

Cartographie génétique des truites des Pyrénées Orientales en vue d'une gestion adaptée

Partie 2: Méta-analyse PO2017



Pêche électrique sur la Castellane en septembre 2017

Analyses statistiques et rédaction: **Patrick BERREBI**
Genome-Recherche & Diagnostic, 8 rue des tilleuls, 34090 Montpellier
Messagerie: 04 67 52 47 82, Mél: patrick.berrebi@laposte.net

Informations écologiques et historiques: **Olivier BAUDIER & Adeline HERAULT**
Fédération Dép. de Pêche des Pyrénées Orientales,
Tél: 04 68 66 66 33, Mél: olivier.baudier.fdp66@gmail.com

Analyses moléculaires: **David SCHIKORSKI**
Laboratoire Genindexe, 4 Rue Théodore Botrel, 22603 Loudéac Cedex
Tél: 02 96 28 63 43, Mél: d.schikorski@genindexe.com



1. Introduction

La gestion des truites et l'établissement de projets pluriannuels, nécessitent une base objective de connaissances justifiant les décisions à prendre. Les analyses génétiques apportent certaines informations qui aident à ces décisions.

Deux types d'information sont particulièrement utiles: (i) la mesure du pourcentage d'hybridation des individus et des populations, hybridations fréquentes entre lignée autochtone et lignée domestique (mais ici, plusieurs lignées domestiques sont impliquées) et (ii) la délimitation dans le réseau hydrographique de lignées autochtones différentes selon le sous bassin (établissement d'une carte des lignées). Ainsi la gestion s'adaptera à la présence de truites patrimoniales et évitera le transport de truites entre sous bassins à lignées naturelles différentes.

A ces informations "classiques" peuvent s'ajouter, au cas par cas, d'autres informations utiles: l'évolution d'une année à l'autre après une perturbation (crue), la différence amont-aval d'un barrage, la détection de populations anormalement pauvres en diversité génétique... etc.

2. Les échantillons analysés

Les échantillons (18 échantillons de 1 à 19 fragments de nageoires dans l'alcool) cumulant 150 truites des Pyrénées Orientales capturées en 2017 ont été livrés à l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM) de l'Université de Montpellier (UM) le 14 décembre 2017 par la Fédération des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique (AAPPMA) des Pyrénées Orientales (FD66). L'étude statistique a été effectuée en janvier 2018 par le bureau d'étude Genome-Recherche & Diagnostic (GRD, dirigé par Patrick Berrebi), Adeline Hérault et Olivier Baudier sont les correspondants de la FD66 auprès de l'ISEM et de GRD.

N° carte	Station	Bassin	Nombre de truites	Année	Nombre de marqueurs analysés avant PO2016	Rapport	N° ISEM échantillon	N° ISEM truites
1	Aude (Pont de Creu)	Aude	15	2017	0	PO2017	L827	T32935-T32949
2	Aude (Villeneuve Formigüère)	Aude	2	2017	0	PO2017	L828	T32950-T32951
3	Lladure (Formigüères - aval Estany de Mig)	Aude	10	2008	3	PO4	L177	T13486-T13495
4	Lladure (Formigüères - amont refuge Lladura)	Aude	10	2008	3	PO4	L176	T13476-T13485
5	Agly (St Paul de Fenouillet)	Agly	3	2017	0	PO2017	L832	T32978-T32980
6	Boulzane (Caudiès)	Agly	20	2012	12	PO7	L547	T24167-T24186
7	Agly (Lesguerde)	Agly	4	2017	0	PO2017	L833	T32981-T32984
8	Desix (Sournia)	Agly	11	2017	0	PO2017	L831	T32967-T32977
9	Agly (Rasiguère)	Agly	2	2017	0	PO2017	L834	T32985-T32986
10	La Grave (amont Bouillouse)	Têt	19	2017	0	PO2017	L824	T32882-T32900
11	Têt (Llagonne amont)	Têt	15	2010	9	PO5	L321	T18288-T18302
12	Têt (Llagonne aval)	Têt	15	2010	3	PO5	L320	T18273-T18287
13	Têt (amont Cassagne)	Têt	1	2017	0	PO2017	L821	T32867
14	Têt (St Thomas)	Têt	18	2017	0	PO2017	L820	T32849-T32866
15	Carança (réserve amont)	Têt	15	2009	3	PO5	L275	T17222-T17236
16	Carança (passerelle Ras)	Têt	15	2009	3	PO5	L276	T17237-T17251
17	Ressec	Têt	20	2014	6	MANT	L657	T27970-T27989
18	Aleman 2014	Têt	20	2014	6	MANT	L659	T28020-T28039
19	Mantet	Têt	30	2014	6	MANT	L658	T27990-T28019
20	Nyer	Têt	30	2014	6	NYER	L656	T27940-T27969
21	Cady (Castell)	Têt	8	2008	3	PO4	L180	T13513-T13520
22	Llipoudère (amont - parc de contention)	Têt	10	2008	3	PO4	L171	T13426-T13435
23	Llipoudère (aval - amont confl. Cady)	Têt	10	2008	3	PO4	L170	T13416-T13425
24	Nohède (amont - Pla del Gorg)	Têt	10	2008	3	PO4	L174	T13456-T13465

Tableau 1: (début)

N° carte	Station	Bassin	Nombre de truites	Année	Nombre de marqueurs analysés avant PO2016	Rapport	N° ISEM échantillon	N° ISEM truites
25	Nohède (aval - Pla del Mitg)	Têt	10	2008	3	PO4	L175	T13466-T13475
26	Castellane (Mosset)	Têt	6	2017	0	PO2017	L830	T32961-T32966
27	Castellane (Catllar)	Têt	9	2017	0	PO2017	L829	T32952-T32960
28	Lentilla (Valmanya - passerelle Los Maos)	Têt	10	2008	3	PO4	L173	T13446-T13455
29	Lentilla (Valmanya - amont Los Maos)	Têt	10	2008	3	PO4	L172	T13436-T13445
30	Mouline	Têt	15	2008	3	PO5	L278	T17267-T17281
31	Llech (Estoher)	Têt	15	2008	3	PO5	L277	T17252-T17266
32	Têt (pont Illes sur Têt)	Têt	30	2016	0	PO2016	L749	T30193-T30222
33	Têt (Millas)	Têt	28	2015	6	PO8	L720	T29669-T29696
34	Boulès (pont Serralija)	Têt	11	2016	0	PO2016	L750	T30223-T30233
35	Boulès (pont d'en Xandre)	Têt	13	2016	0	PO2016	L751	T30234-T30246
36	Soulanette (Collada Llosa)	Tech	20	2012	3	PO7	L545	T24137-T24156
37	Tech (amont barrage La Preste)	Tech	10	2012	3	PO7	L546	T24157-T24166
38	Grafouil (Ricarèsa)	Tech	16	2012	12	PO7	L544	T24121-T24136
39	Tech (St Sauveur)	Tech	15	2016	0	PO2016	L741	T30116-T30130
40	Parcigoule	Tech	15	2016	0	PO2016	L742	T30131-T30145
41	Tech (camping St Martin)	Tech	12	2016	0	PO2016	L743	T30146-T30157
42	Tech (la Poullangarda)	Tech	16	2016	0	PO2016	L744	T30158-T30173
43	Coumélade (pont Banat)	Tech	15	2011	9	PO6	L400	T20007-T20021
44	Coumélade (amont La Llau)	Tech	15	2011	9	PO6	L399	T19992-T20006
45	Coumelade (amont pont de la Llau)	Tech	1	2017	0	PO2017	L819	T32848
46	Coumélade (amont chapelle St Guillem)	Tech	10	2008	3	PO4	L178	T13496-T13505
47	Coumélade (Troncasses)	Tech	7	2008	3	PO4	L179	T13506-T13512
48	Lamanère (Serralongue)	Tech	10	2017	0	PO2017	L835	T32987-T32996
49	Tech (Arles amont UHE)	Tech	6	2016	0	PO2016	L745	T30174-T30179
50	Tech (Can Partere aval UHE)	Tech	5	2016	0	PO2016	L746	T30180-T30184
51	Tech (Forges de Reynes)	Tech	7	2016	0	PO2016	L747	T30185-T30191
52	Tech (Ceret)	Tech	1	2016	0	PO2016	L748	T30192
53	Las Illas (amont Maureillas)	Tech	8	2011	3	PO6	L401	T20022-T20029
54	Tassió (amont Sorède)	Riberette	15	2011	3	PO6	L402	T20030-T20044
55	Sorède (aval barrage)	Riberette	1	2017	0	PO2017	L836	T32997
56	Eyne (amont Orri de Baix)	Sègre	30	2010	9	EYN1	L294	T17784-T17814
57	Eyne (aval Orri de Baix)	Sègre	30	2010	9	EYN1	L295	T17815-T17843
58	Eyne (2km amont village)	Sègre	17	2013	3	EYN2	L198	T25099-T25115
59	Err (village)	Sègre	15	2013	3	EYN2	L207	T25116-T25130
60	Sègre (Caldegas)	Sègre	16	2017	0	PO2017	L825	T32901-T32916
61	Trib. Dougnes	Sègre	18	2014	6	PO8	L705	T29473-T29490
62	Dougnes	Sègre	13	2014	6	PO8	L706	T29491-T29503
63	Dougnes	Sègre	11	2015	6	PO8	L707	T29504-T29514
64	Emis. Dougnes	Sègre	8	2014	6	PO8	L708	T29515-T29522
65	Trib. Lliat	Sègre	21	2014	6	PO8	L709	T29523-T29543
66	Lliat	Sègre	5	2015	6	PO8	L710	T29544-T29548
67	Lliat	Sègre	33	2015	6	PO8	L711	T29549-T29581
68	Angoustrine (Pont de la Part Petita)	Sègre	18	2017	0	PO2017	L826	T32917-T32934
69	Campcardos (amont PE UHE)	Sègre	2	2017	0	PO2017	L822	T32868-T32869
70	Campcardos (aval PE UHE)	Sègre	12	2017	0	PO2017	L823	T32870-T32881
71	pisciculture Sahorre	pisciculture	15	2010	9	PO5	L273	T17192-T17206
72	pisciculture Sahorre	pisciculture	15	2010	9	PO5	L274	T17207-T17221
73	pisciculture Roquebillière	pisciculture	20	2001	8	PO5	F218	T05147-T05166
74	pisciculture Roquebillière	pisciculture	30	2008	12	GSALM2	L156	T13061-T13090
75	pisciculture Cauterets	pisciculture	30	2008	12	GSALM2	L157	T13091-T13120
76	pisciculture Soueich	pisciculture	30	2011	6	GARO1	L495	T22251-T22280
77	pisciculture Babeau (Cauterets 2014)	pisciculture	29	2014	12	MAE1	L556	T28112-T28140
78	pisciculture Isère	pisciculture	30	2008	12	GSALM2	L266	T16926-T16955

