

LA GENETIQUE DES POPULATIONS APPLIQUEE A LA TRUITE FARIO

LES CAS DES TRUITES DE L'ORB (HERAULT, FRANCE)
ET DES PYRENEES (FRANCE ET ANDORRE)

Patrick BERREBI (1) et Dominique BEAUDOU (2)

(1) Laboratoire Génome et Population, CNRS URA 1493.

(2) Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale, CNRS URA 1355.

Université Montpellier II, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05 - FRANCE

INTRODUCTION

Les peuplements naturels en truite fario (*Salmo trutta fario*) des cours d'eau d'Europe Occidentale sont fortement influencés par les repeuplements, souvent répétitifs et abondants. Ces repeuplements se font à partir de souches sélectionnées en pisciculture issues de géniteurs majoritairement scandinaves, mais avec des apports locaux parfois non négligeables.

Alors que la simple observation visuelle suffit amplement à distinguer les espèces (truite et saumon par exemple), la génétique est indispensable pour distinguer des groupes proches à l'intérieur d'une espèce, la truite fario.

Les analyses génétiques des années 80 (par Ryman et al., 1979 Ferguson et al., 1981 ; Osinov, 1984 ; Guyomard, 1989 ou Hamilton et al., 1989 ; entre autres) nous ont montré que, concernant la sous espèce qui nous intéresse (*Salmo trutta fario*), deux groupes se différenciaient : le groupe "atlantique" dont sont issues les souches de pisciculture et le groupe "méditerranéen". Ces deux groupes ne forment que des variétés géographiques extrêmement proches. Selon Hamilton et al. 1989, l'allèle enzymatique Ldh-5 (105) caractéristique du groupe méditerranéen serait un marqueur des peuplements ouest-européens ances-

traux tandis que l'allèle Ldh-5 (100) caractéristique du groupe "atlantique" serait issu d'une mutation post-glaciaire et correspondrait à un groupe évolué.

Pour illustrer concrètement les types de résultats attendus des études de génétique et montrer leur importance dans le choix de la politique de repeuplement, le cas précis de l'Orb (rivière indépendante passant à Béziers) sera exposé (Beaudou et al., 1991 a, b, et c). Dans ce "modèle", plusieurs points importants seront soulignés :

- l'intérêt, comme modèle, de l'étude des cours d'eau du sud de la France (cours d'eau méditerranéens mais aussi le bassin de l'Adour où, du moins dans un lac d'altitude, la souche sauvage semble de type méditerranéen), permettant une distinction rapide d'avec la souche de repeuplement ;

- l'apparente inefficacité des repeuplements pratiqués pourtant de façon massive depuis des décennies dans cette zone.

L'objectif de ce texte est de montrer les possibilités d'applications aux truites pyrénéennes de méthodes ayant déjà été efficaces en d'autres régions.

Il faut préciser que les recherches concernant l'Orb ont été financées par des conventions avec le C.S.P. et des aides de la Fédération des A.A.P.P. de l'Hérault. Les premiers travaux sur les truites pyrénéennes, en collaboration étroite avec le Laboratoire d'Ichtyologie

Appliquée de l'E.N.S.A.T. de Toulouse ont été financés par le Conseil Régional de Midi-Pyrénées dans le cadre du programme "Conservation du Patrimoine Biologique Régional".

LES METHODES BIOCHIMIQUES

L'étude morphologique des truites n'est pas abandonnée au profit de techniques plus sophistiquées mais, dans le cas qui nous intéresse, à savoir la distinction entre les groupes "atlantique" et "méditerranéen", elle n'est pas au point. Nous fondons cependant des espoirs dans l'étude de la robe (densité, couleur, répartition des tâches) mais un travail de spécialiste sur plusieurs années sera nécessaire pour distinguer à coup sûr les deux formes dans les Pyrénées.

