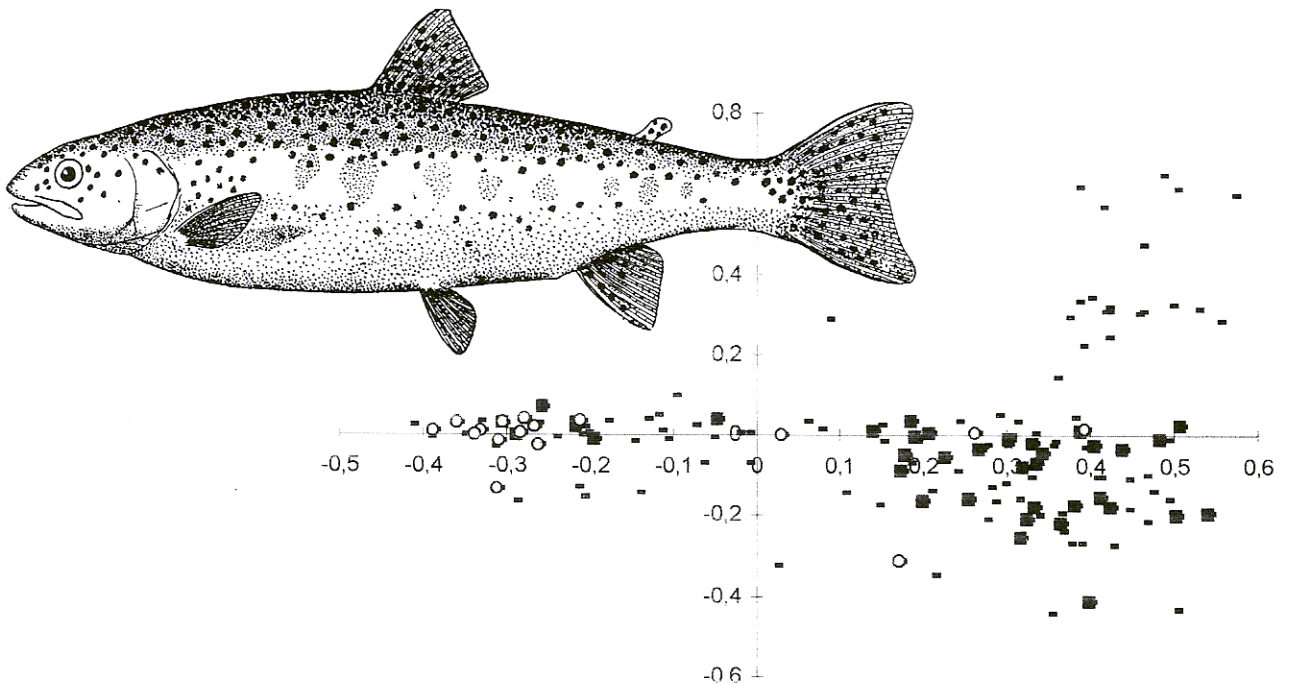


**La truite de l'UBAYE
biodiversité génétique
et impact des empoisonnements
(marqueurs allozymiques)**



Patrick BERREBI, décembre 1998

Laboratoire GENOME ET POPULATIONS
Université Montpellier 2, CC063,
place E. Bataillon
34095 MONTPELLIER cedex 05

AVERTISSEMENT

Le rapport que vous avez entre les mains est le compte rendu de recherches commandées au Laboratoire Génome et Populations par l'organisme demandeur de l'étude. Il ne s'agit donc pas d'une publication scientifique proprement dite. La propriété des données décrites ici est double : elles appartiennent à l'organisme demandeur de l'étude et aux scientifiques producteurs des données, à l'exception des photographies qui demeurent la propriété du (des) photographe. Cette double propriété entraîne des obligations : en aucun cas l'ensemble ou une partie de ce document ne peut être reproduit sans l'accord des différentes parties, et en particulier, toute reproduction des données de ce rapport par la presse doit faire l'objet d'un accord des parties.

**La truite de l'UBAYE
biodiversité génétique
et impact des empoissonnements
(marqueurs allozymiques)**

Montpellier, décembre 1998
rédaction : Patrick BERREBI
analyses : Ghislaine CATTANEO-BERREBI et Karima HERFOUFI

INTRODUCTION

La truite commune représente la principale richesse naturelle des rivières de première catégorie françaises. L'enjeu économique étant important, les gestionnaires de ces rivières ont fréquemment voulu compenser la pêche par des déversements de truites d'élevage.

Les pratiques d'empoisonnement (et accessoirement le déversement de truites sub-adultes "surdensitaires") sont discutées depuis quelques années, à de multiples instances en France. La "génétique des populations" a montré qu'elle pouvait apporter des éléments objectifs pour nourrir ces discussions, que ce soit au niveau international, national ou local. Ainsi, le CSP, les Fédérations Départementales et les AAPPMA investissent fréquemment dans des études scientifiques pour constituer les bases nécessaires à un débat objectif pouvant mener à une modification de ces pratiques de gestion.

Les analyses génétiques permettent, dans ce contexte, de faire un bilan instantané de la composition en truites dans un site donné.

La présente étude, commandées en 1997 par l'AAPPMA "La Truite de l'Ubaye" au Laboratoire Génome et Populations de Montpellier, se donne comme objectif de décrire par des marqueurs génétiques performants (les enzymes ou allozymes) la composition et donc la biodiversité des truites de l'Ubaye (Alpes de Haute Provence) suivant deux directions :

- essayer de reconstituer le peuplement naturel tel qu'il était avant l'intervention de l'homme afin de savoir si la rivière était habitée par un peuplement homogène ou non;

- estimer l'impact des empoisonnements qui, comme partout en France, a été généralement intensif depuis des décennies et a employé des souches de pisciculture (de type atlantique dans leur immense majorité). Une estimation des

déséquilibres actuels imputables à ces pratiques et de l'ancienneté de ces empoisonnements est prévue.

MATERIEL ET METHODES

Echantillonnage

Le présent rapport concerne un échantillonnage atteignant 177 truites. Le **tableau I** reprend la liste des prélèvements effectués lors des pêches des 3 et 4 juin 1997, avec l'aide de la Fédération, du CSP, de généticiens de Montpellier et de bénévoles de l'Association "La Truite de l'Ubaye".

La position des différentes stations choisies par l'Association est donnée à la **figure 1**.

n° lab.	n° terrain	campagne	n° station	nom station	effectif
T4325/4354	U1 à U30	Ubaye	1	Rioclar	30
T4355/4384	U31 à U60		2	Les Clarions	30
T4385/4414	U61 à U90		3	Bachelard	30
T4415/4444	U91 à U120		4	Gleizolles	30
T4445/4474	U121 à U150		5	Ubayette	30
T4475/4501	U151 à U177		6	Eaux Douces	27

Tableau I : liste des échantillons constitués. La première colonne représente la numérotation "laboratoire" des truites et la seconde colonne la numérotation de terrain.

Analyses biochimiques

Sur le terrain, les truites sont anesthésiées sitôt après capture, mesurées, photographiées et disséquées sur place : muscle, foie, œil et sang (séparé par centrifugation en sérum et hématies) sont prélevés sur chaque spécimen.

Au laboratoire, les tissus sont décongelés, broyés, centrifugés et le surnageant est prélevé, constituant l'extrait enzymatique.

L'électrophorèse consiste à faire migrer dans un champ électrique, les protéines enzymatiques insérées dans un gel d'amidon hydrolysé horizontal. La vitesse de migration des protéines enzymatiques est fonction de leur charge électrique. Une mutation au niveau de l'ADN qui les code (donc héréditaire) peut provoquer une modification de ces charges, ce qui devient visible sur le gel.

