ALEVINAGE, POLLUTION ET CLOISONNEMENT DE L'ESPACE FLUVIAL DANS LES STRUCTURES GÉNÉTIQUES DES POPULATIONS DE POISSON : L'OMBRE COMMUN, *THYMALLUS THYMALLUS*, DANS LE RHÔNE AU NIVEAU DE LA SAVOIE.

H. PERSAT et R. EPPE

ESA CNRS 5023, Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves,
Bâtiment 403, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

RÉSUMÉ

L'analyse de la variabilité allozymique des populations d'ombre commun du Rhône savoyard et de ses affluents fait apparaître de fortes différences entre sites malgré leur proximité. La variabilité observée à l'intérieur des populations semble résulter de l'introduction de gènes étrangers par alevinage depuis de nombreuses années. Les différences entre populations résulteraient par contre d'une modulation de l'impact génétique de ces alevinages par les conditions environnementales. L'altération du milieu physique, son cloisonnement par les barrages, et une pollution ponctuelle majeure apparaissent les éléments déterminants de ces structures génétiques qui seraient ainsi entièrement le fait de l'homme.

STOCKING, POLLUTION AND RIVER NETWORK PARTITIONING IN THE GENETIC STRUCTURES OF FISH POPULATIONS : THE EUROPEAN GRAYLING, *THYMALLUS THYMALLUS*, ALONG THE RHONE RIVER SECTION BORDERING SAVOY, FRANCE.

ABSTRACT

Allozymic variability was examined in the European grayling populations from the River Rhone and its tributaries along the border of Savoy, France. Large differences appeared between these populations despite their vicinity. Within-population variability appeared to be mainly due to the introgression of foreign genes because of the stocking performed for many years. The between-population differences rather seem to be due to a regulation of the genetic impact of stocking by the environmental conditions. The deterioration of the physical conditions and the river bed partitioning by the dams, associated with a drastic pollution event, appeared to be the key factors of the genetic patterns observed. If so, these would be entirely man-made.

INTRODUCTION

L'ombre commun, espèce autochtone en France dans les bassins du Rhin, du Rhône et de la Loire (PERSAT *et al.*, 1978), a vu son aire de répartition naturelle se restreindre considérablement sous les effets conjugués de la pollution et surtout de l'aménagement des cours d'eau (PERSAT, 1977). Dans le bassin du Haut-Rhône, le déclin est spectaculaire et s'est traduit par un grand morcellement du peuplement, initialement continu (fig. 1) (PERSAT, 1996). Désormais, plusieurs îlots résiduels se retrouvent partiellement ou totalement isolés de leurs voisins. Dans l'espoir de compenser les pertes, les organismes gestionnaires ont procédé depuis le début des années soixante à des alevinages en ombres issus de souches étrangères, principalement de Bavière et de Scandinavie, et transitant par différentes piscicultures françaises tant publiques que privées (la plupart de ces opérations n'ayant pas été enregistrées avec précision, on ne peut en faire l'inventaire complet).

Ces événements sont susceptibles d'avoir modifié de différentes manières les caractéristiques génétiques originelles des populations natives : réduction de la diversité génétique globale de l'espèce par isolement, élimination des populations ancestrales, et/ou augmentation de la diversité génétique locale par introgression de gènes allochtones dans les génotypes locaux.

Afin d'évaluer l'importance des changements induits par l'altération du milieu et les alevinages, nous avons repris et complété les résultats des études génétiques ayant abordé à partir de 1985 certaines des populations d'ombre commun du secteur savoyard du Haut-Rhône (SOEWARDI, 1988 ; BELLIARD, 1990 ; EPPE, 1994).

Distribution naturelle vers 1900

Distribution actuelle

- Petites populations de viabilité douteuse

Figure 1
Evolution de la répartition de l'ombre commun dans le bassin du Haut-Rhône au cours du siècle écoulé (PERSAT, 1996).

Figure 1
Changes in the distribution area of grayling in the Upper Rhône river network during the last century (PERSAT, 1996).

Figure 2
Le réseau hydrographique du Haut-Rhône savoyard et ses populations d'ombre commun après aménagement.

Figure 2
The Upper Rhône river network section close to Savoy and its grayling populations after river development.

