

CHAPITRE 4

GESTION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS NATURELLES : L'EXEMPLE DE LA TRUITE COMMUNE

R. GUYOMARD

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

La gestion des ressources génétiques inclut l'ensemble des actions qui ont pour cible la diversité génétique d'une espèce. La stratégie de gestion envisagée ici pour la truite commune, pourrait être transposée, dans ses grandes lignes, à d'autres espèces de poissons. Deux niveaux d'intervention peuvent être distingués : la préservation de ressources génétiques de l'espèce et la propagation ou le maintien de génotypes et de populations ayant des niveaux de performances requis.

I. CONSERVATION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Son objectif est de préserver le potentiel d'adaptation d'une espèce à de nouvelles conditions de milieu naturel ou d'élevage et les caractéristiques originales de certaines populations. Des actions de conservation des ressources génétiques végétales (JAIN, 1977) et animales (MOLENAT et VERRIER, 1989) sont depuis longtemps engagées. Ce type d'action devient nécessaire dans le cas des espèces de poissons en raison du développement de l'élevage et des repeuplements : à partir des valeurs d'hétérozygotie et de distances génétiques observées chez la truite commune, il est possible de montrer que la substitution des souches domestiques aux populations naturelles conduit à une perte de variabilité génétique supérieure à 50 % (fig. 6, 3^e chapitre) sur les seuls bassins hydrographiques français. Chez les mammifères et oiseaux domestiques, l'identification des races locales à préserver est basée sur des caractères zootechniques ou des marqueurs mendéliens (par exemple, coloration de la robe). Nous proposons ici un schéma de conservation de la diversité génétique de la truite commune basé sur des critères électrophorétiques, seules données génétiques actuellement disponibles. Ceci n'exclut pas la prise en compte de certaines caractéristiques phénotypiques ou environnementales. Ces données permettent de définir, d'une part, les sous-espèces ou "races géographiques" qu'il convient de protéger, d'autre part, les populations indemnes de repeuplement qui seraient retenues au sein de ces "races". Cette stratégie d'échantillonnage sera beaucoup plus efficace qu'un tirage aléatoire si, à une plus grande diversité électrophorétique, correspond une variabilité génétique plus élevée. Cette relation peut être recherchée soit sur la variabilité intrapopulation (valeur du taux d'hétérozygotie comme prédicteur de la variabilité moyenne intrapopulation; cf. CHAKRABORTY, 1987), soit sur la variabilité moyenne interpopulation (relation entre variabilité électrophorétique et variabilité moyenne interpopulation). Ces deux aspects n'ont pas été étudiés de façon très rigoureuse chez les salmonidés. Il semble toutefois légitime de penser qu'il existe, chez ces espèces, un lien entre différenciation électrophorétique et variabilité interpopulations dans la mesure où les regroupements de populations en sous-espèces géographiques ou espèces, sur la base de caractères morphologiques, ont été généralement confirmés par électrophorèse (LOUDENSLAGER et GALL, 1980; SMITH, 1981; STONEKING *et al.*, 1981; LEARY *et al.*, 1987).

Trois sous-unités géographiques (méditerranéenne continentale, atlantique et corse) peuvent être reconnues à partir des données électrophorétiques obtenues sur les populations françaises de truite commune. Il est nécessaire de conserver plusieurs populations au sein de chacune de ces sous-unités (ou sous-espèces) pour tenir compte de la diversité observée dans ces sous-unités (elle peut être importante comme dans le cas du groupe atlantique) et de celle qui échappe à l'analyse électrophorétique. Dans le cas de la sous-unité géographique regroupant le bassin rhodanien et les fleuves côtiers méditerranéens, le choix de ces populations peut être fait au hasard car celles-ci forment un ensemble électrophorétique très homogène*. Par contre, il serait préférable de préciser la structure génétique des populations corses et atlantiques avant d'établir un plan de conservation pour les zones correspondantes. La conservation des ressources génétiques ne consiste pas uniquement à préserver la variabilité totale de l'espèce; elle doit aussi assurer le maintien de la diversité entre populations. La meilleure "structure" de conservation est évidemment le milieu d'origine des populations retenues. Ces "sanctuaires génétiques" devront vraisemblablement être choisis en tête de bassin pour être aussi peu exposés que possible aux effets des repeuplements réalisés sur celui-ci. S'il est évidemment nécessaire de maintenir ces sanctuaires à l'abri des repeuplements, leur exploitation par pêche reste possible (cf. II, 1 pour l'effet de la pêche

*une dizaine de sites protégés pourrait suffire; il faut évidemment exclure de ce choix certaines populations périphériques de type atlantique qui semblent avoir été rattachées au domaine méditerranéen par capture hydrographique (cf. 3^e chapitre, II, 2) ainsi que celles qui ont été "contaminées" par le repeuplement.

sur la diversité génétique d'une population). Un conservatoire de gène constitué de stocks sauvages maintenus en pisciculture peut être aussi envisagé (cf. II,2), mais en complément à la conservation dans le milieu naturel.

II. PROPAGATION ET MAINTIEN DE POPULATIONS ADAPTÉES

Les populations naturelles de salmonidés sont régulièrement exposées à deux types d'interventions : la pêche et le repeuplement. Nous examinerons dans cette partie quels peuvent être leurs effets sur la diversité génétique et la valeur sélective de ces populations et, le cas échéant, les solutions disponibles pour minimiser ces effets.

1. Effets de la pêche

Celle-ci peut, en théorie, réduire la diversité d'une population, soit par dérive génétique, soit par sélection.

