



Continuité écologique et conservation de la diversité génétique et écotypique d'un grand migrateur (*Salmo trutta*)

Rapport final

Joëlle Chat, Aurélie Manicki, François Guéraud & Olivier Lepais

Avec la participation de : Jacques Rives, Frédéric Lange, Emmanuel Huchet, Pascale Coste, Séverine Masson, Jean-Christophe Aymes.

INRA, UMR 1224 Ecobiop (Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons), Aquapôle, St Pée sur Nivelle, France

Univ Pau & Pays Adour, UMR 1224 Ecobiop, UFR Sciences et Techniques Côte Basque, Anglet, France

(photo Jordi Gil)

Avec le soutien de :

Résumé

La présente étude sur les populations de truites du fond du Golfe de Gascogne révèle une diversité génétique fortement structurée par l'architecture du réseau hydrographique. Cette structuration est entretenue par les truites de mer qui adoptent massivement un comportement de homing. Un flux de TRMs étrangères s'ajoute parfois aux flux de TRMs natives. En provenance des petits fleuves cantabriques ou basques espagnols, ce flux est important dans les Nives et la Nivelle et anecdotique au niveau des Gaves. Les gènes d'origine domestique sont peu présents chez les populations de truites sauvages et contribuent à part égale aux populations sédentaires et marines. Certaines truites du bassin de l'Adour, plus spécifiquement dans sa partie amont, sont génétiquement proches de celles de la Garonne, accréditant l'hypothèse d'un flux de truites entre la Garonne et l'Adour par le biais du canal de la Neste.

Summary

The present study reveals that the genetic diversity of the brown trout populations of the bottom of the Bay of Biscay is highly structures by the architecture of the water system. This structure is perpetuated by the sea trout, which massively adopt a homing behavior. A flow of foreign sea trout sometimes occurred in addition to the native sea trout. Originating from the Cantabric or Spanish Basque bascoastal rivers, this flow is important in the Nives and Nivelle and anecdotal in the Gaves. Genes of domestic origin are few within the wild brown trout and contribute equally to both sedentary and migratory population. Some of the Adour brown trout, particularly those inhabiting the upper part, are genetically closed to those of the Garonne, supporting the hypothesis of a trout flow between Garonne and Adour through the Neste canal.

Synthèse opérationnelle :

Pour cette synthèse opérationnelle, nous avons choisi de mettre l'accent sur quatre points qui nous paraissent particulièrement importants pour la conservation de ce grand migrateur qu'est la truite de mer, la préservation de sa diversité génétique, l'amélioration de ses conditions de circulation et le maintien de ses capacités adaptatives. Cela concerne :

- **les petits fleuves côtiers :**

Nous avons délibérément intégré les petits fleuves côtiers à notre étude (Antereneko Erreka ou Grand Isaka, Uhabia, Untxin). Souvent situés en zone urbaine, équipés d'ouvrages entravant la circulation des poissons, manifestement braconnés, nous avons été très étonnés de trouver quelques truites dans ces milieux inhospitaliers. Il s'agissait de juvéniles, de grandes truites mais aussi parfois de truites de mer ou de smolts. Nous suggérons qu'un effort particulier soit fait pour maintenir ces petits fleuves côtiers fonctionnels car les truites qu'ils hébergent peuvent être génétiquement originales (un des haplotypes par exemple est uniquement présent chez les juvéniles de l'Untxin) et pourraient servir de relais facilitant la connectivité entre bassins de plus grande envergure.

- **la connectivité océan-eau douce :**

La connectivité océan-eau douce est essentielle au fonctionnement en métapopulation mais aussi au maintien des potentialités adaptatives de l'espèce. Cette connectivité est d'autant plus importante dans un contexte de changement global qu'elle permet une migration latitudinale efficace de l'espèce. La recherche de conditions plus favorables à sa survie pourrait être à l'origine du flux de TRMs provenant des populations ibériques à destination des bassins de la Nivelle et des Nives. Outre le déplacement de l'aire de répartition de l'espèce, ce flux de gènes provenant des populations méridionales vers les populations septentrionales pourrait être une source de variation génétique adaptative augmentant la résilience de l'espèce face aux changements climatiques.

- **les conséquences d'une connectivité artificielle :**

La construction de canaux d'alimentation en eau induit une connectivité artificielle entre deux bassins hydrographiques possiblement éloignés. Nous en avons ici l'illustration avec le canal de la Neste qui offre une voie de passage entre le bassin de la Garonne et le bassin de l'Adour. Sans sous-estimer l'utilité que peuvent avoir ces canaux pour l'activité humaine, nous insistons sur le possible impact écologique qu'ils peuvent avoir sur les populations piscicoles. Dans le cas de l'Adour, son effet sur les populations de truites paraît important et sans commune mesure avec l'impact du repeuplement.

- **le choix des souches de repeuplements :**

Les souches domestiques utilisées pour le repeuplement sont génétiquement proches des truites sauvages du nord de la façade atlantique. De ce fait, et même après plusieurs générations de captivité en eau douce, les truites domestiques continuent à produire des truites sédentaires et des TRMs. Les

souches domestiques utilisées localement ne dérogent pas à cette règle à l'exception de la souche "sauvage" d'ascendance méditerranéenne de la pisciculture de Cauterets. Même si son usage est limité au secteur amont du Gave de Pau, on peut s'interroger sur l'intérêt d'utiliser une telle souche dans le bassin de l'Adour sachant qu'elle ne participe pas au maintien de la diversité écotypique.

Enfin, cette étude a mis en évidence une diversité génétique fortement structurée géographiquement qui pourrait être exploitée pour **développer des outils de traçabilité et d'aide à la gestion des populations piscicoles**. Ceci nécessiterait de nouveaux développements technologiques afin de faire évoluer les méthodes de génotypage utilisées dans le cadre de ce projet de recherche (complexes et convenant à la recherche fondamentale) afin de les adapter aux besoins de la recherche finalisée. De nouvelles opportunités sont apparues récemment, en particulier grâce aux nouvelles technologies de séquençage et de génotypage, qui permettent la mise au point de méthodes de génotypage moins coûteuses, plus robustes et faciles à mettre en œuvre au quotidien. Au vu de la structuration génétique observée chez la truite, les applications réalistes pourraient par exemple concerner la détermination du caractère domestique ou sauvage des individus (juvéniles, sédentaires ou TRMs) et de leurs ascendants (assignation indirecte de leur parent), et la détermination du bassin d'origine des individus. Ces analyses pourraient permettre de garantir l'origine de TRMs capturées, de mettre en place un suivi de traçabilité des souches domestiques utilisées pour le repeuplement, ou encore d'étudier et améliorer l'efficacité des pratiques de repeuplement.