CADRE GÉOGRAPHIQUE ET HISTORIQUE

Le secteur d'étude correspond à la section du Rhône remaniée par les aménagements hydroélectriques de Chautagne et de Belley (fig. 2), soit environ 40 km de fleuve, et à deux affluents rive droite, le Séran et le Furans. Les aménagements sont du type barrage de dérivation, avec petite retenue en amont, dérivation du fleuve à travers un long canal d'amenée jusqu'à l'usine hydroélectrique proprement dite, puis, par un court canal de fuite, restitution au fleuve directement en tête de la retenue suivante. Grâce au maintien d'une petite alimentation (débit réservé) au niveau des barrages de dérivation et au non remaniement de l'ancien lit, les sections court-circuitées (8 km de long pour celle de Chautagne et 15 pour celle de Belley) conservent certaines des caractéristiques naturelles qui faisaient du Haut-Rhône une zone favorable à l'ombre commun. Elles hébergent de ce fait de petites populations résiduelles.

Les aménagements de Chautagne et de Belley ont été mis en service respectivement en 1980 et en 1981. Auparavant, dès le début des années cinquante, les barrages de Verbois, Chancy-Pougny, Génissiat et Seyssel avaient noyé sous leurs retenues tout le secteur amont, de Genève à Seyssel, éliminant ainsi les ombres sur près de 50 km et interrompant définitivement tout contact avec les populations situées encore plus en amont dans le bassin, la plus proche étant celle de l'Arve (affluent rive gauche). De plus, les vidanges triennales de ces retenues ont fortement amoindri le peuplement de salmonidés en aval de Seyssel (PLAGNAT et NISBET, 1958), au point même qu'en 1978, seuls les rares individus susceptibles d'avoir trouvé refuge dans quelques bras latéraux protégés du flot boueux ou dans les affluents ont eu une chance de survie (ROUX, 1984). Sur le secteur d'étude, seules les populations du Séran et du Furans sont restées relativement préservées, malgré plusieurs recalibrages du lit de ces cours d'eau et des endiguements. Toutefois, comme le Rhône mais à un moindre degré, ces rivières ont fait l'objet d'alevinages en ombres de diverses origines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'approche retenue pour l'étude génétique est l'analyse des allozymes par électrophorèse sur gel d'amidon. Le choix de cette technique tient à sa facilité de mise en oeuvre, à son coût réduit, et aussi au fait qu'au début de ces travaux les approches moléculaires étaient encore loin d'être démocratisées. Une vingtaine de systèmes enzymatiques ont été examinés, procurant une dizaine de locus polymorphes (BOUVET *et al.*, 1990). Seuls les six locus polymorphes dont la lecture posait le moins de problèmes ont été conservés pour l'analyse.

Pour avoir une idée de l'impact des alevinages, les analyses ont porté à la fois sur des échantillons de populations sauvages, et les souches de pisciculture disponibles sur le marché. L'étude porte sur huit populations, quatre sauvages, en provenance des deux sections court-circuitées du Rhône (Chautagne et Belley) et des deux affluents (Séran et Furans), et quatre de pisciculture, trois en provenance directe de l'étranger, Finlande, Autriche et Bavière (ces dénominations n'étant pas une garantie d'origine contrôlée), et une élevée en circuit fermé depuis près de 20 ans à la pisciculture CSP d'Augerolles (CARMIE *et al.*, 1985).

Les échantillons récoltés dans la nature l'ont été pour l'essentiel par pêche électrique. Toutefois, les faibles effectifs en présence n'ont permis de ne récolter la plupart du temps qu'un nombre limité de spécimens, sachant que la quantité de tissus requise pour ce genre d'analyse nécessitait de disposer de préférence de poissons d'au moins 20 cm. Toutefois, avec le temps, certaines populations ont pu être échantillonnées à plusieurs reprises, ce qui a permis à la fois de compléter les données et d'avoir un aperçu plus dynamique.

En fin de compte, l'analyse porte sur un total de 299 spécimens répartis dans 11 échantillons. Avec 6 locus polymorphes et deux allèles par locus, chaque individu peut être décrit par 12 variables correspondant à la fréquence absolue de chaque allèle dans son génome (celle-ci valant 2, 0 ou 1, selon que l'individu est respectivement homozygote pour

l'allèle en question, homozygote pour son variant, ou hétérozygote). Les données sont traitées à l'échelle des individus (tableau de 229 lignes par 12 colonnes) directement par Analyse Factorielle des Correspondances. Cette procédure permet de conserver un point de vue neutre quant aux appartenances respectives des individus aux différentes populations, et évite de privilégier l'une ou l'autre source de variabilité (inter ou intra populations) dans l'approche des résultats. Les analyses et leurs expressions graphiques ont été réalisées avec le logiciel ADE-4 (CHESSEL et DOLÉDEC, 1992). La validité des principaux résultats a été vérifiée à l'aide des tests statistiques classiques, tests F (WRIGHT, 1951 ; WEIR et COCKERHAM, 1984) et tests de permutation, à l'aide du logiciel GENETIX-2.0 (BELKHIR *et al.*, submitted).