Tableau 1: (fin) Détail des échantillons analysés. La signification des couleurs est indiquée ci-dessous et dans la légende de la Figure 1.

numéro	échantillons PO2016		2	moins de 5 truites
numéro	nouveaux échantillons PO2017 analysés en 2018			
numéro	3 locus déjà analysés, complétés à 6 en 2018		8	moins de 10 truites
numéro	3 locus déjà analysés, complétés à 6 pour PO2016			
numéro	6 locus déjà analysés			
numéro	6 locus déjà analysés (piscicultures)			

Tableau 1b: Signification des couleurs du Tableau 1.

PO2017 est une méta-analyse, cela signifie qu'un maximum de prélèvements effectués sur 10 années, entre 2008 et 2017, sont comparés dans la même analyse pour en tirer une cartographie génétique générale et détaillée. Ces analyses statistiques nécessitent de comparer les génotypes des 150 truites de 2017 aux 758 truites de rivière de 2008-2016 et des 199 truites domestiques (total 1107 truites). Les caractéristiques des échantillons analysés sont détaillées au Tableau 1. Leurs localisations sont précisées à la Figure 1.

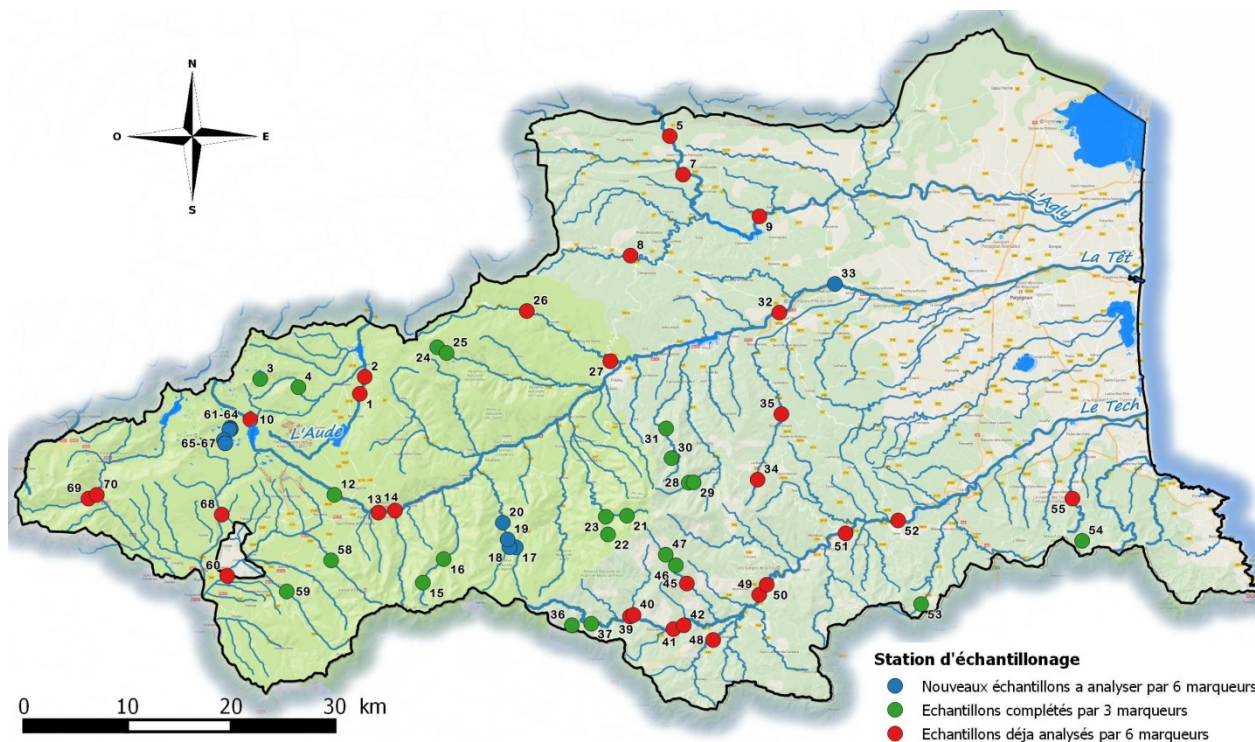


Figure 1 : Position géographique des 70 stations faisant l'objet de la méta-analyse PO2017 (les piscicultures ne sont pas représentées). Les chiffres réfèrent à la première colonne du Tableau 1. Couleur des chiffres: **noirs** = les six marqueurs étaient déjà analysés dans des projets précédents; **bleus** = trois marqueurs étaient déjà analysés, trois autres ont été analysés à l'occasion de PO2016 ou PO2017; **verts** = six marqueurs ont été analysés lors de PO2016; **rouges** = six marqueurs ont été analysés lors de PO2017. Les chiffres en petits caractères signalent les très petits échantillons allant de 1 à 5 truites.

3. Les méthodes moléculaires

Les techniques biomoléculaires permettent d'extraire l'ADN contenu dans les nageoires. Par amplification et migration sont révélés les variants héréditaires (allèles) portés par chaque truite au niveau d'endroits bien particuliers des chromosomes (les locus). Pour être informatifs, des locus hypervariables sont choisis, les microsatellites. Ici, nous avons choisi 6 locus microsatellites nommés One μ 9, Mst85, SsOSL-311, Omy21DIAS, Mst543, SSoSI-438. Leurs allèles constituent les génotypes des truites.