Remerciements

Les échantillons utilisés pour cette étude sont nombreux (plus de 2000 génotypes). Leur collecte a été possible grâce à la collaboration de multiples acteurs que nous remercions chaleureusement :

- l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA),
- les Fédérations et Associations de pêches des départements 64, 65 et 40,
- les associations MIGRADOUR et MIGADO,
- le Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne,
- le gouvernement de Navarre par le biais de GANASA (Gestion Ambiental de Navarra, S.A.),
- le bureau d'étude Etudes et Conseils en Gestion de l'Environnement Aquatique (ECOGEA),
- quatre piscicultures de repeuplement : les piscicultures privées Peillen et Viviers de Sarrance, la pisciculture fédérale de Cauterets, la pisciculture INRA de Lées Athas,
- l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER),
- le Comité Interdépartemental Des Pêches Maritimes et des Elevages Marins (CIDPMEM 64-40)
- quatre pêcheurs professionnels : Nicole et Robert Dasquet, Mikel Zumalde et Olivier Azarete.
- plusieurs pêcheurs à la ligne.

Nous avons également pu bénéficier d'autres échantillons français et étrangers (S. Launey, France; P. Martinez, Espagne ; E. Garcia Vazquez, Espagne; R. Wenne, Pologne; J. Dannewitz, Suède).

Le soutien financier de l'ONEMA et du Conseil Général des Pyrénées Atlantiques (ce dernier ayant notamment financé l'acquisition de TRMs auprès des pêcheurs professionnels maritimes et fluviaux) nous ont permis d'agréger un grand nombre d'informations (phénotypiques, scalimétriques et génétiques) sur les populations locales de truites fréquentant les cours d'eau du fond du golfe de Gascogne. Nous espérons que les informations diffusées par le biais de ce présent rapport serviront la cause de cette espèce, aideront à une meilleure gestion des populations et contribueront au final à maintenir la présence des TRMs afin que cette ressource puisse continuer à être exploitée durablement.

Echantillonnage

Stratégie d'échantillonnage

La truite *Salmo trutta* est une espèce amphihaline anadrome facultative : tous nés en rivière, certains individus vont migrer en mer (truite de mer) tandis que d'autres vont se sédentariser en rivière (truite de rivière). Cette migration en mer peut intervenir le printemps de l'année 2 (smolt 1+), 3 (smolt 2+) ou 4 (smolt 3+) en fonction des individus et des rivières. Notre échantillonnage en rivière a été réfléchi pour ne pas exclure les futures truites de mer (TRMs). Nous avons donc volontairement choisi les stades précoces, 0+ ou à défaut 1+, afin de ne pas sous-représenter l'écotype marin aux dépens de l'écotype sédentaire. Notre échantillon n'est donc pas représentatif de la seule population résidente de la rivière, comme cela aurait été le cas si nous avions échantillonné les truites sédentaires adultes, mais de l'ensemble de la population née dans la rivière.

Ce choix délibéré présente toutefois deux inconvénients auxquels il faut pallier :

- les juvéniles capturés sur un petit périmètre, comme cela est le cas pour de nombreux protocoles de pêche électrique, ont des chances non négligeables d'être apparentés (Hansen et al. 1997), qu'il s'agisse de plein frères ou de demi-frères. Cet apparentement étant susceptible de fausser les résultats de structuration génétique, il est nécessaire d'identifier les éventuelles fratries pour s'affranchir de ce biais en ne conservant qu'un représentant de chacune des fratries. Cette étape, qui nécessite des analyses répétées, complexes et longues, est toujours en cours et ce présent rapport ne peut donc en faire état. Il en sera toutefois tenu compte lorsque nous publierons dans des revues scientifiques. Les résultats préliminaires indiquent que le biais potentiel lié à la structure familiale est faible et ne modifie pas significativement les conclusions présentées dans ce rapport.
- sur les cours d'eau où l'alevinage est pratiqué massivement, les juvéniles d'origine domestique (non natifs) peuvent représenter une part non négligeable de la population. Pour identifier ces juvéniles d'ascendance domestique, des échantillons représentatifs des diverses souches de repeuplement sont nécessaires. A notre connaissance, six souches de truites domestiques sont utilisées pour les repeuplements sur notre zone d'étude et toutes ont été échantillonnées.

Notre étude portait sur les truites des bassins Adour, Nives, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques. Par ailleurs, des échantillons ont également été collectés :

- sur le haut du bassin de l'Ebre (bassin méditerranéen) : des documents historiques et des témoignages attestent la présence et l'exploitation d'une éclosérie utilisée au siècle dernier pour des alevinages sur le bassin des Nives.
- sur le haut de la Neste d'Aure (bassin de la Garonne) : ce cours d'eau sert à alimenter en eau les rivières situées à l'Est du bassin de l'Adour et peut servir de couloir d'entrée aux truites du bassin de la Garonne.