Tableau I

Polymorphisme enzymatique des différentes populations d'ombre commun présentes ou susceptibles d'avoir été introduites dans le réseau hydrographique du Haut-Rhône savoyard : fréquences alléliques absolues, hétérozygoties (H) et indices de panmixie (Fis) pour les 11 lots considérés.

Table I

Allozymic polymorphism in the different grayling populations occurring or possibly introduced in the Upper Rhône river network bordering Savoy : absolute frequencies per allele, heterozygosity, and panmixy indice in each of the eleven samples examined.

		Locus		CK-1*		LDH-1*		PGDH-2*		GPI-4*		PGM-1*		PGM-2*		Hétérozygotie		
		Allèle		100	107	100	0	100	112	100	105	100	75	100	115	non biaisée		
Origines		Effectif														H	Fis multilocus	p
Pisciculture																		
Finlande	28	15	41	19	37	0	56	53	3	56	0	1	55	0.043	0.141	0.82		
Autriche	32	57	7	64	0	0	64	1	63	64	0	64	0	0.010	0.180	0.7		
Bavière	22	33	11	43	1	2	42	18	26	40	4	43	1	0.053	0.076	0.66		
Augerolles	92	96	88	135	49	36	148	146	38	165	19	92	92	0.097	0.103	0.99		
Haut-Rhône																		
Chautagne 88	15	3	27	8	22	18	12	30	0	15	15	8	22	0.087	0.005	0.39		
Chautagne 90-92	16	5	27	5	27	21	11	32	0	16	16	10	22	0.086	0.082	0.65		
Chautagne 93	15	3	27	9	21	11	19	30	0	14	16	2	28	0.076	-0.033	0.25		
Lucey 85	16	22	10	20	12	19	13	30	2	22	10	3	29	0.094	0.197	0.93		
Lucey 93	24	25	23	28	20	33	15	47	1	40	8	3	45	0.082	0.255	0.99		
Affluents																		
Séran 85	10	20	0	18	2	17	3	20	0	20	0	0	20	0.020	-0.098	0		
Furans 93	29	53	5	43	15	39	19	58	0	53	5	0	58	0.050	-0.194	0.7		

Cas non conformes à la loi de Hardy-Weinberg

RÉSULTATS

Les fréquences alléliques absolues par échantillon sont présentées dans le tableau I. Globalement, la loi de Hardy-Weinberg est respectée dans tous les échantillons pour l'ensemble des locus, à trois exceptions près :

- l'échantillon de Bavière présente deux homozygotes pour l'allèle PGM-1*75 mais aucun hétérozygote (Fis = 1,0 ; p < 0,001),
- l'échantillon d'Augerolles présente un fort déficit en hétérozygotes sur le locus PGM-2 (Fis = 0,4392 ; p < 0,001),
- et le même phénomène s'observe dans l'échantillon Lucey 93 avec le locus LDH-1 (Fis = 0,6691 ; p < 0,01) (LDH-1*0 correspond à un allèle à mobilité nulle avec les tampons usuels).

Par contre, les fréquences alléliques diffèrent sensiblement entre échantillons ou groupes d'échantillons.

Les résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances permettent d'illustrer clairement la situation. Les deux premiers axes factoriels rassemblent 64 % de la variabilité générale, et restituent à eux deux l'essentiel de l'information (fig. 3 A). Les graphes factoriels des allèles (fig. 3 B) et des individus à l'intérieur de chaque échantillon (fig. 3 C) permettent de mettre en correspondance les deux sources d'information.

Le plan factoriel des individus, décomposé par échantillon, permet de visualiser l'ensemble de la variabilité inter et intra échantillons. Chaque point correspond à un génotype multilocus précis, et est positionné au barycentre des coordonnées factorielles des allèles constituant ce génotype. Deux poissons porteurs du même génotype seront positionnés exactement au même endroit dans le plan factoriel, quelle que soit la population à laquelle ils appartiennent. La taille des points est proportionnelle au nombre d'individus porteurs du même génotype dans la population-échantillon considérée.

