CHAPITRE 3

DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DE LA TRUITE COMMUNE

R. GUYOMARD

INRA-CRJ, Laboratoire de Génétique des Poissons - 78350 JOUY-EN-JOSAS

La truite commune est naturellement présente dans toute l'Europe, dans les zones montagneuses du Maghreb, en Anatolie et dans certains tributaires asiatiques de la mer d'Aral. Sur cette aire de répartition, l'espèce présente une variabilité considérable pour de nombreux caractères (fig. 1). Un nombre important de sous-espèces géographiques et écologiques ont été définies sur la base de ces variations phénotypiques (fig. 2). Des analyses réalisées en pisciculture ont montré que la variabilité phénotypique intrapopulation de certains caractères utilisés possède une forte composante génétique additive chez la truite commune; c'est le cas du nombre de coeca pyloriques (Chevassus *et al.*, 1979), du nombre de vertèbres (Krieg, 1984), des ponctuations noire (Blanc *et al.*, 1983) et rouge (Blanc et Chevassus, résultats non publiés) de la robe. Ces études doivent être prises en compte, mais il faut aussi avoir conscience du fait qu'elles concernent la variabilité intrapopulation des caractères et sont réalisées sur des individus élevés dans des conditions de milieu aussi homogènes que possible. Elles ne nous renseignent donc pas sur la sensibilité des caractères à des différences de milieu telles qu'il peut en exister entre rivières et, par conséquent, sur la nature de la variabilité phénotypique entre populations prélevées *in situ*. Il faut donc se montrer particulièrement méfiant vis-à-vis des conclusions obtenues à partir de ces caractères.

Ce sont, en fait, les études électrophorétiques entreprises depuis une dizaine d'années qui fournissent les informations les plus fiables sur la diversité génétique de la truite commune. Les données publiées jusqu'à présent concernent la Scandinavie (Ryman, 1983; Skaala and Naevdal, 1989), les Îles britanniques et l'Islande (Ferguson et Fleming, 1983; Hamilton *et al.*, in press; Stephen, 1987), l'Union soviétique (Osinov, 1984), la Grèce (Karakousis et Triantaphyllidis, in press) et la France (Krieg et Guyomard, 1985). Dans ce chapitre, nous n'exposerons en détail que les résultats des travaux réalisés en France. Ceux-ci concernent (1) la diversité génétique des populations naturelles et domestiques, (2) la différenciation entre populations sédentaires et migratrices vivant en sympatrie, (3) les effets des repeuplements sur les populations autochtones.

I. STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS NATURELLES DE TRUITE COMMUNE

1. Variations électrophorétiques chez la truite commune

Un nombre total de 47 locus correspondant à 20 systèmes enzymatiques ont été examinés en routine (tabl. I). Sur l'ensemble des populations étudiées, nous avons trouvé 30 locus polymorphes. Des croisements de contrôle (chapitre I, fig. 7) ont permis de confirmer la nature génétique des variations trouvées à quinze d'entre eux (tabl. I). Les modifications de fréquences observées dans certains peuplements naturels à la suite de repeuplements indiquent que le polymorphisme décrit pour deux autres locus, Tfn et Est-5, est génétique (Barbat-Leterrier *et al.*, in press). Nous disposons donc de preuves directes ou indirectes validant les modèles génétiques proposés pour les 17 locus les plus variables dans les échantillons que nous avons examinés. Nos conclusions sont en total accord avec celles d'autres auteurs (Taggart et Ferguson, 1984; Johnson *et al.*, 1987).

2. Différenciation géographique

Trente populations naturelles (fig. 3) ont été examinées. Dans certains échantillons prélevés dans le milieu naturel, des déséquilibres de liaison et des écarts par rapport aux proportions de Hardy-Weinberg ont été observés. Ces déviations par rapport aux valeurs attendues ont pu être attribuées aux effets du repeuplement (cf. II). Les conclusions exposées dans ce paragraphe sont déduites des fréquences alléliques obtenues après élimination de ces effets.

La différenciation géographique varie considérablement selon l'allèle considéré. Un certain nombre de locus font clairement apparaître une dichotomie entre les versants atlantique et méditerranéen. C'est le cas de Ldh-5 et Tfn. Les populations méditerranéennes sont pratiquement toutes fixées pour Ldh-5 (105) et Tfn (98) qui n'apparaissent pas dans la plupart des populations atlantiques (fig. 4). La même ségrégation géographique se manifeste à plusieurs autres locus.

