



**Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la
Protection du Milieu Aquatique**
2092 route des Diacquenods
Le Villaret
74370 St Martin Bellevue
www.pechehautesavoie.com



INRA UMR CARTEL
75 avenue de Corzent
BP511
74203 Thonon
www.dijon.inra.fr/thonon

Volet génétique du Plan 2009-2013 de conservation des populations de truite autochtone du Borne

Evolution temporelle du taux d'introgression de la population de truite autochtone après 5 ans
sans repeuplements (stratégie de refuge génétique)

Evaluation par marqueurs génétiques de l'efficacité de la stratégie de réhabilitation d'une
population par transferts de poissons sauvages



L. Vigier & A. Caudron

Janvier 2012

RAPPORT FDP74.12/03

Etude réalisée avec la collaboration
financière de :



Participation technique de :



Références à citer: Vigier L. & Caudron A., Volet génétique du plan 2009-2013 de conservation des populations de truite autochtone du Borne - Evolution temporelle du taux d'introgession de la population de truite autochtone après 5 ans sans repeuplements (stratégie de refuge génétique, Evaluation par marqueurs génétiques de l'efficacité de la stratégie de réhabilitation d'une population par transferts de poissons sauvages-. Rapport FDP74.12/03, 21p + annexes.

- SOMMAIRE -

Résumé	1
I. Contexte et objectifs : Aire d'étude et actions de gestion	2
II. Matériels et Méthodes	5
1. Echantillonnage, traitement des échantillons	5
1.1. <i>Etude de l'évolution de la démographie des populations de truites du Borne</i>	5
1.2. <i>Etude de l'évolution des caractéristiques génétiques des populations de truites du Borne : analyses génétiques</i>	5
2. Traitement des données : Evaluation des 2 stratégies mise en place	6
2.1. <i>Evaluation par marqueurs génétiques de l'efficacité de la stratégie de réhabilitation d'une population par transferts de poissons sauvages sur le secteur amont.</i>	6
2.2. <i>Evolution temporelle du taux d'introgession de la population de truite autochtone après 5 ans sans repeuplements (stratégie de refuge génétique)</i>	6
2.3. <i>Analyse de l'effet de la pression de pêche</i>	6
III. Résultats et interprétation	7
1. Evaluation de la stratégie de transfert de truite sauvage dans la zone amont	7
1.1. <i>Analyse de l'évolution des indicateurs de la démographie</i>	7
1.2. <i>Analyse de l'évolution des indicateurs génétiques</i>	10
1.2.1. <i>Caractéristiques génétique des populations</i>	10
1.2.2. <i>Assignment des individus</i>	10
2. Evaluation de la stratégie de refuge génétique sur la zone aval.	11
2.1. <i>Analyse de l'évolution des indicateurs de la démographie</i>	11
2.2. <i>Analyse de l'évolution des indicateurs génétiques</i>	12
2.2.1. <i>Caractéristiques génétiques des populations en place</i>	12
2.2.2. <i>Caractéristiques génétiques des prises des pêcheurs</i>	14
IV. Discussion	15
<i>Le taux d'allèles non-natifs est âge-dépendant</i>	15
<i>Les transferts directs, une stratégie de restauration efficace mais avec des effets locaux</i>	16
<i>Le refuge génétique, une stratégie de conservation à l'efficacité mitigée</i>	17
<i>La pêche, un outil d'accompagnement des actions de conservation</i>	18
Bibliographie	19
Annexes	21

Résumé

1. La conservation de la diversité inter et intra-spécifique des espèces de salmonidés est actuellement un défi à l'échelle mondiale. Des guides généraux de gestion et de conservation ont été publiés, cependant les résultats de recherche appliquée évaluant les réussites et les échecs de mesures de gestion mises en place sont encore très lacunaires dans la littérature. Ainsi la FDPPMA 74 a souhaité instaurer un principe de suivi scientifique des plans de gestion piscicole mis en œuvre par les gestionnaires. C'est dans cet esprit qu'un travail collaboratif réalisé conjointement avec INRA de Thonon, la FDPPMA 74, l'AAPPMA du Faucigny et les sociétés de pêche locales a été entrepris sur le bassin du Borne.
2. Nous avons réalisé un suivi spatio-temporel génétique et démographique de deux stratégies de conservation à savoir le refuge génétique (=arrêt des repeuplements) et le transfert direct de poissons sauvages dans l'objectif d'évaluer leur efficacité et leurs premiers effets sur des populations de truites (*Salmo trutta* L.) en place du Borne. Nous avons également étudié les effets de la pression de pêche comme outil complémentaire de conservation pour limiter l'introgession de la population en place.
3. Nous avons montré que le taux d'allèles non-natifs dans les populations en place est âge-dépendant. En effet, dans une population en place, ce taux varie significativement entre les classes d'âge 1+, 2+ et $\geq 3+$. Ceci souligne la nécessité de connaître la répartition des âges des individus constituant les échantillons récoltés dans les études génétiques.
4. Les stratégies mises en œuvre ont abouti à des changements rapides et significatifs des caractéristiques génétiques et démographiques des populations de truites en place. Le transfert de population s'est avéré efficace pour installer rapidement une population naturellement fonctionnelle et abondante, mais ces effets positifs sont principalement concentrés sur les secteurs ayant bénéficiés directement du transfert de poissons sauvages. La stratégie d'arrêt des repeuplements a permis de diminuer rapidement le taux d'allèles non-natifs du fait de la disparition des individus domestiques introduits.
5. Nous montrons un effet sélectif de la pêche qui participe à la diminution de la fréquence des allèles non-natifs dans la population, probablement en favorisant la capture des individus domestiques introduits.
6. Nous observons une grande stabilité au cours du temps des proportions d'hybrides sur tous les secteurs d'étude et sur toute la durée du suivi quelque soit la stratégie utilisée.
7. A partir de cette expérience, nous proposons des recommandations permettant d'améliorer l'efficacité des politiques de gestion des populations de truites natives qui peuvent être mises en œuvre localement dans les plans de conservation et de restauration.

I. Contexte et objectifs : Aire d'étude et actions de gestion

Le Borne est un cours d'eau de montagne à forte pente, il s'étend sur 32 km et draine un bassin versant de 158 km². C'est un cours d'eau alpin typique caractérisé par une pente moyenne de 3,3% et évoluant entre 2750 et 400 mètres d'altitude. Le Borne appartient au bassin du Rhône et se situe dans l'aire de répartition géographique de la truite méditerranéenne. Sur ce bassin, les populations de truites méditerranéennes sont considérées comme natives, or depuis 1913, les gestionnaires de la pêche ont pratiqués des repeuplements massifs en truite commune d'origine atlantique non-native.

Une première étude multidisciplinaire réalisée sur ce territoire entre 2002 et 2006 a permis de disposer d'informations essentielles pour la gestion sur :

- les proportions de poissons issus des repeuplements (otolithes marqués à l'alizarine RedS) dans les prises des pêcheurs,
- la répartition de l'introgression des allèles non-natifs dans la population native,
- la démographie des populations en place.

Ces travaux ont mis en évidence une structuration spatiale de deux populations de truite native et non-native de part et d'autre du seuil infranchissable (ou difficilement franchissable) d'Entremont (Figure 1).

Ainsi, en aval de ce seuil, la population de truite était :

- quasi-exclusivement d'origine sauvage (95% d'allèles méditerranéens),
- naturellement fonctionnelle avec une contribution majoritaire (51-82%) des poissons issus de la reproduction naturelle,
- et présentait une démographie importante avec des densités (43-55 individus/100m²) et biomasses élevées.

Au contraire, en amont de cet obstacle, la population était dans un état très critique avec :

- la présence exclusivement de poissons introduits (90-100%) d'origine atlantique (78-100% d'allèles atlantiques) appartenant tous à la même classe de taille,
- une absence de juvéniles,
- et des densités et biomasses 10 à 20 fois moins élevées qu'en aval (1-2 individus/100m²).

Suite à l'intégration de ces résultats scientifiques, les 2 plans de gestion mis en place sur le Borne depuis 2005 avaient pour objectifs principaux :

- 1 - d'assurer la conservation de l'intégrité génétique de la truite autochtone du Borne, en recherchant des moyens de diminuer la proportion des allèles atlantiques non-natifs dans la population native présente en aval du seuil ;
- 2 - d'essayer de restaurer une population viable naturellement fonctionnelle et d'origine native sur la partie amont du Borne au-dessus du seuil d'Entremont.

Ce qui a concrètement abouti à la mise en place de 2 stratégies de gestion différentes :

- sur la zone située en aval du seuil d'Entremont accueillant une population sauvage et majoritairement native, le choix s'est porté sur une stratégie principalement conservatrice de type **refuge génétique** (arrêt des repeuplements). La pêche récréative a été maintenue car la population native, très abondante (Caudron, Champigneulle & Guyomard, 2009), n'était pas menacée ; en outre la pêche semble être sélective et participerait à l'évacuation des individus non-natifs avant leur maturité sexuelle (García-Marín, Sanz & Pla, 1998; Mezzera & Largiadèr, 2001).

