaD 06	Léman	Basse Dranse	PASSE VONGY
BoN 01	Arve/BonNant	R. de la Gde Combe	MORANCHES
BoN 02	Arve/BonNant	Bon Nant	DECHETTERIE
Bor 01	Borne	Borne	GRAND BORNAND
Bor 02	Borne	Borne	ENTREMONT CHEF LIEU
Bor 03	Borne	Borne	PONT L'ESSERT
Bor 04	Borne	Borne	AMONT PONT BEFFAY
Bor 05	Borne	Borne	DEBIT RESERVE
Bor 06	Borne	Borne	ST PIERRE. AVAL MINOTERIE
Bor 07	Borne	La Duche	LIEU-DIT LA DUCHE
Bor 08	Borne	L'Overan	OVERAN AMONT
Bor 09	Borne	L'Overan	OVERAN AVAL
Chr 01	Chéran	Chéran	CUSY
Chr 02	Chéran	Veize	GRUFFY
Chr 03	Chéran	Rui de Mûres	MURE
Chr 04	Chéran	Eparris	EPARRIS
Chr 06	Chéran	Nt de la Nanche	BOUSSY
Chr 08	Chéran	La Vergogne	COMBACHENEX
Chr 09	Chéran	Nephaz	LIGNY
Chr 10	Chéran	Nephaz	LES PRAILLATS
Chr 11	Chéran	Chéran	RUMILLY
Chr 12	Chéran	Chéran	ALBY
Chr 13	Chéran	Chéran	AVAL BANGE
Chr 14	Chéran	Chéran	LESCHERAINE
Chr 15	Chéran	Chéran	PLAN DE CHERES
Chr 16	Chéran	Chéran	BELLEVAUX
Chr 17	Chéran	Nant de Chéral	NANT DE CHER AVAL
Chr 18	Chéran	Nant Ste Reine	SAINTE REINE AMONT
Chr 19	Chéran	Chéran	AILLON
Chr 20	Chéran	Nant d'Aillon	NANT D'AILLON AMONT
Chr 21	Chéran	Chéran	CARLET
Diz 01	Arve	La Diosaz	VILLY
DrA 01	Leman	Dranse/DrAbon	AMONT CHATEL
DrA 02	Leman	Dranse/DrAbon	AVAL CHUTE CHATEL
DrA 03	Leman	Dranse/DrAbon	CHATEL CENTRE
DrA 04	Leman	Dranse/DrAbon	ABONDANCE A3
DrA 05	Leman	le chevenne	CHEVENNE MEDIAN
DrA 06		le chevenne	CHEVENNE AVAL
DrA 07	Leman	Dranse/DrAbon	ABONDANCE A1-A2
DrA 08	Leman	Dranse/DrAbon	RICHEBOURG
DrA 09	Leman	Dranse/DrAbon	AVAL SOUS LE PAS
DrA 10	Leman	Dranse/DrAbon	BELLEGARDE
DrA 11	Leman	Dranse/DrAbon	AVAL EAUX NOIRES
DrA 12	Leman	Dranse/DrAbon	BERNEX LANGIN
DrA 13	Leman	Dranse/DrAbon	GRANGE BLANCHE
DrA 14	Leman	le chevenne	AMONT OBSTACLES
DrM 01	Leman	Dranse de la Manche	AMONT MORZINE
DrM 02	Leman	Dranse de Morzine	CIMETIERE MORZINE
DrM 03	Leman	Dranse de Morzine	GENDARMERIE
DrM 04	Leman	Dranse de Montriond	AMONT ALBERTANS
DrM 05	Leman	Dranse de Montriond	AVAL ALBERTANS
DrM 06	Leman	Dranse de Montriond	EMBOUCHURE-ROUTE
DrM 07	Leman	Dranse de Morzine	LA BESSENTIERE
EaN 01	Arve	EauNoire	COL MONTETS
EaN 02	Arve	EauNoire	VALLORCINE
Fie 01	Fier	Fier	LA GUTARY
Fie 02	Fier	Le Chamfroid	BELLE FLEURIE
Fie 03	Fier	Le Chamfroid	LES CLEFS
Fie 04	Fier	Fier	SALLE DES FETES THONES
Fie 05	Fier	Nom	LOMBARDES + PATINOIRE
Fie 06	Fier	Nom	BOURGEAL
Fie 07	Fier	Nom	PT LUIDEFOUR

Population	Bassin Versant	Riviere	Station
Fie 08	Fier	Nom	VACHERIE
Fie 09	Fier	Nom	GARE ROUTIERE
Fie 10	Fier	Nant de Thuy	AMONT CHEF LIEU
Fie 11	Fier	Fier	LA BELLE INCONNUE
Fie 12	Fier	Le Mélèze	LA CLOUTRE
Fie 13	Fier	Le Mélèze	LA COMBETTAZ
Fie 14	Fier	Fier	ANNECY
Fie 15	Fier	Viéran	PROMERY
Fie 16	Fier	Nant Calvi	LES TENALLES
Fie 17	Fier	Nant Calvi	CHAUMONTET
Fie 18	Fier	Nant Calvi	AVL MEYTHET
Fil 01	Fillière	Fillière	JOURDIL
Fil 02	Fillière	Fillière	PONT NANT SEC
Fil 03	Fillière	Fillière	CHEZ MILLIARD
Fil 04	Fillière	Fillière	PONT LONGCHAMPS
Fil 05	Fillière	Fillière	MOULIN DE LA CULAZ
Fil 06	Fillière	Fillière	PONT DE VILLAZ
Fil 07	Fillière	Le Flan	MONT PITON
Fil 08	Fillière	Le Daudens	PONT DAUDENS
Fil 09	Fillière	Le Daudens	AVL LE PLOT
Fil 10	Fillière	Le Crenant	DISOUCHES
Fil 11	Fillière	Le Crenant	CRENANT AVAL
FnZ 01	Léman	Foron de Sciez	MOULIN DES ESSERTS
FnZ 02	Léman	Foron de Sciez	FORON AVAL
FoS 01	Foron-Scionzier	Foron-Scionzier	MOUILLES D'EN HAUT
FoS 02	Foron-Scionzier	Foron-Scionzier	MOUILLES D'EN BAS
FoS 03	Foron-Scionzier	Foron-Scionzier	PONT ST CHARLES
Gif 01	Giffre	Giffre	AMONT BRAIRET
Gif 02	Giffre	Giffre	GORGES DE TINES
Gif 03	Giffre	Giffre	PONT REVE-PONT
Gif 04	Giffre	Giffre	PONT SAMOENS
Gif 05	Giffre	Giffre	GRAVIERE
Gif 06	Giffre	Giffre	PONT DES THEZIERES
Gif 07	Giffre	Giffre	PONT DE BOCHE
Gif 08	Giffre	Giffre	MARIGNIER
Gif 09	Giffre	Giffre des fonds	SALVAGNY
Gif 10	Giffre	F. de Tanninges	BONNAVAZ
Gif 11	Giffre	F. de Tanninges	PONT DE FRY
Gif 12	Giffre	F. de Tanninges	AVAL CHEF LIEU
Gif 13	Giffre	F de Mieussy	LES MOUILLES
Gif 14	Giffre	F de Mieussy	PONT D907 ET
Gif 15	Giffre	Risse	PONT DE LEMY
Gif 16	Giffre	Risse	PONT DE LEMY
Gif 17	Giffre	Risse	STEP-CONFL HISSON
Gif 18	Giffre	Le Hisson	SCIERIE LA PALLUD
LcA 01	Lac d'Annecy	EauMorte	Am St Ruph
LcA 02	Lac d'Annecy	EauMorte	LE VILLARET
LcA 03	Lac d'Annecy	EauMorte	AMONT BOULODROME
LcA 04	Lac d'Annecy	Laudon	AMONT SCIERIE
LcA 05	Lac d'Annecy	Laudon	AVAL SCIERIE
Men 01	Menoge	Menoge	AMT STEP MOULIN
Men 02	Menoge	Menoge	LES PRES AVL SEUIL
Men 03	Menoge	Menoge	PONT ST ANDRE
Men 04	Menoge	Menoge	LE PONT MORAND
Men 05	Menoge	Menoge	LES MOULINS
Men 06	Menoge	Rau des Arces	LES ARCES
Men 07	Menoge	Brevon de Saxel	CHEZ LES LOYATS
Men 08	Menoge	Brevon de Saxel	LES BIOLLES
Men 09	Menoge	Foron de Fillinges	PONT BOEX
Men 10	Menoge	Foron de Fillinges	PONT BOVET
Men 11	Menoge	Foron de Fillinges	PONT DE FILLINGES
Men 12	Menoge	Foron de Fillinges	COUVETTE
MoF 01	Léman	La Morge Française	LA MORGE FRANCAISE
Mor 1	MorgeMenthonnex	MorgeMenthonnex	MOULIN GERBAZ
Mor 2	MorgeMenthonnex	Pte Morge	AVL RAU DE BULE
Mor 3	MorgeMenthonnex	Pte Morge	PT DE FORAZ
Pam 01	Léman	Les Blaves	LES BLAVES RESERVE
Pam 02	Léman	Pamphiot	AVAL RD
ReD 01	Léman	Redon	LE CHENE
ReD 02	Léman	La Gurnaz	LA GURNAZ
ReD 03	Léman	Redon	MOULIN RIEUX
ReD 04	Léman	Redon	AVAL RN 5
Uss 01	Les Usses	Les Usses	FALCONNET
Uss 02	Les Usses	Les Usses	PONT D23 CHEZ
Uss 03	Les Usses	Les Usses	LES GOTHS
Uss 04	Les Usses	Les Usses	PONT DRILLOT
Uss 05	Les Usses	Les Usses	PONT SARZIN
Uss 06	Les Usses	Les Usses	AVAL FRANGY
Uss 08	Les Usses	Les Petites Usses	LES BALMETTES
Uss 09	Les Usses	Les Petites Usses	BONLIEU
Uss 10	Les Usses	Le Fornant	AMONT CASCADE

POP	Arl01	Arl02	Arl03	Arl04	Arl05	Arv01	Arv02	Arv03	Arv04	Arv05	Arv06	Arv07	Arv08	Arv10	Arv11	BaD01	BaD02	BaD03	BaD04	BaD05	BaD06	BoN01	BoN02	Bor01	Bor02	Bor03	Bor04	Bor05	Bor06	Bor07	Bor08	Bor09	Chr01	Chr02	Chr03	Chr04	Chr06	Chr08	Chr09	Chr10	Chr11	Chr12	Chr13	Chr14	Chr15	Chr16	Chr17	Chr18	Chr19
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	14	10	10	10	10	10	10	10	12	10	10	10	10	10	10	10	10	10	37	11	10	12	10	10	10	10	17	28	9	19	14	10	14	10	18
Str591																																																	
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,03
148	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
149	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,50	0,60	0,15	0,10	0,10	0,70	0,60	0,65	0,10	0,35	0,30	0,85	0,95	0,55	0,54	0,75	0,65	0,55	0,25	0,35	0,40	0,65	0,58	0,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,60	0,80	0,05	0,04	0,41	0,85	0,54	0,45	0,45	0,65	0,55	0,15	0,07	0,11	0,26	0,36	0,70	0,07	0,65	0,36
152	0,45	0,40	0,05	0,10	0,05	0,15	0,15	0,20	0,00	0,00	0,25	0,05	0,05	0,20	0,11	0,15	0,00	0,05	0,00	0,05	0,10	0,10	0,21	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,25	0,20	0,05	0,00	0,41	0,05	0,17	0,30	0,20	0,20	0,05	0,03	0,05	0,00	0,08	0,00	0,10	0,07	0,25	0,03
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
162	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
164	0,00	0,00	0,20	0,15	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,05	0,10	0,10	0,10	0,10	0,11	0,00	0,00	0,15	0,16	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,20	0,18	0,18	0,17	0,05	0,18	0,10	0,07	0,00	0,06
166	0,00	0,00	0,25	0,35	0,35	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,14	0,00	0,05	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,20	0,30	0,22	0,05	0,00	0,35	0,77	0,09	0,00	0,00	0,00	0,35	0,15	0,15	0,38	0,50	0,67	0,58	0,46	0,05	0,71	0,10	0,44
167	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
168	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,00	0,00	0,20	0,20	0,15	0,05	0,15	0,00	0,00	0,15	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,30	0,05	0,10	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,05	0,18	0,09	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
172	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,03	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00
176	0,00	0,00	0,00	0,05	0,25	0,05	0,00	0,05	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,03
178	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,10	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,15	0,30	0,20	0,05	0,06	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,10	0,05	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,10	0,05	0,20	0,00	0,00	0,10	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,10	0,45	0,45	0,30	0,50	0,56	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,55	0,20	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,25	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
286	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,57	0,51	0,86	0,83	0,81	0,51	0,62	0,56	0,69	0,84	0,83	0,28	0,10	0,67	0,69	0,43	0,57	0,70	0,81	0,85	0,83	0,55	0,63	0,64	0,77	0,72	0,84	0,68	0,66	0,60	0,34	0,83	0,38	0,68	0,28	0,68	0,68	0,67	0,54	0,66	0,79	0,71	0,54	0,60	0,65	0,51	0,49	0,53	0,68
H obs	0,60	0,60	0,90	0,80	0,80	0,50	0,60	0,60	0,70	0,80	0,70	0,30	0,10	0,50	0,71	0,50	0,70	0,80	0,80	0,60	0,80	0,70	0,58	0,50	0,80	0,80	0,60	0,50	0,56	0,80	0,40	0,70	0,41	0,45	0,30	0,50	0,50	0,60	0,60	0,70	0,88	0,75	0,56	0,74	0,57	0,40	0,43	0,60	0,72
Str541																																																	
130	0,10	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,10	0,00	0,00	0,05	0,05	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,20	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00
132	0,90	0,90	0,15	0,25	0,30	0,90	0,65	0,80	0,25	0,25	0,60	0,85	1,00	0,65	0,68	0,95	0,95	0,50	0,10	0,40	0,40	0,65	0,79	0,70	0,15	0,10	0,05	0,20	0,30	0,70	0,80	0,10	0,09	0,95	0,75	0,67	1,00	0,95	0,80	0,75	0,24	0,09	0,33	0,13	0,18	0,75	0,32	0,65	0,33
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
136	0,00	0,00	0,80	0,70	0,70	0,10	0,35	0,10	0,75	0,75	0,40	0,15	0,00	0,35	0,32	0,00	0,05	0,40	0,90	0,60	0,55	0,30	0,13	0,30	0,85	0,90	0,95	0,80	0,70	0,30	0,00	0,90	0,91	0,05	0,05	0,29	0,00	0,05	0,20	0,25	0,74	0,91	0,67	0,87	0,79	0,20	0,64	0,35	0,67
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,19	0,19	0,35	0,47	0,44	0,19	0,48	0,36	0,39	0,39	0,51	0,27	0,00	0,48	0,45	0,10	0,10	0,61	0,19	0,51	0,56	0,51	0,37	0,44	0,27	0,19	0,10	0,34	0,44	0,44	0,34	0,19	0,17	0,09	0,42	0,49	0,00	0,10	0,34	0,39	0,42	0,17	0,47	0,23	0,36	0,42	0,50	0,48	0,46
H obs	0,20	0,20	0,10	0,40	0,60	0,20	0,50	0,20	0,10	0,30	0,00	0,10	0,00	0,30	0,21	0,10	0,10	0,50	0,20	0,40	0,40	0,70	0,25	0,00	0,30	0,20	0,10	0,40	0,40	0,20	0,40	0,00	0,19	0,09	0,30	0,33	0,00	0,10	0,20	0,50	0,47	0,18	0,44	0,26	0,43	0,20	0,36	0,50	0,44
N moy allèle	2,5	2,5	5,0	5,0	4,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,5	4,0	3,5	3,0	2,5	3,5	3,0	3,0	2,0	2,0	1,0	3,0	3,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,0	2,5	3,0	2,0	2,5	2,5	3,0	3,0	3,0	2,0	2,5	3,5	2,0	3,5	2,5	2,5	3,0	3,5
Nt allèle	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	56	40	40	40	40	40	40	40	48	40	40	40	40	40	40	40	40	40	148	44	40	48	40	40	40	40	68	112	36	76	56	40	56	40	72
N allèle REA	40	40	8	10	9	35	28	35	7	11	23	35	40	28	39	38	32	25	7	16	19	29	41	28	3	2	1	4	6	31	40	4	10	37	39	34	35	32	33	27	15	12	8	18	15	32	15	31	27
Taux REA	100	100	20	25	22	88	70	88	18	28	58	88	100	70	70	95	80	63	18	40	48	73	85	70	8	5	3	10	15	78	100	10	7	84	98	71	88	80	83	68	22	11	22	24	27	80	27	78	38

En gras : les 52 secteurs présentant un taux d'allèle atlantique ≤ à 25%

En gris : les 4 secteurs non retenus car influencés par les repeuplements REM

En jaune : les 36 secteurs utilisés pour l'étude de la structuration génétique des populations REM

POP	Chr20	Chr21	Diz01	DrA01	DrA02	DrA03	DrA04	DrA05	DrA06	DrA07	DrA08	DrA09	DrA10	DrA11	DrA12	DrA13	DrM01	DrM02	DrM03	DrM04	DrM05	DrM06	DrM07	EaN01	EaN02	Fie01	Fie02	Fie03	Fie04	Fie05	Fie06	Fie07	Fie08	Fie09	Fie10	Fie11	Fie12	Fie13	Fie14	Fie15	Fie16	Fie17	Fie18	Fil01	Fil02	Fil03	Fil04	Fil05	Fil06
N	30	12	10	10	10	10	10	10	9	10	10	10	9	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	17	10	10	10	10	10	10	10	10
Str591																																																	
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05
148	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
149	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,47	0,25	0,75	0,65	0,05	0,05	0,00	0,10	0,06	0,10	0,10	0,10	0,17	0,00	0,80	0,65	0,00	0,05	0,05	0,45	0,25	0,30	0,05	0,30	0,55	0,00	0,25	0,05	0,10	0,55	0,65	0,05	0,15	0,10	0,55	0,05	0,20	0,10	0,00	0,50	0,00	0,45	0,25	0,20	0,00	0,05	0,05	0,00	0,05
152	0,07	0,13	0,15	0,15	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,20	0,10	0,00	0,10	0,00	0,00	0,20	0,15	0,30	0,05	0,10	0,20	0,00	0,10	0,05	0,00	0,35	0,00	0,30	0,25	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
162	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
164	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,20	0,35	0,15	0,20	0,10	0,05	0,15	0,20	0,20	0,00	0,15	0,20	0,15	0,40	0,15	0,00	0,00	0,10	0,40	0,40	0,25	0,40	0,20	0,30
166	0,35	0,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06	0,05	0,10	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,15	0,20	0,00	0,05	0,20	0,05	0,00	0,10	0,65	0,05	0,65	0,50	0,15	0,05	0,20	0,20	0,50	0,25	0,45	0,45	0,65	0,50	0,00	1,00	0,15	0,25	0,20	0,35	0,55	0,45	0,75	0,50
167	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
168	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,00	0,00	0,05	0,10	0,15	0,20	0,30	0,09	0,28	0,10	0,15	0,10	0,22	0,35	0,05	0,05	0,55	0,15	0,25	0,10	0,15	0,10	0,30	0,05	0,15	0,15	0,20	0,10	0,15	0,00	0,10	0,25	0,15	0,05	0,00	0,15	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,05	0,15	0,10	0,25	0,15	0,05	0,05	0,10
172	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
176	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
178	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,10	0,25	0,10	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,00	0,00	0,00	0,10	0,30	0,30	0,15	0,01	0,17	0,10	0,15	0,20	0,17	0,05	0,05	0,10	0,05	0,15	0,15	0,00	0,00	0,10	0,15	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,05	0,20	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,20	0,40	0,69	0,33	0,60	0,15	0,30	0,17	0,15	0,00	0,05	0,00	0,05	0,15	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,15	0,00	0,10	0,06	0,05	0,25	0,00	0,11	0,25	0,05	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,05	0,11	0,05	0,00	0,00	0,10	0,20	0,05	0,00	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
286	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,65	0,65	0,43	0,56	0,84	0,84	0,76	0,51	0,82	0,64	0,89	0,86	0,89	0,82	0,37	0,58	0,65	0,89	0,88	0,74	0,91	0,86	0,87	0,81	0,68	0,54	0,80	0,57	0,71	0,66	0,57	0,82	0,87	0,72	0,63	0,77	0,74	0,57	0,62	0,64	0,00	0,72	0,82	0,78	0,69	0,64	0,66	0,42	0,68
H obs	0,53	0,50	0,50	0,20	0,80	0,90	0,60	0,40	1,00	0,70	0,80	0,60	0,78	0,50	0,30	0,60	0,80	0,80	0,90	0,60	0,90	0,80	0,90	1,00	0,40	0,50	0,90	0,60	0,70	0,50	0,60	0,80	0,90	0,50	0,60	0,50	0,60	0,50	0,50	0,90	0,00	0,70	0,70	0,50	0,30	0,80	0,90	0,30	0,60
Str541																																																	
130	0,03	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
132	0,53	0,42	0,95	0,70	0,20	0,10	0,05	0,09	0,00	0,10	0,15	0,15	0,11	0,00	0,60	0,80	0,15	0,00	0,15	0,30	0,25	0,65	0,20	0,55	0,50	0,25	0,35	0,20	0,10	0,75	0,65	0,25	0,25	0,20	0,65	0,05	0,35	0,10	0,10	0,85	0,00	0,80	0,60	0,30	0,00	0,05	0,00	0,05	0,20
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
136	0,43	0,58	0,00	0,30	0,80	0,90	0,95	0,90	1,00	0,90	0,85	0,85	0,83	1,00	0,20	0,20	0,85	1,00	0,85	0,70	0,75	0,35	0,80	0,45	0,50	0,75	0,65	0,80	0,90	0,25	0,25	0,65	0,75	0,80	0,35	0,95	0,65	0,90	0,90	0,15	1,00	0,15	0,40	0,65	0,90	0,95	1,00	0,95	0,80
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,54	0,51	0,10	0,44	0,34	0,19	0,10	0,18	0,00	0,19	0,27	0,27	0,31	0,00	0,59	0,34	0,27	0,00	0,27	0,44	0,39	0,48	0,34	0,52	0,53	0,39	0,48	0,34	0,19	0,39	0,53	0,53	0,39	0,34	0,48	0,10	0,48	0,19	0,19	0,27	0,00	0,35	0,51	0,51	0,19	0,10	0,00	0,10	0,34
H obs	0,50	0,17	0,10	0,40	0,20	0,20	0,10	0,13	0,00	0,20	0,10	0,10	0,22	0,00	0,40	0,20	0,30	0,00	0,30	0,20	0,30	0,50	0,20	0,30	0,40	0,50	0,50	0,20	0,20	0,10	0,30	0,30	0,30	0,20	0,50	0,10	0,50	0,20	0,20	0,30	0,00	0,40	0,40	0,20	0,20	0,10	0,00	0,10	0,40
N moy allèle	1,5	2,5	2,5	4,0	2,5	3,0	2,5	3,5	4,0	2,5	3,0	3,5	2,0	3,5	2,5	2,0	3,5	4,5	5,0	2,5	4,0	2,5	5,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,0	1,5	1,5	2,5	3,0	2,5	1,5	2,5	2,0	2,0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,5	3,0	3,0	3,5	3,0	3,0	1,5	1,5
Nt allèle	120	48	40	40	40	40	40	40	36	40	40	40	36	40	40	40	40	40	44	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	68	40	40	40	40	40	40	40	40
N allèle REA	66	19	38	30	5	3	2	4	1	4	5	6	6	0	33	31	3	1	3	15	10	20	5	21	23	5	14	5	4	30	31	14	10	8	28	2	13	5	2	34	0	33	22	13	0	2	2	1	6
Taux REA	55	40	95	75	13	8	5	10	3	10	13	15	17	0	83	78	8	3	10	38	25	50	13	53	58	13	35	13	10	75	78	35	25	20	70	5	33	13	5	85	0	83	55	33	0	5	5	3	15

POP	Fil07	Fil08	**Fil09**	Fil10	Fil11	FnZ01	FnZ02	FoS01	**FoS02**	**FoS03**	Gif01	Gif02	Gif03	Gif04	Gif05	Gif06	Gif07	Gif08	Gif09	Gif10	Gif11	Gif12	Gif13	Gif14	Gif15	Gif16	Gif17	Gif18	LcA01	LcA02	LcA03	LcA04	LcA05	Men01	Men02	Men03	Men04	Men05	Men06	Men07	Men08	Men09	Men10	Men11	MoF01	Mor01	Mor02	Mor03
N	10	10	**10**	10	10	10	10	9	**10**	**10**	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	11	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	9	10	10	10	10
Str591																																																
134	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
148	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
149	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,35	0,80	**0,05**	0,40	0,25	0,70	0,95	0,39	**0,10**	**0,10**	0,35	0,40	0,75	0,65	0,75	0,61	0,70	0,60	0,30	0,65	0,27	0,65	0,80	0,75	0,80	0,65	0,45	0,67	0,70	0,20	0,40	0,75	0,45	0,45	0,20	0,30	0,35	0,45	0,50	0,65	0,25	0,35	0,30	0,33	0,60	0,70	0,60	0,65	0,15
152	0,15	0,10	**0,00**	0,20	0,10	0,25	0,00	0,06	**0,05**	**0,00**	0,05	0,10	0,10	0,20	0,05	0,22	0,10	0,15	0,15	0,15	0,36	0,20	0,05	0,05	0,05	0,00	0,30	0,11	0,30	0,05	0,05	0,20	0,30	0,15	0,25	0,05	0,15	0,10	0,05	0,10	0,20	0,25	0,05	0,11	0,00	0,15	0,05	0,20	0,10
156	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,05**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
162	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
164	0,00	0,00	**0,15**	0,10	0,25	0,00	0,00	0,00	**0,10**	**0,15**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,20	0,00	0,05	0,00	0,20	0,05	0,10	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05
166	0,50	0,00	**0,70**	0,30	0,40	0,00	0,00	0,11	**0,05**	**0,15**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10	0,36	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,05	0,15	0,00	0,05	0,30	0,05	0,00	0,10	0,00	0,10	0,20	0,00	0,22	0,25	0,00	0,20	0,05	0,60
167	0,00	0,10	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
168	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,00	0,00	**0,10**	0,00	0,00	0,05	0,00	0,06	**0,30**	**0,15**	0,30	0,45	0,15	0,05	0,00	0,00	0,05	0,05	0,35	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,20	0,25	0,00	0,05	0,10	0,05	0,15	0,10	0,30	0,10	0,00	0,20	0,00	0,15	0,06	0,00	0,00	0,10	0,05	0,10
172	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	**0,15**	**0,20**	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10	0,10	0,10	0,05	0,00	0,10	0,10	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
176	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	**0,20**	**0,20**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,15	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
178	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
188	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	**0,00**	**0,00**	0,15	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,00	0,10	0,05	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	0,25	0,17	0,10	0,00	0,00	0,00
192	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,10	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,15	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,05**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
286	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,64	0,36	**0,50**	0,74	0,74	0,47	0,10	0,79	**0,86**	**0,88**	0,79	0,66	0,43	0,55	0,45	0,60	0,51	0,63	0,78	0,57	0,69	0,56	0,35	0,44	0,37	0,54	0,73	0,56	0,44	0,81	0,77	0,42	0,72	0,78	0,86	0,82	0,86	0,72	0,75	0,57	0,87	0,79	0,84	0,83	0,59	0,49	0,62	0,56	0,63
H obs	0,60	0,20	**0,50**	0,80	0,40	0,40	0,10	0,89	**1,00**	**1,00**	0,70	0,60	0,40	0,50	0,50	0,67	0,50	0,60	0,90	0,40	0,73	0,60	0,40	0,50	0,40	0,40	0,70	0,67	0,20	1,00	0,70	0,50	0,80	0,90	0,80	0,80	0,70	0,70	0,60	0,50	0,80	0,70	0,50	0,89	0,70	0,40	0,70	0,60	0,80
Str541																																																
130	0,05	0,05	**0,00**	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,05	0,00
132	0,40	0,95	**0,20**	0,60	0,25	0,75	0,90	0,39	**0,15**	**0,15**	0,65	0,50	0,65	0,85	0,75	0,65	0,85	0,65	0,50	0,80	0,50	0,75	0,75	1,00	0,80	0,85	0,75	0,80	0,90	0,40	0,25	1,00	0,70	0,30	0,30	0,25	0,45	0,40	0,55	0,75	0,50	0,55	0,60	0,44	0,70	0,70	0,70	0,65	0,35
134	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
136	0,55	0,00	**0,80**	0,35	0,75	0,25	0,10	0,61	**0,85**	**0,85**	0,35	0,50	0,35	0,15	0,20	0,35	0,15	0,35	0,50	0,15	0,50	0,25	0,25	0,00	0,00	0,05	0,25	0,20	0,00	0,60	0,70	0,00	0,30	0,70	0,70	0,75	0,55	0,55	0,45	0,20	0,50	0,45	0,40	0,56	0,25	0,25	0,30	0,30	0,65
138	0,00	0,00	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,00**	**0,00**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,56	0,10	**0,34**	0,54	0,39	0,39	0,19	0,50	**0,27**	**0,27**	0,48	0,53	0,48	0,27	0,42	0,48	0,27	0,48	0,53	0,35	0,52	0,39	0,39	0,00	0,35	0,28	0,39	0,34	0,19	0,51	0,47	0,00	0,44	0,44	0,44	0,39	0,52	0,56	0,52	0,42	0,53	0,52	0,51	0,52	0,47	0,47	0,44	0,51	0,48
H obs	0,40	0,10	**0,40**	0,60	0,30	0,50	0,20	0,33	**0,30**	**0,30**	0,30	0,60	0,50	0,30	0,50	0,30	0,30	0,30	0,60	0,40	0,27	0,10	0,30	0,00	0,40	0,30	0,10	0,40	0,20	0,40	0,30	0,00	0,40	0,40	0,40	0,30	0,30	0,40	0,30	0,30	0,60	0,30	0,20	0,22	0,40	0,40	0,60	0,50	0,50
N moy allèle	3,5	2,5	**2,0**	3,5	3,5	3,5	4,0	3,5	**2,0**	**2,5**	3,0	3,5	3,0	3,5	3,0	3,0	3,5	4,5	4,0	2,0	1,0	1,5	1,5	3,0	3,0	4,0	4,0	2,5	3,5	1,0	3,0	2,5	2,5	2,5	4,0	3,0	3,5	2,0	2,0	2,5	3,0	2,0	3,5	4,0	3,0	3,0	1,5	1,5	2,5
Nt allèle	40	40	40	40	40	40	40	36	**40**	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	44	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	36	40	40	40	40	40
N allèle REA	19	38	**5**	25	11	34	38	17	**6**	**5**	21	20	30	34	32	31	33	28	19	34	21	32	32	37	38	37	30	34	40	13	15	39	29	18	15	12	19	20	24	31	19	23	19	16	27	32	27	31	12
Taux REA	48	95	**13**	63	27	85	95	42	**15**	**13**	53	50	75	85	80	77	83	70	48	85	47	80	80	93	95	93	75	85	100	33	38	98	73	45	38	30	48	50	60	78	48	58	48	44	68	80	68	78	30

POP	Pam01	Pam02	ReD01	ReD02	ReD03	ReD04	Uss01	Uss02	Uss03	Uss04	Uss05	Uss06	Uss08	Uss09	Uss10
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Str591															
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
148	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
149	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,75	0,60	0,60	0,80	0,90	0,80	0,70	0,70	0,05	0,05	0,15	0,05	0,50	0,15	0,60
152	0,10	0,10	0,10	0,05	0,00	0,05	0,25	0,10	0,00	0,15	0,30	0,10	0,10	0,05	0,25
156	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
162	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
164	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,15	0,15	0,10	0,00	0,20	0,00
166	0,05	0,20	0,00	0,10	0,00	0,00	0,05	0,00	0,40	0,55	0,15	0,55	0,40	0,50	0,10
167	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
168	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,00	0,05	0,25	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
172	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
176	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
178	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,05	0,05	0,00	0,00	0,10	0,00
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
286	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,44	0,62	0,59	0,36	0,19	0,36	0,47	0,51	0,82	0,68	0,87	0,69	0,61	0,71	0,59
H obs	0,50	0,80	0,70	0,20	0,20	0,10	0,30	0,50	0,80	0,60	0,80	0,80	0,70	0,70	0,70

Str541															
130	0,00	0,00	0,05	0,05	0,20	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,10
132	0,80	0,75	0,90	0,70	0,70	0,70	0,85	0,90	0,30	0,25	0,35	0,35	0,65	0,25	0,70
134	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
136	0,20	0,25	0,05	0,25	0,10	0,25	0,10	0,05	0,65	0,75	0,60	0,65	0,35	0,75	0,20
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,34	0,39	0,19	0,47	0,48	0,47	0,28	0,19	0,51	0,39	0,54	0,48	0,48	0,39	0,48
H obs	0,20	0,50	0,20	0,10	0,40	0,40	0,30	0,20	0,60	0,30	0,50	0,50	0,50	0,50	0,40

N moy allèle	2,0	2,5	2,5	3,0	3,5	3,5	2,5	2,5	3,5	1,5	1,5	4,0	2,5	3,5	2,5

Nt allèle	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
N allèle REA	33	29	33	33	36	31	38	38	8	9	17	10	25	9	33
Taux REA	83	73	83	83	90	78	93	93	20	23	43	25	63	23	83

POP	Arl 03	Arl 04	Arl 05	Bor 02	Bor 03	Bor 04	Bor 05	Bor 09	Chr 01	Chr 12	DrA 03	DrA 04	DrA 05	DrA 06	DrA 07	DrA 08	DrA 09	DrA 10	DrA 11	DrM 01	DrM 02	DrM 03	DrM 07	Fie 04	Fie 11	Fie 14	Fie 16	Fil 01	Fil 02	Fil 03	Fil 04	Uss 03	Uss 04	Uss 05	Uss 06	Uss 09	AILLON	AZOLIN	GOURNAY	CBS
N	12	24	12	14	10	16	30	20	37	28	30	30	40	29	29	30	30	30	30	19	17	36	19	26	30	13	17	18	30	22	13	11	16	13	11	12	24	30	35	29
Str591																																								
146	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
150	0,25	0,08	0,08	0,07	0,00	0,00	0,05	0,18	0,04	0,07	0,03	0,07	0,10	0,03	0,07	0,05	0,15	0,17	0,00	0,05	0,06	0,10	0,11	0,06	0,02	0,00	0,00	0,14	0,07	0,07	0,08	0,09	0,06	0,23	0,09	0,13	0,63	0,78	0,79	0,41
152	0,04	0,13	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,11	0,02	0,00	0,00	0,00	0,13	0,23	0,14	0,04	0,33	0,22	0,21	0,00
160	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
164	0,17	0,23	0,08	0,04	0,10	0,06	0,03	0,08	0,16	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,27	0,35	0,00	0,42	0,38	0,32	0,35	0,00	0,19	0,12	0,09	0,21	0,00	0,00	0,00	0,09
166	0,21	0,17	0,38	0,32	0,10	0,19	0,33	0,35	0,77	0,50	0,00	0,03	0,01	0,05	0,03	0,10	0,07	0,05	0,00	0,18	0,09	0,22	0,16	0,69	0,43	0,54	1,00	0,28	0,37	0,52	0,50	0,45	0,44	0,19	0,50	0,50	0,02	0,00	0,00	0,09
168	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
170	0,17	0,25	0,13	0,07	0,00	0,00	0,05	0,00	0,03	0,09	0,23	0,27	0,09	0,24	0,10	0,15	0,17	0,13	0,23	0,24	0,32	0,24	0,11	0,08	0,20	0,08	0,00	0,06	0,17	0,09	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19
172	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
174	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
176	0,04	0,13	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,04	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,05	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,03	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,03	0,05	0,02	0,00	0,00	0,03	0,03	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,03	0,04	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,02
188	0,00	0,00	0,00	0,29	0,30	0,16	0,07	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,08	0,00	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,05	0,08	0,02	0,05	0,03	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,08	0,00	0,00	0,18	0,50	0,50	0,47	0,20	0,00	0,00	0,15	0,12	0,01	0,09	0,16	0,08	0,13	0,10	0,05	0,16	0,18	0,17	0,13	0,08	0,03	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
194	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,33	0,69	0,36	0,48	0,28	0,20	0,18	0,25	0,08	0,12	0,07	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,05	0,10	0,14	0,07	0,18	0,05	0,10	0,25	0,08	0,06	0,03	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03	0,00	0,09	0,03	0,05	0,10	0,13	0,08	0,08	0,06	0,06	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,03	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
212	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,04	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,86	0,84	0,80	0,80	0,67	0,70	0,67	0,81	0,38	0,71	0,81	0,81	0,51	0,79	0,73	0,85	0,89	0,89	0,82	0,88	0,85	0,86	0,89	0,51	0,71	0,61	0,00	0,73	0,70	0,63	0,65	0,78	0,77	0,87	0,73	0,71	0,51	0,35	0,34	0,77
H obs	0,83	0,79	0,75	0,79	0,90	0,56	0,57	0,70	0,41	0,75	0,87	0,80	0,40	0,79	0,76	0,77	0,57	0,80	0,80	0,74	0,76	0,81	0,95	0,46	0,50	0,54	0,00	0,67	0,57	0,68	0,77	0,64	0,75	0,77	0,82	0,67	0,58	0,37	0,37	0,79
Str542																																								
99	0,46	0,38	0,25	0,75	0,70	0,72	0,65	0,63	0,76	0,77	0,20	0,25	0,01	0,22	0,36	0,37	0,25	0,30	0,18	0,21	0,12	0,08	0,18	0,79	0,78	0,69	1,00	0,53	0,75	0,73	0,88	0,36	0,38	0,21	0,23	0,50	0,00	0,00	0,00	0,53
101	0,04	0,08	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,15	0,13	0,60	0,60	0,89	0,72	0,48	0,38	0,40	0,35	0,58	0,53	0,59	0,53	0,42	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,41	0,25	0,27	0,25	0,00	0,00	0,00	0,05
105	0,17	0,23	0,35	0,07	0,30	0,25	0,12	0,15	0,00	0,02	0,15	0,03	0,00	0,03	0,07	0,15	0,18	0,18	0,18	0,21	0,18	0,22	0,24	0,12	0,10	0,19	0,00	0,19	0,13	0,23	0,08	0,09	0,00	0,08	0,09	0,00	0,02	0,00	0,00	0,08
130	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,04	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00
132	0,29	0,27	0,40	0,14	0,00	0,03	0,22	0,23	0,09	0,09	0,05	0,12	0,09	0,02	0,09	0,10	0,15	0,13	0,05	0,05	0,12	0,17	0,16	0,10	0,10	0,12	0,00	0,25	0,12	0,05	0,04	0,27	0,22	0,42	0,41	0,25	0,94	1,00	1,00	0,33
H n.b	0,70	0,74	0,69	0,43	0,44	0,43	0,53	0,55	0,40	0,39	0,58	0,57	0,21	0,43	0,63	0,70	0,73	0,75	0,60	0,65	0,61	0,65	0,73	0,36	0,37	0,49	0,00	0,64	0,41	0,43	0,22	0,77	0,67	0,74	0,73	0,65	0,12	0,00	0,00	0,61
H obs	0,33	0,75	0,90	0,29	0,60	0,44	0,40	0,20	0,41	0,32	0,63	0,60	0,15	0,48	0,66	0,57	0,70	0,80	0,60	0,68	0,59	0,72	0,74	0,31	0,37	0,54	0,00	0,50	0,47	0,36	0,23	0,82	0,44	0,67	0,73	0,58	0,13	0,00	0,00	0,70
OMM1105																																								
138	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
142	0,04	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
146	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,00	0,17	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,02	0,07	0,00	0,03	0,11	0,03	0,05	0,03	0,02	0,08	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
154	0,00	0,00	0,23	0,11	0,05	0,13	0,00	0,03	0,11	0,16	0,00	0,00	0,19	0,05	0,07	0,03	0,03	0,03	0,00	0,05	0,03	0,06	0,03	0,08	0,03	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,03	0,12	0,09	0,13	0,00	0,00	0,00	0,03
158	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,01	0,11	0,27	0,22	0,56	0,28	0,14	0,13	0,17	0,28	0,28	0,00	0,24	0,15	0,08	0,00	0,00	0,00	0,62	0,14	0,07	0,10	0,04	0,09	0,03	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17
162	0,04	0,00	0,05	0,29	0,25	0,16	0,32	0,13	0,03	0,02	0,08	0,00	0,13	0,16	0,05	0,08	0,05	0,08	0,12	0,13	0,12	0,04	0,06	0,06	0,13	0,13	0,00	0,08	0,05	0,12	0,04	0,00	0,07	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
166	0,08	0,15	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,07	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,02	0,00	0,00	0,25	0,13	0,12	0,04	0,09	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
170	0,04	0,08	0,05	0,29	0,10	0,28	0,22	0,33	0,16	0,09	0,03	0,03	0,00	0,05	0,02	0,07	0,03	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,13	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,08	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
174	0,25	0,25	0,00	0,11	0,25	0,03	0,05	0,05	0,30	0,20	0,18	0,00	0,00	0,03	0,05	0,05	0,07	0,07	0,12	0,13	0,03	0,01	0,11	0,15	0,25	0,25	0,00	0,08	0,17	0,26	0,12	0,23	0,17	0,12	0,18	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00
175	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,04	0,07	0,00	0,00	0,00
178	0,13	0,17	0,00	0,07	0,25	0,28	0,28	0,05	0,12	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,40	0,46	0,38	0,11	0,40	0,26	0,42	0,41	0,17	0,15	0,41	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00
179	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,14	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,03	0,04	0,05	0,04	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
183	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,07	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,18	0,15	0,01	0,14	0,09	0,15	0,12	0,15	0,18	0,05	0,18	0,22	0,19	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,13	0,06	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
194	0,00	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	0,05	0,00	0,02	0,00	0,02	0,11	0,09	0,07	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,05	0,04	0,03	0,14	0,13	0,03	0,03	0,08	0,03	0,15	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,02	0,00	0,04	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,03	0,05	0,00	0,03	0,09	0,08	0,07	0,00	0,03	0,00	0,03	0,01	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
206	0,00	0,00	0,00	0,04	0,05	0,09	0,02	0,20	0,00	0,00	0,17	0,27	0,00	0,10	0,13	0,13	0,15	0,05	0,05	0,00	0,12	0,03	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
213	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
218	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,08
222	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
226	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
230	0,04	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13
234	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
237	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,08	0,09	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
241	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,22	0,18	0,10
245	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,04	0,02	0,00	0,00
249	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00
250	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
257	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,03	0,00
261	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02	0,02	0,00
265	0,08	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,04	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,12	0,00	0,04	0,13	0,13	0,27	0,07
269	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,04	0,05	0,00	0,02	0,12	0,03	0,00
273	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00
277	0,00	0,00	0,09	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,03	0,08	0,05	0,04	0,00	0,07	0,04	0,00	0,04	0,13	0,00	0,08	0,05
281	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,05	0,00
285	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,02	0,00	0,03	0,05	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,04	0,09	0,00	0,07	0,08	0,00	0,00
289	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,07	0,00	0,06	0,00
293	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,12	0,00	0,00
297	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,04	0,00	0,04	0,04	0,00	0,05	0,00
299	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
301	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00
303	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
305	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
307	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
309	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
311	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,05	0,00	0,00
313	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
435	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,05	0,00
H n.b	0,92	0,88	0,81	0,83	0,84	0,82	0,78	0,85	0,85	0,90	0,84	0,86	0,64	0,87	0,92	0,91	0,93	0,88	0,86	0,92	0,88	0,89	0,91	0,78	0,77	0,74	0,49	0,90	0,79	0,84	0,81	0,79	0,94	0,95	0,81	0,82	0,94	0,89	0,87	0,92
H obs	0,83	0,71	0,73	0,93	0,70	0,81	0,67	0,85	0,89	0,82	0,80	0,83	0,63	0,79	0,96	0,90	0,87	0,90	0,87	1,00	0,71	0,67	0,83	0,85	0,83	0,83	0,65	0,83	0,70	0,95	0,92	0,36	0,80	0,92	0,73	0,92	1,00	0,80	0,85	0,93
OMM1172																																								
99	0,58	0,81	0,70	0,89	0,75	1,00	0,87	0,78	0,92	0,82	0,62	0,48	0,10	0,40	0,55	0,47	0,50	0,38	0,57	0,63	0,59	0,69	0,55	0,96	0,90	1,00	1,00	0,69	0,90	0,93	0,88	0,77	0,44	0,42	0,68	0,75	0,00	0,00	0,00	0,17
100	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,03	0,00	0,03	0,00	0,06	0,05	0,02	0,02	0,00	0,00	0,03	0,02	0,05	0,04	0,00	0,06	0,08	0,00	0,04	0,22	0,32	0,07	0,03
101	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17
103	0,04	0,08	0,20	0,04	0,25	0,00	0,02	0,00	0,04	0,07	0,32	0,37	0,82	0,60	0,40	0,47	0,38	0,42	0,43	0,34	0,35	0,19	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,12	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35
104	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,05	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	0,00	0,06	0,03	0,00	0,00	0,05	0,06	0,23	0,05	0,08	0,17	0,25	0,26	0,15
110	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
112	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,08	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	0,11	0,00	0,10	0,03
114	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
116	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	0,11	0,03	0,01	0,00
118	0,13	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,02	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,04	0,05	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00
120	0,04	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02	0,05	0,01	0,02	0,02	0,02	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,09	0,00	0,09	0,00	0,13	0,17	0,10	0,00
122	0,04	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,05
124	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,06	0,03	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,09	0,09	0,04	0,00	0,08	0,07	0,08	0,09	0,00
126	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02
128	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,07	0,15	0,32	0,03
130	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
132	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00
140	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,66	0,34	0,49	0,21	0,39	0,00	0,25	0,40	0,16	0,32	0,53	0,64	0,32	0,49	0,55	0,57	0,61	0,68	0,50	0,50	0,54	0,48	0,61	0,08	0,19	0,00	0,00	0,51	0,19	0,13	0,22	0,41	0,77	0,77	0,54	0,44	0,89	0,79	0,80	0,81
H obs	0,58	0,38	0,40	0,14	0,30	0,00	0,23	0,20	0,16	0,29	0,57	0,63	0,28	0,52	0,62	0,57	0,50	0,63	0,47	0,53	0,41	0,39	0,79	0,08	0,20	0,00	0,00	0,44	0,20	0,14	0,23	0,36	0,81	0,69	0,45	0,42	0,83	0,77	0,76	0,83