Cette représentation fait ressortir d'entrée deux types d'échantillons : ceux à nombreux points de petites tailles, c'est-à-dire peu d'individus identiques et donc forte diversité génotypique, et ceux à faible nombre de points et donc plutôt de grandes tailles, c'est-à-dire à faible diversité génotypique. Aux premiers, correspondent l'ensemble des échantillons du Haut-Rhône (Chautagne et Lucey) ($0.076 \leq H \leq 0.94$), plus la souche de pisciculture d'Augerolles ($H = 0.097$), aux seconds, les échantillons des deux affluents et les souches d'importation ($0.01 \leq H \leq 0.053$).

Le premier axe factoriel sépare fortement les poissons de Bavière et d'Autriche en positif (fig. 3 CA1,2) de ceux de Finlande en négatif (fig. 3 CA3) (indices de dissemblance, F_{st} Finlande/Autriche = 0.818, $p < 0.001$, et F_{st} Finlande/Bavière = 0.625, $p < 0.001$, hautement significatifs), tandis que l'échantillon d'Augerolles s'étale largement de part et d'autre de l'origine (fig. 3 CA4). Les poissons du bassin du Haut-Rhône se positionnent par contre presque tous en position négative sur cet axe, quelle que soit leur origine (fig. 3 CB, c, d).

Le deuxième axe factoriel ne fait pas ressortir de différences entre les souches de pisciculture, mais seulement leur variabilité interne qui une fois encore est maximale dans celle d'Augerolles ($H_{nb} = 0.097$). Par contre, il discrimine nettement les échantillons des deux affluents du Haut-Rhône, en négatif (fig. 3 Cc) (F_{st} Séran/Furans = 0.043, $p < 0.01$). Enfin, si les échantillons du Rhône court-circuité de Chautagne sont, malgré leur forte variabilité, assez largement en positif sur F2 (fig. 3 Cb), ceux du Rhône court-circuité de Belley (Lucey) s'en distinguent en présentant la plus forte variabilité observable sur cet axe (fig. 3 Cd) (F_{st} Chautagne 93/Lucey 93 = 0.192, $p < 0.001$).

L'expression de la dimension temporelle dans les deux secteurs du Haut-Rhône (fig. 3 Cb1,2,3 et D1,2) montre que les différences de profils génétiques entre ces deux secteurs restent globalement stables dans le temps (indices F_{st} Chautagne 88/Chautagne 93 = 0.0183 et F_{st} Lucey 85/Lucey 93 = 0.001 non significatifs). Elles ne résultent donc pas d'un artefact.

DISCUSSION

Malgré le petit nombre de systèmes polymorphes examinés, les analyses ont permis de faire apparaître une forte hétérogénéité entre les souches du commerce (F_{st} hautement significatifs), ce qui pouvait être attendu vues leurs origines éloignées, mais également entre les compartiments du petit hydrosystème fluvial que constitue le Haut-Rhône savoyard, ce qui l'était nettement moins.

La similitude entre les profils génétiques des échantillons de Bavière et d'Autriche correspond vraisemblablement à leur proximité biogéographique au sein d'un même bassin fluvial, celui du Danube. Cependant, leur indice de dissemblance ($F_{st} = 0.2137$) est hautement significatif ($p < 0.001$). Cela pourrait résulter d'un artefact. En effet, les deux spécimens de Bavière homozygotes pour l'allèle PGM-1*75 étant également hétérozygotes pour plusieurs

autres allèles rares dans cet échantillon, il semble que l'on ait affaire à des poissons d'une autre origine qui auraient été introduits accidentellement dans le stock en question. Comme il faut compter près de deux ans d'élevage en pisciculture pour obtenir une taille des individus correcte pour ce type d'analyse, les risques de mélange ne sont pas négligeables en cas d'élevage simultané de plusieurs souches. On ne peut non plus exclure une contamination dès le départ avec la fourniture d'un lot d'oeufs non homogène, la provenance exacte des oeufs restant sujette à caution.

L'origine géographique explique également le particularisme de l'échantillon finlandais. Quant à l'extrême variabilité de la souche d'Augerolles, elle tient simplement au fait que cette souche a été constituée à l'origine avec un mélange d'oeufs de Bavière et de Finlande (et accessoirement quelques individus du bassin de l'Allier). C'est d'ailleurs à cela que l'on doit le déséquilibre observé au niveau du locus PGM-2 (l'échantillon regroupe en fait trois lots et seul le plus ancien présente un déséquilibre, mais celui-ci est tellement marqué qu'il se répercute sur la statistique de l'ensemble).