Cette subdivision est confirmée par le dendrogramme regroupant l'information recueillie sur l'ensemble des 47 locus examinés dans toutes ces populations (fig. 5). En première approximation, les populations méditerranéennes et atlantiques forment deux blocs distincts. Quatre populations de la zone méditerranéenne s'écartent de ce schéma simple. Deux d'entre elles, (m2 et m3; fig. 3) se rattachent très nettement aux populations atlantiques. Leur localisation géographique suggèrent fortement que les deux cours d'eau qu'elles occupent ont été reliés au réseau méditerranéen à la

A

B

C

D

E

F

G

figure 1 : Diversité phénotypique de la robe chez la truite commune. A : Orne, phénotype "truite de mer" (cliché D. Marie, INRA). B : Orne, phénotype sédentaire (cliché A. RICHARD, CSP). C et D : Allier (clichés H. CARMIE, CSP). E : Doubs (cliché M. MICHEL). F : Orne (cliché M. PROCHAZKA) ; on peut distinguer deux phénotypes dont un à ocelles (points rouges bordés de blanc). G : La Gouarnais (pisciculture), sujet domestique.

figure 1 : Phenotype diversity in brown trout.

figure 2 : Aires de répartition de quelques "formes" géographiques et écologiques de truite commune (d'après BLANC *et al.*, 1971). 1 : *Salmo trutta trutta* (truite de mer). 2 : *Salmo trutta fario* (truite de rivière). 3 : *Salmo trutta macrostigma*. 4 : *Salmo trutta marmoratus*. 5 : *Salmo trutta carpio*. 6 : *Salmo trutta dentex*. 7 : *Salmo trutta labrax*. 8 : *Salmo trutta caspius*. 9 : *Salmo trutta letnica*.

figure 2 : Range of geographical and ecological forms of brown trout (from BLANC *et al.*, 1971).

Tableau I : Déterminisme génétique des systèmes examinés chez la truite commune.**Table I : Genetic control of the enzyme systems examined in brown trout.**

SYSTEME ENZYMATIQUE	TISSU	STRUCTURE	LOCUS
Aspartate aminotransférase (AAT)	muscle foie	dimère "	<u>Aat-1*</u> et <u>2*</u> <u>Aat-4*</u>
Alcool déshydrogénase (ADH)	foie	dimère	<u>Adh</u>
Alpha glycérophosphate (AGP)	muscle	dimère	<u>Agp-2*</u>
Adénylate kinase (AK)	muscle	monomère	<u>Ak</u>
Créatine phosphokinase (CPK)	muscle oeil	dimère "	<u>Cpk-1*</u> et <u>2</u> <u>Cpk-3</u> et <u>4</u>
Estérase (EST)	Foie sérum muscle	monomère " "	<u>Est-1</u> <u>Est-2</u> <u>Est-5</u>
Fructose diphosphatase (FDP)	Foie	dimère	<u>Fdp-1*</u> et <u>2</u>
Fumarase (FUM)	muscle	tétramère	<u>Fum-1*</u> et <u>2*</u>
Isocitrate déshydrogénase (IDH)	muscle foie	dimère "	<u>Idh-1</u> et <u>2</u> <u>idh-3*</u> et <u>4</u>
Lactate déshydrogénase (LDH)	muscle foie oeil	tétramère " "	<u>Ldh-1</u> et <u>2</u> <u>Ldh-3</u> et <u>4</u> <u>Ldh-5</u>
Malate déshydrogénase (MDH)	foie muscle	dimère "	<u>Mdh-1</u> et <u>2*</u> <u>Mdh-3*</u> et <u>4</u>
Enzyme malique (ME)	muscle foie	tétramère "	<u>Me-1</u> et <u>2</u> <u>Me-3</u> et <u>4</u>
Para-albumine (P-ALB)	sérum	monomère	<u>P-alb-1</u> et <u>2</u>
6-Phosphogluconate déshydrogénase (6PGDH)	muscle	dimère	<u>6-pgdh*</u>
Phosphoglucomutase (PGM)	muscle	monomère	<u>Pgm-2</u>
Phosphoglucose isomérase (PGI)	muscle oeil	dimère "	<u>Pgi-1</u> et <u>2*</u> <u>Pgi-3</u>
Phosphomannose isomérase (PMI)	muscle	monomère	<u>Pmi-2*</u>
Sorbitol déshydrogénase (SDH)	foie	tétramère	<u>Sdh-1*</u> et <u>2</u>
Superoxyde dismutase (SOD)	foie foie	tétramère dimère	<u>Sod-1</u> <u>Sod-2</u>
Transferrines (TFN)	sérum	monomère	<u>Tfn</u>

les locus polymorphes dans les populations que nous avons examinées sont soulignés;

*: locus analysés en croisements de contrôle (cf figure 7, 1er chapitre): Guyomard et Krieg, 1983; Krieg, 1984; Guyomard, 1986; Barbat-Leterrier et al., sous presse.

figure 3 : Localisation géographique des populations naturelles examinées. a1 : Calonne (truites de mer). a2 : Touques (smolts). a3 : Orne (smolts). a4 : Orne (truites sédentaires). a5 : Orne (truites de mer). a6 : Avion. a7 : Lefte. a8 : Elorn. a9, a10 : Scorff. a11 : Lay. a12 : Montgolérien. a13 : Allier (affluent). a14 : Loire (affluent). a15 : Lot. m1 : Tech (affluent). m2, m3 : Cèze (affluents). m4 : Touloubre. m5 : Var (affluent). m6, m7 : Dranse (affluents). m8 : Aubonne. m9, m10, m11 : Doubs (affluents). c1 : Aïtone. c2 : Rizzanese. c3 : Travo. c4 : Solenzara.

figure 3 : Collection sites of the examined populations.