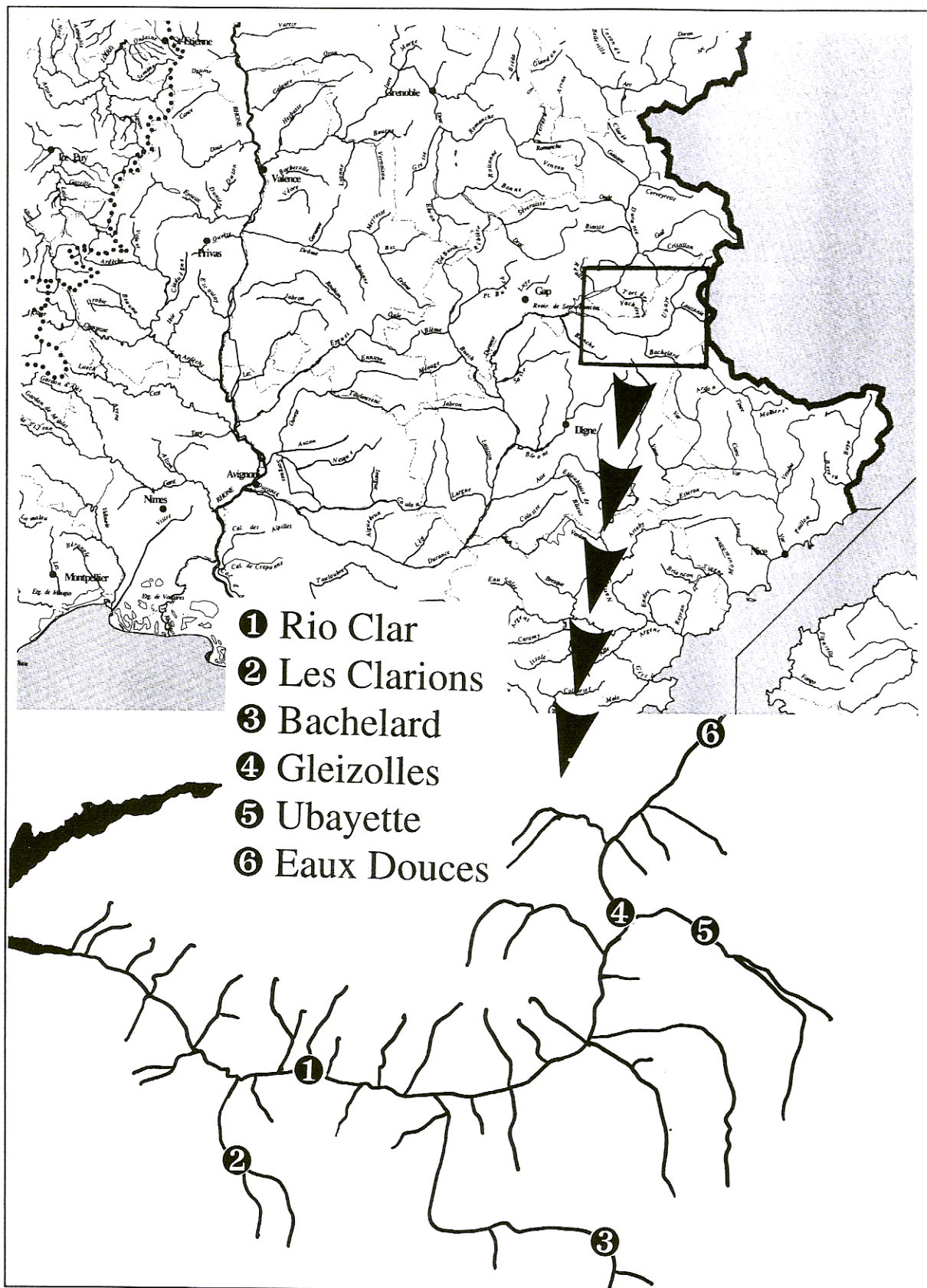


Figure 1 : Position des différentes stations de prélèvement des 177 truites .
 1 : Rio Clar ; 2 : Les Clarions ; 3 : Bachelard ; 4 : Les Gleizolles ; 5 : l'Ubayette ; 6 : Eaux Douces.

Après migration, les gels sont colorés par des solutions permettant de détecter l'activité enzymatique recherchée. Les taches colorées permettent de distinguer les différents types d'enzymes (les allèles), de reconnaître leur état homozygote (2 copies, une identique de chacun des parents) ou hétérozygote (1 copie différente par parent), et ainsi de les comptabiliser au niveau de l'individu et au niveau de la population.

Analyses statistiques

Ces lectures de gels sont converties en tableaux de génotypes (voir annexe) qui sont traités statistiquement par le logiciel GENETIX (Belkhir *et al.*, 1996) ou par le programme AFC.EXE de M. Roux. Globalement, cinq étapes successives permettent une description interprétable des données :

- le calcul des fréquences alléliques : ce calcul permet de mesurer l'importance relative, dans chaque échantillon, des différents allèles à chaque locus (voir tableau II);

- l'hétérozygotie de chaque échantillon (ici l'hétérozygotie théorique non biaisée) a été calculée. Ce paramètre Hnb donne une idée de la diversité génétique présente à chaque station (voir tableau III).

- l'analyse multidimensionnelle : par l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), il est possible de garder la totalité de l'information individuelle, alors que toute autre méthode, passant par le calcul de paramètres divers, comprime l'information en une moyenne par échantillon ou par locus. Ainsi, la série de projections proposées plus bas (figures 2 à 7) situe toutes les truites dans un hyper-espace en fonction de toutes leurs caractéristiques génétiques simultanément. Les corrélations multilocus sont ainsi mises en évidence.

RESULTATS ET INTERPRETATION

Analyse du tableau de fréquence (tableau II)

Le tableau de fréquence ci-joint reproduit l'ensemble des données obtenues, présentées sous forme synthétique. D'autre part, le détail des résultats bruts, poisson par poisson, est donné dans le grand tableau en annexe à la fin du rapport.

Comment lire le tableau de fréquences? Les sigles suivis d'une astérisque (AAT1*, AAT4*, ... FBPI* etc.) sont les noms des enzymes analysées. Les chiffres en italiques sur la ligne (*N*) donnent le nombre de poissons analysés (ici entre 3 et 53) pour chaque enzyme. Les chiffres en dessous (100 et 130; 100; 65, 100 et 115; etc.) sont les noms des différentes formes (ou allèles) que peuvent prendre les enzymes pour chaque poisson. Enfin, les chiffres portés

	Rio Clar	Les Clar.	Bâch	Glei- zolles	Uba- yette	Eaux Dou.	Méd.	Pisc.	Sau- mon
	1	2	3	4	5	6	M	P	S
AAT-1*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	0,98	0,98	1,00	0,95	1,00
130	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,05	0,00
AAT-2*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
AAT-4*									
(N)	30	30	28	30	30	27	30	30	48
65	0,02	0,20	0,04	0,00	0,12	0,20	0,00	0,30	0,00
100	0,98	0,80	0,96	1,00	0,88	0,80	1,00	0,70	0,60
115	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40
ADH*									
(N)	30	30	29	30	30	27	30	30	31
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
CK-1*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	50
65	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0	0	0
100	1,00	0,88	1,00	1,00	1,00	0,98	1,00	0,90	1,00
125	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,10	0,00
CK-2*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	50
100	1,00	0,97	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
125	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CK-3*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	53
87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,98	1,00	1,00
FBP-1*									
(N)	30	30	29	30	30	27	30	30	33
100	0,08	0,55	0,14	0,13	0,42	0,59	0,03	0,73	1,00
150	0,92	0,45	0,86	0,87	0,58	0,41	0,97	0,27	0,00
FBP-2*									
(N)	30	30	29	30	30	27	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
FH-1*									
(N)	30	30	29	30	29	27	30	30	53
100	1,00	0,63	0,98	0,97	0,88	0,67	1,00	0,42	1,00
110	0,00	0,05	0,02	0,00	0,09	0,22	0,00	0,00	0,00
130	0,00	0,32	0,00	0,00	0,03	0,11	0,00	0,00	0,00
135	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,58	0,00

Tableau II : première partie

	Rio Clar	Les Clar.	Bâch	Glei- zolles	Uba- yette	Eaux Dou.	Méd.	Pisc.	Sau- mon
	1	2	3	4	5	6	M	P	S
IDH-1*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
IDH-2*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
IDH-3*									
(N)	29	30	29	30	30	26	30	30	47
100	0,64	0,90	0,86	0,82	0,77	1,00	1,00	1,00	1,00
110	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
130	0,36	0,10	0,14	0,18	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00
IDH-4*									
(N)	30	30	29	30	30	26	30	30	47
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
LDH-1*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
LDH-3*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
LDH-4*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
LDH-5*									
(N)	30	30	30	30	30	27	30	30	51
90	0,17	0,70	0,18	0,15	0,57	0,87	0,00	0,97	0,00
100	0,83	0,30	0,82	0,85	0,43	0,13	1,00	0,03	1,00
MDH-1*									
(N)	30	30	29	30	30	27	30	30	51
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
MDH-3*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
75	0,05	0,13	0,02	0,03	0,10	0,21	0,00	0,40	0,12
100	0,95	0,87	0,98	0,97	0,90	0,79	1,00	0,60	0,88

Tableau II : seconde partie

	Rio Clar	Les Clar.	Bâch	Glei- zolle	Uba- yette	Eaux Dou.	Méd.	Pisc.	Sau- mon
	1	2	3	4	5	6	M	P	S
MDH-4*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
MPI*									
(N)	29	30	29	30	30	26	30	30	32
100	0,78	0,52	0,64	0,73	0,63	0,67	0,95	0,57	0,73
105	0,22	0,48	0,36	0,27	0,37	0,33	0,05	0,43	0,27
G3PDH-2*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
50	0,00	0,05	0,00	0,05	0,25	0,19	0,00	0,22	0,00
100	1,00	0,95	1,00	0,95	0,75	0,81	1,00	0,78	1,00
6-PGD*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
PGI-1*									
(N)	30	30	29	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
PGI-2*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	8
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,98	0,98	0,98	1,00
200	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,02	0,00
PGI-3*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	0,95	1,00	1,00	0,98	1,00	1,00	0,98	1,00
106	0,00	0,05	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00
PGM*									
(N)	30	30	30	30	30	26	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
SOD-1*									
(N)	30	30	29	30	30	27	30	30	53
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
TF*									
(N)	29	30	30	30	30	27	8	3	5
98	0,00	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
100	0,26	0,67	0,18	0,12	0,70	0,96	0,00	1,00	1,00
102	0,74	0,32	0,82	0,88	0,28	0,04	1,00	0,00	0,00

Tableau II : troisième partie : fréquences alléliques observées aux 6 stations ainsi que pour les témoins Méditerranée (Méd.), Pisciculture (Pis.) et Saumon (Sau.).

dans le tableau (0.00, 1.00, 0.98 etc.) donnent les fréquences des allèles (marqueurs) à chaque station d'échantillonnage (par exemple, 50% est indiqué 0.50 et 3% est indiqué 0.03).

Les locus pour lesquels seul l'allèle 100 est indiqué sont monomorphes. Dans ce tableau sont donnés en outre des résultats hors étude qui servent de référence extérieure (types méditerranéen et domestique, et le saumon atlantique)

15 systèmes enzymatiques ont été analysés, fournissant 31 locus présomptifs. Parmi ceux ci, 15 se sont montrés polymorphes sur l'ensemble de l'échantillonnage pris en compte.

Impact des empoissonnements : les fréquences des marqueurs

Le **tableau III** (page 17), indique, entre autres paramètres, les pourcentages de gènes atlantiques (c'est à dire le pourcentage d'introgression des gènes de pisciculture) dans les différents échantillons. La moyenne est calculée à partir des seuls locus *LDH5** et *TF** considérés comme des marqueurs fiables de l'origine atlantique ou méditerranéenne. Le marqueur *FBP1**, moins fiable, est donné à titre informatif, mais indique des pourcentages comparables.

Nous pouvons classer les stations selon leur taux d'introgression (voir colonne "introgression moyenne"). Nous remarquons que :

- les stations situées dans le cours principal de l'Ubaye, de bas en haut, présentent une introgression de 21,5% (Rio Clar), 13,5% (Gleizolles) et 91,5% (Eaux douces)

- les 3 affluents échantillonnés présentent une introgression de 68,5% (Clarions), 18% (Bachelard) et 63,5% (Ubayette).