Les positions et le degré de dispersion des individus de chaque échantillon « sauvage » sur le plan factoriel F1xF2 de l'analyse (fig. 3 C) font ressortir trois clivages successifs :

- entre échantillons « sauvages » et échantillons de pisciculture ;
- entre échantillons des affluents et échantillons du Rhône ;
- entre échantillons du Rhône court-circuité de Chautagne et ceux du Rhône court-circuité de Belley.

Le premier clivage indique qu'aucun des échantillons « sauvages » ne peut être directement rapporté à l'une quelconque des souches de pisciculture examinées. Tout au plus ceux de Chautagne présentent-ils des analogies avec ceux de Finlande, mais on y trouve en fréquence importante des allèles absents dans l'échantillon finlandais (PGDH-1*100, PGM-1*75) (Tableau I). Tous les allèles considérés dans cette étude étant représentés de façon significative dans l'une ou l'autre des souches de pisciculture, aucun ne peut servir individuellement de marqueur, mais il est clair que les poissons « sauvages » se distinguent par des associations alléliques rarement observées en pisciculture, y compris au sein de la souche la moins typée car complètement hybridée, celle d'Augerolles.

Le second clivage indique de la même façon que les populations du Rhône n'ont pas de correspondances directes avec celles des affluents. Ces derniers ont des profils génétiques très voisins : mêmes combinaisons alléliques et même faible diversité. Le fait que la population du Furans soit la moins homogène des deux semble attribuable à la présence de la pisciculture de Chazey-Bons (fig. 2) qui a pu engendrer une contamination génétique plus importante : les allèles faisant la différence avec le Sérans (CK-1*107, LDH-1*0, PGDH-1*112, PGM-1*75) sont largement présents dans la souche Augerolles élevée dans cette pisciculture (Tab. I). A noter toutefois que l'absence de l'allèle PGM-2*100 dans le Furans exclut pratiquement que l'échantillon puisse contenir des poissons directement échappés de cette pisciculture. Si l'on fait abstraction de ce qui semble être des contaminations génétiques évidentes, le profil génétique des populations de ces affluents aurait alors été à l'origine pratiquement fixé et du type :

CK-1*100 — LDH-1*100 — PGDH-1*100 — GPI-4*100 — PGM-1*100 — PGM-2*115.

Cette combinaison allélique est exactement celle observée pour tous les individus d'un échantillon de la population de la haute Loue (sous-bassin Saône-Doubs) (SOEWARDI, 1988) que l'on peut considérer comme l'une des moins manipulées de France. Que cette combinaison puisse être le génotype ancestral de l'ensemble des populations rhodaniennes constitue une intéressante hypothèse de travail.

Appliquée aux populations du Rhône, elle impliquerait que celles-ci soient très largement influencées par les alevinages, ce qui apparaît a priori en contradiction avec les interprétations inférées du premier clivage.

Figure 3

Analyse factorielle des correspondances des profils génétiques de 299 individus appartenant à 11 échantillons (7 du Haut-Rhône et de ses affluents, et 4 de pisciculture) :

A - Graphe des valeurs propres ;

B - Plan factoriel F1x2 des allèles par locus, la taille des cercles étant proportionnelle à la fréquence de l'allèle correspondant.

C - Profils génétiques des populations d'ombre commun du Haut-Rhône et de ses affluents, et des souches de pisciculture (chaque point correspond à un génotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus porteur de ce génotype dans l'échantillon correspondant) :

CA1-4 - Profils génétiques des souches d'alevinages ;

CB1-3 - Evolution du profil génétique de la population du Rhône court-circuité de Chautagne ;

Cc1-2 - Profils génétiques des populations des deux affluents du Rhône court-circuité de Belley ;

CD1-2 - Evolution du profil génétique de la population du Rhône court-circuité de Belley (Lucey).