figure 4 : Variations alléliques aux locus Ldh-5 (A) et Tfn (B, page suivante) dans les populations étudiées. Les tailles des secteurs sont proportionnelles aux fréquences des allèles correspondants. d : souches domestiques ; p : souches polonaises.

figure 4 : Allele variation at Ldh-5 (A) and Tfn (B, neat page) in the examined populations. Sector sizes are proportional to allele frequencies. p : domesticated strains ; p : polish strains.

figure 5 : Dendrogramme obtenu par agglomération hiérarchique (UPGMA) à partir de distances génétiques (distance génétique standard de NEI, 1975) et taux d'hétérozygotie. D : souches domestiques. P : souches polonaises. Pour l'identification des populations naturelles. cf. figure 3). Ce dendrogramme fait apparaître les relations phénétiques (degrés de ressemblance génétique) entre populations ; leur arbre phylogénétique ("généalogie" des populations) peut être très différent.

figure 5 : Dendrogram generated by UPGMA from genetic distances (Nei's standard genetic distances, 1975) and heterozygosity levels. D : domesticated strains. P : polish strains. Natural populations are identified in figure 3. This dendrogram shows the phenetic relationships (genetic similarities) between populations ; it may differ from the phylogenetic tree (population genealogy).

figure 6 : Comparaison des variabilités intra (Hp) et interpopulations (D_m^t) estimées à partir de données électrophorétiques chez la truite commune et quelques espèces de salmonidés. O. k. : *Oncorhynchus keta*, Okazaki, 1982 ; 54 populations, 22 locus. S. c. : *Salmo clarki*, LOUDENSLAGER et GALL, 1980 : 24 populations, 35 locus. S.g. : *Salmo gairdneri*, dans RYMAN, 1983 ; 38 populations, 16 locus. S. f. : *Salvelinus fontinalis*, STONEKING *et al.*, 1981 ; 8 populations, 39 locus. S. s. : *Salmo salar*, GUYOMARD, 1987 ; (1) : 10 populations, 32 locus ; (2) : 6 populations atlantiques européennes, 32 locus. S. t. : *Salmo trutta*, cet article ; (3) : 38 populations, 47 locus ; (4) : populations atlantiques, 47 locus ; (5) : populations méditerranéennes, 47 locus ; (6) : populations corses, 47 locus ; (7) : 11 souches de pisciculture, 47 locus. Les chiffres correspondent aux variabilités intrapopulation exprimées en pourcentage des variabilités totales.

figure 6 : Analysis of the gene diversity within (Hp) and between (D_m^t) populations in brown trout and salmonid species. The figures represent the diversity within population in percentage of the total gene diversity of the species.

suite d'une capture hydrographique postérieure à la différenciation entre les deux groupes. Quant à l'importante divergence entre deux populations corses et l'ensemble des populations méditerranéennes (fig. 5), plusieurs arguments que nous ne développeront pas ici, conduisent à penser qu'il ne s'agit que d'un artefact que l'analyse de nouveaux échantillons devrait faire disparaître.

La variabilité totale du groupe des populations atlantiques est élevée (0.10; fig. 6); au sein de ce groupe, les distances génétiques sont parfois importantes (en moyenne, 40% de la diversité génétique totale; fig. 6) et une tendance à des regroupements géographiques semble se dessiner; c'est le cas, par exemple, des échantillons de la pointe de la Bretagne (a8, a9 et a10; fig. 3). L'hypothèse d'une structuration génétique des populations atlantiques par bassin hydrographique reste à vérifier. La variabilité au sein des populations corses est également très élevée (0.08; fig. 6), compte-tenu de l'exiguïté de la zone géographique concernée. Cette forte variabilité n'est aucunement imputable aux repeuplements et pourrait résulter d'une colonisation ancienne de l'île par deux formes différentes.

Les populations du versant méditerranéen (m4 à m10; fig. 3) offrent une situation radicalement différente. Elles forment un groupe très homogène dont la variabilité totale n'excède pas 0.04 (fig. 6) et le dendrogramme ne révèle aucune subdivision géographique.

Les comparaisons de données obtenues par différents laboratoires s'avère délicate en l'absence d'échange d'échantillons. Il semble toutefois assez clair que les allèles observés dans les populations françaises de truite commune du versant atlantique se retrouvent dans celles des Îles Britanniques (Ferguson et Fleming, 1983). Les stocks de la mer baltique semblent également proches des populations atlantiques; c'est ce qui ressort des travaux réalisés sur les populations scandinaves (Ryman, 1983) et de notre étude de souches polonaises. L'ensemble des populations atlantiques semble donc posséder une origine phylogénétique unique par rapport aux populations méditerranéennes examinées.