- sur le secteur situé en amont du seuil d'Entremont, sur lequel les repeuplements pratiqués n'avaient pas permis d'installer une population fonctionnelle, des **transferts de truites sauvages** ont été effectué depuis la population native pratiquement pure située en aval de l'obstacle. Ainsi, entre 2005 et 2007, au total 1600 truites de différentes classes d'âge ont été

transférées vers les secteurs 1 et 2 (figure 1). Les poissons transférés n'ont pas fait l'objet d'analyses génétiques pour définir leur appartenance à la souche atlantique ou méditerranéenne au moment du transfert. Cependant, ces poissons étaient issus d'une population native présentant un taux d'allèles atlantique inférieur à 10%, et de plus seuls les individus présentant les caractères phénotypiques typiques de truite méditerranéenne ont été sélectionnés pour le transfert.

Tous les poissons transférés ont été marqués par ablation de l'adipeuse afin de pouvoir les distinguer des poissons sauvages (nageoire adipeuse présente) lors des suivis ultérieurs. Ces adipeuses ont été conservées dans de l'éthanol (95%) pour des analyses génétiques ultérieures. En outre, afin de tester les effets de la pression de pêche sur cette stratégie, une réserve de pêche a été mise en place sur un secteur englobant les stations « Le Villaret » (Station 2) et « les Etroits » (station A2) et la pêche a été maintenue sur le secteur situé en amont et englobant les stations « les Poches » (Station 1) et « le Terret » (Station A1).

Une évaluation régulière de ces deux stratégies a été effectuée afin d'évaluer leurs effets démographiques et génétiques dans le temps (2002-2010) et l'espace (7 stations d'études réparties sur le linéaire).

Il a également pour objectif de percevoir rapidement les effets des stratégies mises en place afin de redéfinir au besoin les orientations de gestion avant le terme du plan de gestion et d'évaluer l'utilisation de la pression de pêche comme outil complémentaire de conservation.

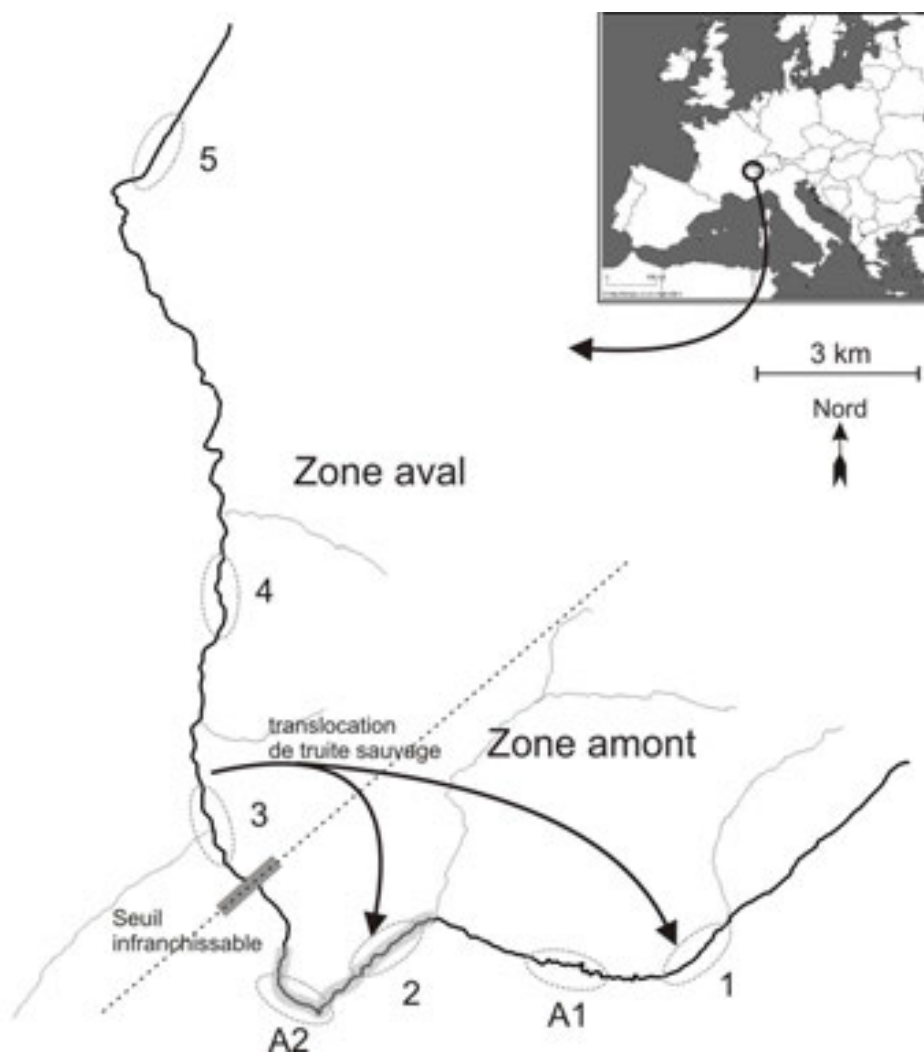


Figure 1 : Carte de présentation de l'aire d'étude et localisation des sites étudiés. La large bande grise représente le secteur de rivière mis en réserve de pêche (pêche interdite).

II. Matériels et Méthodes

1. Echantillonnage, traitement des échantillons

1.1. Etude de l'évolution de la démographique des populations de truites du Borne

Sur toutes ces stations, les densités et les biomasses de truites ont été estimées par pêche électrique d'inventaire par enlèvement successif (De Lury, 1951). Chaque poisson capturé à l'électricité est anesthésié, mesuré (au mm près) et pesé (± 0.1 g).

Sur les stations du secteur amont (stations 1, 2, A1, A2), la nageoire adipeuse est également vérifiée : les poissons dont l'adipeuse est coupée sont des poissons qui ont été transféré.

En 2004, 2008 et 2009, les poissons ont fait l'objet de prélèvement d'écaillés et d'un morceau de nageoire pelvienne. Les morceaux de nageoire prélevés ont été conservé dans de l'éthanol (95%) pour analyses génétiques.

L'âge de tous les poissons échantillonnés sur les secteurs suivis ou dans les prises des pêcheurs a été déterminé par scalimétrie.

1.2. Etude de l'évolution des caractéristiques génétiques des populations de truites du Borne : analyses génétiques

Les analyses génétiques ont été réalisées sur 876 individus, la caractérisation de la population avant et 5 ans après le changement de gestion a été effectué respectivement sur les échantillons récoltés en 2002-2004 et ceux effectués en 2008-2009 lors des campagnes de pêches d'inventaires réalisées dans le cadre du suivi démographique des populations de truite du Borne.

L'ADN de chaque individu a été extrait, à partir d'un prélèvement de nageoire conservé dans l'éthanol à 95%. Chaque individu a été génotypé à l'aide de deux marqueurs microsatellites, Str54-1INRA, Str59-1INRA, dont l'origine des allèles peut être rattachée sans ambiguïté aux lignées atlantiques ou méditerranéennes.

L'analyse scientifique des données a été réalisée conjointement par les laboratoires INRA de Jouy-en-Josas (R. Guyomard) et de Thonon (A. Caudron et A. Champigneulle).

Les détails techniques et la bibliographie concernant les protocoles d'analyses génétiques et l'analyse de ces résultats sont présentés dans la publication scientifique suivante : Caudron A., Champigneulle A., Vigier L., Hamelet V., Guyomard R. 2012. *Early effects of genetic refuge and direct translocation strategies on brown trout populations : Are they effective policies for conserving and restoring native populations ?*. *Freshwater Biology*, en revision..

2. Traitement des données : Evaluation des 2 stratégies mises en place

2.1. Evaluation par marqueurs génétiques de l'efficacité de la stratégie de réhabilitation d'une population par transferts de poissons sauvages sur le secteur amont.

Sur les quatre stations d'études du secteur amont (stations 1, 2, A1 et A2), les effets de cette stratégie sur la démographie des populations de truite sont évalués par l'analyse de l'évolution des densités et biomasses sur les différentes stations d'étude avant (2004) et après (2008, 2009, 2010 et 2011) changement de gestion. Une analyse plus fine, de l'évolution des densités par classes de tailles est également réalisée. Dans ces deux analyses, l'information concernant l'origine des poissons : poissons sauvages (présence de la nageoire adipeuse : poissons déjà présents sur la station avant le transfert ou issus de la reproduction naturelle locale) vs poissons transférés (adipeuse moins), est intégrée. Ainsi il est possible de quantifier l'évolution de leurs contributions respectives dans les densités et biomasses observées, ainsi que dans la structure de la population.

L'évolution des caractéristiques génétiques de la population est appréciée par l'étude des fréquences d'allèles atlantiques et le pourcentage des trois catégories de génotypes suivants : individu domestique pur, individu natif pur et hybride.

En complément, sur les échantillons de 2008, une analyse appelée test d'assignation a été réalisée. Cette analyse permet de distinguer dans la population les trois origines possibles des individus issus du recrutement naturel : descendants de poissons transférés, poissons atlantiques qui se sont maintenus dans le milieu et individus issus d'un croisement entre ces deux origines. En outre, la réalisation de l'ensemble de ses analyses sur les deux stations complémentaires (A1 et A2) étudiées en 2009, nous permet d'évaluer l'effet spatial des transferts sur les secteurs qui n'ont pas été directement concerné par des introductions de truites.