Figure 3

Correspondence Analysis on the genetic profiles of 299 specimens from 11 samples (7 from the Upper Rhône river network, 4 from hatcheries) :

- A - Eigenvalue graph ;**
- B - Factorial graph F1x2 of the alleles, the sizes of the circles being related with the frequency of the relevant allele ;**
- C - Genetic profiles in grayling populations from the Upper Rhône river by-passed sections and tributaries, and in the hatchery strains (each dot stands for one genotype and its size is related with the number of specimens sharing this genotype in the relevant sample) :**
 - CA1-4 - Genetic profiles in the hatchery strains ;**
 - CB1-3 - Changes in the genetic profile of the population from the by-passed section of the Rhône river in Chautagne ;**
 - CC1-2 - Genetic profiles in the wild strains populations from the tributaries of the Rhône river by-passed section in Belley ;**
 - CD1-2 - Changes in the genetic profile of the population from the by-passed section on the Rhône river in Belley (Lucey).**

Le troisième clivage relevé vient utilement préciser le problème. Ce qui distingue nettement les ombres de Chautagne de ceux de Belley, c'est la présence dans ce dernier secteur d'une proportion non négligeable d'individus en position négative sur les deux axes factoriels, proportion qui semble même se renforcer avec le temps (fig. 4 Cd1et2). Les génotypes correspondants sont identiques à ceux des deux affluents (fig. 4 Cc1et2) qui demeurent en connexion directe avec ce tronçon court-circuité. Par contre, comme il n'y a plus de connexion possible vers le tronçon amont de Chautagne depuis 1981 (fig. 2), il est normal de ne pas y retrouver ces génotypes. Le court intervalle de temps entre la pollution de ce secteur en 1978 et son isolement en 1981 n'a vraisemblablement pas été suffisant pour permettre une recolonisation significative à partir des seuls stocks génétiques naturels alors encore disponibles, ceux des affluents situés bien en aval.

Par contre, en sens inverse, rien ne s'oppose à ce que des individus de Chautagne puissent dévaler dans le Rhône court-circuité de Belley, notamment en temps de crue lorsque les vannes du barrage de Lavours sont largement ouvertes. C'est ce que l'on observe avec la présence de génotypes typiques de Chautagne (individus en position négative sur F1 et positive sur F2) dans l'échantillon de Belley (fig. 4 Cd1et2).

En définitive, les ombres de Belley n'appartiennent pas à une population vraie mais sont le mélange d'individus en provenance de Chautagne et des affluents (sans doute essentiellement du Sérán qui se jette peu en amont du site échantillonné). Ceci explique sans doute le déficit significatif en hétérozygotes pour le locus LDH-1 (effet Walhund) (Tab. I). Paradoxalement, le Rhône court-circuité de Belley est aussi le secteur le plus régulièrement et intensément aleviné en ombres de souche Augerolles. L'absence totale des génotypes correspondants ne laisse hélas guère de doutes quant à l'inanité d'un tel effort dans ce secteur. En fait, la disparition des poissons alevinés comme l'absence d'émergence d'une population hybride Chautagne-Sérán semblent tout simplement indiquer que les conditions environnementales régnant dans ce secteur sont incompatibles avec le maintien d'une population stable, voire même avec une survie prolongée des individus.

En Chautagne, aucun alevinage n'a été pratiqué entre 1988 et 1993, mais comme les génotypes diffèrent fortement du génotype sub-naturel des affluents, force est de constater qu'il s'agit là très certainement du résultat d'une introduction. On a donc vraisemblablement ici un exemple d'alevinage réussi avec établissement d'une petite population autonome. La diversité génétique au sein de celle-ci apparaît toutefois trop élevée pour qu'elle puisse provenir d'une souche unique, et le génotype le plus vraisemblable à impliquer dans une hybridation est le rhodanien. Quant au génotype de base, c'est probablement un génotype de type scandinave (dominance de CK-1*107) à défaut d'être précisément le finlandais étudié puisque l'allèle PGM-1*75 présent en Chautagne y est absent. Ce dernier allèle nous conduit à envisager l'implication d'une autre souche d'importation, non encore rencontrée dans nos recherches, mais vraisemblablement mise aussi à contribution pour la constitution de la souche Augerolles, et dont on a peut être incidemment rencontré des représentants avec les deux homozygotes « exotiques » PGM-1*75 de l'échantillon bavarois.