Les marqueurs enzymatiques :

Le plus sage est donc pour l'instant d'analyser le phénomène par une méthode qui a déjà montré son efficacité : la génétique des populations. Cette méthode s'appuie sur des techniques diverses ; la plus recommandée dans le cas présent est l'utilisation de marqueurs enzymatiques. Sans trop entrer dans les détails qui sont affaire de spécialistes, ces marqueurs sont obtenus par électrophorèse, c'est à dire déplacement des protéines enzymatiques dans un champ électrique. La moindre différence dans la composition en acides aminés provoquera une différence de charge électrique de la protéine et donc de position dans le gel qui sert de support. Ces diverses positions sont décomptées dans l'échantillon analysé et correspondent à des allèles (Pasteur et al., 1987). La difficulté est donc de trouver des allèles diagnostiques entre les formes "atlantique" et

"méditerranéenne" qui sont extrêmement proches. Ces molécules sont des "marqueurs génétiques" qui renseignent sur l'origine du poisson qui les portent.

Bien que complexe, cette méthode d'étude génétique est considérée comme la moins chère en argent et en temps pour des études extensives, type cartographie d'un bassin (Berrebi et al., 1986). Il faut savoir que d'autres méthodes, plus sophistiquées, apportent des renseignements complémentaires parfois indispensables :

Analyse de l'ADN mitochondrial :

Cet ADN particulier (circulaire, inclus dans les mitochondries) constitue un compartiment génétique distinct et indépendant du compartiment nucléaire (les chromosomes). Il n'y a pas de ségrégation lors de la reproduction et l'ADN mitochondrial est hérité en bloc uniquement de la mère. Cette transmission particulière (matrilinéaire et clonale) permet aux marqueurs de cet ADN de nous renseigner plus précisément sur l'origine d'un peuplement, en particulier de ses fondateurs et de l'ancienneté relative de la fondation. Les marqueurs de cet ADN sont obtenus par découpage par des enzymes de restriction ou par séquençage des nucléotides après amplification. Toutes ces techniques sont appliquées actuellement assez couramment sur la truite.

Analyse de l'ADN nucléaire :

C'est l'ADN contenu dans les chromosomes. Il est donc échangé et mixé à chaque reproduction. Il dirige la synthèse des enzymes dont on a parlé plus haut. Les techniques qui sont applicables à cet ADN sont multiples mais celle qui semble la plus prometteuse est l'utilisation des micro-

et des mini-satellites. Ces satellites sont des séquences courtes d'ADN répétées plusieurs fois. C'est le nombre de répétitions qui constitue le polymorphisme à analyser. Cette technique est plus lourde que l'analyse des enzymes mais elle permet d'obtenir un nombre bien plus important de marqueurs.

LE TRAITEMENT STATISTIQUE

Les données récoltées après analyses constituent une "carte d'identité" de chaque poisson. Dans l'étude de l'Orb et du lac d'Arratille, une vingtaine à une trentaine de truites ont été analysées par station (6 stations du bassin de l'Orb, 2 stations dans le lac). Chaque individu a été caractérisé au niveau d'au moins 27 locus enzymatiques, cela signifie qu'à 27 points différents de ses chromosomes, nous connaissons sa composition allélique. Sur ces 27 locus, 12 sont informatifs (polymorphes). Sur ces 12 locus polymorphes, Ldh-5 est le plus informatif pour distinguer les deux groupes, Fdp-1 est également très performant. Les 10 autres marqueurs informatifs renseignent plus ou moins sur des nuances d'origine, chaque souche sauvage ou de pisciculture ayant des différences de fréquence qui peuvent être exploitées.

Les méthodes statistiques qui permettent de traiter la globalité de l'information obtenue sont :

- l'analyse multidimensionnelle (ici l'AFC) qui permet de situer sur un plan chaque individu en fonction de la totalité de ses caractéristiques génétiques ; la proximité de deux individus sur le plan est fonction de leur ressemblance génétique,
- le calcul des distances génétiques (ici la distance de Nei) permettant de placer sur une arborescence chaque échantillon analysé. La proximité de deux échantillons sur l'arbre phylogénétique est fonction de leur ressemblance génétique,
- divers paramètres peuvent être calculés mais ne sont pas directement utiles pour l'exposé qui suit : ces sont l'hétérozygotie (proportion de génotypes hétérozygotes) et polymorphisme (proportion de locus polymorphes).