Les génotypages sont assurés par Genindexe (Labofarm), laboratoire privé en Bretagne. Les résultats sont donnés sous la forme d'une matrice croisant locus et truites et indiquant un génotype à deux allèles à chaque intersection (un allèle du père et un allèle de la mère du poisson). Cette matrice de génotypes est le point de départ de toutes les analyses statistiques détaillées aux chapitres suivants.

4. Les méthodes statistiques

Il existe une multitude de méthodes statistiques permettant de faire parler la matrice de génotypes. Les méthodes choisies ici sont d'une part efficaces et très utilisées en génétique des populations, et d'autre part visuelles, pour que le lecteur non spécialiste puisse suivre les résultats et le raisonnement.

- *L'analyse multidimensionnelle* permet de positionner sur un graphique chaque truite en fonction de l'ensemble de ses caractéristiques génétiques (génotypes). La méthode choisie est l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) traitée avec le logiciel GENETIX. Les regroupements de points (= truites) sur le graphique, appelés "nuages", correspondent aux différentes lignées présentes dans l'échantillonnage global. Dans le cas présent, l'échantillonnage atteint 1093 truites. Or Genetix n'accepte pas plus de 1000 individus. C'est pourquoi tous les échantillons ont été limités aux 21 premières truites à génotype complet, pour un total de 991 individus analysés.

- *L'analyse d'assignation* permet de découper l'échantillonnage global en sous-groupes qui représentent les lignées présentes. Cette méthode plus délicate d'emploi a l'avantage de chiffrer (%) la composition de chaque échantillon en différentes lignées. L'analyse d'assignation est effectuée avec le logiciel STRUCTURE. Le nombre objectif de sous-unités est déterminé par le logiciel STRUCTURE HARVESTER (aide à la décision);

- *Diversité génétique et panmixie* sont deux mesures utiles. La bonne santé et donc la survie future d'une population, surtout dans un contexte de réchauffement climatique, nécessitent une diversité génétique importante afin de s'adapter aux nouvelles conditions écologiques. Cette diversité génétique est estimée grâce à H_o ("hétérozygotie observée" qui compte la proportion de génotypes hétérozygotes sur les 6 marqueurs considérés) et à H_{nb} ("hétérozygotie attendue non biaisée" qui compte cette proportion si les populations étaient en équilibre panmictique).

D'autre part, la mesure de la panmixie qui caractérise une population en équilibre dont tous les membres se reproduisent au hasard permet de détecter des immigrations ou des conditions écologiques extrêmes. Elle s'estime grâce au paramètre F_{is} qui mesure l'écart à la panmixie (= l'écart entre H_{nb} et H_o). F_{is} donne une idée du déséquilibre éventuel dû à une immigration, un repeuplement ou une migration dans le cycle biologique de la truite.

5. Résultats

5.1. Débroussaillage par AFC

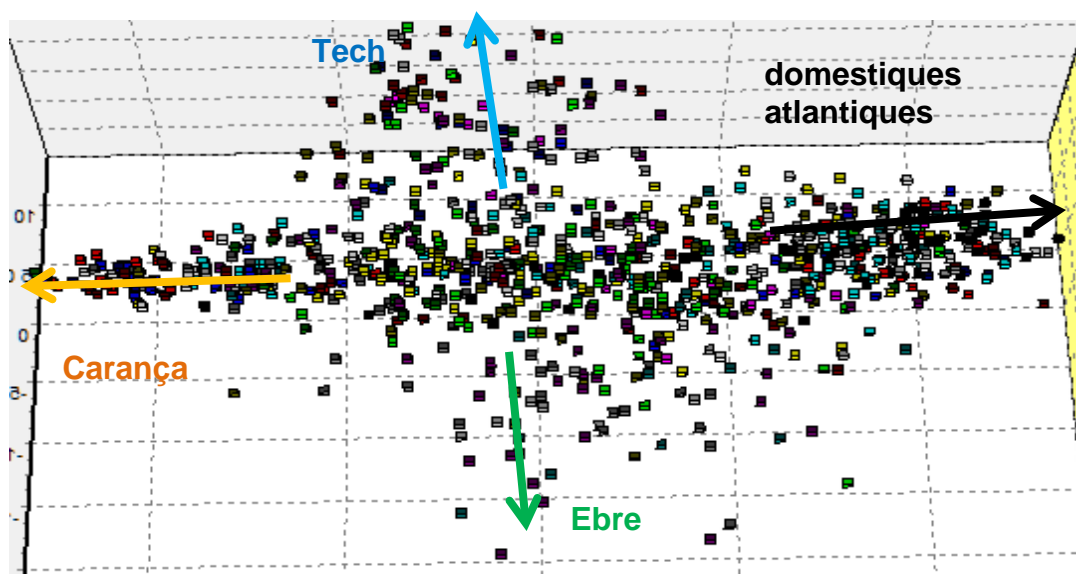


Figure 2: Projection des 991 truites prises en compte. Ici, seules les grandes tendances sont visibles.

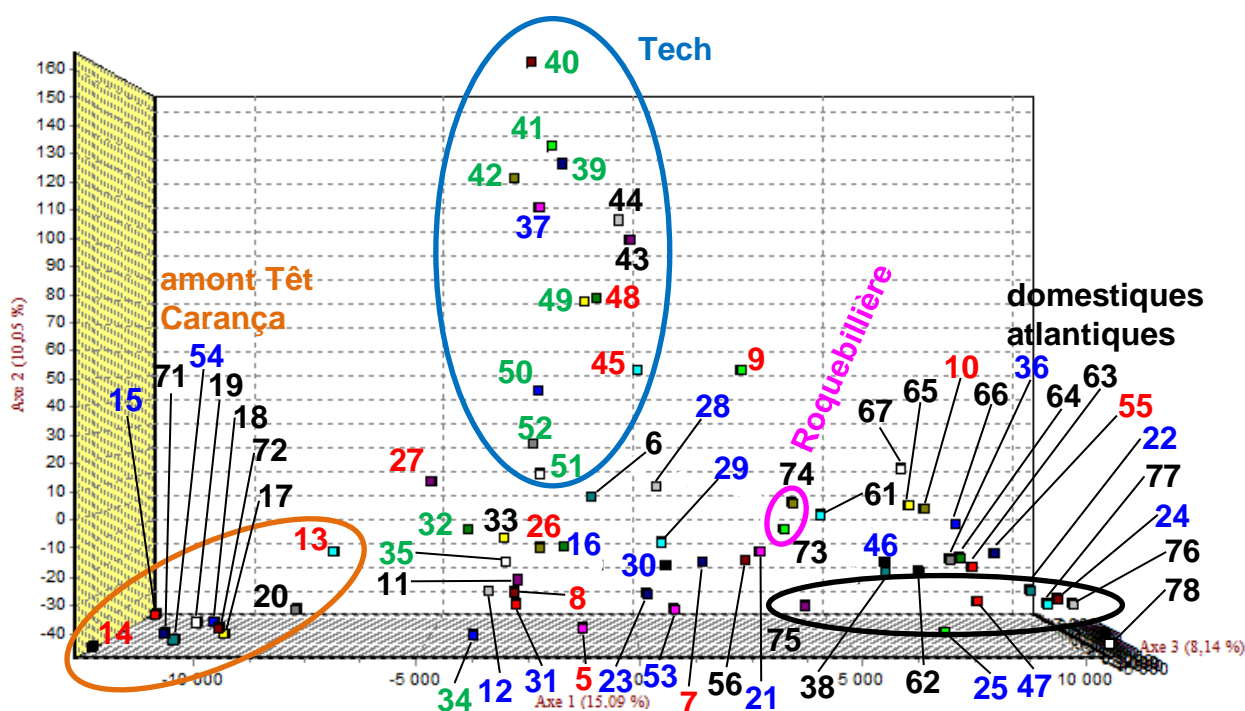


Figure 3: Analyse des centres de gravités des 78 échantillons considérés sur le plan constitué par les axes 1 (horizontal) et 2 (vertical). Les échantillons mieux représentés à la Figure 4 (plan des axes 1 et 3) ont été retirés du graphique. Les ellipses indiquent les cohérences géographiques. Les chiffres et leur couleur sont ceux de la première colonne du Tableau 1.