Ces résultats ont pour but d'évaluer si la stratégie de transfert de poissons est efficace pour restaurer une population sur un linéaire de plus de 10km de rivière alors que les repeuplements avaient été un échec.

2.2. Evolution temporelle du taux d'introgression de la population de truite autochtone après 5 ans sans repeuplements (stratégie de refuge génétique)

Sur trois stations d'étude de la partie aval : « Entremont » (station 3), les Esserts (station 4) et « St Pierre en Faucigny » (station 5), les taux d'introgression (% d'allèles domestiques) observés dans la population sous influence des repeuplements en 2002-2004 sont comparés à ceux obtenus après 5 ans sans repeuplement (2008).

Les échantillons des 3 secteurs aval ont ensuite été regroupés pour comparer les caractéristiques génétiques des trois classes d'âge 1+, 2+ et $\geq 3+$ en 2004 où le peuplement en place était encore influencé par les repeuplements et en 2008 après 5 ans sans repeuplements.

2.3. Analyse de l'effet de la pression de pêche

Les effets de la pression de pêche sont évalués en parallèle de la mise en place de ces deux stratégies :

- sur le secteur amont en comparant les résultats des indicateurs démographiques et génétiques obtenus sur les stations 1 et A1 soumises à une pression de pêche et les stations 2 et A2 en réserve de pêche ;
- sur le secteur aval, en étudiant les caractéristiques génétiques des truites capturées par les pêcheurs sur la période 2004-2006 potentiellement influencée par les repeuplements qui avaient été réalisés entre 2002 et 2004. En effet, durant les années 2002, 2003 et 2004, les alevins déversés dans le Borne avaient fait l'objet d'un fluoro-marquage des otolithes à l'Alizarin red S au stade vésiculé (Caudron, Champigneulle & Guyomard, 2009). Ainsi, sur la période 2004-2006, il nous a été possible de distinguer sans ambiguïté les deux origines

possibles : poissons sauvages issus du recrutement naturel et poissons provenant des repeuplements, dans les prises de pêcheurs (taille légale ≥ 23 cm). Au total, 258 truites d'âge compris entre 1+ et 3+, correspondant aux cohortes 2002, 2003 et 2004 potentiellement marquées, ont été échantillonnées par des pêcheurs volontaires durant les saisons de pêches 2004, 2005 et 2006. Les analyses génétiques de ces échantillons ont pour but d'évaluer si les pêcheurs capturent préférentiellement les individus domestiques en comparant les pourcentages d'individus assignés aux génotypes domestique (atlantique pur) natif (méditerranéens purs) et hybride dans la totalité des prises des pêcheurs, dans les prises de poissons sauvages uniquement (non fluoromarkés aux otolithes) et dans la population en place en 2004 (peuplement en place également sous influence des repeuplements). Cette étude permettra donc de tester si le maintien de la pression de pêche est une mesure favorable contribuant à réduire le taux d'introgression des populations autochtones comme le suggèrent déjà deux autres études réalisées dans le Doubs (Mezzerà et Largiadèr 2001) et en Espagne (Garcia Marin *et al.* 1998).

III. Résultats et interprétation

1. Evaluation de la stratégie de transfert de truite sauvage dans la zone amont

1.1. Analyse de l'évolution des indicateurs de la démographie

Les densités et biomasses étaient initialement très faibles sur les secteurs 1 (2 individus/100m², 21 kg/ha) et 2 (1 individu/100m², 11kg/ha) et ont très fortement augmenté suite aux transferts. Sur le secteur 1, les densités de truites sont entre 6 et 20 fois plus forte après transfert et les biomasses montrent des valeurs entre 2 (2008) et 7 (2010) fois plus importantes qu'en 2004. Après transfert, le secteur 2 présente des densités 20 à 55 fois supérieures et des biomasses 25 à 30 fois plus fortes que celles observées en 2004 (figure 3).

L'augmentation de biomasse et de densité est plus importante sur le secteur 2 qui est en réserve de pêche que sur le secteur 1 où la pêche est autorisée.

Sur les secteurs supplémentaires A1 et A2, les densités et biomasses observées en 2009 sont plus faibles que celles observées la même année (2009) sur les secteurs 1 et 2 où ont été effectués les transferts. Elles sont par contre très largement supérieures à celles observées sur les secteurs 1 et 2 avant transfert (figure 2).

Les résultats montrent une diminution progressive de la contribution relative des poissons marqués par ablation de l'adipeuse (i.e. poissons transférés) dans les effectifs et les biomasses des populations sauvages durant les années qui ont suivi le dernier transfert (2008, 2009, 2010 et 2011) (figure 2). Aucun poisson marqué n'a été capturé sur le secteur A1 et seulement 0,8% (3/356) ont été capturé sur le secteur A2.

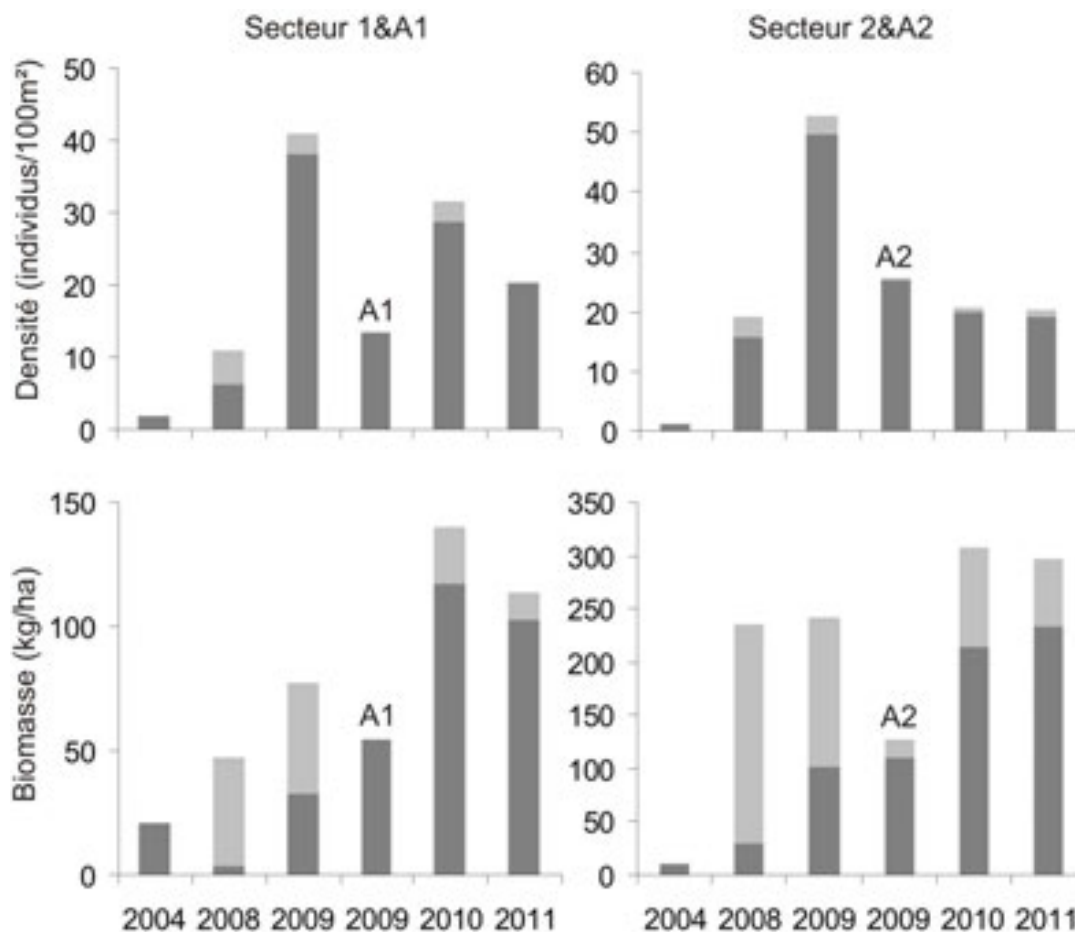


Figure 2 : estimation des densités et biomasses de truite sur les secteurs amont avant transfert (en 2004) et en 2008, 2009, 2010 et 2011 (après transfert). Le gris clair et le gris foncé représentent respectivement la contribution de poissons marqués par ablation de l'adipeuse (i.e., poissons transférés) et des poissons non marqués (i.e. poissons issus du recrutement naturel).

Les densités des différentes classes de taille (figure 3) indiquent qu'en 2004 les populations n'étaient constituées que de quelques poissons de tailles comprises entre 170 et 239 mm sur les secteurs 1 et 2.

Par contre, au cours du suivi après transfert effectué entre 2008 et 2011, nous observons : la mise en place progressive d'une population sauvage structurée, la diminution du nombre des poissons transférés (truites marquées par ablation de l'adipeuse), et des densités particulièrement importantes d'alevins de l'année (<100mm) (figure 3).