LE CAS DE L'ORB

Le sud de la France constitue un laboratoire idéal pour l'étude de l'effet des déversements sur les populations sauvages : les truites de déversement étant toujours de type "atlantique", c'est dans un milieu naturellement peuplé de truites "méditerranéennes" que l'impact sera le plus aisé à analyser. C'est le cas des cours d'eau méditerranéens.

Cette particularité nous permet même de faire la somme des impacts depuis quasiment un siècle de pratique piscicole.

Résultats :

Les figures ci-jointes (cf : p 12) indiquent les points de prélèvements

dans la nature et en pisciculture. A chaque point sont indiqués :

- la date de capture,
- le nombre de truites analysées,
- en noir, le pourcentage de marqueurs LDH "méditerranéens", c'est à dire le pourcentage d'allèles Ldh-5 (105) représenté par la surface sombre du premier "camembert" ;
- en gris foncé, le pourcentage de marqueurs FDP "méditerranéens" c'est à dire le pourcentage d'allèles Fdp-1 (105) représenté par la surface sombre du second "camembert".

De l'ensemble des résultats, nous pouvons tirer les remarques suivantes :

1) Sur les 27 marqueurs enzymatiques étudiés, deux confirment leur valeur descriptive dans le cadre de l'étude du déversement de truites de pisciculture dans l'Orb et ses affluents.

2) LDH est un marqueur diagnostique entre truites "atlantiques" et truites "méditerranéennes" tandis que FDP, très souvent en accord avec l'autre marqueur, semble moins sûr.

3) Les échantillons prélevés dans les quatre piscicultures qui ont fourni et/ou fournissent actuellement les truites de repeuplement à la région, c'est à dire Fontcaude (Hérault) qui utilise des oeufs du Tyrol italien, Canourgue (Lozère), Mouline (Aveyron) et Brassac (Tarn), ont montré entre 1 et 3 % de marqueurs Ldh-5 (105) (marqueur de la forme "méditerranéenne") à l'exception de la Mouline (11 %). Le marqueur étant diagnostique, c'est la marque de l'utilisation plus ou moins épisodique de géniteurs locaux (les piscicultures sont implantées près de cours d'eau méditerranéens).

Par contre, ces piscicultures sont beaucoup plus riches en marqueurs Fdp-1 (150) qui est donc moins performant pour distinguer les deux formes.

4) Cependant, dans les stations naturelles, on remarque un parallélisme assez parfait entre ces deux marqueurs (à l'exception de la Mare en juillet 1991).

5) Sur la foi de ces deux marqueurs, les trois zones étudiées peuvent être classées en fonction des pourcentages d'introgression des marqueurs de pisciculture : la Tes (environ 7 %, l'Orb amont 10 % et enfin la Mare 17 %). Il s'agit de l'effet cumulé de tous les déversements en truites de pisciculture depuis que l'homme manipule cette espèce.

Interprétation :

Les déversements très importants des dernières décennies n'ont que très partiellement introgressé la forme locale sauvage de l'Orb. Il faut savoir que ces déversements représentent chaque année entre une fois et dix fois l'effectif de la population en place. Un calcul grossier montre que bien moins de 1 M des poissons déversés arrivent à maturité et participent à la reproduction naturelle. La présence d'hétérozygotes Ldh-5 (100/105) démontre l'interfécondité des deux types de truites.

Les différences d'introgression (entre 7 et 17 %) peuvent être interprétés en fonction du milieu et des pratiques piscicoles :

- les repeuplements sont suspendus sur la Tes depuis le début 1988,
- les deux autres régions ont des natures et des intensités de repeuplement très différentes et sont écologiquement divergentes : la partie de l'Orb échantillonnée et la Mare sont à des altitudes différentes et cette dernière a un débit d'étiage faible, ce qui crée une instabilité et une plus grande sensibilité aux pollutions.