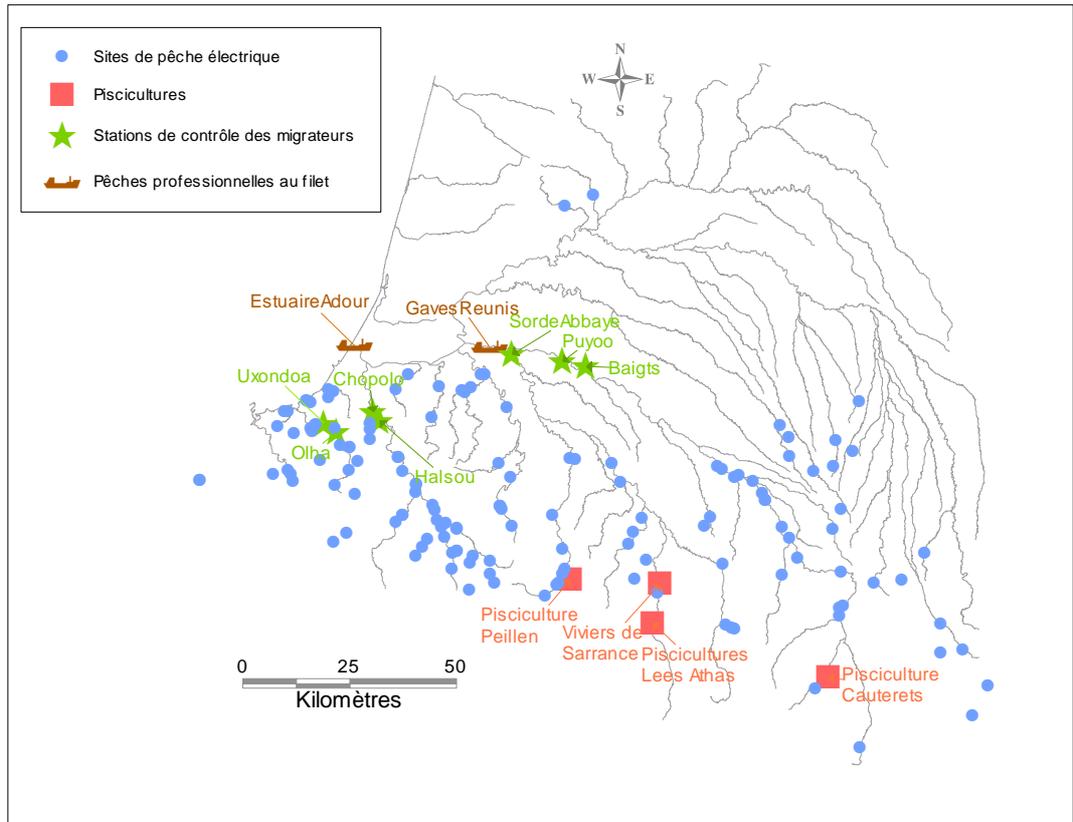


Figure 1 : Localisation des différents sites d'échantillonnage.

Des échantillons extérieurs à notre zone d'étude ont aussi été intégrés pour obtenir une vue d'ensemble et détecter d'éventuelles migrations longue distance. Cela concerne :

- au Sud (péninsule Ibérique) sur la côte atlantique : la Bidassoa, l'Urumea, la Narcea, le Duero,
- au Nord : la Leyre (bassin d'Arcachon), le Scorff (Bretagne du Sud), l'Oir (Normandie),
- beaucoup plus au Nord : les rivières Slupia (Pologne) et Dalälven (Suède).

1. Les juvéniles

L'essentiel des prélèvements a été effectué sur la période (2011-2014) lors de campagnes de pêches à l'électricité organisées par diverses structures en charge du suivi des peuplements piscicoles : l'association Migradour (réseau saumon et anguille), l'ONEMA, les fédérations et associations de pêches des départements 64, 65, et 40 et l'INRA. Les pêches électriques ont permis de collecter plus de 1634 alevins échantillonnés sur 78 rivières couvrant les principaux bassins et sous bassins de notre zone d'étude (**Figure 1 et Annexe 1**). Une sélection a été opérée parmi tous les sites de pêches visités afin d'inclure (1) au minimum un site pour chaque cours d'eau visité et (2) un nombre équilibré de sites en amont et en aval de chaque grand bassin. Un total de 884 juvéniles de taille inférieure à 15 cm a été choisi pour la présente étude, des 0+ ou à défaut des 1+, à raison de 1 à 12 juvéniles par site de pêche.

2. Les TRMs

Grâce à l'association MIGRADOIR, qui a gracieusement mis à notre disposition sa collection d'écailles, nous avons pu avoir accès à plusieurs centaines d'échantillons de TRMs :

- les écailles de TRMs collectées en 2011 sur les stations de contrôle (515) situées à Sorde-l'Abbaye pour le Gave d'Oloron et à Chopolo et Halsou pour les Nives.
- les écailles de TRMs collectées sur l'aval du Gave de Pau (154) à l'occasion de deux opérations : le transfert en amont de géniteurs capturés dans la passe à poisson de l'usine électrique de Baigts-de-Béarn en 2002 et le test de franchissabilité réalisé la même année après la mise en place d'un ascenseur sur la centrale électrique de Puyoo. En effet, il n'existait pas de stations de contrôle sur le Gave de Pau.

Pour la Nivelle, l'INRA conserve dans ses collections les écailles de TRMs capturées sur les stations de contrôle d'Olha et d'Uxondoa. Nous avons échantillonné les TRMs capturées en 2010, 2011, 2012 et 2013, soit un total de 112 TRMs.

Nous avons également pu faire l'acquisition de 92 TRMs directement auprès de pêcheurs professionnels :

- 50 en aval, à l'embouchure de l'Adour, grâce à Mikel Zumalde et Olivier Azarete (parmi elles, seules les 16 truites pêchées en 2013 ont pu être intégrées dans ce rapport, les autres sont en cours d'analyse),
- 42 en amont, au niveau des Gaves réunis, grâce à Robert et Nicole Dasquet (parmi elles, seules les 29 truites pêchées en 2013 ont pu être intégrées dans ce rapport, les autres sont en cours d'analyse).

Nous avons également pu bénéficier d'une TRM capturée à la ligne par un pêcheur de la Nivelle et de deux TRMs saisies sur le Gave d'Oloron à la suite d'un braconnage.

Nous tenons cependant à mettre en garde le lecteur : le nombre d'échantillons dont nous disposons pour chaque sous-bassin n'est pas forcément représentatif de l'abondance des TRM sur chacun des couloirs de migration.

3. Les truites domestiques

A notre connaissance, les piscicultures de repeuplement opérant sur notre zone d'étude sont au nombre de quatre :

- la pisciculture privée Peillen sur un affluent du Saison,
- la pisciculture privée "les Viviers de Sarrance" sur le Gave d'Aspe,
- la pisciculture fédérale de Cauterets sur le Gave de Marcadau, avec deux souches dénommées "sauvage" (à diffusion restreinte) et souche "cheptel" (à large diffusion),
- la pisciculture INRA de Lees Athas sur le Gave d'Aspe.

Pour chaque souche, une trentaine de géniteurs a été échantillonnée. Le sexe ratio est équilibré pour toutes les souches sauf pour celle provenant de la pisciculture Peillen. Un total de 158 échantillons, sur les 209 collectés, a été analysé.

4. Les « outgroupes »

Un outgroupe est un groupe d'échantillons génétiquement éloignés des échantillons cibles. Il sert de groupe de référence pour le calcul des distances génétiques et pour l'enracinement des arbres phylogénétiques. Dans la présente étude, nous nous sommes servis de plusieurs outgroupes plus ou moins distants :

- un groupe congénérique « saumon » (*Salmo salar*) de 42 individus échantillonnés sur différents cours d'eaux français,
- un groupe « méditerranéen » de 23 truites (deux sites situés en tête de bassin de l'Ebre),
- un groupe « Sud » de 24 truites provenant de la péninsule ibérique : Bidassoa, Urumea, Narcea et Duero,
- un groupe « Nord » de 30 truites collectées sur la façade atlantique : Scorff (Bretagne), Oir (Normandie), Slupia (Pologne), Dalälven (Suède).