La perte de variabilité par dérive génétique est inversement proportionnelle à l'effectif efficace, N_e , de la population (cf. chapitre suivant pour une définition de N_e). Dans une population naturelle, ce terme dépend du nombre total de géniteurs, de la sex-ratio, de la variance de la taille des familles, du degré de chevauchement entre générations et du taux de migration*. Ces paramètres sont difficiles, voire impossibles, à estimer sur les stocks naturels de salmonidés. L'importance de la dérive génétique locale sur la diversité des stocks peut néanmoins être appréciée à partir de la différenciation génétique entre de nombreux échantillons provenant de populations d'un même bassin hydrographique. Si cette différenciation est faible sur un bassin relativement vaste, il est possible de conclure que l'exploitation des stocks n'a pas provoqué de dérive génétique. C'est ce que l'on peut déduire d'un bon nombre d'études portant sur la microdifférenciation des peuplements de salmonidés (ALTUKHOV *et al.*, 1975; ALLENDORF, 1975; CROZIER, 1983; CAMPTON et UTTER, 1987). Par contre, une forte différenciation ne pourra pas être interprétée puisqu'elle peut résulter d'une dérive génétique naturelle et/ou d'une sélection.

Un effet sélectif de la pêche a parfois été invoqué pour expliquer la réduction des valeurs moyennes de caractéristiques telles que la vitesse de croissance, la taille ou l'âge à la maturité sexuelle (cf. NELSON et SOULÉ, 1987) chez certaines espèces de salmonidés. Ces conclusions sont peu convaincantes car les effets génétiques, s'ils existent, ne peuvent pas être dissociés des effets environnementaux dans le cas de données recueillies directement dans le milieu naturel. D'un point de vue théorique, l'effet moyen de la sélection sur les fréquences alléliques observées dans une population panmictique devient très faible lorsque les caractères sélectionnés sont sous le contrôle d'un nombre important de locus, ce qui est sans doute vrai dans la plupart des cas. Ce phénomène est illustré avec un modèle simple dans le cas d'une pression de pêche de 50% (fig. 1). Il faut, en outre, tenir compte de la migration qui, comme dans le cas de la dérive génétique, contrebalance les effets de la sélection. En fait, le principal effet de la sélection sur un caractère quantitatif est l'apparition d'un déséquilibre d'association de gènes présents à des locus différents (FALCONER, 1989). Ce déséquilibre se traduit par une réduction de la variabilité génétique du caractère, mais cette réduction est provisoire et disparaît progressivement dès que la sélection cesse.

En fin de compte, il nous paraît légitime de considérer que les effets de la pêche sur la diversité génétique des stocks sont minimes et réversibles, ce qui n'exclut pas la mise en place d'une réglementation.

2. Le choix des souches de repeuplement

Actuellement, les repeuplements sont exclusivement réalisés à partir de souches dont la domestication a débuté il y a un siècle environ et qui sont probablement entretenues en pisciculture sans infusion de "gènes sauvages" depuis de nombreuses générations. Cette pratique est satisfaisante lorsqu'il s'agit de déversements "à court terme", sans interaction avec des populations locales, mais soulève des objections dans le cas de repeuplements à effets durables. La principale critique avancée s'appuie sur l'idée que ces souches sont devenues peu adaptées au milieu naturel et réduisent la valeur sélective des populations autochtones lorsqu'une introgression se produit. Il est important de réaliser qu'il s'agit d'une hypothèse et qu'aucune donnée démontrant sérieusement une quelconque supériorité des souches locales sur les stocks introduits n'est pour l'instant acquise. Nous avons rappelé (chapitre 1) que la diversité génétique d'une espèce évoluait et se structurait sous l'action de la sélection et de facteurs aléatoires, en particulier la dérive génétique. La différenciation génétique observée entre souches domestiques et naturelles de truite commune n'est donc pas nécessairement le reflet d'une sélection et ne peut être tenue comme une preuve de la supériorité adaptative des populations locales sur les souches domestiques en milieu naturel. Par

*Il suffit de retenir que la dérive ne dépend pas directement du taux d'exploitation, mais de l'effectif résiduel participant à la reproduction.

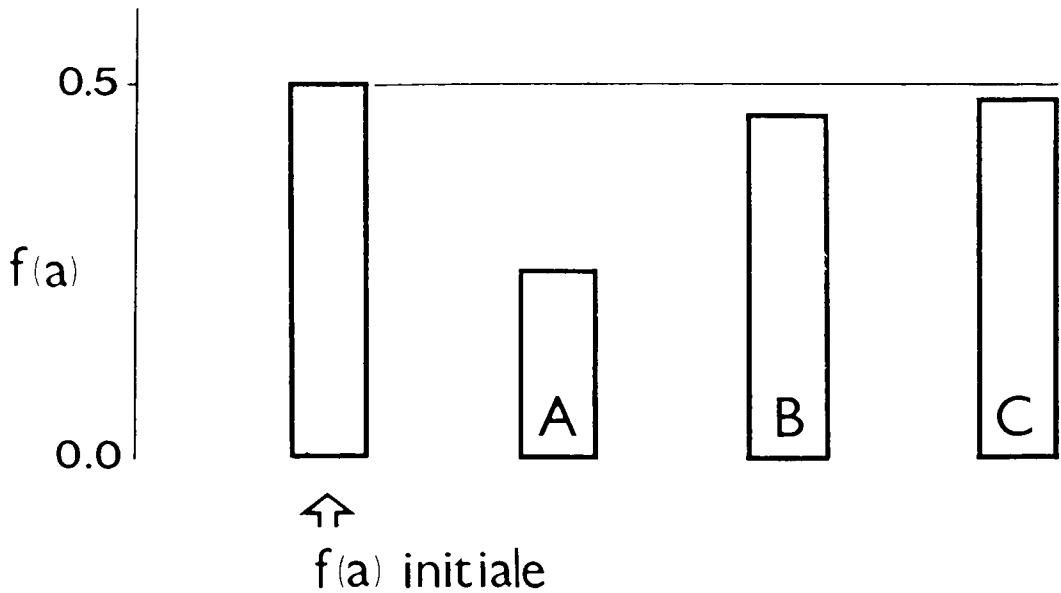


figure 1 : Évolution des fréquences alléliques au cours d'une génération dans une population soumise à une pression de pêche sélective. Nous avons retenu ici un modèle de sélection sans dominance affectant n locus de manière identique. Chaque locus est polymorphe pour deux allèles a et A . La figure donne l'évolution de la fréquence, $f(a)$, de l'allèle contresélectionné, a . La fréquence initiale de cet allèle est de 0,5 et la population est supposée être en équilibre de Hardy-Weinberg. La pression de pêche est de 50%. Trois cas sont considérés : $n = 1$ (A), $n = 5$ (B), $n = 10$ (C). Les coefficients de sélection (S ; cf. annexe 1) sont de 1, 0,26, 0,13 pour 1, 5 et 10 locus respectivement. Des valeurs aussi élevées sont peu probables et la sélection doit avoir, en réalité, beaucoup moins d'effets sur les fréquences alléliques (cf. annexe 1 pour plus de détails sur le modèle).