LE CAS DU LAC D'ARRATILLE

Les analyses génétiques de plus de 50 truites ont montré que dans le lac d'Arratille, à côté de truites de pisciculture classiques porteuses de l'allèle dit "atlantique" "Ldh-5 (100)", on trouve des truites qui peuvent être considérées comme "sauvage" (à discuter) et porteuse de l'allèle "Ldh-5 (105)" dit "méditerranéen".

Le marqueur Fdp-1 semble quasiment aussi efficace que la Ldh-5, du moins dans ce lac. C'est un marqueur de "sécurité" qui nous permet de confirmer les pourcentages des deux races qui sont données plus bas.

La mission de pêche sur le lac d'Arratille en octobre 1991 a permis de tester la valeur de l'aspect de la robe des truites comme moyen d'en déduire leur origine. L'expérience (effectuée dans des conditions peu confortables) a consisté à estimer l'origine de chaque truite échantillonnée en fonction de sa robe. Les critères subjectifs retenus étaient en aspect "clair/argenté" pour les truites de repeuplement et un aspect "foncé/tacheté/points orange vif sur adipeuse et caudale inférieure" pour les truites sauvages.

Le marqueur Ldh-5 étant le plus fiable actuellement, il a servi de référence.

Résultats morpho-génétiques :

1) Les truites à robe sauvage étaient d'après ce marqueur à 30 % sauvages, 35 % hybrides et 35 % domestiques, soit globalement 47 % de gènes sauvages et 53 % de gènes domestiques,

2) les truites à robe sauvage matinée de domestique étaient d'après ce marqueur à 11 % sauvages, 56 % hybrides et à 33 % domestiques, soit globalement 39 % de

gènes sauvages et 61 % de gènes domestiques,

3) les truites à robe domestiques étaient d'après ce marqueur à 5 % sauvages, 27 % hybrides et 68 % domestiques, soit globalement 18 % de gènes sauvages et 82 % de gènes domestiques,

4) les truites à robe domestiques matinées de sauvage étaient d'après ce marqueur à 50 % sauvages, 17 % hybrides et 33 % domestiques, soit globalement 58 % de gènes sauvages et 42 % de gènes domestiques.

Ces résultats montrent une bonne reconnaissance des truites de pisciculture (domestiques) mais une grande imprécision dès qu'il y a hybridation ou pour les truites sauvages. Notons qu'il était au départ impossible de réussir à 100 % car un marqueur génétique ne représente qu'à un certain pourcentage près l'origine de la truite : il s'agit d'estimations statistiques.

Différentiel lac-émissaire :

Toujours d'après ces indices de robe, le lac semblait avoir plus de truites de pisciculture que l'émissaire. Qu'en est-il du marqueur Ldh-5 ?

1) Le lac contenait, d'après ce marqueur, 9 % de race sauvage, 31 % d'hybrides et 60 % de race domestique soit au total 29 % de gènes sauvages et 71 % de gènes domestiques,

2) l'émissaire contenait, d'après ce marqueur, 27 % de race sauvage, 31 % d'hybrides et 41 % de race domestique soit au total 43 % de gènes sauvages et 57 % de gènes domestiques.

Autrement dit, la truite de pisciculture domine partout, mais nettement plus dans le lac. Dans l'émissaire, on approche de l'équilibre 50/50 %.

Interprétation :

Les résultats présentés ici sont préliminaires. Toutefois il est intéressant de noter que, contrairement à toute attente, un lac appartenant au bassin de l'Adour (donc versant atlantique" renferme des truites de type "méditerranéen". Le terme de "méditerranéen" est une dénomination pratique mais pas exacte. En réalité, il vaudrait mieux (surtout dans le cas présent), employer les termes de "ancestral" pour la souche méditerranéenne (du sud) et de "moderne" pour la souche atlantique (du nord, dont sont issues les souches de pisciculture).

Dans le lac, la présence d'hétérozygotes Ldh-5 (100/105) démontre l'interfécondité des deux types (ou "races") de truites. Contrairement au cas de l'Orb, l'introggression des truites de pisci-

culture dépasse les 50 %. Il est possible que la poursuite de déversements de truites de pisciculture aboutisse à la disparition de l'autre type.