Génétique

Choix des marqueurs génétiques

Notre choix s'est porté sur deux types de marqueurs : les marqueurs nucléaires de type microsatellite et les marqueurs mitochondriaux déduits de la séquence. Les premiers mutent très facilement et, de ce fait, sont classiquement utilisés en génétique des populations pour mettre en évidence des événements relativement récents. Il peut s'agir de distinguer et identifier les diverses populations ou sous-populations rencontrées dans un échantillon, d'assigner les individus à l'une ou l'autre de ces populations, de détecter des événements d'hybridation, de migration... Les seconds, plus conservés, sont surtout employés pour détecter ou dater des événements plus anciens. Ils fournissent des indications sur l'histoire évolutive ou généalogique et renseignent sur les liens de filiation (phylogénie). En raison du contexte régional (Aurelle & Berrebi 1998, 2001; Cortey et al. 2009), ces deux types de marqueurs étaient pertinents.

Polymorphismes nucléaires

L'ADN des échantillons biologiques a été extrait selon deux protocoles : pour les tissus mous, un protocole adapté de Mullenbach et al. (1989) reposant sur la précipitation de l'ADN en présence de sel et de chloroforme et, pour les écailles, un kit commercial jugé plus conservateur (DNeasy Blood & Tissue Kit QIAGEN).

Le polymorphisme génétique de nos échantillons a été examiné à l'aide de 12 marqueurs : 11 marqueurs microsatellites (SSRs) et 1 mutation ponctuelle (SNP). Parmi eux figurent deux marqueurs phylogéographiquement informatifs :

- le locus microsatellite Str541. Le locus Str541 permet de distinguer les truites originaires du bassin méditerranéen de ceux originaires du bassin atlantique (Estoup et al. 2000). Les allèles de grande taille (136 paires de base et plus) sont caractéristiques des truites du bassin méditerranéen (Caudron et al. 2009). Ce locus a été inclus dans notre jeu de marqueurs pour repérer la présence possible de gènes méditerranéens dans les populations sauvages de truites. La présence de gènes d'origine méditerranéenne a déjà été rapportée sur le bassin de l'Adour (Aurelle & Berrebi 2001), notamment dans sa partie la plus orientale. Ceux-ci peuvent provenir d'actions de repeuplement : on sait par exemple que plusieurs centaines de milliers d'œufs ou d'alevins obtenus par fécondation artificielle à partir de géniteurs capturés sur l'Egurgy (tête de bassin de l'Ebre, fleuve se jetant dans la Méditerranée) ont été déversés dans les Nives dans les années 50-60.
- la mutation ponctuelle affectant le gène de la lactate déshydrogénase exprimé spécifiquement dans l'œil (LDH-5). Le marqueur LDH permet de distinguer deux lignées de truites sur la façade atlantique : une lignée qualifiée d'ancestrale, porteuse de l'allèle *100, et une lignée qualifiée de

moderne, porteuse de l'allèle *90. L'allèle *90 serait apparue au Nord-Ouest de l'Europe avant ou pendant le dernier maximum glaciaire (18000 ±2000 ans B.P.) et aurait profité du réchauffement climatique et de la fonte des glaces pour se répandre dans les populations septentrionales par le biais des TRMs (Hamilton et al. 1989). Au sud de la façade atlantique, l'allèle *100 est toujours majoritaire contrairement au nord où il est absent ou minoritaire.

Les marqueurs sont initialement amplifiés par PCR avec le kit Type-it Microsatellite PCR Kit (QIAGEN) au sein de deux multiplexes mis au point au cours de la première année du projet (**Tableau I**). Les volumes réactionnels des deux multiplexes sont ensuite mélangés. Les fragments amplifiés sont alors séparés en fonction de leur taille à l'aide d'un séquenceur multicapillaire ABI Prism 3100-Avant (Life Technologies). Les génotypes (tailles d'allèles en paires de bases) sont attribués à l'aide du logiciel STRand (Toonen & Hughes 2001) et vérifiés sous R à l'aide du package MsatAllele (Alberto 2009).

Multiplex Marqueur (Référence)	Groupe de liaison	Programme PCR
Multiplex 1		
Ssa85 (O'Reilly et al. 1996)	4	
Str73INRA (Presa & Guyomard 1996)	27	
Ssa410Uos (Cairney et al. 2000)	inconnu	Activation : 5' à 95°C
SSOSL417 (Slettan et al. 1995)	35	Amplification : 35 cycles
Ssa408Uos (Cairney et al. 2000)	13	30" à 95 °C
MST60 (Presa & Guyomard 1996)	10	90" à 57°C
Str541 (Estoup et al. 2000)	2	30" à 72°C
SsaD71 (King et al. 2005)	inconnu	Elongation finale : 30' à 60°C
OmyFGT2TUF (Sakamoto et al. 1994)	28	
LDH (Chat et al. 2008)	25	
Multiplex 2		
SSOSL438 (Slettan et al. 1996)	13	idem
Str543 (Presa & Guyomard 1996)	17	

Tableau I : Liste des marqueurs génétiques utilisés et protocole d'amplification.

Par la suite, l'identification des allèles s'est révélée délicate pour deux locus, le marqueur LDH et le locus SSOSL417, que nous avons finalement décidé d'écarter.

1. Structurations génétiques et assignations statistiques

La matrice des génotypes a été analysée *in silico* à l'aide du logiciel STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003). Reposant sur une approche Bayésienne, STRUCTURE utilise les génotypes des individus pour inférer l'existence de plusieurs populations (=clusters), assigner les individus aux clusters et identifier les éventuels migrants ou "hybrides". L'assignation des individus à un cluster se fait sans *a priori* (sans connaissance du lieu d'échantillonnage). Pour nos analyses, nous avons choisi :

- le modèle ancêtre de type “*admixture*” qui prend en compte le fait que les individus échantillonnés peuvent résulter du mélange de plusieurs populations (un individu peut avoir hérité une fraction de son génome d’une ou plusieurs populations).
- le modèle des “*fréquences alléliques corrélées*” qui suppose que les populations échantillonnées dérivent toutes d’une même population ancestrale et partagent donc les mêmes allèles. Les fréquences alléliques au sein des diverses populations sont supposées proches. Ce modèle est souvent utilisé pour l’étude de populations naturelles appartenant à la même espèce car ces populations partagent souvent les mêmes allèles qui diffèrent seulement en fréquence.

Les tests ont été réalisés avec 100 000 itérations de rodage (temps de chauffe), suivi de l’enregistrement des résultats issus de 200 000 itérations des chaînes MCMC (méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov), en testant un nombre de populations K compris entre 1 à 25 et en faisant 10 répétitions à chaque K testé.