figure 1 : Evolution of allele frequencies in a panmictic population under selective fishing pressure (p). The model assumes selection without dominance affecting n loci identically. Each locus is polymorphic for two alleles, a and A and selection is against a . Three cases are considered : $n = 1$ (A), $n = 5$ (B) and $n = 10$ (C); in each case, the initial frequency of a and the fishing pressure (p) are 0.5 (see annex 1 for additional comments).

ailleurs, rien ne prouve que celles-ci ont subi une quelconque évolution sélective au cours de leur domestication. Enfin, la faible efficacité des repeuplements observés dans un certain nombre de cas (FAHY, 1989; ce numéro, chapitre 2) n'est pas nécessairement due à des facteurs génétiques, mais peut être simplement liée aux techniques de repeuplement.

Il est toutefois préférable de rechercher des stratégies de repeuplement qui permettent d'éviter ou de minimiser les risques précédemment évoqués. Une solution très simple et acceptable d'un point de vue génétique consiste à transplanter directement des sujets sauvages, en pratique des descendants issus de géniteurs prélevés dans le milieu naturel. Cette formule ne permet d'effectuer des repeuplements importants que si la fécondité des femelles sauvages est élevée, ce qui n'est pas le cas pour la plupart des populations naturelles de truite commune.

Pour contourner les difficultés d'approvisionnement en œufs sauvages, une stratégie basée sur l'utilisation de "demi-sang", c'est-à-dire de descendants issus de femelles domestiques et de mâles sauvages a été souvent proposée. Cette stratégie ne résout aucun des problèmes que peut poser le repeuplement, à moyen ou long terme, s'il existe des différences adaptatives entre souches domestiques et locales en faveur de ces dernières dans le milieu naturel. En effet, dans ce cas, l'apport de gènes domestiques par les demi-sang dans la population autochtone réduira durablement la valeur adaptative de celle-ci, et ce, à des vitesses pas nécessairement plus lentes qu'en cas d'introduction de sujets domestiques purs. C'est finalement lorsqu'il n'y a pas de différence entre souches domestiques et naturelles que la stratégie du demi-sang peut être admise, cas où elle ne présente, sur le plan pratique, que des inconvénients par rapport à l'utilisation de souches domestiques.

Il n'existe, dans l'immédiat, que deux stratégies alternatives aux repeuplements par souches domestiques et permettant, à la fois, de soutenir artificiellement les effectifs des repeuplements

naturels et d'offrir une certaine garantie de maintien de leur valeur sélective: (1) une stratégie de "repeuplement régionalisé" basée sur l'utilisation de souches sauvages captives constituées à partir de souches locales et entretenues en pisciculture, (2) l'utilisation de souches triploïdes stériles.

a. Utilisation de souches sauvages captives

Le schéma général de constitution et d'entretien d'une souche captive est présenté sur la figure 2. La souche sauvage captive étant destinée au repeuplement d'un bassin hydrographique bien défini, les géniteurs fondateurs pourront provenir de différents sites appartenant à ce bassin. Les sites de prélèvement devront évidemment être indemnes de repeuplement. Le chapitre suivant présente les règles à respecter pour prélever une proportion élevée de la diversité génétique dans chaque population d'origine. Un échantillon de 10 mâles et 10 femelles par site, correspondant à 95% ou plus de la diversité présente sur le site, devrait être suffisant. Le mélange de géniteurs provenant de populations différentes, mais modérément différenciées, ne devrait pas engendrer de problème particulier. Les études de croisements expérimentaux ou de peuplements naturels issus d'introgression entre populations, sous-espèces, voire espèces, de salmonidés indiquent, en effet, que les phénomènes d'incompatibilité génétique ne commencent à se manifester qu'à des niveaux de différenciation génétique nettement supérieurs à ceux que nous avons trouvés chez la truite commune (CHEVASSUS, 1979; BUSACK et GALL, 1981; FERGUSON *et al.*, 1985; GYLLENSTEN *et al.*, 1985; CHEVASSUS ce numéro). Ainsi, dans le cas des populations de bassins tributaires du lac Léman qui présentent un taux de différenciation négligeable (< 5‰), il paraît justifié de constituer, à partir de géniteurs provenant des différents tributaires, une souche captive synthétique destinée au repeuplement de cette zone. Une stratégie moins conservatrice basée sur l'utilisation d'une seule souche pour l'ensemble du bassin rhodanien est aussi envisageable.