Ceci montre qu'il n'y a pas de logique géographique et que le taux de gènes de pisciculture dépend essentiellement de la qualité et de l'intensité des empoissonnements, ainsi que des caractéristiques du milieu (microhabitats).

Ce classement est global et ne tient pas de l'organisation génétique des populations. Pour aller plus loin dans la description, il est nécessaire d'une part de faire intervenir les autres marqueurs non diagnostiques, et d'autre part d'utiliser des méthodes plus sophistiquées.

Impact des empoissonnements : les analyses multidimensionnelles

Les analyses multidimensionnelles (ici l'AFC) sont une excellente technique pour visualiser les informations génétiques sans se limiter aux seuls marqueurs diagnostiques : nous pouvons décrire les résultats génétiques aux 15 locus polymorphes et non simplement aux deux (ou trois) locus diagnostiques.

Sur les figures qui suivent, l'axe le plus informatif, l'axe 1, est horizontal. Il sépare les truites méditerranéennes à gauche incluant le témoin Fontaine de Vaucluse (carrés verts) des truites atlantiques à droite dont le témoin de pisciculture (carrés rouges). La seconde structure forte que décrit l'analyse est la distinction parmi les origines atlantiques : la pisciculture de Fontanelle

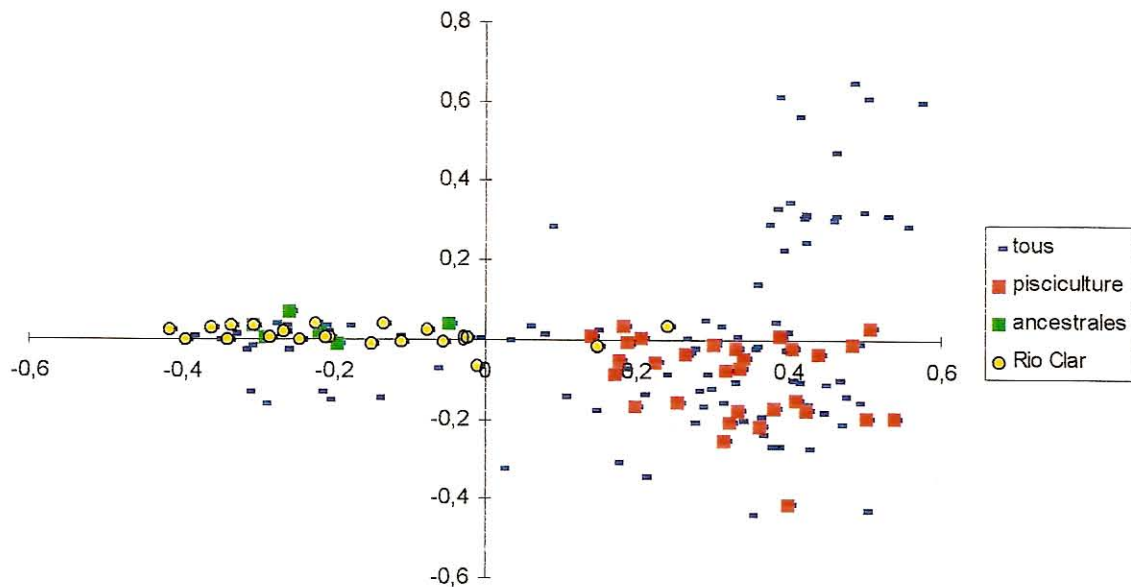


Figure 2 : projection des truites du Rio Clar par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Cet échantillon paraît totalement méditerranéen.

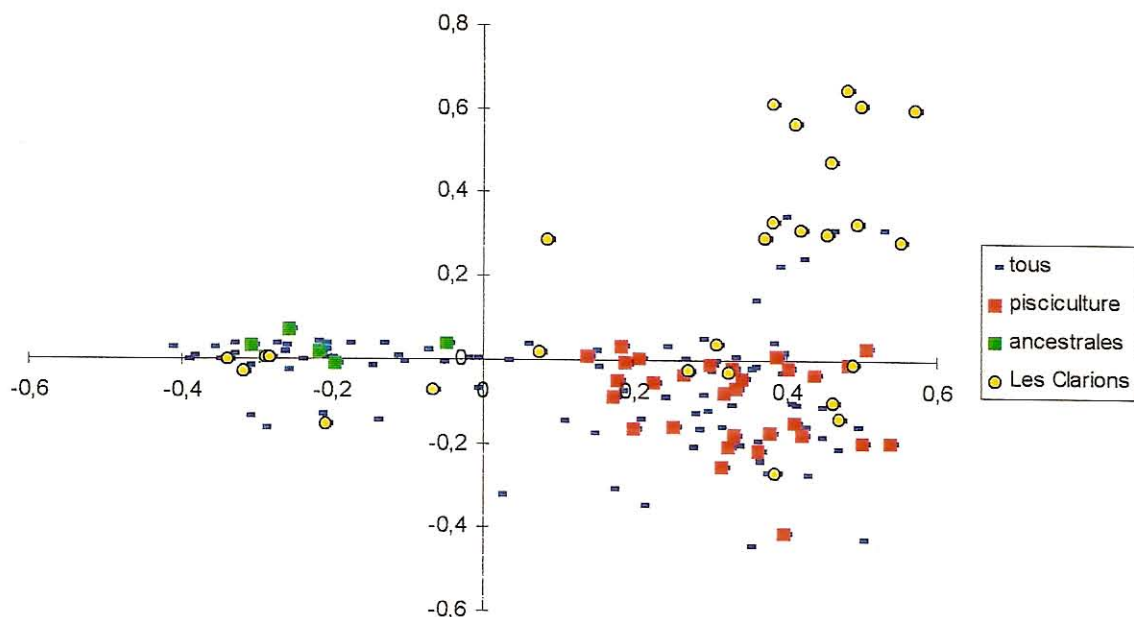


Figure 3 : projection des truites des Clarions par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Cet échantillon est particulièrement composite, avec des éléments purement méditerranéens, des éléments de type Canourgue, mais également un fort contingent de truites atlantiques différentes (haut droit) montrant que cette rivière a été repeuplée sans doute récemment (peu d'hybrides, car il n'y a quasiment pas de points entre les méditerranéennes et une des souches de pisciculture).

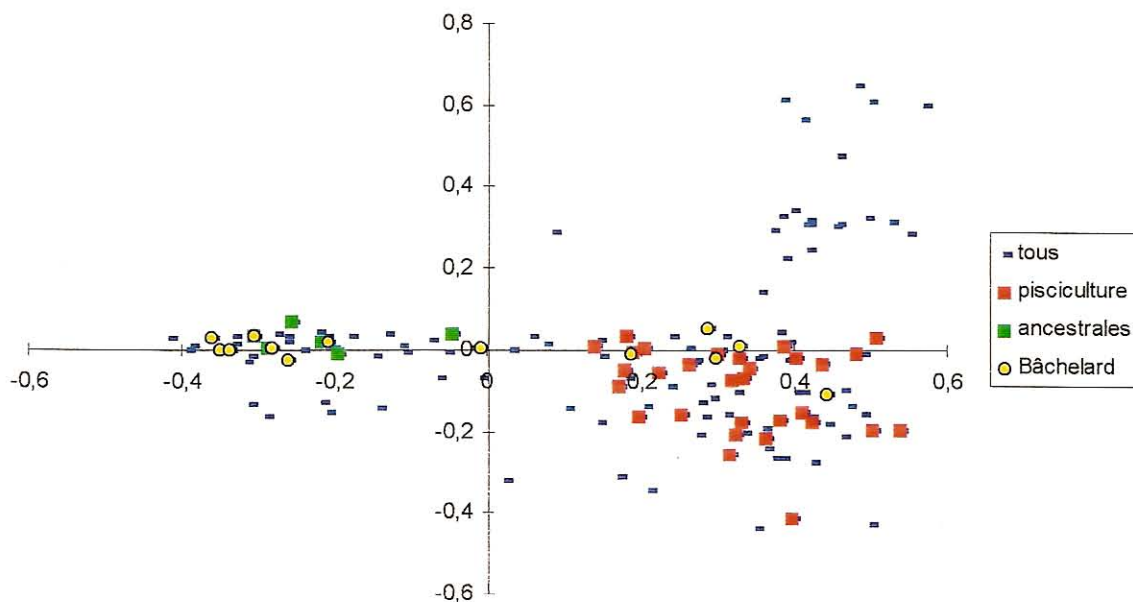


Figure 4 : projection des truites du Bachelard par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Cet échantillon semble composé de deux types, avec un seul hybride apparent (voir texte) : une part de méditerranéennes sauvages, et une part d'atlantiques de type Canourgue.

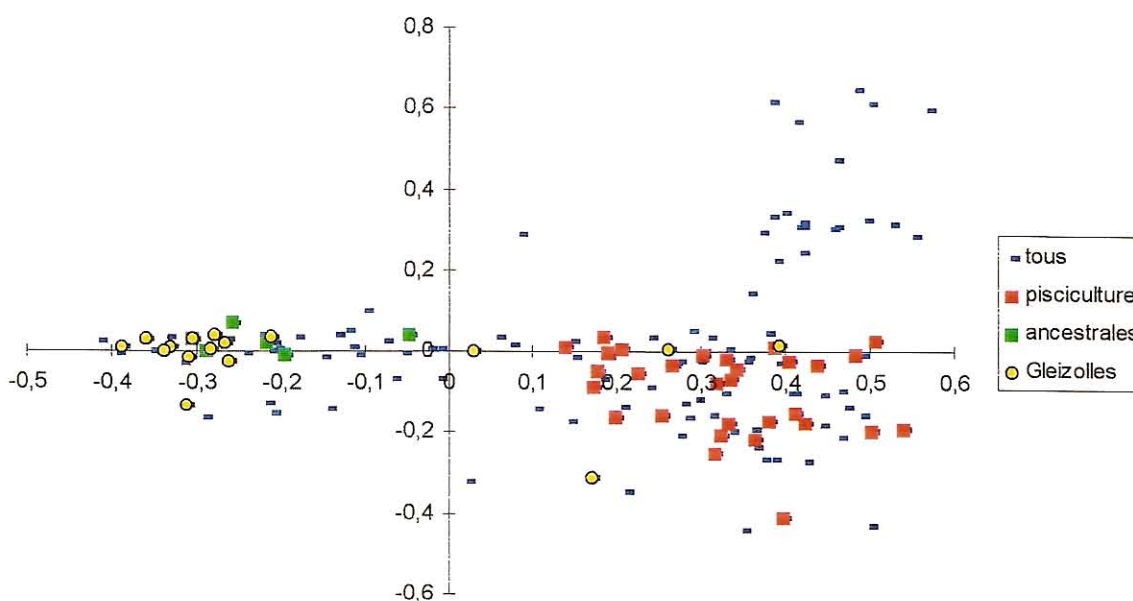


Figure 5 : projection des truites des Gleizolles par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Echantillon dominé par les truites locales avec quelques formes de pisciculture type Canourgue.