2. Sorties graphiques

STRUCTURE fournit diverses sorties graphiques intégrant l’échelle individuelle et/ou populationnelle :

- un arbre de distance qui illustre la proximité génétique entre les différents clusters détectés dans l’échantillon.
- des graphiques en barre qui permettent de croiser l’échelle individuelle et populationnelle et de matérialiser l’assignation génétique. Une couleur distincte est attribuée à chaque cluster détecté dans l’échantillon. Chaque individu est représenté par une barre verticale colorée, la(les) couleur(s) de la barre indiquant à quel(s) cluster(s) appartient l’individu. Sur l’exemple fictif de la **Figure 2**, l’individu 1 est assigné à hauteur de 80% au cluster **bleu vif** et de 20% au cluster **vert clair** alors que l’individu 2 est assigné à 100% au cluster **rouge**.

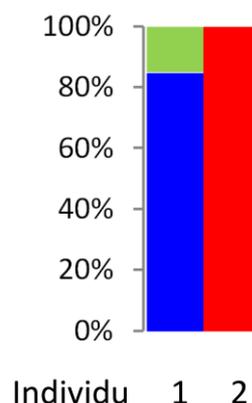


Figure 2 : Interprétation des graphiques en barre du logiciel STRUCTURE.

3. Terminologie

Les individus échantillonnés ont été capturés à un endroit, ici un point du réseau hydrographique. Ce réseau est organisé en ruisseau, rivière, sous-bassins, bassins. A chacun de ces niveaux et de ces milieux peut être associée une **population** de truites au sens écologique du terme. Cette dernière peut, ou pas, se distinguer de la population au sens génétique du terme qui comprend l'ensemble des individus participant à la reproduction et échangeant des gènes en vue de constituer la génération suivante. Par analogie avec la terminologie utilisée par STRUCTURE et afin d'éviter toute confusion, on préférera le terme de "**cluster**" à celui de population pour désigner la population au sens génétique du terme.

Polymorphismes mitochondriaux

Chez les animaux, le génome mitochondrial est un génome circulaire relativement conservé. L'ADN mitochondrial (ADNmt) de truite est long de près de 17 000 paires de bases (numéro d'accèsion GI, National Center for Biotechnology Information : 160949162). La région où s'initie la réplication, encore appelée région de contrôle ou Dloop, est sans conteste la région où le polymorphisme intraspécifique est le plus important. Longue d'environ 1013 paires de bases, cette région fut choisie pour les études de phylogéographie conduites sur cette espèce (i.e. Bernatchez 2001). Pour la séquencer, nous avons désigné quatre amorces :

- une paire d'amorces situées de part et d'autre de la région cible pour amplifier le fragment d'ADN par PCR :
Forward : 5' - CCCACCCTTAACTCCCAAAG -3'
Reverse : 5' - CGGGACTTTCTAGGGTCCAT -3'
- une troisième amorce pour réaliser le séquençage de l'extrémité Forward :
5' -CACCTTAACTCCCAAAGCTAA-3'
- une dernière amorce pour réaliser le séquençage à partir de l'extrémité Reverse :
5' -GGGACTTTCTAGGGTCCATCTT-3'

Les séquences Forward et Reverse de chaque individu ont été assemblées puis l'ensemble des séquences individuelles a été alignées avec le logiciel CLUSTAL 2.0.12 (Larkin et al. 2007). Une séquence continue d'un millier de nucléotides a ainsi pu être obtenue pour chaque individu.

Les haplotypes ont été identifiés sous R grâce à la commande "haplotype" disponible dans le package pegas (Paradis 2010). Nous avons complété notre alignement avec une séquence de truite représentative de chacune des quatre grandes lignées évolutives européennes susceptibles d'être présentes sur notre zone d'étude :

- la lignée atlantique AT (numéro d'accèsion NCBI : 161333791),
- la lignée adriatique ADcs1 (numéro d'accèsion NCBI : AY836330),

- la lignée méditerranéenne Mecs1 (numéro d'accèsion NCBI : AY836350),
- la lignée Duero DUcs1 (numéro d'accèsion NCBI : U18198).

Nous avons établi le réseau d'haplotypes et les arbres les plus parcimonieux à l'aide du programme NETWORK 4.6 (Bandelt et al. 1995; Polzin & Daneshmand 2003). Nous avons également identifié le modèle d'évolution moléculaire le mieux adapté à nos données et construit l'arbre phylogénétique le plus vraisemblable à l'aide du logiciel MEGA 6.06 (Tamura et al. 2013).

Scalimétrie

Mode opératoire

Pour chaque TRM, une pochette contenant plusieurs écailles était disponible. Un premier examen visuel a été réalisé afin de sélectionner au mieux quatre écailles non régénérées pour chaque TRM. Ces quatre écailles ont été trempées pendant 20 minutes dans une solution de soude à 3%, rincées à l'eau puis brossées doucement à l'aide d'un pinceau pour écarter les fragments d'épiderme et les fibres de papier. Elles ont ensuite été montées entre lame et lamelle dans une solution d'eau glycérinée à 20% puis numérisée.

Lecture scalimétrique

L'examen de toutes les écailles a été réalisé par une seule et même personne afin de ne pas induire de biais. L'examen des écailles a permis de déduire :

- l'âge total du poisson,
- l'âge de départ en mer,
- les changements de milieu rivière/mer,
- l'âge de séjour en mer,
- les événements de reproduction (marque de frai).

Pour certains individus et certains traits, deux hypothèses se sont révélées plausibles. Elles ont alors été conservées et classées : hypothèse 1 la plus vraisemblable et hypothèse 2 la moins vraisemblable. Les résultats dont il est fait mention dans ce rapport font référence à l'hypothèse 1.