La première image des analyses génétiques, par AFC (Figure 2), montre quatre tendances mais surtout une grande confusion due au nombre important de truites (ici 991), semblable à la Figure 2 de PO2016. Les figures suivantes essaient de clarifier l'information. Les Figures 3 et 4, qui sont deux points de vue de la même analyse, permettent de confirmer quelques regroupements et en particulier de voir la surprenante ressemblance entre l'Ebre (dont le Sègre) et l'Aude, fortement influencée par les formes domestiques également.

La détermination plus précise, station par station, de la composition génétique des truites est fournie par la méthode suivante.

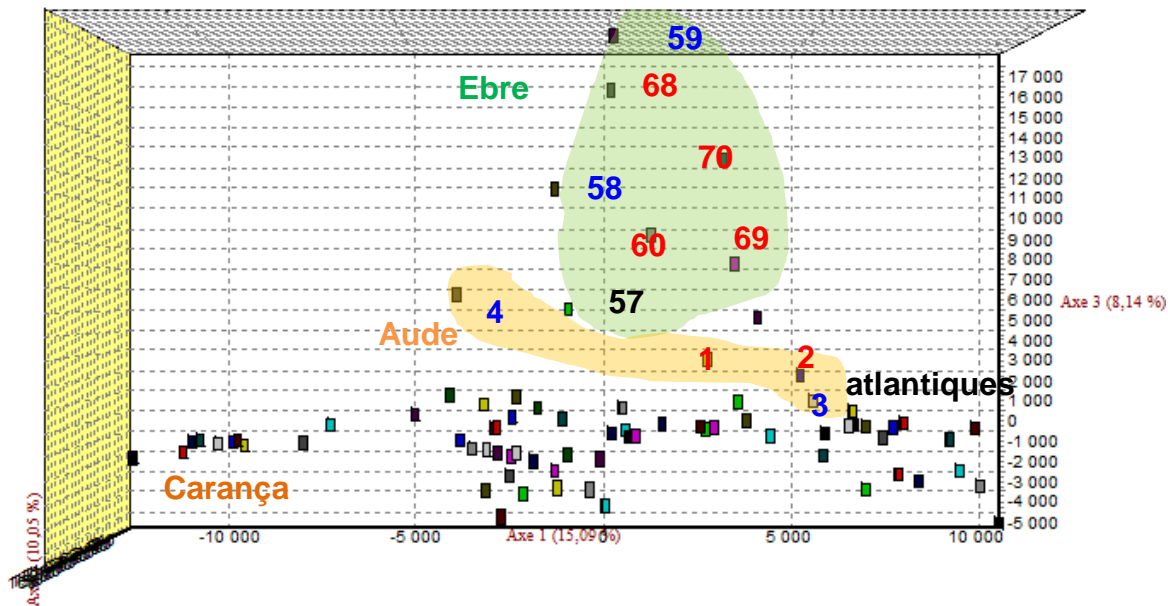


Figure 4: Même analyse présentée selon le plan des axes 1 (horizontal) et 3 (vertical), favorisant le positionnement des stations de l'Aude et du Sègre (Ebre).

5.2. Chiffrage par assignation

L'analyse d'assignation permet de classer et de chiffrer la composition génétique de chaque échantillon. La meilleure représentation est l'histogramme à gauche de la Figure 6: l'aide à la décision (STRUCTURE HARVESTER) préconise $K=2$, puis 3 et enfin 7, par ordre de significativité. Les deux premières partitions reproduisent les tendances observées en analyse multidimensionnelle. $K=7$ est par contre plus informatif (bien que plus risqué) et correspond aussi au niveau de partition choisi pour PO2016.

La Figure 6 donne la composition des 78 échantillons analysés (attention, certains sont composés de moins de 5 truites et sont analysés à titre indicatif). Nous retrouvons les mêmes 6 lignées décrites dans PO2016: 3 lignées naturelles et 3 lignées domestiques dont la mystérieuse souche domestique "ancienne" qui a été démontrée comme étant atlantique. La lignée Carança est considérée comme naturelle dans sa rivière d'origine et introduite dans toutes les autres rivières.

La Figure 6 donne également la part naturelle et la part domestique de chaque station. En oubliant les échantillons de moins de 5 truites, 47,5% des stations étaient dominées par la souche autochtone (et donc 52,5% ont été hybridées à plus de 50% par une ou plusieurs formes domestiques).

La Figure 5 positionne les sept lignées dans un arbre de distances. Les groupes domestiques, sauvages et Carança sont logiquement proches.

Les résultats présentés ici peuvent être comparés avec ceux de PO2016. Il est normal d'observer des différences de pourcentages car ce genre d'analyse est relatif, et le rajout des échantillons de 2017 peuvent faire basculer certains équilibres. La plupart des résultats sont cohérents, cependant les stations Boulzane (6) et Nyer (20) ont changé de lignée dominante: la première passe de Roquebillière à Ebre et la seconde de Carança à Roquebillière. Il n'est pas possible de trancher, mais on considère en général que l'analyse comportant plus de données (donc PO2017) est plus sûre.

Difficile à expliquer est la présence de la lignée Ebre dans l'Aude (surtout Lladure), l'Agly et dans une moindre mesure la Têt.

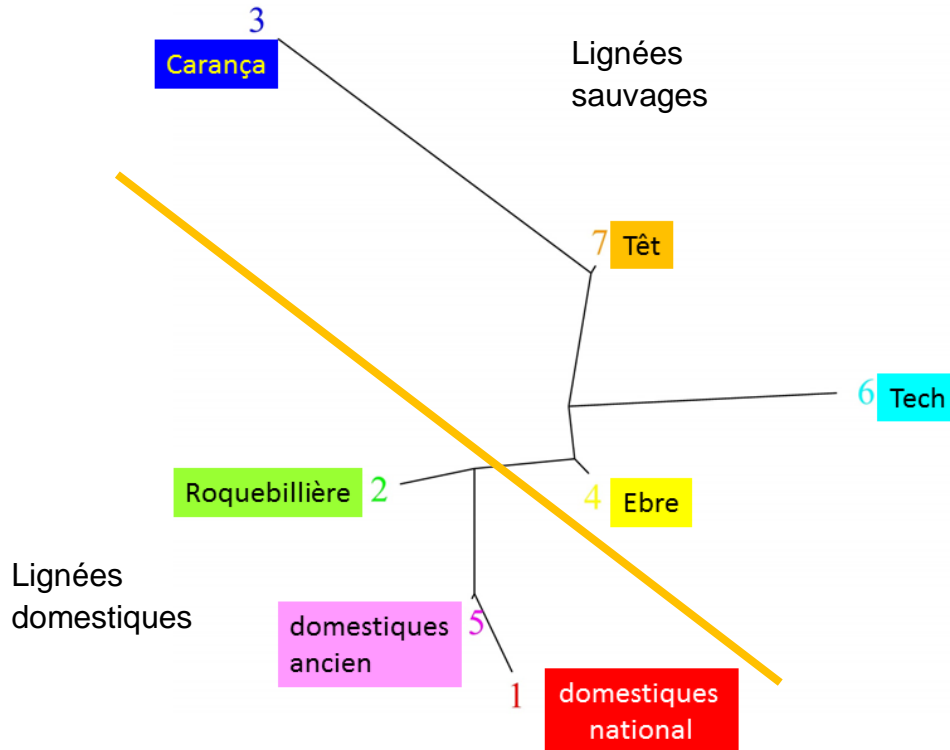


Figure 5: Arbre phénétique (basé sur les distances génétiques) des 7 lignées considérées. Les distances sont calculées à partir des fréquences génétiques de chaque allèle (variants) de tous les marqueurs dans chaque lignée. Les termes "Têt", Tech, Roquebillière... etc... ne représentent donc ni des échantillons ni des localités mais les lignées comprenant toutes les truites qui en font partie (de plusieurs origines). Ce sont donc bien les lignées qui sont comparées. L'arbre, lui, est construit selon la méthode de Neighbour-Joining qui a la double propriété de tenir compte des différences de vitesse d'évolution entre les différentes branches de l'arbre. La structure centrale de l'arbre (=e la topographie de l'arbre) détermine la proximité évolutive des lignées (par exemple Carança et Têt sont "branchés" ensemble: ils forment des lignées très proches, plus proches entre elles que vis-à-vis de la lignée Tech). Par contre la longueur des branches dépend des différences de fréquence des allèles: par exemple Carança est bien dans le groupe Têt (avec quasiment les mêmes allèles), mais sa faible diversité génétique la différencie forcément de la lignée Têt. Cet arbre comprend une partie domestique vers le bas, regroupant les deux lignées atlantiques assez proches et la lignée méditerranéenne, au centre les trois principales lignées naturelles, et vers le haut (mais reliée à la lignée Têt), la Carança qui doit la longueur de sa branche à sa très faible diversité génétique