En rouge : les allèles considérés REM

En bleu : les allèles considérés REA

POP	Arl 03	Arl 04	Arl 05	Bor 02	Bor 03	Bor 04	Bor 05	Bor 09	Chr 01	Chr 12	DrA 03	DrA 04	DrA 05	DrA 06	DrA 07	DrA 08	DrA 09	DrA 10	DrA 11	DrM 01
N	12	24	12	14	10	16	30	20	37	28	30	30	40	29	29	30	30	30	30	19
OMM1443																				
156	0,08	0,17	0,00	0,00	0,00	0,09	0,08	0,03	0,06	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
160	0,17	0,15	0,00	0,14	0,20	0,09	0,12	0,20	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00
166	0,29	0,33	0,30	0,43	0,65	0,59	0,52	0,38	0,71	0,57	0,55	0,63	0,74	0,59	0,61	0,50	0,53	0,52	0,70	0,37
168	0,13	0,06	0,00	0,36	0,15	0,16	0,15	0,18	0,10	0,16	0,40	0,27	0,20	0,41	0,38	0,40	0,30	0,28	0,28	0,53
170	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
174	0,00	0,10	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
176	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
180	0,13	0,04	0,35	0,04	0,00	0,00	0,00	0,08	0,03	0,05	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,07	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
188	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
198	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,03
204	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
206	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
208	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00
218	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
220	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
222	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
224	0,04	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,02	0,03	0,02	0,00	0,00	0,08
226	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
228	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
230	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
232	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
236	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00
240	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
242	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
244	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
246	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
298	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,88	0,84	0,73	0,69	0,54	0,62	0,70	0,80	0,49	0,62	0,55	0,53	0,42	0,49	0,50	0,60	0,63	0,66	0,44	0,60
H obs	0,75	0,92	0,90	0,71	0,70	0,69	0,60	0,90	0,44	0,64	0,60	0,50	0,43	0,48	0,57	0,50	0,50	0,70	0,27	0,47
OMM1154																				
116	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00
120	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
121	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
122	0,21	0,10	0,08	0,07	0,00	0,00	0,07	0,20	0,01	0,07	0,02	0,08	0,09	0,00	0,03	0,03	0,05	0,13	0,00	0,03
128	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
130	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,03	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
132	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03	0,00	0,00
141	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
145	0,13	0,29	0,38	0,04	0,15	0,06	0,02	0,08	0,34	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
189	0,13	0,17	0,08	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,26	0,27	0,03	0,00	0,00	0,12	0,02	0,02	0,13	0,12	0,08	0,05
191	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,04	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,07	0,07	0,10	0,07	0,13
193	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,12	0,05	0,05	0,07	0,12	0,10	0,12	0,17	0,26
195	0,25	0,19	0,21	0,14	0,15	0,44	0,32	0,25	0,04	0,09	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
197	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
199	0,00	0,04	0,04	0,07	0,00	0,00	0,02	0,05	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
201	0,08	0,10	0,21	0,18	0,35	0,16	0,28	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
202	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
205	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
207	0,04	0,10	0,00	0,50	0,35	0,31	0,22	0,28	0,00	0,09	0,77	0,70	0,85	0,81	0,81	0,75	0,57	0,43	0,67	0,53
209	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,02	0,03	0,00	0,02	0,02	0,02	0,00
H n.b	0,88	0,84	0,79	0,71	0,75	0,70	0,78	0,82	0,77	0,87	0,41	0,50	0,27	0,33	0,34	0,42	0,65	0,77	0,52	0,65
H obs	0,83	0,88	0,75	0,71	0,70	0,81	0,83	0,60	0,65	0,96	0,37	0,40	0,18	0,34	0,34	0,37	0,50	0,77	0,57	0,63
0MM1164																				
100	0,00	0,00	0,00	0,21	0,11	0,03	0,07	0,10	0,00	0,00	0,35	0,18	0,04	0,12	0,14	0,27	0,20	0,15	0,18	0,11
101	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,02	0,02	0,00
102	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
103	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
104	0,04	0,00	0,21	0,18	0,33	0,38	0,17	0,13	0,82	0,55	0,28	0,45	0,26	0,41	0,36	0,25	0,30	0,20	0,17	0,32
105	0,63	0,65	0,71	0,54	0,56	0,56	0,68	0,50	0,14	0,27	0,30	0,22	0,20	0,26	0,43	0,30	0,27	0,40	0,58	0,42
107	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,39	0,17	0,03	0,03	0,05	0,03	0,05	0,13
180	0,04	0,13	0,00	0,07	0,00	0,00	0,05	0,18	0,00	0,05	0,07	0,07	0,03	0,02	0,02	0,00	0,10	0,12	0,00	0,03
181	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
182	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00
184	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
185	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
187	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,02	0,00	0,02	0,04	0,02	0,00	0,02	0,03	0,03	0,00	0,00
188	0,17	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,02	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,05	0,03	0,02	0,00	0,00
189	0,08	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00
H n.b	0,59	0,56	0,47	0,65	0,60	0,56	0,51	0,71	0,31	0,63	0,71	0,72	0,75	0,73	0,67	0,78	0,80	0,77	0,61	0,71
H obs	0,42	0,46	0,58	0,29	0,67	0,44	0,40	0,65	0,19	0,64	0,67	0,73	0,90	0,90	0,55	0,80	0,60	0,83	0,53	0,68
N allèle	8,6	7,7	5,0	5,6	3,6	4,4	7,4	7,9	7,3	8,0	6,3	8,4	6,3	5,4	6,9	8,0	10,0	9,9	6,0	6,4

POP	DrM 02	DrM 03	DrM 07	Fie 04	Fie 11	Fie 14	Fie 16	Fil 01	Fil 02	Fil 03	Fil 04	Uss 03	Uss 04	Uss 05	Uss 06	Uss 09	AILLON	AZOLIN	GOURNAY	CBS
N	17	36	19	26	30	13	17	18	30	22	13	11	16	13	11	12	24	30	35	29
OMM1443																				
156	0,00	0,00	0,03	0,17	0,32	0,31	0,26	0,11	0,20	0,34	0,31	0,23	0,22	0,08	0,14	0,08	0,00	0,00	0,00	0,36
160	0,00	0,00	0,00	0,08	0,08	0,00	0,00	0,08	0,12	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
166	0,59	0,28	0,75	0,52	0,40	0,50	0,68	0,33	0,28	0,25	0,38	0,41	0,44	0,23	0,55	0,50	0,00	0,00	0,00	0,36
168	0,35	0,56	0,17	0,15	0,13	0,19	0,00	0,06	0,05	0,11	0,15	0,23	0,06	0,08	0,05	0,25	0,02	0,00	0,01	0,03
170	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,17	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
174	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
176	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
180	0,00	0,06	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,09	0,04	0,00	0,09	0,12	0,14	0,04	0,17	0,24	0,03	0,14
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
188	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
196	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
198	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,10	0,39	0,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,19	0,04	0,00
202	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,05	0,00	0,04	0,05	0,00	0,12	0,12	0,00	0,00
204	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
206	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
208	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,05	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
210	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02
214	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
216	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,14	0,00	0,09	0,03
218	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
220	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
222	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,09	0,00
224	0,03	0,01	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,05	0,04	0,10	0,09	0,09	0,00
226	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,03	0,00	0,00	0,05	0,00	0,12	0,00	0,00	0,07	0,16	0,11	0,00
228	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
230	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,04	0,05	0,06	0,08	0,00	0,04	0,02	0,07	0,03	0,00
232	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
236	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
240	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
242	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
244	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
246	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
298	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,54	0,61	0,42	0,68	0,73	0,64	0,48	0,86	0,84	0,80	0,75	0,76	0,76	0,92	0,69	0,70	0,92	0,86	0,82	0,73
H obs	0,41	0,59	0,50	0,73	0,60	0,62	0,65	0,83	0,87	0,68	0,92	0,73	0,69	0,77	0,73	0,75	0,86	0,93	0,86	0,62
OMM1154																				
116	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,08	0,03	0,01	0,00
120	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,10	0,00	0,00
121	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
122	0,06	0,04	0,08	0,04	0,03	0,00	0,00	0,22	0,07	0,05	0,12	0,09	0,03	0,19	0,23	0,08	0,56	0,50	0,71	0,23
128	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
130	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,06	0,08	0,00	0,08	0,17	0,17	0,21	0,08
132	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,09	0,19	0,19	0,05	0,08	0,17	0,20	0,01	0,00
141	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
145	0,00	0,00	0,00	0,02	0,07	0,00	0,00	0,19	0,28	0,20	0,08	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08
189	0,09	0,04	0,08	0,17	0,10	0,12	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,18	0,06	0,04	0,05	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00
191	0,00	0,01	0,08	0,12	0,07	0,12	0,00	0,00	0,03	0,16	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
193	0,35	0,39	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,06	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,32
195	0,00	0,01	0,00	0,52	0,60	0,58	0,00	0,42	0,42	0,34	0,50	0,00	0,00	0,04	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,08
197	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
199	0,00	0,00	0,00	0,08	0,05	0,08	1,00	0,06	0,17	0,16	0,23	0,09	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
201	0,00	0,00	0,00	0,04	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,08	0,14	0,04	0,00	0,00	0,00	0,20
202	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
205	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
207	0,50	0,40	0,58	0,02	0,02	0,12	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,45	0,44	0,35	0,55	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00
209	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,63	0,69	0,64	0,69	0,62	0,65	0,00	0,75	0,72	0,81	0,70	0,77	0,77	0,82	0,66	0,82	0,63	0,68	0,45	0,80
H obs	0,53	0,56	0,58	0,54	0,57	0,54	0,00	0,78	0,67	0,68	0,46	0,82	0,81	0,69	0,36	0,92	0,58	0,60	0,46	0,80
0MM1164																				
100	0,29	0,18	0,21	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
101	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
102	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
103	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,25	0,04	0,09	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00
104	0,18	0,31	0,32	0,17	0,05	0,19	0,00	0,03	0,07	0,02	0,29	0,14	0,25	0,04	0,18	0,13	0,00	0,00	0,00	0,32
105	0,44	0,40	0,34	0,79	0,90	0,81	1,00	0,72	0,87	0,89	0,67	0,27	0,19	0,38	0,32	0,33	0,00	0,00	0,00	0,38
107	0,06	0,06	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,13	0,12	0,18	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00
180	0,03	0,04	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,08	0,02	0,05	0,04	0,00	0,06	0,23	0,05	0,00	0,60	0,34	0,66	0,22
181	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,06	0,04	0,00	0,13	0,06	0,00	0,07	0,03
182	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,06	0,00
184	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,08	0,08	0,07	0,03	0,00
185	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
186	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,05	0,00	0,04	0,00	0,00	0,06	0,22	0,00	0,00
187	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,06	0,02	0,00	0,00	0,00	0,03	0,04	0,09	0,00	0,02	0,02	0,01	0,03
188	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02	0,02	0,00	0,09	0,00	0,04	0,09	0,04	0,15	0,33	0,17	0,02
189	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
H n.b	0,70	0,72	0,75	0,35	0,19	0,32	0,00	0,48	0,25	0,22	0,49	0,88	0,84	0,81	0,84	0,83	0,61	0,73	0,54	0,72
H obs	0,65	0,72	0,74	0,38	0,13	0,23	0,00	0,33	0,23	0,23	0,67	1,00	0,81	0,77	0,82	0,67	0,63	0,76	0,60	0,77
N allèle	5,9	8,6	7,1	5,9	7,1	3,6	1,4	8,0	6,4	5,9	5,1	6,7	8,6	9,7	6,3	6,6	9,0	5,7	7,0	7,9

Evidence of two contrasted brown trout populations spatially separated in the River Borne (France) and shift in management towards conservation of the native lineage

A. Caudron*+, A. Champigneulle+ and R. Guyomard§

* Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St Martin Bellevue, France. a.caudron@wanadoo.fr. tel: +33 450469396 fax: +33 450469051.

+ INRA-CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon Cedex, France.

§ INRA Laboratoire de génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78352 Jouy en Josas.

short title: spatial study of a brown trout population

Abstract

A multidisciplinary study combining allowed to detect two contrasted brown trout (*Salmo trutta*) populations in the River Borne, a typical fast-flowing mountain stream in the Northern French Alps. The following parameters were investigated: 1) the contribution of restocking assessed at stage 0+ and at the adult stage in angling harvest, using otolith fluoromarking, 2) using genotyping to identify a large population of the native Mediterranean lineage and 3) a demographic study of the population *in situ* in the Fall. The findings combine to reveal contrasting situations in two zones of the river, either side of an obstacle that the trout could not get cross. Downstream of the obstacle, the downstream zone of the river harboured an important (around 10,000 adults) natural population of native trout, characterized by having a high level of Mediterranean alleles (82 to 97%), a high trout density (43 to 55 individuals $100m^{-2}$), and predominantly a natural recruitment of juveniles (51 to 82%). In contrast, the trout population in the upstream zone, which was characterized by a high level of domesticated Atlantic alleles (78 to 100%), appeared to be artificially maintained by restocking (90 to 100%), and had a very low density of fish (1 to 2 individuals $100m^{-2}$). The hypothetical explanations of these sharply contrasted situations are discussed in connection with the presence of an impassable obstacle, a catastrophic flooding, an upstream-downstream increasing gradient of the water quality and the stocking and fishing pressure. The results demonstrate that a native and well adapted native population can resist to a sudden and major devastating spate flood and to intensive stockings issued from an alien domestic lineage. This justified a shift of management towards conservation and rehabilitation of the native population. This case study is described and discussed.

Key-words: multidisciplinary study, otolith marking, genetic, conservation, *Salmo trutta*

INTRODUCTION

The brown trout (*Salmo trutta* L.) is the most common salmonid species in Europe. It is of considerable socio-economic interest (angling, symbol of the water quality) and heritage value, due to its great intra-species diversity. In this regard, Bernachez (2001) identified 5 different evolutionary lineages within the range of distribution of this species (Atlantic, Mediterranean, Danubian, Adriatic, Marmoratus), each of which should be viewed as an

evolutionary significant unit or ESU (Waples, 1995). In France, two evolutionary lineages can be distinguished on the basis of several genetic markers (allozymes, mtDNA and nDNA), the Atlantic Lineage (AL) in the Atlantic catchment area, and the Mediterranean lineage (ML) in the Mediterranean catchment area (Guyomard, 1989; Bernatchez *et al*., 1992; Launey *et al*., 2003*a*). For more than a century, the entire French territory has been subjected to intensive restocking with trout alevins derived from domesticated trout of the AL lineage (Krieg & Guyomard, 1985; Launey *et al*., 2003*a*). This systematic restockings have led to the massive introduction of domesticated AL trout into areas naturally inhabited by the ML lineage, as well as to hybridization and/or to the decline or disappearance of native ML populations. Several studies have also revealed the detrimental impact that this restocking with AL can have on the genetic integrity of the native populations of brown trout within the Mediterranean zone (Barbat-Leterrier *et al*., 1989; Guyomard, 1989; Beaudou *et al*., 1994; Largiader *et al*.,1996; Poteaux *et al*., 1998; Berrebi *et al*., 2000).

Furthermore, a synthetic study carried out by 20 geneticists accross Europe (Laikre *et al*., 1999) has highlighted the ecological importance of the various different lineages of the *S. trutta* species for preserving its intra-specific diversity. To protect the biodiversity still present and long-term management of the brown trout species, these authors and Crivelli *et al.*, (2000) stressed the necessity, to manage trout at the population level, rather than at the species level. Native populations having survived in hard environments have a high conservation value for their capability of adaptation. So, the study of such populations in their environmental and managing context has a great scientific interest.

In this perspective, a multidisciplinary study has been undertaken over the huge hydrographic network (3 800 km of river) of Haute-Savoie, which is located in the Northern French Alps in the natural geographic range of the ML. This approach involved: 1) genotyping in order to identify remaining native populations of ML trout and 2) a large-scale assessment of the restocking operations carried out by the fishery managers. This large scale survey of rivers allowed us to select the Borne River as a model river representative of typical hard environment in the mountain context with: strong spates, fragmentation by dams, pollution (generally upstream and linked to ski stations and/or cattle wintering) and high stocking pressure with domestic AL strains. This case study is analysed here by a multidisciplinary approach which was followed by a change in the management practices towards the conservation and rehabilitation of the native ML population.

MATERIALS AND METHODS

DESCRIPTION OF THE SITE STUDIED

The study reported here was carried out on the Borne, which is a major tributary of the Arve, in turn, a tributary of the Rhône. The Borne, located in the Northern French alpine zone, belongs to the geographic range of the Mediterranean lineage (Guyomard, 1989; Bernatchez *et al*., 1992; Estoup *et al*., 2000, Launey *et al*., 2003*a*). This mountain stream is 32 km in length, and has the typical characteristics of a fast-flowing mountain stream in the Northern French alpine zone, with a mean slope of 3·3%. Its catchment area is 158 km², and ranges in altitude from 2750 to 400 meters. The Borne River is fragmented by several artificial impassable (in the upstream direction) dams. A major dam (dam1 in Fig.1) fragments the main river in a dowstream and an upstream zone, this terminology being used in the rest of the text. In relation with the existence of two other impassable dams (2 and 3) located in the lower part of the downstream zone (Fig. 1) the main part of the Borne River is closed, i.e. not connected with the River Arve .

In this type of fast-flowing mountain stream, trout populations can sporadically experience very hard living conditions such as severe flash flooding. A major flooding event, of a type expected every 400 years, occurred in the upper catchment area of the Borne river in July 1987. The flood occurred after a violent storm (rainfall>700mm in a day) hit the upstream part of the catchment area, leading to flow rates of more than 200 m^3/s. By comparison, the annual average flow is 2 m^3/s and the value of the decennial flood is around 75 m^3/s. This violent flooding led to 31 human deaths, major flooding of inhabited zones, numerous landslides and the destruction of roads and bridges. Other impacts on the quality of the water also occuring from the upstream parts of this watercourse are related to the development of tourism and farming activities (long lasting cattle wintering).

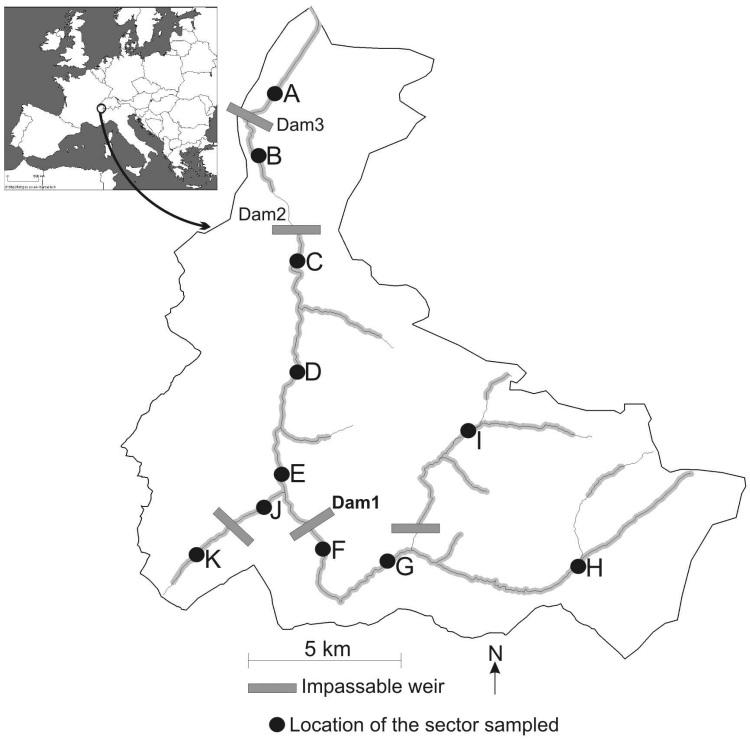


Figure 1. Parts of the Borne catchment which are stocked (highlighting) and sampling sectors (full circle).

TROUT RESTOCKING MEASURES

Stocking in Borne river began in 1913, with the creation of a hatchery at Vizille (department of Isère) that produced trout alevins. Initially, 20,000 alevins per year were stocked, but this was gradually increased to reach several hundred thousand fish. The Figure 2 shows the number of fish introduced after the major flood, between 1988 and 2004. In 1989, 1990 and 1991, the numbers of trout introduced by the fisheries managers were markedly increased to offset the damage caused by the catastrophic flooding in 1987. Most stocking was carried out using 4-5 cm juveniles before the summer, after the snow has melted and the hydrological conditions of the stream have stabilized. In the studied sections, the fish were released throughout all the stream (Fig. 1). Genetic studies showed that the Vizille strain is a domesticated stock of the Atlantic lineage (Launey *et al*., 2003a).

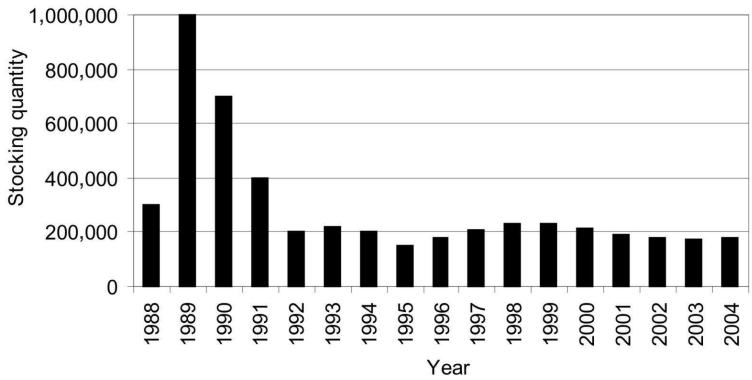


Figure 2. Numbers of brown trout released at fry stage into the Borne River between 1988 and 2004.

INVESTIGATIONS OF THE TROUT POPULATION AT THE SCALE OF THE CATCHMENT AREA

Contribution of restocked fish to stage 0+ and to anglers' catches

For three consecutive years, in 2002, 2003 and 2004, all the alevins released into the environment were marked at the yolk-sack fry stage by means of otolith fluoromarking using alizarin red S (Caudron & Champigneulle, 2006).

In order to determine the relative contributions of natural recruitment and restocking to the 0+ stage, samples of 0+ individuals were collected by electro-fishing in the Fall of 2002. Eight stations located on the main stream of the Borne and its main tributaries were sampled (Table I, Fig. 1). Each station extended a few hundred meters to avoid sampling families and provide a representative sample of the *in-situ* population in the different habitats. In each sector, fish within the size range likely to contain 0+ individuals were randomly sampled. Fish were euthanized with an overdose of clove oil and stored at – 18 °C.

This study of the contribution of restocking to stage 0+ *in situ* was extended to later stages in anglers' catches respecting minimal 23 cm legal size for three consecutive years, 2004, 2005 and 2006. Volunteer anglers provided information about their catches from March to October (date, exact location, and size) and they took the required samples (head and scales). The age of all the individuals sampled, both juveniles and adults, was determined by scalimetry to select only the cohorts potentially marked. For each trout examined, the head was dissected, the otoliths (sagittae) were removed, prepared and examined to see whether they had been marked, using the method described by Caudron and Champigneulle (2006).

Location	Sector	Length (m) of the sector sampled	Stocking contribution	Genotyping	Demography
Main stream	A	650	X	X	X
	B	350	-	X	-
	C	300	X	X	-
	D	200	-	X	X
	E	500	X	X	X
	F	500	X	-	X
	G	400	X	X	X
	H	500	X	X	X
Tributaries	I	500	X	-	-
	J	200	X	X	-
	K	400	-	X	-

Table I. Main characteristics and investigations carried out for each sector sampled.

Identification of native ML populations by genotyping

The samples were obtained by electro-fishing on 9 sectors, 8 of them being in the same places surveyed at 0+ stage (Table I, Fig. 1). A fin clip was kept in 96 % ethanol for genotyping. Ages were determined by scalimetry and 10 individuals at least 2+ in age were genotyped per sector. Genotyping was carried out using markers for two diagnostic microsatellites, Str541 and Str 591, the alleles of which can be unambiguously traced to the AL or ML (Estoup *et al*., 1999, 2000). DNA was extracted using Chelex resin, following the method described by Estoup *et al*. (1996). PCR amplifications were carried out using the method described by Launey *et al*. (2003*b*).

For each sector, the introgression rate was estimated from the mean frequency of the Atlantic alleles at the Str541 and Str591 loci (the number of Atlantic alleles found at Str541 and at Str591 divided by the total number of alleles).

Demographic characteristics of the population

In october 2004, a quantitative inventory of the population *in situ* in the main stream was carried out by electro-fishing six stations (Table I, Fig. 1) . All the fish caught were measured and weighted. The densities and biomasses were estimated at each electrofished station using the two removal method (De Lury ,1947).

DATA ANALYSIS

At each of the sites studied, the contribution of the marked individuals was expressed as a percentage. The 95% confidence intervals of these marking levels were calculated using Beyer's tables (1986). The respective contributions of marked and unmarked fish were compared using a Chi-squared test.

The allele frequencies at each locus, the observed heterozygosity (Hobs) and the unbiased expected heterozygosity (Hnb) were computed using GENETIX 4.05 (Belkhir *et al*., 1996-2004)

The information obtained from anglers' catches was input into a Geographic Information System (GIS) using Mapinfo 7.0 software to provide the mapping of their location.

RESULTS

CONTRIBUTION OF TROUT RESTOCKING TO THE 0+ STAGE IN FALL

In the four upstream sectors of the river (F, G, H, and I), the contributions of restocked individuals evaluated at the 0+ stage in the Fall were very high, ranging from 90 to 100% (Table II). These 4 sectors were all located in the upstream zone of the catchment area, upstream of the dam1 (Fig. 1).

In contrast, the contribution of restocked fish was lower than that of natural recruitment in the downstream sectors A, C, E and J, with values ranging from 0 to 49% (Table II). These contributions were significantly ($P<0.01$) smaller than those in the 4 sectors located in the upstream zone.

Zone identified	Sector	Stocking contribution (%) (n) (CL 95%)	Introgression rate (%)	Demography		
				Surface (m²)	Density (ind 100m⁻²)	Biomass (kg ha⁻¹)
Downstream zone	A	18 (28) (6-40%)	18	1755	14	53
	B	-	10	-	-	-
	C	43 (35) (26-61%)	3	-	-	-
	D	-	5	1475	43	200
	E	49 (70) (34-66%)	8	1060	55	267
	J	0 (48) (0-7%)	10	-	-	-
Upstream zone	F	90 (20) (68-99%)	-	1860	14	73
	G	100 (49) (#100%)	100	1400	1	11
	H	100 (100) (#100%)	78	465	2	21
	I	100 (42) (#100%)	-	-	-	-
	K	-	100	-	-	-

Table II. Restocking contribution measured at stage 0+ in autumn, introgression rate (% of the Atlantic alleles), and the estimated total density estimations and biomasse estimations for each sector. The sectors codes are the same as in Figure 2.

CONTRIBUTION OF RESTOCKED TROUT TO THE ANGLERS' CATCHES

The proportions of marked and unmarked trout caught during the three angling seasons differed strikingly between the upper and lower part of the Borne catchment (22 versus 100%, $P<0.01$; Fig. 3).

The age class contribution to angling catches was also different between zones. Indeed, in the upstream zone most of the fish caught (88%) consisted of young age classes 1+ and 2+, whereas in the downstream zone most of the fish caught (90%) belonged to age classes 2+ and 3+. The percentage of catches at 1+ stage was significantly ($P<0{\cdot}01$) higher in the upstream zone (39%) than in the downstream zone (2%). In contrast, the percentage of trout caught at aged 3+ was significantly ($P<0{\cdot}01$) higher (52%) in the dowstream zone than in the upstream zone (12%) (Fig. 3).

In the upstream zone, all the trout of the three monitored age classes were marked. In contrast, in the downstream zone, the percentage of marked fish per age class was significantly lower ($P<0$ 05) in the 3+ (7%) than in the 1+ and 2+ age classes (50% and 47% respectively) (Fig. 3). In the downstream zone, for the cohort 2002, there was no significant ($P>0{\cdot}05$) change in marked fish between stage 0+ in the *in-situ* population (37%) and stage 2+ in anglers' catches (53%). The percentage of marked fish in the anglers' catches then dropped down significantly ($P<0{\cdot}01$) to 11% at stage 3+, and to 0% stage 4+ (Fig. 3).

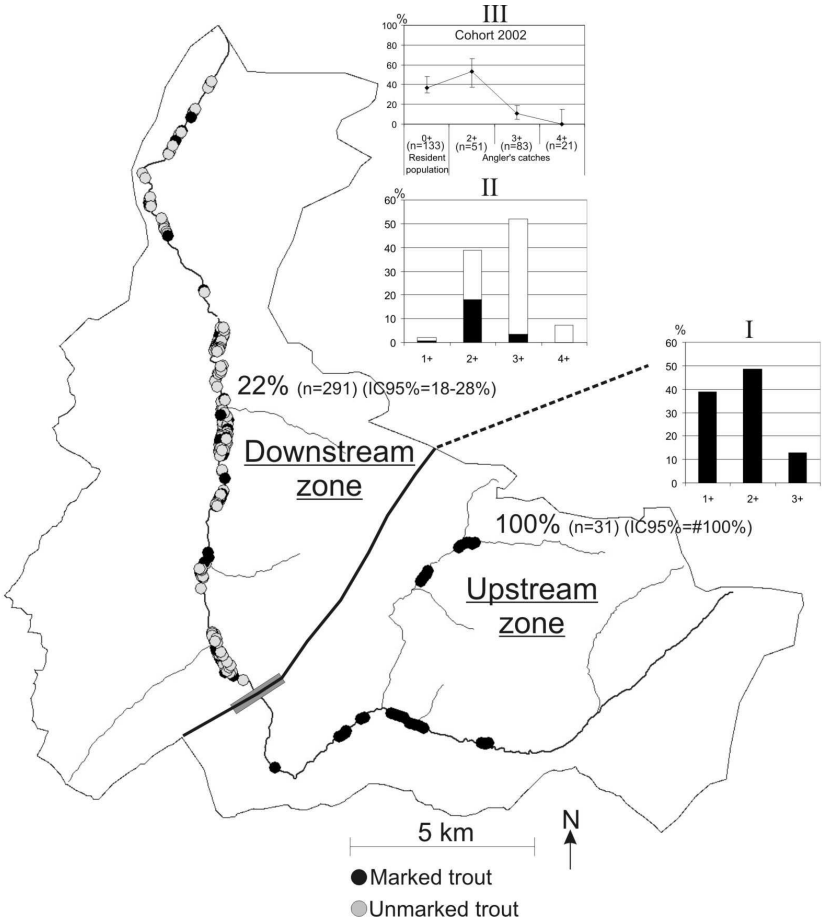


Figure 3. Location and characteristics of the trout caught by anglers during the three fishing seasons of 2004, 2005 and 2006. (I) distribution by age class of the trout angled on the upstream zone; (II) distribution by age class of the trout angled on the downstream zone; (III) change in the proportion of marked fish from the 2002 cohort at stage 0+ in the *in-situ* population and at older stages in the anglers' catches.

RATE OF INTROGRESSION OF THE *IN-SITU* POPULATION

Locus	Hatchery	Samples								
Str591	Stock	A	B	C	D	E	G	H	J	K
150	**0.6333**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.8571**	**0.6000**	**0.0500**	**0.8000**
152	**0.3167**	**0.0556**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.1429**	**0.2500**	**0.0500**	**0.2000**
164	0.0000	0.1111	0.1000	0.1000	0.1000	0.1000	0.0000	0.0000	0.1500	0.0000
166	0.0333	0.2222	0.3000	0.2000	0.1000	0.1500	0.0000	0.0500	0.3500	0.0000
170	0.0000	0.0000	0.0500	0.0500	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
176	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0500	0.0000	0.0000
188	0.0000	0.0556	0.0500	0.2000	0.3000	0.1500	0.0000	0.0000	0.0500	0.0000
190	0.0000	0.0000	0.0000	0.1500	0.0000	0.1000	0.0000	0.0000	0.1500	0.0000
192	0.0000	0.5556	0.5000	0.3000	0.4500	0.4500	0.0000	0.0000	0.2000	0.0000
194	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0500	0.0500	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
200	0.0167	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
216	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0500	0.0000	0.0000
H n.b.	0.5014	0.6601	0.6789	0.8368	0.7211	0.7684	0.2637	0.6000	0.8263	0.3368
H obs.	0.5333	0.5556	0.5000	0.6000	0.8000	0.8000	0.2857	0.8000	0.7000	0.4000
Str541										
130	**0.0333**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.2000**
132	**0.9500**	**0.3000**	**0.2000**	**0.0500**	**0.1000**	**0.1500**	**1.0000**	**0.7000**	**0.1000**	**0.8000**
136	0.0167	0.7000	0.8000	0.9500	0.9000	0.8500	0.0000	0.3000	0.9000	0.0000
H n.b.	0.0969	0.4421	0.3368	0.1000	0.1895	0.2684	0.0000	0.4421	0.1895	0.3368
H obs.	0.1000	0.4000	0.4000	0.1000	0.2000	0.3000	0.0000	0.2000	0.0000	0.4000
N allele	3.5	3.5	3.5	4	3.5	4	1.5	3.5	4.5	2

Table III. Allele frequencies observed at the Str591 and Str541 loci in the nine samples studied (n=10 individuals per sector) and in Vizille hatchery stock (according to Launey *et al*., 2003a). In bold: alleles of Atlantic origin. H n.b.: unbiased expected heterozygosity; H obs.: observed heterozygosity; N allele: mean number of alleles per population.

Genetic analyses identified three Atlantic alleles and ten Mediterranean alleles at locus Str591, and two Atlantic alleles and one Mediterranean allele at locus Str541 (Table III).

The low percentages of Atlantic alleles found in 6 sectors (A, B, C, D, E, and J) located in the downstream zone demonstrate the presence of a native ML population with little introgression in the downstream zone of the Borne (Table II and III). In contrast, in three sectors (G, H, and K) located in the upstream zone, the levels of introgression were very high, ranging from 78 to 100%, and were all significantly larger ($P<0{\cdot}01$) than the levels found in the 6 sectors in the downstream zone (Table II and III).

On two sectors (G and K), the findings show that Atlantic alleles 150 and 132 were fixed at loci Str591 and Str541, respectively (Table III).

The findings as a whole indicate, on the one hand, that the native population remains geographically highly localized to the downstream zone of the Borne. In contrast, the trout found on the upstream sectors were of Atlantic origin, and very probably derived from restocking with domesticated AL trout.

The genetic composition at Str541 and Str591 micosatellites of the hatchery stock (Vizille strain) used by fishery managers is indicated in table III.

DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF THE POPULATION *IN SITU*

In the two upper sectors (G and H) of the upstream zone in the main stream, the demographic investigation indicated that only a very small number of trout was present, with densities of only 1 to 2 individuals per $100m^{-2}$ and low biomasses of 11 to 21 kg ha^{-1}. In contrast, the median sectors D and E in the downstream zone, displayed densities 20 to 40 times greater (43 to 55 individuals $100m^{-2}$) and biomasses 10 to 20 times greater (200 to 267 kg) than in the upstream zone (Table II). Sector F, in the lower part of the upstream zone, is in a slightly better demographic situation than in the median and upper parts of the upstream zone. The sector F shows a density of 14 individuals $100m^{-2}$ and a biomass of 73 kg ha^{-1}, but still far below the values found for sector E, which is located less than 3 km downstream but below the dam1.

The medium results found for sector A (14 individuals $100m^{-2}$ and 53 kg ha^{-1}) should be related to the fact that this sector is in an urban zone with a very deteriorated river habitat.

The densities for different size classes observed (Fig 4) in the Fall, after the fishing season, indicate that, in sectors A, D, and E, size structures were equilibrated with rather good densities (for a mountain mainstream) of young of the year, measuring less than 100 mm. Moreover, there was a good proportion of fish with a length broadly above the minimum legal size of 230 mm in sectors D and E. In contrast, in sectors G and H, no juvenile was caught, and all the fish present were between 170 and 239 mm.

Extrapolation of the density values calculated in electrofished sectors to the surface of the downstream zone led to estimate the size of the adult Mediterranean population to about 10,000 individuals. Most of this ML population inhabited the segment comprised between dam1 and dam3.

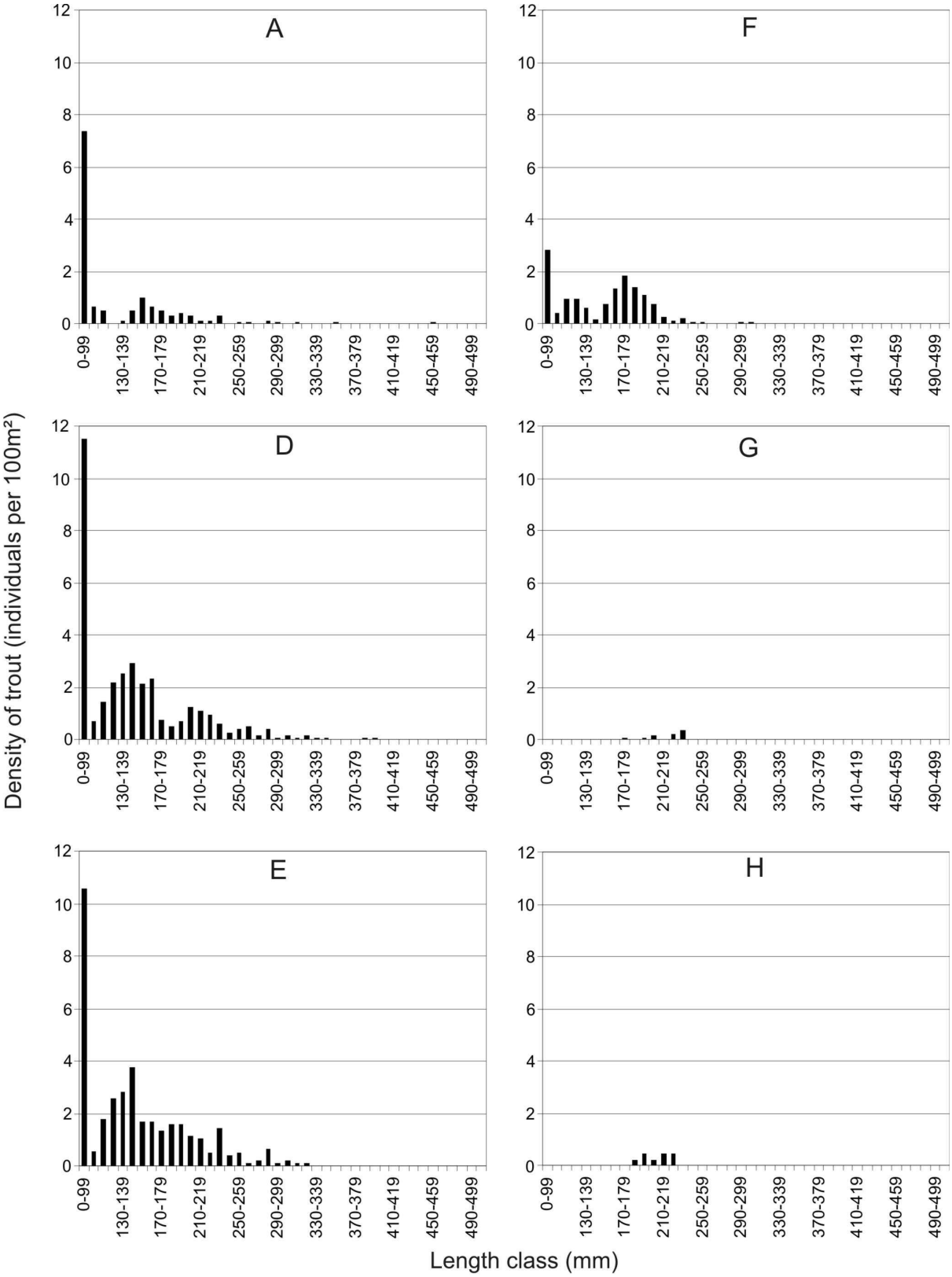


Figure 4. Histogram of densities (individuals/100m²) by size classes of the trout caught by a electric fishing (two passages) of the standing population at six study stations.

DISCUSSION

SPATIAL STRUCTURING OF POPULATIONS IN THE RIVER BORNE

The approach adopted here has made it possible to determine the status and characteristics of the resident trout populations in the Borne catchment area.

All our findings (genotyping, restocking contribution, angling catches and demography) led to recognize two different zones in this catchment area. A downstream zone which has a large (around 10,000 adults) native functional population of native ML trout, with little introgression by AL alleles, is still present in spite of intensive stocking. And An upstream zone which has a small unfunctional population of domesticated AL origin which is mainly maintained by restocking. The boundary between these two zones appeared to be located at the level of an impassable obstacle.

Several factors (alone or in conjunction) could have contributed to this situation: 1) the existence of an impassable obstacle, 2) the occurrence of a major flood triggered upstream in 1987, 3) the poor water quality of the upstream zone and a lower ability of trout to survive at embryo-larval stages, 4) the intensive stocking with domestic AL strains and angling pressure on AL trout at a young age.

The sudden flood that occurred in july 1987 was extremely violent and damages were particularly severe in the upstream zone. However, the impassable obstable prevented the possibitity of recolonization of the upstream zone by trout issued from supposed downstream "refuge" zones. No demographic and genetic data are available before and just after the 1987 floods and it canot be proved that the low population of brown trout in the upstream zone is the result of this flood. Nevertheless, the presence of the native trout in the downtream zone of the Borne river (between dam 1 and dams 2-3) is a proof that this native and closed population resisted to this sudden and major devastating flood. In contrast, the restocking practices after the floods with a very large numbers of AL fish seem to have been inefficient to restore functionnal populations. Major floods can have very destructive effects on salmonid populations (Propst & Stefferud, 1997; Sato, 2006; Vincenzi *et al*., 2008) but it is always difficult to know if the mortality is total or only partial. Several examples of natural recolonisation have been reported after hydrological catastrophes for different salmonid species: *Salmo marmoratus* (Vincenzi *et al*., 2008), *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) (Roghair *et al*., 2002), Gila trout *Oncorhynchus gilae* (Miller) (Propst & Stefferud, 1997), cutthroat trout *Oncorhynchus clarki* (Richardson) (Swanson *et al*., 1998; Lamberti *et al*. 1991). Beaudou *et al*. (1995) reported that the recolonization a Corsican river devastated by flooding was re-colonized by the endemic brow trout population that was refuged in the tributaries rather than the large-scale releases carried out after the flood.

In the present case, apart from the prevention of recolonisation by the native population from the downsream zone due to the obstacle, the failure to develop a functional population in the upstream zone could also result from the poor water quality in winter, i.e. during the development of the very vulnerable embryo-larval stages. A regular monitoring started in 2006 (Caudron, unpublished data) shows that, in G and H sectors, concentrations of ammonium and phosphate in the water during the period of embryo-larval development exceed 1mg/l, a value which can result in massive mortality of the eggs in the gravel beds (Rubin & Glimsäter, 1996; Massa *et al*., 1998 & 2000; Dorioz & Ombredane, 2004; Gillet, personal communication). Since restocking with domesticated AL trout was not able to provide juveniles by natural spawning (100% of 0+ marked), but released alevins did grow correctly is an argument in favour of an early harmful impact of the poor water quality, on the embryo-larval phases. The recent physico-chemical data also show that the high concentrations of ammonium and phosphate gradually decline downstream in sectors F and E

to reach values (<0.3 mg/l) that are consistent with the embryo-larval survival. This implies that there may be a decreasing pollution gradient between the upper and lower parts of the upstream zone. However we still need to find a link between this and an increasing gradient in the functionality of the trout population. Whatever the link is, the water quality in the upstream zone seems to be an important parameter that should be taken into account both in order to explain the current status of the trout population in the catchment area, and also to decide what should be done to conserve and rehabilitate the native population.