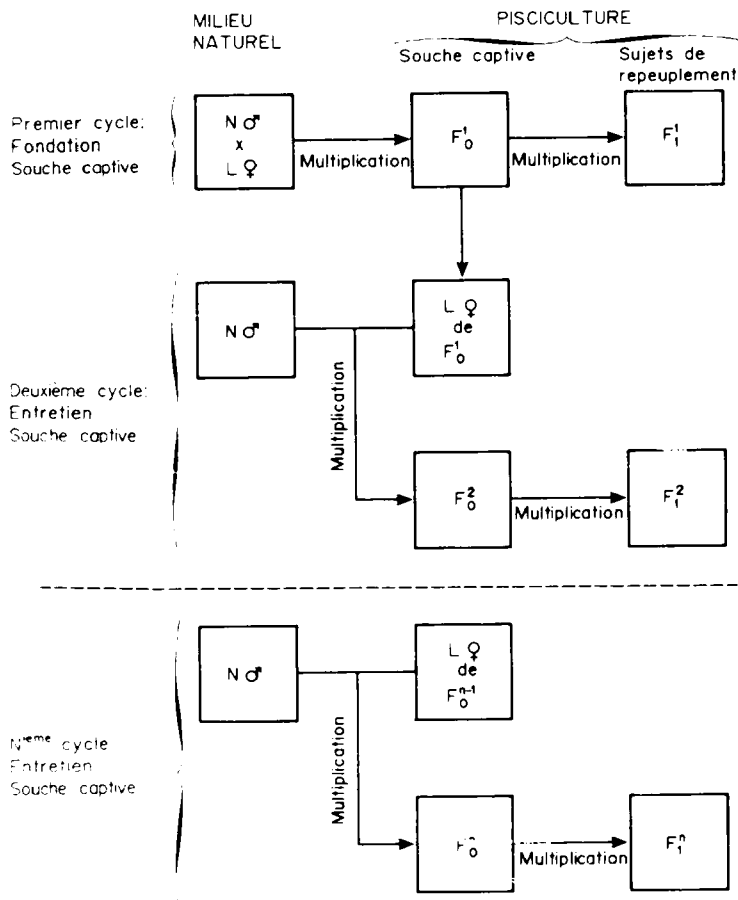


figure 2 : Schéma de constitution et d'entretien d'une souche sauvage captive destinée au repeuplement. Le taux d'introduction de géniteurs sauvages par génération (M dans le texte) est ici égal à $N/(N + L)$.

figure 2 : Foundation and management of a captive wild population. The migration rate per generation, termed M in the text, is given by $N/(N + L)$.

Les descendants issus des géniteurs sauvages fondateurs constituent le cheptel de géniteurs sauvages "captifs" (F_0^n , figure 2) dont les produits (F_1^n figure 2) sont les sujets de repeuplement. La population captive doit satisfaire à deux critères essentiels: d'une part, posséder une bonne productivité numérique (production d'une quantité importante de F_1^n destinés au repeuplement), d'autre part, ne pas se différencier du stock sauvage par dérive génétique et/ou sélection et ne pas évoluer vers un type génétique inadapté au milieu naturel.

La productivité numérique de la souche captive dépend du nombre et de la fécondité des femelles sauvages fondatrices dont nous savons qu'elle est généralement faible, et surtout des taux de survie et de fécondité des femelles sauvages captives. Des études comparatives des taux de survie et croissance de souches domestiques et naturelles de truite commune, ainsi que de croisements entre celles-ci, ont toujours montré que des différences, essentiellement d'origine génétique, s'établissent dès le début de l'alimentation en faveur des souches domestiques et deviennent parfois considérables (MAISSE *et al.*, 1983 ; GUYOMARD et CHEVASSUS, 1985 ; figure 3). Des techniques particulières d'élevage devront donc être développées pour que des performances d'élevage correctes puissent être atteintes. Nous avons pu montrer que, dans des conditions d'incubation sur substrats rugueux qui améliorent les performances précoces (KRIEG *et al.*, 1989) et de faibles densités, la survie et la croissance d'une souche sauvage pouvaient être très satisfaisantes après le début de l'alimentation (GUYOMARD, résultats non publiés). Même si certaines inconnues subsistent (taux de survie jusqu'au stade reproducteur, taux de fécondité), ces résultats suggèrent que, moyennant certaines contraintes zootechniques supplémentaires, le cycle biologique d'une souche sauvage doit pouvoir être bien maîtrisé.

Les effets de la dérive génétique et de la sélection dans la population captive peuvent être considérablement réduits si, à chaque génération, on utilise une certaine proportion de géniteurs provenant de la population sauvage d'origine pour entretenir la souche captive.

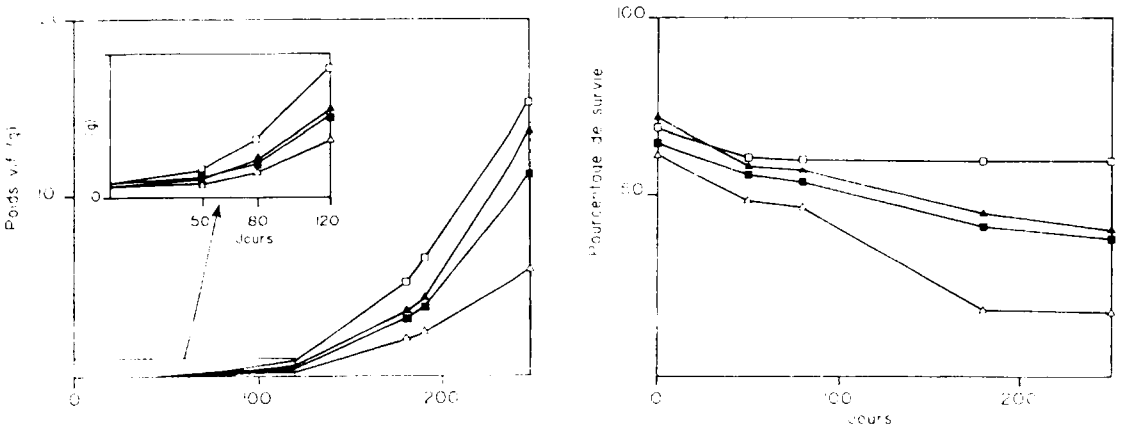


figure 3 : Comparaison des taux de survie et de la croissance en pisciculture d'une souche sauvage, d'une souche domestique et de leurs croisements réciproques montrant que l'infériorité des performances d'élevage d'une souche sauvage (souche Elorn ; a8 sur la figure 3, chapitre 3) par rapport à une souche domestique est essentiellement due à des facteurs génétiques. □ : ♀ domestique x ♂ domestique ; ■ : ♀ domestique x ♂ Elorn ; ▲ : ♀ Elorn x ♂ domestique ; △ : ♀ Elorn x ♂ Elorn. Dix mâles et 10 femelles ont été utilisés pour produire chaque groupe. Les performances de croissances ont été mesurées à densités égales.

figure 3 : Comparison of survival and growth of a wild strain (Elorn ; a8 on figure 3 ; chapter 3), a domesticated strain and their two reciprocal crosses in conventional hatchery conditions. The results show that the lower performances of the wild strain originate from genetic factors essentially. Recent results show that the wild strain performances can be improved with more sophisticated breeding conditions (artificial substrate, lower density). Ten males and 10 females were used to produce each group. Densities were periodically equalized.