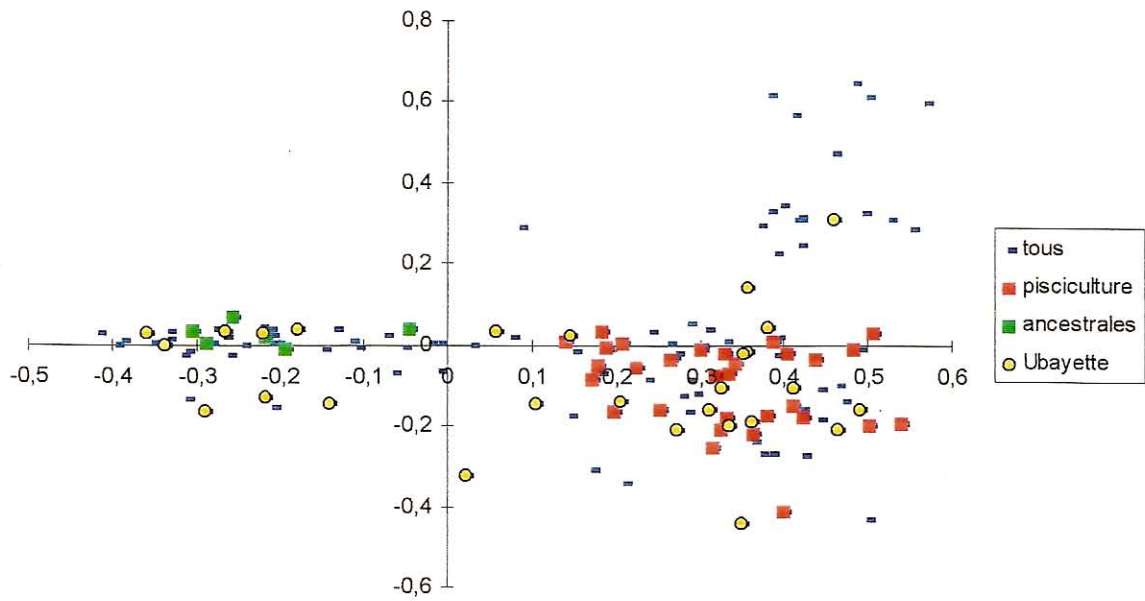


Figure 6 : projection de l'Ubayette par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Ici, le mélange méditerranéennes / atlantiques semble plus harmonieux avec plusieurs truites hybrides.

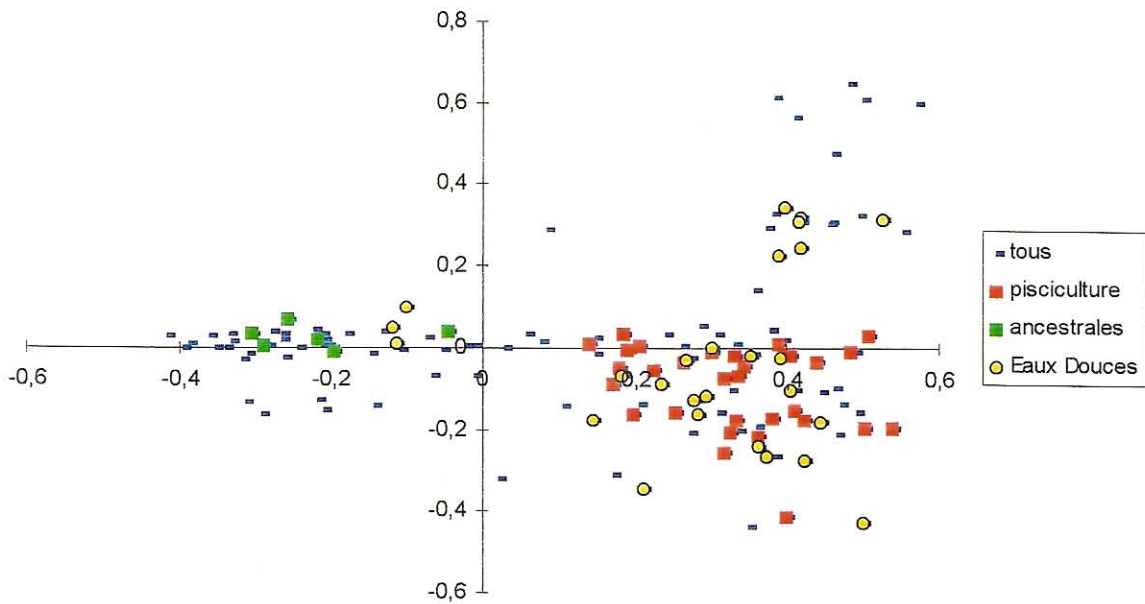


Figure 7 : projection des truites des Eaux Douces par rapport aux truites témoins ancestrales méditerranéennes et atlantiques de pisciculture. Ce peuplement est quasiment entièrement artificiel, avec les deux souches de piscicultures représentées.

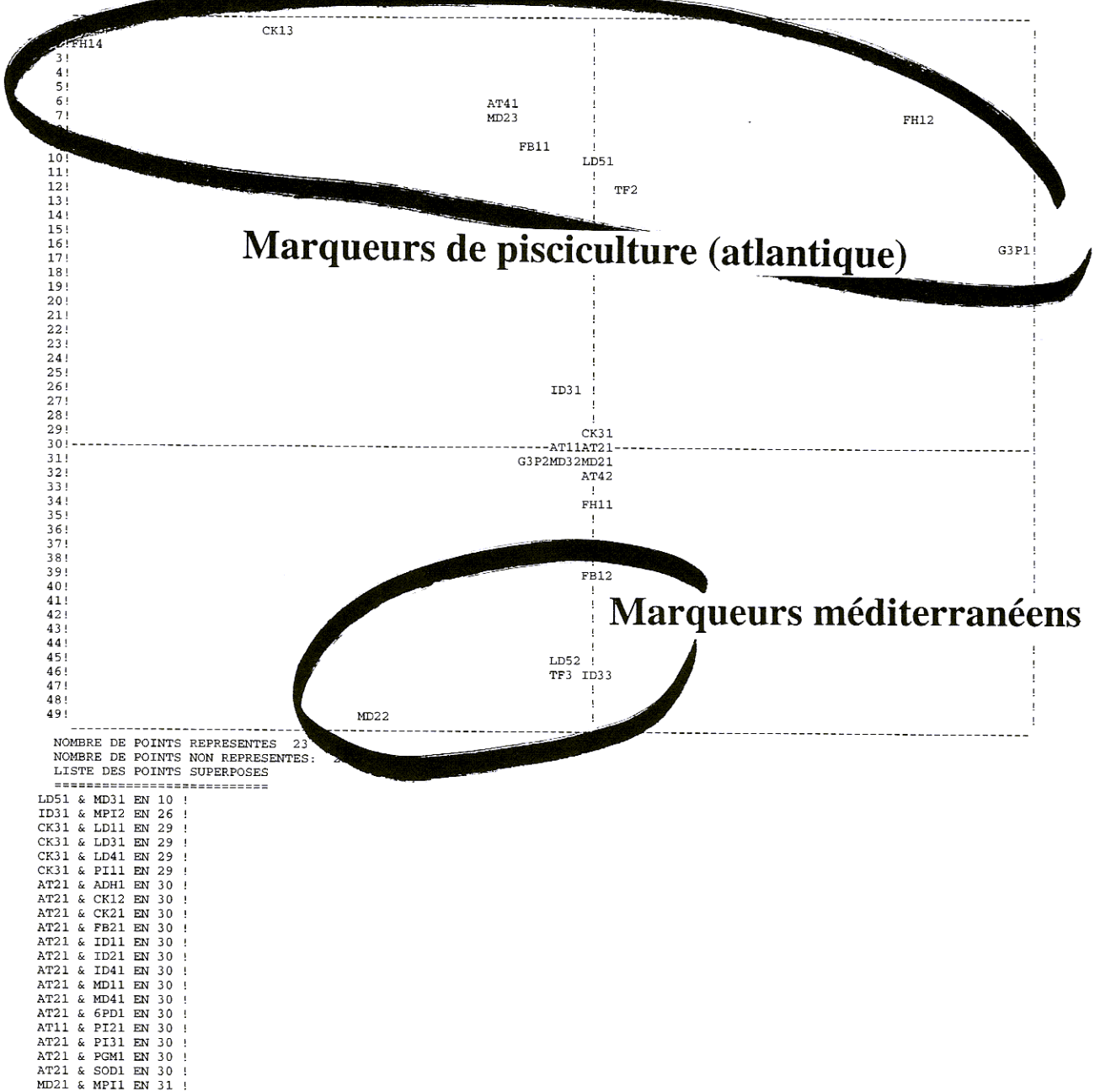


Figure 8 : projection des variables (allèles) responsables de la position des truites des figures 2 à 7, déterminant les "allèles diagnostiques". Cependant, ici, l'axe 1 est vertical et de ce fait, les allèles méditerranéens sont situés en bas, les allèles atlantiques en haut, le type Canourgue en haut à gauche. Le nom des allèles a été simplifié en un sigle de 4 lettres. On reconnaîtra le nom abrégé des locus (exemple : "FB1" au lieu de *FBP-1*); le dernier chiffre du sigle correspond à l'ordre des allèles dans le tableau II.