En 2010, le profil de la population sauvage (uniquement poisson non-marqués) observée dans la zone amont et très différente de la situation de 2004 (figure 3) et montre de forte similitude avec les structures de populations observées dans la population sauvage présente dans la zone aval (figure 7).

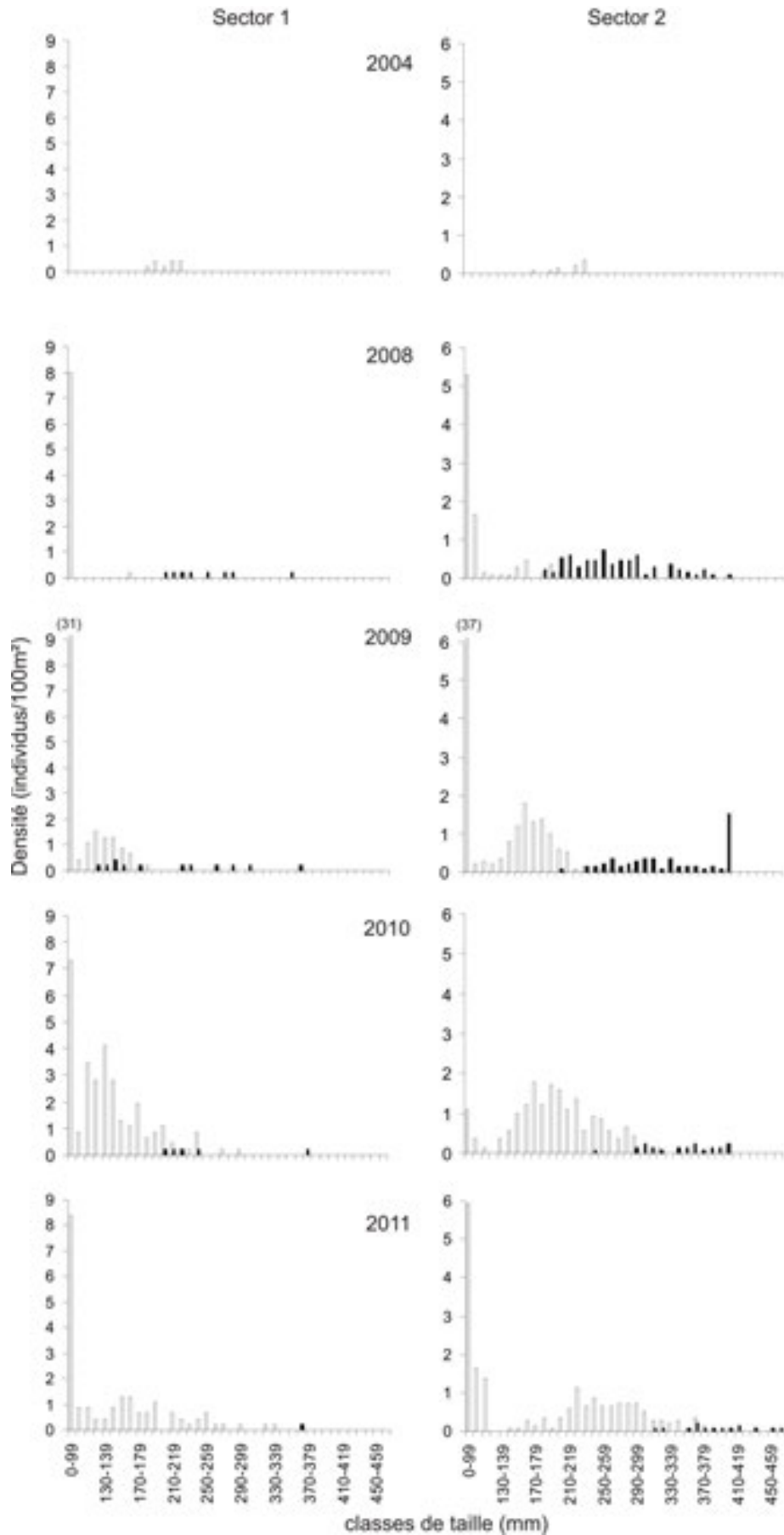


Figure 3 : distribution des classes de taille des truite capturées sur les secteurs 1 et 2 en 2004, avant transfert et en 2008, 2009, 2010 et 2011 après transfert. Les individus marqués par ablation de l'adipeuse (i.e. poissons transférés) sont représenté en noir alors que les poissons non-marqué (i.e. poissons issus du recrutement naturel) sont représentés en blanc.

1.2. Analyse de l'évolution des indicateurs génétiques

1.2.1. Caractéristiques génétiques des populations

Avant le transfert, les analyses génétiques réalisées ont mis en évidence l'absence totale d'allèles méditerranéens sur le secteur 1 et seulement 2 allèles (188 et 192) à de faibles fréquences (respectivement 7% et 5%) sur le secteur 2 (annexe 1). Après transfert, dans les échantillons 2008 et 2009, les 5 allèles méditerranéens (164, 166, 170, 188, 192) présents dans la population transférée sont observés sur les secteurs 1 et 2.

Pour les secteurs 1 et 2, les fréquences d'allèles atlantiques et la distribution des trois catégories de génotypes (native, non-native et hybride) présentent la même évolution temporelle (figure 4). Entre 2004 et 2008, le pourcentage d'allèles non-natifs diminue très fortement (de 100% à 21% sur le secteur 1 et de 91% à 17% sur le secteur 2, $P < 0.01$) puis reste stable entre 2008 et 2009. La distribution respective des différentes catégories de génotypes est significativement différente ($P < 0.01$) entre 2004 et 2008 avec une forte diminution des non-natifs purs (atlantiques) alors que les taux d'individus natifs purs et hybrides augmentent. Les distributions des catégories de génotypes restent les mêmes entre 2008 et 2009 (figure 4).

Dans les secteurs additionnels A1 et A2 échantillonnés en 2009, le pourcentage d'allèles atlantiques (respectivement 34% et 69%) est significativement ($P < 0.01$) plus fort sur le secteur A2 (en réserve pêche) que sur le secteur A1. Les distributions des génotypes sont significativement différentes entre les secteurs A1 et 1, A2 et 2 et entre les secteurs A1 et A2 (figure 4).

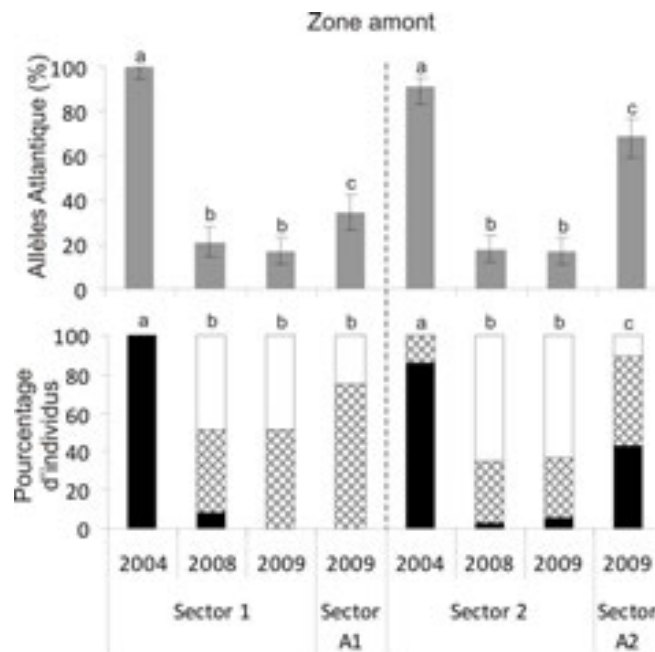


Figure 4 : pourcentage des allèles atlantiques (IC 95%) et pourcentage d'individus assignés aux 3 catégories sur le Borne en amont du seuil d'Entremont : truite non native pure (■), truite native pure (□) et hybride (▨) calculé avec les loci diagnostics. Les valeurs n'ayant pas de lettre commune sont significativement différentes ($P < 0.01$)

1.2.2. Assignation des individus

La distribution du coefficient d'hybridation (q) obtenu à l'aide du logiciel structure sur les truites non marquées (poissons sauvages) de classes d'âge 0+ et 1+, présente un schéma similaire sur les secteurs 1 et 2 en 2008 et en 2009 (tableau 1). En effet, la majorité des truites présente en 2008 et 2009, respectivement 86% et 89% sur le secteur 1 et 78% et 83% sur le secteur 2 est statistiquement assignée comme étant la descendance de première génération (F1) des poissons sauvages transférés. Seulement quelques individus (6-9% sur le secteur 1 et 11-13% sur le secteur 2) représentent les poissons hybrides issus d'un croisement entre les

poissons natifs transférés et les poissons non-natifs qui étaient restés présents dans la zone amont. Enfin, moins de 10% des truites sont statistiquement assignées à la population purement non-native (poissons issu des derniers repeuplements datant de 2004, ou descendance de poissons issus des repeuplements).