Considérons d'abord l'effet de la dérive génétique en l'absence de sélection. L'importance de la dérive génétique est généralement mesurée par F (qui correspond en fait au coefficient de consanguinité de la population ; pour une définition plus précise cf. FALCONER, 1989). Lorsque les fréquences alléliques à un locus n'ont pas varié par rapport aux fréquences d'origine, $F = 0$; lorsque la dérive génétique a conduit à la fixation pour un allèle, $F = 1$. L'évolution de ce coefficient dépend de deux paramètres : la taille efficace de la population, N_e , et le taux d'introduction de géniteurs sauvages par génération, M . La figure 4 montre l'évolution de F au cours de générations pour différentes valeurs de M et N_e fixé à 100, sous l'hypothèse que les fréquences alléliques sont stables dans la population sauvage d'origine. F atteint en quelques générations une valeur d'équilibre. Cette valeur est peu élevée même lorsque le nombre de géniteurs introduits est faible. Si $N_e = 100$, l'introduction de 5 mâles sauvages ($M = 0,05$) maintient F en deçà de 0,05. Si la génération n de géniteurs sauvages captifs (F_0^n) est fondée à partir de 50 femelles provenant de la génération $n - 1$ de géniteurs captifs ($F_0^{n-1} = 1$) et de 50 mâles prélevés dans le milieu naturel ($M = 0,5$), la dérive génétique par rapport à la population d'origine devient négligeable.

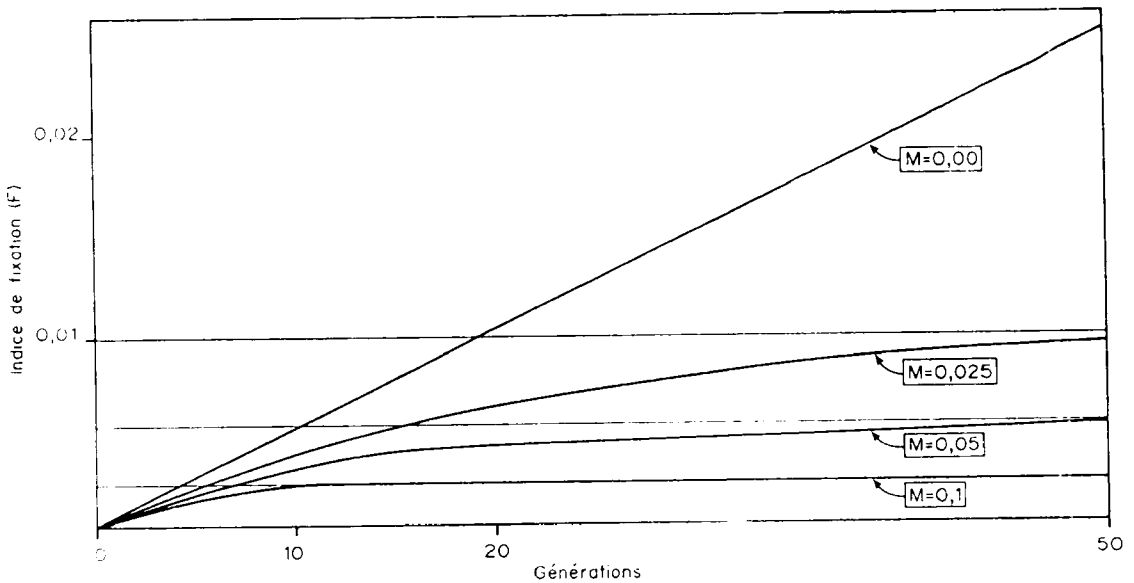


figure 4 : Évolution de l'index de fixation (F) dans une population captive pour différentes valeurs de M (cf. figure 2) et un effectif efficace fixé à 100. Les fréquences alléliques sont supposées stables dans la population sauvage.

figure 4 : Evolution of the fixation index (F) in a captive population for different values of M (cf. figure 2) and $N_e = 100$. The allele frequencies are assumed to be stable in the wild population.

Sous l'hypothèse d'une absence de dérive génétique, il est très simple de connaître les fréquences géniques d'équilibre (q_e) atteintes par la population captive et la génération destinée au repeuplement sous l'effet de la sélection. Nous avons déterminé ces fréquences dans le cas d'une sélection sans dominance pour différentes valeurs du taux d'introduction de géniteurs sauvages M et du coefficient de sélection S (fig. 5). Il apparaît que la variabilité présente au locus considéré n'est jamais perdue et que q_e converge très rapidement vers la fréquence initiale q_0 , lorsque le rapport M/S s'accroît. Pour $M = 0,5$ (cas où, par exemple, tous les mâles proviennent du milieu naturel et sont en nombre égal à celui des femelles) et $S = 0,5$, l'écart entre q_0 et q_e ne dépasse pas 15 % dans la population de géniteurs captifs et 30 % chez les sujets destinés au repeuplement. Des conclusions analogues auraient été obtenues avec d'autres modèles. Il est évident que les coefficients de sélection sont en général très inférieurs à 0,5 et que le degré de différenciation génétique entre la souche captive et la population d'origine sera négligeable pour des valeurs élevées de M ($M = 0,5$ paraît satisfaisant). Il est facile de montrer, à partir des fréquences d'équilibre, que la valeur sélective en milieu naturel de la génération destinée au repeuplement diffère peu, à chaque locus pris séparément, de celle de la population d'origine, quel que soit le modèle sélectif envisagé. Cependant, il n'est pas exclu que l'accumulation de ces petits effets à de nombreux locus se traduise par

une réduction importante de la valeur sélective des sujets de repeuplement. Ce risque pourra être considérablement minimisé si l'on parvient à obtenir des taux de survie élevés et à réduire les différences de fécondité entre géniteurs captifs. Si ces conditions n'étaient pas correctement remplies, une seconde solution pour lutter contre les effets de la sélection pourrait consister à reconstituer périodiquement la souche captive à partir de géniteurs mâles et femelles sauvages ($M = 1$), par exemple, toutes les cinq générations. Enfin, ces problèmes doivent être relativisés dans la mesure où ils se posent avec une plus grande acuité avec les souches domestiques actuellement utilisées.