(Vaucluse) représentative de celle de la Canourgue (Lozère) se place au centre droit et bas droit, mais nous observons des truites atlantiques capturées dans l'Ubaye en haut à droite, ce qui permet déjà de supposer un apport d'une souche de pisciculture différente de celle de La Canourgue.

Les différentes figures présentées sont toutes tirées de la même analyse (une AFC) et de la même projection (axe 1 x axe 2). Dans toutes les figures, les références sont (i) la pisciculture de Fontanelle représentée par des carrés rouges et (ii) la population purement sauvage méditerranéenne de Fontaine de Vaucluse représentée par des carrés verts.

Entre ces deux extrêmes de référence, nos échantillons se positionnent en fonction de la composition génétique de chaque truite (un point = une truite).

Selon cette méthode, nous retrouvons les introgressions obtenues grâce aux marqueurs diagnostiques, mais en plus détaillé :

- le Rio Clar présente un peuplement quasiment méditerranéen (figure 2). Deux truites font exception dont une seule semble purement atlantique (dernière colonne du tableau III).

- à l'opposé, les Eaux Douces ne présentent que des truites atlantiques, à l'exception de trois truites, dont deux sont purement méditerranéennes.

- entre ces extrêmes, les autres stations présentent des truites des deux origines, avec très peu de formes hybrides (en position intermédiaires sur le graphique), à l'exception peut être de l'Ubayette.

- en ce qui concerne les truites atlantiques, l'échantillon de référence de Fontanelle, "clone" de la Canourgue, occupe plutôt la partie droite bas du graphique. La partie haut droit représente probablement une (ou des) origine piscicole différente : on retrouve cette origine distincte surtout dans les Clarions, et de façon plus limitée dans l'Ubayette et les eaux Douces. Par contre, la souche Canourgue semble la seule qui se soit maintenue dans le Bachelard et les Gleizolles.

Déséquilibres populationnels

Les fréquences ne peuvent pas à elles seules, rendre compte de l'état génétique d'un peuplement. Par exemple, si un échantillon est composé à 50% d'allèles méditerranéens et atlantiques, il peut s'agir de 50% de truites méditerranéennes + 50% de truites atlantiques, ou bien de 100% d'hybrides.

Déjà, l'analyse multidimensionnelle rendait compte de ces détails de façon visuelle. Il est possible de quantifier ces arrangements et surtout de tester leur significativité.

Un des paramètres qui rendent compte de l'état d'équilibre génétique d'une population est le Fis (**tableau III**). Il indique, quand il est proche de zéro, que la population échantillonnée est en panmixie, c'est à dire que toutes les truites qui la composent se reproduisent au hasard entre elles. Dans le cas

contraire, nous avons affaire soit à des mélanges artificiels (empoisonnement récent) ou naturels (migrations), soit à des incompatibilités (les truites déversées se reproduiraient plutôt entre elles...).

	LDH5* 90	TF* 100	FBP1* 100	écart	Hnb	introgres. moyenne	Fis	significat. du Fis	Nbr. truites atlantiques
Rioclar	17	26	8	9	0,06	21,5	0,30	***	1/30
Les Clarions	70	67	55	3	0,12	68,5	0,25	***	19/30
Bachelard	18	18	14	0	0,06	18	0,33	***	4/30
Gleizolles	15	12	13	3	0,06	13,5	0,26	***	3/30
Ubayette	57	70	42	13	0,12	63,5	0,25	***	14/30
Eaux Douces	87	96	59	9	0,09	91,5	0,04	ns	23/27

Tableau III : calcul des paramètres aux 14 échantillons considérés :

- les trois premières colonnes donnent les taux d'introgression (% de gènes atlantiques) décelés par marqueur diagnostique; le marqueur *FBP-1** est donné à titre indicatif car non parfaitement diagnostique;

- l'écart représente la différence des valeurs entre les marqueurs *LDH5** et *TF**;

- Hnb est l'hétérozygotie moyenne calculée sur l'ensemble des locus à l'exception de *CK1**.

- le taux d'introgression moyen est également estimé à partir de ces deux locus diagnostiques;

- les Fis sont calculés à partir de l'ensemble des locus (en fait 30 locus sur les 31 car *CK1** présente des ambiguïtés de lecture) et leur significativité obtenue par 500 permutations (logiciel Genetix).

ns : non significatif (c'est à dire que le déséquilibre n'est pas démontré),

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$,

- enfin, les truites supposé d'origine atlantique (dernière colonne) sont celle présentant les allèles atlantiques à l'état homozygote aux deux locus *LDH5**, *TF**.

Le tableau III indique que l'ensemble des zones analysées étaient en fort déséquilibre de panmixie, à l'exception des Eaux Douce où la grande majorité des truites est d'origine artificielle. Si aucun déséquilibre n'est observé dans cette station, c'est que le peuplement atlantique y est homogène. Dans les autres stations, les deux origines sont mélangées à des taux divers (de 13 à 68% de gènes atlantiques). Nous avons vu surtout aux figures 3, 4 et 7, que ces truites formaient deux ensembles avec peu de positions intermédiaires, preuve qu'elles ne se croisaient pas beaucoup. Ce phénomène se retrouve avec les Fis significativement différents de zéro (tableau III).

Le tableau IV détaille avec précision les marqueurs responsables de ce déséquilibre. Nous voyons que les déséquilibres sont essentiellement dus aux marqueurs diagnostiques (*LDH-5** et *TF**) ou semi-diagnostiques (*FBP-1**), ce qui désigne nettement les empoisonnements comme responsables des anomalies observées. Le fait que les valeurs élevées du paramètre Fis soient toujours positives montre qu'il y a généralement un déficit en hybrides : les truites déversées ne se mélangent pas (ou peu) avec les autochtones.

	Rio C.	Claria.	Bach.	Gleiz.	Ubayet.	Eaux D.
<i>AAT-1*</i>	-----	-----	-----	-----	-0.000	0.000
<i>AAT-4*</i>	-0.000	-0.025	-0.019	-----	-0.115	-0.238
<i>FBP-1*</i>	0.360	0.408	0.719	0.720	0.532	0.553
<i>FH-1*</i>	-----	0.343	-0.000	-0.018	-0.077	-0.257
<i>IDH-3*</i>	0.344	-0.094	-0.143	-0.208	-0.061	-----
<i>LDH-5*</i>	0.057	0.846	0.675	0.618	0.868	-0.000
<i>MDH-2*</i>	-0.018	-0.137	-0.000	-0.118	-0.184	-0.182
<i>MDH-3*</i>	-0.036	-0.137	-0.000	-0.018	-0.094	-0.250
<i>MPI</i>	0.125	-0.118	-0.102	-0.006	0.155	0.232
<i>G3PDH-2*</i>	-----	-0.036	-----	0.659	0.039	0.029
<i>PGI-2*</i>	-----	-----	-----	-----	-----	0.000
<i>PGI-3*</i>	-----	-0.036	-----	-----	-0.000	-----
<i>TF*</i>	0.738	0.858	0.892	0.843	0.546	1.000

Tableau IV : Ce tableau donne les valeurs de déséquilibre (Fis) marqueur par marqueur. Les tirets indiquent une absence de polymorphisme (ce qui ne permet pas de faire le test). Les valeurs en gris indiquent les déséquilibres importants (ils n'ont cependant pas été testés statistiquement).

Pour expliquer ces anomalies, la principale hypothèse est que :

HYPOTHESE 1 : les truites atlantiques capturées dans nos échantillons seraient en fait celles qui ont été déversées, et non de hybrides. Le tableau III donne dans sa dernière colonne, le nombre de truites qui pourraient être dans ce cas : ce nombre est généralement très élevé. L'autre hypothèse, plus difficile à accepter serait que

HYPOTHESE 2 : deux fraies coexisteraient dans ces rivières, séparées par le temps ou par l'espace : une reproduction entre méditerranéennes et une autre reproduction entre atlantiques.

La conséquence de ces hypothèses est très importante :

1 - si les peuplements échantillonnés sont composés en majorité de truite sauvages et de truites qui viennent d'être déversées, cela signifie que les truites déversées dans le passé n'ont pas survécu et ne se sont que rarement croisées avec les truites sauvages. Les empoisonnements ont alors été inutiles

2 - si nous acceptons la possibilité d'une reproduction entre méditerranéennes et d'une autre reproduction entre atlantiques, cela signifierait que les truites de pisciculture survivraient, même si elles restent entre elles.

Pour sortir de cette incertitude, d'autres tests sont nécessaires :

Ancienneté des empoissonnements

Les écarts d'introgression entre les deux marqueurs principaux (*LDH5** et *TF**) sont utilisés ici comme marqueurs de l'**ancienneté des empoissonnements** pratiqués. Le principe est le suivant :

Si dans un laps de temps assez court, 10% de géniteurs de pisciculture réussissent à participer à la reproduction naturelle d'une population méditerranéenne, 10% de gènes atlantiques seront introduits dans la rivière et des analyses génétiques montreraient 90% d'allèles 100 (méditerranéens) au locus *LDH5** et 90% d'allèles 102 (méditerranéens) au locus *TF**.

Puis, avec le temps (probablement des dizaines d'années), la dérive, la sélection naturelle, les réductions sporadiques d'effectif... vont modifier ces pourcentages. Si les gènes méditerranéens sont mieux adaptés, leur pourcentage va augmenter lentement par mortalité différentielle des truites croisées (les truites porteuses de plus de gènes de pisciculture vivront moins longtemps que les truites croisées portant moins de gènes de pisciculture). Mais les deux marqueurs vont se modifier de façon différente, leurs pourcentages vont diverger. Donc, plus l'écart sera grand, plus la population aura eu le temps de se modifier et plus les empoissonnements auront commencé tôt.