The lack of natural recruitment of juveniles issued from this AL population in the upstream zone could also be reinforced by the angling pressure. Indeed the results showed that anglers catches are mainly made at young ages 1+ and 2+ and electrofishing results suggest that there are almost no more 3+ trout in the fall after the angling season. Therefore, few potential mature AL females are still present in the upstream zone at spawning period.

SHIFT IN MANAGEMENT: CONSERVATION AND NATIVE POPULATION SUPPLEMENTATION

These results led to change the management of trout populations in the river Borne. First, AL restocking in the whole Borne watershed was stopped in order to prevent the risk of further introgression of the ML native population. This conservation measure in favour of the native populations of trout had already been proposed in Spain (Araguas *et al*., 2004; Almodovar *et al*., 2006; Araguas *et al*., 2008) and Denmark (Hansen *et al*., 1995) and it appears to limit the introgression (Almodovar *et al*., 2001; Araguas *et al*., 2008). The downstream zone which harbors the ML population has been sanctuarized, but angling is still allowed . Indeed, several authors (Garcia-Marin *et al*. 1998, 1999 ; Mezzera & Largiader, 2001; Champigneulle & Cachera, 2003) have suggested that the introduced trout and hybrids are much easily caught than wild brown trout. Similar results have also been reported in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) (Dwyer & Piper, 1984) and Cutthroat trout (*O. clarki)* (Dwyer, 1990). The results obtained on the Borne also show that the restocked AL individuals have a tendency to be caught soon, mainly while young, at the 1+ and 2+ stages. This implies that angling could contribute to reduce the proportion of AL genes in the River Borne and so positively contribute to the conservation of the native ML population.

Other management interventions have been concentrated in the upstream zone where, the management efforts are primarily focussed on the rehabilitation of a dominant and functional ML population, with the aim of extending the distribution area of the ML population located downstream of the impassable dam1. In addition, the recolonisation of the tributaries at the head of the catchment area would be a precautionary measure if major accidental pollution of the main stream were to occur.

In agreement with the guidelines of Minckley (1995), trout (1600) were translocated from the downstream zone to the lower part of the upstream zone while waiting for a fish-pass construction programmed in 2009. The stretch of the river that remained to be colonized upstream is significant since it represents more than 10 km of the main stream. Several authors had shown that the stretch of the recipient river zone is a crucial factor for a successful translocation (Harig *et al*., 2000; Hilderbrand & Kershner, 2000; Harig & Fausch, 2002*)*. The proximity between the donor site and the recipient site also reduced sanitary risks which must be taken into account (Leighton, 2002). Finally, this strategy was more conservative, less time-consuming and less onerous to implement than producing restocking with trout of native origin produced in a hatchery. Translocation is a measure that has been used for several species for the purpose of conserving and preserving allele diversity (Stockwell *et al*., 1995) and evolutionary processes (Moritz, 1999). It has been found to be a

viable operation for maintaining populations of cutthroat trout in fragmented habitats (Schmetterling, 2003).

Regular monitoring of water quality has been implemented to assess the pollution level in particular in the upstream zone, where polluting activities are concentrated and where an improvement of the water quality is expected. Finally, a monitoring of the spatio-temporal dynamics of demographic and genetic characteristics of the Borne trout population is in progress to assess the impact of the new management strategy, and of the water quality improvement.

CONCLUSION

This multidisciplinary approach allowed to discover two resident trout populations, one native and one non-native, with very different characteristics and dynamics which co-exist in different zones of the same river. The study suggested that the fragmentation of rivers by obstacles, combined with severe floods, upstream poor water quality, intensive stocking and fishing, can have a major impact on the relative spatial distribution of natural and sustained populations of trout. The spatial distribution of the trout populations observed in this basin showed the importance, in mountain stream, to conserve well adapted native ML population and the results justified a shift of management towards conservation and rehabilitation of the native population.

Acknowledgements

We would like to thank Martine Andriamanga from the INRA fish genetics laboratory of Jouy-en-Josas (France) for carrying out the genetic analyses. We would also like to thank the volunteer anglers who kindly agreed to contribute to this study.

References

Almodóvar, A., Suárez, J., Nicola, G.G. & Nuevo, M. (2001). Genetic introgression between wild and stocked brown trout *Salmo trutta* in the Douro river basin (Spain). *Journal of Fish Biology* **59 (sup A)**, 68-74.

Almodóvar, A., Nicola, G.G., Elvira, B. & García-Marín, J.L. (2006). Introgression variability among Iberian brown trout evolutionary significant units: the influence of local management and environmental features. *Freshwater Biology* **51**, 1175-1187.

Araguas, R.M., Sanz, N., Pla, C. & Garcia-Marin, J.L. (2004). Breakdown of the brown trout evolutionary history due to hybridization between native and cultivated fish. *Journal of Fish Biology* **65** (Issue S1), 28-37.

Araguas, R.M., Sanz, N., Fernandez, R., Utter, F.M., Pla, C. & Garcia-Marin, J.L. (2008). Genetic refuges for a self-sustained fishery : experience in wild brown trout populations in the eastern Pyrenees. *Ecology of Freshwater Fish* (under press).

Barbat-Leterrier, A., Guyomard, R. & Krieg, F. (1989). Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquatic Living Resources* **2**, 215-223.

Beaudou, D., Cattaneo-Berrebi, G. & Berrebi, P. (1994). Impacts génétiques des repeuplements en truites communes (*Salmo trutta* L.) sur les populations en place : cas du bassin de l'Orb (Hérault). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **332**, 83-92.

Beaudou, D., Baril, D,. Roche, B., Lebaron, M., Cattaneo-Berrebi, G. & Berrebi, P. (1995). Recolonisation d'un cours d'eau corse dévasté: contribution respective des truites sauvages et domestiques. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **337/338/339**, 259-266.

Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004). GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Intéractions, CNRS UMR5171, Université de Montpellier II, France.

Bernatchez, L., Guyomard, R. & Bonhomme, F. (1992) DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology* **1**, 161-173.

Bernatchez, L. (2001). The evolutionary history of brown trout *Salmo trutta* L. inferred from phylogeographic, nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* **55**, 351-379.

Berrebi, P., Poteaux, C., Fissier, M. & Cattaneo-Berrebi, G. (2000). Stocking impact and allozyme diversity in brown trout from Mediterranean southern France. *Journal of Fish Biology* **56**, 949-960.

Beyer, W. H. (1986). *Handbook of Tables for Probability and Statistics* (2nd edn). Boca Raton: CRC Press.

Caudron, A. & Champigneulle, A. (2006). Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'alizarine Red S. *Cybium* **30**, 65-72.

Champigneulle, A. & Cachera, S. (2003). Evaluation of large scale stocking of early stages of brown trout, Salmo trutta, to angler catches in the French Swiss part of the River Doubs. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 79-85.

Crivelli, A., Poizat, G., Berrebi, P., Jesensek, D. & Rubin, J. F. (2000). Conservation biology applied to fish: the exemple of a project for rehabiliting the marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium* **24**, 211-230.

DeLury, D.B. (1947). On the estimation of giological populations. *Biometrics* **3**, 145-167.

Dorioz, J.-M., Ombredane, D. (2004). Effet de la gestion des bassins versants sur les transferts particulaires et dissous et sur la qualité biologique des eaux de surfaces en zone d'élevage. Action structurante INRA-CEMAGREF. Rapport de coordination , 28p.

Dwyer, W.P., Piper, R.G. (1984). Three –year hatchery and field evaliuation of four strains of rainbow trout. *North American Journal of Fisheries Management* **4**, 216-221.

Dwyer, W.P. (1990). Catchability of three strains of cuttroat trout. *North American Journal of Fisheries Management* **10**, 458-461.

Estoup, A., Largiader, C.R., Perrot, E. & Chourrout, D. (1996). Rapid one-tube extraction for reliable PCR detection of fish poplymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **5**, 295-298.

Estoup, A., Cornuet, J.M., Rousset, F. & Guyomard, R. (1999). Juxtaposed microsatelitte systems as diagnostic markers for admixture: theoritical aspects. *Molecular Biology and Evolution* **16**, 898-908.

Estoup, A., Largiader, C. R., Cornuet, J. M,. Gharbi, K., Presa, P. & Guyomard, R. (2000). Juxtaposed microsatellite systems as diagnostic markers for admixture: an empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta L.*) as model organism. *Molecular Ecology* **9**, 1873-1886.

Garcia-Marin, J.L,. Sanz, N. & Pla, C. (1998). Proportions of native and introduced brown trout in adjacent fished and unfished spanish rivers. *Conservation Biology* **12**, 313-319?

Garcia-Marin, J.L., Sanz, N. & Pla, C. (1999). Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **8**, 151-158.

Guyomard, R. (1989). Gestion génétique des populations naturelles : l'exemple de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **314**, 136-145.

Hansen, M.M., Hynes, R.A. Loeschke, V. & Rasmussen, G. (1995). Assessment of the stocked or wild origin of anadromous brown trout (Salmo trutta) in a Danish river system, using mitochondrial DNA RFLP analysis. *Molecular Ecology* **4**, 189-198.

Harig, A. L. & Fausch, K. D. (2002). Minimum habitat requirements for establishing translocated cutthroat trout populations. *Ecological Application* **12**, 535-551.

Harig, A. L. Fausch, K. D. & Young, M. K. (2000). Factors influencing success of greenback cutthroat trout translocations. *North American Journal of Fisheries Management* **20**, 994-1004.

Hilderbrand, R.H., & Kershner, J.L. (2000). Conserving inland Cutthroat trout in small streams. How much stream is enough? *North Americain Journal of Fisheries Management* **20**, 513-520.

Krieg, F. & Guyomard, R. (1985). Population genetics of french brown trout *(Salmo trutta L.)*: large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique Sélection Evolution* **17**, 225-242

Lamberti, G.A., Gregory, S.V., Ashkenas, L.R., Wildman, R.C. & Moore, K.M.S. (1991). Stream ecosystem recovery following a catactrophic debris flow. *Canadian Journal of Fiheries and Aquatic Sciences* **48**, 196-208.

Largiader, C.R., Scholl, A. & Guyomard, R. (1996). The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe* (Krchhofer, A. & Hefti, D. Ed). pp 181-197. Birk hauser Verlag Basel. Switzerland.

Launey, S., Krieg, F., Champigneulle, A. & Guyomard, R. (2003*a*). Ecotypes sympatriques migrateurs et sédentaires de truite commune (*Salmo trutta* L.) : différenciation génétique et effet des repeuplements. Les Actes du BRG **4**, 63-78.

Launey, S., Krieg, F., Haffray, P., Bruant, J. S., Vannier, A. & Guyomard, R. (2003*b*). Twelve new microsatellite markers for gilted seabream (*Sparus aurata* L.): characterization, polymorphism and linkage. *Molecular Ecology Notes* **3**, 457-459.

Leighton, F.A. (2002). Health risk assessment of the translocation of wild animals. *Revue Scientifique et Technique de l'Office Internationale d'Epizootie* **21**, 187-195.

Massa, F., Grimaldi, C., Baglinière, J.L. & Prunet, P. (1998). Evolution des caractéristiques physico-chimique de deux zones de frayères à sédimentation contrastée et premiers résultats de survie embryo-larvaire de truite commune (*Salmo trutta*). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **350/351**, 359-379.

Massa, F. Baglinière, J.L. Prunet, P. & Grimaldi, C. (2000). Survie embryo-larvaire de la truite (salmo trutta) et conditions chimiques dans les frayères. *Cybium* **24**, 129-140.

Mezzera, M. & Largiader, C.R. (2001). Evidence for selective angling of intoduced trout and their hybrids in a stocked brown trout population. *Journal of Fish Biology* **59**, 287-301.

Minckley, W.L. (1995). Translocation as a tool for conserving imperiled fishes: esperiences in western united states. *Biological Conservation* **72**, 297-309.

Moritz, C. (1999). Conservation units and translocations: strategies for conserving evolutionary processes. *Hereditas* **130**, 217-228.

Poteaux, C., Beaudou, D. & Berrebi, P. (1998). Temporal variations of genetic introgression in stocked brown trout populations. *Journal of Fish Biology* **53**, 701-713.

Propst, D.L. & Stefferud, J.A. (1997). Population dynamics of Gila trout in the Gila river drainage of the southwestern United States. *Journal of Fish Biology* **51**, 1137-1154.

Roghair, C.N, Dollorr, C.F. & Underwood, M.K. (2002). Response of a brook trout population and instream habitat to a catastrophic flood and debris flow. *Transaction of the American Fisheries Society* **131**, 718-730.

Rubin, J.F. & Glimsäter, C. (1996). Egg-to-fry survival of the sea trout in some stream of Gotland. *Journal of Fish Biology* **48**, 585-606

Sato, T. (2006). Dramatic decline in population abundance of Salvelinus leucomaenis after a severe flood and debris flow in a high gradient stream. *Journal of Fish Biology* **69**, 1840-1854.

Schmetterling, D. (2003). Reconnecting a fragmented river: movements of westslope cutthroat trout and bull trout after transport upstream of milltown dam, Montana. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 721-731.

Stockwell, C.A., Mulvey, M. & Vinyard, G.L. (1995). Translocation and the preservation of allelic diversity. *Conservation Biology* **10**, 1133-1141.

Swanson, F.J., Johnson, S.L., Gregory, S.V. & Acker, S.A. (1998). Flood disturbance in a forest mountain landscape: interactions of land use and floods. *Bioscience* **48**, 681-689.

Vincenzi, S., Crivelli, A., Jesensek, D., Rubin, J.F., Poizat, G. & De Leo, G. (2008). Potential factors controlling the population viability of newly introduced endangered marble trout populations. *Biological Conservation* **141**, 198-210.

Waples, R.S., (1995). Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the endangered species act. In *Evolution and the Aquatic Ecosystm: Defining Unique Units in Population Conservation* (Nielsen, J.L., ed), pp 8-27. Bethesda, MD: American Fisheries Society.

Website Reference

Laikre, L. (Ed.) (1999). *Conservation genetic management of Bronw trout (Salmo trutta) in Europe*. Report by the concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the Brown trout (*Salmo trutta*) ("Troutconcert"; EU FAIR CT97-3882). 91p. http//www.dfu.min.dk/ffi/consreport/index.htm.

ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DE LA CONTRIBUTION DU REPEUPLEMENT EN TRUITE (*SALMO TRUTTA* L.) RÉALISÉ A DES STADES PRÉCOCES DANS LE BASSIN AMONT DU FIER (74).

A. CAUDRON (1), A. CHAMPIGNEULLE (2)

(1) Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 1 rue de l'Industrie, 74000 ANNECY, France.

(2) INRA, Station d'Hydrobiologie Lacustre, BP 511, 74203 THONON Cedex, France.

Reçu le 23 novembre 2001 — *Received 23 November, 2001*
Accepté le 14 mars 2002 — *Accepted 14 March, 2002*

RÉSUMÉ

Les pratiques de repeuplement en truite à des stades précoces (alevins nourris et truitelles 3-5 cm) ont été évaluées par la technique de fluoromarquage des otolithes sur le bassin amont du Fier pour trois cohortes (1995, 1996, 1997).

La contribution du repeuplement et du recrutement naturel a été suivie à la fois dans la population en place et dans les captures par pêche à la ligne.

Au stade 0+ en place à l'automne, la contribution des poissons alevinés est relativement importante pour les trois cohortes considérées. Cependant, l'analyse du rapport entre le nombre d'alevins introduits au printemps et le nombre de truitelles recapturées à l'automne fait apparaître un taux d'implantation très faible des 0+ marqués quelle que soit la densité alevinée. La contribution des marqués chute brutalement au stade 1+ en place (cohorte 95 et 96) et devient très faible. Cette tendance se poursuit au stade 2+ en place pour la cohorte 95 avec des taux de marqués qui diminuent encore.

Dans les captures par pêche à la ligne le taux de 2+ marqués est supérieur à celui observé dans la population en place à l'automne mais la contribution du recrutement naturel reste toujours dominante. Ensuite, la contribution de repeuplement suit la même dynamique que dans la population en place puisqu'il diminue avec l'âge. Elle devient négligeable au stade 3+ et nulle à partir de 4+.

Mots-clés : Truite fario, repeuplement, marquage, otolithes, pêche à la ligne.

SPATIO-TEMPORAL EVOLUTION OF THE CONTRIBUTION OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) RESTOCKING REALISED AT PRECOCIOUS STAGES IN THE UPSTREAM PART OF THE RIVER FIER BASIN.

ABSTRACT

The technique of fluoromarking otoliths has been used to evaluate the practices of brown trout (*Salmo trutta* L.) stocking at precocious stages (fed fry and 3-5 cm trouts long), in the upstream part of the river Fier, with regards to three cohorts (1995, 1996, 1997).

The stocking and the natural recruitment contribution has been observed through the standing population and through the angling catches.

For each of the three cohorts, there is a rather high contribution of the stocked fry at the autumnal 0+ standing population. However, the ratio between the initially stocked fry and the recaptured ones at the automn reveals a relatively low implantation rates, whatever the stocked fry density has been. The contribution of the stocked fry in the 1+ standing population (1995, 1996 cohorts) brutally decrease, down to a low value. For the 2+ standing population (1995 cohort), this contribution is even lower.

The angling catches show a higher rate of 2+ marked fishes compared to the rate of marked trout in the standing population but the natural recruitment contribution is always prevailing. At later stages, the stocking contribution decreases with the age. It becomes negligible at the 3+ stage and vanishes at the 4+ stage.

Key-words : brown trout, restocking, marking, otoliths, angling.

INTRODUCTION

Depuis le milieu du XIXème siècle, des opérations régulières d'empoissonnements en truite commune (*Salmo trutta* L.) sont pratiquées en France en vue de compenser la diminution du potentiel de recrutement naturel liée aux altérations de l'habitat et pour tenter de répondre à la demande des pêcheurs (THIBAULT, 1983). En effet, l'objectif principal des repeuplements pratiqués par les gestionnaires est d'aboutir au maintien et/ou à une augmentation sensible du stock de poissons adultes capturables par pêche à la ligne.

Plusieurs études traitent de l'impact, en particulier génétique, de ces repeuplements sur les populations sauvages (GUYOMARD, 1991 ; POTEAUX et BERREBI, 1997) mais peu (BEAUDOU, 1993 ; CHAMPIGNEULLE *et al.*, 1990) s'intéressent à l'efficacité proprement dite de ces pratiques en terme de quantification de leur contribution aux populations en place et aux captures par la pêche de loisir.

Les principaux travaux publiés sur ce sujet jusqu'à récemment proposaient un suivi de la contribution des poissons de repeuplement uniquement à des stades jeunes (0+ et/ou 1+), à des échelles d'étude géographiquement restreintes et avec des quantités de poissons suivis faibles car limitées par les possibilités de marquage existantes (CRESSWELL, 1981).

Le développement de nouvelles techniques de fluoromarquages des otolithes sur les salmonidés (TSUKAMOTO *et al.*, 1989 ; ROJAS BELTRAN *et al.*, 1995a, b ; CHAMPIGNEULLE et ROJAS BELTRAN, 2001) ont permis d'entreprendre des suivis de grandes quantités de poissons alevinés à des stades précoces. Des études ont été réalisées dans ce sens conjointement sur le Doubs (DEGORGI et CHAMPIGNEULLE, 2000) et sur le Fier amont. Les résultats obtenus sur le Fier sont l'objet de cette présente publication.

L'approche expérimentale mise en place avait pour objectifs d'évaluer au sein d'un sous-bassin hydrographique l'efficacité des méthodes de repeuplement telles qu'elles sont pratiquées actuellement sur ce site par les gestionnaires de la pêche. Pour cela, l'évolution de la dynamique de la contribution du repeuplement a été suivie à différents stades de développement (juvéniles et adultes) dans la population en place durant trois années consécutives et dans les captures des pêcheurs pendant les trois autres années suivantes. Ce travail a été entrepris à une large échelle spatiale puisque l'efficacité du repeuplement a été suivi sur les 35 km du réseau hydrographique amont du Fier comprenant la rivière principale et deux affluents.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisation de l'étude

Le Fier est l'un des principaux cours d'eau de Haute-Savoie. Il prend sa source à 2 011 m d'altitude au pied du Mont Charvin dans le massif des Aravis et se jette en rive gauche du Rhône à l'aval de Seyssel. Son cours long de 69 km est orienté Est-Ouest et draine un bassin versant d'une superficie de 1 386 km^2 (Figure 1).

La zone d'étude regroupe le Fier et deux de ses principaux affluents situés à proximité de Thônes, le Nom et le Chamfroid (Figure 1).

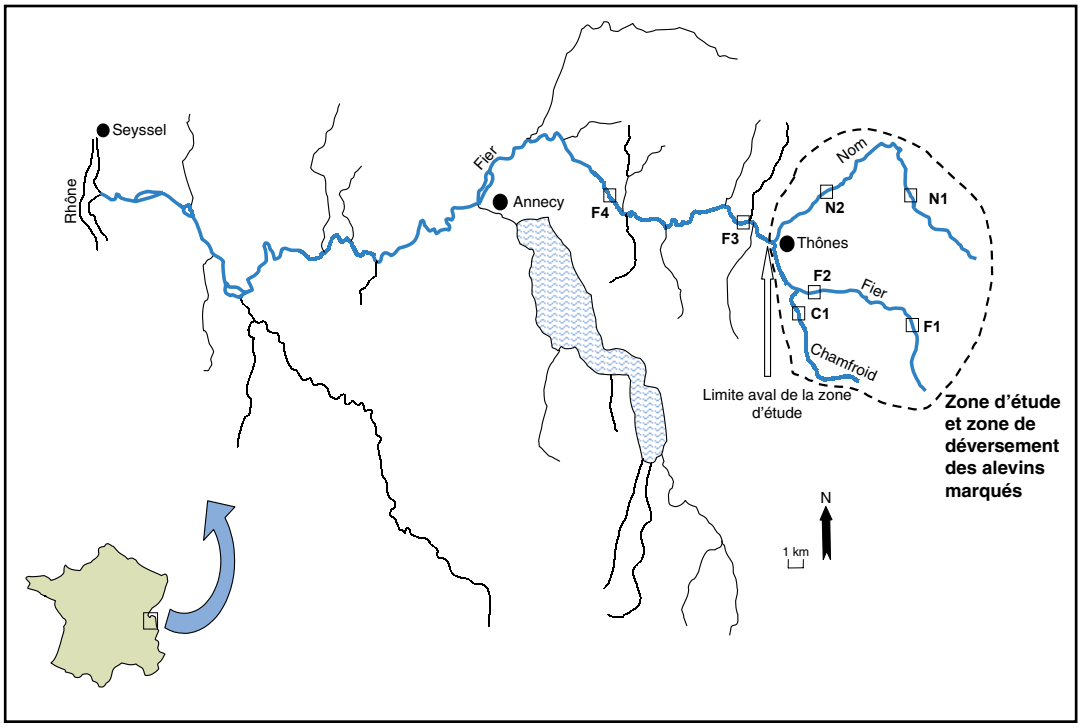


Figure 1
Présentation du bassin du Fier, localisation de la zone d'étude et de déversement des alevins marqués et des stations d'échantillonnages.

Figure 1
Map of the River Fier basin, localization of the upstream zone under study and used for the stocking of marked fry and the sampling stations.

Le Nom, d'une longueur de 17 km pour un bassin versant de 73 km^2, se jette dans le Fier à Thônes. Le Chamfroid, lui, conflue avec le cours principal à l'amont de Thônes après avoir parcouru 7 km. La limite aval de cette zone d'étude est matérialisée par un seuil artificiel constituant un obstacle infranchissable uniquement à la montaison et quelles que soient les conditions de débit.

Dans le secteur étudié, le Fier et ses affluents sont classés en première catégorie piscicole et leur peuplement pisciaire est constitué pour l'essentiel par la truite commune (*Salmo trutta*) et le chabot (*Cottus gobio*). Les pêches électriques d'inventaire réalisées sur la zone d'étude ont montré des densités totales de truites variant de 15 à 70 individus/100 m^2 et des biomasses totales de truites comprises entre 50 et 150 kg/ha (RAYMOND, comm. pers.). Le Fier et ses affluents sur la zone concernée sont des torrents à fond de blocs et galets présentant un régime hydrologique de type nival à influence secondaire pluviale. Leur bassin versant, en dehors des zones urbanisées, est de type agricole et boisé.

Protocole de l'étude

Marquage des poissons de repeuplement

En 1995, 1996 et 1997, l'ensemble des truitelles (40 000 à 60 000/an) destinées à être alevinées dans le réseau hydrographique du Fier à l'amont de Thônes ont été marquées par fluoromarquage des otolithes (Tableau I). L'ensemble des poissons alevinés est issu d'une souche domestique d'origine génétique atlantique au niveau de l'ADN mitochodrial (BAUMANN, 1999).

Chaque année, les repeuplements ont été réalisés de manière à répartir la totalité des truitelles de façon homogène sur l'ensemble du linéaire (cours principal et affluents) concerné par la zone d'étude. Ceci correspond à des mises en charge variant principalement entre 13 et 30 individus/100 m^2.

Ces marquages ont été réalisés à la tétracycline en 1995-96 et à l'alizarine redS en 1997 selon les techniques décrites respectivement par ROJAS BELTRAN *et al.* (1995b) et CHAMPIGNEULLE et ROJAS BELTRAN (2001). Les alevinages sur la zone concernée ont été effectués par les gardes pisciculteurs de l'AAPPMA « Annecy-Rivières » au stade alevins nourris et surtout truitelle, entre 3 et 5 cm. Les poissons ont été introduits au mois de juin de chaque année après la fonte des neiges afin d'assurer des conditions hydrologiques favorables et stables.

Des lots témoins, marqués avec les techniques utilisées, gardés en pisciculture ont permis de vérifier la bonne prise du marquage ainsi que la pérennité de la marque : 100 % encore marqués à 4 ans.

Le reste du bassin versant du Fier est régulièrement repeuplé en alevins non marqués. Cependant, le seuil infranchissable marquant la limite aval de la zone d'étude évite toute remontée de ces poissons qui pourraient invalider nos résultats.

Echantillonnage par pêche électrique

Des pêches électriques d'inventaire (méthode de DE LURY : 2 passages consécutifs) ou de sondage (1 seul passage) ont eu lieu en automne de chaque année sur 5 stations de la zone de déversement réparties de la façon suivante : F1 et F2 respectivement en amont et en aval du Fier, N1 et N2 respectivement en amont et en aval du Nom et C1 en aval du Chamfroid (Tableau II, Figure 1).

Tableau I

Quantités alevinées et répartition des alevins marqués sur la zone d'étude en 1995, 96 et 97.

Table I

Stocking data and repartition of stocked marked fish in the study zone for 1995, 96 and 97.

Zone d'étude			Année 1995		Année 1996		Année 1997		Total des 3 années		TOTAL
Sous bassin	Cours d'eau	Longueur en km	Stade alevins nourris	Stade truitelle (3-5 cm)	Stade alevins nourris	Stade truitelle (3-5 cm)	Stade alevins nourris	Stade truitelle (3-5 cm)	Stade alevins nourris	Stade truitelle (3-5 cm)	
Fier	Le Fier	12		23 000	6 230	16 770	6 230	16 770	12 460	56 540	69 000
Nom	Le Nom	13		14 200		21 900		18 050		54 150	54 150
	Ruisseau des Prises	2		2 200		2 800		2 500		7 500	15 000
	Ruisseau de Merdassier	0,5		600		700		650		1 950	1 950
Chamfroid	Le Chamfroid	4,5		3 000	3 000		3 000		6 000	3 000	9 000
	Ruisseau des Grangettes	1		700	700		700		1 400	700	2 100
	Ruisseau de Belchamps	0,5		300	300		300		600	300	900
TOTAL		33,5		44 000	10 230	42 170	10 230	37 970	20 460	124 140	152 100

Tableau II

Principales caractéristiques des stations d'échantillonnage et densité alevinée sur celles-ci pour la période 1995-97.

Table II

Main sampling stations characteristics and stocking densities for the given stations within the period 1995-1997.

Station	Largeur moyenne de la station (en m)	Surface (m^2)	Habitats (en %)			Densité alevinée / 100 m^2		
			Courant	Plat	Profond (> 0,60 cm)	1995	1996	1997
F1	5	450	90	0	10	30	30	30
F2	9,5	874	80	0	20	30	30	30
N1	5,5	402	75	5	20	16	24	20
N2	9,5	874	80	0	20	16	24	20
C1	6,5	670	90	0	10	13	13	13

Deux stations additionnelles, F3 et F4, situées sur le cours de la rivière principale, en aval de la zone de déversement des marqués, ont été également échantillonnées en 1995 et 1996 mais uniquement par sondage pour repérer la présence éventuelle de juvéniles qui auraient dévalé de la zone de déversement en amont.

Pour chacune de ces stations, un échantillon de truites a été sacrifié au hasard dans des gammes de taille susceptibles de contenir les différentes classes d'âge recherchées (0+, 1+ et 2+). La taille finale des échantillons examinés dans les différentes classes d'âge a résulté des lectures d'âge. En 1995 et 96, les objectifs visés étaient un minimum de 30 0+ et de 30 1+ par station. Le sacrifice de grands nombres de truites 2+ étant plus difficile à obtenir des gestionnaires, leur échantillonnage a été limité a une cohorte (1995). Par contre des truites d'âge 2+ et supérieur ont été échantillonnées dans la pêche.

Echantillon récolté par les pêcheurs volontaires

Durant trois autres années consécutives, 1998, 1999 et 2000, des échantillonnages ont été réalisés à l'aide de pêcheurs volontaires qui ont accepté de récolter des données sur leurs captures (date, lieu, taille) et de faire des prélèvements (écailles et tête). Cet échantillonnage s'étend sur l'ensemble des trois saisons de pêche de mars à octobre et porte uniquement sur des poissons capturés à la ligne dépassant la taille légale de 23 cm (longueur totale). L'effort d'échantillonnage se répartit non seulement sur la zone de déversement des marqués, mais aussi sur l'aval du cours principal du Fier jusqu'à Annecy (Figure 1).

Cette technique d'échantillonnage permet d'une part de suivre l'évolution des cohortes marquées jusqu'au stade adulte et donc de compléter les échantillons prélevés dans la population en place à des stades plus jeunes, et d'autre part de connaître la contribution réelle, dans le panier des pêcheurs, des poissons alevinés plusieurs années auparavant.

Récolte et traitement des données

Examen des truites

L'âge de chaque poisson a été estimé par scalimétrie. Le prélèvement d'écailles a été effectué au niveau de la zone optimale définie par OMBREDANE et RICHARD (1990).

Pour chaque truite échantillonnée, la tête est disséquée pour accéder aux sacculi contenant les otolithes (sagittae). Ensuite chaque sagitta (2 par poisson) est collée sur une lame de verre, polie jusqu'au centre, et enfin, observée au microscope Zeiss Axiolab à épifluorescence (lampe à vapeur de mercure HBO 50), pour repérer la présence éventuelle d'une marque.

Tests statistiques utilisés

Les intervalles de confiance à 95 % des impacts d'alevinage ont été calculés à partir des tables de WILLIAM et BEYER (1986).

La comparaison des distributions des effectifs a été faite à l'aide du Chi carré et du test exact de Fisher (*in* SPRENT, 1992) dans le cas des petits échantillons. Ces tests statistiques ont été réalisés en utilisant les logiciels STAT ITCF et Excel sous Windows.

RÉSULTATS

Contributions du repeuplement et du recrutement naturel pour les cohortes 1995, 1996 et 1997

Dans la population en place (0+, 1+, 2+) (Tableau III)

L'impact de l'alevinage au stade 0+ en place en début automne pour les cohortes 95 et 96, est très faible à fort et présente des variations interstations très importantes. En effet, celles-ci varient de 2,3 à 85,7 % en 1995 et de 11,7 à 75,6 % en 1996 (Tableau III).

En 1997, de faibles échantillons de 0+ ont été récoltés sur 2 stations lors des pêches électriques (Tableau III). Sur les trois autres stations F1, F2 et N2, les taux de 0+ marqués sont élevés variant de 68,6 à 92,3 % sans différence interstations significative.

Au stade 1+ en place, l'impact de l'alevinage montre une gamme de variation interstation plus forte pour la cohorte 95 (0 à 63,6 %) que pour la cohorte 96 (0 à 23,2 %).

Pour la cohorte 95, deux stations, F2 et N2, montrent un effondrement significatif ($p < 0,001$) du taux de marqués avec respectivement 9,6 % et 0 % de poissons alevinés.

La contribution du repeuplement baisse légèrement sur la station C1 (5,3 %) et reste faible pour N1 (8 %). Pour ces deux stations, les variations observées ne sont pas significatives (Tableau III).

Pour la cohorte 96, seule la station C1 (0 %) montre un taux de 1+ marqués significativement plus faible que sur les autres stations ($p < 0,05$). Toutes les autres stations ont un impact de l'alevinage au stade 1+ statistiquement comparable ($p < 0,01$) avec des valeurs comprises entre 14,8 et 23,2 %. Un résultat marquant est que la contribution de marqués baisse de façon significative ($p < 0,01$) entre le stade 0+ et 1+ pour toutes les stations.

L'impact d'alevinage de la station F1 est beaucoup plus faible pour la cohorte 96 que pour la cohorte 95 puisqu'il passe de 63,6 % à 17,5 %. Sur les autres stations, le taux de 1+ marqués est identique pour les deux cohortes (Tableau III).

Au stade 2+ (cohorte 1995), les faibles échantillons collectés (sauf pour la station N2) illustrent la difficulté de prélever après la saison de pêche des poissons dont la longueur totale est susceptible d'être supérieure à la taille limite de capture soit 23 cm. Cependant, seules deux stations sur cinq, F1 et N2, contiennent encore des poissons alevinés 2 ans auparavant mais à des taux faibles (respectivement 11,1 % et 3,5 %). De plus la contribution de l'alevinage mesurée au stade 2+ sur la station F1 est significativement plus faible ($p < 0,05$) que celle mesurée au stade 1+ sur cette même station (Tableau III).

Pour la cohorte 1995, toutes les stations de la zone de déversement montrent une diminution importante (voire même une disparition complète pour certaines d'entre elles) du pourcentage de marqués en fonction de l'âge sauf pour la station N1 qui présente une légère augmentation non significative entre le stade 0+ et le stade 1+ (Tableau III).

Sur l'ensemble regroupé des stations de la zone d'étude, le taux de marqués au stade 0+ est moyen (39,7 %). Il baisse de façon significative ($p < 0,001$) au stade 1+ et 2+ ne représentant respectivement plus que 20,4 et 3,1 % de la population en place sur les secteurs échantillonnés.

Tableau III

Impact de l'alevinage (en %) par station et par cohorte sur la zone d'étude dans la population en place et dans la pêche. (n) taille de l'échantillon, (IC 95 %) indice de confiance à 95 %.

Table III

Percentage of marked fish among different cohorts for the standing population in each station and for samples of angled catches (for the overall study zone). (n) sample size, (IC 95%) confidence limits at 95's level.

		Population automnale en place			Captures dans la pêche		
		0+ % (n) (*IC 95 %*)	1+ % (n) (*IC 95 %*)	2+ % (n) (*IC 95 %*)	2+ % (n) (*IC 95 %*)	3+ % (n) (*IC 95 %*)	4/5+ % (n) (*IC 95 %*)
Cohorte 95	F1	**85,7 %** (21) (*63,7-97*)	**63,6 %** (33) (*43,7-78,9*)	**11,1 %** (9) (*0,3-48,3*)	X	X	X
	F2	**52,9 %** (34) (*35,1-70,2*)	**0 %** (13) (*0-24,7*)	**0 %** (9) (*0-33,6*)	X	X	X
	N1	**2,3 %** (44) (*0,1-11,5*)	**8 %** (25) (*1-27*)	**0 %** (18) (*0-18,5*)	X	X	X
	N2	**61,8 %** (55) (*49,6-76,2*)	**9,5 %** (52) (*3,3-21,8*)	**3,5 %** (57) (*0,5-13,2*)	X	X	X
	C1	**15 %** (40) (*5,6-29,2*)	**5,3 %** (19) (*0,1-26*)	**0 %** (3) (*0-70,8*)	X	X	X
	Total Zone d'étude	**39,7 %** (194) (*37-52*)	**20,4 %** (142) (*15,3-30*)	**3,1 %** (96) (*0,6-8,3*)	X	**9,5 %** (21) (*0-31,7*)	**0 %** (5) (*0-8,1*)
Cohorte 96	F1	**39,7 %** (68) (*27,6-52,2*)	**17,5 %** (40) (*7-31,4*)	X	X	X	X
	F2	**75,6 %** (119) (*63,4-80,8*)	**14,8 %** (27) (*4,4-34,9*)	X	X	X	X
	N1	**61,7 %** (107) (*49,7-69,7*)	**23,2 %** (56) (*12,5-35,3*)	X	X	X	X
	N2	**71,9 %** (32) (*51,9-85,8*)	**16,7 %** (18) (*3,4-39,6*)	X	X	X	X
	C1	**11,7 %** (103) (*6,9-21,7*)	**0 %** (61) (*0-6*)	X	X	X	X
	Total Zone d'étude	**50,8 %** (429) (*45-55*)	**13,4 %** (202) (*7,7-16,4*)	X	**20 %** (45) (*9,8-35,3*)	**7,7 %** (13) (*0,2-36*)	**0 %** (19) (*0-17,6*)
Cohorte 97	F1	**68,6 %** (51) *(54,1-80,9)*	X	X	X	X	X
	F2	**92,3 %** (13) *(64-99,8)*	X	X	X	X	X
	N1	**50 %** (2) *(1,3-98,7)*	X	X	X	X	X
	N2	**88,2 %** (17) *(63,6-98,5)*	X	X	X	X	X
	C1	**100 %** (1) (*0-100*)	X	X	X	X	X
	Total Zone d'étude	**76,2 %** (84) (*64,1-84*)	X	X	**11,8 %** (34) *(3,3-27,5)*	**0 %** (28) (*0-12,3*)	X

Pour la cohorte 96, sur l'ensemble regroupé des stations de la zone d'étude, le taux de 0+ marqués est assez fort (50,8 %), même légèrement supérieur à celui observé pour la cohorte 95. Au stade 1+, la contribution des poissons alevinés baisse de façon importante et significative ($p < 0,001$) avec seulement 13,4 % de marqués. Le taux de 1+ marqués de la cohorte 96 est significativement plus faible ($p < 0,05$) que celui de la cohorte 95 (Tableau III).

Pour l'ensemble des 0+ échantillonnés en 1997 sur la zone de déversement, la contribution des marqués est élevée (76,2 %) et augmente de façon significative ($p < 0,001$) par rapport à la cohorte 95 (39,7 %) et 96 (50,8 %) (Tableau III).

Dans la pêche (2+, 3+, ≥ 4+) (Tableau III)

Pour les 3 cohortes, la contribution de l'alevinage dans les captures par pêche à la ligne présente une évolution comparable caractérisée par une diminution du taux de marqués avec l'âge (Tableau III). Par exemple pour la cohorte 96, le taux de marqués dans les captures des pêcheurs passe de 20 % à 2+ à 7,7 % à 3+ et devient nul à 4+.

Globalement, la contribution des poissons alevinés dans les captures par pêche à la ligne reste très nettement inférieure à celle du recrutement naturel. Elle devient même nulle à partir du stade 4+ pour les cohorte 95, 96 et du stade 3+ pour la cohorte 97.

Cependant, le taux de 2+ marqués dans la pêche pour la cohorte 97 est significativement supérieur ($p < 0,05$) à celui observé dans la population en place pour la cohorte 95. Pour cette dernière, le taux de marqués parmi les 3+ pêchés à la ligne (9,5 %) est légèrement supérieur au taux de marqués parmi les 2+ de la population automnale en place (3,1 %). De même, pour la cohorte 96, le taux de marqués parmi les 2+ pêchés à la ligne (20 %) est légèrement supérieur au taux moyen de 1+ marqués capturés sur la zone d'étude (13,4 %).

Echantillonnage en aval de la zone de déversement des marqués

Les résultats des échantillons récoltés par pêche électrique et capture à la ligne en aval de la zone de déversement des marqués sont présentés par classe d'âge dans le Tableau IV.

Tableau IV

Résultats par classe d'âge des échantillonnages réalisés en aval de la zone d'étude dans la population en place et dans la pêche. (n) taille de l'échantillon, (IC 95 %) indice de confiance à 95 %.

Table IV

Percent of marked fish among samples realized downstream the studied zone among the standing population and in anglers catches. (n) sample size, (IC 95%) confidence limits at 95's level.

	0+ % (n) (*IC 95 %*)	1+ % (n) (*IC 95 %*)	2+ % (n) (*IC 95 %*)	3+ % (n) (*IC 95 %*)	4+/5+ % (n) (*IC 95 %*)
Population en place (F3 + F4)	**0 %** (221) (*0-1,8*)	**0 %** (13) (*0-24,7*)	X	X	X
Captures dans la pêche	X	X	**2,7 %** (111) (*0,6-8,3*)	**2,7 %** (111) (*0,6-8,3*)	**0 %** (27) (*0-12,3*)

Au stade juvénile 0+ et 1+ en place à l'automne, aucun individu marqué n'a été trouvé donc aucun ne provenait de la zone de déversement située en amont. Cependant, le nombre de 1+ échantillonné est faible (13 poissons).

Dans la pêche, le taux de 2+ et 3+ marqués provenant de la zone de déversement en amont est très faible puisqu'il représente pour les deux classes d'âge 2,7 %. Ces observations montrent cependant qu'une dévalaison des individus marqués a eu lieu même si elle a eu une contribution minime en partie liée à la grande surface de dissolution.

A partir du stade 4+, le taux de marqués provenant de la zone de déversement est nul.

Contribution globale des poissons de repeuplement dans les captures par pêche à la ligne au cours des saisons de pêche 98, 99 et 2000

Pour chaque saison de pêche et pour les trois saisons de pêche regroupées, la dynamique de la contribution des poissons alevinés a été étudiée par classe d'âge quelle que soit la cohorte (95, 96, 97) (Tableau V). Cette démarche permet d'analyser la contribution réelle, directement dans le panier des pêcheurs, des poissons introduits au stade juvénile et du recrutement naturel.

Globalement, la contribution dans la pêche des poissons marqués diminue avec l'âge. Elle est de 20 % pour les 2+ et de 9,5 % pour les 3+ pour la saison 1998. Une diminution comparable entre ces deux classes d'âge est également observée pour la saison 1999 (Tableau V). En 1999, le nombre de poissons marqués dans les captures quel que soit l'âge représente 10,4 %.

Tableau V

Impact de l'alevinage (en %) par classe d'âge dans la pêche pour les saisons 1998, 1999, 2000 et pour l'ensemble des saisons réunies. (n) taille de l'échantillon, (IC 95 %) indice de confiance à 95 %.

Table V

Percentage of marked fish among different age classes in anglers catches for the 1998, 1999, 2000 angling seasons. (n) sample size, (IC 95%) confidence limits at 95's level.

Période	2+ % (n) (*IC 95 %*)	3+ % (n) (*IC 95 %*)	4+/5+ % (n) (*IC 95 %*)
1998	**20 %** (45) (*9,8-35,3*)	**9,5 %** (21) (*1,2-30,4*)	X
1999	**11,8 %** (34) (*3,3-27,5*)	**7,7 %** (13) (*0,2-36*)	X
2000	X	**0 %** (28) (*0-12,3*)	**0 %** (23) (*0-14,2*)
Total	**16,5 %** (79) (*9,8-28,5*)	**4,8 %** (62) (*0,4-11,2*)	**0 %** (24) (*0-14,2*)

Le taux de 2+ marqués est légèrement supérieur en 1998 (20 %) à celui observé en 1999 (11,8 %).

En 2000, le taux de 3+ marqués (0 %) est inférieur à celui observé lors des deux saisons précédentes (7,7 % en 1999 et 9,5 % en 1998).

Pour les trois saisons de pêche regroupées, la contribution des individus alevinés est déjà faible à l'âge 2+ (16,4 %) et continue à diminuer avec l'âge pour représenter seulement 4,8 % à 3+ et 0 % à partir de 4+ (Tableau V). Cette baisse du taux des individus marqués est significative entre le stade 2+ et 3+ et entre le stade 2+ et 4+ ($p < 0,05$).

DISCUSSION

Dynamique de la contribution du repeuplement dans la population en place et dans la pêche

Globalement, les résultats montrent que la contribution des poissons alevinés diminue au cours du temps. L'impact d'alevinage au stade 0+ en place à l'automne est relativement élevé puis s'effondre lorsqu'on le mesure au stade 1+ et 2+. Dans la pêche le taux de 2+ marqués est plus important que celui observé dans la population en place. Cependant la contribution du recrutement naturel dans les captures par pêche à la ligne est dans tous les cas dominante et augmente au cours du temps. A partir du stade 4+, la contribution du recrutement naturel est de 100 %.