L'origine de ces truites de type méditerranéen est encore incertaine :

- il peut s'agir des truites sauvages vivant dans le bassin avant que l'homme ne les manipule et introduites au début du siècle. Cette hypothèse semble la plus probable car ces truites ont une coloration très différente de celle des truites de pisciculture, même quand ces dernières sont dans le milieu depuis plusieurs années,

- il peut s'agir d'introductions à partir de bassins méditerranéen, mais le plus proche est à quelques 200 km. Une cartographie génétique des truites de la région sera nécessaire pour s'assurer de l'origine de ces truites.

LE CAS DE L'ANDORRE

L'analyse préliminaire d'un très faible nombre de truites d'Andorre (7) a montré qu'elles étaient fondamentalement "atlantiques" (porteuses de l'allèle Ldh-5 (100) mais porteuse d'un autre allèle (inconnu dans les souches de pisciculture) : le Gpi-2 (nul). Cela suffit à rendre quelque peu "mystérieuse" l'origine de ces truites. Des échantillons plus importants sont nécessaires, en particulier du côté espagnol.

CONCLUSION GENERALE

L'étude sur l'Orb a montré que la génétique des populations peut apporter des réponses nuancées et en profondeur (effet cumulé de tous les déversements effectués), aux questions essentielles suivantes :

- existe-t-il une souche sauvage à préserver et est-elle vraiment différente des souches voisines ?

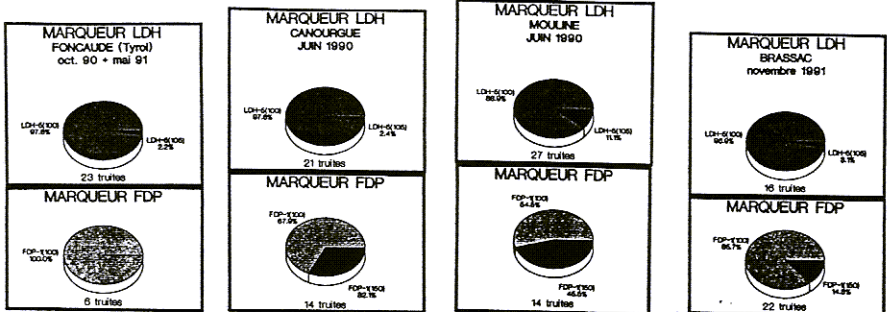
- quel est le passé historique et paléohistorique de ces souches sauvages ?

- les repeuplements en truites de pisciculture sont-ils efficaces et ont-ils modifié à la longue les caractéristiques des truites sauvages ?