Les taux de représentation des trois profils de descendance sur les secteurs A1 et A2 en 2009 montrent des différences. En effet, sur le secteur A1, 38% des truites peuvent être assignées à la descendance F1 de poissons transférés et 62% sont statistiquement identifiés comme étant des individus hybrides, issus d'un mélange entre géniteurs natifs et non-natifs. Sur le secteur A2, 61% des truites peuvent être assignées à la population non-native, 25% sont identifiés comme des individus hybrides et 14% sont statistiquement assignés à la descendance-F1 des truites natives transférées (tableau 1).

		taux de poissons sauvages issu d'une fraie de		
		TRF Méditerranéennes	TRF Atlantiques	croisement Med/Atl
secteur 1	2008	86%	9%	6%
	2009	89%	3%	9%
secteur A1	2009	38%	0%	62%
secteur 2	2008	78%	10%	13%
	2009	83%	6%	11%
secteur A2	2009	14%	61%	25%

Tableau 1 : pourcentage d'individus issus des fraie de truites natives (méditerranéennes) transférées, de truites non-natives issues des repeuplements de 2004 ou descendant de poissons intrduits qui se sont reproduit ensemble (atlantiques) ou d'un croisement entre les deux (hybride); dans la population en place en 2008 et 2009.

2. Evaluation de la stratégie de refuge génétique sur la zone aval.

2.1. Analyse de l'évolution des indicateurs de la démographie

Après 3 ans d'arrêt des repeuplements, sur les secteurs ayant fait l'objet de prélèvements de poissons sauvages pour les transferts (stations 3 et 4) les biomasses restent relativement stables entre 2004 et 2008 avec des valeurs très fortes comprises entre 200/270 kg/ha (figure 5). Nous observons une baisse de densité de 55 à 19 individus/100m² sur la station 3 entre 2004 et 2008, qui correspond à un « déficit » d'individus appartenant aux petites classes de taille (0-199 mm) (figure 6), ce qui explique que l'impact sur la biomasse soit moindre. Cette différence semble pouvoir s'expliquer principalement par des conditions de pêche plus difficiles en 2008 qui ont conduit à une moins bonne efficacité de pêche surtout sur les petits individus.

Sur la station 5, on note une légère augmentation des densités et biomasses observées entre 2004 et 2008. Elles restent cependant largement en-deçà (14 à 21 individus/100m² et 53 à 82 kg/ha) des valeurs obtenues sur le reste du bassin.

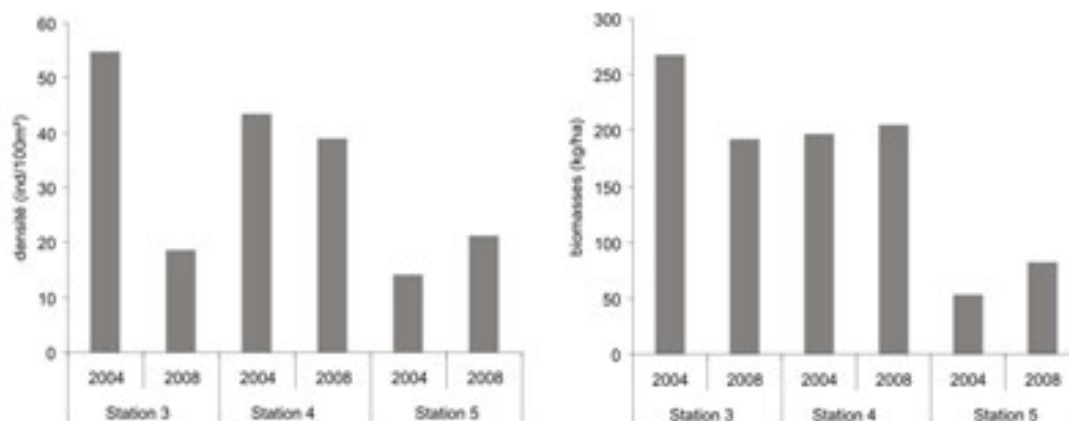


Figure 5 : estimation des densités et biomasses de truite sur les secteurs aval sous influence des repeuplements en 2004 et 5 ans après l'arrêt des repeuplements en 2008.

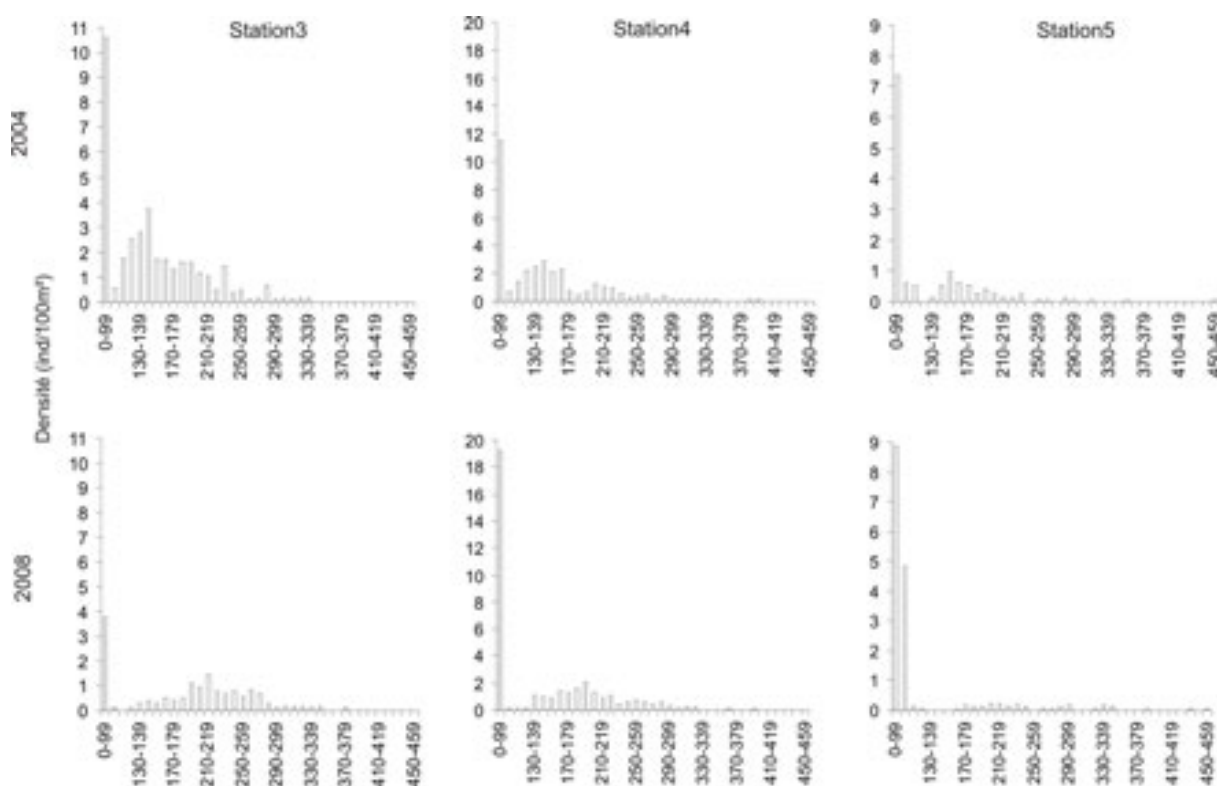


Figure 6 : distribution des classes de taille des truites capturées sur les secteurs 3, 4 et 5 sous influence des repeuplements en 2004 et 5 ans après l'arrêt des repeuplements en 2008.

2.2. Analyse de l'évolution des indicateurs génétiques

2.2.1. Caractéristiques génétiques des populations en place

Les résultats montrent des effets importants sur la population en place de la mise en place de la stratégie de refuge génétique consistant en l'arrêt des repeuplements en truites non-native au niveau des secteurs 3 et 4 et ce après 3 ans seulement.

Le pourcentage des allèles atlantiques diminue significativement entre 2004 et 2008 ($P < 0.01$) de 30% à 6% sur le secteur 3 et de 24% à 10% sur le secteur 4. Les distributions des catégories de génotypes évoluent également significativement ($P < 0.01$) entre 2004 et 2008 avec une forte diminution ou une disparition des individus non-natifs purs alors que le taux d'individus natifs purs augmente et que le taux d'individus hybrides reste stable (figure 7.A).