Trois hypothèses peuvent expliquer la contribution importante des poissons de repeuplement à l'âge 0+ :

a) les alevinages sont effectués en fin de printemps avec des stades précoces (alevins nourris et truitelles) à une période où les paramètres physiques et hydrologiques (T° de l'eau, débit, etc.) sont stables et favorables : la crue de fonte des neiges est achevée, la production d'invertébrés et la température de l'eau sont favorables à la croissance, et les mouvements de juvéniles sont faibles,

b) aux stades auxquels se pratiquent les déversements, l'implantation immédiate des 0+ dans le milieu peut être favorisée par leur plus grande taille (au moment du déversement) comparativement à ceux issus du recrutement naturel. En effet, l'avantage initial en taille pour les alevins repeuplés est effectivement conservé à l'automne chez les survivants 0+ (CAUDRON, 1998). Cependant le taux de disparition des 0+ alevinés 4 mois après leur déversement est élevé (70 à 95 %) et suggère que l'avantage en taille ne suffit pas à lui seul à assurer l'implantation de l'ensemble des alevins déversés. Cette disparition peut s'expliquer par le fort taux de mortalité instantanée des individus introduits (qu'ils soient d'origine domestique ou sauvage) durant les premières semaines après leur introduction dans un nouveau milieu. A ce sujet, BERG et JÖRGENSEN (1991) ont montré dans une rivière danoise que la mortalité post-alevinage des individus 0+ et 1+ était plus importante les 60 premiers jours après l'alevinage que durant le reste de l'année. De même, ELLIOTT (1989) cite des taux de survie de 40 à 60 % pour des alevins naturels durant les mois de mai-juin et août-septembre,

c) des déficiences de recrutement naturel vis à vis de la saturation de la capacité d'accueil en fin printemps - début été seraient comblées par le repeuplement. Ainsi les stations à fort taux de marqués en 0+ correspondraient à des zones où le recrutement naturel est faible et les stations à faible contribution des 0+ marqués illustreraient une bonne reproduction naturelle. Ainsi, les forts taux de 0+ marqués observés pour la cohorte 1997 pourraient traduire un déficit de la reproduction naturelle cette année là en raison de

conditions hydrologiques printanières défavorables à l'émergence et à l'implantation des alevins issus du recrutement naturel. Seul un protocole spécifique, relativement lourd, permettant d'étudier les variations du taux d'implantation des 0+ marqués en fonction des densités de 0+ naturels en place permettrait de valider ou d'invalider cette hypothèse.

L'étude présente indique néanmoins que le taux d'implantation à l'automne des 0+ alevinés n'est pas corrélé avec les densités alevinées. Le taux de réussite de l'alevinage au stade 0+ n'est donc pas fonction des quantités d'alevins déversés 4 mois plus tôt dans le milieu.

Les résultats de cette étude montrent une évolution temporelle similaire à celle obtenue sur le Doubs par DEGORGI et CHAMPIGNEULLE (2000) et conduisent donc à la formulation d'hypothèses comparables pour expliquer la dynamique observée.

En ce qui concerne le faible taux de 1+ marqués en place à l'automne, plusieurs hypothèses peuvent être émises.

a) Le taux de mortalité naturelle entre l'âge 0+ et 1+ qui est déjà de l'ordre de 40 à 70 % pour les individus sauvages (BAGLINIÈRE *et al.*, 1989 ; ELLIOTT, 1989), pourrait être supérieur pour les individus domestiques du fait d'une moins bonne adaptation de ces poissons au milieu torrentiel, notamment en période hivernale.

b) Une autre hypothèse pouvant expliquer la disparition des truites marquées du site d'alevinage est que les truites domestiques auraient une plus grande aptitude à la dévalaison que les individus sauvages (SKROCHOWSKA, 1969 ; CUINAT, 1971 ; GUYOMARD, 1991). Cette dévalaison touche prioritairement les truites à forte croissance (CHAMPIGNEULLE *et al.*, 1991 ; OMBREDANE, comm. pers.) qui quittent les têtes de bassin pour rejoindre une zone de grossissement. Or CAUDRON (1998) a montré que l'avantage de taille au stade 0+ des individus alevinés par rapport aux individus sauvages existe également au stade 1+. La présence même minime dans la zone aval du Fier d'individus 2+ et 3+ marqués provenant de la zone amont montre que l'hypothèse de la dévalaison n'est pas à exclure d'autant que la présence de jeunes truites smoltifiées, probablement dévalantes, est régulièrement observée par des pêcheurs au printemps dans le Fier.

c) La faible proportion de marqués d'âge supérieur ou égal à 2+ obtenue à l'automne dans la population en place pourrait en partie s'expliquer par le fait que l'échantillonnage survient après la saison de pêche et donc ne prend pas en compte les poissons 2+ de plus grande taille déjà exploités par celle-ci.

Comme pour DEGORGI et CHAMPIGNEULLE (2000) des biais auraient pu conduire à un sous échantillonnage notamment pour les 2+ en place à l'automne en raison de la difficulté d'échantillonner par pêche électrique les habitats plus profonds particulièrement recherchés par les truites plus âgées (JONES, 1975 ; BREMSET et BERG, 1997 ; CHAMPIGNEULLE, 1978). Par contre, l'effort d'échantillonnage par pêche à la ligne se concentrerait plus sur les habitats à adultes comme les zones profondes.

d) Une dernière hypothèse consiste à penser que les individus domestiques montreraient une plus grande capturabilité par pêche à la ligne que les individus sauvages en raison d'une différence de comportement alimentaire liée à une agressivité plus importante. Des observations ont été réalisées dans ce sens en rivière artificielle par MESA (1991) sur des truites à gorge coupée (*Oncorhynchus clarki*). D'après CAUDRON (1998), les différences de taille entre individus domestiques et individus sauvages présentes à l'âge 0+ et 1+ ne sont plus présentes à partir de l'âge 2+. En parallèle, le coefficient de condition des truites domestiques est important à l'âge 0+ quelques mois après leur introduction dans le milieu mais diminue avec le temps et à l'âge 1+ il devient

inférieur à celui des truites sauvages. Cette observation pourrait expliquer en partie la raison d'un besoin énergétique important des individus domestiques présents en milieu naturel pour compenser leur perte pondérale.

Cette hypothèse d'une plus grande capturabilité des truites alevinées et d'une exploitation plus précoce par la pêche à la ligne ressort également de façon importante dans les études réalisées par fluoromarquage sur le Doubs franco-suisse (DEGORGI et CHAMPIGNEULLE, 2000) et par génétique sur la boucle suisse du Doubs (MEZZERA et LARGIADER, 2001).

CONCLUSION ET PERSPECTIVE

Cette étude demandée par les gestionnaires avait pour but d'estimer la contribution des repeuplements tels qu'ils étaient pratiqués sur le bassin amont du Fier c'est-à-dire avec des souches domestiques d'origine atlantique, à des stades précoces (alevins nourris et truitelles) et avec des densités faibles à moyennes (15 à 30 individus/100 m^2). Les résultats conduisent à conclure à une relative inefficacité des pratiques de repeuplement utilisées sans toutefois pouvoir préciser les causes réelles de cet échec. Cependant l'inefficacité du repeuplement ne semble pas en rapport avec les densités alevinées. De plus, l'utilisation de souche domestique atlantique dans des milieux torrentiels où les populations naturelles sont d'origine méditerranéenne est discutable.

Le résultat conduit à préconiser au minimum sur la zone d'étude une stratégie d'arrêt expérimental du repeuplement sachant que l'étude menée a montré que le risque d'effondrement de la pêcherie est minime compte tenu de la faible contribution des repeuplements pratiqués selon le mode actuel.

D'autres pratiques de repeuplement utilisant d'autres souches et d'autres stades de déversement pourraient être testées notamment sur des secteurs où un déficit de population naturelle est réellement mis en évidence. En effet, si le repeuplement dans un milieu où une population naturelle est bien implantée ne semble pas fonctionner, cela ne sera peut-être pas le cas dans un milieu naturellement déficitaire. Ainsi, l'accent devrait être mis en particulier sur le repérage du niveau de fonctionnalité des populations sur les diverses parties du réseau hydrographique du Fier. Une extension de la technique de fluoromarquage à l'ensemble des zones du bassin versant où persiste des repeuplements est une approche possible malgré l'importance de l'échelle spatiale concernée.

Enfin, il semble important de mieux connaître la composition et la diversité génétique spatiotemporelle des populations de truites (en place et pêchées) du bassin du Fier. La définition d'éventuelles nouvelles opérations de repeuplement devrait intégrer ces connaissances et résulter d'un dialogue entre gestionnaires et généticiens.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'ensemble de la Garderie du CSP de Haute-Savoie et la Délégation Régionale de Lyon qui ont organisé et réalisé l'ensemble des pêches électriques nécessaires à cette étude. Nous remercions également les gardes particuliers de l'AAPPMA « Annecy-Rivières » qui ont participé aux échantillonnages ainsi que les pêcheurs volontaires qui ont accepté de s'impliquer.

BIBLIOGRAPHIE

BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LE BAIL P.Y., NIHOUARN A., 1989. Population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish Biol.*, *34*, 97-110.

BAUMAN F., 1999. Entwicklung und Anwendung der Analyse von Konformationpolymorphismus als effiziente Methode zur Identifikation von mtDNA-Sequenzhaplotypen bei der Forelle. Diplomarbeit der Philosophisch - naturwissenschaftlichen Fakultat der Universitat Bern, 56 Seite.

BEAUDOU D., 1993. Impact des déversements de truites domestiques dans les populations naturelles de truites communes, *Salmo trutta fario*. Etude dynamique et génétique. Cas du bassin de l'Orb, Hérault. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 308 p.

BERG S., JÖRGENSEN J., 1991. Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo trutta* L., of wild and hatchery origin: 1. Post-stoking mortality and smolt yield. *J. Fish Biol.*, *39*, 151-169.

BREMSET G., BERG O.K., 1997. Density, size at age, and distribution of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in deep river pools. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *54*, 2827-2836.

CAUDRON A., 1998. Biologie et gestion de la truite (*Salmo trutta* L.) d'un torrent alpin : le cas du Fier (74). Rapport de DEA Société et Environnement : gestion des espaces montagnards. Institut de Géographie Alpine, Grenoble, 65 p.

CHAMPIGNEULLE A., 1978. Caractéristiques de l'habitat piscicole et de la population de juvéniles sauvages de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le cours principal du Scorff (Morbihan). Thèse 3ème cycle Biol. Anim. Fac. Sci. Univ. Rennes, 92 p.

CHAMPIGNEULLE A., MELHAOUI M., GERDEAUX D., ROJAS BELTRAN R., GILLET C., GUILLARD J., 1990. La truite commune (*Salmo trutta*) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. I. Caractéristiques de la population en place (1983-87) et premières données sur l'impact des relâchers d'alevins nourris. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, *319*, 181-196.

CHAMPIGNEULLE A., BUTTIKER B., DURAND P., MELHAOUI M., 1991. Principales caractéristiques de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Léman et quelques affluents. *In* : « *la truite : Biologie et Ecologie* ». BAGLINIÈRE J.L. et MAISSE G. (Eds.), INRA, Paris, 153-182.

CHAMPIGNEULLE A., ROJAS BELTRAN R., 2001. Le marquage des poissons. *In* : GERDEAUX D. (ed.) Gestion piscicole des grands plans d'eau, 311-346, INRA, Paris.

CRESSWELL R.C., 1981. Post-stocking movements and recapture of hatchery - reared trout released into flowing waters - a review. *J. Fish Biol.*, *18*, 429-442.

CUINAT R., 1971. Ecologie et repeuplement des cours d'eau à truites. *Bull. Fr. Piscic.*, *240*, *242*, *243*.

DEGIORGI F., CHAMPIGNEULLE A., 2000. Diagnose piscicole et mesure de l'efficacité des alevinages en truite sur le Doubs Franco-Helvétique. Rapport final Etude CSP-INRA, 119 p.

ELLIOTT J.M., 1989. The natural regulation of numbers and growth in conttrasting populations of brown trout, *Salmo trutta*, in two Lake District streams. *Freswater Biology*, *21*, 7-19.

GUYOMARD R., 1991. Diversité génétique et gestion des populations naturelles de truite commune. *In* : « *la truite : Biologie et Ecologie* ». BAGLINIÈRE J.L. et MAISSE G. (Eds.), INRA, Paris, 215-235.

JONES A.N., 1975. A preliminary study of fish segregation in salmons spawning streams. *J. Fish Biol.*, *7*, 95-104.

MESA M.G., 1991. Variation in feeding, aggression, and position choice between hatchery and wild cutthroat trout in an artificial stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, *120*, 723-727.

MEZZERA M., LARGIADER C., 2001. Evidence for selective angling of introduced trout and their hybrids in a stocked brown trout population. *J. Fish Biol.*, *59*, 287-301.

OMBREDANE D., RICHARD A., 1990. Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles chez les smolts de truite de mer (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, *319*, 224-238.

POTEAUX C., BERREBI P., 1997. Intégrité génomique et repeuplement chez la truite commune du versant méditerranéen. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, *344/345*, 309-322.

ROJAS BELTRAN R., CHAMPIGNEULLE A., VINCENT G., 1995a. Mass-marking of bone tissue of *Coregonus lavaretus* L. and its potential application to monitoring the spatio-temporal distribution of larvae, fry and juveniles of lacustrine fishes. *Hydrobiologia*, *300/301*, 399-407.

ROJAS BELTRAN R., GILLET C., CHAMPIGNEULLE A., 1995b. Immersion mass-marking of otoliths and bone tissue of embryos, yolk-sac fry fingerligs of artic charr *Salvelinus alpinus* L. *Nordic Journal of Freshwater Research*, *71*, 411-418.

SKROCHOWSKA S., 1969. Migrations of the sea trout (*Salmo trutta*), brown trout, and their crosses. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, *16*, 125-192.

SPRENT P., 1992. Pratique des statistiques non paramétriques. INRA (Eds), Paris, 294 p.

THIBAULT M., 1983. Les transplantations de Salmonidés d'eau courante en France, saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et truite comune (*Salmo trutta* L.). *C.R. Soc. Biogeogr.*, *59*, 405-420.

TSUKAMOTO K., KUWADA H., HIROKAWA J., OYA M., SEVIKA S., FUJIMOTO H., IMAIZUMI K., 1989. Size-dependent mortality of red sea-bream (*Pagrus major*) juveniles released with fluorescent otolith-tags in New-Bay, Japan. *J. Fish Biol.*, *35*, 59-69.

WILLIAM H., BEYER P.D., 1986. CRC Hanbook of Tables for Probability and Statistics. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.

Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta*) à l'aide de l'alizarine red S

par

Arnaud CAUDRON (1) & Alexis CHAMPIGNEULLE (2)

RÉSUMÉ. - L'article décrit la pratique à grande échelle du fluoromarquage en masse des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) par un bain de 3 h dans une solution à 100 mg/L d'alizarine red S. La méthodologie de traitement des otolithes (sagittae) en laboratoire pour détecter les poissons marqués est précisée. Les suivis de lots témoins montrent un marquage pour 100% des individus traités avec une pérennité minimale de la marque de 5 ans. Les résultats d'un test de double marquage réalisé en début et fin de la période de résorption vitelline montrent la possibilité de distinguer au moins deux lots au stade précoce d'alevin vésiculé. L'expérimentation réalisée en grandeur réelle démontre la faisabilité technique de l'utilisation de cette technique de marquage pour évaluer à grande échelle des pratiques de repeuplement qui sont l'objet d'un vif débat international. Les avantages et inconvénients de la technique de marquage sont discutés dans cette perspective.

ABSTRACT. - Large-scale otolith fluoromarking of sac fry of brown trout (*Salmo trutta*) with alizarin red S.

The paper describes the practice at a large scale of otolith fluoromarking in yolk sac fry brown trout (*Salmo trutta* L.) by a 3-hour bath in an alizarin red S solution of 100 mg/L. The methodology of otolith (sagittae) treatment to detect marked fish is detailed and validated. Control batch analysis demonstrated the marking of 100% of fish treated. The results of a double marking at the beginning and at the end of yolk sac resorption demonstrated the possibility to distinguish two batches at the precocious yolk sac stage. This experiment demonstrated the possibility to evaluate at a large scale stocking practices, which are the object of an important international debate. Advantages and disadvantages of the otolith mass marking method are discussed in such a perspective.

Key words. - Salmonidae - *Salmo trutta* - Brown trout - Marking - Otoliths - Alizarin red.

De nombreuses techniques de marquage de poissons existent et sont régulièrement utilisées pour améliorer les connaissances sur la biologie et l'écologie des espèces ou sur la gestion des populations naturelles (Parker *et al*., 1990 ; Nielsen, 1992 ; Champigneulle et Rojas Beltran, 2001). Parmi celles-ci, les techniques de fluoromarquage en masse des otolithes, notamment chez les salmonidés, connaissent une évolution et un développement importants en raison de leur aptitude pour le marquage de grandes quantités d'individus à des stades précoces. Le chlorohydrate de tetracycline (CHTC) a communément été utilisé avec succès comme fluoromarqueur chez plusieurs espèces de poissons (Dabrowski et Tsukamoto, 1986 ; Nagiec *et al*., 1988 ; Ruhlé et Grieder, 1989 ; Alcobendas *et al*., 1991 ; Rojas Beltran *et al*., 1995a, 1995b). Cependant, en raison de son pouvoir antibiotique, son usage a été fortement réglementé dans certains pays ces dernières années (Panfili *et al*., 2002). Ainsi, l'utilisation d'autres fluoromarqueurs, dont la calcéine (Meunier et Boivin, 1978 ; Mohler, 1997, 2003), l'alizarine complexone (Tsukamoto *et al*., 1989a, 1989b ; Beckmann et Schulz, 1996) puis plus récemment l'alizarine red S (ARS) (Blom *et al*., 1994 ; Nagiec *et al*., 1995), moins chère que l'alizarine complexone, s'est développée. Meunier et Boivin (1978) avaient déjà montré que le squelette de poissons vivants pouvait être marqué par une injection intrapéritonéale d'ARS. Mais ce n'est que plus tard que des premières études à petite ou moyenne échelle (Nagiec *et al*., 1995 ; Eckmann *et al*., 1998 ; Caudron et Champigneulle, 2002) ont montré la possibilité d'utiliser le fluoromarquage des otolithes à l'ARS en balnéation pour des suivis de déversements de stades précoces de poissons en milieu naturel.

Le but du présent article a été de : (1) décrire la pratique à grande échelle du fluoromarquage en masse des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) par un bain de 3 h dans une solution à 100 mg/L d'alizarine red S. Ce marquage a concerné pendant trois années consécutives la totalité (3 millions d'alevins par an) des déversements de truite pratiqués dans l'ensemble des rivières de la Haute-Savoie en France ; (2) détailler la méthodologie de traitement des otolithes (sagittae) en laboratoire pour détecter les poissons marqués ; (3) évaluer la qualité et la pérennité du fluoromarquage des otolithes à l'ARS ainsi que la fia-

(1) Fédération de Haute-Savoie pour la pêche et la protection du milieu aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St-Martin-Bellevue, FRANCE. [a.caudron@wanadoo.fr]

(2) INRA - CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon CEDEX, FRANCE.

bilité de la lecture des marques en microscopie à épifluorescence ; (4) réaliser un essai préliminaire visant à tester chez la truite la faisabilité de créer des marques distinctes par balnéation à l'ARS en début et/ou en fin de la période de résorption vitelline ; (5) discuter, à partir de l'expérience acquise, les avantages et inconvénients de la technique utilisée ainsi que les perspectives qu'elle offre en termes d'évaluation à grande échelle du repeuplement, pratique de gestion faisant l'objet d'un vif débat international.

MÉTHODOLOGIE

Présentation de la technique de marquage

Principe

Le colorant utilisé est l'alizarine red S (ARS) ($C_{14}H_7O_7SNa$) qui se présente sous la forme d'une poudre rouge ou orangée. L'alizarine red S est un produit certifié par la Biological Stain Commission (USA) pour le marquage vital des petits vertébrés et pour différencier os et cartilage chez les embryons de mammifères. Elle est retenue *in vivo* de façon durable dans les tissus squelettiques.

La méthode de marquage testée à grande échelle a été choisie à la suite de plusieurs essais réalisés à la Station INRA de Thonon (Champigneulle et Rojas Beltran, 2001). Elle consiste en une balnéation de 3 h des alevins vésiculés de truite (*Salmo trutta*) au cours de la période de résorption de la vésicule vitelline, dans une solution à 100 mg/L d'ARS. A ce stade, le colorant se fixe de façon stable (vraisemblablement par chélation avec les ions calcium) au niveau des otolithes qui sont alors les seules parties calcifiées de l'organisme.

Mode opératoire pour la pratique à grande échelle

L'utilisation à grande échelle de la technique a consisté à marquer au stade alevin vésiculé durant 3 années consécutives (2002-2003-2004) la totalité des alevins de truite commune produits sur le département de la Haute-Savoie par les piscicultures associatives. Ainsi, environ 3 millions d'alevins par an ont été marqués par cinq pisciculteurs différents dans six piscicultures utilisant deux pratiques d'incubation, en clayettes ou directement dans des auges d'incubation. Les marquages dans les 6 établissements concernés ont été étalés sur la période février-avril à des températures d'eau allant de 2 à 10°C selon les lots ou les piscicultures.

Une visite préalable de ces piscicultures a permis, pour chacune d'entre elles, de préciser le volume d'eau (selon les cas : 70, 150, 160, 220, 320 et 340 L) des différentes auges utilisées pour le marquage et d'établir les quantités de colorants nécessaires dans chaque cas pour obtenir une solution colorante à 100 mg d'ARS/L. Afin de garantir cette concentration pour toutes les opérations de marquage, des flacons de colorants correspondants à chaque cas ont été préparés en laboratoire et distribués à chaque pisciculteur. Sur chaque site, une formation du pisciculteur au protocole et aux précautions d'emploi a été réalisée en effectuant le premier marquage avec lui. Les pisciculteurs ont ensuite pratiqué seuls les marquages suivants.

Les opérations du marquage se sont enchaînées comme suit :

L'auge d'incubation contenant les alevins à traiter est préparée. Son alimentation en eau est coupée et le système de vidange est totalement étanchéifié. Un système d'oxygénation simple de l'eau est mis en place pour éviter les risques d'asphyxie.

Après l'avoir dilué dans 10 L d'eau, la quantité prédosée d'ARS, correspondant au volume utilisé, est introduite progressivement dans l'auge. Le bain colorant, contenant une concentration finale d'ARS égale à 100 mg/L, est homogénéisé par brassage manuel. Afin d'assurer une répartition optimale du colorant pendant toute la durée de la balnéation, un système de circulation d'eau en circuit fermé à l'aide d'une pompe peut être installé.

Après 3 h de balnéation, la circulation normale de l'eau est progressivement rétablie ce qui permet d'évacuer lentement le colorant et de retrouver progressivement une eau claire.

Dans le cas d'une résorption en clayettes, il est aussi possible de réserver une auge ou un bassin spécifiquement pour le marquage et de simplement déplacer les clayettes contenant les alevins.

Taux de marquage et pérennité des marques

Les objectifs de l'étude ainsi que son échelle de travail ont nécessité de s'assurer de la qualité des marquages réalisés et de la pérennité des marques obtenues. Un protocole de suivi de lots marqués, adapté aux contraintes des différentes piscicultures et aux pratiques de repeuplement, a été mis en place (Tab. I).

Pour trois piscicultures (P1, P2 et P3) pouvant garder des alevins au-delà de la phase de résorption, des prélèvements au hasard d'environ 50 spécimens 0^+ ont été réalisés en automne, directement dans les auges.

Pour les trois autres établissements (P4, P5 et P6) ne pouvant pas garder d'alevins en phase de grossissement et pratiquant des repeuplements précoces, le contrôle du marquage au stade 0^+ a été réalisé sur des lots témoins déversés en milieu naturel. Ainsi, 5 secteurs isolés répartis sur différents ruisseaux ont été sélectionnés selon les deux critères suivants : (1) absence totale de recrutement naturel et (2) impossibilité d'être naturellement colonisés via l'amont ou l'aval par une population déjà présente dans le milieu. Cinq lots témoins d'alevins marqués ont été introduits au printemps sur ces secteurs qui ont ensuite été échantillonnés (17 à 100 individus 0^+ prélevés selon les secteurs) par pêche électrique à l'automne.

Un échantillonnage complémentaire d'environ 50 spécimens 1^+ par lot a été pratiqué sur deux lots témoins gardés dans deux piscicultures.

Enfin, pour s'assurer de la pérennité à long terme de la marque, des individus plus âgés (3^+ et 4^+) ont été prélevés dans une des piscicultures gardant depuis plusieurs années un lot témoin de truites marquées selon la même technique.

Pour préciser la fiabilité de l'étape de lecture, tous les lots témoins échantillonnés dans les différentes piscicultures et aux différents stades, ont été lus par deux observateurs différents. Chaque observateur a classé les otolithes observés en 3 catégories possibles : otolithe non marqué, otolithe marqué et otolithe aberrant illisible.

En outre, un test de double lecture a également été réalisé sur 11 lots provenant de prélèvements de 0^+ en milieu naturel sur des sites repeuplés 6 mois auparavant avec des alevins marqués (Tab. I). Les truitelles échantillonnées ont été conservées au congélateur à -18°C. Leur âge a été déterminé par scalimétrie. Les lots de juvéniles 0^+ étaient susceptibles de contenir dans des proportions inconnues pour les deux observateurs des individus marqués et non marqués. Pour chacun des lots, les classements vis-à-vis du marquage réalisés par les deux observateurs ont été confrontés pour chaque truitelle 0^+.

Tableau I. - Caractéristiques des différents lots de poissons étudiés pour la validation du marquage à grande échelle d'otolithe de truite à l'alizarine RedS et pour les essais préliminaires de double marquage. *[Characteristics of different trout batches studied for the large scale validation of otolith marking with Alizarine red S and for preliminary trials of double marking.]*

Origine du lot	Lot	Pisciculture	Classe d'âge	Effectif
Lots témoins gardés en pisciculture	T1	P1	0+	51
	T2	P2	0+	49
	T3	P3	0+	51
	T4	P1	1+	48
	T5	P3	1+	49
	T6	P1	3+/4+	43
Lots témoins gardés en milieu naturel	T7	P4	0+	49
	T8	P4	0+	42
	T9	P5	0+	100
	T10	P5	0+	23
	T11	P6	0+	17
Total lots témoins				522
Lots échantillonnés en automne sur des rivières repeuplées 6 mois auparavant avec des alevins marqués	M1	P1	0+	77
	M2	P1	0+	54
	M3	P2	0+	15
	M4	P3	0+	58
	M5	P3	0+	69
	M6	P4	0+	70
	M7	P4	0+	35
	M8	P5	0+	44
	M9	P5	0+	63
	M10	P6	0+	84
	M11	P6	0+	56
Total lots rivière				625
Lots pour marquage différenciel en début et/ou fin de résorption	A	P2	0+	43
	B	P2	0+	35
	C	P2	0+	29

Essai de multimarquage

En complément du marquage à grande échelle, des essais de marquage à deux périodes différentes au cours de la phase de résorption de la vésicule vitelline ainsi qu'un double marquage ont été réalisés afin de tester la possibilité de distinguer plusieurs lots.

Ainsi, 3 lots expérimentaux ont été constitués (Tab. I) :

Lot A : 1 seul marquage réalisé en début de période de résorption à 10°C-jour après éclosion des œufs.

Lot B : 1 seul marquage réalisé en fin de période de résorption à 220°C-jour après éclosion des œufs.

Lot C : 2 marquages réalisés l'un en début et l'autre en fin de période de résorption respectivement à 10°C-jour et 220°C-jour après éclosion des œufs.

Après marquage, l'élevage des lots a été poursuivi jusqu'au stade jeune truitelle (4-5 cm) et des échantillons ont été examinés par deux observateurs selon la procédure décrite ci-dessus.

Extraction des otolithes (sagittae) et recherche du fluoromarquage

Les principales phases de l'extraction et de la recherche de marque sur les otolithes (2 sagittae) sont précisées ci-dessous.

Découpe et enlèvement, avec des ciseaux, de la moitié inférieure de la tête partiellement décongelée.

Découpage en deux (plan sagittal) de la moitié supérieure de la tête. Dans le cas de petites truites, on peut faciliter la symétrie de cette découpe en faisant entrer la pointe inférieure d'un ciseau dans le canal rachidien. Ce mode de découpe sépare et sectionne les capsules contenant les sagittae qui, une fois le cerveau enlevé, sont alors directement accessibles avec des pinces fines dans chaque demi-section de la partie supérieure de la tête.

Extraction des sagittae à l'aide de pinces fines. Après avoir enlevé les matières organiques résiduelles sur un papier absorbant les otolithes sont placés à sec dans un tube eppendorf de 1,5 ml.

Collage de chaque otolithe (côté gouttière "sulcus acusticus" contre la lame) sur une lame de verre mince à l'aide d'une thermocolle (colle Crystalbonb Aremco n° 509) liquéfiée dans une coupelle en pyrex placée sur une plaque chauffante réglée à 220-

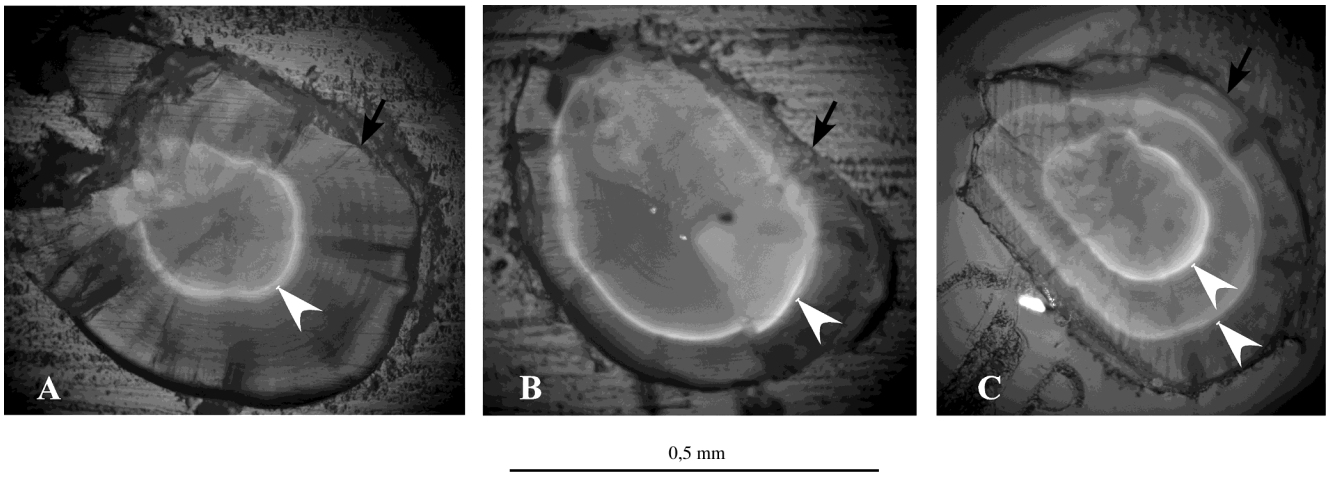


Figure 1. - Photographies, en microscopie à épifluorescence, des anneaux de marquage obtenus sur des otolithes (sagittae) de truite commune par une balnéation de 3 h dans une solution d'Alizarine red S à 100 mg/L. Flèches blanches : localisation des anneaux de marquage. Flèches noires : contour de l'otolithe. **A** : Marque obtenue par balnéation en début de période de résorption vitelline. **B** : Marque obtenue par balnéation en fin de période de résorption vitelline. **C** : Double marquage obtenu par balnéation en début et en fin de période de résorption. *[Pictures in epifluorescence microscopy of marking rings obtained in otoliths (sagittae) of brown trout immersed during 3 h in a 100 mg/L solution of Alizarine red S. White arrows: marking rings. Black arrows: the otolith outline.* ***A****: Mark produced by an immersion at the beginning of yolk sac resorption.* ***B****: Mark produced by an immersion at the end of yolk sac resorption.* ***C****: Otolith with two marks produced by two immersions at the beginning and at the end of yolk sac resorption.]*

230°C. Durant, cette étape, il est recommandé de limiter les bulles d'air existantes, celles-ci pouvant émettre une fluororescence parasite.

Polissage des otolithes sur des papiers abrasifs de granulométrie différente (Escil PSA G 400, G 800 et G 1200). Le polissage est suivi par plusieurs contrôles sous microscope, en lumière naturelle afin d'atteindre et de ne pas dépasser le centre de l'otolithe.

Identification de la présence éventuelle d'une marque par lecture de l'otolithe en microscopie à épifluorescence. Lorsque l'otolithe a été marqué, celui-ci montre en son centre un disque ou un anneau (selon la précocité du marquage et/ou le positionnement du plan de polissage par rapport au nucléus) apparaissant rouge fluorescent (jeu de filtres Zeiss n°15 : BP 546/12, FT 580, LP 590). Les marques obtenues en utilisant de fortes concentrations d'ARS peuvent parfois être détectables en lumière naturelle. Cependant, avec le type de marquage pratiqué dans la présente étude, il est préconisé d'utiliser systématiquement la microscopie à épifluorescence.

RÉSULTATS

Fiabilité de la technique de marquage

Les observations faites dans toutes les piscicultures concernées par le marquage ont montré que la mortalité postmarquage est restée inférieure à 5‰ et non différente de la mortalité observée sur des lots comparables non marqués. Les trois années de pratique dans 6 piscicultures différentes et sur plusieurs millions d'alevins sans observer de surmortalité en pisciculture montrent que cette méthode de marquage à l'ARS ne provoque pas, ou très peu, de mortalité postmarquage chez les alevins vésiculés de truite.

Les résultats de double lecture obtenus sur les 11 lots témoins gardés en pisciculture ou en milieu naturel sont entièrement concordants, quelle que soit la classe d'âge, entre les deux observateurs. De même, aucun désaccord de lecture entre les deux observateurs n'a été relevé sur les 11 échantillons de juvéniles 0^+ prélevés au hasard sur des rivières repeuplées.

Ces observations confirment la bonne qualité et la lisibilité des marques à l'ARS (Fig. 1) selon la technique décrite et garantissent ainsi la fiabilité de celle-ci.

Pour les 522 poissons des 11 lots témoins, 512 soit 98% présentaient au moins un otolithe normalement calcifié dans sa partie centrale permettant de déterminer la présence ou l'absence d'un marquage à l'ARS. Selon les deux observateurs, la totalité de ces poissons marqués au stade alevin vésiculé, quelle que soit l'origine du lot et la classe d'âge, a montré une marque bien visible sans possibilité d'erreur au filtre ARS.

Dans le cas de deux lots échantillonnés dans la même pisciculture au stade 0^+ (cohorte 2003) et 1^+ (cohorte 2002), respectivement 4% et 16% d'otolithes aberrants se sont révélés illisibles. Ces derniers semblent présenter une structure anormalement cristallisée et ne permettent pas de retrouver une marque laissée par l'ARS. Sur ces mêmes lots, les individus présentant un otolithe non aberrant avaient tous une marque de très bonne qualité.

La marque est pérenne puisque 100% des individus marqués au stade alevin vésiculé montrent encore une marque nettement lisible aux stades 3^+ et 4^+.

L'ensemble de ces résultats indique que cette technique de marquage en masse est performante et particulièrement adaptée aux suivis spatio-temporels du repeuplement. Elle permet de marquer 100% des individus de façon pérenne avec une qualité de marque permettant son identification sans ambiguïté.

Essai de multimarquage

Quelle que soit l'époque du marquage, en début ou fin de résorption de la vésicule vitelline, le taux d'individus marqués est de 100%.

Dans le cas du lot C qui a subi deux marquages, les doubles marques sur les otolithes sont nettement visibles (Fig. 1). Elles ont été repérées sans ambiguïté (présence de deux anneaux distincts) par les deux observateurs sur tous les individus. Les marques laissées par l'ARS apparaissent suffisamment fines et séparées pour discriminer les deux anneaux. Ainsi, les individus de ce lot sont très nettement distinguables de ceux des autres lots, A et B, qui ont subi un seul marquage. En revanche, la distinction entre ces deux derniers, n'apparaît pas immédiate par simple observation microscopique directe. Au moment des opérations de marquage, la taille des otolithes des individus du lot A et celle des individus du lot B est sensiblement différente puisque les deux balnéations ont été réalisées à 210°C-jours d'intervalle. Cette différence se traduit, en microscopie à épifluorescence, par une marque en anneau plus ou moins éloignée du nucleus selon la période du marquage. Cependant, cette différence de taille des anneaux de marquage entre les lots A et B n'est pas suffisamment directement perceptible sous microscope pour permettre de les distinguer sans effectuer des mesures supplémentaires.

DISCUSSION

A partir de l'expérience acquise dans la présente étude, il apparaît utile de discuter des possibilités et des limites de la technique de marquage par balnéation à l'ARS en la confrontant à la littérature, en particulier dans le domaine du marquage en masse à des stades précoces et pour une utilisation à grande échelle.

Faisabilité et fiabilité de la technique de marquage en masse à grande échelle

Les résultats obtenus dans la présente étude ont montré que la technique de marquage des otolithes à l'ARS utilisée à grande échelle est effective à 100% pour la totalité des alevins vésiculés de truite avec une pérennité minimale de 4-5 ans (100 % de marqués). Par ailleurs, l'étude montre qu'aucune erreur n'a été constatée lors de la phase de lecture de l'otolithe en microscopie à épifluorescence. Plusieurs études réalisées sur d'autres espèces font également état d'une bonne pérennité du marquage à l'alizarine. Nagiec *et al*. (1995) observent une pérennité du marquage allant jusqu'à 718 jours pour des ombres communs (*Thymallus thymallus*) marqués au stade de larves de 14-15 mm dans un bain de 3-4 h dans une solution de 70 mg d'ARS/L. Champigneulle et Cachera (données non publiées), pour un lot de corégones (*Coregonus lavaretus*) marqué à un stade très précoce (juste avant l'éclosion) par un bain de 3 h dans une solution d'ARS à 200 mg/L ont obtenu un taux final d'individus marqués à 3 ans de 100%. De même, Eckmann *et al*. (1998) signalent une bonne qualité et une bonne pérennité (jusqu'à 620 jours) du marquage de larves de corégone (*Coregonus albula*) en balnéation de 3 h dans une solution à 100 mg ARS/L.

La méthode de marquage en masse d'alevins vésiculés de truite commune à l'alizarine red S décrite ici apparaît performante et fiable et semble particulièrement bien adaptée aux objectifs d'études à grande échelle visant à suivre des d'individus introduits en masse en milieu naturel.

Tout d'abord le fait que le mode opératoire proposé se révèle facile d'emploi et surtout aisément transmissible après une formation simple, permet d'entreprendre des marquages par différents opérateurs dans différentes structures sans mettre en doute la réussite de chaque opération. La concentration de 100 mg/L et la durée de balnéation de 3 h sont un bon compromis. La concentration utilisée est suffisamment forte pour permettre un marquage en 3 h tout en évitant des mortalités au marquage notées par certains auteurs à des concentrations d'ARS plus élevées (Blom *et al*., 1994 ; Beckman et Schulz, 1996 ; Eckmann *et al*., 1998). Blom *et al*. (1994) ont marqué avec succès (100% de marqués et faible mortalité) des larves de morue (*Gadus morhua*) par une balnéation de 24 h dans une solution d'ARS à 100 mg/L, mais des concentrations supérieures (200 et 400 mg/L) avec la même durée ont provoqué d'importantes mortalités. Beckman et Schulz (1996) obtiennent un marquage fiable (100% de marqués, mortalité faible, persistance minimale de 160 jours) sur des larves de meunier noir (*Catostomus commersoni*) par une balnéation de 12 ou 24 h dans une solution d'ARS de 200-300 mg/L, mais une mortalité significative a été observée à partir de 400 mg/L. Pour des larves de corégone (*Coregonus albula*), Eckmann *et al*. (1998) ont obtenu des mortalités faibles à 100 mg ARS/l pendant 3 h et des mortalités plus fortes (10-100%) à 150-300 mg ARS/L.

La concentration de 100 mg/L reste suffisamment faible pour ne pas nécessiter un ajustement du pH. La durée de 3 h de balnéation est compatible avec l'organisation du travail en pisciculture et permet de mener et de surveiller 2 à 3 séries de marquages par jour.

Les techniques alternatives de balnéation avec choc

osmotique (CHTC : Alcobendas *et al*., 1991 ; calcéine : Mohler, 2003) ont l'avantage d'être très courtes mais elles nécessitent une plus étroite surveillance du comportement des alevins vésiculés. La balnéation à la tétracycline avec choc osmotique a cependant été utilisée avec succès dans plusieurs suivis écologiques de populations d'anguille (Alcobendas *et al*., 1991 ; Meunier, 1994) ou d'évaluation de repeuplements en truite (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al*., 2002). Cette dernière technique, bien que permettant un marquage à 100% et durable, a cependant l'inconvénient de provoquer sur des alevins vésiculés de truite des mortalités postmarquage pouvant atteindre 10 à 15% (Champigneulle, données non publiées). Ces taux de mortalité sont difficilement acceptables dans le cas d'opérations de marquage de plusieurs millions d'individus car ils peuvent se traduire par la mort de plusieurs centaines de milliers de poissons. De plus, l'usage de ce colorant antibiotique pouvant générer de fortes résistances bactériennes, a été fortement réglementé ces dernières années (Panfili *et al*., 2002).

L'alizarine complexone a déjà été employée avec succès à grande échelle (Tsukamoto *et al*., 1989a, 1989b) chez plusieurs espèces. L'intérêt de l'utilisation de l'ARS est de fournir des résultats comparables à ceux qui sont obtenus avec l'alizarine complexone mais avec un coût significativement moindre (Blom *et al*., 1994 ; Beckman et Schulz, 1996) ce qui est important pour ces opérations de marquage de grande envergure, comme c'est le cas de la présente étude.

Possibilités de multimarquage

L'étude a montré la possibilité de distinguer très nettement deux lots par balnéation simple ou double pendant la période de résorption. Au cours de cette période, deux balnéations pratiquées à un intervalle de 210°C-jour permettent en effet d'obtenir deux anneaux de marquage distincts sans chevauchement. Ce type de marque multiple, déjà obtenu au stade alevin vésiculé chez les salmonidés (Tsukamoto *et al*., 1989a) avec d'autres marqueurs (tétracycline et alizarine complexone), s'avère donc également possible avec l'ARS.

Une observation directe en microscopie à épifluorescence permet de faire aisément la distinction entre les lots simplement marqués et doublement marqués. En revanche, pour différencier les deux lots d'individus marqués en début et en fin de période de résorption, il serait nécessaire d'envisager une étape supplémentaire de prises de micromesures sur écran afin de caractériser la position des marques par rapport au nucleus. A notre connaissance, de tels travaux n'ont pas encore été publiés et des investigations complémentaires seraient donc à entreprendre pour permettre de distinguer sans erreur les lots marqués en début et en fin de résorption.

Dans le cas d'espèces à longue période de résorption (comme les espèces de salmonidés à gros œufs) ces variantes dans les techniques de marquage des otolithes à l'ARS permettraient de différencier dès les stades précoces deux à trois groupes différents. Ceci élargirait encore le champ d'application du fluoromarquage à l'ARS.

Limites

La principale limite des diverses techniques de fluoromarquage des otolithes est la nécessité de devoir sacrifier le poisson pour rechercher la présence éventuelle d'une marque. La méthode est donc mieux adaptée aux études portant sur les pêcheries (poissons pêchés et prélevés par les pêcheurs) que sur la fraction non exploitée des populations. Des études récentes utilisant la calcéine en balnéation suggèrent des résultats prometteurs. En effet, elles présentent l'avantage de permettre la détection du marquage sur des poissons vivants. Ainsi, Mohler (1997), après une balnéation de 48 h d'alevins vésiculés (60 jours après éclosion) de saumon atlantique dans une solution de 150 et 250 mg/L de calcéine, obtient des taux d'individus marqués à 234 jours post-immersion de respectivement 93 et 97%. L'auteur signale que les marques obtenues avec un bain à 250 mg/L sont plus facilement visibles mais le taux de mortalité est cependant plus élevé (18%). Depuis, Mohler (2003) a montré également la possibilité de marquer des alevins vésiculés de saumon atlantique par 2 balnéations successives : une première balnéation de 3 mn 1/2 dans une solution salée à 5% de NaCl suivie d'un rapide bain de rinçage avant de pratiquer une deuxième balnéation de 3 mn 1/2 dans une solution à 1% de calcéine. L'utilisation d'un détecteur de calcéine permettait de repérer de façon non létale la présence d'une marque visible sur les rayons de nageoires 47 jours après le marquage. Cependant, ces techniques de marquage utilisant la calcéine ainsi que les méthodes de lecture non létales sont encore insuffisamment validées pour envisager leur utilisation dans le cadre de suivis à grande échelle et à long terme. Par ailleurs, l'utilisation de la calcéine, marqueur se fixant dans les écailles et rayons de nageoires, reste à être autorisée pour des poissons de consommation (Mohler, 2003).

Le deuxième principal inconvénient de la technique de fluoromarquage des otolithes est que le repérage de la marque n'est pas immédiat et qu'il nécessite un travail relativement important en laboratoire (dissection du poisson et préparation de l'otolithe) ainsi que l'utilisation d'un microscope à épifluorescence.

Enfin, encore peu d'études ont comparé le comportement, la croissance et la survie entre individus marqués et non marqués aux otolithes après leur relâcher en milieu naturel. Un travail de Meunier et Boivin (1978) a montré qu'il était possible de concilier un bon marquage des tissus osseux de la truite avec l'alizarine sans affecter sa croissance. Une étude de Mohler *et al*. (2002) montre que des alevins de saumon atlantique avec les otolithes marqués à la calcéine n'étaient pas soumis davantage à la prédation des ombles de fontaine sauvages comparativement à des alevins non marqués.