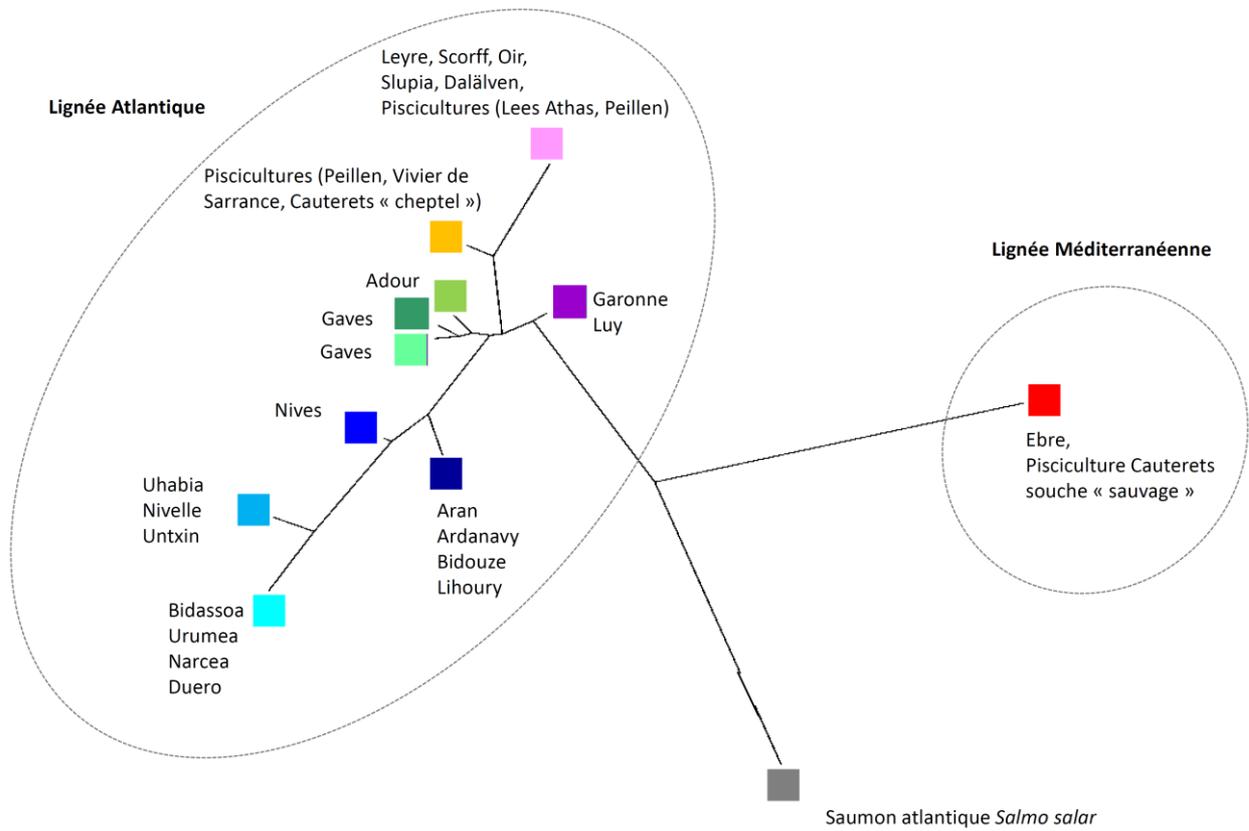


Figure 3 : Arbre des distances entre les 12 clusters identifiés par STRUCTURE. Chaque cluster est représenté par une couleur.

Tâche 1

Structuration génétique des populations de truites des bassins Adour, Nive, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques.

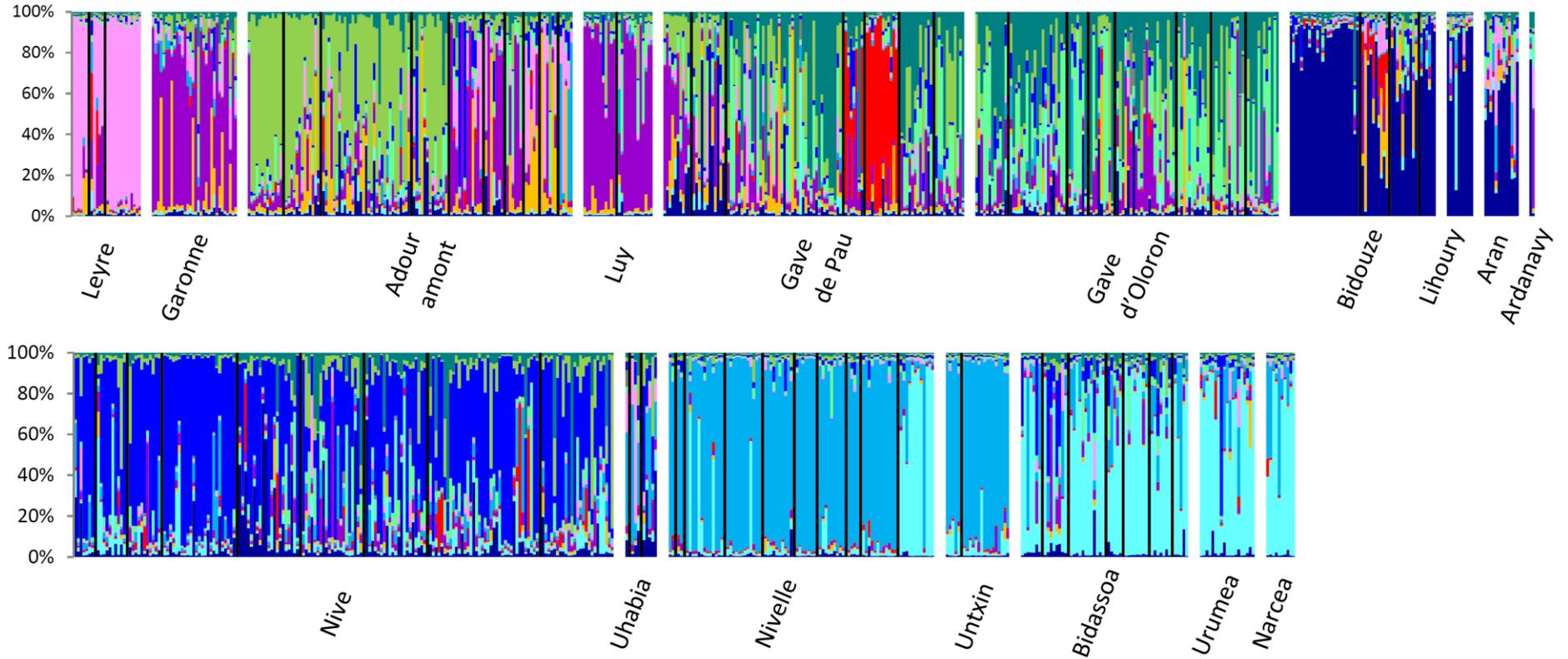
Assignation des juvéniles à une population sauvage ou domestique.

1. Structuration génétique des populations de truites des bassins Adour, Nive, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques

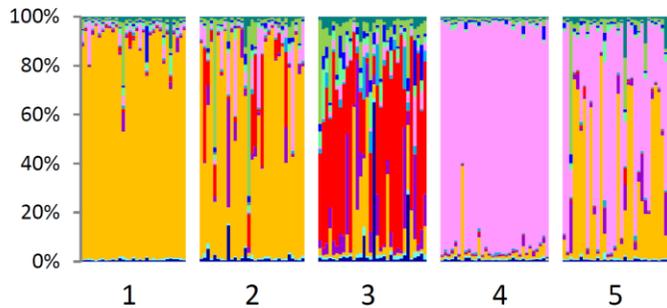
STRUCTURE a identifié 12 clusters génétiques au sein des échantillons, ce qui témoigne d'une diversité génétique fortement structurée. L'arbre des distances (**Figure 3**) comporte trois branches principales :