5.3. Paramètres populationnels

Ces paramètres sont classés en deux catégories, et sont donnés au Tableau 2:

- la diversité génétique est présentée sous trois paramètres (Hnb, Ho, A), correspondant à des méthodes différentes de mesure de la même grandeur. Les couleurs donnent une idée relative visuelle de ces mesures: grande diversité en orange, moyenne en jaune, faible en blanc et très faible en gris. Des très faibles valeurs sont relevées à l'amont de la Têt et de la Carança (stations 14 et 15) et dans le Mantet (17 à 19), il en est de même dans la Tassió (54). Le niveau de diversité dans les deux premiers groupes est normal pour de très petites populations d'altitude (le faible effectif réduit mécaniquement la diversité). C'est également normal pour la Tassió qui est un cours d'eau sans souche autochtone, repeuplé à l'aide de la souche Carança.

- la panmixie mesurée par le paramètre Fis est la mesure de l'homogénéité des croisements. Une immigration d'individus nés ailleurs (domestiques par exemple) provoque un déséquilibre panmictique. Il en est de même dans certains cas de perturbations écologiques. En comparant les Tableaux 2 et 3, on remarque que la plupart des populations fortement perturbées (***) présentent 56 à 89% de présence domestique, ceci expliquant cela (stations 6, 16, 31, 56, 65 et 67). C'est moins le cas de la station 48 (Lamanère, affluent du Tech) qui ne présente que 27% d'introgression domestique, et encore moins pour les stations 40 (Parcigoule, Tech) et 68 (Angoustrine, Sègre) qui sont très largement sauvages. Pour ces deux dernières populations, une explication écologique est plus probable (migrations, manque de frayères, forte mortalité récente, fractionnement naturel du milieu).

N° carte	Station	Bassin	Nombre de truites	Hnb	Ho	A	Fis	signif.
1	Aude (Pont de Creu)	Aude	15	0,80	0,80	7,8	0,01	ns
2	Aude (Villeneuve Formiguière)	Aude	2	-	-	-	-	-
3	Lladure (Formigüeres - aval Estany de Mig)	Aude	10	0,81	0,73	7,2	0,10	ns
4	Lladure (Formigüeres - amont refuge Lladura)	Aude	10	0,43	0,42	2,5	0,04	ns
5	Agly (St Paul de Fenouillet)	Agly	3	-	-	-	-	-
6	Boulzane (Caudiès)	Agly	20	0,72	0,60	7,2	0,18	***
7	Agly (Lesguerde)	Agly	4	-	-	-	-	-
8	Desix (Sournia)	Agly	11	0,68	0,61	6,0	0,12	ns
9	Agly (Rasiguère)	Agly	2	-	-	-	-	-
10	La Grave (amont Bouillouse)	Têt	19	0,83	0,78	9,7	0,06	ns
11	Têt (Lagone amont)	Têt	15	0,67	0,62	6,0	0,08	ns
12	Têt (Lagone aval)	Têt	15	0,53	0,51	5,3	0,04	ns
13	Têt (amont Cassagne)	Têt	1	-	-	-	-	-
14	Têt (St Thomas)	Têt	18	0,33	0,33	1,3	0,00	ns
15	Carança (réserve amont)	Têt	15	0,27	0,30	1,8	-0,12	ns
16	Carança (passerelle Ras)	Têt	15	0,69	0,50	5,7	0,28	***
17	Ressec	Têt	20	0,23	0,19	3,7	0,18	ns
18	Aleman 2014	Têt	20	0,40	0,36	3,5	0,10	ns
19	Mantet	Têt	30	0,34	0,29	3,5	0,16	ns
20	Nyer	Têt	30	0,55	0,53	4,3	0,03	ns
21	Cady (Castell)	Têt	8	0,79	0,77	6,2	0,03	ns
22	Llipoudère (amont - parc de contention)	Têt	10	0,76	0,74	6,7	0,03	ns
23	Llipoudère (aval - amont confl. Cady)	Têt	10	0,70	0,54	4,3	0,24	ns
24	Nohède (amont - Pla del Gorg)	Têt	10	0,77	0,77	6,3	0,01	ns
25	Nohède (aval - Pla del Mitg)	Têt	10	0,71	0,82	4,7	-0,16	ns
26	Castellane (Mosset)	Têt	6	0,58	0,58	4,3	0,00	ns
27	Castellane (Cattlar)	Têt	9	0,60	0,63	4,0	-0,04	ns
28	Lentilla (Valmanya - passerelle Los Maos)	Têt	10	0,68	0,59	5,7	0,13	ns
29	Lentilla (Valmanya - amont Los Maos)	Têt	10	0,78	0,77	6,8	0,01	ns
30	Mouline	Têt	15	0,79	0,70	8,3	0,12	ns
31	Llech (Estoher)	Têt	15	0,67	0,51	6,8	0,24	***
32	Têt (pont Iles sur Têt)	Têt	30	0,68	0,62	7,3	0,09	ns
33	Têt (Millas)	Têt	28	0,67	0,58	6,2	0,14	ns
34	Bouès (pont Serralija)	Têt	11	0,60	0,49	4,8	0,20	ns
35	Bouès (pont d'en Xandre)	Têt	13	0,68	0,65	5,7	0,03	ns
36	Soulanette (Collada Llosa)	Tech	20	0,79	0,73	7,0	0,08	ns
37	Tech (amont barrage La Preste)	Tech	10	0,56	0,55	3,8	0,01	ns
38	Grafouil (Ricarésa)	Tech	16	0,83	0,67	6,3	0,20	ns
39	Tech (St Sauveur)	Tech	15	0,58	0,48	5,3	0,18	ns
40	Parcigoule	Tech	15	0,42	0,28	3,7	0,35	**
41	Tech (camping St Martin)	Tech	12	0,49	0,39	4,2	0,22	ns
42	Tech (la Poullangarda)	Tech	16	0,55	0,48	5,8	0,14	ns
43	Coumélade (pont Banat)	Tech	15	0,67	0,58	6,3	0,14	ns
44	Coumélade (amont La Llau)	Tech	15	0,65	0,62	6,7	0,04	ns
45	Coumélade (amont pont de la Llau)	Tech	1	-	-	-	-	-
46	Coumélade (amont chapelle St Guillem)	Tech	10	0,84	0,78	7,7	0,07	ns
47	Coumélade (Troncasses)	Tech	7	0,71	0,86	3,7	-0,24	ns
48	Lamanère (Serralongue)	Tech	10	0,64	0,38	4,8	0,41	***
49	Tech (Aries amont UHE)	Tech	6	0,64	0,50	4,0	0,23	*
50	Tech (Can Partere aval UHE)	Tech	5	0,61	0,57	4,0	0,08	ns
51	Tech (Forges de Reynes)	Tech	7	0,72	0,57	4,8	0,22	*
52	Tech (Ceret)	Tech	1	-	-	-	-	-
53	Las Ilias (amont Maureillas)	Tech	8	0,57	0,40	3,2	0,32	ns
54	Tassió (amont Sorède)	Riberette	15	0,11	0,09	1,7	0,16	ns
55	Sorède (aval barrage)	Riberette	1	-	-	-	-	-
56	Eyne (amont Orri de Baix)	Sègre	30	0,80	0,65	9,2	0,19	***
57	Eyne (aval Orri de Baix)	Sègre	30	0,64	0,63	6,8	0,02	ns
58	Eyne (2km amont village)	Sègre	17	0,74	0,66	7,2	0,10	ns
59	Err (village)	Sègre	15	0,68	0,56	5,5	0,19	*
60	Sègre (Caldegas)	Sègre	16	0,83	0,72	8,2	0,14	*
61	Trib. Dougnes	Sègre	18	0,82	0,72	8,8	0,13	*
62	Dougnes	Sègre	13	0,84	0,71	8,7	0,16	*
63	Dougnes	Sègre	11	0,77	0,74	8,2	0,03	ns
64	Emis. Dougnes	Sègre	8	0,84	0,77	7,3	0,09	ns
65	Trib. Llat	Sègre	21	0,82	0,71	10,2	0,13	**
66	Llat	Sègre	5	0,81	0,74	5,3	0,09	ns
67	Llat	Sègre	33	0,81	0,69	8,3	0,15	**
68	Angoustrine (Pont de la Part Petita)	Sègre	18	0,76	0,60	7,0	0,21	***
69	Campcardos (amont PE UHE)	Sègre	2	-	-	-	-	-
70	Campcardos (aval PE UHE)	Sègre	12	0,75	0,64	7,0	0,15	*
71	pisciculture Sahorre	pisciculture	15	0,13	0,11	1,8	0,13	ns
72	pisciculture Sahorre	pisciculture	15	0,20	0,19	2,8	0,04	ns
73	pisciculture Roquebillière	pisciculture	20	0,74	0,56	7,0	0,25	***
74	pisciculture Roquebillière	pisciculture	30	0,69	0,67	6,0	0,03	ns
75	pisciculture Cauterets	pisciculture	30	0,77	0,67	9,0	0,13	**
76	pisciculture Soueich	pisciculture	30	0,81	0,79	8,5	0,02	ns
77	pisciculture Babeau (Cauterets 2014)	pisciculture	29	0,80	0,79	7,5	0,01	ns
78	pisciculture Isère	pisciculture	30	0,69	0,66	5,8	0,05	ns