Comme dans le cas de tout autre fluoromarqueur des otolithes, par précaution, lors de changement de fournisseur d'ARS ou de lot de fabrication, il est recommandé de réaliser un essai préalable à petite échelle pour vérifier l'innocuité du traitement et la qualité de la marque produite.

Cas des otolithes totalement aberrants

La présente étude a révélé sur des lots témoins issus d'une pisciculture quelques cas d'otolithes anormalement cristallisés pour lesquels il a été impossible d'observer une marque. L'existence de faibles taux d'otolithes anormalement calcifiés (otolithes dits cristallins selon Morales-Nin, 2000) a été décrite dans la littérature chez plusieurs espèces de salmonidés : *Oncorhynchus mykiss* (Mugiya, 1972 ; Campana, 1983), *Oncorhynchus tshawytsha* (Gauldie, 1986). La zone aberrante peut être constituée d'un dépôt de calcite (Strong *et al*., 1986 ; Morales-Nin, 2000) ou de vatérite (Mugiya, 1972 ; Campana, 1983 ; Gauldie, 1986) au lieu d'aragonite. Ces études font principalement mention d'otolithes partiellement aberrants pour lesquels il persiste une zone centrale normale conservant l'aptitude à retenir le marquage pratiqué précocement au stade alevin vésiculé.

En revanche, les otolithes totalement aberrants observés dans la présente étude ont une apparence homogène entièrement translucide. Contrairement aux otolithes normaux ou partiellement cristallins, il a été impossible de mettre en évidence la marque à l'ARS. Ces cas restent cependant extrêmement rares. En effet, Caudron et Champigneulle (données non publiées) ont observé, sur plusieurs milliers de poissons étudiés, un faible taux (0,6%) d'otolithes totalement cristallins. De plus, ce phénomène semble d'autant plus marginal que tous les cas relevés proviennent de la même pisciculture et qu'aucun autre cas n'a été observé sur des lots prélevés en milieu naturel. A ce sujet Campana (1983), trouve plus d'otolithes partiellement aberrants chez des poissons d'élevage que chez les poissons sauvages.

Selon Panfili *et al*. (2002) les otolithes ne semblent pas sujets à des résorptions minérales même si Mugiya et Uchimara (1989) ont observé quelques rares cas de résorption, uniquement périphérique et en cas de stress extrême. Il apparaît plus probable que l'absence de marquage à l'ARS sur ce type d'otolithe soit plutôt dû à un défaut de fixation de l'ARS plutôt qu'à un phénomène de remaniement postmarquage.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Le présent travail a permis, sur le plan méthodologique, de tester la mise en œuvre à grande échelle d'une technique qui s'était révélée satisfaisante et fiable à petite échelle. La faisabilité du changement d'échelle a été montrée par le marquage durant trois années de suite de plusieurs millions d'alevins vésiculés (destinés au repeuplement des rivières sur l'ensemble de la Haute-Savoie), avec diverses origines d'œufs et dans plusieurs piscicultures. Ceci montre une certaine robustesse et fiabilité de la méthodologie de marquage de masse employée à grande échelle.

La réussite de ces opérations de marquages et le fait que la totalité des poissons introduits dans le milieu naturel soit marquée permettent de connaître avec certitude, sur un vaste réseau hydrographique, l'origine (repeuplée ou naturelle) des individus présents dans les populations en place ou exploitées. Par ailleurs il devient possible de comparer les caractéristiques et la dynamique spatio-temporelle de ces deux composantes du recrutement dans les populations en place et dans les pêcheries. Les premiers travaux réalisés sur ce sujet (Caudron et Champigneulle, 2002 ; Champigneulle *et al*., 2002 ; Champigneulle et Cachera, 2003) montrent que le travail à plus grande échelle rend plus aisée la recherche des facteurs explicatifs des fortes variations interstations (0 à 100%) observées dans la contribution des poissons alevinés.

La possibilité de marquer à l'ARS différemment plusieurs lots rend possible : les études de comparaison de la contribution spatio-temporelle du repeuplement selon les différents types de pratiques utilisés (souches de poisson, stades et époques de déversement) et selon les caractéristiques des milieux récepteurs ; l'analyse comparative des caractéristiques des poissons issus du recrutement naturel et de ceux qui ont été introduits (taille, croissance, morphologie, coefficient de condition) et le suivi de leur évolution dans le temps ; la méthodologie peut contribuer à des programmes de biologie de la conservation, même en situation de repeuplement. En effet, le marquage de la totalité de la fraction repeuplée permet le repérage de populations naturellement fonctionnelles se traduisant par une faible contribution des individus marqués.

De plus, la pérennité de la marque jusqu'à un âge élevé permet d'envisager le suivi des poissons marqués jusqu'au stade adulte et dans les captures par pêche à la ligne, ce qui peut permettre d'optimiser la gestion des pêcheries.

Remerciements. - Nous tenons à remercier l'ensemble des pisciculteurs des associations de pêche qui ont réalisé avec rigueur les marquages. Cette étude a bénéficié d'une aide financière du Conseil général de Haute-Savoie. Les auteurs souhaitent rendre hommage à R. Rojas-Beltran, décédé en 1997 (voir *Cybium*, 1998, 22: 3-4), qui a initié à la station INRA de Thonon les premières expérimentations de marquage en masse de juvéniles de salmonidés avec l'alizarine red S.

RÉFÉRENCES

ALCOBENDAS M., LECOMTE F., CASTANET J., MEUNIER F.J., MAIRE P. & M. HOLL, 1991. - Technique de marquage en masse des civelles (*Anguilla anguilla*) par balnéation rapide dans un fluorochrome. Application au marquage à la tétracycline de 500 kg de civelles. *Bull. Fr. Pêch. Piscic*., 321: 43-54.

BECKMAN D.W. & R.G. SCHULZ, 1996. - A simple method for marking fish otoliths with alizarin compounds. *Trans. Am. Fish. Soc*., 125: 146-149.

BLOM G., NORDEIDE J.T., SVASAND T. & A. BORGE, 1994. - Application of two fluorescent chemicals, alizarin complexone and alizarin red S, to mark otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquacult. Fish. Manag*., Suppl. 1: 229-243.

CAMPANA S.E., 1983. - Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch. Comp. Biochem. Physiol*., 75A: 215-220.

CAUDRON A. & A. CHAMPIGNEULLE, 2002. - Évaluation spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisés à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). *Bull. Fr. Pêch. Piscic*., 365/366: 455-469.

CHAMPIGNEULLE A. & R. ROJAS BELTRAN, 2001. - Le marquage des poissons. *In*: La Gestion piscicole des Grands Plans d'Eau (Gerdeaux D., ed.), pp. 311-346. Paris: INRA.

CHAMPIGNEULLE A., DEGIORGI F., RAYMOND J.-C. & S. CACHERA, 2002. - Dynamique spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en stades précoces de truite (*Salmo trutta* L.) dans la population en place et dans la pêche sur le Doubs franco-suisse. *Bull. Fr. Pêch. Piscic*., 365/366: 471-485.

CHAMPIGNEULLE A. & S. CACHERA, 2003. - Evaluation of large-scale stocking of early stages of brown trout, *Salmo trutta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fish. Manag. Ecol*., 10: 79-85.

DABROWSKI K. & K. TSUKAMOTO, 1986. - Tetracycline tagging in coregonid embryos and larvae. *J. Fish Biol*., 29: 691-698.

ECKMANN R., CZERKIES P., HELMS C. & K. KLEIBS, 1998. - Evaluating the effectiveness of stocking vendace (*Coregonus albula* L.) eleutheroembryos by alizarin marking of otoliths. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol*., 50: 457-463.

GAULDIE R.W., 1986. - Vaterite otoliths from chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytsha*). *New Zeal. J. Mar. Freshw*., 20: 209-217.

MEUNIER F., 1994. - Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne. *Bull. Fr. Pêch. Piscic*., 335: 133-144.

MEUNIER F.J. & G. BOIVIN, 1978. - Action de la fluorescéine, de l'alizarine, du bleu de calcéine et de diverses doses de tétracycline sur la croissance de la truite et de la carpe. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys*., 18: 1293-1308.

MOHLER J.W., 1997. - Management briefs: Immersion of larval Atlantic salmon in calcein solutions to induce a non-lethally detectable mark. *N. Am. J. Fish. Manag*., 17: 751-756.

MOHLER J.W., 2003. - Producing fluorescent marks on Atlantic salmon fin rays and scales with calcium via osmotic induction. *N. Am. J. Fish. Manag*., 23: 1108-1113.

MOHLER J.W., MILLARD M.J. & J.W. FLETCHER, 2002. - Predation by captive wild brook trout on calcein-marked *versus* non-marked Atlantic salmon *fry. N. Am. J. Fish. Manag*., 22: 223-228.

MORALES-NIN B., 2000. - Review on the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish. Res*., 46: 53-67.

MUGIYA Y., 1972. - On aberrant sagittae of Teleostean fish. *Jpn. J. Ichthyol*., 19: 11-14.

MUGIYA Y. & T. UCHIMARA, 1989. - Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Fish Biol*., 35: 813-818.

NAGIEC M., DABROWSKI K., NAGIEC C. & E. MURAWSKA, 1988. - Mass-marking of coregonid larvae and fry by tetracycline tagging of otoliths. *Aquat. Fish. Manag*., 19: 171-178.

NAGIEC M., CZERKIES P., GORYCZKO K., WITKOWSKI A. & E. MURAWSKA, 1995. - Mass-marking of grayling (*Thymallus thymallus* L.) larvae by fluorochrome tagging of otoliths. *Fish. Manag. Ecol*., 2: 165-175.

NIELSEN L.A., 1992. - Methods for marking fish and shellfish. *Am. Fish. Soc., Spec. Pub*., 23: 1-208.

PANFILI J., PONTUAL, H., TROADEC H. & P.J. WRIGHT, 2002. - Manuel de Sclérochronologie des Poissons. 464 p. Coédition Ifremer-IRD.

PARKER N.C., GIORGI A.E., HEIDINGER R.C., JESTER D.B., PRINCE E.D. & G.A. WINANS, 1990. - Fish-marking techniques. *Am. Fish. Soc. Symp*., 7: 879 p.

ROJAS BELTRAN R., CHAMPIGNEULLE A. & G. VINCENT, 1995a. - Mass-marking of bone tissue of *Coregonus lavaretus* and its potential application to monitoring the spatio-temporal distribution of larvae, fry and juveniles of lacustrine fishes. *Hydrobiologia*, 300/301: 399-407.

ROJAS BELTRAN R., GILLET C. & A. CHAMPIGNEULLE, 1995b. - Immersion mass-marking of otoliths and bone tissue of embryos, yolk-sac fry and juveniles of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Nord. J. Freshw. Res*., 71: 411-418.

RUHLÉ C. & C. GRIEDER, 1989. - Nouvelle méthode de marquage vital d'œufs de salmonidés par incorporation osmotique de tétracycline à la fécondation : expériences préliminaires sur des œufs de truite fario (*Salmo trutta*) et de truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). *Bull. Fr. Pêch. Piscic*., 315: 181-188.

STRONG M.B., NEILSON J.D. & J.J. HUNT, 1986. - Aberrant crystallization of Pollck (*Polachius virens*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*., 43: 1457-1463.

TSUKAMOTO K., SEKI Y., OBA T., OYA M. & M. IWAHASHI, 1989a. - Application of otolith to migration study of salmonids. *Physiol. Ecol. Jpn*, Spec. 1: 119-140.

TSUKAMOTO K., KUWADA H., HIROKAWA J., OYA M., SEKIVA S., FUJIMOTO H. & K. IMAIZUMI, 1989b. - Size-dependent mortality of red sea bream (*Pagrus major*) juveniles released with fluorescent otolith-tags in New Bay, Japan. *J. Fish Biol*., 35: 59-69.

Reçu le 18 février 2005.
Accepté pour publication le 31 août 2005.

Prise en compte de la biodiversité intraspécifique pour la gestion des populations autochtones de truite (*Salmo trutta* L.) dans le bassin des Dranses (Haute-Savoie)

par

Arnaud CAUDRON (1) & Alexis CHAMPIGNEULLE (2)

RÉSUMÉ. - Une approche concertée entre scientifiques et gestionnaires des populations de truites communes (*Salmo trutta* L.) a été menée dans le bassin des Dranses en Haute-Savoie suite à des études génétiques ayant montré le maintien de populations issues du rameau évolutif méditerranéen (MED) autochtone. Sur cette zone, des déversements d'alevins de souche domestique appartenant au rameau évolutif atlantique (ATL) ont été pratiqués durant des décennies. L'étude a donc visé à évaluer et à faire évoluer les pratiques de gestion vers une meilleure prise en compte de la composante MED autochtone des populations de ce système. L'utilisation des techniques de fluoromarquage des otolithes a permis de suivre, aux stades juvéniles (0^+ et 1^+), la contribution de deux modes de repeuplement, à savoir les repeuplements traditionnels ATL pratiqués à de fortes densités (1,5 ind./m^2) et les repeuplements de réhabilitation pratiqués à des faibles densités (0,3 ind./m^2) avec des alevins MED nourris. Les résultats indiquent qu'à densité identique, les déversements ATL réalisés avec des alevins nourris ont des contributions (43% au stade 0^+ et 20% au stade 1^+) plus élevées que celles qui sont obtenues avec des alevins vésiculés (7% au stade 0^+ et 0% au stade 1^+). Avec une densité cinq fois moindre, les repeuplements de réhabilitation MED montrent une contribution qui est non négligeable au stade juvénile et qui varie peu entre le stade 0^+ (21%) et le stade 1^+ (30%). Quelle que soit la pratique de repeuplement, la grande majorité (70 à 100%) des juvéniles 1^+ est fournie par le recrutement naturel. Suite aux résultats de plusieurs analyses génétiques et aux suivis de repeuplements, la pratique de repeuplements intensifs en alevins ATL nourris a été abandonnée sur l'ensemble du système des Dranses. Sur une partie du système (Dranse d'Abondance amont) une zone sanctuaire sans repeuplement a été créée et sur le reste un repeuplement temporaire de réhabilitation pratiqué avec des densités faibles en alevins nourris MED a été mis en place. La contribution de ce mode de repeuplement a été évaluée durant quatre années au travers des captures par pêche à la ligne dans 5 zones et pour 3 cohortes. Les classes d'âge 2^+ et 3^+ représentent la majorité (77-90%) des captures des pêcheurs. Pour les 3 cohortes suivies, la contribution des marqués au total des captures ne change pas du stade 2^+ au stade 3^+. Pour les trois classes d'âge (2^+, 3^+ et 4^+) les taux de marqués ne varient pas significativement d'une cohorte à l'autre. Pour les trois classes d'âge 2^+, 3^+ et 4^+ réunies et sur l'ensemble des saisons de pêche suivies, les taux de truites marquées dans les captures à la ligne varient de 10 à 30% selon les zones. L'ensemble des résultats obtenus ainsi que le rapprochement entre scientifiques et gestionnaires ont permis de faire évoluer les pratiques de gestion permettant de mieux prendre en compte les connaissances acquises sur la diversité intraspécifique de la truite.

ABSTRACT. - Towards a better taking into account of the intraspecific biodiversity for the management of native Mediterranean brown trout (*Salmo trutta* L.) populations on the Dranses basin in Haute-Savoie (France).

An interdisciplinary study of the management of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations was undertaken in the Dranses river system in Haute-Savoie (France) after a genetical study indicating the survival of populations belonging to the Mediterranean autochtonous lineage (MED). In this system, stocking was practiced during a century with fry issued from domesticated trout belonging to the Atlantic lineage (ATL). The study aimed to evaluate and to try to change management practices towards a better taking into account of the autochtonous MED component in this system. The usual stocking practices with high densities (1.5/m^2) of ATL juveniles have been estimated in a large scale experiment using otolith fluoromarking. Practiced with similar densities (around 1.5/m^2) the contribution of stocking estimated at juvenile stages was significantly higher when fed fry were used than when unfed sac fry were used. The respective global contribution values were 43% (fed fry) and 7% (sac fry) at 0^+ stage and 20% (fed fry) and 0% (sac fry) at 1^+ stage. With densities fivefold lower, rehabilitation stockings with MED showed a rather good contribution with low fluctuations between 0^+ (21%) and 1^+ (30%) stages. Whatever the stocking practice, the vast majority (70 to 100%) of 1^+ juveniles was supplied by natural recruitment. Consequently to the results of genetical analysis and to the evaluations of stocking practices, the stocking at high densities with ATL domesticated fed fry was discarded in the whole system. A part of the system (the upstream zone of the Dranse d'Abondance River) was placed as a sanctuary zone without any stocking. Elsewhere a temporary rehabilitation stocking was practiced with low densities of MED fed fry, the contribution of which was studied during four years in the catches by anglers in 5 zones and for 3 cohorts. The age classes 2^+ and 3^+ represented the vast majority (77 to 90%) of the catches by anglers. For the three cohorts surveyed, the contribution of marked trout to the total of catches was similar at age 2^+ and 3^+. For the three age classes 2^+, 3^+ and 4^+, percentages of marked trout in the catches by anglers did not vary significantly from one cohort to another. For the three age classes gathered and for the different angling seasons the percentage of marked trout in catches by anglers varied between 10 and 30 % according to the different zones. The results concluded to adapt the management practices allowing a better taking into account of the intraspecific diversity of the brown trout.

Key words. - Salmonidae - *Salmo trutta* - Genetics - Conservation - Management - Intraspecific diversity - Marking - Otoliths.

(1) Fédération de Haute-Savoie pour la pêche et la protection du milieu aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 Saint-Martin-Bellevue, FRANCE. [a.caudron@wanadoo.fr]

(2) INRA CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon-les-Bains, FRANCE.

Les populations naturelles de truites communes (*Salmo trutta* L.) sont l'objet d'importants enjeux halieutiques. L'espèce est largement soumise à l'exploitation en particulier par la pêche récréative à la ligne. Elle joue donc un rôle socio-économique non négligeable. L'importante plasticité écologique de la truite commune liée à un polymorphisme élevé se traduit au sein de son aire de répartition originelle par une multiplicité des tactiques d'histoires de vie en terme d'utilisation de l'habitat, de croissance, d'alimentation, de maturation sexuelle et de comportement migratoire (Klemetsen *et al.*, 2003 ; Cucherousset *et al.*, 2005). L'extrême diversité génétique et phénotypique intraspécifique présente chez cette espèce a été décrite au niveau européen par Laikre *et al.* (1999). Ces auteurs ont souligné l'importance de la prise en compte de cette diversité pour la gestion des populations naturelles.

Bernatchez (2001) indique l'existence au niveau européen de 5 lignées évolutives majeures (Atlantique, Méditerranéenne, Adriatique, Marmoratus, Danubienne) qui doivent être considérées pour leur gestion comme des Unités Évolutives Significatives (UES). Le maintien de la diversité biologique intraspécifique chez la truite commune nécessite à la fois de conserver comme des entités à part les différentes UES et d'accroître les efforts de conservation à l'échelle des populations (Laikre *et al.*, 1999). Ces préconisations impliquent la nécessité d'un rapprochement entre scientifiques ou biologistes (génétique, biologie de la conservation) et gestionnaires des pêcheries, afin d'intégrer les différents niveaux de diversité biologique dans la gestion des populations naturelles de truites exploitées par la pêche à la ligne.

Sur le territoire français, la répartition biogéographique des populations naturelles de truites (Krieg et Guyomard, 1985 ; Guyomard, 1989) montre la présence de la lignée évolutive Atlantique (ATL) sur le versant atlantique et de la lignée Méditerranéenne (MED) sur le versant méditerranéen, chacune représentant donc une UES. Sur l'ensemble de la zone méditerranéenne, ces deux rameaux évolutifs différenciés ont été mis en contact depuis près de 100 ans suite aux pratiques traditionnelles de repeuplement consistant à introduire massivement sur cette zone des alevins de truite ATL issus de stocks domestiqués (Krieg, 1984 ; Chevassus *et al.*, 1992). Cette pratique a conduit sur plusieurs rivières à l'introgression des populations MED présentes à l'origine par des gènes d'origine ATL (Barbat-Leterrier *et al.*, 1989 ; Beaudou *et al.*, 1994 ; Poteau et Berrebi, 1997). En outre, très localement, comme au niveau de la région lémanique, l'existence ancienne de connexions temporaires entre les deux versants (Persat et Keith, 1997), a pu rendre possible par colonisation naturelle, un recouvrement géographique des deux rameaux évolutifs (Largiader *et al.*, 1996). Cependant, en l'état des connaissances actuelles (Launey *et al.*, 2003 ; Bouille, 2003 ; Barnetta 2005), il reste encore difficile de préciser le statut autochtone, subspontané ou introduit des diverses populations ATL présentes sur le réseau lémanique. En revanche, sur l'ensemble de la zone nord alpine française les populations d'origine MED peuvent être considérées comme autochtones.

Sur le système des Dranses, le repérage de plusieurs populations MED natives faiblement introgressées a conduit à entreprendre une démarche associant gestionnaires et scientifiques visant à : 1) évaluer des pratiques traditionnelles de repeuplement ATL utilisées en aveugle depuis des décennies, 2) mettre en place des pratiques de gestion alternatives plus respectueuses de la composante autochtone MED comme le repeuplement de réhabilitation utilisant des alevins issus d'un stock captif de géniteurs MED, 3) suivre à grande échelle la contribution de ce mode de repeuplement grâce à l'utilisation de la technique de fluoromarquage de masse des otolithes. Le présent article rapporte les résultats des suivis temporels de repeuplements traditionnels ATL et de repeuplements MED de réhabilitation avec, pour ce dernier, un suivi de sa contribution au stade adulte dans les captures par pêche à la ligne sur l'ensemble du système des Dranses.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation du site d'études

L'étude a été réalisée sur le réseau hydrographique de la Dranse, le principal tributaire du Léman après le Rhône valaisan. Ce vaste système est composé de trois rivières principales, la Dranse d'Abondance (35 km), la Dranse de Morzine (25 km) et le Brevon (20 km) qui se réunissent pour former la Basse Dranse (14 km). Les cours d'eau concernés sont tous des torrents typiques de la zone nord-alpine française. Les nombreux résultats génétiques disponibles (Guyomard, 1989 ; Largiader *et al.*, 1996 ; Launey *et al.*, 2003 ; Caudron *et al.*, 2006a) ont montré la présence majoritaire, sur cette zone, du rameau évolutif méditerranéen (MED) mais plus ou moins largement hybridé par les génotypes ATL (Fig. 1).

Historique des repeuplements et évolution des pratiques de gestion

Historiquement et jusqu'en 1996, le système des Dranses a été repeuplé massivement pendant près d'un siècle avec des truites domestiques ATL. Au cours des années 1980 et 1990, les quantités utilisées pour repeupler ce système variaient de 800 000 à 1 000 000 d'alevins et truitelles par an (soit en moyenne environ 1,5 individus/m^2).

À partir de 1996, suite aux premiers résultats des suivis par fluoromarquage des alevins introduits et des études génétiques (Largiader *et al.*, 1996 ; Launey *et al.*, 2003), les gestionnaires appuyés par les scientifiques ont fait évoluer leurs pratiques de gestion vers un objectif majeur, à savoir la

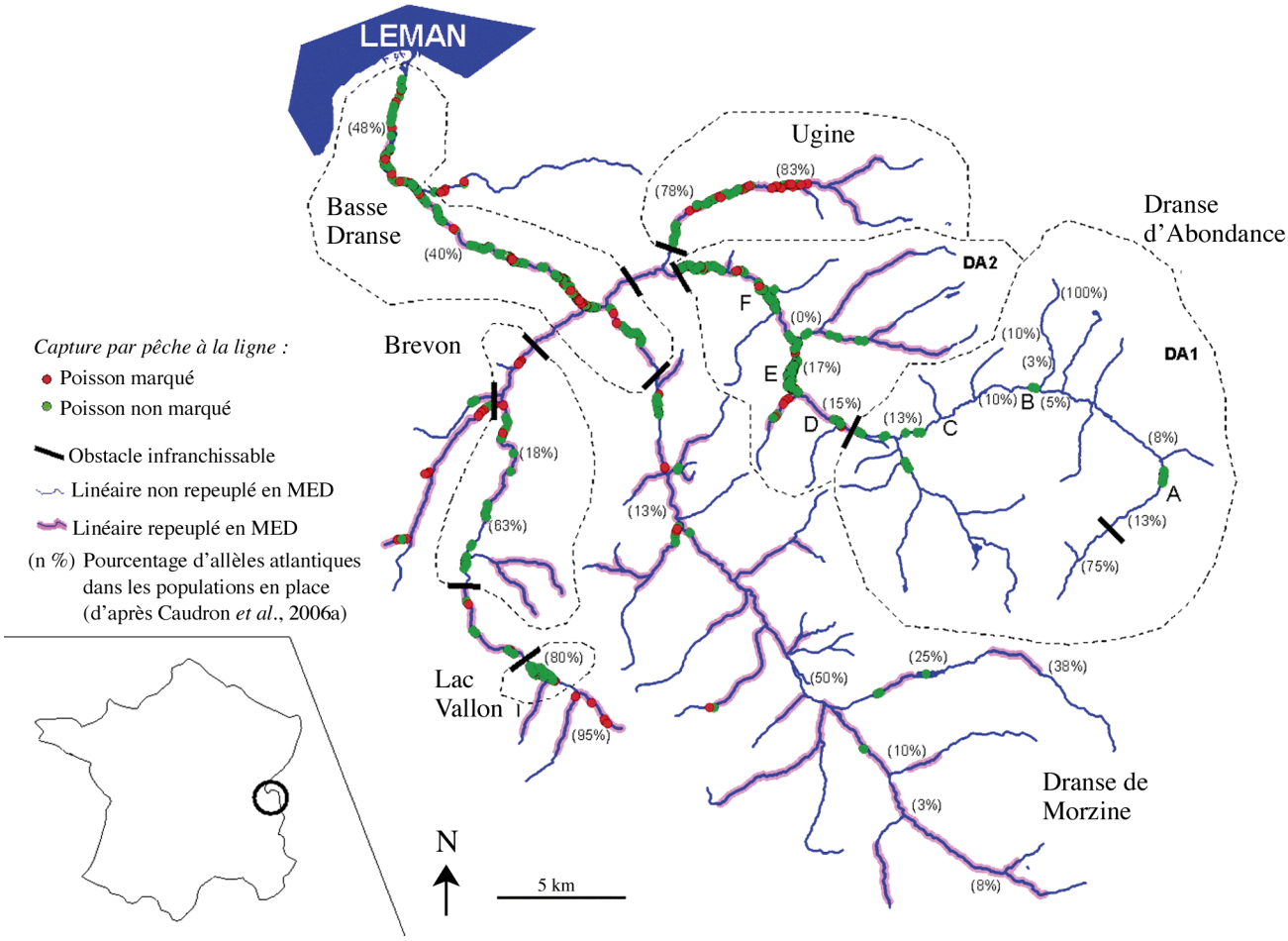


Figure 1. - Présentation du réseau hydrographique du système des Dranses et localisation des zones (aires en pointillées) et secteurs d'études (A, B, C, D, E, F) utilisés pour le suivi de la contribution des truites de repeuplement aux stades juvéniles et adultes. (n %) : pourcentages d'allèles atlantiques dans les populations d'adultes en place. Localisation des principaux obstacles à la circulation et des linéaires concernés par les repeuplements MED. *[River catchment of the Dranse River system and location of zones (dotted lines) and studied sections (A, B, C, D, E, F) surveyed to evaluate the contributions of stocked alevins at juvenile and adult stages. (n%): percentages of Atlantic alleles in the standing adult populations. Location of the main obstacles to the migration and of the river sections concerned by stocking with MED alevins.]*

préservation et la réhabilitation du rameau méditerranéen autochtone encore présent sur certaines parties du système. Cette évolution a consisté en :

1) la création sur la Dranse d'Abondance d'une zone sanctuaire sans repeuplement sur l'ensemble de la zone DA1 (Fig. 1) ;

2) une augmentation locale, au sein de la zone DA1, de l'aire de répartition de cette population autochtone en pratiquant un transfert de géniteurs sauvages sur la zone amont de la Dranse d'Abondance, au-dessus d'un obstacle infranchissable ;

3) l'arrêt, sur l'ensemble du bassin des Dranses, des déversements d'alevins ATL ;

4) la production d'alevins de souche MED par un stock de géniteurs constitué à partir d'adultes issus de DA1 et porteurs d'allèles méditerranéens (2 à 3 marqueurs diagnostics, Largiader et Launey, données non publiées). Cette production était destinée à réhabiliter et/ou renforcer des populations MED sur l'ensemble du bassin des Dranses.

Ainsi à partir de 1999 pour les trois rivières principales et de 2000 pour la Basse Dranse, la totalité des poissons introduits dans la zone d'étude sont issus de ce stock de géniteurs MED. Les individus MED ont été introduits au stade d'alevins légèrement nourris (2-3 cm) sur les trois branches principales du système (Dranse d'Abondance, Dranse de Morzine et Brevon) et à trois stades différents sur la Basse Dranse, à savoir alevins un peu plus âgés (4-5 cm), estivaux (6-8 cm) et truitelles de 1 an. Les quantités totales de poissons introduites annuellement sont comprises entre 150 000 et 200 000 (soit 0,3 individus/m^2). Ces quantités et densités d'alevinage sont donc environ 5 fois moins importantes que celles qui ont été utilisées auparavant lors des repeuplements traditionnels.

Suivi des repeuplements

Repeuplement traditionnel ATL

Les pratiques de repeuplement traditionnel ont été évaluées uniquement au stade des juvéniles en place à l'automne sur 2 zones (DA1 et DA2) du sous-bassin de la Dranse d'Abondance (Fig. 1). Pour ce faire, la totalité des alevins de truites ATL déversés en 1995 a été marquée au stade d'alevins vésiculés par fluoromarquage des otolithes au chlorohydrate de tétracycline (CHTC) selon la méthode décrite par Champigneulle et Rojas Beltran (2001). Un lot de 130 000 alevins en fin de résorption a été réparti en avril 1995 sur la zone DA2. 130 000 autres alevins, nourris quelques semaines, ont été répartis sur la zone DA1.

Ensuite, des échantillonnages de la cohorte 1995 ont été réalisés à l'automne 1995 (stade 0^+) et 1996 (stade 1^+) dans chacune des zones DA1 et DA2. Sur chaque zone, trois secteurs (A, B, C sur DA1 et D, E, F sur DA2) localisés de manière à être représentatifs des zones étudiées et longs de plusieurs centaines de mètres ont été prospectés par pêche électrique de sondage (Fig. 1). L'ensemble des individus sacrifiés, après prélèvement, a été conservé au congélateur (-18°C) et traité ultérieurement en laboratoire.

Repeuplement de réhabilitation MED

Tous les poissons MED déversés dans le système Dranse à partir de 1999 ont été marqués aux otolithes par une balnéation de 3 heures dans une solution d'Alizarine RedS (ARS) selon la technique décrite par Caudron et Champigneulle (2006). Ensuite, des échantillonnages, toujours par pêche électrique de sondage, de juvéniles au stade 0^+ et 1^+ ont été pratiqués en 2000 sur les mêmes secteurs de la zone DA2 que ceux qui ont été échantillonnés en 1995 et 1996 dans le cadre du suivi du repeuplement traditionnel (Fig. 1). La zone DA1 ayant été mise en zone sanctuaire sans repeuplement à partir de 1996 ; elle n'a donc pas fait l'objet d'un suivi des repeuplements MED.

Le suivi a été prolongé dans les captures par pêche à la ligne durant quatre années consécutives, 2002, 2003, 2004 et 2005 et étendu à l'ensemble du système des Dranses. Pour ce faire, des pêcheurs volontaires ont accepté de renseigner leurs captures (date, lieu, taille) et de réaliser les prélèvements nécessaires (écailles et tête). Cet échantillonnage a concerné l'ensemble des quatre saisons de pêche de mars à octobre et il a porté sur des truites ayant atteint la taille légale de capture fixée à 23 cm (longueur totale).

Traitements et analyses des données

L'âge de tous les individus échantillonnés (juvéniles et adultes) a été estimé par scalimétrie de manière à sélectionner uniquement les cohortes suivies. Pour chaque truite examinée, la tête a été disséquée, les otolithes (sagittae) ont été extraits, préparés et lus pour repérer la présence éventuelle d'une marque. La technique utilisée est celle décrite par Caudron et Champigneulle (2006).

Pour la présentation des résultats, l'ensemble du réseau concerné, a été divisé en zones homogènes en fonction de la présence des obstacles à la migration et de la répartition des captures des pêcheurs (Fig. 1). Sur chaque zone étudiée, la contribution des individus marqués a été traduite en pourcentage. Les intervalles de confiance à 95% de ces taux de marqués ont été calculés à partir des tables de Beyer (1986). Les contributions respectives des poissons marqués et non marqués ont été comparées à l'aide des tests non paramétriques χ^2, lorsque les échantillons étaient suffisamment grands, et du test exact de Fisher (Sprent, 1992) pour les petits échantillons. L'ensemble des résultats obtenus dans les différents domaines a été intégré dans un système d'information géographique sous le logiciel Mapinfo 7.0 afin de faciliter le traitement des données sur le plan spatial.

Tableau I. - Contribution des repeuplements ATL et MED par secteur sur les zones d'études DA1 et DA2 situées sur la Dranse d'Abondance (taille de l'échantillon). *[Contribution of stocking with ATL and MED lineages in areas DA1 and DA2 located in the Dranse d'Abondance River (sample size).]*

Zone	Secteur	Repeuplement ATL		Repeuplement MED	
		0+ (coh95)	1+ (coh95)	0+ (coh00)	1+ (coh99)
DA1	A	28,2% (64)	23,3% (30)		
	B	72,5% (80)	28,6% (14)		
	C	23,3% (73)	6,3% (16)		
	Total DA1	42,8% (217)	20% (60)		
DA2	D	13,6% (22)	0% (16)	5,9% (17)	57,9% (19)
	E	6,8% (59)	0% (25)	19,1% (47)	10,7% (28)
	F	3,8% (52)		25,3% (87)	
	Total DA2	6,7% (133)	0% (41)	21,2% (151)	29,8% (47)

RÉSULTATS

Bilan des repeuplements ATL et MED aux stades 0^+ et 1^+ sur la Dranse d'Abondance (Tab. I**)**

Déversement d'alevins ATL

Les repeuplements ATL domestiques montrent, aux stades 0^+ et 1^+ en place à l'automne, des contributions différentes entre la zone amont (DA1) et aval (DA2) du cours principal de la Dranse d'Abondance. Pour les deux classes d'âge, l'impact global de l'alevinage est significativement plus élevé ($p < 0,01$) sur DA1 (repeuplement en alevins nourris) que sur DA2 (repeuplement en alevins vésiculés) avec des valeurs respectives de 42,8 et 6,7% au stade 0^+ et de 20 et 0% au stade 1^+.

La contribution du repeuplement ATL mesurée au stade 0^+ en automne varie selon les secteurs entre 23,3 et 72,5% en zone amont DA1 et entre 3,8 et 13,6% en zone aval DA2. Au stade 0^+, seuls les taux de marqués entre les secteurs A et D,

et les secteurs C et D montrent des valeurs non significativement différentes. Tous les autres taux de 0^+ marqués des secteurs de la zone DA1 sont significativement plus élevés ($p < 0,05$) que ceux des secteurs de la zone DA2.

Pour DA1, le secteur B montre un taux de 0^+ marqués significativement ($p < 0,001$) supérieur à ceux des deux autres secteurs. Pour DA2, les différences intersecteurs observées ne sont pas significatives ($p > 0,05$).

Au stade 1^+ au sein des deux zones les impacts d'alevinage ne diffèrent pas de manière significative ($p > 0,05$) entre les secteurs étudiés. La contribution du repeuplement traditionnel mesurée au stade 1^+ est faible sur la zone DA1 avec des valeurs comprises entre 6,3 et 28,6% et devient même nulle (0%) sur la zone DA2. Sur les 5 secteurs suivis et sur l'ensemble regroupé des deux zones, les taux de marqués dans la population en place baissent entre le stade 0^+ et 1^+.

En conclusion, la contribution d'un repeuplement quantitativement important de 130 000 alevins vésiculés ATL sur DA2 a été faible au stade 0^+ et nulle au stade 1^+. La contribution d'un repeuplement quantitativement important de 130 000 alevins nourris sur DA1 a été assez forte au stade 0^+ mais elle a fortement chuté, devenant faible au stade 1^+. Ainsi, pour la cohorte 1995, 71 à 100% des effectifs de la classe d'âge 1^+ proviennent du recrutement naturel.

Déversement d'alevins MED

Dans le cas du repeuplement MED sur la zone DA2, les taux de marqués observés sur les 3 secteurs varient entre 5,9 et 25,3% et ne diffèrent pas dans leur ensemble ($p > 0,05$). La pratique des repeuplements MED semble apporter une contribution relative globale plus importante que celle qui est obtenue avec les repeuplements ATL. En effet, sur l'ensemble de la zone DA2, l'impact du repeuplement MED est significativement ($p < 0,01$) plus élevé pour les deux stades 0^+ (cohorte 2000) et 1^+ (cohorte 1999) que celui qui est observé sur la même zone avec des repeuplements ATL (cohorte 1995). Cette observation est renforcée par le fait que les repeuplements MED de réhabilitation utilisent des quantités cinq fois moins importantes d'alevins que les repeuplements ATL traditionnels. Cependant, comme avec les repeuplements ATL, les impacts d'alevinages obtenus avec les repeuplements MED montrent que l'essentiel du recrutement reste toujours naturel.

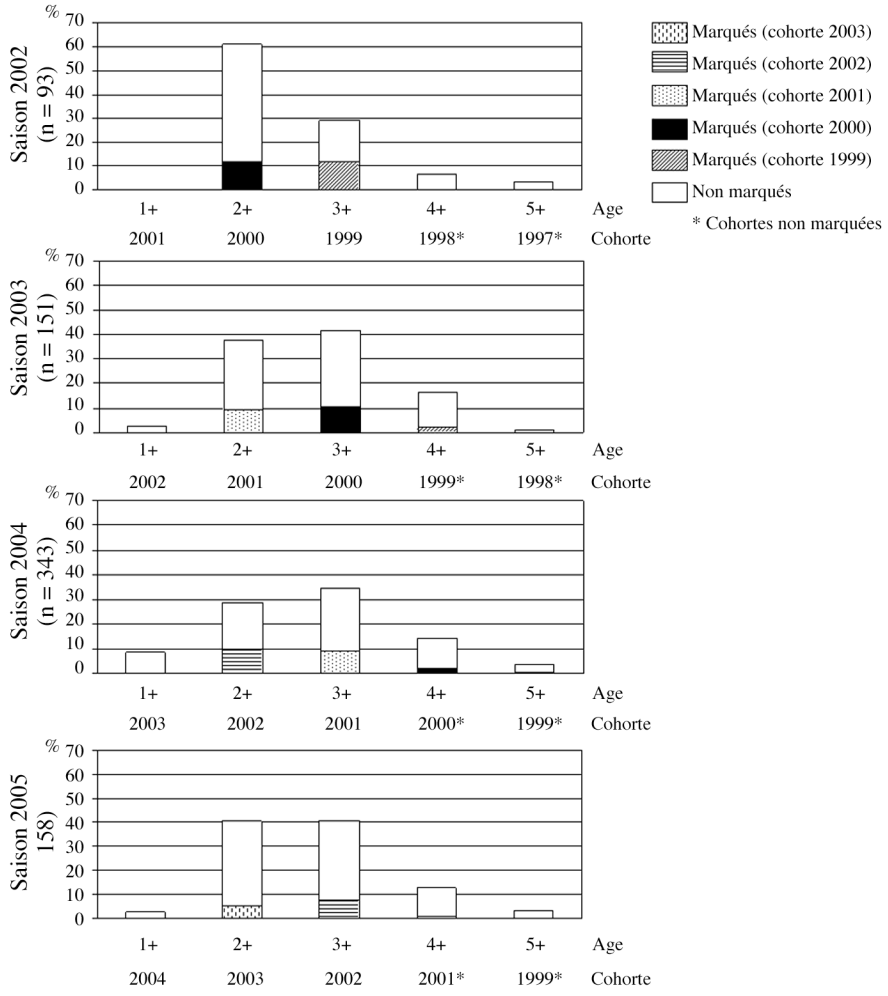
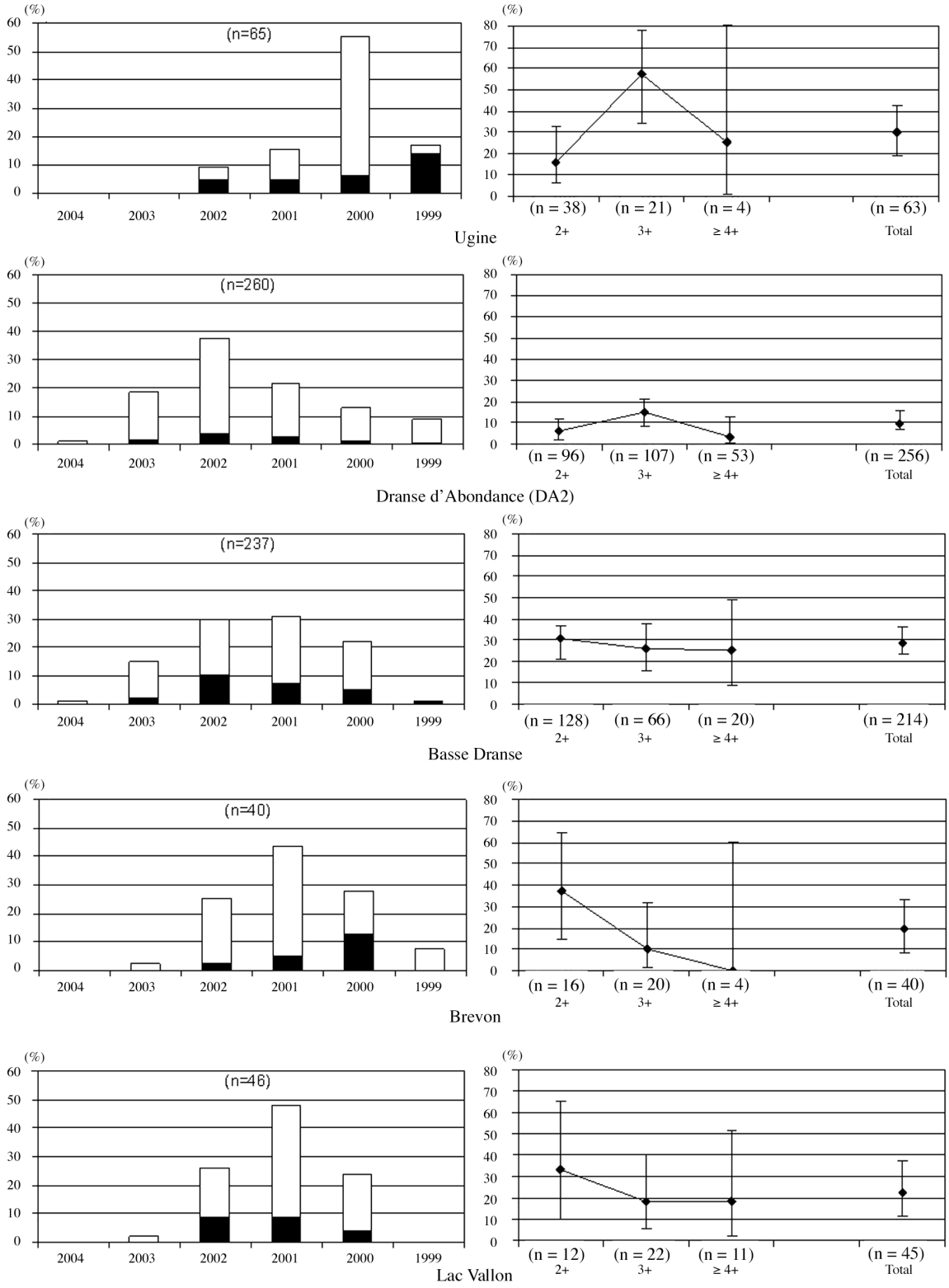


Figure 2. - Taux de truites marquées (repeuplement) ou non marquées (recrutement naturel) évalués pour chaque cohorte suivie et obtenus sur l'ensemble du système des Dranses dans les échantillons de captures par pêche à la ligne pour les quatre saisons de pêche de 2002 à 2005. *[Percentages of marked (stocked) or unmarked (natural recruitment) individuals, for each cohort surveyed in the whole Dranse River system, among samples of trout caught by anglers for the four angling seasons during the 2002-2005 period.]*

Figure 3. - Contributions par cohorte (% marquées et % non marquées) et par classe d'âge (% de marquées et son intervalle de confiance à 95%) des truites échantillonnées dans les captures par pêche à la ligne sur cinq zones géographiques différentes et évaluées sur quatre saisons de pêches regroupées (2002-03-04-05). *[Contribution by cohort (% marked and % unmarked) and year-classes (% of marked trout and its confidence limits at 95%) in the sampling of angling catches on five different geographic zones and calculated for four gathered angling seasons (2002-03-04-05).]*



Contribution des repeuplements MED dans les captures à la ligne

Suivi par cohorte et par saison de pêche sur l'ensemble de la zone d'étude

Les captures des pêcheurs volontaires ont permis d'analyser sur les quatre années un total de 745 poissons répartis de la façon suivante : 93 individus en 2002, 151 en 2003, 343 en 2004 et 158 en 2005.