Les résultats obtenus en pourcentages d'écarts ne peuvent s'appliquer qu'aux échantillons présentant suffisamment d'introgression, mais pas trop : si un peuplement est quasiment remplacé par la forme domestique (cas des Eaux Douces), il n'est plus possible de rechercher l'ancienneté du remplacement.

Dans notre étude, la majorité des écarts sont faibles (voir tableau III) : de 0 à 3%. L'apport des truites de pisciculture est donc récent, l'hypothèse 1 est la plus probable : il s'agit bien de truites directement déversées de pisciculture.

Seuls les échantillons Rio Clar et Ubayette présentent une ancienneté plus grande de pénétration des gènes atlantiques (respectivement 9 et 13% d'écart). Ce résultat est en concordance avec la figure 6 où le nombre d'hybride (points à position intermédiaire dans l'AFC) est apparemment important. Cependant, même ces valeurs sont relativement faibles : à titre de comparaison, l'écart entre les deux marqueurs atteint 30% dans une rivière de la Drôme (échantillonnage de 1997) et même 65% dans l'Aude (échantillonnage de 1996).

DISCUSSION

L'analyse génétique de quelques stations du sous bassin de l'Ubaye a apporté d'importantes informations sur l'état du cheptel. Plusieurs points méritent d'être repris :

Le peuplement ancestral

Il est assez modifié puisque 3 stations analysées sur 6 présentent plus de 50% d'introggression (proportion moyenne de gènes atlantiques : 47%).

Aucune logique géographique n'a été trouvée, ce qui signifie que le maintien ou la réduction de la souche sauvage dépend essentiellement de l'intensité de l'empoissonnement (on ne peut pas dire par exemple que la truite méditerranéenne résisterait mieux au centre ou dans les petits affluents).

Les AFC nous avons aussi montré qu'il n'y a aucune variation dans la composition génétique des truites méditerranéennes analysées ici. Elles se superposent d'ailleurs parfaitement avec les truites sauvages du Vaucluse, confirmant que dans une grande partie des Alpes au moins, le peuplement en truites naturelles est homogène (lien physique du Rhône).

L'impact des empoissonnements

Les truites domestiques ont quasiment évincé les formes sauvages dans la partie haute de l'Ubaye, du moins à la station Eaux Douces. Elles constituent une part importante, voire majoritaire dans plusieurs stations.

L'analyse plus précise des paramètres populationnels (Fis, écarts de fréquences entre locus diagnostiques) a cependant montré que cette présence était essentiellement due aux truites directement originaires de pisciculture (avec au moins deux souches distinctes, voire plus). Le nombre de truites hybrides est en effet anormalement bas (ce qui donne des Fis positifs forts) et l'arrivée des gènes qu'elle portent a été jugée récente, voire très récente.

Parmi les stations très fortement introgressées (Eaux Douces, Les Clarions, Ubayette), la présence d'un déséquilibre de panmixie (voir Fis, tableau III) pour les deux dernières démontre que des empoissonnements récents en sont responsables. Des introgressions anciennes auraient provoqué un mélange "en douceur" par croisements sans déséquilibre. Eaux Douces est peuplée de truites en équilibre, mais la quasi-absence de formes méditerranéennes suffirait à expliquer cet équilibre.

Les "catastrophes" naturelles des dernières années (crue et glissement de terrain dans l'Ubaye en 1989; rupture du glacier de Chauvet en 1991; orages et crues de la Blanche...) ont certainement provoqué des "stérilisations" de portions de cours d'eau. Un tel cas a été étudié en Corse dans l'Abatesco (voir

article Beaudou et collaborateurs, BFPP 1995, vol. 337, p. 259). Après une crue dévastatrice, des empoissonnements ont été effectués et l'implantation réussie pendant deux années. La troisième année, les truites corses sauvages ont évincé la totalité des truites de pisciculture. Comme pour l'Abatesco, il est probable qu'après une crue catastrophique, les jeunes stades sauvages, à l'abri dans les très petits affluents, arrivent dans les rivières plus importantes comme leur cycle naturel le leur dicte. La confrontation sauvage/domestique aboutit généralement à la dominance des premières.

Dans ces conditions, la forte présence de truites d'origine atlantique dans ces quelques rivières ne peut s'expliquer que par deux hypothèses : ou les repeuplements y sont spécialement intenses (ce qui ne semble pas être le cas), ou bien une caractéristique inconnue favorise la truite de pisciculture. Ceci a été observé dans les lacs d'altitude des Pyrénées. Une étude écologique pourrait seule proposer une hypothèse plus précise.

La "santé" des peuplements

Un premier critère de "santé" des peuplements est la démographie. Ce critère essentiel n'est pas l'objet de la présente étude. De telles études sont cependant nécessaires car quel intérêt aurait un excellent équilibre panmictique (critère génétique d'équilibre) pour une population en danger démographique (peu de naissances ou surpêche)?

Dans le strict cadre génétique (qui ne constitue donc pas une estimation complète de la santé des populations), nous avons observé des déséquilibres généralement forts, qui ont été attribués aux empoissonnements. Cependant, le fait qu'une population peu introgressée comme celle du Rio Clar présente également un déséquilibre fort montre bien que ce critère reconnaît également des hétérogénéités chez les populations sauvages, qui pourraient être dues à des migrations ou des contre-sélections dues à des stress (pollution, perturbation du milieu physique).

Utilité des empoissonnements

Les quelques analyses effectuées ont montré que dans la moitié des cas, l'introggression est forte (supérieure à 50%) correspondant à des empoissonnements probablement récents. Mais les empoissonnements ont été intenses depuis des décennies dans cette région alors que les hybrides sont rares (sauf Ubayette). Ceci nous conduit à penser que ces truites d'empoissonnement, qu'elles aient été introduites sous forme d'alevins ou de sub-adultes survivent mais se reproduisent peu.

Ce point est souvent controversé par les gestionnaires de nos rivières, arguant que les truites d'origine piscicoles seraient capturées en premier à l'ouverture et que ce bénéfice halieutique ne serait plus perceptible quand les généticiens capturent leurs échantillons.

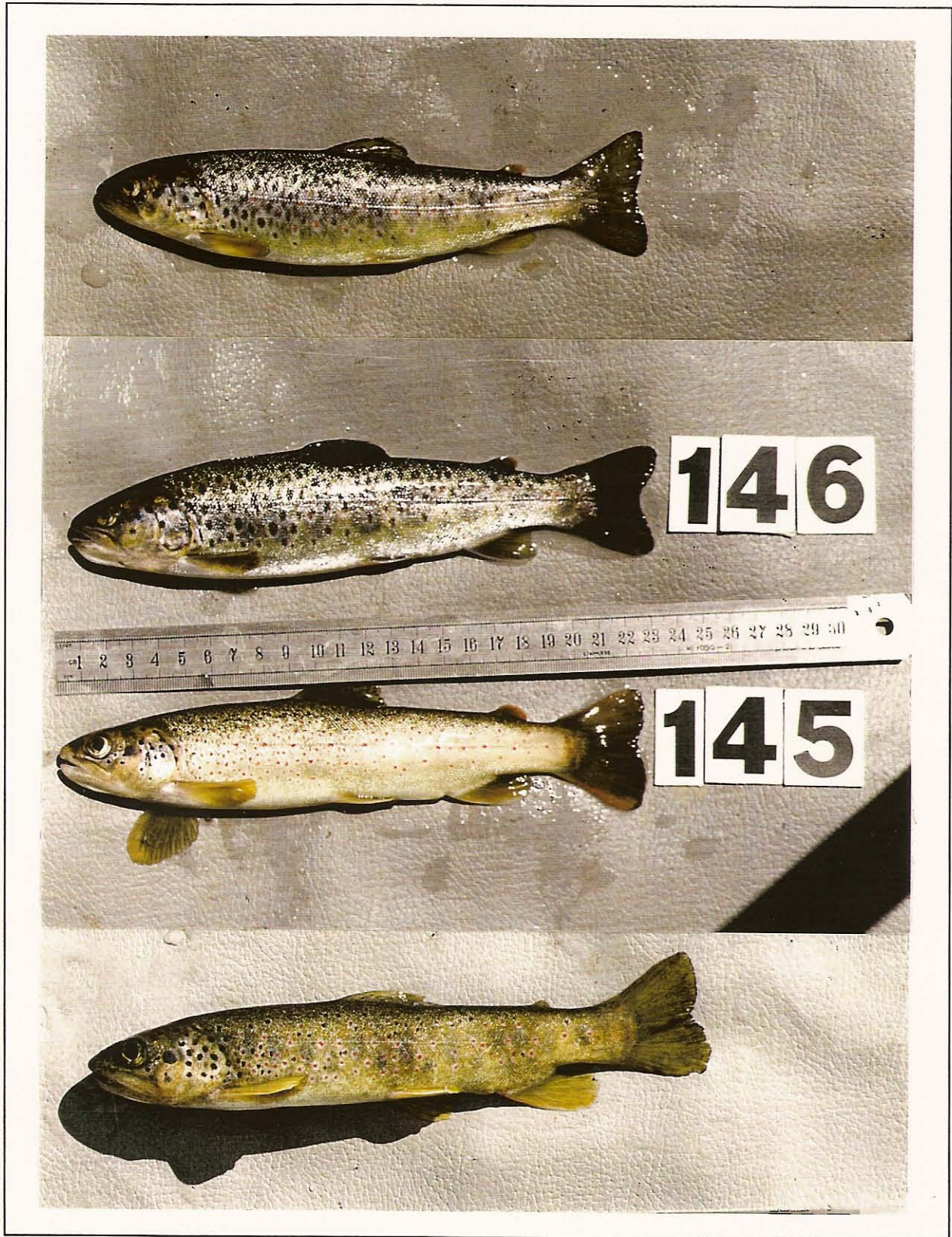


Planche photo hors texte : les deux truites du haut (n° U124 et U146) sont de type "pisciculture" c'est à dire "atlantiques modernes". Leur génotype confirme qu'elle proviennent très probablement de repeuplements. Les deux truites du bas (n° U145 et U61) sont de type méditerranéen, caractérisées par un grand nombre de taches noires sur l'opercule. Ce qui différencie ces truites méditerranéennes de celles du sud (Hérault, Corse, P.O...) c'est leur faible nombre de petites taches noires sur les flancs (ce qui laisse bien voir les taches rouges).