CONCLUSION

La composition et la diversité génétique des populations sauvages d'ombre commun dans les quatre sous-unités hydrographiques considérées au sein de l'hydrosystème du Haut-Rhône apparaissent fortement dépendantes de l'activité humaine. En effet, dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne permet d'affirmer que les structures génétiques initiales se départissaient d'un modèle uniforme valable pour tout le bassin Rhône-Saône. Par contre, de nombreux arguments plaident en faveur de l'origine anthropique de l'hétérogénéité spatiale actuellement observée (allèles discriminants entre populations sauvages dominants dans les souches du commerce, corrélation entre le degré de perturbation des populations sauvages, que ce soit par altération du milieu ou par alevinage, et leur degré de divergence par rapport à un modèle rhodanien de base).

La diversité génétique au sein des populations sauvages d'ombre commun semble ainsi résulter essentiellement de l'introgression de gènes étrangers à la suite des alevinages, le taux d'introgression étant proportionnel à leur importance (quantité et/ou plus sûrement fréquence) (ex. : contraste entre Sérans, peu aleviné, et Furans, situé à l'aval d'une pisciculture). L'éradication de la population autochtone du Haut-Rhône, suite à la vidange de Génissiat en 1978, a probablement offert de grandes facilités d'implantations aux produits d'importations. Du fait de l'isolement de la section court-circuitée de Chautagne vis-à-vis de l'amont par les grands barrages réservoirs type Génissiat et vis-vis de l'aval par le barrage de basse chute de Belley, les alevins importés ont pu engendrer localement une population sauvage qui se reproduit régulièrement. Contrairement aux grands barrages réservoirs, les barrages de basse chute restent perméables aux échanges amont-aval, ce qui permet aux ombres d'origine allochtone de Chautagne d'ensemencer, au même titre que les populations autochtones des affluents, le Rhône court-circuité de Belley. Le degré d'altération de l'environnement dans ce dernier secteur doit toutefois le rendre impropre à la survie prolongée des ombres, puisqu'il n'y a ni homogénéisation génétique de la population locale avec le temps, ni maintien des alevins de pisciculture qui y sont régulièrement déversés.

Le taux de succès des alevinages apparaît donc fort variable selon les conditions locales : relativement faible sur un cours d'eau présentant une population indigène en bon état, type Sérans, il devient maximal s'il est effectué sur un secteur d'où la population autochtone a été éliminée mais où les conditions de milieu sont redevenues favorables (Chautagne). Par contre, il est nul, ou très inférieur au repeuplement naturel, si ces conditions restent mauvaises (Belley).

Pour en revenir au cas particulier de la population allochtone de Chautagne, son avènement aura nécessité en fin de compte une exceptionnelle conjonction d'actions anthropiques :

- isolement vis-à-vis des populations sauvages de l'amont par la construction de grands barrages réservoirs ;
- destruction de la population autochtone par pollution (vidange brutale de ces mêmes barrages) ;
- ensemencement avec une souche probablement d'origine scandinave puis arrêt des alevinages ;
- isolement vis-à-vis des populations sauvages de l'aval (affluents) par la construction du barrage de dérivation de Belley ;
- conservation de conditions de vie correctes dans le Rhône court-circuité de Chautagne par non altération du lit, maintien d'un débit réservé suffisant, et protection du secteur contre les vidanges après l'aménagement par fermeture du barrage de dérivation et alimentation résiduelle à partir de la nappe phréatique.

Il serait maintenant intéressant de voir si cette population introduite serait en mesure de résister à l'implantation d'une souche sauvage rhodanienne typique, c'est-à-dire de vérifier si, comme on le soupçonne ou le présuppose dans la plupart des théories de la conservation, le génotype local est réellement mieux adapté au site que le génotype introduit (si tant est que l'état actuel du site puisse avoir un quelconque rapport avec ce qu'il fut avant son aménagement), ou si, au contraire, l'avantage au premier occupant prévaut sur la génétique.

Quoi qu'il en soit, conserver la maîtrise des opérations d'alevinages, telle qu'on a eu l'immense avantage de l'obtenir dans ce secteur, apparaît une condition *sine qua non* pour espérer savoir à quoi s'en tenir dans le futur, et serait à réclamer partout ailleurs.