A partir des distributions géographiques d'allèles observés au locus Ldh-5, un scénario de colonisation post-glaciaire du nord-ouest de l'Europe a été proposé (Ferguson et Fleming, 1983; Ferguson, 1985; Hamilton *et al.*, in press). Selon ce scénario, les bassins hydrographiques, devenus accessibles après le retrait des glaces, auraient d'abord été réoccupés par une race "ancestrale" fixée par l'allèle Ldh-5 (105), puis auraient subi une seconde colonisation par une forme moderne caractérisée par Ldh-5 (100). Les mêmes auteurs suggèrent que l'allèle Ldh-5 (100), par conséquent la race moderne, seraient apparus dans la mer Baltique ou les Îles britanniques. Certaines des hypothèses sur lesquelles cette tentative de reconstitution paléogéographique s'appuie sont, sans doute, vraies. Il est, en effet, très probable que la forme Ldh-5 (100) soit dérivée de Ldh-5 (105) à la suite d'une mutation qui se serait produite exclusivement dans la zone atlantique. Il peut également être admis, selon un principe de parcimonie d'hypothèses, que cette mutation se serait produite après la dernière glaciation. Par contre, il n'est pas possible, à partir de données disponibles, de déterminer la zone d'origine de cette mutation: toutes les populations du bassin de la Garonne et de la Loire que nous avons examinées sont naturellement fixées par Ldh-5 (100). Enfin, il paraît prématuré de parler de races à partir de différences alléliques à un seul locus.

Aucune donnée électrophorétique concernant d'autres populations méditerranéennes n'est pour l'instant disponible. Les populations corses semblent partager certaines caractéristiques méristiques, en particulier un faible nombre de caeca pyloriques (Spillman, 1961; Olivari et Brun, 1988), avec la sous-espèce *Salmo trutta macrostigma*, mais ces similitudes peuvent n'avoir aucune signification phylogénétique.

3. Différenciation écologique

Comme chez la plupart des salmonidés, des cas de formes écologiques sympatriques ont été couramment observés chez la truite commune (Behnke, 1972; Dorofeyeva *et al.*, 1981). Le principal problème soulevé par l'existence de ces formes écologiques sympatriques est de savoir si elles représentent des populations reproductivement isolées et génétiquement distinctes. Chez la truite commune, cela semble être parfois le cas dans un certain nombre de lacs (Ryman *et al.*, 1979; Dorofeyeva et Rukhyan, 1982; Ferguson, 1985), mais pas toujours (Crozier, 1983). Le cas de sympatrie le plus fréquemment décrit est celui qui associe la truite de mer (*Salmo trutta trutta*) à la truite de rivière (*Salmo trutta fario*). Cette cohabitation se rencontre dans presque tous les bassins hydrographiques tributaires de l'océan atlantique. Les études électrophorétiques n'ont révélé aucune différence génétique significative entre échantillons migrants et sédentaires provenant d'une même rivière, et ce, malgré l'existence d'un important polymorphisme enzymatique au sein de ces échantillons (Fleming, 1983; Skaala et Naevdal, 1988). Il semble donc que les individus migrants et sédentaires présents en sympatrie appartiennent à la même population. Cette hypothèse est confirmée par les études que nous avons menées sur des populations de truite commune introduites dans les eaux vierges des îles Kerguelen (Guyomard *et al.*, 1984). Les individus constituant ces populations, issues d'une introduction unique à partir d'œufs fécondés provenant d'une pisciculture, se sont différenciés dès les premières générations en phénotypes migrants et sédentaires. Les analyses électrophorétiques ne font ressortir aucune différenciation génétique entre les deux

types lorsqu'ils proviennent du même cours d'eau (fig. 7). Il est donc assez vraisemblable que la présence d'individus sédentaires et migrateurs au sein d'un même bassin hydrographique ne résulte pas de la sympatrie de deux espèces ou sous-espèces génétiquement différenciées, mais d'une variabilité phénotypique intrapopulation. Ce phénomène d'absence de différenciation génétique entre formes écologiquement très différenciées se retrouve chez l'omble arctique (Hindar *et al.*, 1988) et montre bien la nécessité de fonder la gestion des populations sur une analyse fine de leur structure génétique. Les données disponibles ne permettent pas de déterminer si cette variabilité phénotypique est, en partie, d'origine génétique ou si elle est exclusivement causée par des variations environnementales. L'étude de la différenciation génétique entre migrateurs et sédentaires sympatriques mérite donc d'être approfondie. Il est possible qu'une situation analogue se rencontre pour d'autres caractères tels que la durée du séjour en eau douce ou en mer.

Cette conclusion très générale n'exclut cependant pas que, dans certains cas, les stocks migrateurs et sédentaires sympatriques soient génétiquement distincts (cf. II, 2). Il peut alors s'agir d'une situation artificielle due au repeuplement.

4. Comparaison avec d'autres espèces de salmonidés

L'ampleur et la structure de la variabilité intraspécifique diffèrent notablement d'une espèce à l'autre (fig. 6). Ces différences doivent être considérées avec prudence : la définition de ces espèces, essentiellement basée sur des critères morphologiques, peut présenter un caractère arbitraire dans certains cas et les analyses électrophorétiques sont plus ou moins avancées selon les espèces. Deux points méritent toutefois d'être soulignés. D'une part, la truite commune, malgré un échantillonnage restreint à une faible partie de son domaine se place parmi les espèces les plus polymorphes (fig. 6). D'autre part, deux espèces proches par leur biologie, la phylogénie et la paléogéographie récente peuvent présenter des structures génétiques très différentes. C'est le cas du saumon atlantique et de la truite commune, la première espèce étant beaucoup moins différenciée et polymorphe que la seconde (fig. 6) même lorsqu'on limite la comparaison à la partie commune de leur aire naturelle de répartition.