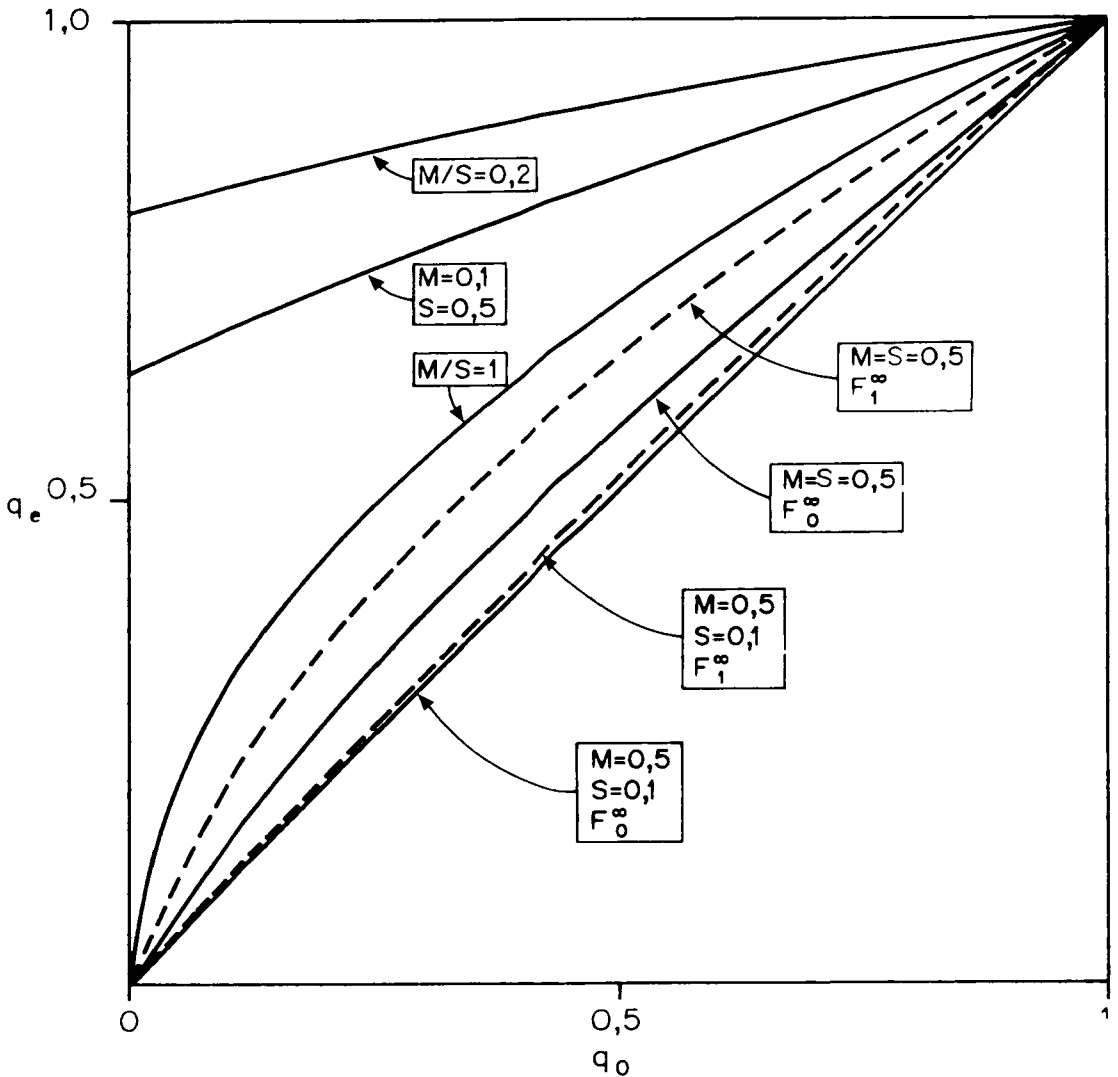


figure 5 : Fréquences d'équilibre (q_e) atteintes par un allèle soumis à une sélection positive sans dominance (coefficient de sélection = S) dans une population captive entretenue selon le schéma présenté figure 2 en fonction de la fréquence dans la population sauvage, q_0 , supposée constante (cf. annexe 2 pour plus de détails sur le modèle). Pour des valeurs faibles de S et M , q_e ne dépend que de M/S et de q_0 . Pour les valeurs fortes de S , les fréquences q_e dans la souche captive F_0^{oo} , trait plein) et chez les sujets de repeuplements (F_1^{oo} trait discontinu) diffèrent légèrement. Pour $q_0 = 0$, q_e est toujours égale à 0.

figure 5 : Equilibrium allele frequency under a positive selection with no dominance (selection intensity = S) in a captive population maintained as described in figure 2 as a function of the frequency, q_0 , in the wild population. q_0 is assumed to be constant. When M and S are small, q_e depends on M/S and q_0 only. For high values of S , q_e are slightly different in F_0^{oo} and F_1^{oo} . Additional explanations are given in annex 2. For $q_0 = 0$, $q_e = 0$.

b. Utilisation de souches triploïdes stériles.