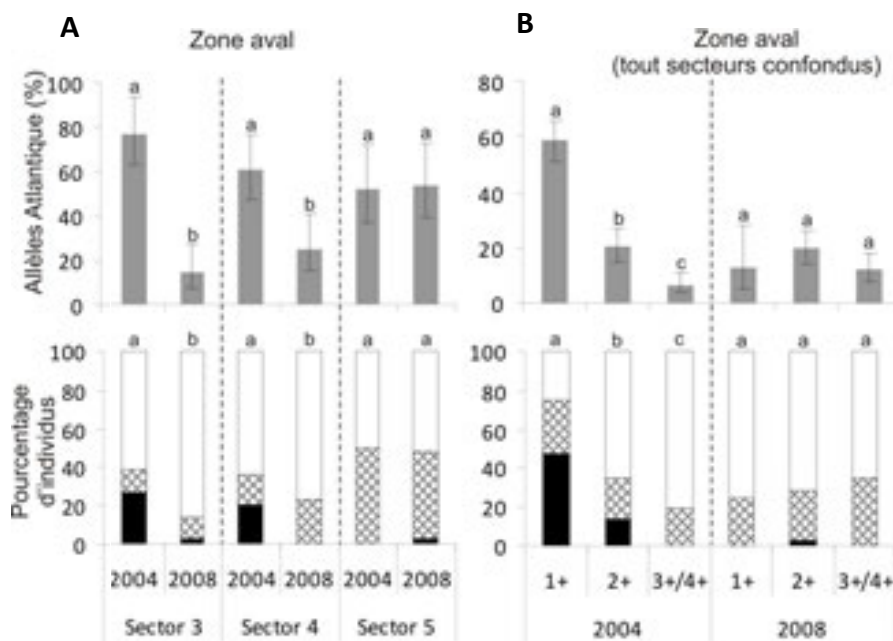


Figure 7 : pourcentage des allèles atlantiques (IC 95%) et pourcentage d'individus assignés aux 3 catégories sur le Borne en aval du seuil d'Entremont : truite non-native pure (■), truite native pure (□) et hybride (⊗) calculé avec les loci diagnostics. Les valeurs n'ayant pas de lettre commune sont significativement différentes ($P < 0.01$)

Le secteur 5 ne présente pas de différences génétiques significatives entre 2004 et 2008. Le pourcentage d'allèles atlantique et la contribution des différents génotypes restent statistiquement identiques dans la population en place sur l'ensemble de la période étudiée - (annexe 2 ; figure 7.A). Ce secteur présente une différence significative avec les deux autres secteurs en ce qui concerne la distribution des catégories de génotypes dans la population initiale en 2004. Contrairement aux secteurs 3 et 4, le secteur 5 présente aucun individu atlantique pur issus des repeuplements et une forte proportion d'individus hybrides (figure 7.A). De plus, la proportion d'allèles atlantiques reste stable sur ce secteur tout au long de la période 2004-2008.

Les échantillons des 3 secteurs situés en aval du seuil d'Entremont ont été regroupés pour comparer les caractéristiques génétiques des trois classes d'âge 1+, 2+ et $\geq 3+$ (figure 7.B). Ces résultats révèlent de fortes différences génétiques entre ces classes d'âge en 2004, quand les échantillons étaient influencés par les repeuplements en truites non-natives et peu de différences en 2008 après seulement 3 ans sans repeuplements (annexe 2, figure 7.B).

Les pourcentages d'allèles atlantiques sont significativement plus forts ($P < 0.01$) dans la classe d'âge 1+ que dans les classes d'âge supérieures (2+ et $\geq 3+$) et significativement plus forts ($P < 0.01$) dans la classe d'âge 2+ que dans la classe d'âge $\geq 3+$. Les distributions des catégories de génotypes montrent également des différences significatives entre les classes d'âge avec une diminution des individus purement non-natifs entre les classes d'âge 1+ et 2+ et entre les classes d'âge 2+ et $\geq 3+$ alors que le taux d'individus purement natifs augmente. En revanche, le taux de truite hybride reste le même entre les 3 classes d'âges. (figure 7.B).

En 2008, les différences génétiques entre les classes d'âge sont moins significatives (annexe 2 ; figure 8).

2.2.2. Caractéristiques génétiques des prises des pêcheurs

Les analyses génétiques des truites fluoro-marquées aux otolithes (i.e. poissons issus des repeuplements) pris dans la pêche confirment l'origine atlantique non-autochtone des poissons utilisés pour les repeuplements pratiqués sur le Borne (annexe 1).

Pour les 3 échantillons étudiés : totalité des captures des pêcheurs (individus fluoro-marqués et non fluoro-marqués aux otolithes), captures non marquées uniquement (i.e. poissons issus du recrutement naturel) et population en place ; le pourcentage des allèles atlantiques est significativement différent ($P < 0.01$) entre les classes d'âge (figure 9.A). Le pourcentage des allèles atlantiques est significativement plus fort dans la totalité des prises par la pêche que dans la population en place échantillonnée par pêche électrique en automne (2004) pour les classes d'âge 1+ ($P < 0.05$) et 2+ ($P < 0.01$) alors qu'il ne l'est pas ($P > 0.05$) entre les prises non-marquées et la population en place. Les différences significatives observées aux classes d'âge 1+ et 2+ sont moins significatives que pour la classe d'âges $\geq 3+$. Le même schéma de différences entre les 3 échantillons est également observé pour les catégories de génotypes (figure 9.B).

Ceci traduit une « capturabilité » par la pêche plus importante des individus domestiques introduits mais pas des individus atlantiques issus du recrutement naturel.

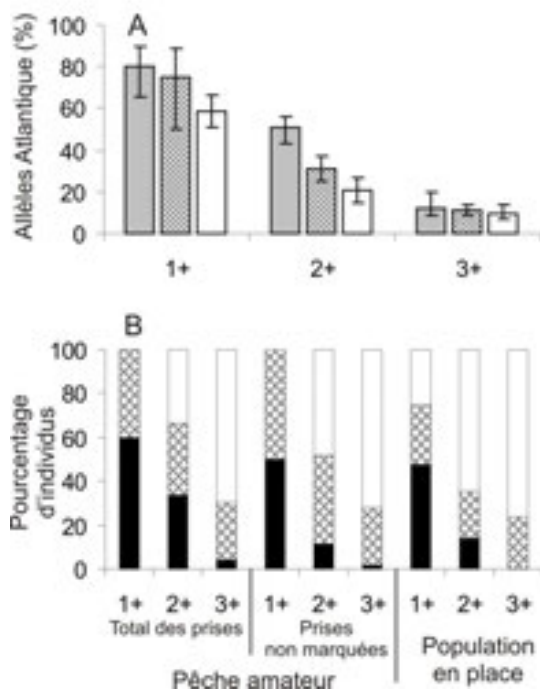


Figure 9 : (A) pourcentage d'allèles atlantique (IC 95%) pour les classes d'âge 1+, 2+ et 3+ dans la totalité des prises des pêcheurs en gris (i.e. truites issues des repeuplements et du recrutement naturel), dans les prises par la pêche non fluoro-marquées aux otolithes en hachuré (i.e. poissons issus du recrutement naturel) et dans la population en place en 2004 en blanc.

(B) pourcentage des individus assignés aux 3 catégories : truite de pisciculture pure (■), truite native pure (□) et hybride (▨) calculé sur les loci diagnostics pour les classes d'âge 1+, 2+ et 3+ dans la totalité des prises des pêcheurs (i.e. truites issues des repeuplements et du recrutement naturel), dans les prises par la pêche non fluoro-marquées aux otolithes (i.e. poissons issus du recrutement naturel) et dans la population en place en 2004.

IV. Discussion

Cette étude montre que les deux stratégies mises en œuvre ont entraîné des changements rapides et significatifs à la fois en ce qui concerne les caractéristiques génétiques et démographiques des populations en place de truite commune sur le Borne.

Ainsi les résultats permettent de mettre en évidence 4 conclusions principales :

Le taux d'allèles non-natifs est âge-dépendant

Dans les échantillons de 2004, directement influencés par les repeuplements, le pourcentage d'allèles non-natifs et la contribution des 3 génotypes, natif, hybride et non-natif, sont significativement différents entre les classes d'âge 1+, 2+ et 3+. Ce schéma peut être expliqué par une diminution des quantités d'individus domestiques non-natifs déversés au cours du temps et leur disparition à partir de la classe d'âge 3+. Plusieurs autres études confirment que ce phénomène n'est pas isolé mais qu'il concerne la plupart des secteurs étudiés dans le bassin du Rhône (Caudron *et al.*, 2011 and R.Guyomard données non publiées). De plus, l'hypothèse de l'existence de ce caractère âge-dépendant du taux d'allèles non-natifs peut également être avancée concernant des truites d'autres lignées ou des truites sauvages et domestiques appartenant à une même lignée. Cependant, des études complémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre ce phénomène complexe lié aux pratiques de repeuplement répétées sur plusieurs générations, qui peut traduire une possible sélection négative des allèles non-natifs et de leur génotype (contre-sélection) ou un effet sur la migration des poissons introgressés qui pourrait dépendre de l'âge. Dans tous les cas, la connaissance de la répartition des âges des différents échantillons semble essentielle afin d'être capable de comparer le taux d'allèles non-natifs dans la population en place dans l'espace et dans le temps et pour interpréter les résultats. En effet, ce phénomène peut provoquer un biais dans les études qui évaluent la propagation des allèles non-natifs dans les populations de truite soumises à repeuplements et peut conduire à de fausses interprétations et par conséquent à de mauvaises propositions de conservation. Cependant dans la littérature scientifique, peu d'études génétique précisent l'âge des individus analysés, en dépit du fait que les échantillons sont susceptibles d'être hétérogènes du point de vue de l'âge des individus qui le constitue.