II. EFFETS DES REPEULEMENTS

1. Diversité génétique des populations domestiques

Une enquête auprès des pisciculteurs de truite commune nous a permis de définir les souches de pisciculture les plus fréquemment utilisées (Guyomard et Chevassus, 1983). La plupart d'entre elles ont fait l'objet d'une analyse électrophorétique (tabl. II). Il apparaît très clairement que ces souches sont génétiquement très peu différentes les unes des autres, puisque leur variabilité interpopulations ne dépasse pas 10% de leur variabilité totale (fig. 6). Les souches examinées appartiennent toutes au groupe atlantique (fig. 5). Il est difficile de préciser davantage la zone d'origine de ces souches qui résultent certainement de mélanges de populations et d'échanges entre piscicultures comme le suggèrent leurs hauts niveaux d'hétérozygotie et leurs faibles degrés de différenciation. Les effets évidents, à long terme, d'une utilisation de ces souches sont une réduction de la variabilité totale des populations naturelles et leur homogénéisation génétique.

La figure 4 fait apparaître des différences alléliques importantes entre les souches domestiques et certaines populations naturelles. Ainsi les souches de pisciculture sont fixées par les allèles Ldh-5(100) et Tfn(100) que ne possède aucune population méditerranéenne non affectée par le repeuplement (à l'exception de m2 et m3, figure 3 ; cf 1,2). Ces allèles constituent de véritables marqueurs génétiques, inaltérables et transmissibles, des souches de repeuplement. Par rapport aux marques physiques traditionnelles, ils présentent l'avantage de permettre de suivre le devenir des sujets domestiques quel que soit le stade de déversement (le plus souvent, stade œillé ou fin de résorption), et surtout de savoir s'ils participent à la reproduction et de déterminer les taux d'introgression des gènes domestiques dans la population.

2. Mise en évidence de flux géniques entre souches domestiques et populations naturelles

Trois cas d'analyse d'effets du repeuplement sont illustrés par la figure 8. Ces analyses comprennent l'étude d'un échantillon d'individus prélevés dans un secteur "non repeuplé" pour déterminer le type génétique de la population d'origine, d'un échantillon d'individus provenant d'un secteur repeuplé proche du site vierge et de la souche domestique utilisée. Les modalités de repeuplement de chacun des sites sont décrits dans la légende de la figure 8. Dans le premier cas (fig. 8a), l'ensemble des individus 0⁺ correspond aux alevins de pisciculture récemment déversés ; par contre, les individus d'âge égal ou supérieur à 1⁺ sont pratiquement tous les sujets sauvages. Les alevins relâchés aux cours des années antérieures ont donc été éliminés, peut-être rapidement après le déversement. Il est donc préférable d'estimer le taux de gènes domestiques introduits dans le stock naturel à partir des seuls individus d'âge supérieur à 0⁺ ; ce taux s'établit à 5 %. Les figures 7b et 7c montrent que, dans le second cas, les individus du secteur repeuplé occupent un domaine de

figure 7 : Différenciation génétique entre échantillons migrateurs et sédentaires de truite commune provenant de deux rivières des îles Kerguelen (d'après GUYOMARD *et al.*, 1984). s : fréquences alléliques significativement différentes à 5 % ; ns : non significatif à 5 %.

figure 7 : Genetic differentiation between migratory and resident samples from two independent drainages in Kerguelen islands (from GUYOMARD *et al.*, 1984). s : significant at the 5 % level ; ns : not significant.

Tableau II : Origine des souches de pisciculture examinées.

Table II : Origin of the examined hatchery strains.

PISCICULTURE	LOCALISATION	INFORMATIONS SUR L'ORIGINE DES SOUCHES
Magnet	Allier	Pisciculture du Tyrol italien
Meysonnier	Puy-de-Dôme	Pisciculture danoise
SY79 SY80	Oise (pisciculture INRA)	Souches constituées à partir de géniteurs provenant de diverses piscicultures
Polonaise	Yonne	Origine polonaise indéterminée
Vermenoux Etrun Roquebillière Cabillon La Gouarnais	Yonne Pas-de-Calais Alpes maritimes Pyrénées atlantiques Morbihan	Origine piscicole indéterminée avec un apport éventuel de géniteurs prélevés dans les rivières locales
La Canourgue	Lozère	Origine pisciculture d'Etrun?
Dunajec	Pologne	Géniteurs du Dunajec (bassin supérieur de la Vistule)
Oliwa I	Pologne	Géniteurs de l'embouchure de la Vistule (origine probable: repeuplement à partir de souches danoises)
Oliwa II	Pologne	Géniteurs provenant de la Slupia, fleuve côtier (même remarque que pour Oliwa I)