Tableau 2: Mesure des paramètres populationnels. La signification des couleurs des colonnes N° carte, Stations et Nombre de truites cellules est à retrouver à la légende du Tableau 1. Les niveaux de diversité génétique (Hnb, Ho et A) et de déséquilibre panmictique (Fis) sont indiqués par des couleurs (orange > jaune > blanc > gris). Les échantillons de moins de 5 truites ne sont pas analysés.

6. Interprétation et Discussion

6.1. Impact des repeuplements

L'analyse de l'introgression domestique dans les populations de truites du département a toujours été compliquée à cause du nombre élevé de souches utilisées

- à la souche domestique atlantique commerciale actuelle, très utilisée sur tout le territoire français;

- a été découverte lors de plusieurs rapports précédents, une souche dite "ancienne" génétiquement proche mais distincte;

- deux souches domestiques méditerranéennes ont été utilisées, la souche Roquebillière commandée à la Fédération de Pêche des Alpes Maritimes: il s'agit d'une souche d'origine du Doubs, modifiée à environ 15% par des apports divers, dont atlantiques

- enfin la Fédération de Pêche des Pyrénées Orientales a développé depuis une vingtaine d'années une souche locale, à partir de géniteurs de la Carança, affluent de la Têt: cette souche a été largement employée dans le département. Elle est considérée ici comme domestique partout où elle a été trouvée, sauf dans la Carança elle-même.

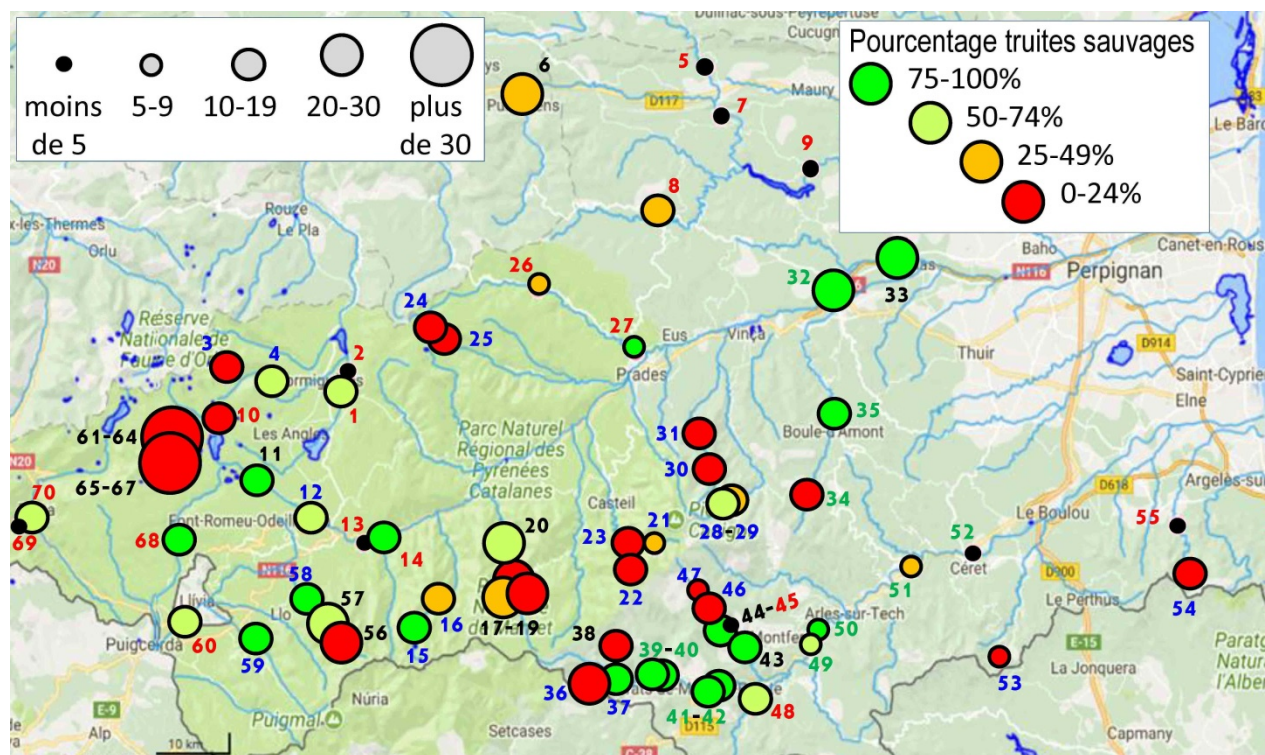


Figure 7: Représentation de l'impact des truites domestiques, les 4 souches confondues, dans les 70 stations analysées dans ce rapport. En vert, dominance des lignées sauvages, en rouge-orange dominance des formes domestiques.

La Figure 7 résume les résultats. On peut alors distinguer 3 cas :

- les milieux peuplés artificiellement où le pourcentage de truites sauvages est inférieur à 25%: on peut citer la Tassió (54), les lacs du Carlit (61-67) et le Boulès amont (34), représentés en rouge;

- les milieux où l'introgression est présente, les souches domestiques et les souches autochtones s'hybrident. Ce sont les stations où le pourcentage de truites de sauvage est compris entre 25 et 75 %, c'est le cas du Campcardos (70) et de l'Aude (1-2), représentés en orange ou vert pâle;

- les milieux où les souches sauvages se maintiennent, le pourcentage de truite de sauvage est supérieure à 75% tel que la Têt en aval du barrage de Vinça (32-33), le Tech amont (37, 39-42) et la Coumelade aval (43-44), représentés en vert vif.

6.2. Structure génétique naturelle des truites des Pyrénées Orientales

Si on fait abstraction de l'introduction de souches domestiques dans les rivières, la structure naturelle des truites du département s'organise autour de trois lignées: Têt, Tech et Ebre. La lignée Carança peut être considérée comme un variant mineur de la lignée Têt (voir Figure 5), mais s'en distingue nettement à cause de sa très faible diversité génétique.