Pour les quatre saisons de pêches, les classes d'âge 2^+ et 3^+ représentent ensemble 77 à 90% des captures. La structure d'âge des poissons capturés en 2002 diffère significativement ($p < 0,01$) de celles des trois autres saisons avec des taux plus élevés de 2^+ et des taux de 3^+ moins importants (Fig. 2).

Pour les trois cohortes 2000, 2001 et 2002, la contribution des truites marquées au total des captures est statistiquement comparable ($p > 0,05$) à tous les âges sauf pour la cohorte 1999 pour laquelle on observe une baisse significative ($p < 0,05$) au stade 4^+ (Fig. 2).

Répartition spatiale des captures et des poissons marqués

La répartition spatiale des captures montre que le réseau hydrographique n'a pas été exploité de manière homogène. Néanmoins, cinq zones (Fig. 1) présentent un nombre suffisant de poissons capturés pour que l'on puisse étudier plus précisément la dynamique de la contribution des poissons marqués dans les captures des pêcheurs.

D'une zone à l'autre, la distribution des captures totales (truites marquées ou non) au sein des différentes cohortes varie fortement. La contribution par cohorte des truites marquées montre des variations importantes entre les zones mais également entre les cohortes d'une même zone (Fig 3). Pour l'ensemble des zones, exceptée la Dranse d'Abondance (contribution généralement faible), la contribution des marquées pour les différentes cohortes est généralement non négligeable (supérieure à 20%). Cependant, hormis pour les cohortes 1999 et 2002 sur l'Ugine et la cohorte 2000 sur le Brevon, les captures proviennent pour l'essentiel du recrutement naturel.

Pour toutes les classes d'âge réunies et sur l'ensemble des saisons de pêches suivies, les taux de poissons marqués dans les captures des pêcheurs varient de 10 à 30% selon les zones (Fig. 3).

Pour les quatre saisons de pêche regroupées, la dynamique, selon les âges, de la contribution des individus marqués montre de fortes variations d'une zone à l'autre. La Dranse d'Abondance montre des taux de marqués faibles pour les trois classes d'âge 2^+, 3^+ et 4^+ avec des valeurs équivalentes comprises entre 4 et 15%.

En Basse Dranse, le taux de poissons marqués reste assez élevé et stable, voisin de 30% pour les 3 classes d'âge. Pour le Brevon et le lac Vallon situé sur ce torrent, le taux de marqués est voisin de 30% au stade 2^+ et il baisse mais non significativement aux classes d'âge supérieures. L'Ugine montre un taux de poissons marqués qui augmente significativement ($p < 0,01$) entre les captures réalisées au stade 2^+ et celles qui ont été réalisées au stade 3^+.

Enfin, la spatialisation des résultats indique également que sur certains secteurs isolés en zone amont et sur des affluents déconnectés, le pourcentage de poissons marqués dans les captures peut être localement important (80%).

DISCUSSION

Les résultats de la présente étude montrent que les pratiques de repeuplements en truite commune, qu'elles soient traditionnelles (ATL) ou dites de réhabilitation (MED), peuvent avoir une contribution très variable dans les populations automnales de juvéniles en place.

Dans le cas des repeuplements traditionnels en ATL domestiques, l'étude menée suggère l'existence de fortes variations de leur contribution mesurée aux stades de juvéniles 0^+ et 1^+ en automne. Une part de cette variation apparaît liée aux stades/périodes de déversement en accord avec les travaux de Hume et Parkinson (1988). Cependant malgré la pratique de déversements à des densités élevées, la présente étude a montré que l'essentiel du recrutement en juvéniles 1^+ provient de la reproduction naturelle et que d'importantes quantités de poissons ATL introduits au stade d'alevins vésiculés peuvent ne pas contribuer à ce recrutement.

Par ailleurs, l'impact des alevinages, pour les deux souches de poissons déversés, montre d'importantes variations interzones et même intersecteurs au sein de chaque zone. Caudron et Champigneulle (2002) ont déjà montré sur le Fier, un autre torrent haut-savoyard, de fortes variations au stade de juvéniles de la contribution du repeuplement dans le cas de pratiques traditionnelles. Des résultats similaires ont également été obtenus sur le Doubs par Champigneulle *et al.* (2002). Cette grande variabilité est confortée par les résultats récents observés sur plusieurs rivières de Haute-Savoie repeuplées avec des individus originaires de différents stocks de pisciculture qui montrent, selon les sites, des impacts d'alevinages allant de 0 à 100% (Caudron et Champigneulle, données non publiées). De même, Virbickas et Kesminas (2002) ont trouvé sur des rivières en Lithuanie des taux d'implantation des individus introduits variant, selon les sites, de 1,2 à 76,4% pour la truite. La présente étude a également montré, sur certaines zones apicales ou certains affluents déconnectés du cours principal, une contribution majoritaire des individus marqués dans les captures. Ces résultats semblent cependant correspondre à des situations très localisées et isolées qui peuvent s'expliquer par l'existence sur ces milieux de conditions d'habitat très défavorables au recrutement naturel (obstacles à la migration, déficit en zone de reproduction, températures hivernales très basses, étiages et/ou crues marquées,…). Ces

résultats appellent donc à la prudence quant à leur généralisation à d'autres secteurs même proches et concernés par des pratiques de repeuplement comparables. Ceci conduit également à préconiser dans les protocoles de suivi une bonne répartition spatiale du repeuplement et la collecte de grands échantillons répartis sur de grands linéaires.

Les comparaisons des contributions des repeuplements entre les deux origines ATL et MED restent difficiles à entreprendre en raison d'une part des variations observées pour une même origine et d'autre part des nombreux autres facteurs (mésologiques, biologiques, hydrologiques,…) pouvant influencer les résultats. Garcia-Marin *et al.* (1999) évoquent cette difficulté d'étudier l'efficacité des repeuplements en raison des nombreux facteurs qui peuvent interférer. Les résultats obtenus dans la présente étude suggèrent néanmoins que les repeuplements en alevins nourris MED pratiqués à faible densité (0,3 ind./m^2) contribueraient de manière équivalente (mesurée au stade 1$^+$) à celle des alevins nourris ATL déversés en quantités cinq fois plus importantes. On ne peut cependant exclure des effets négatifs d'alevinages en surnombre. À ce sujet, McMenemy (1995) a mis en évidence que les densités de parrs produits par des alevinages de saumon atlantique (*Salmo salar*) pratiqués à faible densité (32 ind./100 m^2) n'étaient pas significativement différents de ceux qui sont pratiqués à forte densité (117 ind./100 m^2).

Un résultat majeur de l'étude a été de montrer que, sur la Dranse d'Abondance, quels que soient les repeuplements pratiqués (densité, origine, stades), le recrutement au stade 1$^+$ restait essentiellement assuré par la production naturelle de truites.

L'ensemble des résultats obtenus au stade adulte dans les captures par pêche à la ligne montre que la dynamique de la contribution des individus MED marqués reflète une certaine stabilité au sein des différentes classes d'âge et cohortes suivies. Ces observations apportent un résultat nouveau par rapport à ceux qui ont été obtenus sur le Fier, par Caudron et Champigneulle (2002), et le Doubs, par Champigneulle et Cachera (2003), dans le cas de suivis de repeuplements traditionnels massifs utilisant les individus ATL. En effet, ces auteurs rapportent, à l'inverse de la présente étude portant sur des alevinages en truite MED autochtone, une baisse significative de la contribution des individus ATL domestiques marqués dans les captures par pêche entre le stade 2$^+$ et les stades ultérieurs. Sur la majorité des zones étudiées, la contribution du recrutement naturel reste majoritaire par rapport à celle des poissons de repeuplements marqués. Cependant, dans la présente étude, sur certaines zones, la contribution du repeuplement peut être non négligeable (20 à 58% selon les cohortes). De telles contributions obtenues au stade adulte (2$^+$, 3$^+$, 4$^+$) indiquent que les repeuplements MED même pratiqués avec de faibles quantités peuvent conduire à des recaptures dans la pêche et contribuer significativement à la production de poissons adultes. La présence de mâles et de femelles matures parmi des individus marqués capturés en fin de saison de pêche indique que certains individus introduits atteignent le stade de géniteurs et peuvent donc participer à la production naturelle. Cette bonne implantation des individus MED introduits pourrait s'expliquer par leur origine sauvage et géographiquement proche qui leur assurerait une bonne adaptation au milieu naturel. Young (1999) signale pour le saumon du genre *Oncorhynchus* que les succès de recolonisation par propagation artificielle, sur des zones en cours de restauration, sont plus fréquents quand les zones sources sont proches et écologiquement similaires. Pour la truite, Borgstrøm *et al.* (2002), sur une rivière norvégienne, obtiennent avec des poissons introduits génétiquement différents des poissons sauvages, de forts taux de mortalité au stade 0$^+$, 1$^+$ et 2$^+$. Les densités observées trois ans après les introductions correspondent à 1% du nombre de poissons lâchés initialement, ce qui ne leur permet pas de contribuer significativement au stade de géniteurs. De même, sur deux rivières des Asturies en Espagne, des repeuplements à partir de juvéniles de truites ATL génétiquement différentes des populations ATL sauvages en place n'ont pas permis d'obtenir des poissons adultes et de taille capturable (Morán *et al.*, 1991). Les auteurs suggèrent que les individus domestiques relâchés auraient un taux de mortalité plus élevé que celui des poissons sauvages en raison d'une moins bonne adaptation aux conditions naturelles locales. Cette hypothèse avait déjà été proposée par Kelly-Quinn et Bracken (1989) et Hindar *et al.* (1991). Au contraire, Crozier et Moffet (1995) en Irlande du Nord, ne trouvent aucune différence de mortalité entre des saumons atlantiques sauvages et introduits, ces derniers étant génétiquement proches et provenant de la même zone géographique que le site repeuplé. Aussi, les repeuplements à partir de juvéniles issus de géniteurs sauvages prélevés sur des milieux de même caractéristiques et géographiquement proches des sites à aleviner pourraient permettre de garantir une meilleure acclimatation au milieu naturel en raison d'une meilleure adaptation aux contraintes environnementales locales.

CONCLUSION – PERSPECTIVES

La méthodologie de marquage utilisée a permis d'évaluer à une vaste échelle spatiale l'impact relatif d'une pratique d'alevinage par rapport à la contribution du recrutement naturel. Cependant les résultats de l'étude ne permettent pas de conclure d'une manière définitive sur l'efficacité comparée des différentes pratiques de repeuplement ATL et MED. En revanche, ils ont permis d'orienter les décisions de gestion sur la Dranse d'Abondance puis sur l'ensemble du système des Dranses. La mise en évidence de l'inefficacité des repeuplements ATL ainsi que les résultats génétiques obtenus sur la zone d'étude montrent l'importance d'agir en

faveur de la conservation des populations autochtones MED encore présentes. Ils ont constitué des arguments décisifs en faveur d'un changement de stratégie de gestion.

Sur la Dranse d'Abondance, une zone sanctuaire sans repeuplement a été créée sur la zone DA1 dès 1996 puis étendue en 2004 sur DA2. En complément, l'installation de réserves de pêche a été une mesure supplémentaire destinée à prévenir par anticipation une éventuelle surexploitation du stock de géniteurs sauvages en place.

Sur l'Ugine, la présente étude a montré que la contribution du repeuplement MED dans la pêche restait relativement élevée (15 à 58% selon les classes d'âge avec une moyenne de 30,5 %) et ne permettait pas encore de justifier un arrêt total des introductions. Cet objectif apparaît cependant réaliste à moyen terme. En effet sur cette rivière qui présentait une population uniquement ATL en 1995, les repeuplements de réhabilitation MED en cours ont déjà permis d'installer progressivement une nouvelle population fonctionnelle majoritairement MED (Caudron *et al.*, 2006b).

Sur les autres rivières du système des Dranses, les repeuplements pratiqués sont désormais uniquement de type repeuplement temporaire de réhabilitation avec des individus MED issus d'un stock de géniteurs captifs génétiquement connu et issu du système. En effet, l'ensemble de ce système peut être considéré comme une unité de gestion cohérente (Moritz, 1994). Les repeuplements pratiqués ont désormais comme objectif de consolider et réhabiliter les populations natives identifiées localement en soutenant provisoirement les effectifs et en augmentant l'aire de répartition de la truite MED. Les pratiques sont différenciées et ajustées selon les zones géographiques et adaptées par rapport aux résultats des études sur la génétique des populations en place et les suivis des stratégies de gestion. L'ensemble de ces dispositions et les suivis scientifiques mis en place sur le bassin des Dranses, ainsi que les relations entre les différents partenaires concernés par la gestion des ressources piscicoles et des milieux, permettent d'envisager une gestion plus durable des populations naturelles de truite, satisfaisant la pêche de loisir tout en conservant la diversité intraspécifique. Sur ce dernier point, en accord avec les recommandations de Laikre *et al.* (1999) Sanz *et al.* (2002) et de Younson *et al.* (2003), il importe désormais de mieux décrire et prendre en compte la diversité interpopulations et l'on peut rajouter y compris au sein même du rameau évolutif MED.

Remerciements. - La présente étude s'est inscrite dans le contexte d'un projet INTERREG III A ALCOTRA intitulé : Identification, sauvegarde et réhabilitation des populations de truites autochtones dans la Vallée d'Aoste et en Haute-Savoie. L'analyse finale des données a également été soutenue financièrement par le fond d'intervention UNPF-EDF. Nous remercions Bernard RIVA pour la mise en place et la gestion du stock de géniteurs MED captifs ainsi que pour la réalisation rigoureuse des marquages. R. Guyomard et C. Largiader sont tous deux remerciés pour leur participation dans le cadre des investigations génétiques. Enfin, nous remercions les pêcheurs volontaires qui ont accepté de réaliser des prélèvements sur leurs captures.

RÉFÉRENCES

BARBAT-LETERRIER A., GUYOMARD R. & F. KRIEG, 1989. - Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquat. Liv. Resour*., 2: 215-223.

BARNETTA S., 2005. - Temporal admixture analysis of atlantic and mediterranean brown trout (*Salmo trutta*) in the Chevenne. Diplomarbeit der Philosophishnaturwissenschaftlichen, Fakultät der Universität Bern, 37 p.

BEAUDOU D., CATTANEO-BERREBI G. & P. BERREBI, 1994. - Impacts génétiques des repeuplements en truites communes (*Salmo trutta* L.) sur les populations en place : cas du bassin de l'Orb (Hérault). *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 332: 83-92.

BERNATCHEZ L., 2001. - The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evo - lution*, 55: 351-379.

BEYER W.H., 1986. - Handbook of Tables for Probability and Statistics (2nd edit.). Boca Raton: CRC Press.

BORGSTRØM R., SKAALA Ø. & H. AASTVEIT, 2002. - High mortality in introduced brown trout depressed potential gene flow to a wild population. *J. Fish Biol*., 61: 1085-1097.

BOUILLE R., 2003. - La truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la région du lac de Neufchâtel ; biologie et perspective de gestion. Thèse de doctorat, 142 p. Faculté des Sciences, Université de Lausanne.

CAUDRON A. & A. CHAMPIGNEULLE, 2002. - Evaluation spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisé à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 365/366: 455-469.

CAUDRON A. & A. CHAMPIGNEULLE, 2006. - Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'alizarine Red S. *Cybium*, 30(1): 65-72.

CAUDRON A., CHAMPIGNEULLE A. & R. GUYOMARD, 2006a. - Identification et caractéristiques génétiques des populations de truites autochtones sur le réseau hydrographique de Haute-Savoie. *In*: Identification, Sauvegarde et Réhabilitation des Populations de Truites autochtones en Val d'Aoste et Haute-Savoie, pp. 55-117. Programme INTERREG III A. Rapport final, Milan.

CAUDRON A., CHAMPIGNEULLE A. & R. GUYOMARD, 2006b. - Assessment of restocking as a strategy for rehabiliting a native population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. *J. Fish Biol*., 69: 127-139.

CHAMPIGNEULLE A. & R. ROJAS BELTRAN, 2001. - Le marquage des poissons. *In*: Gestion piscicole des grands Plans d'Eau (Gerdeaux D., éd.), pp. 311-346. Paris: INRA.

CHAMPIGNEULLE A., DEGIORGI F., RAYMOND J.C. & S. CACHERA, 2002. - Dynamique temporelle de la contribution du repeuplement en stades précoces de truite (*Salmo trutta* L.) dans la population en place et dans la pêche sur le Doubs franco-suisse. *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 365/366: 471-485.

CHAMPIGNEULLE A. & S. CACHERA, 2003. - Evaluation of large scale stocking of early stages of brown trout , *Salmo trut - ta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fish. Manag. Ecol*., 10: 79-85.

CHEVASSUS B., KRIEG F., GUYOMARD R., BLANC J.M. & E. QUILLET, 1992. - The genetics of the brown trout: Twenty years of French research. *Buvisindi. Icel. Agri. Sci*., 6: 109-124.

CROZIER W.W & I.J.J. MOFFET, 1995. - Application of low frequency genetic marking at GPI-3* and MDH-B1,2* loci to assess supplementary stocking of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Northern Irish stream. *Fish. Manag. Ecol*., 2:27-36.

CUCHEROUSSET J., OMBREDANE D., CHARLES K., MARCHAND F. & J.-L. BAGLINIÈRE, 2005. - A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 1600-1610.

GARCIA-MARIN J.L., SANZ N.R. & C. PLA, 1999. - Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecol. Freshw. Fish*, 8: 151-158.

GUYOMARD R., 1989. - Diversité génétique de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 314: 118-135.

HINDAR K., RYMAN N. & F. UTTER, 1991. - Genetic effects of cultured fish on natural populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*., 48: 945-957.

HUME J.M.B. & E.A. PARKINSON, 1988. - Effect of size and time of release on the survival, growth and dispersal of Steelhead fry stocked in streams. *N. Am. J. Fish. Manag*., 8: 50-57.

KELLY-QUINN M. & J.J. BRACKEN, 1989. - Survival of stocked hatchery reared brown trout (*Salmo trutta* L.) fry in relation to the carrying capacity of a trout nursery stream. *Aquat. Fish. Manag*., 20: 211-226.

KRIEG F., 1984. - Recherche d'une différenciation génétique entre populations de *Salmo trutta*. Thèse de 3e cycle, 92 p. Université de Paris-Sud, Orsay.

KLEMETSEN A., AMUNDSEN P.A., DEMPSON J.B., JONSSON B., JONSSON N., O'CONNELL M.F. & E. MORTENSEN, 2003. - Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories. *Ecol. Fresh. Fish*, 12: 1-59.

KRIEG F. & R. GUYOMARD, 1985. - Populations genetic of French Brown trout (*Salmo trutta*): Large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Gen. Select. Evol*., 17: 225-242.

LAIKRE L., 1999 (ed). - Conservation genetic management of Brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. Report by the Concerted Action on identification, management and exploitation of genetic resources in the Brown trout (*Salmo trutta*), 91 p. ("Troutconcert", EU FAIR CT97-3882).

LARGIADER C.R., SCHOLL A. & R. GUYOMARD, 1996. - The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. *In*: Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe (Kirchhofer A & D. Hefti, eds), pp 181-197. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag.

LAUNEY S., KRIEG F., CHAMPIGNEULLE A. & R. GUYOMARD, 2003. - Ecotypes sympatriques migrateurs et sédentaires de truite commune (*Salmo trutta* L.): différenciation génétique et effet des repeuplements. *Actes BRG*, 4: 63-78.

MCMENEMY J.R., 1995. - Survival of Atlantic Salmon fry stocked at low density in the West River, Vermont. *N. Am. J. Fish. Manag*., 15: 366-374.

MORÁN P., PENDÁS A. M., GARCIA-VASQUEZ E. & J. ISQUIERDO, 1991. - Failure of a stocking policy, of hatchery reared brown trout, *Salmo trutta* L., in Asturias, Spain, detected using LDH-5* as a genetic marker. *J. Fish Biol*., 39: 117-121.

MORITZ C., 1994. - Applications of mitochondrial DNA analysis in the conservation: A critical review. *Mol. Ecol*., 3: 401-411.

PERSAT H. & P. KEITH, 1997. - La répartition géographique des poissons d'eau douce en France : qui est autochtone et qui ne l'est pas ? *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 344/345: 15-32.

POTEAUX C. & P. BERREBI, 1997. - Intégrité génomique et repeuplement chez la truite commune du versant méditerranéen. *Bull. Fr. Pêche Piscic*., 344/345: 309-322.

SANZ BALL-LLOSERA N., GARCÍA-MARÍN J.L. & C. PLA, 2002. - Managing fish populations under mosaic relationships. The case of brown trout (*Salmo trutta*) in peripheral Mediterranean populations. *Conserv. Genet*., 3: 385-400.

SPRENT P., 1992. - Pratique des Statistiques non paramétriques. 294 p. Paris: INRA Editions.

VIRBICKAS T. & V. KESMINAS, 2002. - Salmon (*Salmo salar*) and Sea-trout (*Salmo trutta*) restocking efficiency in potential rivers of Lithuania. Initial study. *Act. Zool. Lit*., 12: 129-137.

YOUNG K.L., 1999. - Managing the decline of Pacific salmon: Metapopulation theory and artificial recolonization as ecological mitigation. *Can. J. Fish. Aqua. Sci*., 56: 1700-1706.

YOUNGSON A.F., JORDAN W.C., VERSPOOR E., McGINNITY P., CROSS T. & A. FERGUSON, 2003. - Management of salmonid fisheries in the British Isles: Towards a practical approach based on population genetics. *Fish. Res*., 62: 193-209.

Journal of Fish Biology (2006) **69** (Supplement A), 127–139
doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01156.x, available online at http://www.blackwell-synergy.com

Assessment of restocking as a strategy for rehabilitating a native population of brown trout *Salmo trutta* L. in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps

A. Caudron*†, A. Champigneulle‡ and R. Guyomard§

**Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St Martin Bellevue, France, ‡INRA-CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon Cedex, France and §Laboratoire de génétique des poissons, INRA, 78352 Jouy en Josas, France*

(Received 6 July 2005, Accepted 7 April 2006)

An attempt was made to extend the area of distribution of a native population of brown trout *Salmo trutta* belonging to a Mediterranean lineage (ML), which has maintained itself in the Dranse d'Abondance, a fast-flowing alpine stream (Haute-Savoie, France), despite several decades of intensive restocking with brown trout derived from the Atlantic lineage (AL). This was done by releasing an ML component into the predominantly AL population still present on the Ugine, the main tributary of the Dranse d'Abondance. This strategy of rehabilitation restocking was tested using fluoro-marked juveniles produced from a captive breeding stock derived from the wild Dranse d'Abondance ML stock. Samples of 0+ year fish were collected over the period 1995–2003 in order to assess the impact of the restocking. Percentages of fluoro-marked otoliths revealed significant contributions of ML restocking in the 0+ year autumnal standing population, with levels ranging from 34·3 to 61·4%. The change in the genetic characteristics of the 0+ year population produced by natural recruitment was monitored by analysing the unmarked subjects. Frequencies observed at two microsatellite loci revealed a considerable rise (from 0 to 60%) in the level of Mediterranean alleles in the natural 0+ year population since the introduction of restocking using ML individuals. © 2006 The Authors
Journal compilation © 2006 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: conservation; genetics; native strain; otolith marking; restocking; *Salmo trutta*.

INTRODUCTION

Population genetics studies of natural populations of brown trout *Salmo trutta* L. in France reveal that there are two main different lineages, the Atlantic lineage (AL) in the Atlantic catchment area and the Mediterranean lineage (ML) in Mediterranean rivers. These two lineages substantially differ in their mtDNA haplotypes (Bernatchez *et al.*, 1992) and their allozyme and microsatellite allele frequencies (Guyomard, 1989*a;* Estoup *et al.*, 2000; Launey *et al.*, 2003*a*). The French north alpine hydrographic catchment area belongs

†Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 450469396; fax: +33 450469051; email: a.caudron@wanadoo.fr

© 2006 The Authors
Journal compilation © 2006 The Fisheries Society of the British Isles

to the Mediterranean basin and harbours the ML lineage (Guyomard, 1989*a*; Launey *et al.*, 2003*a*). These ML populations must be considered as native populations since almost all of the stocking operations have been done with hatchery stocks of Atlantic origin until now (Krieg & Guyomard, 1985; Launey *et al.*, 2003*a*).

Several studies (Barbat-Leterrier *et al.*, 1989; Beaudou *et al.*, 1994; Poteaux *et al.*, 1998) have shown that the AL has replaced the ML originally present in many streams of the Mediterranean basin. In contrast, in some Mediterranean streams, despite similar stocking practices, native populations showing little introgression by the AL (Barbat-Leterrier *et al.*, 1989; Largiader *et al.*, 1996; Launey *et al.*, 2003*a*) are still present. In order to ensure the long-term preservation of populations that display low introgression rates, conservation measures, such as the stopping of massive stocking with AL brown trout, have been gradually introduced. In addition to this strategy of conserving the autochtonous populations, ML population restoration strategies can be undertaken in nearby areas that have a similar environment but which are no longer colonized by ML. The ultimate goal is to expand the spatial distribution of some of the native ML populations that are still present and to strengthen them.

This latter approach has been tried out on the Ugine, a tributary of the Dranse d'Abondance, a typical mountain stream system located in the northern French Alps. The present study reports on a first assessment of this population restoration strategy based on stocking with fish from a nearby native population.

MATERIALS AND METHODS

LOCATION AND CHARACTERISTICS OF THE SITE INVESTIGATED

The study was carried out on the fast-flowing Ugine River, the main tributary of the Dranse d'Abondance located in the northern French Alps, in Haute-Savoie (Fig. 1). This zone belongs to the Mediterranean catchment area. The Dranse d'Abondance is one of the three upstream branches of the Dranse system, which is the second largest affluent of Lake Geneva and belongs to the Mediterranean catchment. The Ugine, which is 11 km in length, has its source at an altitude of 1600 m. It has a mean slope of 10%. Its catchment area covers 31 km^2 and ranges in altitude from 630 to 2220 m. It has the typical geomorphologic characteristics of a middle-altitude mountain stream in the Alpine zone. The zone studied covers the median section of the Ugine, which includes most of natural production zones of this stream. The zone studied is separated from the main stream of the Dranse d'Abondance by the insurmountable barrier of a hydroelectric dam, located in the lower part of the Ugine.

RESTOCKING PRACTICES

Recent genetic studies (Largiader *et al.*, 1996; Launey *et al.*, 2003*a*) have demonstrated that most of the main stream of the Dranse d'Abondance and several of its tributaries harboured a large, nearly pure Mediterranean population, despite intensive stocking over several decades with fish originating from the AL. The zone of low introgression has been classified as a sanctuary and has not been restocked since 1996.

Wild spawners (150 males and 150 females) were caught at three places (Fig. 1) in this area and used to produce separate full-sib families. Only the 98 families obtained

© 2006 The Authors

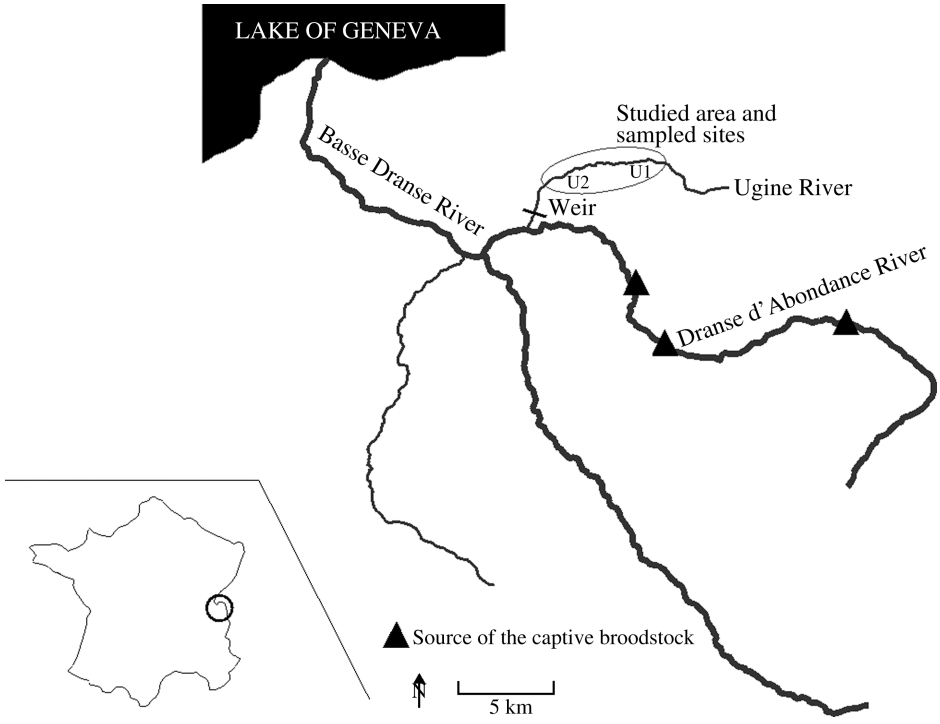


FIG. 1. Location of the catchment area of the Ugine and the U1 (upstream) and U2 (downstream) sections studied.

from parents (*i.e.* 98 females and 98 males) showing Mediterranean genotypes at three diagnostic markers, *Str54-1*, *Str59-1* and *Str79-1* (Estoup *et al.*, 2000; C. R. Largiader, unpubl. data) were kept to found the ML captive breeding stock.

Until 1998, the Ugine River was massively and exclusively restocked during several decades with AL fish. In 1995 and 1998, small numbers of ML brown trout fingerlings were also released. Since 1999, brown trout restocking methods in the Ugine have been changed (Table I), and all the fry released have been derived from the captive ML breeding stock. The numbers of ML fish introduced each year was *c.* a quarter of the number of annually released AL fish (Table I).

MARKING THE INDIVIDUALS RELEASED AND SAMPLING

In 1995, all the AL fry (44 000) released into the Ugine at early stage (Table I) were otolith 'fluoro-marked' by immersion in a saline solution (50 g l^{-1} NaCl) of 10 g l^{-1} tetracycline hydrochloride (TCHC) for 3·5 min (Champigneulle & Rojas Beltran, 2001). In the same year, the 1 100 ML fingerlings released were marked by removing the adipose fin.

Since 1999, all the ML fry released have been fluoro-marked by immersion in a 100 mg l^{-1} solution of alizarin red S (ARS) during 3 h (Caudron & Champigneulle, 2006).

Samples of 0+ year fish were taken in autumns of 1995, 2000 and 2003 by electrofishing in the zone being studied. In 1995, a section (U1) of 500 m was sampled. In 2000 and 2003, in addition to U1, a second section (U2) of 500 m located downstream from U1 (Fig. 1) was sampled. U1 and U2 together correspond to a 1 km stretch of river that can be considered to be representative of the population present in the Ugine River. Indeed, the sampling was carried out continuously over the electrofishing area in order to obtain the better representativity of the river stretch.

© 2006 The Authors

TABLE I. Quantity and source of the restocking brown trout released into the Ugine River between 1988 and 2003

	Atlantic lineage (AL) fish			Mediterranean lineage (ML) fish			Total	
Years	Fry 2–3 cm L_T	Fry 4–5 cm L_T	Fingerling	Fry 2–3 cm L_T	Fry 4–5 cm L_T	Fingerling	AL	ML
1988	55 000	20 000					75 000	0
1989	25 000	15 000					40 000	0
1990	27 000	19 500					46 500	0
1991	25 000	19 500					44 500	0
1992		50 000					50 000	0
1993	30 000	25 000					55 000	0
1994	25 000	23 000					48 000	0
1995	**30 000**	**8 000**	**6 000**			*1 100*	**44 000**	*1 100*
1996	30 000						30 000	0
1997	40 000	4 000	200				44 200	0
1998	17 800					300	17 800	300
1999				**12 000**			0	**12 000**
2000					**11 000**		0	**11 000**
2001				**9 000**	**1 900**		0	**10 900**
2002				**9 000**	**2 000**		0	**11 000**
2003				**9 000**	**2 200**		0	**11 200**

In bold, fish marked by otolith fluoromarking; in italic, fish marked by removing the adipose fin. L_T, total length.

The age of each fish was determined by scalimetry in order to check that they belonged to the 0+ year cohort.

ANALYSIS OF OTOLITHS

For each of the 0+ year fish sacrificed, the head was dissected in order to access the sacculi containing the otoliths (sagittae). Otoliths were removed, mounted on glass slide with a thermoglue (Crystalbond Aremco adhesive number 509) and polished to expose the nucleus (Caudron & Champigneulle, 2006).

In order to detect the fluorescent mark and estimate the proportions of natural (hereafter named unmarked) and introduced (hereafter named marked) 0+ year fish, each slide was observed under a Zeiss Axioskop 40 epifluorescence microscope (mercury vapour lamp HBO50) using a Zeiss number 15 filter and Zeiss number 09 filter for ARS and TCHC, respectively.

GENOTYPING

Fin clips were taken from each 0+ year fish sampled and kept in 95% ethanol. Genotyping was carried out, on one hand, to determine the change in the genetic characteristics (level of introgression and genotype composition) of the natural fraction of juveniles *in situ* and, on the other hand, to measure the degree of genetic similarity between the natural 0+ year fish and the individuals introduced in the previous years.

Samples were genotyped with two microsatellite markers, *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA*, which are located on two distinct linkage groups (BT2 and BT7, K. Gharbi, unpubl. data). The AL or ML origin of the different alleles found at two loci was unambiguously

© 2006 The Authors

determined by the combination of the information provided at these two loci and at two adjacent markers, *Str54-2INRA* and *Str59-2INRA*. The rationale of this method is explained in Estoup *et al.* (1999) and the diagnostic nature of these two sets of markers has been validated in numerous Mediterranean populations from France, Italy, Greece and Spain and from farmed strains used locally (Estoup *et al.*, 2000; Launey *et al.*, 2003*b*; R. Guyomard, unpubl. data;). In practice, the genotyping of the two additional loci, *Str54-2INRA* and *Str59-2INRA*, is restricted to a sub-sample of natural and fish-farmed individuals in order to determine the genetic origin (Mediterranean *v.* Atlantic) of the alleles observed at the *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA* loci. Genotyping at *Str54-2INRA* and *Str59-2INRA* and allele validation in sub-samples from the Dranse d'Abondance basin were performed in previous studies (Estoup *et al.*, 2000; Launey *et al.*, 2003*b*; R. Guyomard, unpubl. data). DNA from each individual was purified in an extraction buffer containing Chelex® (Estoup *et al.*, 1996).

The *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA* markers were co-amplified by polymerase chain reaction (PCR) where 3' primers were marked with the Fam and Tamra fluorochromes, respectively. The PCR amplifications, separation and visualization of the PCR products were carried out according to Launey *et al.* (2003*b*), with a denaturing phase of 5 min at 96° C, five cycles consisting of 30 s at 96° C, 30 s at 54° C, 1 min at 72° C, 20 cycles of 30 s at 95° C, 30 s at 54° C, 30 s at 72° C and a final extension phase of 5 min at 72° C.

STATISTICAL ANALYSES

The 95% CL of the contributions of the marked and unmarked fry were calculated from Beyer's (1986) tables. Statistical differences in proportions of marked and unmarked fish among sections and years were tested with a χ^2 test. Statistical significance of deviations from expected Hardy–Weinberg proportions, linkage disequilibria and genetic differentiations were tested using the 'Hardy–Weinberg', 'Genotypic disequilibrium' and 'Population differentiation' options of GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995). The introgression rate was estimated by the average frequencies of Atlantic alleles at the *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA* loci (*i.e.* number of Atlantic alleles at *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA* found in a sample divided by four times the number of individuals analysed in this sample). Thereafter, the term introgression refers to the introduction of alien genes and their incorporation into the native gene pool.

RESULTS

CONTRIBUTION OF RESTOCKING AT STAGE 0+ YEAR IN 1995, 2000 AND 2003

In 1995, despite the massive restocking, mainly consisting of AL (introduction of 44 000 AL fry and of 1 100 ML fingerlings), the population of juveniles sampled during the autumn in the U1 section was mainly (85·7%) derived from natural recruitment (Fig. 2). In this cohort, the introduced AL (marked with TCHC) and ML individuals (marked by removing the adipose fin) represented only 2·9 and 11·4% of the population of juveniles present in the autumn, respectively.

In the U1 section, the proportion of marked subjects did not differ significantly ($P > 0{\cdot}05$) between 2000 (48·1%) and 2003 (61·4%) and both of them were significantly ($P < 0{\cdot}01$) higher than in 1995 (14·3%).

In the U2 section, the percentages of marked 0+ year fish were similar ($P > 0{\cdot}05$), reaching *c.* 35% in each of the cohorts studied.

Globally, the contributions of the ML (marked) fry to the 2000 and 2003 cohorts (respectively, 40·3 and 46·3%) were significantly higher than those of

© 2006 The Authors

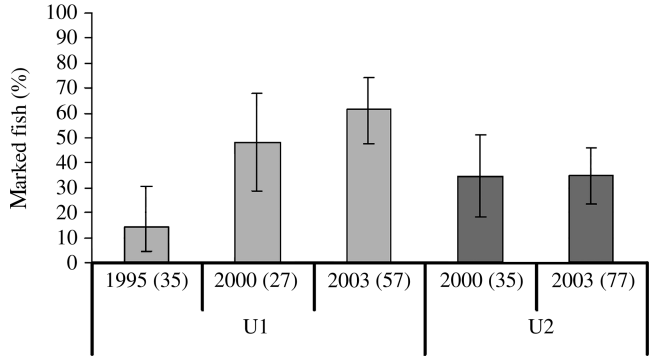


FIG. 2. Contribution of restocked (percentage ± 95% CL marked) brown trout to the 0+ year autumnal population in the U1 and U2 sections located in 1995, 2000 and 2003 (n = sample size).

marked fry in the 1995 cohort (14·3%) ($P < 0{\cdot}05$) and did not change significantly between 2000 and 2003.

CHANGE IN THE GENOTYPE COMPOSITION AND INTROGRESSION RATE IN THE NATURAL POPULATION

Genetic analysis identified three Atlantic alleles (146, 150 and 152) and nine Mediterranean alleles (166, 170, 176, 190, 192, 194, 196, 198 and 200) at *Str59-1INRA*, two Atlantic alleles (130 and 132) and one Mediterranean allele (136) at *Str54-1*. The 0+ year sample derived from natural reproduction in 1995 was fixed for the Atlantic alleles 150 and 132 at *Str59-1* and *Str54-1*, respectively (see Appendix for the allele frequencies).

Between 1995 and 2003, the genetic composition of the 0+ year individuals derived from natural recruitment changed considerably with a very marked increase in the proportion of Mediterranean alleles (Fig. 3).

A multi-locus test for Hardy–Weinberg expectations was significant in the U2 sample for the year 2000 ($P < 0{\cdot}05$) only. This apparently resulted from the

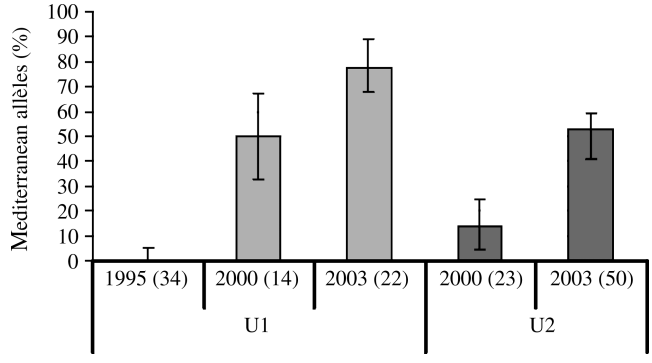


FIG. 3. Percentage ± 95% CL percentage of the Mediterranean allele calculated at the *Str54-1INRA* and *Str59-1INRA* loci in the samples collected in 1995, 2000 and 2003 at stage 0+ year in the U1 and U2 sections (n = sample size).

© 2006 The Authors

occurrence of two pure ML individuals, which exhibited ML alleles only at both loci since the test was no longer significant when these two individuals were discarded. The multi-population test for Hardy–Weinberg proportions, however, was not significant ($P > 0{\cdot}05$) and, thereafter, it was assumed that conformity to Hardy–Weinberg proportions was fulfilled in all samples. The two loci were in linkage equilibrium only in the sample from the U1 section in 2000, and the global test, carried out on all the samples, was very highly significant ($P < 0{\cdot}001$).

The samples of marked individuals released in 2000 and 2003 did not deviate significantly from the Hardy–Weinberg expectations ($P > 0{\cdot}05$) and were at linkage equilibrium ($P > 0{\cdot}05$). The frequencies of these samples did not significantly differ from each other ($P > 0{\cdot}05$) and were very similar to those observed in the source population (C. R. Largiader, unpubl. data).

The introgression rates showed similar pattern of change in both sections and decreased considerably over time. In the U1 section, the level of introgression within the natural population of juveniles (unmarked) decreased significantly between 1995 and 2000 ($P < 0{\cdot}001$), and between 2000 and 2003 ($P < 0{\cdot}001$), with values of 100, 50 and 23% for the years 1995, 2000 and 2003, respectively (Fig. 3). For the U2 section, the level of introgression was 83% in 2000 and decreased significantly ($P < 0{\cdot}001$) to 47% in 2003 (Fig. 3). Introgression rates were significantly lower ($P < 0{\cdot}001$) in the U1 than in U2 section in both 2000 and 2003.

DISCUSSION

BACKGROUND, ORIGINALITY AND OBJECTIVES OF THE STUDY

Several recent studies have reported or predicted a high risk of extinction of original native populations in many species of salmonids [Dowling & Childs, 1992, for *Oncorhynchus apache* (Miller); Young, 1999, for *Oncorhynchus* spp.; Giuffra *et al.*, 1996 and Crivelli *et al.*, 2000, for *Salmo marmoratus* Cuvier; Laikre *et al.*, 1999, for *S. trutta*; Hilderbrand, 2002, for *Oncorhynchus clarki* (Richardson)].

A recent Europe-wide overview (Laikre *et al.*, 1999) stressed the need to set up long-term management at a populational level rather than at species level to ensure the long-term survival of *S. trutta*. These authors also pointed out that little work has yet been carried out to test the effectiveness of various types of conservation strategies and of a management of intraspecies biodiversity in the brown trout.

The current project results from the discovery of a native ML brown trout population in the main part of the Dranse d'Abondance River (Largiader *et al.*, 1996; Launey *et al.*, 2003*a*) and, in contrast, the presence of a population highly introgressed by Atlantic stocks in the Ugine River. The initial situation in the Ugine was presumably the consequence of the repetitive and intensive stocking during nearly 100 years in a progressively damaged habitat. Indeed, the studies of Largiader *et al.* (1996) and Launey *et al.* (2003*a*) support the hypothesis of a strong impact of hatchery brown trout on the populations of several tributaries from Lake Geneva.

The first conservation measure introduced in this zone was to stop all restocking operations with non-native strains, which are thought to be one of

© 2006 The Authors

the main reasons underlying the disappearance of native populations of salmonids (Allendorf & Leary, 1988; Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Waples, 1991; Leary *et al.*, 1993; Hansen & Loeschcke, 1994; Largiader & Scholl, 1995; Allendorf & Waples, 1996; Crivelli *et al.*, 2000).

In order to restore the ML in the Ugine River, the following strategies were envisaged (used either separately or in combination): 1) the construction of fish ladders between the Dranse d'Abondance and the downstream Ugine, 2) the preliminary eradication of the non-native fraction (the AL fish in this case), a method that has sometimes been used in the U.S.A. (Harig *et al.*, 2000), 3) the transplantation of ML adults caught in the Dranse d'Abondance into the Ugine, 4) a temporary restocking with ML juveniles produced from a breeding stock derived from the ML population present in the adjacent Dranse d'Abondance River. It was decided to implement only this last strategy for the following reasons. A ML broodstock from the adjacent Dranse d'Abondance River was available. There was no evidence of the presence of a native ML brown trout population in the Ugine River. So there was no risk of lowering fitness by the introduction of an adjacent native ML population.

Many studies of the impact of AL restocking on the genetic characteristics of natural ML populations have been published (Guyomard, 1989*a*, *b;* Barbat-Leterrier *et al.*, 1989; Beaudou *et al.*, 1994; Largiader *et al.*, 1996; Poteaux *et al.*, 1998; Berrebi *et al.*, 2000*a*). As far as is known, the case of the Ugine River is one of the first in which the consequences of switching from AL-type to ML-type restocking, and the feasibility of restoring a functional native population to replace an AL population, have been investigated. Marking all the fry released made it possible to distinguish unambigously between introduced and natural juveniles in the local population, and to monitor the temporal changes of the genetic characteristics of the fraction derived from natural recruitment.