figure 8 : Mise en évidence des effets du repeuplement par analyse en composantes principales des fréquences alléliques d'échantillons de populations naturelles et de souches de repeuplement de truite commune. Les diagrammes représentent le plan défini par les deux premiers axes principaux. a, Coulomp (2.000 alevins/km introduits depuis 6 ans en avril-mai) : ■ = secteur repeuplé (0⁺) ; □ = secteur repeuplé (adultes) ; ○ = secteur non repeuplé, m5 sur la figure 3. b et c, Maureillas (2.000 alevins/km depuis 6 ans en février-mars) : ■ = secteur repeuplé (0⁺) ; □ = secteur repeuplé (adultes) ; ○ = secteur non repeuplé, m1. d, Luech (5.000 alevins/km depuis 20 ans en février-mars) : ■ = secteur repeuplé (0⁺), M2 ; □ = secteur repeuplé (adultes), M2 ; ○ : secteur non repeuplé, m1 ; ★ = a15. Les individus provenant du milieu naturel sont tous reportés sur le plan ; les chiffres correspondent à des nombres d'individus dans le cas de points de projections multiples. Dans chaque cas, les échantillons domestiques ne sont représentés que par la surface qu'ils occupent dans le plan polygone fermé.

figure 8 : Assessment of stocking effects by principal component analysis of allele frequencies in wild and domesticated brown trout samples. Diagrams depict projections on the two first axes. a, Coulomp (2.000 fry/km introduced for 6 years in april-may) : ■ = stocked site (0⁺) ; □ = stocked site (adults) ; ○ = unstocked site, m5 on figure 3. b and c, Maureillas (2.000 fry/km for 6 years in february-march) : ■ = stocked site (0⁺) ; □ = stocked site (adults) ; ○ = unstocked site, m1. d, Luech (5.000 fry/km for 20 years in february-march) : ■, □ = stocked site (0⁺ and adults respectively), m2 ; ○ = unstocked site, m3 ; ★ = a15. The wild individuals are shown ; figures correspond to individual numbers for multiple projection points. In all cases, only the smallest convex polygon bounding the hatchery samples are shown.

variations allant des génotypes sauvages aux génotypes domestiques. Une analyse détaillée fait apparaître que les gènes domestiques et sauvages sont associés au hasard (absence d'écart par rapport aux proportions de Hardy-Weinberg et de déséquilibre de liaison) et qu'une proportion importante d'individus sont des hybrides de deuxième génération, au moins. Dans ce cas, le taux d'introggression peut être estimé par le pourcentage de gènes domestiques trouvés dans l'échantillon, c'est-à-dire 50%. Sur le troisième site, les différences génétiques entre individus des sites repeuplés et non repeuplés ne résultent que d'un polymorphisme naturel et aucune trace d'introggression n'est observée quelle que soit la classe d'âge considérée (fig. 7d).

L'étude de divers sites repeuplés (Guyomard et Krieg, 1986; Barbat-Leterrier *et al.*, sous presse; Guyomard, résultats non publiés) met en évidence deux faits intéressants :

- d'une part, les taux d'introggression varient très largement, de 0 à 80 %, même lorsque les efforts de repeuplements semblent voisins. Ces taux d'introggression correspondent souvent à l'effet cumulé d'introduction répétées sur une dizaine d'années, parfois plus. L'effet dû à chaque introduction annuelle est donc, en moyenne, bien plus faible et il est vraisemblable que, dans la plupart des cas, le repeuplement n'accroît pas de façon substantielle la taille des stocks naturels.
- d'autre part, il ne semble pas y avoir de barrière reproductive contrecarrant le flux génique entre les stocks domestiques introduits et les populations en place. Ce phénomène est généralement observé dans la plupart des cas de contacts secondaires (généralement provoqués par l'homme) mettant en jeu des espèces ou sous-espèces de salmonidés ayant atteint, ou même dépassé, le degré de différenciation qui distingue les populations méditerranéennes de souches domestiques (Busack et Gall, 1981; Halliburton *et al.*, 1981; Gyllensten *et al.*, 1985; Campton et Utter, 1985). Les croisements de populations naturelles et domestiques réalisés en pisciculture confirment ces observations. Ainsi, nous n'avons pas mis en évidence d'incompatibilité génétique entre souches domestiques, d'une part, et souches atlantique (Elorn) et méditerranéenne (Doubs), d'autre part.

3. Effets de repeuplement sur la biologie des populations naturelles

On ne dispose pratiquement d'aucune donnée montrant clairement que cette introggression modifie l'expression phénotypique de caractères intervenant dans la biologie des populations (croissance, fécondité, comportement migrateur...) et, *a fortiori*, leur valeur sélective moyenne. La capacité de souches de pisciculture à "produire" des phénotypes sédentaires et migrateurs, dans le milieu naturel, a été clairement observée dans certains cas tel que celui des îles Kerguelen. L'introduction de souches domestiques pourrait donc être à l'origine de l'apparition ou du renforcement du comportement migrateur dans certaines populations naturelles. Ce pourrait être le cas de la population de l'Orne. Les premières captures notables de truite de mer, dans cette rivière dont la population était jusqu'alors décrite comme sédentaire, remontent aux années 60, années correspondant à la montée en puissance des repeuplements dans l'Orne (Richard, 1981). Les approvisionnements en sujets de repeuplement ont eu deux origines bien distinctes, d'une part, une population de truite de mer du Dunajec (affluent du bassin supérieur de la Vistule) introduite de façon ponctuelle dans le courant des années 60, d'autre part, une souche de pisciculture (Etrun) utilisée de façon plus régulière et intensive depuis la même époque. Par ailleurs, des smolts et des adultes revenant se reproduire en rivière après un séjour en mer ont été identifiés comme étant des sujets de repeuplement. Ces faits suggèrent que la population de truite de mer de l'Orne pourrait être, en très grande partie, issue des repeuplements. Les études électrophorétiques que nous avons réalisées vont dans ce sens. La figure 9 montre la quasi-identité génétique de la souche domestique Etrun avec les échantillons de smolts et truites de mer de l'Orne. Ceux-ci s'avèrent, par contre, très différents des sujets provenant du bassin supérieur de la Vistule que nous avons pu nous procurer.