Ainsi, nous suggérons 2 recommandations dans le cadre des études qui ont pour objectif d'évaluer la propagation des gènes non-natifs dans la population en place et pour détecter les populations natives les plus pures, en particulier sur des échelles d'études utilisant des échantillons d'années différentes. Premièrement, nous recommandons de réaliser des analyses scalimétriques pour avoir la répartition en âge des individus afin de comparer des échantillons ayant des répartitions d'âge similaire ou pour travailler uniquement sur une classe d'âge. Lorsqu'il n'est pas possible de réaliser des analyses scalimétriques, il semble préférable se focaliser sur une gamme restreinte de classes de taille afin d'éviter le mélange de plusieurs classes d'âge dans l'échantillon étudié. Deuxièmement, nous recommandons de travailler en relation étroite avec les gestionnaires afin de connaître l'histoire récente des repeuplements pratiqués sur la zone d'étude pour pouvoir étudier des échantillons ayant fait l'objet des mêmes pratiques de repeuplements car le taux d'allèles non-natifs de l'échantillon peut changer très rapidement (dans cet exemple au bout de 3 ans) après l'arrêt des repeuplements.

Les transferts directs, une stratégie de restauration efficace mais avec des effets locaux

Les transferts de truite native, en parallèle de l'arrêt des repeuplements à partir de stock domestique, entraîne une diminution rapide du taux d'allèles non-natifs ainsi qu'un important changement dans la distribution des catégories de génotypes dans la population en place. Ces résultats montrent que cette stratégie permet d'établir une population fonctionnelle (auto-suffisante) avec de fortes densités en 3 ans seulement. Les densités de truites deviennent 20 à 55 fois plus importantes qu'avant le transfert et la majorité (78-89%) des juvéniles peuvent être assignés à la descendance directe des poissons transférés sur les secteurs où ils ont été introduits. Cependant, 2 conclusions peuvent tempérer l'efficacité des transferts directs et peuvent fournir des pistes pour améliorer la mise en œuvre de cette stratégie sur une grande échelle (plus de 10 km de rivière).

Premièrement, les effets génétiques et démographiques semblent être très locaux, car ils concernent principalement les secteurs de rivières où les poissons ont été introduits. Ainsi, dans les secteurs situés 2 kilomètres en aval, le pourcentage d'allèles non-natifs reste significativement plus fort et les densités de truite plus faibles que sur les secteurs directement influencés par les transferts. Les proportions de descendants assignés aux poissons natifs transférés sont également plus faibles (11-38%). De ce fait, nous recommandons l'introduction des poissons sur l'ensemble du linéaire de rivière à restaurer plutôt que de concentrer les déversements sur quelques secteurs. Il est primordial de transférer un nombre suffisant d'individus appartenant à une large gamme de classe d'âge (Minckley, 1995; Fisher & Lindenmayer, 2000) qui reflète la composition génétique de la population source (Stockwell, Mulvey & Vinyard, 1996), afin d'occuper au moins 10% de la capacité d'accueil du secteur à restaurer (Hilderbrand, 2002).

Deuxièmement, les transferts de poissons natifs dans des secteurs occupés par des poissons non-natifs peuvent conduire à une hybridation qui persiste dans le temps. Au-delà du simple aspect de conservation, cette hybridation constitue une menace pour la population native dans le sens où elle contribue à la perte d'une partie de son pouvoir adaptatif acquis au cours du temps (plusieurs milliers d'années). C'est ce potentiel adaptatif qui lui permet d'être aussi bien adaptée aux conditions particulières des torrents de montagne et ainsi de présenter des populations aussi abondantes dans des milieux où les individus non-natifs ne parviennent pas à s'implanter. Ainsi, avant la mise en œuvre de transferts directs de poissons natifs, nous proposons de réaliser un diagnostic génétique et démographique précis tout au long de la rivière concernée afin de s'assurer qu'aucune population non-native naturellement fonctionnelle n'y est présente.

Par ailleurs, les résultats obtenus ne mettent pas en évidence d'effets des prélèvements effectués pour les transferts sur la démographie des stations 3 et 4.

Le refuge génétique, une stratégie de conservation à l'efficacité mitigée

La mise en place d'un refuge génétique peut permettre une diminution rapide et significative des allèles non-natifs atlantique en trois ans. Cette diminution est principalement expliquée par la rapide disparition des individus purement non-natifs après l'arrêt des repeuplements avec des alevins de piscicultures. Cependant, la proportion d'allèles non-natifs qui ont introgressés les gènes natifs ne réduit pas car la proportion d'individus hybrides reste stable sur les 3 secteurs d'étude. Sur le secteur 5, où aucune truite purement non-native n'est présente en 2004, le taux d'allèles non-natifs ne diminue pas entre 2004 et 2008.

Poteaux, Beaudou & Berrebi (1998) ont montré, dans une rivière du sud de la France, que cette stratégie n'est plus efficace au-delà de 5 ans de mise en place pour réduire l'introgression des gènes natifs méditerranéens par ceux de la souche atlantiques domestiquée. Araguas *et al.* (2008, 2009) n'a pas détecté de changements au niveau génétique dans les populations méditerranéennes de l'est des Pyrénées sur les 13 ans qui ont suivis la mise en place de refuges génétiques. D'après ces auteurs, la stratégie de refuge génétique ne peut pas effacer l'empreinte des pratiques anciennes de repeuplements sur les 10 rivières étudiées. Trois autres études (Caudron *et al.*, 2011, Caudron & Champigneulle, 2011; C.R. Largiadèr, données non publiées) réalisées sur des cours d'eau situés sur le bassin du Rhône, montrent des résultats similaires et concluent également à un effet mitigé des politiques de refuges génétiques (absence de repeuplements) mises en œuvre sur 5 et 13 ans afin de réduire l'introgression des gènes natifs par des allèles non-natifs.

L'ensemble de ces résultats semblent indiquer que cette politique de gestion dite de refuge génétique (i.e. arrêt de l'introduction de poissons non-natifs sur le réseau hydrographique peuplé par des populations natives qui se sont maintenues), est une stratégie évidente, nécessaire à mettre en œuvre par précaution mais que seule elle a des effets mitigés sur la conservation des gènes natifs. Malgré tout, cette stratégie est la première des actions de conservation qui peut être mise en œuvre par les gestionnaires sur les secteurs abritant des populations natives quasiment pures car elle permet de réduire les sources potentielles d'introgression supplémentaire. Pour améliorer l'efficacité de cette approche passive, nous proposons d'essayer la mise en place d'actions complémentaires comme par exemple l'enlèvement ou la pêche sélective des poissons non-natifs, la pratique de repeuplement temporaire à partir d'alevins issus de géniteurs natifs ou le transfert d'individus sauvages natifs, et d'évaluer leur efficacité dans la restauration de l'intégrité génétique des populations natives. Ces différentes mesures ont d'ailleurs été testées sur différents sites dans le département de la Haute-Savoie (ex : refuge génétique, repeuplement temporaire à l'aide d'un stock de géniteur natif, transferts de poissons sauvage sur le système Dranse (Caudron *et al.*, 2011) ; enlèvement puis transfert sur le ruisseau du Chevenne (Caudron et Champigneulle, 2011)) afin de prendre en compte leurs effets dans la mise en œuvre des futurs plans de gestion piscicoles.

La pêche, un outil d'accompagnement des actions de conservation

Plusieurs études réalisées en Europe (García-Marín, Sanz & Pla, 1998; Mezzera & Largiadèr, 2001; Champigneulle & Cachera, 2003) ont émis l'hypothèse que les truites atlantiques domestiques seraient plus capturables par les pêcheurs que les truites natives méditerranéennes. Dans notre étude, nous avons pu étudier les caractéristiques des prises des pêcheurs à 3 classes d'âge 1+, 2+ et 3+, avec la possibilité de différencier les 2 origines de truites issues soit des repeuplements au stade juvéniles (poissons présentant un fluoromarcage des otolithes), soit du recrutement naturel (poissons non marqués), et les comparer avec la population en place. Les résultats montrent que la proportion de truite atlantique pure est plus élevée dans les prises des pêcheurs que dans la population en place, ces résultats sont en accord avec les résultats des précédentes études citées plus haut. La possibilité de différencier les deux origines (poissons issus des repeuplements ou du recrutement naturel) apporte une information supplémentaire par rapport à la littérature existante. En effet, lorsque nous enlevons les poissons marqués des analyses, les différences entre les prises des pêcheurs non marquées et la population en place ne sont plus significatives. Ces résultats suggèrent que les poissons non-natifs directement introduits par les repeuplements sont plus facilement capturables que les truites natives ou que les truites non-natives issues du recrutement naturel. En accord avec Arlinghaus (2006) et Granek *et al.* (2008), les pêcheurs ne sont pas toujours une menace pour les populations natives, et ils peuvent également agir pour leur conservation. Dans ce but, lorsque la démographie de la population native peut supporter une activité de pêche, la pression sélective de la pêche sur les truites issues des repeuplements peut être utilisée comme un outil complémentaire permettant de limiter la source potentielle d'introgression durant les premières années après l'arrêt des repeuplements. D'après nos résultats, cet outil est efficace pour éliminer les truites non-natives directement issues des repeuplements mais pas celles issues d'une population non-native fonctionnelle. Plusieurs auteurs indiquent que cette méthode n'entraîne pas d'élimination totale des populations non-natives. Larson, Moore & Lee (1986) ont montré que la pression de pêche a permis de réduire la population non-native de truite arc-en-ciel dans un cours d'eau des Appalaches de seulement 10%. D'autres études, dans des cours d'eau des Rocheuses en Alberta (Paul, Post & Stelfox, 2003), ont démontré que les populations de saumons de fontaines (*Salvelinus fontinalis*) sont très résistantes à la surexploitation, et donc que la pêche sélective n'est pas une action efficace pour éliminer des populations non-natives de truite.