RESTOCKING WITH A WILD STRAIN: EFFECTIVENESS AND ABILITY TO INTRODUCE A FUNCTIONAL POPULATION

The main result observed was an increase of Mediterranean allele frequencies in the natural 0+ year population following restocking with ML individuals. This increase was already obvious in the 2000 cohort, even if only a small number of ML stocked juveniles had only been introduced on two occasions, in 1995 and 1998.

Two non-exclusive situations could account *a priori* for the observed change: 1) a natural migration from downstream or upstream and 2) the modification of stocking practices.

Situation 1. The possibility of a natural recolonization of the studied zone can be discarded for two reasons: 1) the presence of an impassable obstacle in the lower part of the Ugine River preventing brown trout migration from the Dranse d'Abondance River (Fig. 1); 2) the zone upstream from U1 harbours a very small brown trout population as revealed by recent surveys (November 2004). Moreover if such a ML spawner population would have existed upstream in the mid-1990s, it would be difficult to explain why it did not contribute to the 0+ year cohort of U1 section (located just downstream) in 1995 and strongly contributed to it in the subsequent years.

© 2006 The Authors

Situation 2. The most likely explanation is that some of the ML individuals introduced have established themselves and reproduced successfully, their contribution probably overweighting the natural recruitment. The marked reduction in Atlantic allele frequencies in the U1 section from 1995 to 2000 indicates that the 0+ year fish restocked in 1995 and in 1998 have become well established and contributed to the natural breeding. According to the age-maturity relationships in ML brown trout (Champigneulle *et al.*, 2003*a*), 0+ year males and females introduced in 1995 would have contributed to natural recruitment as soon as 1996 (stage 1+ year) and 1997 (stage 2+ year), respectively and until 1999. The male and female offspring of ML males introduced in 1995 could have also contributed to the natural reproduction and the increase of Mediterranean allele frequencies in 1998 and 1999, respectively, while the male offspring of ML females could have reproduced in 1999.

The reasons of the pronounced shift towards Mediterranean alleles between 1995 and 2000, despite the fact that stocked AL fish largely outnumbered ML ones over this period, cannot be identified here. The two stocks differ genetically with regard to two aspects, which could explain the apparent higher survival rate and reproductive success of ML fish: their geographic origin and their history of domestication. First, the ML strain used here has been founded with local native breeders. Local populations are assumed to be adapted to their particular environmental conditions (Hindar *et al.*, 1991, Reisenbichler *et al.*, 2003) and recolonization by artificial propagation is more often successful when the donor zones are nearby and ecologically similar (Reisenbichler, 1988; Rhodes & Quinn, 1999; Young, 1999; Utter, 2004). Secondly, the ML stock has experienced only one generation of domestication instead of 20–30 for the AL stock. There are accumulative evidences that domestication can affect gene frequencies (Ryman & Ståhl, 1980) and important traits such as survival, feeding and reproductive behaviour (Reisenbichler & McIntyre, 1977; Berg & Jorgensen, 1991; Ruzzante, 1994; Johnsson *et al.*, 1996; Champigneulle *et al.*, 2003*b*; Huntingford, 2004; Kostow, 2004) and that farm escapes can have adverse effects on the fitness of wild stocks (Fleming & Petersson, 2001; McGinnity *et al.*, 2003). These differences are assumed to increase with the number of generations of fish culture (Waples, 1999).

The effects of non-genetic factors such as the fish size at stocking (Hume & Parkinson, 1988) or interannual variation in stocking efficiency, however, cannot be excluded and common garden field experiments are required to evaluate the respective role of genetic background and environmental variations and to make conclusions on the superiority of ML genotypes.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

This study, combining genetic analyses and demographic data, has demonstrated that the restoration of a functional ML population in the Ugine River was successfully achieved through restocking with fingerlings and fry from a recent captive ML stock derived from a nearby native population living in a comparable habitat. A similar rehabilitation programme was carried out on the threatened *S. marmoratus* in Slovenia. In this country, pure populations of *S. marmoratus* have been identified (Berrebi *et al.*, 2000*b*; Fumagalli *et al.*,

© 2006 The Authors

2002) and used to propagate *S. marmoratus* in fish-free isolated sections (Crivelli *et al.*, 2000). Preliminary results are encouraging since new pure populations of *S. marmoratus* have been established and their allele frequencies have increased in rivers where exotic fish are no longer stocked (A. Crivelli, pers. comm.).

In conclusion, rehabilitation stocking can be one of the strategies to reintroduce functional brown trout population from a neighbouring non-introgressed native population, to restore the area of distribution of original taxons of native brown trout at local scale, and thus to strengthen their conservation in the long-term.

The relatively high percentage of marked 0+ year fish observed in 2003, indicates that it is still too early to recommend the complete cessation of rehabilitation restocking of the Ugine River. Monitoring the percentage of marked juveniles and the allele frequencies in the natural recruitment component of the 0+ year population should be continued. This information is required to check that the new ML population is self-sustaining and to decide when rehabilitation restocking can be stopped.

This study is part of an INTERREG IIIA ALCOTRA programme: 'Identification, preservation and rehabilitation of populations of native trout in the Val d'Aoste and in Haute-Savoie.' We would like to thank M. Andriamanga (INRA Jouy en Josas) who carried out the genetic analyses, C. Largiader (Berne University), S. Launey (INRA Jouy en Josas) and B. Riva for their contribution to the initial phase of foundation of the ML breeding stocks.

References

Allendorf, F. W. & Leary, R. F. (1988). Conservation and distribution of genetic variation in a polytypic species, the cutthroat trout. *Conservation Biology* **2,** 170–184.

Allendorf, F. W. & Waples, R. S. (1996). Conservation and genetics of salmonid fishes. In *Conservation Genetics* (Avise, J. C. & Hamrick, J. L., eds), pp. 238–280. New York: Chapman & Hall.

Barbat-Leterrier, A., Guyomard, R. & Krieg, F. (1989). Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquatic Living Resources* **2,** 215–223.

Beaudou, D., Cattaneo-Berrebi, G. & Berrebi, P. (1994). Impacts génétiques des repeuplements en truites communes (*Salmo trutta* L.) sur les populations en place: cas du bassin de l'Orb (Hérault). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **332,** 83–92.

Berg, S. & Jorgensen, J. (1991). Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo trutta*, of wild and hatchery origin: 1. Post-stocking mortality and smolt yield. *Journal of Fish Biology* **39,** 151–169.

Bernatchez, L., Guyomard, R. & Bonhomme, F. (1992). DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology* **1,** 161–173.

Berrebi, P., Poteaux, C., Fissier, M. & Cattaneo-Berrebi, G. (2000*a*). Stocking impact and allozyme diversity in brown trout from Mediterranean southern France. *Journal of Fish Biology* **56,** 949–960.

Berrebi, P., Povz, M., Jesensek, D., Cattaneo-Berrebi, G. & Crivelli, A. J. (2000*b*). The genetic diversity of native, stocked and hybrid populations of marble trout in the Soca River, Slovenia. *Heredity* **85,** 277–287.

Beyer, W. H. (1986). *Handbook of Tables for Probability and Statistics*, 2nd edn. Boca Raton, FL: CRC Press.

Caudron, A. & Champigneulle, A. (2006). Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'alizarine Red S. *Cybium* **30,** 65–72.

© 2006 The Authors

Champigneulle, A. & Rojas Beltran, R. (2001). Le marquage des poissons. In *Gestion piscicole des grands plans d'eau* (Gerdeaux, D., ed.), pp. 311–346. Paris: INRA.

Champigneulle, A., Largiader, C. & Caudron, A. (2003*a*). Reproduction de la truite (*Salmo trutta*) dans le torrent de Chevenne, Haute-Savoie. Un fonctionnement original? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **369,** 41–70.

Champigneulle, A., Melhaoui, M., Gillet, C. & Caudron, A. (2003*b*). Repeuplements en alevins nourris et démographie de la population de truite (*Salmo trutta*) dans le Redon, un affluent du Léman interrompu par un obstacle. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **369,** 17–40.

Crivelli, A., Poizat, G., Berrebi, P., Jesensek, D. & Rubin, J. F. (2000). Conservation biology applied to fish: the example of a project for rehabiliting the marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium* **24,** 211–230.

Dowling, T. E. & Childs, M. R. (1992). Impact of hybridization on a threatened trout of the southwestern United States. *Conservation Biology* **6,** 355–364.

Estoup, A., Largiader, C. R., Perrot, E. & Chourrout, D. (1996). Rapid one-tube extraction for reliable PCR detection of fish poplymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **5,** 295–298.

Estoup, A., Cornuet, J. M., Rousset, F. & Guyomard, R. (1999). Juxtaposed microsatelitte systems as diagnostic markers for admixture: theoretical aspects. *Molecular Biology and Evolution* **16,** 898–908.

Estoup, A., Largiader, C. R., Cornuet, J. M., Gharbi, K., Presa, P. & Guyomard, R. (2000). Juxtaposed microsatellite systems as diagnostic markers for admixture: an empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta L.*) as model organism. *Molecular Ecology* **9,** 1873–1886.

Ferguson, A. (1989). Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology* **21,** 35–46.

Fleming, I. A. & Petersson, E. (2001). The ability of released, hatchery salmonids to breed and contribute to the natural productivity of wild populations. *Nordic Journal of Freshwater Research* **75,** 71–98.

Fumagalli, L., Snoj, A., Jesensek, D., Balloux, F., Jug, T., Duron, O., Brossier, F., Crivelli, A. J. & Berrebi, P. (2002). Extreme genetic differentiation among the remnant populations of marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Molecular Ecology* **11,** 2711–2716.

Giuffra, E., Guyomard, R. & Forneris, G. (1996). Phylogenetic relationships and introgression patterns between incipient parapatric species of Italian brown trout (Salmo trutta L. complex). *Molecular Ecology* **5,** 207–220.

Guyomard, R. (1989*a*). Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **314,** 118–135.

Guyomard, R. (1989*b*). Gestion génétique des populations naturelles : l'exemple de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **314,** 136–145.

Hansen, M. M. & Loeschcke, V. (1994). Effects of releasing hatchery-reared brown trout to wild trout populations. In *Conservation Genetics* (Loeschcke, V., Tomiuk, J. & Jain, S. K., eds), pp. 273–289. Basel: Birkhäuser Verlag.

Harig, A. L., Fausch, K. D. & Young, M. K. (2000). Factors influencing success of greenback cutthroat trout translocations. *North American Journal of Fisheries Management* **20,** 994–1004.

Hilderbrand, R. H. (2002). Simulating supplementation strategies for restoring and maintaining stream resident cutthroat trout populations. *North American Journal of Fisheries Management* **22,** 879–887.

Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. (1991). Genetic effects of cultured fish on natural populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48,** 945–957.

Hume, J. M. B. & Parkinson, E. A. (1988). Effects of size at and time of release on survival and growth of steelhead trout fry stocked in streams. *North American Journal of Fisheries Management* **8,** 50–57.

Huntingford, F. A. (2004). Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology* **65** (Suppl. A)**,** 122–142. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00562.X

© 2006 The Authors

Johnsson, J. I., Petersson, E., Jönsson, E., Björnsson, B. T. & Järvi, T. (1996). Domestication and growth hormone alter antipredator behavior and growth patterns in juvenile brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53,** 1546–1554.

Kostow, K. E. (2004). Differences in juvenile phenotypes and survival between hatchery stocks and a natural population provide evidence for modified selection due to captive breeding. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61,** 577–589.

Krieg, F. & Guyomard, R. (1985). Populations genetic of French Brown trout (*Salmo trutta*): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique, Sélection, Evolution* **17,** 225–242.

Largiader, C. R. & Scholl, A. (1995). Effects of stocking on the genetic diversity of brown trout populations of the Adriatic and Danubian drainages in Switzerland. *Journal of Fish Biology* **47** (Suppl. A)**,** 209–225.

Largiader, C. R., Scholl, A. & Guyomard, R. (1996). The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe* (Kirchhofer, A. & Hefti, D., eds), pp. 181–197. Basel: Birkhauser Verlag.

Launey, S., Krieg, F., Champigneulle, A. & Guyomard, R. (2003*a*). Ecotypes sympatriques migrateurs et sédentaires de truite commune (*Salmo trutta* L.): différenciation génétique et effet des repeuplements. *Les Actes du BRG* **4,** 63–78.

Launey, S., Krieg, F., Haffray, P., Bruant, J. S., Vannier, A. & Guyomard, R. (2003*b*). Twelve new microsatellite markers for gilted seabream (*Sparus aurata* L.): characterization, polymorphism and linkage. *Molecular Ecology Notes* **3,** 457–459.

Leary, R. F., Allendorf, F. W. & Forbes, S. H. (1993). Conservation of genetics of bull trout in the Columbia and Klamath River drainages. *Conservation Biology* **7,** 856–865.

McGinnity, P., Prodohl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoileidigh, N. O., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society B* **270,** 2443–2450.

Poteaux, C., Beaudou, D. & Berrebi, P. (1998). Temporal variations of genetic introgression in stocked brown trout populations. *Journal of Fish Biology* **53,** 701–713.

Raymond, M. & Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86,** 248–249.

Reisenbichler, R. R. (1988). Relation between distance transferred from natal stream and recovery rate for hatchery coho salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **8,** 172–174.

Reisenbichler, R. R. & McIntyre, J. D. (1977). Genetic differences in growth and survival of juvenile hatchery and wild steelhead trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **34,** 123–128.

Reisenbichler, R. R., Utter, F. M. & Krueger, C. C. (2003). Genetic concepts and uncertainties in restoring fish populations and species. In *Strategies for Restoring River Ecosystems—Sources of Variability and Uncertainty in Natural and Managed Systems* (Wissmar, R. C. & Bisson, P. A., eds), pp. 149–183. Bethesda, MD: American Fisheries Society.

Rhodes, J. S. & Quinn, T. P. (1999). Comparative performance of genetically similar hatchery and naturally reared juvenile coho salmon in Streams. *North American Journal of Fisheries Management* **19,** 670–677.

Ruzzante, D. E. (1994). Domestication effects on aggressive and schooling behaviour in fish. A review. *Aquaculture* **120,** 1–24.

Ryman, N. & Ståhl, G. (1980). Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37,** 82–87.

Utter, F. (2004). Point of view. Population genetics, conservation and evolution in salmonids and other widely cultured fishes: some perspective over six decades. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14,** 125–144.

Waples, R. S. (1991). Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of 'species' under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review* **53,** 11–22.

© 2006 The Authors

Waples, R. S. (1999). Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries* **24,** 12–21.
Young, K. L. (1999). Managing the decline of Pacific salmon: metapopulation theory and artificial recolonization as ecological mitigation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56,** 1700–1706.

Electronic Reference

Laikre, L., Antunes, A., Apostolidis, A., Berrebi, P., Duguid, A., Ferguson, A., Garcia-Marin, J. L., Guyomard, R., Hansen, M. M., Hindar, K., Koljonen, M.-L., Lardiader, C., Martinez, P., Nielsen, E. E., Palm, S., Ruzzante, D., Ryman, N. & Triantaphyllidis, C. (1999). Conservation genetic management of brown trout (Salmo trutta) in Europe. *"Troutconcert"; EU FAIR CT97-3882*. Available at http://www.dfu.min.dk/publicationdatabase_uk.asp?id = 1080

APPENDIX. Allele frequencies observed at the *Str59-1* and *Str54-1* loci in the six samples. In Italic, total of the 2000 and 2003 samples of otolith marked individuals; in bold, alleles of Atlantic origin

		Population				
Locus	Marked	U1-1995	U1-2000	U2-2000	U1-2003	U2-2003
Str59-1						
(*n*)	*79*	31	14	23	22	50
146	***0·0063***	**0·0000**	**0·0000**	**0·0217**	**0·0000**	**0·0400**
150	***0·0886***	**1·0000**	**0·4286**	**0·8043**	**0·2273**	**0·4100**
152	***0·0000***	**0·0000**	**0·0714**	**0·0000**	**0·0227**	**0·0100**
166	*0·0759*	0·0000	0·0357	0·0435	0·0000	0·0300
170	*0·1582*	0·0000	0·1786	0·0217	0·0909	0·1500
176	*0·0127*	0·0000	0·0000	0·0000	0·0455	0·0000
186	*0·0253*	0·0000	0·0000	0·0000	0·0000	0·0100
190	*0·0253*	0·0000	0·0000	0·0000	0·0000	0·0100
192	*0·0949*	0·0000	0·0714	0·0435	0·2045	0·0700
194	*0·3481*	0·0000	0·0357	0·0000	0·1364	0·1600
198	*0·0823*	0·0000	0·1786	0·0435	0·2727	0·0900
200	*0·0823*	0·0000	0·0000	0·0217	0·0000	0·0200
H_{nb}	*0·8213*	0·0000	0·7672	0·3536	0·8214	0·7754
H_{obs}	*0·7975*	0·0000	0·8571	0·2609	0·9091	0·7400
Str54-1						
(*n*)	*79*	31	14	23	22	50
130	***0·0000***	**0·0323**	**0·0000**	**0·0435**	**0·0000**	**0·0000**
132	***0·0380***	**0·9677**	**0·5000**	**0·7826**	**0·2045**	**0·4900**
136	*0·9620*	0·0000	0·5000	0·1739	0·7955	0·5100
H_{nb}	*0·0735*	0·0635	0·5185	0·3633	0·3330	0·5048
H_{obs}	*0·0506*	0·0645	0·5714	0·2174	0·2273	0·3800
H_{mean}	*0·4474*	0·0317	0·6429	0·3585	0·5772	0·6401
N_{allele}	*6·5000*	1·5000	4·5000	5·0000	4·5000	6·5000

n, sample size; H_{nb}, expected, unbiased heterozygosity; H_{mean}, mean, expected, unbiased heterozygosity; N_{allele}, mean number of alleles per population.

© 2006 The Authors

Multiple marking of otoliths of brown trout, *Salmo trutta* L., with alizarine redS to compare efficiency of stocking of three early life stages

A. CAUDRON
Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St Martin Bellevue, France.
a.caudron@wanadoo.fr. fax: +33 450469051.

A. CHAMPIGNEULLE
INRA-CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon Cedex, France.

Running title: TROUT STOCKING EFFICIENCY AT EARLY LIFE STAGES

KEYWORDS: *Salmo trutta*, stocking, rehabilitation, otolith marking, alizarin redS, early life stages.

Abstract
This exploratory study examined the restocking with three early life stages in the context of rehabilitating a native brown trout lineage. To do this, an experimental section in 5 different streams was restocked successively with three stages (I: unfed fry at the end of the resorption phase, II: fed fry measuring 2-3 cm and III: fed fry measuring 4-5 cm) derived from a hatchery stock born of wild spawners. The three stages were distinguished by single or multiple fluoromarking of the otoliths with alizarin redS. The index of relative stocking efficiency (IRE) and mean length and weight of each stage in each stream were investigated at stage 0+ in October. The IRE for stageII were greater than the stageI in all sections and were equivalent or greater than the stageIII. StageII reached in Autumn significantly larger mean length and weight than the stageIII. The stage II appeared promising.

Introduction

Concern about the conservation and rehabilitation of native populations of salmonids is growing considerably (Nielsen & Powers 1995; Dodson, Gibson, Cunjack, Friedland, Garcia de Leaniz, Gross, Newburyrym, Nielsen, Power & Roy 1998; Crivelli, Poizat, Berrebi, Jensensek & Rubin 2000; Hallerman 2003; Caudron, Champigneulle & Guyomard 2006). There is therefore an increasing need for fish stock managers to have operational strategies to rehabilitate native populations.

Where the native populations were too small or required support, the strategy of temporary rehabilitation restocking was envisaged with the ultimate goal of supporting or recreating new functional populations, thus increasing the area of distribution of native lineages. The rehabilitation restockings used juveniles produced from wild stock (supportive breeding) or from captive spawners recently produced from eggs collected from wild native fish (Nielsen & Powers 1995; Wang & Ryman 2001; Hallerman 2003).

In this context of rehabilitation of native populations, the restocking method used must meet two conditions simultaneously: 1) it must make the best possible use of the restocking material that is generally in short supply, which means that it is essential to optimize the effectiveness of the releases, and 2) it must restrict the time the fish spend in captivity in order to limit as far as possible the harmful genetic effects linked to domestication (Busack & Currens 1995; Waples 1999). Furthermore, the choice of which stage to release is particularly important as it can have a long-term impact on the length and survival of the introduced fish (Letcher, Dubreuil, O'Donnell, Obedzinski, Griswold & Nislow 2004), and therefore also affect the success of the restocking programs. These objectives mean that it was necessary to carry out comparisons of releasing different early life stages, using a marking method that would not result in any post-restocking inter-group bias linked to the marking technique used.

Three early stages are currently used in the case of salmonids: unfed fry at the end of the yolk-sac resorption phase, small fed fry measuring 2-3 cm that had been feeding for a few weeks, and larger fed fry measuring 4-5 cm. Such precocious restocking methods have so-far undergone little comparative study (Lasenby & Kerr 2001). The development of otolith fluoromarking techniques has now made it possible to track salmonids restocked at early stages (Champigneulle & Cachera 2003; Caudron & Champigneulle 2006).

The present study used the technique of single and multiple otolith marking using alizarine red S (ARS). This technique was used to carry out an exploratory study intended to compare trout (*Salmo trutta* L.) restockings at three early life stages (yolk-sack fry, fed fry, fingerlings measuring 4-5 cm) with regard to their implantation *in situ* assessed at 0+ stage in October.

Materials and methods

Sites investigated and stocking characteristics

The juveniles were produced from a single pool of eggs obtained from a captive breeding stock recently constituted from wild native spawners of the Mediterranean Lineage (ML). To produce this captive ML breeding stock, wild spawners were caught in the upper part of the Dranse d'Abondance, a French tributary of Lake Geneva. The upper Dranse d'Abondance river has a native ML population of brown trout with a low level of introgression by the Atlantic lineage (Largiader, Scholl & Guyomard 1996). Only the 98 families obtained from

parents (i.e. 98 females and 98 males) showing Mediterranean genotypes at three diagnostic markers, Str541, Str591 and Str791 (Estoup, Largiader, Cornuet, Gharbi, Presa & Guyomard 2000) were kept and used (Largiader, unpublished data).

Five different streams were selected in or at the edge of the area of distribution of the native ML population from which the hatchery stock was created. Those rivers were representative of the fast-flowing middle-altitude streams of this territory. The sections into which the experimental releases were carried out were limited upstream and downstream by obstacles that juveniles would find difficult to by pass in an upstream direction. In addition, the sections chosen had low natural recruitment.

Each section (Table 1) was restocked successively with the three different stages (I: unfed fry at the end of the resorption phase stocked on 18 and 20 April 2006, II: fed fry measuring 2-3 cm stocked on 26 and 28 May, and III: fed fry measuring 4-5 cm stocked on 28 June). Considerable care was taken about the release phase: choice of appropriate hydrological conditions and ensuring good dispersal of the fry over the study sites.

The restocking densities were equivalent on each section, and similar to those generally used locally, i.e. 1.3-1.4 individuals.m^{-2} for stages I and II, and 0.5-0.6 individuals.m^{-2} for stage III.

Table 1. Characteristics of stocked sections in 5 rivers. Quantities released at the different stages distinguished by alizarin red S otolith fluoromarking (I: yolk sac-fry at the end of resorption; II: 2-3 cm fed fry; III: 4-5 cm fed fry). Sampling of 0+ fingerlings in October classified according to the source of recruitment (O: natural recruitment)

	Lenght (m)	Mean Width (m)	Area (m²)	elevation (m)	Stocking quantity			Samples				
					I (40%)	II (40%)	III (20%)	O	I	II	III	Total
Pamphiot	600	1,5	900	800	1250	1250	500	35 (40%)	2 (2%)	39 (44%)	12 (14%)	88
Ubine	900	1,2	1080	1300	1500	1500	600	37 (33%)	1 (1%)	60 (54%)	14 (13%)	112
Combes	600	0,9	540	600	750	750	300	6 (6%)	0 (0%)	78 (74%)	21 (20%)	105
Masses	500	1,5	750	1200	1000	1000	400	37 (38%)	0 (0%)	31 (32%)	29 (30%)	97
Moises	500	1,5	750	600	1000	1000	400	13 (12%)	24 (23%)	51 (48%)	18 (17%)	106

Marking techniques (Fig. 1)

Each marking involved immersion for 3 hours in a bath containing 100 mg L^{-1} of alizarin RedS (ARS) (following Caudron & Champigneulle 2006). No mortality was attributable to the marking.

To differentiate between the restocking stages, three types of marking were used:

Stage I release - a single ARS marking at the beginning of the resorption period at 10 degree-days (°D) after the eggs had hatched.

Stage II release - two ARS markings, the first carried out at the beginning of the resorption phase, and the second at the end of this phase at 10°D and 220°D respectively after hatching.

Stage III release - three ARS markings, two of which were carried out at the beginning and end of the resorption period, as described above, plus one carried out using fed fry or fingerlings measuring 3-4 cm.

A control group subjected to the latter marking procedure was kept to assess the success of the 3 marking immersions carried out.

Sample collection

At the end of October 2006, a representative single sample of juvenile trout was caught by electric fishing on each of the entire five sections stocked. For each section, about 120 juveniles were randomly sampled and euthanatized by administering an overdose of an anesthetic (clove oil), and kept in the freezer at -18°C until analysis.

Analysis

The age of each individual was estimated from scales so that only the 2006 cohort was included in the analysis.

The head of each individual was dissected to obtain access to remove the otoliths (sagittae). These otoliths were stuck onto a thin glass slide using a thermo-adhesive (Crystalbond Arenco Adhesive number 509), and polished to expose the core. To find out whether the otolith had been marked, each slide was viewed under an epifluorescence microscope (Zeiss Axioskop 40) fitted with a mercury vapor lamp (HBO50), and an Alizarin filter (Zeiss n°15: BP546/12, FT 580, LP 590).

To determine the reliability of the ARS marking, all the otoliths of the individuals sampled from the natural environment and those from the control group were examined by two observers. Each observer classified the otoliths as belonging to one of 4 categories: no ARS marking (= individuals derived from natural recruitment, scored O), marking patterns I, II, III.

Data analysis

For each site, an index of relative efficiency (IRE) was calculated for each of the 3 methods of restocking by relating the number of 0+ of a restocking method found in October, and the number of fry of the same restocking method released into the section examined. This ratio was only used relatively in the same site to compare the different stocking practices. For a given section, Chi squared tests were used to determine differences between the different stocking methods.

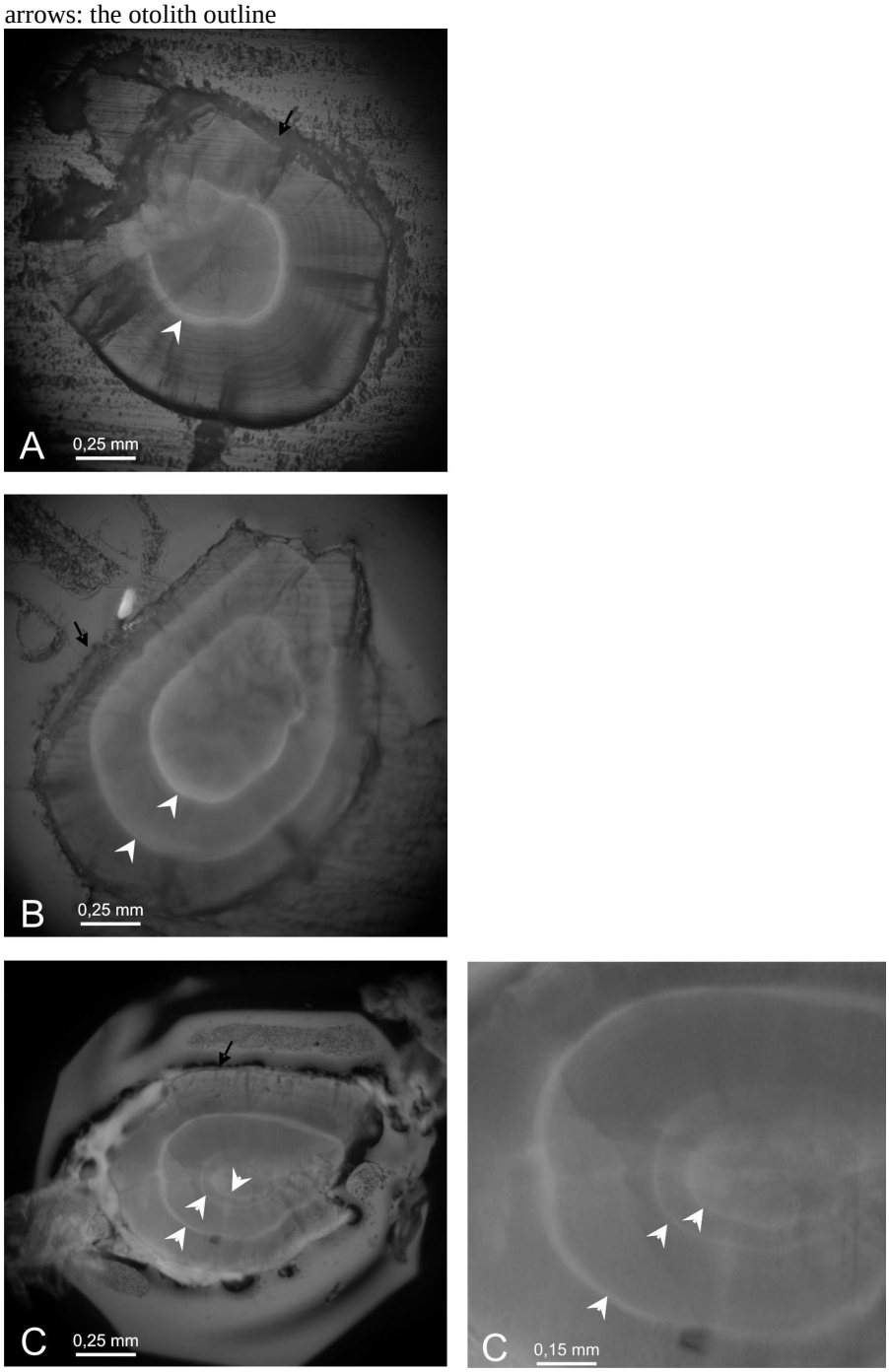
The morphological characteristics (length, weight) of the 3 or 4 sources of recruitment (O, I, II and III) were compared for each section using Student's t-test, and adjusting the P-values using the Bonferroni correction (Miller 1981; Tripel & Hubert 1990).

Results

Reliability of the otolith marking technique

Fifty 0+ individuals derived from the control group with triple marking were examined at the end of October 2006. The three marks were distinct (Fig. 1) in otolith sagittae of all the individuals examined. This preliminary validation confirmed that it was indeed possible to distinguish correctly between the different stocking stages.

Figure 1. Photographs of polished otoliths (sagittae) of 0+ trout (*Salmo trutta*) (in October) submitted to one (A: at the beginning of yolk sac resorption), two (B: at the beginning and end of resorption) or three (C: beginning and end of the resorption, and at the 2-3 cm fed fry stage) three-hour immersions bath(s) containing 100 mg/l of alizarin red S. White arrows: marking rings. Black arrows: the otolith outline



Contribution of the different stages

For each of the five sites, IRE I was significantly ($P<0.01$) lower than both IRE II and IRE III (Table 2). At 4 of 5 sites there was no significant ($P>0.05$) difference between IRE II and IRE III (Table 2). At the fifth site (the Masses stream) IRE III was significantly ($P<0.01$) higher than IRE II (Table 2).

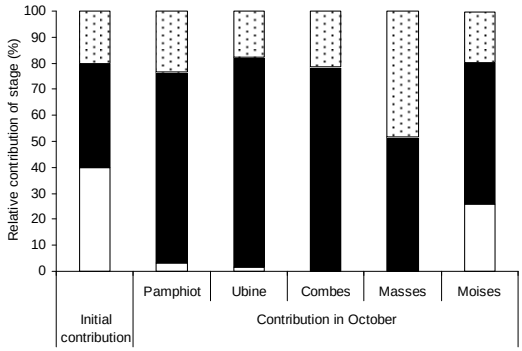
Table 2. Index of relative implantation efficiency (as a %, with 95% confidence limits in brackets) measured at stage 0+ for the same sampling in October in the stocked section. For each of the stocking methods used. (I: yolk sac-fry at the end of resorption; II: 2-3 cm fed fry; III: 4-5 cm fed fry), the index is calculated as a % from the ratio between the number of 0+ in the October sample and the number originally released. For a given river, indices of relative efficiency having no common letter are significantly different (P<0.05)

	Index of Relative Efficiency		
	I	II	III
Pamphiot	0,2% a (0-0,7%)	3,1% b (2,6-4,9%)	2,4% b (1,2-4%)
Ubine	0,1% a (0-0,3%)	4% b (2,7-4,5%)	2,3% b (1,5-4,5%)
Combes	0% a (0-0,5%)	10,4% b (7,4-11,3%)	7% b (5,7-13,7%)
Masses	0% a (0-0,5%)	3,1% b (1,9-4%)	7,2% c (3,9-8%)
Moises	2,4% a (1,5-3,4%)	5,1% b (3,4-5,9%)	4,5% b (2,1-5,4%)

In all 5 sections, natural recruitment generally accounted for a minority of recruitment, with contribution ranging from 6% to 40% of the 0+ autumn population (Table 1). For each site, the contribution of stage II was significantly (P<0.01) higher than that of stage I, which made a very small contribution (0 to 2%) at 4 out of 5 sites. In 4 out of 5 sections, the contribution of stage II was also greater than the contribution of stage III. Only the Masses stream displayed similar contributions (P>0.05) from stages II and III.

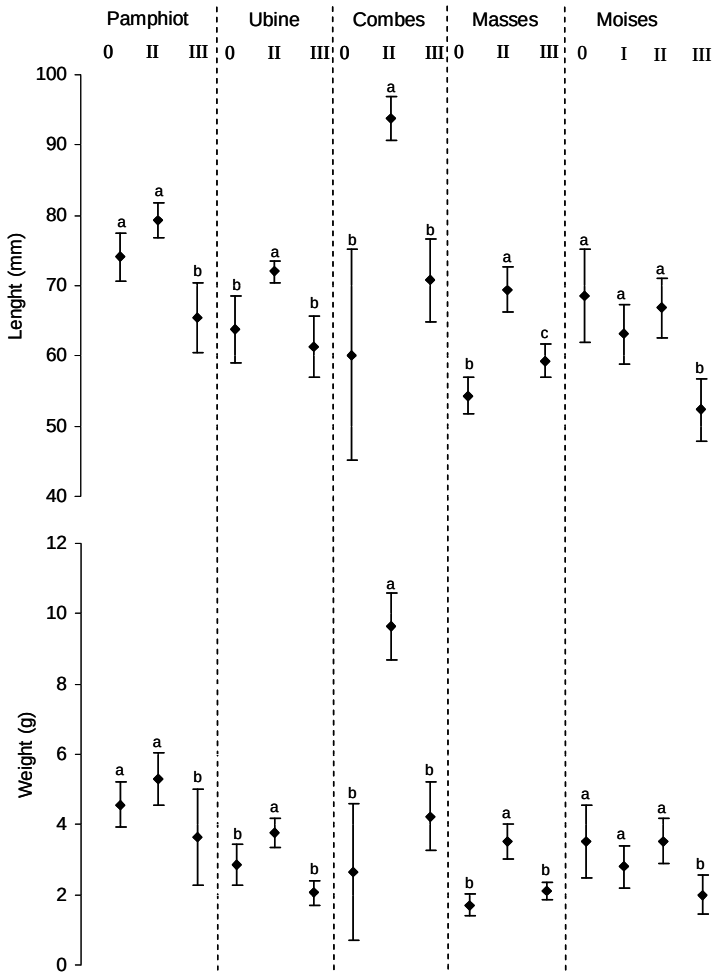
The numerical contributions of the various stages determined in October display major changes from their numerical contributions to the release (Fig. 2). In 4 out of 5 sections, the autumn contribution of stage I was significantly (P<0.01) lower than the initial contribution. At the fifth site (Moises river), the contibutions did not significantly differ (P>0.05). At all 5 sites in October, the contribution of the stage II release was significantly (P<0.01) higher than its initial contribution. For stage III, the initial contributions and those observed in October were comparable (P>0.05) in 4 sections whereas; it increased in one section (Masses stream).

Figure 2. Relative contribution at stocking and in 0+ stage in October for three successive stocking operations (white = stageI; black = stageII; dotty = stageIII) carried out in a section of 5 different rivers



At all the five sites, at the beginning of October, the fingerlings issued from stocking into the natural environment at stage II displayed a mean length and a mean weight that were significantly (P<0.05) higher than the corresponding mean values for the fry stocked at stage III (Fig. 3). At 3 out of 5 sites, the individuals stocked at stage II displayed a mean length and mean weight in October that were significantly (P<0.05) higher than the corresponding values for the individuals derived from natural recruitment (Fig. 3). In the Moises and Pamphiot sections, the wild individuals and individuals stocked at stage II have the same (P>0.05) mean length and weight in October.

Figure 3. Total length and weight of 0+ trout in October according to their different recruitment origins. (0): natural, (I,II,III): restocking according to stocking stages (I: yolk sac fry at the end of resorption; II: 2-3 cm fed-fry; 4-5 cm fed fry). The point indicates the mean and vertical barrs indicate 95% confidence limits of the mean. For a given river, when two means compared have no common letter, the two means are significantly different (P<0.05)



Discussion

Possibilities of ARS marking

The findings demonstrate that a 3 hours bath in a solution of 100 mg.L^{-1} ARS carried out at three different early life stages (beginning, end of resorption and 3-4 cm), makes it possible to distinguish at least three different groups from the earliest fry stages without ambiguity by means of direct epifluorescence microscopic observation. Caudron & Champigneulle (2006) have shown that

during the yolk sac resorption period, two immersions in ARS carried out at an interval of 210°C-day produced two distinct marking rings without any overlap. The present study provides some further information by demonstrating the possibility of using a third immersion at the 3-4 cm fry stage to produce a clearly distinguishable third marking ring. This ring can be observed at the same time as the first two rings, in the same otolith polishing plane. Then direct epifluorescence microscopic observation (without measurement of the ARS rings) therefore provides an easy way to distinguish between the single-, double- and triple-marked groups.

Comparative effectiveness of restocking with early life stages

The choice of a restocking strategy or practice must take into account the purpose and objectives of the restocking operation (Cowx 1994; Waples 1999; Crivelli *et al.* 2000).

In the context of rehabilitating native populations by using local native strains there is a need to stock at early life stages to limit harmful genetic effects linked to domestication (Ryman & Laikre 1991; Busack & Currens 1995; Waples 1999). However the restocking material is generaly available in low quantities. So it is necessary to optimize the stocking efficiency at early life stages, a topic which is still little studied (Lasenby & Kerr 2001; Letcher *et al.* 2004) although these practices are currently used in the case of the salmonids (Cowx 1994; Brown & Day 2002; Mobrand, Barr, Blankenship, Campton, Evelyn, Flagg, Mahnken, Seeb, Seidel & Smoker 2005).

The present study is an initial exploratory phase in this field. This study showed that present case stocking success with yolk sac fry tended to be very low and was even virtually zero at 4 of the 5 studied sites. By contrast, releases carried out at the same densities, but with fry that had begun to feed (stage II) were much more efficient. This better efficiency was obtained despite the fact that stage-I individuals had the advantage of prior residence. This could be partly attributable on the one hand that the yolk sac fry are very sensitive to extreme hydrological conditions. In the zone of present study, heavy rainfalls were observed in March (149 mm) and April (143 mm) 2006. Cattaneo, Lamouroux, Breil. & Capra 2002) showed that the density of 0+ trout was strongly and inversely related to the rate of flow during the hatching period. On the other hand, stage-II fry that had been fed for six weeks in the hatchery avoided both spates and the critical phase of the first *in-situ* feed, which is recognised as being a phase associated with high mortality in trout (Elliott 1994).

The study showed that the stage-II releases had also similar or even better relative efficiencies than those with fry released one month later and when they were bigger (stage III). An explaining hypothesis is that individuals restocked at stage II colonized habitats that were not yet saturated, which gave them an advantage linked to the fact that they had prior residence to the individuals introduced later at stage III. Several authors have demonstrated the competitive advantage of prior residence for the salmonids (Brannas 1995; Glova & Field-Dogson 1995; Huntingford & De Leaniz 1997; Deveril, Adams. & Bean 1999). Letcher *et al.* (2004) also report that in the Atlantic salmon, the advantage of prior residence allows the individuals introduced earlier to reach a larger size.

The releases of stage I appeared to be too inefficient and/or variable in a context of limited eggs quantities. The releases of stage III seem not to offer a

clear advantage on stage II. Both stages II and III allow to choice optimal hydrological conditions for stocking. The stay in the hatchery is smaller for stage II than for stage III. Stage II fry got autumnal morphological characteristics which could also be advantageous in terms of winter survival (Cunjak 1998).

So, the converging results obtained here in five different streams suggest that, in comparisons with stage I or III, stage II could be a promising early life stocking stage in rehabilitation programmes. However the present study is only exploratory in nature. It would be necessary to develop other experimental designs so that the stocked fish do not compete in the experimental areas. The initial density of wild populations in the stocked areas should be taken into account. It would also be useful to extend the monitoring beyond the zones where the experimental releases had been performed in order to get an overall picture including the mobile fractions of fry restocked at early life stages. Finally, we still need to evaluate over the longer term the features compared here at stage 0+ at the beginning of Autumn.

Acknowledgements

We would like to thank Bernard Riva, which carried out the marking and restocking procedures in a rigorous fashion. This study received funding from the "Conseil Général de Haute-Savoie" and from the FNPF-EDF intervention fund.

References

Brannas E. (1995) First access to territorial space and exposure to strong predation pressure: a conflict of early emerging Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolutionary Ecology* **9**, 411-420.

Brown C. & Day R. (2002) The future of stock enhancement: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish and Fisheries* **3**, 79-94.

Busack C.A. & Currens K.P. (1995) Genetic risks and hazards in hatchery operations: fundamental concepts and issues. *American Fisheries Society Symposium* **15**, 71-80.

Cattaneo F., Lamouroux N., Breil P. & Capra H. (2002) The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 12-22.

Caudron A. & Champigneulle A. (2006) Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'Alizarine red S. *Cybium* **30**, 65-72.

Caudron A., Champigneulle A. & Guyomard R. (2006) Assessment of restocking as a strategy for rehabilitating a native population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. *Journal of Fish Biology* **69**, 127-139.

Champigneulle A. & Cachera S. (2003) Evaluation of large-scale stocking of early stages of brown trout, *Salmo trutta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 79-85.

Cowx I.G. (1994) Stocking strategies. *Fisheries Management and Ecology* **1**, 15-30.

Crivelli A., Poizat G., Berrebi P., Jesensek D. & Rubin J. F. (2000) Conservation biology applied to fish: the exemple of a project for rehabiliting the marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium* **24**, 211-230.

Cunjak R.A. (1998) Physiological consequences of overwintering in streams: the cost of acclimatization? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 443-452.

Deverill J.I., Adams C.E. & Bean C.W. (1999) Prior residence, aggression and territory acquisition in hatchery-reared and wild brown trout. *Journal of Fish Biology* **55**, 868-875.

Dodson J.J., Gibson R.J., Cunjak R.A., Friedland K.D., Garcia de Leaniz C., Gross M.R., Newburym R., Nielsen J.L., Power M.E. & Roy S. (1998) Elements in the developpement of conservation plans for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 312-323.

Elliott J.M. (1994) *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 286 pp.

Estoup A., Largiadèr C. R., Cornuet J. M., Gharbi K., Presa P. & Guyomard R. (2000) Juxtaposed microsatellite systems as diagnostic markers for admixture: an empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta L.*) as model organism. *Molecular Ecology* **9**, 1873-1886.

Glova G.J. & Field-Dodgson M.S. (1995) Behavioural interactions between chinook salmon and brown trout juveniles in a simulated stream. *Transaction of American Fisheries Society* **124**, 194-206.

Hallerman E.M. (2003) *Population genetics and applications for fisheries scientists*. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society, 458 pp.

Huntingford F.A. & De Leaniz C.G. (1997) Social dominance, prior residence and the acquisition of profitable feeding sites in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **51**, 1009-1014.

Largiadèr C. R., Scholl A. & Guyomard R. (1996) The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds) *Conservation of Endangered Freswater Fish in Europe*. Basel: Birkhauser Verlag. pp. 181-197.

Lasenby T.A. & Kerr S.J. (2001) *Brown trout stocking: An annoted bibliography and literature review*. Peterborough: Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, 196 pp.

Letcher B., Dubreuil T., O'Donnell M., Obedzinski M., Griswold K. & Nislow K. (2004) Long-term consequences of variation in timing and manner of fry introduction on juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) growth, survival, and life-history expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2288-2301.

Miller R.G. (1981) *Simultaneous Statistical Inference*. New York, McGraw Hill.

Mobrand L., Barr J., Blankenship L., Campton D., Evelyn T., Flagg T., Mahnken C., Seeb L., Seidel P. & Smoker W. (2005) Hatchery reform in Washington State: principles and emerging issues. *Fisheries* **30**, 11-23.

Nielsen J.L. & Powers D.A. (1995) Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation. Bathesda, Maryland, *American Fisheries Society Symposium* **17**, 435 pp.