La Figure 8 cartographie les lignées naturelles. A côté d'une distribution très simple et très logique (la lignée Têt dans la Têt et ses affluents, la lignée Tech dans le Tech et la lignée Ebre dans le Sègre), plusieurs anomalies sont révélées, sans qu'on sache s'il s'agit de curiosités naturelles, du résultat de la gestion humaine, ou d'artéfact dans l'analyse moléculaire (ressemblances génétiques fortuites):

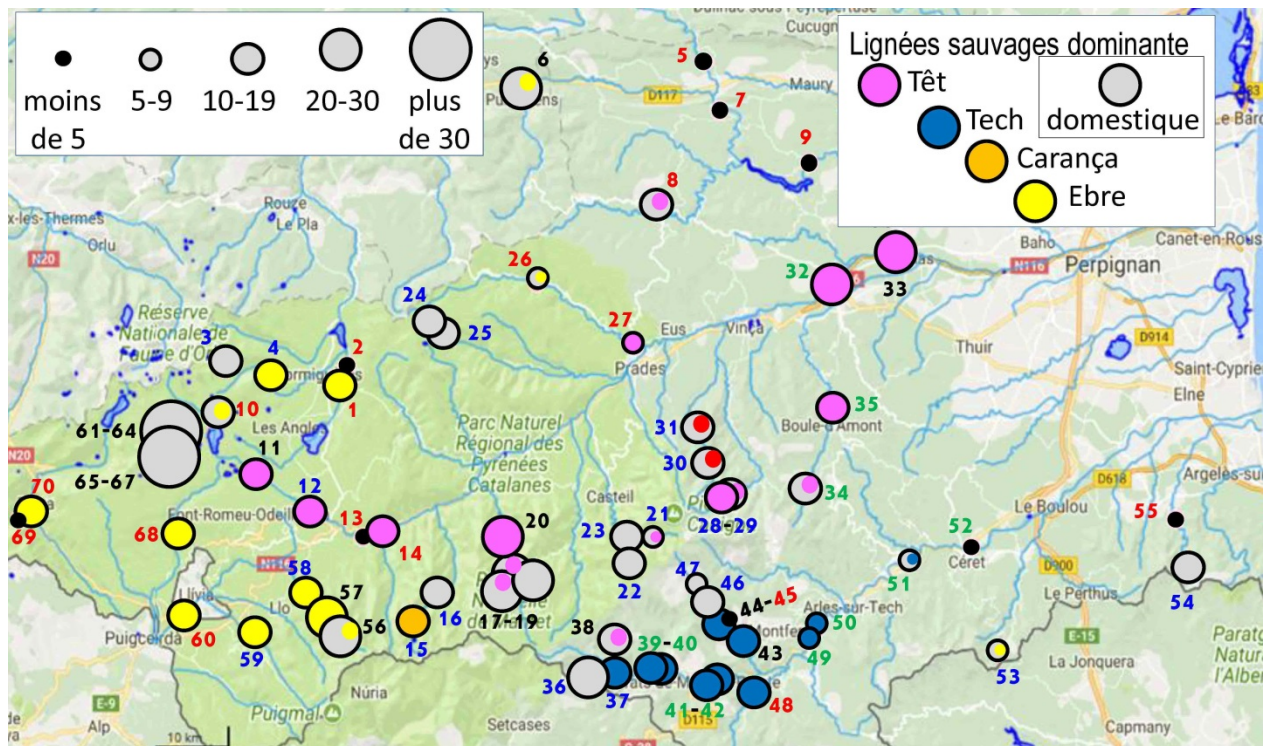


Figure 8: Localisation des trois grandes lignées naturelles des truites des Pyrénées Orientales: Têt (et Carança), Tech et Ebre grâce à des codes de couleur. Les truites des localités en gris ont été complètement remplacées par une ou plusieurs formes domestiques. Les populations dominées par les formes domestiques mais conservant une part de lignées sauvages sont représentées par un point de couleur sur fond gris.

- l'Agly et l'Aude ne présentent pas de lignées propres, mais les lignées Ebre et Têt. Cependant, ces bassins versants ne sont pas suffisamment échantillonnés pour permettre de conclure de façon certaine;

- la lignée Ebre se retrouve bien au-delà de son bassin: Aude, Agly, Têt (Castellane) pour l'essentiel.

Malgré ces anomalies mineures, la méta-analyse présentée ici, réunissant 60 stations (formellement, 70 stations ont été analysées, mais une dizaine d'entre elles ont un effectif inférieur à 5 truites), constitue une description génétique parmi les plus détaillées jamais réalisées en France.

Elle permet de faire le bilan des souches domestiques présentes dans les rivières (deux atlantiques et deux méditerranéenne), avec une présence moyenne, toutes souches domestiques confondues, atteignant 52,5% de populations dominées, ou 54,25% d'allèles domestiques parmi les 924 truites de rivière analysées au niveau de 6 marqueurs (soit environ 11 000 allèles testés).

Cette analyse retrace le passé naturel des truites du département, distribuées sur trois lignées principales: Têt, Tech et Ebre. Certaines régions ont conservé leur lignée naturelle à un taux élevé:

- Têt amont (des Bouillouses à Fontpédrouse, plus l'aval du Mantet) et Têt aval (d'Illes sur Têt à Millas, plus l'aval du Boulès) pour la lignée Têt;

- Tech amont (le Tech et ses affluents locaux de Prats-de-Mollo à Arles-sur-Tech) pour la lignée Tech;

- De Porta à Eyne pour la lignée Ebre.

Ces zones méritent une gestion patrimoniale afin de maintenir ces formes sauvages adaptées à l'écologie difficiles de ces cours d'eau méditerranéens.

6.3. Réflexion sur la gestion piscicole

A partir de ce constat qui peut être considéré comme sûr avec quelques exceptions qui ne compromettent pas la vue d'ensemble (Aude et Agly sont encore à préciser), la question d'une éventuelle évolution des pratiques de gestion peut être abordée. Cette évolution ne peut pas être imposée par les données génétiques seules, ces dernières ne font que soulever les questions et prévoir les conséquences des décisions. Cette évolution éventuelle dépend essentiellement des objectifs que les gestionnaires peuvent se donner.

La conservation de la diversité de l'espèce est un objectif de plus en plus pris en compte, mais ce n'est qu'un aspect de la conservation puisque la truite actuelle vit avec l'homme. En zone anthropisée, un compromis est nécessaire.

Les sciences de l'évolution ont montré qu'aucune structure génétique géographique n'est stable et qu'elles ont toujours changé au cours des millénaires et en particuliers au cours des quelques milliers d'années avant notre période. Les grandes modifications "récentes" qui ont eu un impact sur les truites ont été (i) le réchauffement postglaciaire (entre 18 et 10000 ans en arrière) qui a fait remonter en altitude l'optimum thermique (les populations de truites sont passées de la zone côtière à l'amont des cours d'eau) et qui est suivi du réchauffement planétaire actuel qui va encore faire monter en altitude cet optimum, et (ii) les fractures de terrain postglaciaires qui ont créé des obstacles difficilement franchissables à la remontée, limitant les migrations, isolant des population en altitude ou provoquant des captures de rivières d'un bassin à l'autre.

La conservation qui prévalait jusqu'en 1980 préconisait tout simplement de ne pas gérer, afin de maintenir chaque variant génétique dans chaque rivière. Elle consistait à maintenir à l'identique chaque écosystème, c'est ce qui a été appelé la "conservation sous cloche" (Therville et al. 2013).

Cette conception a été abandonnée depuis dans un souci de réalisme: seule une gestion compatible avec la présence humaine est réalisable. Dans le cas de la truite, la présence humaine a apporté de nombreuses contraintes, la gestion consiste donc à trouver un compromis permettant le maintien de la truite sous forme de populations abondantes en bonne santé sanitaire et démographique. Conserver toutes les variantes locales, pourtant garantes d'une adaptation maximale, est hors de portée!