Il convient donc d'apporter quelques précisions :

- si nous parlons de truitelles de repeuplement, les échantillonnages, à tout moment, doivent mettre en évidence leur présence dans la mesure où à leur taille, elles ne peuvent pas encore être pêchées;

- si il s'agit de poissons portion (sub-adultes déversés souvent juste avant l'ouverture), il est exact que, sauf à faire une pêche électrique le jour de l'ouverture (!), ils n'apparaîtront pas dans nos analyse. Il est d'ailleurs bien connu que ces "poissons panier" ne survivent pas en rivière, habitués aux conditions artificielles et au granulé.

Pour donner quelques éléments de réflexion supplémentaires, il faut savoir que si l'empoissonnement avait une efficacité de 10% chaque année (c'est à dire que 10% des truitelles atteignent l'âge de reproduction et y participent, ce qui est un minimum pour que l'augmentation démographique soit perceptible par le pêcheur), la proportion de gènes domestique dans cette population, méditerranéenne au départ, atteindrait 25% en 3 ans, 50% en 7 ans, 75% en 12 ans, 90% en 24 ans, 95% en 31 ans, 99% en 45 ans... Le remplacement total (100%) est théoriquement impossible, quelque soit la "dilution", il devrait toujours rester des traces de l'ancien peuplement.

Cette reconstitution est approximative, cependant le niveau 50% est rapidement atteint en 7 ans. Or les pratiques d'empoissonnement sont intenses depuis des décennies! On peut en déduire que dans la majorité des cas, le taux de pénétration des truites domestiques est au mieux de quelques pour-cent par an, soit un taux imperceptible pour le pêcheur!

Origine des truites atlantiques de l'Ubaye

Le dernier problème à résoudre est de savoir si les nombreuses truites atlantiques de l'Ubaye, considérées comme directement issues des piscicultures, survivent depuis longtemps et constituent ou pas un apport halieutique appréciable. Pour cela, des données obtenues par les observations des membres de l'AAPPMA de l'Ubaye et de la garderie de la Fédération Départementale ont été analysées.

1 - distribution des classes d'âge entre truites sauvages et domestiques (figure 9). Nous observons que la classe 2+ domine largement l'échantillonnage (63% des truites, contre 11% de 1+ et 26% de 3+ et plus). Cependant, ils ne constituent que 51% des truites sauvages (en fait les sauvages plus les hybrides en majorité méditerranéens) qui comptent 40% de 3+ (et plus) et 9% de 1+. Par contre, parmi les truites atlantiques, la classe 2+ occupe 78%, la classe 3+ seulement 9%, tandis que la classe 1+ se maintient à 13%. Les truites sauvages sont donc statistiquement nettement plus âgées (âge moyen 2,3 ans contre 2 ans chez les atlantiques).

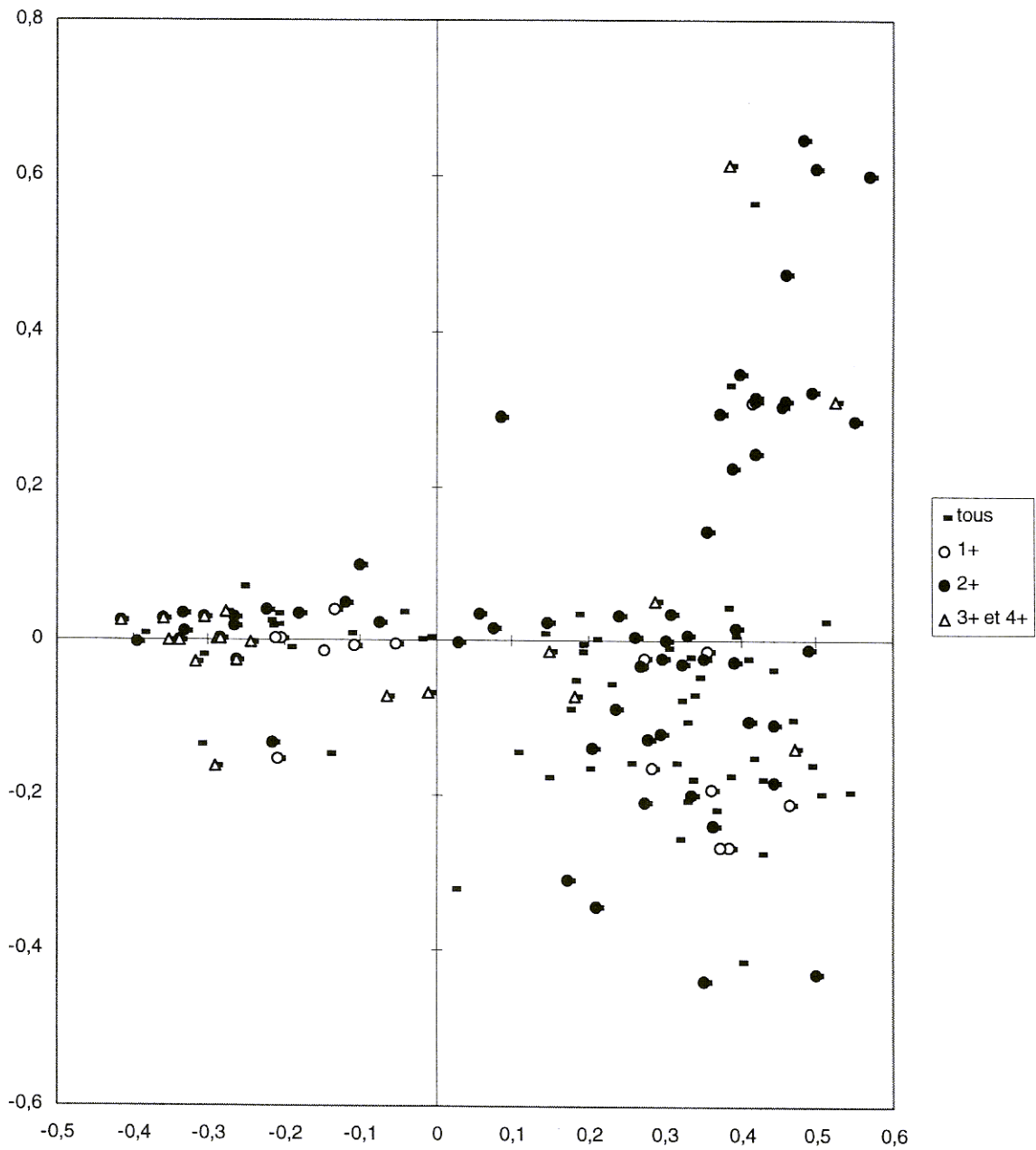


Figure 9 : distribution des classes d'âge entre truites sauvages et domestiques sur la même AFC que dans les figures 2 à 7. Les truites sauvages, placées à gauche, sont statistiquement nettement plus âgées (âge moyen 2,3 ans contre 2 ans chez les atlantiques)

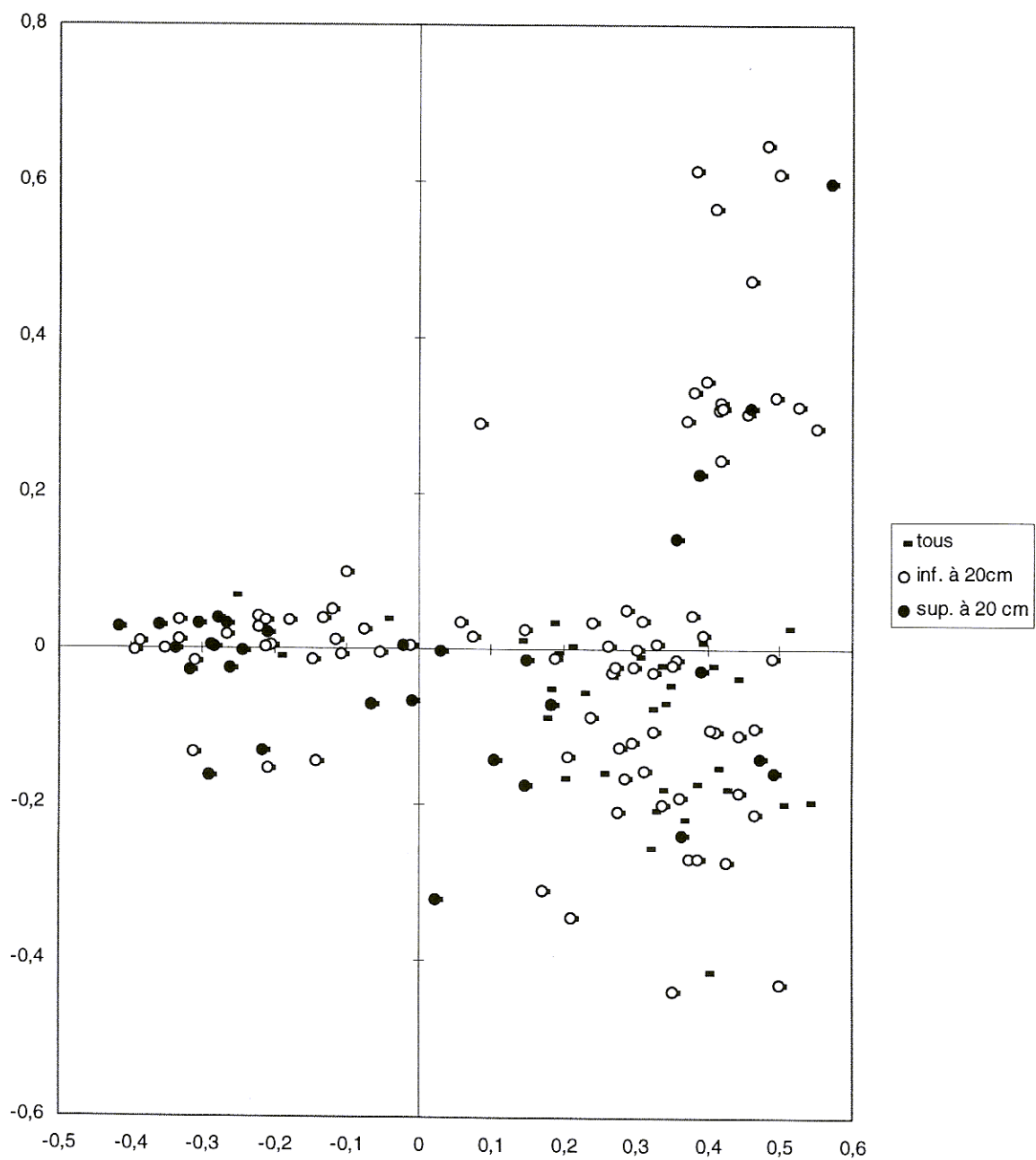


Figure 10 : distribution des tailles pêchables sur la même AFC que dans les figures 2 à 7. Les truites de type sauvages présentent 31% de truites pêchables (individus supérieurs à 20cm) tandis que les truites atlantiques n'en présentent que 18%.