Trippel E. & Hubert J. (1990) Common statistical errors in fishery research. In: J. Hunter (ed.) *Writing for Fisheries Journals*. American Fisheries Society, pp. 93-102.

Wang J. & Ryman N. (2001) genetics effects of multiple generations of supportive breeding. *Conservation Biology* **15**, 1619-1634.

Waples R.S. (1999) Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries* **24**, 12-21.

Large-scale assessment of the 0+ stage of brown trout (*Salmo trutta*) throughout the hydrographic network of Haute-Savoie (France). Stocking versus natural recruitment: relative contribution and some morphological and clinical comparisons

Arnaud Caudron[1,2] and Alexis Champigneulle[2]

[1] Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St Martin Bellevue, France. a.caudron@wanadoo.fr.
tel: +33 450469396 fax: +33 450469051.

[2] INRA-CARRTEL, BP 511, 74203 Thonon Cedex, France.

Abstract

The study reports an exploratory large-scale assessment methodology (covering 1000 km of river in the French Northern Alpine region) of the relative contribution of stocking and natural recruitment to *Salmo trutta* 0+ stage in the Fall. The restocked juveniles, in spite of their small size and large number (2 million as unfed sac fry, 2-3 cm or 4-5 alevins per year for three years) were identified in entirety by fluoromarking the otoliths thanks to a 3 hours bath in a solution of 100 mg alizarine red S /l successfully practiced at sac fry stage.

This large-scale study revealed the high spatial variability (0-100 %) of the contribution made by restocked fish assessed at stage 0+ in the Fall. However the study demonstrated an overall large scale tendency for natural recruitment to predominate. As the methodology was applied without changing the managers stocking practices, the results provide the fishery managers with further assistance in deciding zones where they could locally stop the stocking without compromising the recruitment of juveniles.

The methodology of total marking at a 100 % rate allowed to clearly identify the recruitment origin (marked=stocked; unmarqued=issued from natural recruitment) and so to compare some phenotypic characteristics at a large scale. The stocked individuals were at stage 0+ in the Fall generally bigger and with a larger coefficent of condition than the wild individuals. This was particularly true for juveniles stocked at a 4-5 cm size. In contrast, the relative length of the pectoral fin was greater in the wild trout. Clinical examination of sacrificed individuals revealed the disturbing presence of symptoms of bacterial disease and PKD (Proliferative Kidney Disease) in trout of both origins.

Key-words: brown trout, stocking, large-scale, otolith marking, fisheries management.

1. Introduction

In many countries, stocking rivers with hatchery-reared fish has been common practice for several decades (Cowx, 1994; Einum and Fleming, 2001; Fjellheim and Johnsen, 2001; Arlinghaus et al., 2002), particularly for species such as the brown trout *Salmo trutta*, that are of high angling, economic and/or heritage value. In France, brown trout restocking has become common since the rediscovery of artificial fertilization in the middle of the 19th century, and it has gradually become an intensive practice (Thibault, 1983). The vast hydrographic network of Haute-Savoie, which is located in the northern French Alps, has for the past century been intensively restocked by angling associations with farmed brown trout. In the last twenty years these associations released more than 2 million brown trout at early stages (yolk sac fry and fed fry) per year. Recently they have been wanted to find out the respective contributions of their large-scale restocking practices and of natural recruitment to the resident population of

juveniles and to angler's catches. For them, an important objective was, without stopping their stockings, to get some informations on where the natural recruitment contribution was important. So, one directly applied aim of the study was to provide the managers with a large scale methodology indicating where to stop their stockings.

To answer these questions at the large spatial scale involved, we used the otolith fluoromarking technique (Tsukamoto, et al. 1989; Rojas Beltran et al.1995a and b; Champigneulle and Rojas Beltran, 2001; Caudron and Champigneulle, 2006), which is currently the only technique available for marking a very large number of fish released at an early stage. As far as we are aware, this is the first time that this approach has been used on such a large spatial scale with large numbers of brown trout released at early stages (<6cm). Indeed, the restocking assessment studies using marking that have been published so far have mainly involved more restricted sites and/or older stages (see Cresswel, 1981; Fjellheim and Johnsen, 2001; Lasenby and Kerr, 2001 for review).

The possibility of finding out definitely whether specific individuals were of wild or stocked origin, also made it possible the second aim of the study of the 0+ stage which was to compare some morphological and clinical characteristics.

Finally, a major aspect of this work, which is not reported here, involved prolonging this investigation of the respective contribution and characteristics of the two components recruited in the catches taken by anglers.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study investigated the entire French Departement of Haute-Savoie, which is located in the northern French Alps. This Departement covers an area of 4400 km², and contains a huge and diversified trout-inhabited hydrographic network covering about 2800 km, and consisting of rivers, mountains streams and small watercourses (Fig. 1). The altitude is mainly in the range 600-1800 m. The mean slope is generally high, in the range 5-10%. The hydrological flow is nival with a secondary pluvial influence. Habitat and water quality are generally good but some zones are however limitant for the natural development of trout. The hydrographic network is characterized by the presence of numerous natural or artificial obstacles upstream impassable. The main rivers considered in the present study are located in different watershed and can be considered as closed to the upstream migration from one to another (Fig. 1). A synthesis (Caudron, unpublished data) of more than 250 electrofishing inventories on this large hydrographic network indicates that trout biomass and density varied in the range 50-350 kg/ha and 20-60 individuals / 100 m² respectively.

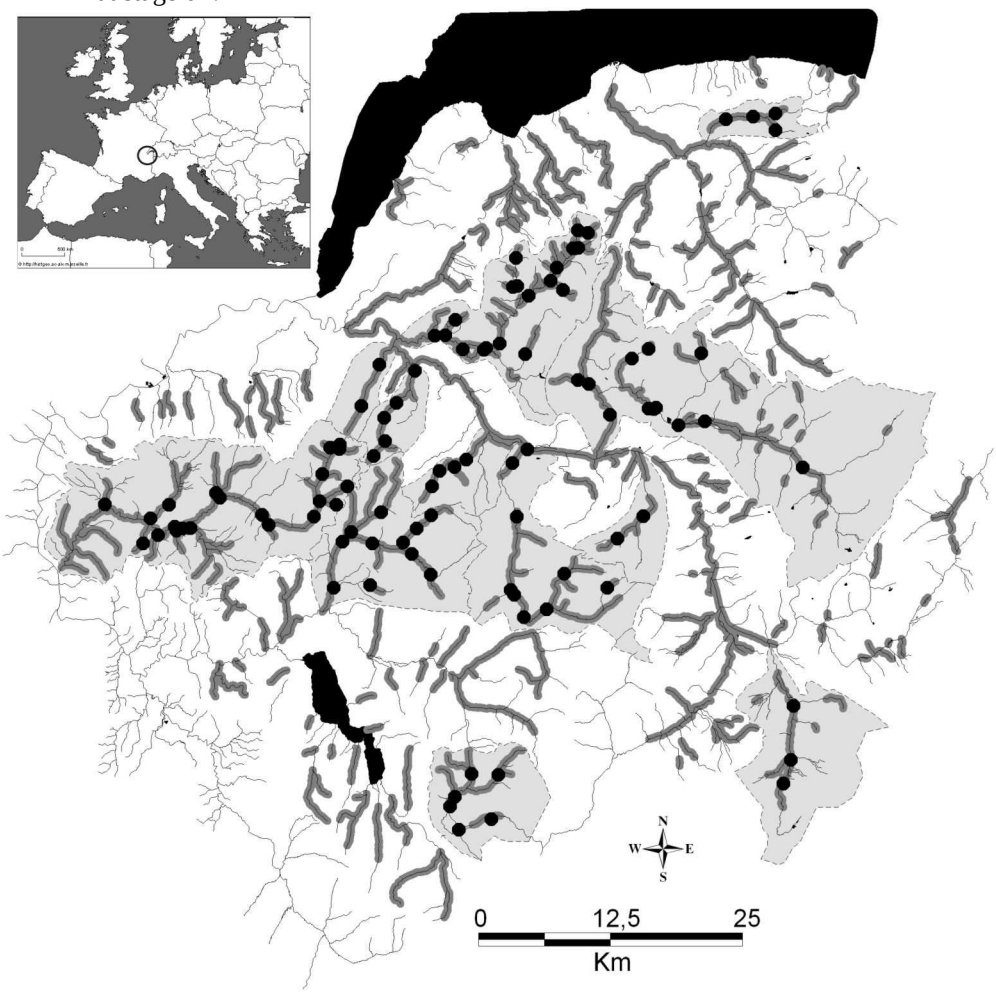
The hydrographic network studied is located in the upstream part of the River Rhône watershed. Recent genetical studies (Caudron, unpublished data) in the zone under study , demonstrated that 67 % of hydrographic network harbour trout populations introgressed by the domestic alleles of the Atlantic lineage (AL) of Salmo trutta. However a major result was the discovery of 8 watersheds with populations of the native Mediterranean lineage (ML) still fewly introgressed by the Atlantic lineage.

2.2 Description of the restocking programs in 2002, 2003 and 2004

The method tested aimed at evaluating the contribution of the two recruitment origins (stocking/natural) at large scale and, for stocking, as practiced by the managers during the period 2002-2004. The managers did not, therefore, modify their usual practices for the purposes of this study. Restocking was done in this territory by three large angling associations with their own hatcheries and employees (6 persons). Those last indicated in a booklet for each stocking operation: dowstream and upstream limits, number of alevins introduced, origin of the

eggs, name of the hatchery, stage at stocking and date of the stocking. Those informations informatized under a GIS (Geographic Information System) allowed to describe the stocking operations.

Figure 1. Location of the study zone. The highlighting indicates the parts of the rivers affected by restocking. The gray-shaded zones indicate the catchment areas studied, and the black dots indicate the sectors sampled at stage 0+.



In terms of genetics, according to several studies of the restocked network, most of the fry stocking by fishery's manager in past (Krieg and Guyomard, 1985; Guyomard, 1989) and recently (Launey et al., 2003; Caudron, unpublished data) has been carried out using domesticated fry of the Atlantic lineage (AL). Those data showed that, at least until 2004, only in a small number of clearly-identified catchment areas have been restocked with fry derived from farmed stock constituted from wild ML breeders (Caudron et al., 2006).

2.3. Marking the individuals released

In 2002, 2003, and 2004, the otoliths of all two million trout alevins to be used yearly to restock the hydrographic network of Haute-Savoie were fluoromarked by immersing them for 3 hours in a solution containing 100 mg L^{-1} of alizarin red S (ARS). The detailed protocol of fluoromarking and the validation of the method used at large scale are described in Caudron and Champigneulle (2006). In a few words, the method proved reliable to mark sac fry stages

at a 100% rate, definitely and without aditionnal mortality in comparison with unmarked controls.

2.4. Sampling the resident populations at 0+ stage

In the Fall, that means 5-8 months after the stocking, samples of the trout alevins were caught by electro-fishing along stretches of the rivers that had undergone restocking (Fig. 1). In order to obtain representative samples of the resident population of 0+, each sector studied was surveyed along a length of several hundred meters, and sampled trout were randomly sacrificed within the size ranges likely to include the age 0+ we were looking for. The sectors sampled were sufficiently extensive to make it possible to include various different types of habitat (pool, flat, riffle, run) characteristic of the rivers concerned.

To study a large portion of the hydrographic network restocked, 102 different samples were taken in Fall from 13 different catchment areas (Fig. 1). On the basin studied, the fish were released throughout all the stream (Fig. 1), so we couldn't sample river streches without stocking. Each individual sample was sacrificed by an overdose of anesthetic (clove oil) and kept in the freezer. The age of each individual was determined using scalimetry. A total of 4670 0+ was examined.

2.5. Morphological and clinical characteristics of the 0+ sampled

Before dissecting the head, all the individuals sampled were measured (total length in mm, Lt), and weigthed (to the nearest 0.1 g). The condition factor (K) of each individual was then calculated as described by Bolger and Connoly (1989), using the equation $K = (Wx100)/Lt^3$, where W is the bodyweight in grams, and Lt the total length in mm.

The maximum length of the left pectoral fin (Lp) of each fish was measured using a caliper (to the nearest 0.1 mm). So that the different fish could be compared, the relative length (LpR) of this fin was calculated as a percentage of Lt (Bosakowski and Wagner, 1994).

In 66 sections with a sufficient number of marked and unmarked, the means of Lt (total length) , K (coefficient of condition) et LpR (Relative length of the left pectoral fin) were measured for each recruitment origin (M=marked=stocked; UnM=unmarked=natural recruitment) and compared.

Finally, two parameters indicative of the health status of the individuals were checked by visual inspection:

+ bleeding at the base of the fins and/or at the urogenital orifice, which are symptoms of bacterial infection.

+ symptoms of PKD (Proliferative Kidney Disease) characterized by an enlarged kidney and/or granulomas in the liver (Clifton-Hadley et al., 1987).

2.6. Otoliths analysis

The head of each individual was dissected in order to gain access to the sacculi containing the otoliths (sagittae). The otoliths were removed, stuck to a glass slide using a thermal adhesive (Crystalbond Arenco adhesive number 509), before being polished to expose the nucleus. Some authors (Beckman and Schulz, 1996 ; Baer and Rösch, 2008) using ARS at higher concentrations and/or during a longer bath do not polish the otolith for small fish under a size limit (15 cm in the case of trout, Baer and Rösch, 2008). In our marking process (100 mg $L^{-1}$of ARS during 3 hours with different batches in different hatcheries conditions), we prefered to polish all otoliths to be sure to detect the presence of the mark. To find out whether the otolith had been marked, and to estimate the proportion of wild (not marked) and stocked (marked) individuals, each slide was examined under an epifluorescence microscope (Zeiss Axioskop 40) fitted with a mercury vapor lamp (HBO50) and an Alizarin filter (Zeiss n°15: BP546/12, FT 580, LP 590).

2.7. Data analysis

At each of the sites studied, the contribution of the marked individuals was expressed as a percentage. The 95% confidence intervals of these marking levels were calculated using Beyer's tables (1986). The respective contributions of marked and unmarked fish were compared using a Chi-squared test when the samples were sufficiently big, or using Fisher's exact test (Sprent 1992) for small samples. The morphological characteristics of marked and unmarked fish were compared using Student's t-test at the stations where enough fish were available. All the results obtained were entered into a geographical data system using Mapinfo 7.0 software to facilitate spatial processing.

3. Results

3.1. Restocking practices

For three consecutive years, the total number of fish released annually was about 2 million into about 1000 km of river within the hydrographic network of Haute-Savoie (Table 1). The characteristics of the stocking practices in the period 2002-2004 were as follows:

- 6 different origins were used : Chazey-Bons Domestic (CBD), Chazey-Bons Rhodanien (CBR), Chauvey (Ch), Lozère (Lo), Pont de Gys (PG) et Vizille (Vi).
- Eggs incubation was realized in 5 different hatcheries: Ayse, Pont-Morand, Sallanches, La Puya, Pont de Gys.
- 3 stocking stages were used : sac fry, fry fed during a few weeks until a length of 2-3 cm, alevins fed until a length of 4-5 cm.
- Stocking was practiced either in the spring (March, April) before the snow smelt either in june-early july, after the snow smelt.
- The stocking densities varied between 30 and 200 individuals / 100 m² and three main classes were condidered : 30-50 ind. / 100 m²; 50-100 ind. / 100 m² and 100-200 ind. / 100 m².

Taking into account these informations, 22 different stocking practices were distinguished (Table 2) demonstrating their high variability in the zone under study.

	Egg's origin	Hatcheries	Stage	Period	Density / 100 m²	Number of sector studied
1	CBD	Ayse	Fed fry	March-April	30-50	5
2	CBD	Ayse	Fed fry	March-April	50-100	1
3	CBD	Ayse	Fed fry	March-April	100-200	5
4	CBD	Ayse	Fingerling	June-July	100-200	4
5	CBD	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	30-50	3
6	CBD	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	50-100	1
7	CBD	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	100-200	1
8	CBR	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	30-50	1
9	CBR	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	50-100	7
10	CBR	Pont Morand	Yolk-sack fry	March-April	100-200	4
11	CBR	Sallanches	Fingerling	June-July	100-200	2
12	Ch	Ayse	Fingerling	June-July	30-50	4
13	Ch	Ayse	Fingerling	June-July	100-200	2
14	Ch	La puya	Fingerling	June-July	30-50	34
15	Ch	La puya	Fingerling	June-July	50-100	3
16	Lo	Sallanches	Fed fry	March-April	30-50	2
17	Lo	Sallanches	Fed fry	March-April	50-100	1
18	PG	Pont de Gys	Fed fry	June-July	30-50	5
19	PG	Pont de Gys	Fed fry	June-July	50-100	13
20	PG	Pont de Gys	Fed fry	June-July	100-200	1
21	Vi	Ayse	Fingerling	March-April	50-100	2
22	Vi	Ayse	Fingerling	March-April	100-200	2

Table 2. Description of the 22 different stocking practices used by fishery's manager in the hydrographic studied.

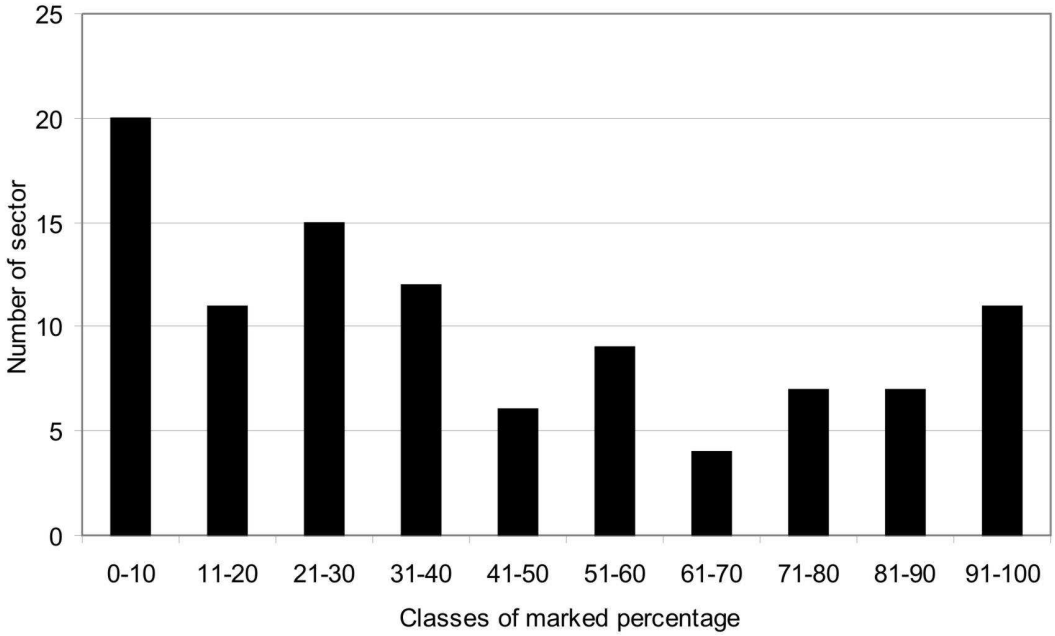
Year	Angling Association 1		Angling Association 2		Angling Association 3		Total	
	L (km)	Q	L (km)	Q	L (km)	Q	L (km)	Q
2002	351	234 000	255	1 060 000	400	611 000	1 006	1 905 000
2003	341	230 000	319	1 300 000	380	568 000	1 080	2 098 000
2004	360	244 000	272	900 000	351	480 000	983	1 624 000

Table 1. Quantity of marked brown trout released (Q) and length of river stocked (L) by angling association throughout the hydrographic network of Haute-Savoie in 2002, 2003 and 2004.

3.2. Contribution of restocking and natural recruitment at stage-0+

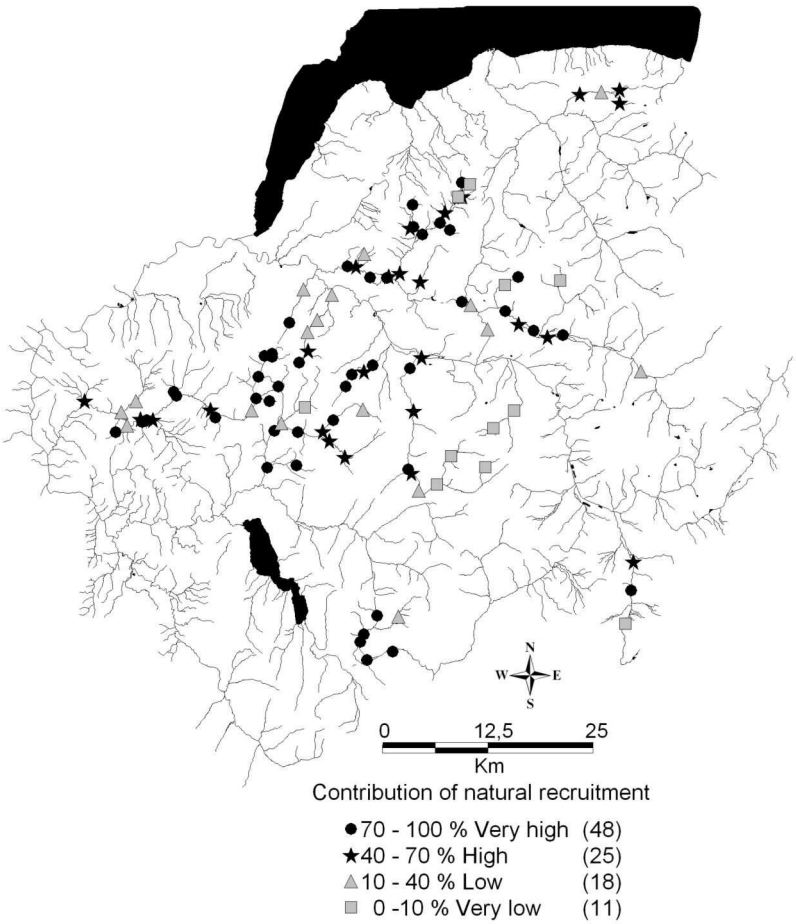
Overall, out of the total of 4670 0+ individuals analyzed, 1900 had been introduced, corresponding to a global contribution of 40% at stage 0+ to the whole restocked hydrographic network sampled. However, the distribution of the 102 samples studied in the 0+ age group between marking-level classes (Fig. 2), reveals that the contributions of marked individuals to the resident 0+ autumnal population vary widely, ranging from 0 to 100%. Most of the sectors display low contributions of marked individuals, since 50% of them were shown to have less than 40% of marked individuals. In contrast, only 25% of the sectors were found to have a high proportion of marked 0+ individuals (in excess of 60%) (Fig. 2). Finally 25% of the sectors had rather similar contributions (40-60%) from marked and unmarked individuals.

Figure 2. Classification of the 102 study sectors in terms of the percentage of marked 0+ trout found in the *in-situ* autumnal populations.



The spatial distribution of the proportion of marked fish revealed very great variability (Fig. 3). The contribution made by restocking may vary from one sector to another within the same catchment area, despite their proximity (Fig. 3), and the fact that the same restocking procedures had been used. Nevertheless, it is possible to locate some zones of the same basin including only sectors with a high (40-70%) and/or very high (>70%) proportion of natural recruitment and on the contrary, zones including only sectors with a low (10-40%) and/or very low (<10%) proportion of natural recruitment (Fig. 3).

Figure 3. Sampling sectors of the *in-situ* 0+ population in the Fall, showing the relative contribution of natural recruitment. Black symbols represent sectors with a high or very high relative contribution of natural recruitment. Gray symbols represent sectors with a low or very low relative contribution of natural recruitment. In brackets, the number of sectors.



3.3. Morphological and clinical characteristics of the 0+

The findings indicate that, by the end of the 0+ stage, the mean size of the stocked trout tends to be greater than that of the wild trout of the same age found at the same site. In 57 % of the sectors allowing a comparison marked/unmarked, the mean total length of the marked individuals was significantly ($P<0.05$) higher than that of the unmarked individuals (Table 3). This difference is more frequently observed in sections stocked with 4-5 cm alevins, but it can also be observed in sections stocked at smaller size (Table 3). In contrast, the mean length of the unmarked 0+ trout was never significantly ($P>0.05$) greater than that of the marked 0+ trout (Table 3).

Table 3. Comparison of morphological characteristics: mean total length (Lt), mean condition factor (K) and mean relative length of pectoral fin (LpR) between unmarked (UnM) and marked (M) trout on 66 sections of river. Percentage and number of sectors where the difference beetween Un and M is significant ($P<0.05$).

Stage	Lt		K		LpR	
	UnM > M	UnM < M	UnM > M	UnM < M	UnM > M	UnM < M
Fingerlings (n=25)	0% (0)	68% (17)	0% (0)	44% (11)	60% (15)	0% (0)
Fed fry (n=22)	0% (0)	41% (9)	18% (4)	9% (2)	14% (3)	0% (0)
Yolk-sack fry (n=19)	0% (0)	53% (10)	0% (0)	0% (0)	26% (5)	0% (0)
Total (n=66)	0% (0)	57% (38)	6% (4)	20% (13)	35% (23)	0% (0)

A similar trend, although to a much less significant degree, was observed for the values of the condition factor, K (Table 3). When stocked at 4-5 cm length the K value of 0+ marked is more frequently higher than for unmarked (Table 3).

The relative size of the pectoral fin (LpR) was greater in the wild individuals. Indeed, in 35% of the sectors, the mean LpR of the unmarked 0+ individuals was significantly ($P<0.05$) greater than that of the marked 0+ individuals. In contrast, the mean LpR of the marked 0+ trout was never significantly ($P>0.05$) greater than that of the unmarked 0+ trout. This larger size of the pectoral fin of wild 0+ in comparison with stocked 0+ was observed for the 3 stocking stages but it was more frequent when the stocking took place at 4-5 cm (Table 3).

The clinical observations of any pathological symptoms revealed several features. Overall, the sampled individuals displayed no visible sign of disease in only 35% of the sectors studied. This means than most (65%) of the course of the river concerned contained resident populations with some juveniles displaying pathological symptoms regardless of the source of their recruitment. Most of the populations displayed a higher incidence of symptoms of bacterial diseases (63% of sectors) than of those of PKD (17% of sectors).

The symptoms of bacterial diseases were more often found in released juveniles (61%) than in wild individuals (41%). In contrast, signs of PKD were seen more often in fish derived from natural recruitment.

4. Discussion

4.1. Relative contribution of stocking and natural recruitment.

In the extensive hydrographic network monitored, this large-scale exploratory study revealed high spatial variability (0-100%) in the contribution of restocking assessed at the 0+ stage in the Fall, with an overall tendency for natural recruitment to predominate. The present study confirms at large scale trends initially observed on a smaller scale in the earlier studies in similar territories (Caudron and Champigneulle, 2002; Champigneulle et al., 2002; Virbickas and Kesminas, 2002). This spatial variability lead us to urge caution before attempting to extrapolate results obtained at 0+ stage in autumn in a number of sectors too limited to an entire geographical zone, even if the sectors concerned undergone similar restocking programs. In term of methodology, to try to limit the bias, the survey protocols must require at the minimum marking of all the individuals released into the zone studied, good spatial dispersal of stocking, and the collection of large samples dispersed along long stretches.

This large-scale study has shown that in most of the sectors and the zones monitored, despite the various intensive and repeated restocking programs carried out, the resident populations of 0+ trout in the Fall consisted predominantly of wild fish. Just in a few zones, corresponding to 10 to 15 % of the river length investigated, populations are nearly entirely supported by restocking. These sectors seem to be clearly defined geographically, and have usually suffered important habitat damage. In this regard, several studies (Aass, 1993; Naeslund, 1992; Caudron and Champigneulle, 2007) have shown that stocked fish make high contributions (60-80%) in rivers characterized by unfavorable conditions (the presence of a hydroelectric installation, low reproductive potential, high elevation sections, poor water quality...). The combination of these findings suggests that it is important, before discontinuing the release of trout or changing the management strategies applied to these kind of water courses, both to take into account their value to anglers, and to identify the natural or anthropic causes underlying the deficiency or absence of wild populations and, if possible, to correct them.

The purpose of the study was not to carry out a large-scale determination of the factors for successful restocking techniques, but the results obtained have shown the difficulty of explaining the spatial variations in the percentage of 0+ marked fish observed early in the Fall in a large hydrographic network. Indeed, the aim of the study was to describe and evaluate the real restocking practices of fishery's manager, then the methodology was applied without changing the managers stocking practices. So, we can't really know the effectiveness of the restocking methods owing two two reasons. First, the extreme diversity of the restocking practices observed in the present study gives a strong difficulty to evaluate accurately their efficiency. As Garcia-Marin et al. (1999) suggest, this variability could therefore be linked to some of the many factors (climate, hydrology, habitat, demographics of the recipient population, genetics…) which can act either alone or interactively, and in some cases, change unpredictably. Secondly, on the basin studied, the fish were stocked throughout all the stream length, so we couldn't sample river streches without stocking to know if the fish released in a sector contribute to an other sector downstream or upstream. Nevertheless, two local studies, one in South Germany (Baer and Rösch, 2008) and the other in the present zone (Caudron and Champigneulle, 2002) showed that fry stocked in a given zone have not colonize control unstocked zones located 1 to several km downstream or upstream.

The results allowed to know spatially the relative contribution of stocking and natural recruitment. This information supplies the fishery managers with further assistance in deciding zones where they could locally stop their stocking pratices without compromising the recruitment of juveniles.

4.2. Morphological and health status differences at stage 0+.

The methodology of total marking allowed a large-scale comparative study of morphological characteristics linked to the source of the population recruited.

At stage 0+, released individuals were on average bigger than the corresponding wild ones. Similar significant differences between wild and stocked juveniles have also been reported in a Norwegian watercourse (Borgstrøm et al., 2002). In the present study, this was the case regardless of how early the fish had been released or the source of the fish released. Baer and Brinker (2008) found in a german river that the growth of stocked trout was inversely density dependant in contrast to the growth of resident trout which was density independent.

The difference was less clear for the fitness coefficient at 0+ stage in the Fall. However, this was still higher in the released individuals in most of the sectors investigated, which is consistent with the observations of Naeslund (1998) in small Swedish rivers. Overall, regardless of the situation, and even when they had the advantages of being bigger and having a higher condition coefficient, the stocked individuals tend to constitute a minority of the resident population compared to those naturally recruited. The environmental effects induced by the hatchery rearing period may affect the performance of the stocked fish, and account for the low contribution of restocking (Johnsson et al. 2001; Sundström and Johnsson, 2001; Finstad and Jonsson, 2001; Fleming and Petersson, 2001).

A link has been identified between the source of recruitment and the relative length of the pectoral fin (LpR), which is greater in individuals recruited naturally in most of the sectors studied. This major morphological difference could contribute to explain the small overall contribution made by the restocked individuals to the resident populations, in particular in the fast-flowing streams involved in the present study. The considerable morphological differences in the fins observed in salmonids, including those between individuals of the same species, are thought to be adaptive responses to the environmental conditions, and in particular to the hydrological conditions (Riddel and Legget 1981; McLaughlin and Grant 1994; Pakkasmaa and Piironen 2001; Imre et al., 2002). In addition, the size of the pectoral fins of salmonids plays a primordial role in their ability to swim (Ojanguren and Braña, 2003) and to remain in

habitats with fast flowing water (Mc Laughlin and Noakes, 1998), giving individuals with the biggest fins a competitive advantage (Gibson, 1973; Hawkins and Quinn, 1996).

A final finding of importance issued from present study is the demonstration that at the large geographic scale a considerable proportion of sectors includes some 0+ juveniles displayed symptoms of bacterial diseases and/or PKD. In particular, the discovery that PKD, a parasitic disease, could be one of the factors that accounts for the lack of trout populations in some sectors. This disease has recently be identified in Great Britain (Feist et al., 2002), and also very frequently in Switzerland (Wahli et al., 2002), which is near the area we were studying and where it has been blamed for the decline in fish stocks in some sectors (Burkhardt-Holm et al., 2002). This avenue of research is of particular importance in the current context, since the development of the parasite can be promoted by the deterioration of water quality (Schmidt-Posthaus et al., 2001; El-Matbouli and Hoffmann, 2002) and climate warming (Renata et al., 2006), which is leading to higher water temperatures in summer.

4.3 Evolution of the management practices.

The stockings practiced by angling associations in the period 2002-2004 for the zone under study were extremely diversified and variable. This makes impossible an evaluation of stocking efficiency. Contrary to recommendations already published (Arlinghaus et al., 2002; Cowx, 1998) there were then no clear objectives and the habitat quality and the fonctionnality of populations were not taken into account.

However a recent genetical study (Caudron, unpublished data) showed the presence of several native ML populations in the zone under study. This study joined to the present work conducted managers to change their management practices. So since 2005 angling associations stopped any stocking with domestic trout of atlantic lineage in zones with ML populations still fewly introgressed. Some functionnal ML native populations are even no more stocked at all. Operations of rehabilitation temporary stocking using juveniles produced by captive stocks of local ML native lineage are currently realized to rehabilite new populations of ML. So, the new management pratices are now focussed on the conservation and the rehabilitation of native populations, this in agreement with the principles given by several authors (Laikre et al, 1999; Arlinghaus et al., 2002; Hansen, 2002, Almodovar et al., 2006). The results of present study contributed to accelerate the rate of the decrease of stocking.

Acknowledgements

We would like to thank all the angling club hatcheries for carrying out the marking so meticulously. This study received funding from the Conseil Général de Haute-Savoie and from the UNPF-EDF intervention fund.

References

Aass, P., 1993. Stocking strategy for the rehabilitation of a regulated brown trout (*Salmo trutta*) river. Reg. Rivers: Research and Manag. 8, 135-144.

Almodóvar, A., Suárez, J., Nicola, G.G., García-Marín, J.L. 2006. Introgression variability among Iberian brown trout evolutionary significant units: the influence of local management and environmental features. Fresw. Biol. 51, 1175-1187.

Arlinghaus, R., Mehner, T., Cowx I.G., 2002. Fish and Fisheries 3, 261-316.

Baer, J., Rösch, R., 2008. Mass-marking of brown trout (salmo trutta L.) larvae by alizarine: method and evaluation of stocking. J. Appl. Ichthyol. 24, 44-49.

Baer, J., Brinker,A., 2008. Are growth and recapture of hatchery-reared and resident brown trout (*Salmo trutta*) density dependent after stocking? Ecol. Fresw. Fish , under press.

Beckman, R.A., Schulz, R.G., 1996. A simple method for marking fish otoliths with alizarine compounds. Trans. Amer. Fisch. Soc. 125, 146-149.

Beyer, W. H., 1986. Handbook of Tables for Probability and Statistics, 3rd edn. Boca Raton, CRC Press.

Bolger, T., Connoly, P.L., 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. J. Fish Biol. 34, 171-182.

Borgstrøm, R., Skaala, Ø., Aastveit, A.H., 2002 High mortality in introduced brown trout depressed potential gene flow to a wild population. J. Fish Biol. 64, 1085-1097.

Bosakowski, T., Wagner, E.J., 1994. Assessment of fin erosion by comparison of relative fin length in hatchery and wild trout in Utah. Can. J. Fish. and Aqua. Sci. 51, 636-641.

Burkhardt-Holm, P., Peter, A., Segner, H. 2002. Decline of fish catch in Switzerland. Project Fishnet: a balance between analysis and synthetis. Aquat. Sci. 64, 36-54.

Caudron, A., Champigneulle, A., 2002. Evaluation spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisé à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). Bull. Fr. Pêche Piscic. 365/366, 455-469.

Caudron, A., Champigneulle A., 2006.Technique de fluoromarquage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'Alizarine red S. Cybium 30, 65-72.

Caudron, A., Champigneulle, A., Guyomard, R., 2006. Assessment of restocking as a strategy for rehabiliting a native population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. J. Fish Biol. 69, 127-139.

Caudron, A., Champigneulle, A., 2007. Prise en compte de la biodiversité intraspécifique pour la gestion des populations autochtones de truite (*Salmo trutta* L.) dans le bassin des Dranses (Haute-Savoie). Cybium 31, 261-270.

Champigneulle, A., Rojas Beltran, R., 2001. Le marquage des poissons. In: Gerdeaux D.(ed) La gestion piscicole des Grands Plans d'Eau, INRA, Paris. pp 311-346.

Champigneulle, A., Degiorgi, F., Raymond, J.C., Cachera, S., 2002. Dynamique temporelle de la contribution du repeuplement en stades précoces de truite (*Salmo trutta* L.) dans la population en place et dans la pêche sur le Doubs franco-suisse. Bull. Fr. Pêche Piscic**.** 365/366, 471-485.

Clifton-Hadley, R.S., Bucke, D., Richards, R.H., 1987. A study of the sequential clinical and pathological changes during proliferative kidney disease in rainbow trout, *Salmo Gairdneri*. J. Fish Diseases 10, 335-352.

Cowx, I.G., 1994. Stocking strategies. Fish. Manag. Ecol. 1, 15-30.

Cowx, I.G., 1998. Stoking and introduction of fish. Fishing News Books, Blackwell Sciences, Oxford, 464pp.

Cresswell, R.C., 1981. Post-stocking movements and recapture of hatchery-reared trout released into flowing waters - a review. J. Fish Biol. 18, 429-442.

Einum, S., Fleming, I., 2001. Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. Nordic J. Freshw. Res. 75, 56-70.

El-Matbouli, M., Hoffmann, R.W., 2002. Influence of water quality on the outbreak of proliferative kidney disease – field studies and exposure experiments. J. Fish Diseases 25, 459-467.

Feist, S.W., Peeler, E.J., Gardiner, R., Smith, E., Longshaw, M., 2002. Proliferative kidney disease and renal myxosporidiosis in juvenile salmonids from rivers in England and Wales. J. Fish Diseases 25, 451-458.

Finstad, B., Jonsson, N., 2001. Factors influencing the yield of smolt releases in Norway. Nordic J. Freshw. Res. 75, 71-98.

Fjellheim, A., Johnsen, B.O., 2001. Experiences from stocking salmonid fry and fingerlings in Norway. Nordic J. Fresw. Res. 75, 20-36.

Fleming, I.A., Petersson, E., 2001. The ability of released, hatchery salmonids to breed and contribute to the natural productivity of wild populations. Nordic J. Fresw. Res. 75, 37-55

Garcia-Marin, J.L., Sanz, N.R., Pla, C., 1999. Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. Ecol. Freshw. Fish 8, 151-158.

Gibson, J.R., 1973. Interactions of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Proceedings of the international Symposium on the Atlantic Salmon: Management, Biology and Survival of the Species (eds M.W. Smith & W.M. Carter), pp181-202. International Atlantic Salmon Foundation, New York.

Guyomard, R., 1989. Diversité génétique de la truite commune. Bull. Fr. Pêche Piscic. 314, 118-135.

Hansen, M.M., 2002. Estimating the tlong-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (Salmo trutta) populations: an approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. Mol. Ecol. 11, 1003-1015.

Hawkins, D.K., Quinn, T.P., 1996. Critical swimming velocity and associated morphology of juvenile coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*), steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*), and their hybrids. Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 53, 1487-1496.

Imre, I., McLaughlin, R.L., Noakes, D.L.G., 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. J. Fish Biol. 61, 1171-1181.

Johnsson, J.I., Höjesjö, J., Fleming, I.A., 2001. Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58, 788-794.

Krieg, F., Guyomard, R., 1985. Population genetics geographical of French brown trout (*Salmo trutta*) : large geographical differenciation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. Gén. Sélect. Evol. 17, 225-242.

Laikre, L., 1999 (ed). Conservatio genetic management of brown trout (Salmo trutta) in Europe. Report by the Concerted Action on identification, management and ex^loitation of genetic resources in the brown trout (Salmo trutta), 91 p. ("troutconcern", EU FAIR CT97-3882).

Lasenby, T.A., Kerr, S.J., 2001. Brown trout stocking: An annoted bibliography and literature review. Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough.

Launey, S., Krieg, F., Champigneulle, A., Guyomard R., 2003. Ecotypes sympatriques migrateurs et sédentaires de truite commune (*Salmo trutta*): différentiation génétique et effet des repeuplements. Les Actes du BRG 4, 63-78.

McLaughlin, R.L., Grant, W.A., 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow-vs. fast-running water. Environ. Biol.of Fishes 39, 289-300.

McLaughlin, R.L., Noakes, D.L.G., 1998. Going against the flow: an examination of the propulsive movements made by young brook trout in streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 853-860.

Naeslund, I. 1992. Survival and distribution of pond and hatchery-reared 0+ brown trout (*Salmo trutta*) released in a Swedish stream. Aqua. Fish. Manag. 23, 477-488.

Naeslund, I., 1998. Survival and dispersal of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) released in small streams. *Stocking and Introduction of Fish* (ed I.W. Cowx), pp. 59-76. Blackwell Science, Great Britain.

Ojanguren, A.F., Braña, F. 2003. Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). Ecol. of Fresw. Fish 12, 241-246.

Pakkasmaa, S., Piironen, J., 2001. Water velocity shapes juvenile salmonids. Evolutionary Ecol. 14, 721-730.

Renata, E.H., Lingstone, D.M., Siber, R., Burkhardt-Holm, P., Güttinger, H., 2006. Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. Glob. Ch. Biol. 12, 10-26.

Riddel, B.E., Legget, W.C., 1981. Evidence of an adaptative basis for geographic variation of body morphology and time of down-stream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38, 308-320.

Rojas Beltran, R., Champigneulle, A., Vincent, G., 1995 a. Mass-marking of bone tissue of *Coregonus lavaretus* and its potential application to monitoring the spatio-temporal distribution of larvae, fry and juveniles of lacustrines fishes. Hydrobiologia 300/301, 399-407.

Rojas Beltran, R., Gillet, C., Champigneulle, A., 1995 b. Immersion mass-marking of otoliths and bone tissue of embryos, yolk-sac fry and juveniles of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Nordic J. Fresw. Res. 71, 411-418.

Schmidt-Posthaus, H., Bernet, D., Wahli, T., Burkhardt-Holm, P., 2001. Morphological organ alterations and infectious diseases in brown trout *Salmo trutta* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* exposed to polluted river water. Diseases of Aquatic Organisms 41, 161-170.

Sprent, P., 1992. Pratique des statistiques non paramétriques. INRA, Paris.

Sundström, L.F., Johnsson, J.I. 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. Animal Behaviour 61, 249-255.

Thibault, M., 1983. Les transplantations de Salmonidés d'eau courante en France, saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et truite commune (*Salmo trutta* L.). Soc. Biogéogr. 59, 405-420.

Tsukamoto, K., Seki, Y., Oba, T., Oya, M., Iwahashi, M.,1989. Application of otolith to migration study of salmonids. Physiol.Ecol. Japan 1, 119-140.

Virbickas, T., Kesminas, V., 2002. Salmon (*Salmo salar*) and Sea-trout (*Salmo trutta*) restocking efficiency in potential rivers of Lithuania. Initial study. Acta Zool. Lit. 12, 129-137.

Wahli, T., Knuesel, R., Bernet, D., Segner, H., Pugovkin, D., Burkhardt-Holm, P., Escher, M., Schmidt-Posthaus, H., 2002. Proliferative kidney diseases in Switzerland: current state of knowledge. J. Fish Diseases 25, 491-500.

Pêches électriques en novembre-décembre pendant la phase de maturation-reproduction sur des secteurs identifiés préalablement comme faiblement introgréssés.

Prélèvement d'individus mâles et femelles de toutes tailles (ne pas privilégier les plus grands poissons). Prélever deux à trois fois plus de mâles que de femelles pour compenser les pertes en stabulation.

Sur place, premier tri à partir des caractères externes (robe, ponctuation) et remise à l'eau des individus présentant un phénotype de type Atlantique typique.

Transport des poissons dans un bac oxygéné jusqu'à la pisciculture.

Marquage par PIT tag et sexage de chaque individu et prélèvements d'un morceau de nageoire.

Analyses génétiques sur les loci microsatellites diagnostiques Str541 et Str591 et génotypage de tous les individus.

Evaluation du taux d'introgression du stock de géniteurs fondateurs et retrait des individus de génotypes Atlantique et F1.

Repérer le nombre de femelles matures et le nombre de mâles spermiants.

Constituer des groupes de 4-5 femelles et d'environ 10 mâles puis :

Pour chacune des femelles :
+ Lire et noter la marque PIT tag.
+ Récolter les ovules.
+ Compter et peser 50 ovules sur une balance à 0,1g de précision.
+ Peser la totalité des ovules et estimer le nombre total d'ovules.

Pour le groupe de femelles :
+ Mélanger l'ensemble des ovules récoltées.
+ Diviser l'ensemble des ovules en y lots identiques.
+ Lire et noter la marque PIT tag de chaque mâle utilisé.
+ Féconder chacun des y lots par un mâle différent.

Répéter l'opération pour chaque groupe de femelles et de mâles.

Stocker les œufs de chaque croisement séparément jusqu'à l'embryonnement pour repérer les croisements stériles.

Ensuite mélanger au hasard les alevins des différentes pontes (en équilibrant leur contribution numérique) pour les soumettre aux mêmes conditions d'élevage.

Les poissons gardés pour constituer le futur stock de géniteurs sont prélevés au hasard parmi l'ensemble des individus issus des croisements.

Un suivi génétique temporel est réalisé à chaque stade crucial du développement (éclosion, résorption de vésicule, nourrissage,…)