- une branche regroupant les saumons atlantiques (cluster gris foncé ■),
- une branche sur laquelle se greffent les truites appartenant à la lignée méditerranéenne Adriatique, qu'il s'agisse des truites sauvages de l'Ebre ou des truites domestiques de la souche "sauvage" de la pisciculture de Caunterets,
- une troisième branche, supportant de nombreuses ramifications, qui regroupe les truites appartenant à la lignée atlantique.
- La branche reliant la lignée atlantique et la lignée méditerranéenne est très longue ce qui est cohérent avec le fait que la divergence est ancienne. La lignée atlantique comprend l'essentiel de nos échantillons. Les clusters présents dans l'Adour et les Gaves, ici représentés par trois nuances de vert ■■■, sont portés sur une même branche à l'extrémité de rameaux très courts ce qui témoigne d'une grande proximité génétique. Le cluster violet ■, qui agrège les échantillons de la Garonne et des Luys, se distingue mais reste génétiquement assez proche des clusters verts. En bleu ■■■, les clusters présents dans les cours d'eau de la Péninsule Ibérique, les petits fleuves côtiers basques dont la Nivelle, les Nives et la Bidouze forment un autre groupe. Les clusters bleus divergent plus nettement que les verts (Gaves et Adour). Quant aux clusters orange ■ et rose ■, représentatifs d'une partie des cours d'eau de la façade atlantique Nord et de deux des cinq souches de piscicultures, ils sont bien distincts des autres clusters.

A Juvéniles (populations naturelles)

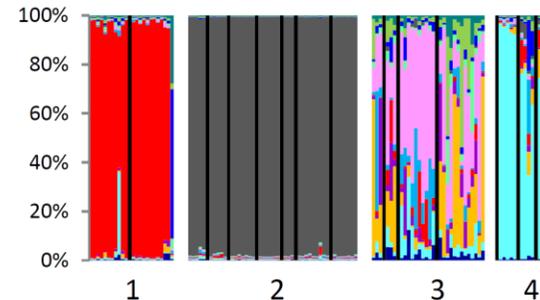


B Géniteurs de piscicultures



1. Viviers de Sarrance
2. Cauterets cheptel
3. Cauterets sauvage
4. Lees Athas
5. Peillen

C Outgroupes



1. *Salmo trutta* lignée méditerranéenne
2. *Salmo salar*
3. *Salmo trutta* atlantique Nord
4. *Salmo trutta* atlantique Sud (Duero)

Si on regroupe les juvéniles de truites en fonction du lieu où ils ont été échantillonnés (**Figure 4**), on remarque que seul un, voire deux, clusters dominant au sein de chaque bassin :

- le cluster **vert clair** est présent chez les alevins de l'Adour amont.
- les clusters **vert pâle** et **vert foncé** sont présents chez les alevins du Gave d'Oloron et du Gave de Pau.
- le cluster **bleu foncé** est présent chez les alevins de la Bidouze, du Lihoury, de l'Aran et de l'Ardanavy. Ces petits affluents de l'Adour situés très en aval subissent l'influence des marées et sont proches géographiquement : 12 km maximum séparent les confluences de l'Ardanavy de celle de la Bidouze.
- le cluster **bleu vif** est présent chez les alevins des Nives.
- le cluster **bleu clair** est présent chez les alevins de trois petits fleuves côtiers basques : la Nivelle, l'Untxin et dans une moindre mesure l'Uhabia. A peine 9 km séparent les embouchures de ces trois fleuves.
- le cluster **turquoise** est présent chez les alevins du groupe "Sud" : la Bidassoa, l'Urumea, la Narcea, le Duero ainsi que l'Uskain, un affluent de la Nivelle.
- le cluster **violet** est présent chez les alevins des bassins de la Garonne et des Luys ainsi que ceux de l'Adour amont (Arrêt-darré, Echez et Louet). Ce cluster est ponctuellement présent dans les Gaves.

Si on adopte la même démarche pour les truites domestiques et les outgroupes, on note que :

- le cluster **orange** est majoritairement présent chez les géniteurs domestiques des Viviers de Sarrance, de la pisciculture de Cauterets (souche "cheptel") et partiellement présent chez ceux de la pisciculture Peillen. On l'identifie également au sein du groupe "Nord".
- le cluster **rose** est omniprésent chez les géniteurs domestiques de la pisciculture de Lees Athas et partiellement présent chez ceux de la pisciculture Peillen. Ce cluster est majoritairement présent dans la Leyre, bien présent au sein du groupe "Nord" et ponctuellement présent sur d'autres bassins.
- le cluster **rouge** regroupe l'ensemble des truites d'origine méditerranéenne : les alevins échantillonnés en tête de bassin de l'Ebre, sur les Gaves de Gavarnie et du Marcadau (têtes de bassins du Gave de Pau) ainsi que la souche "sauvage" de la pisciculture Cauterets.

L'ensemble de ces résultats révèle une diversité génétique structurée, fortement influencée par l'architecture du réseau hydrographique. Cela sous-entend que les individus présents sur un même grand bassin se reproduisent préférentiellement entre eux. A quelques exceptions près comme l'Adour amont et le Gave de Pau, le flux génique entre les rivières d'un même bassin (au sens où nous les avons définis dans cette étude) suffit à éviter le cloisonnement en sous populations.

Figure 4 (ci-contre) : Assignation génétique des truites aux 12 clusters identifiés par STRUCTURE. Chaque barre verticale représente un individu, les couleurs indiquent à quel(s) cluster(s) il s'apparente. Des barres noires séparent chaque site d'échantillonnage. (A) Juvéniles (B) Géniteurs de pisciculture et (C) Outgroupes.