La production de souches triploïdes est réalisable chez les poissons, soit par suppression de la deuxième division de méiose de l'ovule, soit par inhibition de la première mitose de l'embryon (fig. 6 ; cf. fig. 1, 1^{er} chapitre). Dans le premier cas, la triploïdie est due au fait que le génome des embryons obtenus est constitué de 2n chromosomes provenant de la mère et n chromosomes provenant du père. La seconde voie permet tout d'abord d'obtenir des individus tétraploïdes puisque les chromosomes dupliqués au moment de la première mitose ne sont pas séparés. Ces individus tétraploïdes sont fertiles et produisent essentiellement des gamètes équilibrés (CHOURROUT *et al.*, 1986 ; CHOURROUT et NAKAYAMA, 1987). Si, par exemple, des ovules de femelles diploïdes normales sont fécondés par du sperme de mâles tétraploïdes, les descendants obtenus sont triploïdes. Ces deux méthodes dont nous soulignons le caractère totalement inoffensif pour l'environnement et l'homme permettent de produire des populations presque entièrement triploïdes. Chez les salmonidés, ces triploïdes sont siériles (QUILLET *et al.*, 1988). Relâchés en milieu naturel, ils présenteront

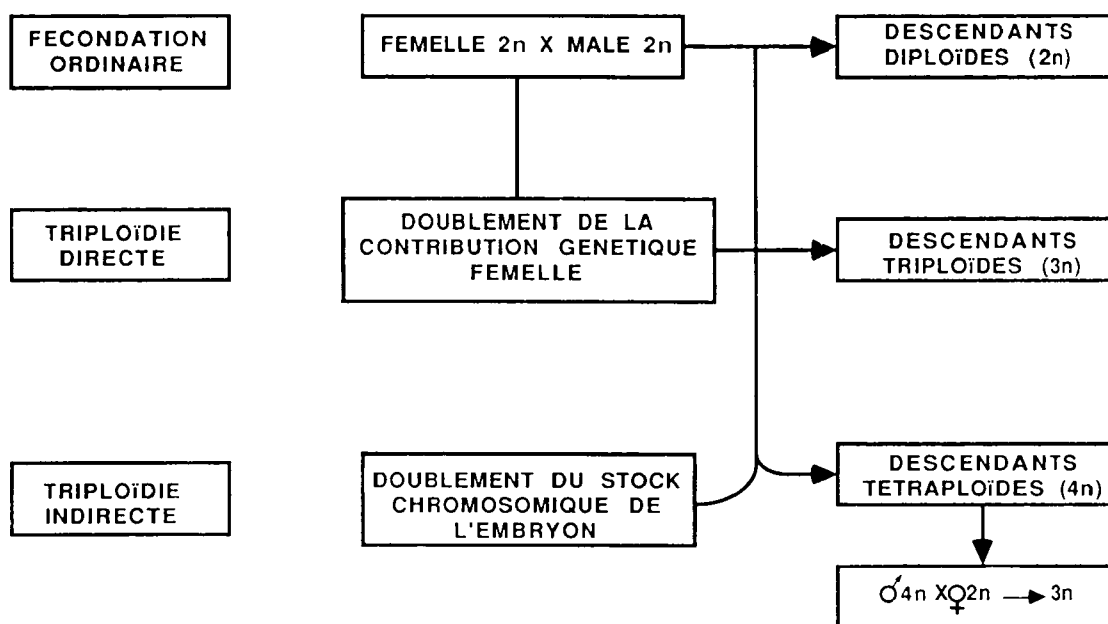


figure 6 : Voies de production de descendance triploïdes par manipulations chromosomiques chez les poissons (cf. CHOURROUT, 1988, pour le détail des méthodes utilisées).

figure 6 : Chromosome manipulation procedures resulting in production of triploid progeny in fish (for methods, see CHOURROUT, 1988).

l'avantage de ne pas pouvoir se reproduire et leurs interactions avec les peuplements autochtones se limiteront à une éventuelle compétition territoriale. Jusqu'à présent, cette stratégie n'a pratiquement pas été explorée et les performances des triploïdes en milieu naturel ne sont pas connues. L'utilisation de souches triploïdes stériles est pourtant tout à fait concevable en complément de celle des souches sauvages captives si celles-ci ne permettent pas de satisfaire la demande sur le plan quantitatif (ce qui est probable). Elle constitue également un bon moyen d'introduire une souche ayant des caractéristiques particulières (si la triploïdisation n'affecte pas celles-ci) sans menacer l'intégrité génétique des peuplements autochtones.

CONCLUSIONS

Les résultats issus des études de génétique des populations réalisées sur la truite commune permettent d'envisager l'expérimentation d'une stratégie de gestion des ressources génétiques des peuplements naturels basée sur deux volets : d'une part, la création de "sanctuaires génétiques", d'autre part, l'utilisation de souches de repeuplement affectant le moins possible la valeur sélective des populations locales. Il nous paraît utile de terminer en soulignant trois points. Premièrement, il

est illusoire de chercher à protéger la diversité génétique et à maintenir la valeur sélective des peuplements naturels si leur environnement se dégrade ; la première des interventions doit être la protection du milieu. Deuxièmement, la constitution de nouvelles souches sauvages captives ou triploïdes stériles n'est pas un plaidoyer en faveur d'un repeuplement intensif et systématique. Les décisions de repeuplements devraient s'appuyer sur un ensemble de critères établis à partir d'études relatives à la dynamique des stocks et à la capacité biotique des milieux. Troisièmement, les solutions que nous proposons cherchent à atteindre, avec les méthodes actuellement disponibles, deux objectifs qui sont la protection de la diversité génétique et le maintien de la valeur sélective des peuplements naturels. On ne peut exclure que des techniques telles que la cryopréservation associées à l'androgénèse* constituent dans l'avenir des solutions alternatives, ou du moins complémentaires, pour préserver la diversité génétique des espèces et/ou produire des souches de repeuplement. De même, les modes ou critères d'exploitation du milieu naturel peuvent changer et la substitution aux populations locales de souches plus intéressantes d'un point de vue récréatif ou commercial peut être souhaitée. La gestion génétique des stocks naturels devra tenir compte de cette évolution des méthodes et des objectifs.

Annexe 1

Le modèle utilisé pour décrire l'effet sélectif de la pêche suppose que la pression de pêche p affecte n locus de façon identique telle que $p = [(1-S) faa + (1-S/2) faA + fAA]_n$; faa , faA et fAA sont les fréquences initiales des génotypes aa , aA et AA dont les valeurs sélectives sont respectivement $1-S$, $1-S/2$ et 1 . A partir de ce modèle, on peut déterminer S pour diverses valeurs de p et de n , puis la nouvelle fréquence de a à l'un des locus après sélection.