Nos résultats montrent les effets de la pêche sur la démographie et la génétique des populations en place sur toute la période de suivi. Dans la zone amont, la stratégie de transfert direct semble avoir un effet plus important sur la démographie dans le secteur situé en réserve de pêche que dans le secteur où la pêche est autorisée. Cependant les populations fonctionnelles obtenues 3 ans après transferts affichent une plus forte fréquence d'allèles méditerranéens dans la zone où la pêche était autorisée que dans celle où elle était interdite. Ainsi, afin d'améliorer les futurs plans de conservation et de restauration, nous devons utiliser de manière adéquate la pression de pêche comme un outil complémentaire et trouver un juste équilibre entre pêche sélective des poissons non-natifs et le risque de surexploitation qui pourrait compromettre la réussite des efforts mis en œuvre pour sa restauration.

Bibliographie

- Arlinghaus R. (2006) Overcoming human obstacles to conservation of recreational fishery resources, with emphasis on Europe. *Environmental Conservation*, **33**, 46-59.
- Araguas R.M., Sanz N., Fernandez R., Utter F.M., Pla C. & García-Marín J.L. (2009) Role of genetic refuge in the restoration of native gene pool of brown trout. *Conservation Biology*, **23**, 871-878.
- Araguas R.M., Sanz N., Fernandez R., Utter F.M., Pla C. & García-Marín J.L. (2008) Genetic refuges for a self-sustained fishery: experience in wild brown trout populations in the eastern Pyrenees. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 610–616.
- Caudron A. (2008). Etude pluridisciplinaire des populations de truite commune (*Salmo trutta*) des torrents hauts-savoyards soumises à repeuplements : diversité intra-spécifique, évaluation de pratiques de gestion et ingénierie de la conservation de populations natives. PhD Thesis, Université de Savoie, 180p.
- Caudron A. & Champigneulle A. (2011) Multiple electrofishing as a mitigate tool for removing nonnative Atlantic brown trout (*Salmo trutta* L.) threatening a native Mediterranean brown trout. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 575-583.
- Caudron A., Champigneulle A., Guyomard R. & Largiadèr C.R. (2011) Assessment of three strategies practices by fishery managers for restoring native brown trout (*Salmo trutta*) populations in Northern French Alpine streams. *Ecology of Freshwater Fish*, **20**, 478-491.
- Caudron A., Champigneulle A., Largiadèr C.R. & Guyomard R. (2009) Stocking of native Mediterranean brown trout into French tributaries of Lake Geneva does not contribute to lake-migratory spawners. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 585-593.
- Caudron A., Champigneulle A. & Guyomard R. (2009) Evidence of two contrasting brown trout *Salmo trutta* populations spatially separated in the River Borne (France) and shift in management towards conservation of the native lineage. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1070-1085.
- 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
- De Lury D.B. (1951) On the planning of experiments for estimation of fish population. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **18**, 281-307.
- Fisher J. & Lindenmayer D.B. (2000) An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation*, **96**, 1–11
- García-Marín 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.
- Gharbi K. et al. 2006. A linkage map for brown trout (*Salmo trutta*): chromosome homeologies and comparative genome organization with other salmonid fish. *Genetics*, **172**, 2405-2419.
- Granek E.F. et al. 2008. Engaging recreational fishers in management and conservation: global case studies. *Conservation Biology*, **22**, 1125-1134.

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

Larson G.L., Moore S.EE & Lee D.C. (1986) Angling and electrofishing for removing non-native rainbow trout from a stream in a national park. *North American Journal of Fisheries Management*, **6**, 580–585

Mezzera M. & Largiadèr C.R. (2001) Evidence for selective angling of introduced 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: experiences in western United States. *Biological Conservation*, **72**, 297–309

Paul A.J., Post J.R. & Stelfox J.D. (2003) Can anglers influence the abundance on native and non-native Salmonids in a stream from Canadian Rocky Mountains? *North American Journal of Fisheries Management*, **23**, 109–119

Poteaux C., Beaudou D. & Berrebi P. (1998). Temporal variations of genetic introgression in stocked brown trout populations. *Journal of Fish Biology*, **53**, 701-713.

Stockwell C.A., Mulvey M. & Vinyard G.L. (1996) Translocation and preservation of allelic diversity. *Conservation Biology*, **10**, 1133–1141.

Annexe 1 :

Locus	Sector 1			Sector A1	Sector 2			Sector A2	Sector 3		Sector 4		Sector 5		Fish translocated			Angling catches	
	2004	2008	2009	2009	2004	2008	2009	2009	2004	2008	2004	2008	2004	2008	2005	2006	2007	Marked	Unmarked
Str591																			
(N)	16	35	35	34	22	40	35	35	56	35	50	35	32	35	41	41	41	32	226
144	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	0,01	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	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
150	0,84	0,29	0,10	0,25	0,66	0,09	0,11	0,43	0,21	0,01	0,13	0,09	0,11	0,21	0,02	0,05	0,06	0,78	0,12
152	0,16	0,01	0,01	0,10	0,23	0,06	0,04	0,21	0,05	0,01	0,06	0,00	0,03	0,01	0,00	0,01	0,00	0,14	0,03
154	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	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
160	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
164	0,00	0,06	0,06	0,03	0,00	0,05	0,06	0,00	0,05	0,01	0,06	0,10	0,05	0,03	0,06	0,06	0,05	0,00	0,05
166	0,00	0,29	0,20	0,15	0,00	0,04	0,11	0,06	0,24	0,13	0,12	0,20	0,30	0,27	0,20	0,21	0,15	0,00	0,22
170	0,00	0,04	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,02	0,09	0,01	0,03	0,05	0,03	0,02	0,07	0,01	0,00	0,03
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	0,00	0,00	0,03	0,00
178	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
180	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
188	0,00	0,01	0,11	0,21	0,07	0,23	0,10	0,03	0,13	0,23	0,18	0,11	0,08	0,04	0,18	0,13	0,12	0,00	0,14
190	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
192	0,00	0,30	0,51	0,22	0,05	0,53	0,56	0,23	0,21	0,51	0,39	0,47	0,39	0,39	0,51	0,46	0,61	0,02	0,41
194	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
H n.b.	0,27	0,75	0,68	0,82	0,52	0,67	0,66	0,72	0,83	0,67	0,78	0,72	0,75	0,74	0,67	0,72	0,59	0,37	0,75
H obs.	0,31	0,74	0,71	0,91	0,50	0,63	0,66	0,69	0,71	0,63	0,68	0,60	0,81	0,71	0,66	0,78	0,66	0,31	0,69
Str541																			
(N)	16	35	35	34	22	40	35	35	56	35	50	35	33	35	41	41	41	32	226
130	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,01	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
132	0,97	0,11	0,21	0,34	0,93	0,20	0,17	0,67	0,29	0,09	0,26	0,11	0,23	0,19	0,10	0,04	0,05	0,95	0,20
136	0,00	0,89	0,79	0,66	0,07	0,80	0,83	0,33	0,68	0,91	0,73	0,89	0,73	0,81	0,90	0,96	0,95	0,05	0,79
H n.b.	0,06	0,21	0,34	0,45	0,13	0,32	0,29	0,45	0,46	0,16	0,40	0,21	0,42	0,31	0,18	0,07	0,09	0,09	0,34
H obs.	0,06	0,06	0,43	0,68	0,14	0,25	0,23	0,31	0,18	0,11	0,16	0,17	0,36	0,31	0,20	0,07	0,10	0,09	0,25
N allele	2	4,5	4	5,5	3	4,5	4,5	4,5	7	4,5	6	4	5	5	4	4,5	4	3,5	6,5

Annexe 2 : résultats des tests de déviation par rapport à l'équilibre d'Hardy-Wienberg (HWE) et des déséquilibres de liaison génotypique (LD) en considérant tous les allèles (colonne de gauche) et en regroupant les allèles natifs et non-natifs (colonne de droite). Seuils de significativité : **($P < 0.01$) et *($P < 0.05$).

		comparaison de tous les allèles		comparaison des allèles après regroupement (atl vs med)	
		HWE	LD	HWE	LD
Secteur 1	2004	NS	NS	NS	NS
	2008	**	**	**	**
	2009	NS	NS	NS	NS
Secteur A1	2009	**	*	**	**
Secteur 2	2004	NS	**	NS	**
	2008	NS	**	NS	**
	2009	NS	*	NS	**
Secteur A2	2009	NS	**	NS	**
Secteur 3	2004	**	**	**	**
	2008	NS	NS	*	*
Secteur 4	2004	**	**	**	**
	2008	NS	**	NS	**
Secteur 5	2004	NS	NS	NS	NS
	2008	NS	**	NS	**
poissons transférés	2005	NS	NS	NS	NS
	2006	NS	NS	NS	NS
	2007	NS	**	NS	**
prises pêche amateur	Marqués	NS	NS	NS	NS
	Non marqués	**	**	**	**