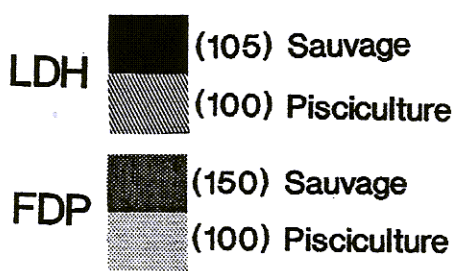
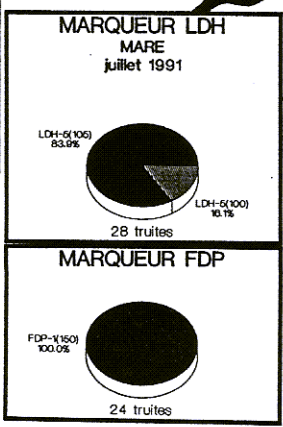
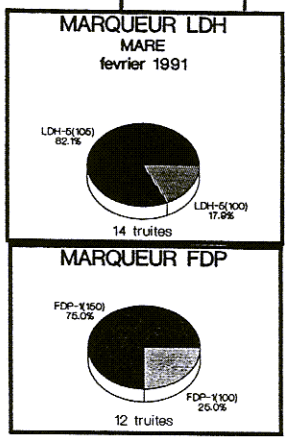
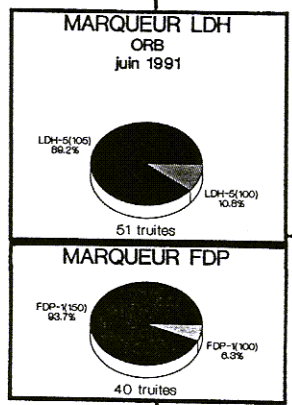
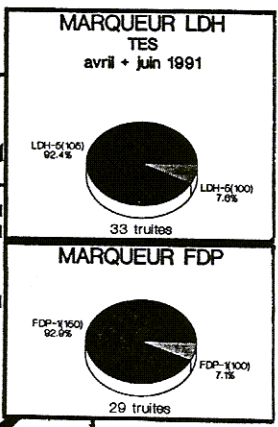
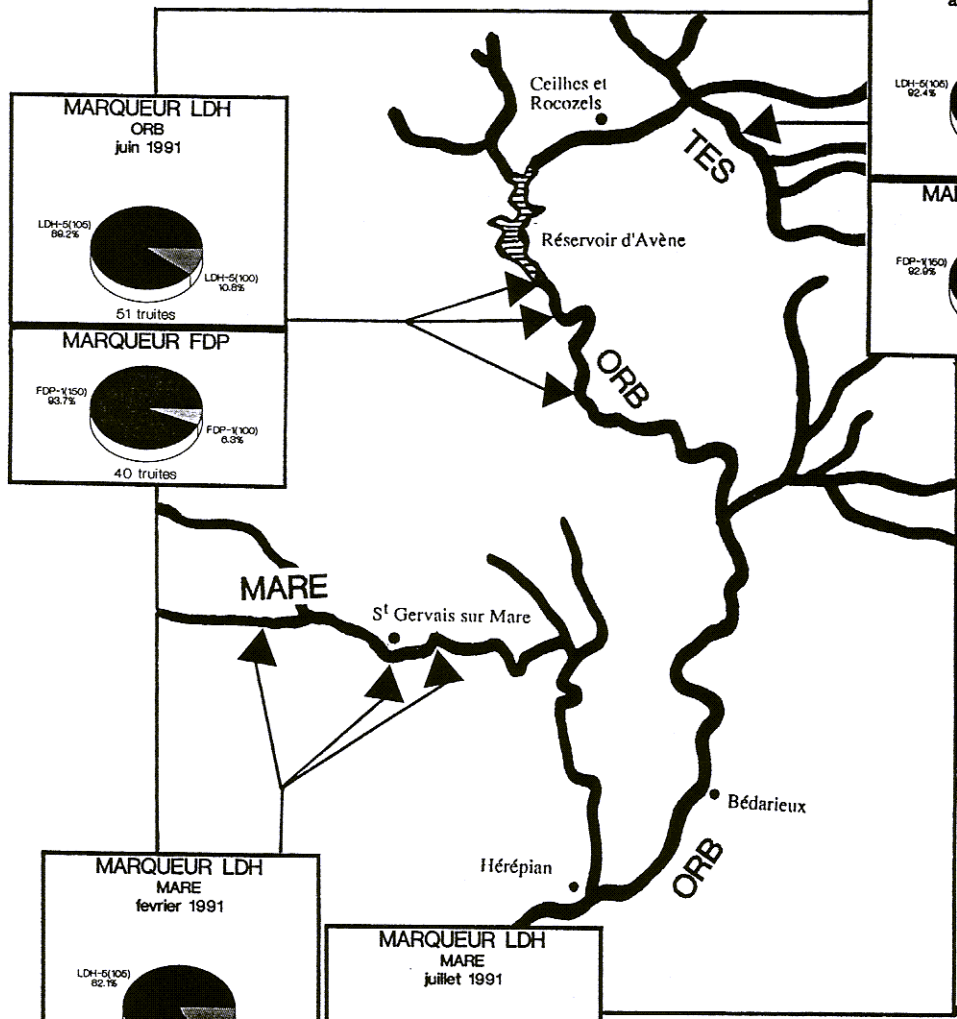
- quel est l'avenir des souches sauvages locales ?