REMERCIEMENTS

La présente étude n'aurait pu être réalisée sans les concours financiers et ou administratifs des organismes suivants (par ordre chronologique) :

- CNRS : ATP Biologie des Populations « Influence du morcellement du milieu (affluents, annexes, barrages, etc.) et des introductions de souches allochtones (souches de piscicultures ou d'autres bassins versants) sur la structure génétique des populations de poissons d'eau douce » ;

- CNRS : Programme PIREN Poissons « Maîtrise des ressources ichthyologiques » ;

- Communauté Européenne : Contract EV5VCT920097 « Assessment of the two main and connected human influences, river disturbance and subsequent fish stocking, on the genetic diversity and stability of natural riverine fish populations » ;

- Comité EGPN, Ministère de l'Environnement : Convention 93189 « La variabilité écotypique des populations françaises de poissons face à l'aménagement et au repeuplement des cours d'eau : étude chez l'ombre commun *Thymallus thymallus*, espèce étalon » ;

- Conseil Supérieur de la Pêche : Convention 93191 « Conséquences démographiques et génétiques des alevinages sur la population d'Ombre commun du Rhône savoyard ».

La Direction de l'Environnement Rhône-Alpes, à travers le Comité de Gestion des Produits de la Pisciculture de Chazey-Bons, et la Fédération de Pêche de l'Ain, par la mise à notre disposition des installations du même établissement, nous ont grandement épaulé dans la réalisation. Nous remercierons plus particulièrement Jean-François PERRIN (Représentant de la Diren) pour avoir toujours soutenu nos propositions quant à la gestion des alevinages dans les sections court-circuitées du Rhône, et les pisciculteurs Michel LEJEUNE et Laurent JOLY (Chazey-Bons), et Lucien JONARD (Augerolles) pour leur accueil et leur aide précieuse dans l'obtention et la maintenance du matériel biologique.

Nous sommes enfin très redevables envers Patrick BERREBI qui nous a prodigué ses conseils tant dans la démarche expérimentale et la validation statistique de nos résultats que dans la rédaction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

BELKHIR K., BORSA P., GOUDET J., BONHOMME F. (soumis) : Genetix 2.0 programme.

BELLIARD J., 1990. Etude de la structuration des populations d'ombre commun par analyse du polymorphisme enzymatique. Cas des ombres du Rhône en amont de Lyon. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Univ. Lyon 1, 30 p. + annexes.

BOUVET Y., SOEWARDI K., PATTEE E., 1990. Genetic divergence within natural populations of grayling (*Thymallus thymallus*) from two French river systems. *Archiv Hydrobiol.*, 119 (1), 89-101.

CARMIE H., MORELET B., MAISSE G., JONARD L., CUINAT R., 1985. Observations sur la reproduction artificielle de l'Ombre commun (*Thymallus thymallus*). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 296, 2-16.

CHESSEL D., DOLÉDEC S., 1992. ADE software. Multivariate analysis and graphical display for environmental data (version 3.4). Vol. 1 User's manual (in English). Vol. 2 Examples (in French). Vol. 3 Graphics Documentation (in French). Univ. Lyon 1, 523 p.

EPPE R., 1994. Caractérisation génétique par électrophorèse des protéines de trois populations d'ombres communs du Rhône et de l'Ain. Estimation de leurs originalités mutuelles et face à une souche de repeuplement. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Univ. Lyon 1, 19 p. + annexes.

- PERSAT H., 1977. Ecologie de l'ombre commun. *Bull. Fr. Piscic.*, 266 (3), 11-20.
- PERSAT H., 1996. Threatened populations and conservation of the European grayling *Thymallus thymallus* (L., 1758). In KIRCHHOFER A., HEFTI D., Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe, 233-247, Birkhäuser Verlag, Basel.
- PERSAT H., PATTEE E., ROUX A.L., 1978. Origine et caractéristiques de la distribution de l'Ombre commun, *Thymallus thymallus* (L. 1758), en Europe et en France. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20, 2117-2121.
- PLAGNAT F., NISBET M., 1958. La pollution du Rhône par les vidanges de retenue du barrage hydroélectrique de Verbois (Suisse) recevant les égouts de l'agglomération genevoise, Etude biologique et chimique. *Annls. Stat. Cent. Hydrobiol. appl.*, 7, 187-240.
- ROUX A.L., 1984. The impact of emptying and cleaning reservoirs on the physico-chemical and biological water quality of the Rhône downstream of the dams. In LILLEHAMMER A. and SALTVEIT S.J., Regulated Rivers, 61-70, Oslo.
- SOEWARDI K., 1988. Caractérisation des populations de *Thymallus thymallus* L. (Poissons, Salmonidés) et de *Rutilus rutilus* (L.) (Poissons, Cyprinidés) dans le réseau fluvial du Rhône. Approche par l'étude du polymorphisme enzymatique. Thèse, Univ. Lyon 1, 141 p.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.
- WRIGHT S., 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15, 323-354.