Enfin, les stocks migrateurs et sédentaires sont génétiquement différents dans cette rivière. L'originalité génétique de la population "Orne sédentaire" est attestée par la présence d'un allèle qui lui est propre, Mdh-3,4(50), et de Ldh-5(105) qui serait spécifique de la forme ancestrale de truite commune (Hamilton *et al.*, in press). Les individus sédentaires pourraient donc être les représentants, au moins partiellement, de la population sédentaire d'origine, génétiquement distincte du stock utilisé pour le repeuplement.

Rien ne permet d'exclure que le stock migrateur de l'Orne soit essentiellement alimenté par les apports annuels du repeuplement et non par la reproduction naturelle. Si tel est le cas, deux remarques s'imposent :

- d'une part, ce stock migrateur ne se maintiendrait pas forcément en cas d'interruption des repeuplements,
- d'autre part, les différences d'aptitude à la migration observées entre les fractions sédentaires et anadromes ne sont pas nécessairement de nature génétique, malgré l'existence de différences génétiques pour d'autres caractères comme les systèmes enzymatiques; le comportement migrateur de la fraction anadrome pourrait être induit, par exemple, par la phase initiale d'élevage avant les déversements ou par les méthodes de repeuplement utilisées (repeuplements surdensitaires, par exemple).

figure 9 : Dendrogramme (47 locus, distances génétiques standards de Nei, UPGMA) représentant les relations phénétiques entre écophénotypes migrateurs et sédentaires de l'Orne et de la Touques (échantillons a1, a2, a3, a4, a5 sur la figure 3) et les deux souches utilisées pour le repeuplement de ces rivières (S. domestique et Dunajec). s : significatif à 5 % ; ns : non significatif.

figure 9 : Phenetic relationships (47 loci, Nei's standard genetic distances, UPGMA) between migratory and resident ecophenotypes from the Orne and Touques rivers (samples a1, a2, a3, a4, a5 on figure 3) and the two domesticated strains used for stocking these rivers (S. domestique and Dunajec). s : significant at the 5 % level ; ns : not significant.

Des modifications du taux de retour et de la période de reproduction à la suite de transplantations ont été également mise en évidence chez le saumon Chum, *Oncorhynchus keta* (Okasaki, 1982).

Les effets du repeuplement sur la biologie des populations naturelles restent l'une des questions centrales de la gestion des pêches. L'utilisation de techniques de biologie moléculaire permettant l'identification de l'origine (sauvage, domestique ou hybride) des individus sans qu'ils soient sacrifiés offre aujourd'hui la possibilité d'aborder cette question dans le cadre d'études de dynamique de populations naturelles.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie toutes les personnes des délégations régionales du C.S.P. et des fédérations de pêche qui ont aidé à échantillonner les populations naturelles. Les figures 2,3,4 et 5 ont été réalisées par J. GALLÉ (INRA).

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAT-LETERRIER A., GUYOMARD R., KRIEG F., 1989. Natural introgression between introduced domesticated strains and Mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquat. Living Res.*, sous presse.
- BEHNKE R.J., 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 29, 639-671.
- BLANC J.M., POISSON H., VIBERT R., 1982. Variabilité génétique de la ponctuation noire sur la truite fario (*Salmo trutta* L.). *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 14, 225-236.