Annexe 2

Dans le modèle choisi, nous considérons une sélection sans dominance s'exerçant sur la génération F_0^n au cours d'un cycle allant de la fécondation produisant cette génération à celle produisant F_{n+1}^n . Si l'allèle favorisé par cette sélection est a , les valeurs sélectives de aa , aA et AA seront donc respectivement 1 , $1-S/2$ et $1-S$. La fréquence de a dans les gamètes provenant des géniteurs F_0^n sera alors égale à $q_n [1-S (1-q_n)/2] / [1-S (1-q_n)]$ où q_n désigne la fréquence de a dans F_0^n juste après la fécondation. Si M désigne la proportion de gamètes de géniteurs sauvages introduits à chaque génération et q_0 , la fréquence de a dans la population sauvage, la fréquence q_{n+1} dans la génération F_{n+1}^n est donnée par :

$$q_{n+1} = Mq_0 + q_n (1-M) [1-S (1-q_n)/2] / [1-S (1-q_n)].$$

Nous avons supposé une sélection indentique entre F_0^n et F_1^{n+1} .

REMERCIEMENTS

Les figures 2, 3, 4 et 5 ont été réalisés par J. GALLÉ (I.N.R.A.).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLENDORF F.W., 1975. Genetic variability in a species possessing extensive gene duplication : genetic interpretation of duplicate loci and examination of genetic variation in populations of rainbow trout. Ph. D. thesis, University of Washington, Seattle, 98 p.
- ALTUKHOV Yu P., SALMENKOVA E.A., KONOVALOV S.M., PUDOVKINA I., 1975. Stationary distribution of the frequencies of lactate dehydrogenase and phosphoglucosmutase genes in a system of subpopulations of a local fish stock of *Oncorhynchus nerka*. I. Stability of a stock over generations with simultaneous variability of the component subpopulations. *Genetica*, 11, 44-53. (en russe).
- 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 (*Salmo clarki clarki*) in two Puget Sound Streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 110-119.
- CHAKRABORTY R., 1987. Biochemical heterozygosity and phenotypic variability of polygenic traits. *Heredity*, 59, 19-28.

*l'androgénèse consiste à fertiliser un ovule dont les chromosomes maternels ont été préalablement détruits par irradiation. Le génome des individus androgénétiques a donc une origine exclusivement paternelle. Pour être viables, ces individus doivent être diploïdes. Cette diploïdie peut être directement obtenue si l'on utilise du sperme de mâles tétraploïdes.

- CHEVASSUS B., 1979. Hybridization in salmonids: results and perspectives. *Aquaculture*, 17, 113-128.
- CHOURROUT D., 1988. Induction of gynogenesis, triploidy and tetraploidy in fish. ISI atlas of science: Animal and plant sciences section, 61, 65-70.
- CHOURROUT D., CHEVASSUS B., KRIEG F., HAPPE A., BURGER G. and RENARD P., 1986. Production of second generation triploid and tetraploid rainbow trout by mating tetraploid males and diploid females - Potential of tetraploid fish. *Theor. Appl. Genet.*, 72, 196-206.
- CHOURROUT D., NAKAYAMA I., 1987. Chromosomes studies of tetraploid female rainbow trout. *Theor. Appl. Genet.*, 74, 687-692.
- CROW J.F., KIMURA M., 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York, 591 p.
- CROZIER W.W., 1983. Population biology of Lough Neagh brown trout (*Salmo trutta* L.). Ph.D. THESIS. The Queen's University, Belfast, 478 p.
- FAHY E., 1989. Conservation and management of brown trout, *Salmo trutta*, in Ireland. *Freshwater biol.*, 21, 99-109.
- FALCONER D.S., 1989. Introduction to quantitative genetics. Longman scientific and technical, Harlow, England, 438 p.
- FERGUSON M.M., DANZMANN R.G., ALLENDORF F.W., 1985. Absence of developmental incompatibility in hybrids between rainbow trout and subspecies of cutthroat trout. *Bioch. Genet.*, 23, 557-570.
- GUYOMARD R., CHEVASSUS B., 1985. Recherche sur la génétique des populations de truite commune et de saumon atlantique. Compte rendu de contrat INRA-CSP, 15 p.
- 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.
- JAIN S.K., 1977. les ressources génétiques des plantes. *La recherche*, 8, 1.067-1.077.
- KRIEG F., GUYOMARD R., MAISSE G., CHEVASSUS B., 1989. Influence du génotype et du substrat sur la croissance et la survie au cours de la résorption vitelline chez la truite commune (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 311, 126-133.
- LEARY R.F., ALLENDORF F.W., PHELPS S.R., KNUDSEN K., 1987. Genetic divergence and identification of seven cutthroat trout subspecies and rainbow trout. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 116, 580-587.
- LOUDENSLAGER E.J., GALL G.A.E., 1980. Geographic patterns of protein variation and subspeciation in cutthroat (*Salmo clarki*). *Syst. Zool.*, 28, 27-42.
- MAISSE G., PORCHER J.P., NIHOARN A., CHEVASSUS B., 1983. Comparaison des performances en pisciculture d'un hybride intraspécifique (mâle sauvage x femelle domestique) et de la souche domestique chez la truite commune (*Salmo trutta* L.). Essais préliminaires d'implantation en ruisseau. *Bull. Fr. Piscic.*, 291, 167-181.
- MOLENAT M., VERRIER E., 1989. La gestion des ressources génétiques des espèces animales domestiques. Technique et Documentation, Lavoisier, Paris, 244 p.
- NELSON R., SOULE M., 1987. Genetic conservation of exploited fishes. In N. RYMAN and F. UTTER eds, Population genetics and fishery management, 345-368, University of Washington press, Seattle and London.
- QUILLET E., CHEVASSUS B., BLANC J.M., KRIEG F., CHOURROUT D., 1988. Performances of auto and allotriploids in salmonids. 1. Survival and growth in freshwater farming. *Aquat. Liv. Resour.*, 1, 29-43.
- SMITH R.C., 1981. Biochemical genetics and meristic analysis of populations of little kern river basin golden trout. Ph. D. thesis, University of Washington, Seattle, 65 p.
- STONEKING M., WAGNER D.J., HILBE BRAND A.C., 1981, Genetic evidence suggesting subspecific differences between Northern and Southern populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Copeia*, 810-819.