2 - distribution des tailles pêchables (figure 10). Les truites de type sauvages (ou les hybrides en majorité de ce type) présentent 31% de truites pêchables (individus supérieurs à 20cm) tandis que les truites atlantiques n'en présentent que 18%.

En conclusion de ce chapitre, il est évident que les truites atlantiques sont plus jeunes et plus petites que les truites sauvages. Cela corrobore bien l'hypothèse 1 selon laquelle la présence parfois importante de gènes atlantiques est surtout due aux poissons directement issus de pisciculture et ne devant pas participer à la reproduction. Ces poissons ne vivent d'ailleurs que rarement au delà de 2 ans, âge de la reproduction (environ 9%).

Correspondance entre génétique et robe

A part quelques exceptions (2 ou 3 méditerranéennes prises pour des atlantiques et 4 ou 5 erreurs dans l'autre sens), la figure 11 montre la parfaite concordance entre l'aspect global de la robe, tel que l'ont jugé les gardes pêches des Alpes de Haute Provence, et leur composition génétique. Cela signifie que ces critères de robe (qu'il conviendrait de préciser) sont tout à fait fiable pour explorer de nouvelles stations non analysées et faire un inventaire plus détaillé du cheptel de truites de l'Ubaye.

Fait à Montpellier, décembre 1998
P. Berrebi

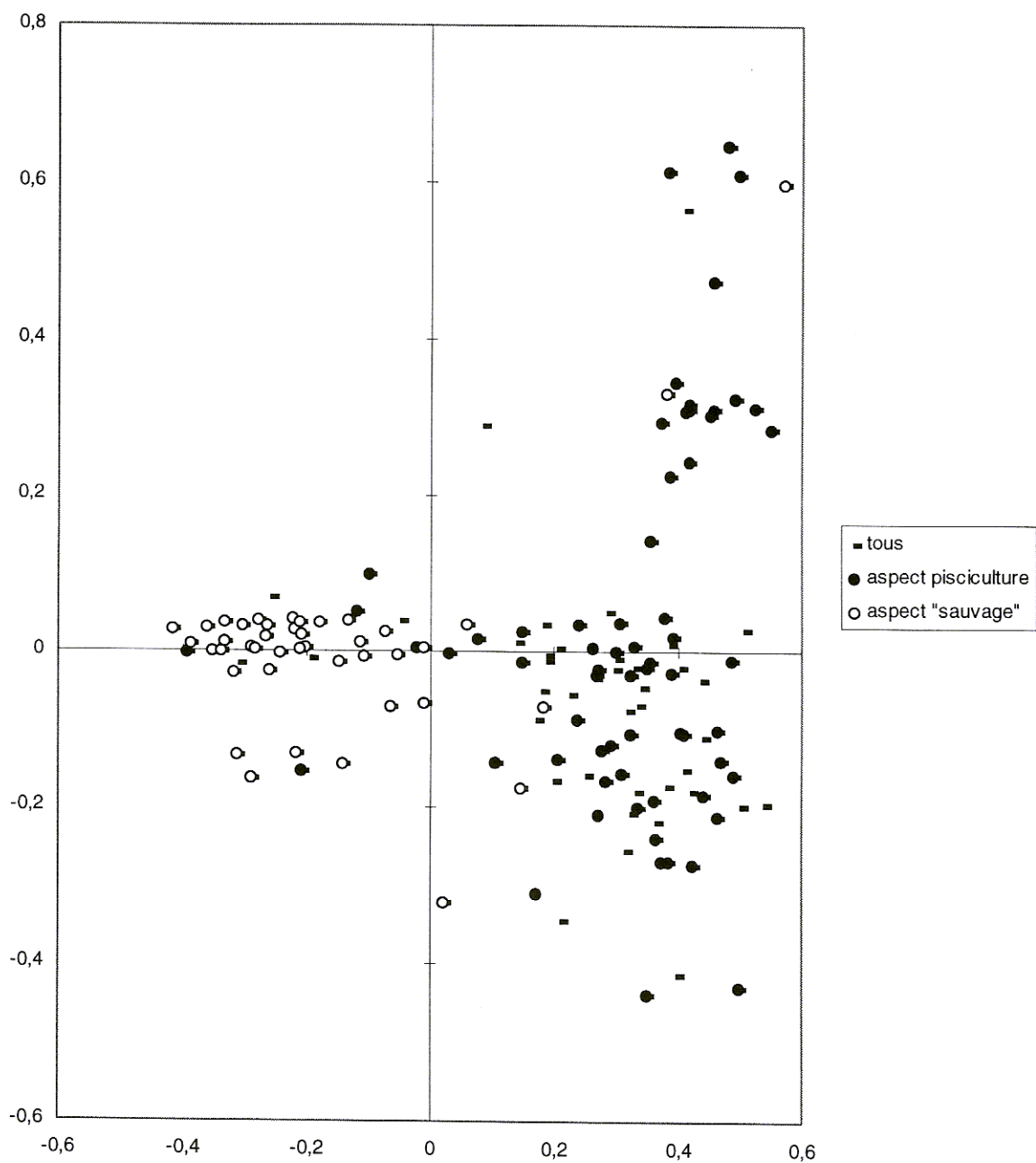


Figure 11 : A part quelques exceptions, il y a parfaite concordance entre l'aspect global de la robe et la composition génétique.

Annexe

	terrain	localité	AAT 1	AAT 2	AAT 4	ADH	CK1	CK2	CK3	FBP1	FBP2	FH1
tampon			MC1	MC1	MC2	MC2	TCB1	TCB1	TP7,4	MC2	MC2	PC6,3
organe			muscle	muscle	foie	foie	m / o	m / o	oeil	foie	foie	foie
4325	U1	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4326	U2	Rioclar	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4327	U3	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4328	U4	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4329	U5	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4330	U6	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4331	U7	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4332	U8	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4333	U9	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4334	U10	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4335	U11	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4336	U12	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4337	U13	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4338	U14	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4339	U15	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4340	U16	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4341	U17	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4342	U18	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4343	U19	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4344	U20	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4345	U21	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4346	U22	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4347	U23	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4348	U24	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4349	U25	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4350	U26	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4351	U27	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4352	U28	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4353	U29	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4354	U30	Rioclar	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4355	U31	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4356	U32	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	65100	125100	100100	100150	100100	100110
4357	U33	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4358	U34	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	65100	100100	100100	100150	100100	130130
4359	U35	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100130
4360	U36	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4361	U37	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	65100	125100	100100	100150	100100	130130
4362	U38	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4363	U39	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4364	U40	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4365	U41	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4366	U42	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	125100	100100	100100	100150	100100	100130
4367	U43	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100130
4368	U44	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	125100	100100	100100	100100	100100	100130
4369	U45	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4370	U46	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4371	U47	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	125100	100100	100100	100100	100100	100130
4372	U48	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130130
4373	U49	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4374	U50	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	125100	100100	100100	100150	100100	100110
4375	U51	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4376	U52	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100130
4377	U53	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100130
4378	U54	Les Clarions	100100	100100	65065	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4379	U55	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4380	U56	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130130
4381	U57	Les Clarions	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130130
4382	U58	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	130130
4383	U59	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100110
4384	U60	Les Clarions	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100

	terrain	localité	AAT 1	AAT 2	AAT 4	ADH	CK1	CK2	CK3	FBP1	FBP2	FH1
4447	U123	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4448	U124	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100110
4449	U125	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100130
4450	U126	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4451	U127	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4452	U128	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4453	U129	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4454	U130	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4455	U131	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4456	U132	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4457	U133	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110100
4458	U134	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4459	U135	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4460	U136	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4461	U137	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4462	U138	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4463	U139	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	-
4464	U140	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	110100
4465	U141	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110100
4466	U142	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4467	U143	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4468	U144	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	1110100
4469	U145	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4470	U146	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100130
4471	U147	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4472	U148	Ubayette	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4473	U149	Ubayette	100130	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4474	U150	Ubayette	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4475	U151	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4476	U152	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4477	U153	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110100
4478	U154	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	100100
4479	U155	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4480	U156	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	110100
4481	U157	Eaux Douces	100130	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110100
4482	U158	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	110100
4483	U159	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130100
4484	U160	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	110100
4485	U161	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	110100
4486	U162	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	130100
4487	U163	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130100
4488	U164	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130100
4489	U165	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	130100
4490	U166	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110100
4491	U167	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	110100
4492	U168	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	110100
4493	U169	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	125100	100100	100100	100100	100100	100100
4494	U170	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	110100
4495	U171	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4496	U172	Eaux Douces	100100	100100	65100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100
4497	U173	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100150	100100	110130
4498	U174	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	110100
4499	U175	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4500	U176	Eaux Douces	100100	100100	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100
4501	U177	Eaux Douces	-	-	100100	100100	100100	100100	100100	150150	100100	100100