- BLANC M, BENARESCU P., GAUDET J.-L., HUREAU J.-C., 1971. European inland water fish, multilingual catalogue, Fish News Books, London, 170 p.
- BUSACK C.A., GALL G.A.E., 1981. Introgressive hybridization in populations of Paiute cutthroat trout (*Salmo clarki seleneris*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 94, 939-951.
- CAMPTON D.E., UTTER F.M., 1985. Natural hybridization between steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and coastal cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) in two Puget Sound Streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 110-119.
- CHEVASSUS B., BLANC J.M., BERGOT P., 1979. Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la truite fario (*Salmo trutta* L.) et la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* R.). II. Effet du génotype, du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la truite arc-en-ciel. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 11, 79-82.
- CROZIER W.W., 1983. Population biology of Lough Neagh brown trout (*Salmo trutta* L.). Ph. D. Thesis, The Queen's University, Belfast, 478 p.
- DOROFYEVA YE. A., ZINOV'YEV YE. A., KLYUKANOV V.A., RESHETNIKOV YU. S., SAVVAITOVA K.A., SHAPOSHNIKOVA G. KH., 1981. The present state of research into the phylogeny and classification of salmonoidei. *J. Ichtyol.*, 21, 1-20.
- DOROFYEVA YE. A., RUKHKYAN R.G., 1982. Divergence of the sevan trout, *Salmo ischchan*, in the light of karyological and morphological data. *J. Ichtyol.*, 22, 23-36.
- FERGUSON A., 1985. Lough Melvin, a unique fish community. *Occasional papers in irish science and technology*, 1, Went memorial lecture, Royal Dublin society, 17 p.
- FERGUSON A., FLEMING C.C., 1983. Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in brown trout (*Salmo trutta* L.) and other salmonids. In G.S. Oxford, D. Rollinson Eds., Protein polymorphism : adaptative and taxonomic significance, 86-99, Academic Press, London.
- FLEMING C.C., 1983. Population biology of anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.) in Ireland and Britain. Ph. D. thesis, the Queen's University of Belfast.
- GUYOMARD R., 1986. Gene segregation in gynogenetic brown trout (*Salmo trutta* L.) : systematically high frequencies of post-reduction. *Génét. Sél. Evol.*, 18, 385-392.
- GUYOMARD R., CHEVASSUS B., 1983. Génétique des populations de truite commune et de saumon atlantique, Compte-rendu de contrat INRA-CSP, 58 p.
- GUYOMARD R., KRIEG F., 1983. Electrophoretic variations in six populations of brown trout (*Salmo trutta* L.) *Can J. Genet. Cytol.*, 24, 403-413.
- GUYOMARD R., KRIEG F., 1986. Mise en évidence d'un flux génique entre populations naturelles de truite fario et souche de repeuplement dans deux rivières de corse. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 303, 134-140.
- GUYOMARD R., GREVISSE G., OURY F.X., DAVAIN P., 1984. Evolution de la variabilité génétique inter et intrapopulations de populations de salmonidés issus de mêmes pools géniques. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1024-1029.
- GYLLENSTEN U., LEARY R.F., ALLENDORF F.W., WILSON A.C., 1985. Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear and mitochondrial genomic divergence. *Genetics*, 111, 905-915.
- HALLIBURTON R., PIKPIN R.E., GALL G.A.E., 1983. Reproduction success of artificially hybridized golden trout (*Salmo Aguabonita*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 1264-1269.
- HAMILTON K.E., FERGUSON A., TAGGART J.B., TOMASSON T., WALKER A., FAHY E., 1989. Post-glacial colonisation of brown trout, *Salmo trutta* L. : Ldh-5 as a phylogeographic marker locus. *J. Fish. Biol.*, in press.
- HINDAR K., RYMAN N., STAHL G., 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of arctic char, *Salvelinus alpinus*, *Biol. J. Linn. Soc.*, 27, 169-285.

- JOHNSON K.R., WRIGHT J.E., MAY B., 1987. Linkage relationships reflecting ancestral tetraploidy in Salmonid fish. *Genetics*, 116, 579-591.
- KARAKOUSIS Y., TRIANTAPHYLIDIS C.D., 1988. Genetic relationship among three Greek brown trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, in press.
- KRIEG F., 1984. Recherche d'une différenciation génétique entre populations de *Salmo trutta*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris-sud, Orsay, 92 p.
- KRIEG F., GUYOMARD R., 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.) : large geographical differentiation of wild population and high similarity of domesticated stocks. *Genet. Sel. Evol.*, 17, 225-242.
- NEI M., 1975. Molecular population genetics and evolution, North Holland, Amsterdam and New-York, 228 p.
- OKAZAKI T., 1982. Genetic study on population structure in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, 19, 25-116.
- OLIVARI G., BRUN G., 1988. Le nombre de coeca pyloriques dans les populations naturelles de truite commune, *Salmo trutta* Linné, en Corse. *Bull. Ecol.*, 19, 197-200.
- OSINOV A.G., 1984. Zoogeographical origins of brown trout, *Salmo trutta* (Salmonidae) : Data from biochemical genetic markers. *J. Ichthyol.*, 24, 10-23.
- RICHARD A., 1981. Observations préliminaires sur les populations de truite de mer (*Salmo trutta*) en Basse Normandie. *Bull. Fr. Pisc.*, 283, 114-124.
- RYMAN N., 1983. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids : differences between species. *Aquaculture*, 33, 1-21.
- RYMAN N, ALLENDORF F.W., STAHL G., 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric population of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics*, 92, 247-262.
- SKAALA O, NAEVDAL G., 1988. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within water-courses. *J. Fish Biol.*, in press.
- SPILLMAN C., 1961. Faune de France, poissons d'eau douce. Lechevallier, Paris, 291 p.
- STEPHEN A., 1987. Genetic studies in Scottish brown trout (*Salmo trutta*). Ph. D. Thesis, University of Stirling.
- TAGGART J. B., FERGUSON A., 1984. Allozyme variation in brown trout (*Salmo trutta* L.) : single and joint segregation inheritance studies ; *Heredity*, 53, 339-359.