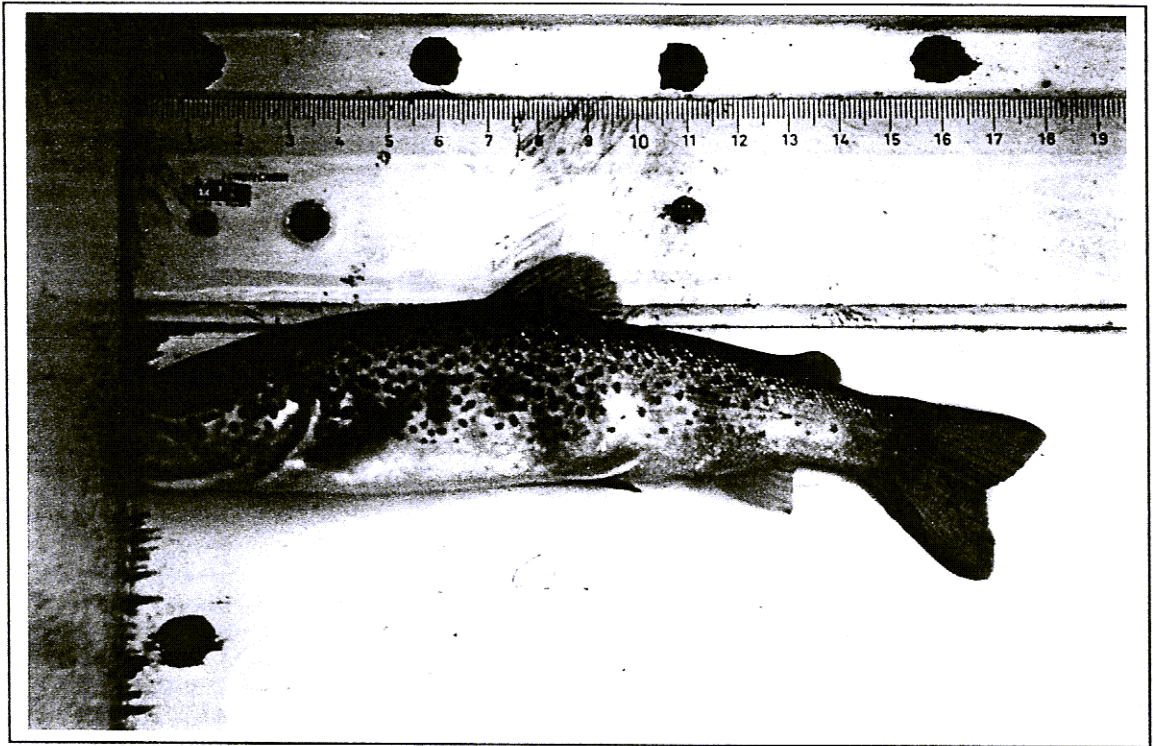
Quand, dans une région donnée, l'ensemble de ces réponses a été établi, le gestionnaire a toutes les cartes en main pour agir suivant l'objectif qu'il s'est fixé : entretenir artificiellement un peuplement en truites de pisciculture ou préserver la souche locale.

ANNEXES



PISCICULTURES DE REPEUPEMENT





Forme sauvage de la Tes (bassin de l'Orb, Hérault) présentant sa robe "léopard" caractéristique. (photo Beaudou)

Forma salvaje de la Tes (cuenca del Orb, departamento del Hérault) con su aspecto de "leopardo" característico. (foto Beaudou).



Les formes sauvages diffèrent beaucoup d'une région à l'autre. Ici, la forme sauvage du lac d'Arratille est caractérisée par les taches orange vif de la nageoire adipeuse. (photo Berrebi).

Las formas salvajes son muy diferentes de una zona a otra. Aquí la forma salvaje del lago de Arratille caracterizada por las punteaduras de color naranja intenso en la aleta adiposa (foto Berrebi).