Comment gérer les populations de truites des rivières méditerranéennes formant une mosaïque génétique d'adaptation. C'est l'histoire d'installation de ces populations, dont les ancêtres ont suivi les fleuves de l'embouchure aux multiples affluents d'altitude, qui explique la structure actuelle. Cette structure dépend de l'ordre de ces migrations: plus deux affluents sont éloignés, plus le temps d'isolement et donc la dérive génétique a permis leur différenciation. Cependant d'autres phénomènes importants ont perturbé cet ordre initial: l'installation des populations dépend aussi des difficultés topographiques ayant entravé ces remontées et l'adaptation aux conditions écologiques locales ont pu accélérer la différenciation. Malgré cela, il est possible de postuler par exemple que les truites sauvages de la Têt se ressemblent plus entre elles que vis à vis de celles du Tech. Cela permet de proposer une règle importante: s'il est nécessaire de déplacer des truites d'une rivière à l'autre, la population source doit être la plus proche possible (du point de vue du réseau hydrographique) de la population réceptrice. La proximité géographique (à vol d'oiseau) n'a aucune valeur ici.

Quels repeuplements?

- d'abord, tout repoponnement doit être justifié par l'existence d'un problème comme un peuplement en forte réduction ou disparu, et dans la mesure du possible, les causes de cette anomalie doivent être recherchées (surpêche, manque de frayère, pollution accidentelle ou chronique, accident climatique); déverser des alevins alors que le problème persiste (souvent pour faire plaisir aux pêcheurs) n'aura aucune efficacité et est exclu;

- ce repoponnement doit se faire à partir d'une population proche en bonne santé ou à défaut, d'une souche domestique;

- seule la souche Carança est actuellement "assez proche" des populations des Pyrénées Orientales (bien plus proches que les souches Roquebillière ou atlantiques);

- une amélioration de la souche de repeuplement doit être un souci constant: la souche Carança souffre d'un avantage et de deux défauts: elle est méditerranéenne mais génétiquement très pauvre (sa diversité génétique H_{nb} est d'environ 0,20 alors que les populations sauvages du département présentent des valeurs comprises entre 0,60 et 0,75): faut-il enrichir cette souche ou en créer d'autres; la population source de la Carança présente une diversité $H_{nb}=0,27$, l'apport de nouveaux géniteurs de la rivière ne permettrait qu'une amélioration limitée, et en tout cas bien en dessous de $H_{nb}=0,60$.

Créer de nouvelles souches domestiques locales peut être envisagée mais les difficultés doivent bien être définies. Dans le cas des Pyrénées Orientales, la création de trois souches (Têt, Tech et Sègre) suffirait à une gestion intégrée, mais créer et entretenir trois nouvelles souches est une entreprise lourde en travail et en argent. De plus, il est fortement conseillé de maintenir

chaque souche dans un établissement distinct, situé dans son bassin d'origine, les "évasions" d'un bassin à l'autre ou hors de la pisciculture étant la règle!

Parce que "un tiens vaut mieux que trois tu l'auras", il ne faut pas abandonner la souche Carança tant que les nouvelles souches ne produisent pas suffisamment d'alevins.

D'un point de vue pratique, créer des souches avec des géniteurs sauvages issus de plusieurs populations du même bassin permettrait de maintenir une forte diversité génétique qui serait triée par chaque rivière après rempoissonnement.

Il existe deux méthodes pour gérer une population déjà hybridée

- comme en Sardaigne, si la rivière est petite, il est possible de vider la zone, empêcher les échanges amont-aval avec une barrière électrique, et rempoissonner avec des truites purement sauvages (Sabatini et al. 2018)

- comme en Slovénie, il est possible "d'écraser" année après année la population hybride par des opérations de repeuplement à l'aide de truites de souche d'origine sauvage. Cette population hybride s'est progressivement modifiée en augmentant le pourcentage de la forme sauvage (Berrebi 2005).

Un tel projet doit être bien préparé, soutenu par les autorités locales mais aussi par les pêcheurs. En attendant que toutes les conditions soient réunies pour réussir cette opération, il faut s'abstenir d'aleviner tant que le problème ne sera pas connu et il ne faut pas oublier les solutions alternatives: déplacer des truites du même bassin pour soutenir une population en déclin ou déverser des truites-arc-en-ciel comme cela est déjà organisé dans les Pyrénées Orientales (réseau de parcours dit "Parcours Pêche de Loisir").

Fait à Montpellier le 8 avril 2018

7. Références bibliographiques citées

*La plupart des rapports cités peuvent être trouvés sur le site <https://data.oreme.org/trout/home> dans l'onglet "Liste des rapports" (cliquez sur "France" puis sur les départements concernés). Pour les options cartographiques du site, *utilisez Firefox*.*

Berrebi P, 2005. Suivi de la composition génétique des truites de la Volarja (Slovénie) entre 1993 et 2004 - Analyses par allozymes et microsatellites. 50p. Rapport de contrat avec la Tour du Valat, Université Montpellier 2. (**SOCA8**)

Berrebi P., Cherbonnel C. 2009. Cartographie génétique des populations sauvages de truites françaises - Programme GENESALM - tome 1 - version du 15 décembre 2009. 22p. (**GSALM2**)

- Berrebi P., Shao Z., Reynaud N. 2010. Rapport d'analyse des truites des Pyrénées Orientales - microsattellites et séquençage de la Dloop - mai 2010, 10p. Université Montpellier 2. (PO4)
- Berrebi P., Cherbonnel C., Shao Z. 2011. Analyse génétique des truites des Pyrénées Orientales - Etape 2 - Têt, Carança, Llech, Prat d'En Salze - Rapport de juin 2011: 14p. Université Montpellier 2, Rapport d'analyses pour la Fédération de Pêche 66 et l'ONF. (PO5)
- Berrebi P., Cherbonnel C. 2011. Etude génétique de l'origine des truites de l'Eyne, rivière des Pyrénées Orientales, dans la Réserve Naturelle d'Eyne - Rapport de février 2011: 14p. Université de Montpellier 2. (EYN1)
- Berrebi P., Genindex. 2013. Analyse génétiques des truites de la Réserve Naturelle d'Eyne - Seconde campagne - Projet EYN2 - Août 2013: Rapport d'analyse pour la Réserve Nationale de Vallée d'Eyne, Université Montpellier 2. 13p.
- Berrebi P., Shao Z. 2013. Analyse génétiques des truites du Canal d'Arlos et positionnement dans la diversité génétique locale (6 microsattellites) - Projet GARO1 - Rapport de février 2013: Université Montpellier 2, 11p.
- Berrebi P., Shao Z. 2013. Analyse génétique des 4 échantillons de truites des Pyrénées Orientales (Tech et Agly) - Projet PO7 - Rapport de février 2013: Université Montpellier 2, 13p.
- Berrebi P., Schikorski D. 2015. Analyse génétique des truites de la Nyer / Mantet dans le périmètre de la Réserve Naturelle Nationale de Mantet, recherche de patrimonialité - Rapport MANT: Etude pour la FD66, Université de Montpellier. 10p
- Berrebi P., Schikorski D. 2015. Patrimonialité des truites et effet du fractionnement causé par le fonctionnement du seuil de prise d'eau du canal de Nyer - Rapport NYER: Etude pour la FD66, Université de Montpellier. 9p.
- Berrebi P. 2015. Structure génétique des truites naturelles et domestiques de l'Orb amont - marqueurs microsattellites- Rapport MAE1 (juin 2015): Rapport d'étape pour la thèse de Maëva Leitwein. Université de Montpellier. 9p.
- Berrebi P., Schikorski D. 2016. Origine génétique des truites des lacs et rivières du Massif du Carlit. Recherche de souches distinctes - Projet PO8: Rapport d'étude pour la FD66, Université de Montpellier, 8p.
- Berrebi P., Schikorski D. 2016. Cartographie génétique des truites des Pyrénées Orientales en vue d'une gestion adaptée - Méta-analyse PO2016: Rapport d'étude pour la FD66. Université de Montpellier. 13p.
- Sabatini, A., Podda C., Frau G., Cani M. V., Musu A., Serra M., Palmas F. 2018 (sous presse). Restoration of native Mediterranean trout *Salmo cetti* Rafinesque, 1810 (Actinopterygii, Salmonidae) populations using an electric barrier as mitigation tool. The European Zoological Journal. DOI: 10.1080/24750263.2018.1435664.
- Therville C., Konieczka N., Santune V., Bioret F. 2013. La mise sous cloche est un cliché. Espaces naturels 44: 41-42.