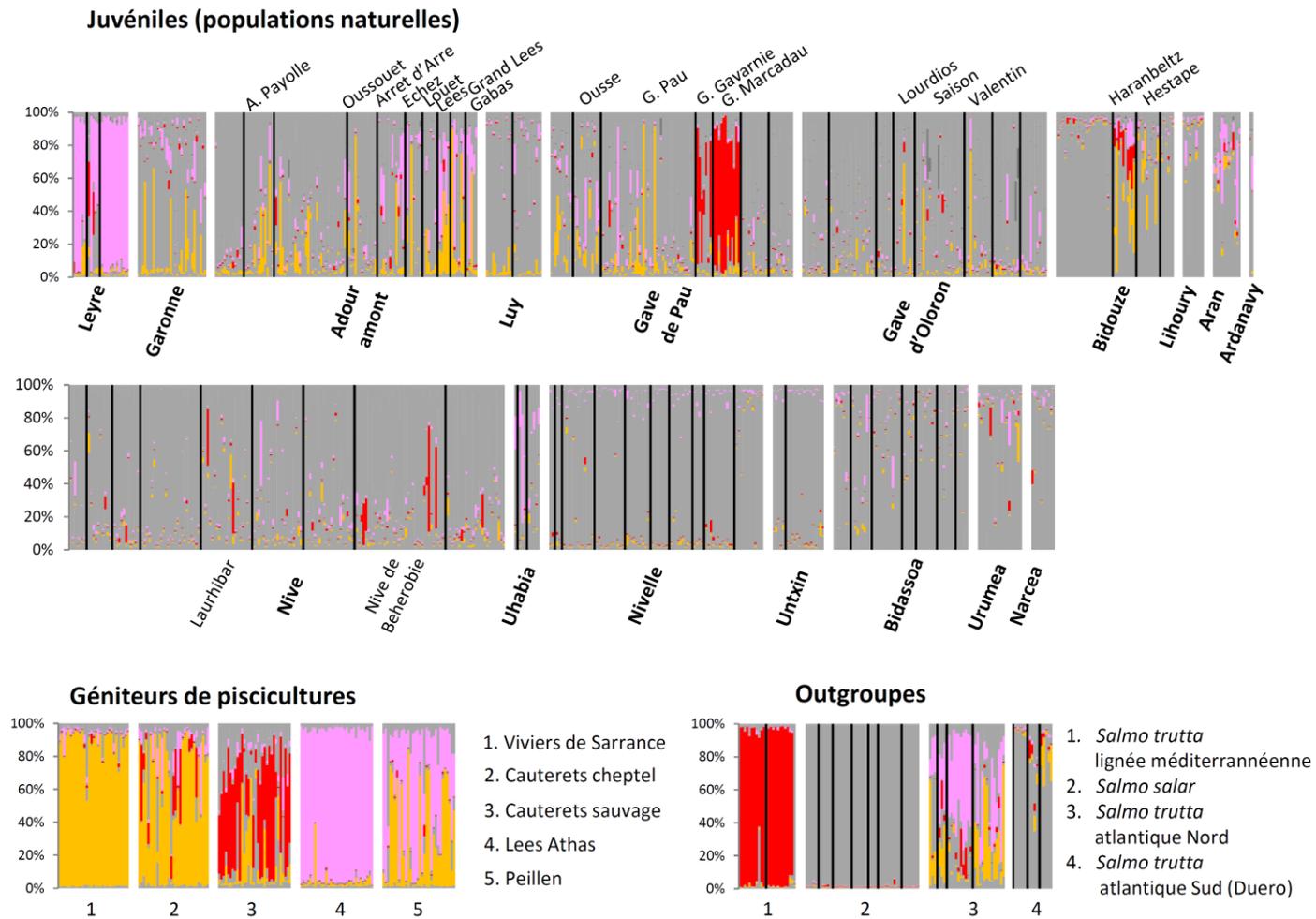


Figure 5 : Assignation génétique des truites des bassins Adour, Nive, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques aux 3 clusters domestiques identifiés par STRUCTURE. Chaque barre verticale représente un individu, les 9 clusters sauvages sont tous représentés en gris et les 3 clusters domestiques en couleur (orange, rose et rouge).

Au final, le fait d'observer des clusters sauvages distincts et génétiquement distants des clusters domestiques nous permet d'identifier parmi les truites vivant en milieu naturel celles qui ont une ascendance domestique (cf. ci-dessous) et ultérieurement de mesurer l'impact du repeuplement. Le fait d'observer une importante diversité génétique associée à une forte structuration géographique nous permettra ultérieurement d'étudier les phénomènes de dispersion associés à l'écotype marin (tâches 6-8).

2. Identification des juvéniles d'origine domestique

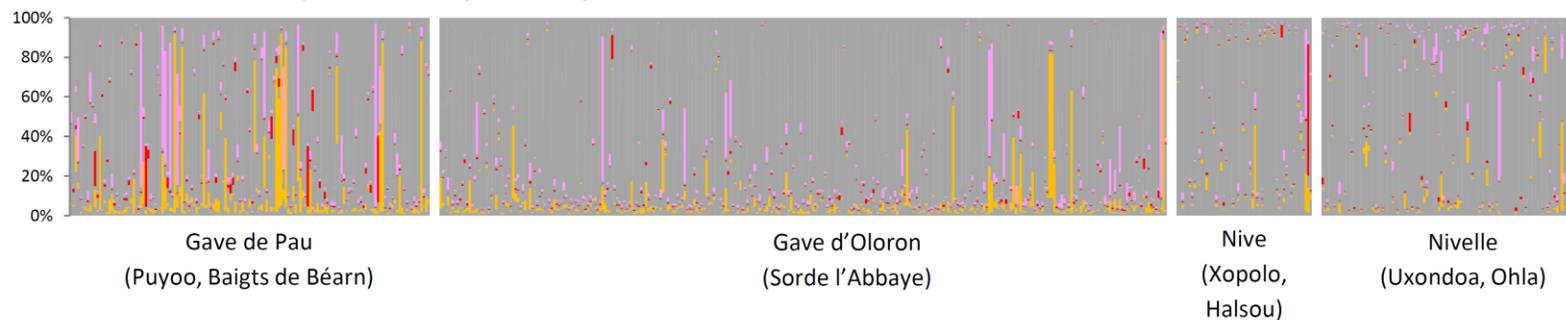
Sur la **Figure 5** où seuls les clusters domestiques sont colorés (jaune, rose, rouge), on constate que le signal domestique est globalement très diffus. On observe que les juvéniles échantillonnés en milieu naturel sont majoritairement colorés en gris ce qui témoigne d'une forte composante génétique sauvage. Cependant, ponctuellement, on retrouve des alevins à forte ascendance domestique. Si on choisit empiriquement un seuil de 80% d'assignation aux clusters domestiques, et à l'exception des populations de la Leyre et des Gaves de Gavarnie et du Marcadau (voir remarque ci-dessous), ils ne sont qu'au nombre de 10 : Oussouet (1), Echez (1), Grand Lees (2), Gabas (1), Gave de Pau (3), Valentin (1) et Haranbeltz (1), ce qui représente 1.4% des juvéniles étudiés.

Si on considère que les sites de pêche choisis pour cette étude sont représentatifs de l'ensemble de la population de truites résidant dans le cours d'eau, les rivières les plus impactées par le repeuplement sont :

- le Lees, le grand Lees et le Gabas pour l'Adour amont,
- l'Ousse et l'aval du Gave de Pau,
- l'Haranbeltz et l'Hestape dans le bassin de la Bidouze,
- l'Aran,
- l'Uhabia.

Certains secteurs paraissent très fortement affectés comme la Leyre (en rose) ou les Gaves de Gavarnie et du Marcadau (en rouge). Cependant, déterminer si le signal rose ou rouge est d'origine naturelle ou anthropique dans ces deux cas particuliers nécessiterait une étude plus documentée. Nous ne nous y étendrons donc pas ici.

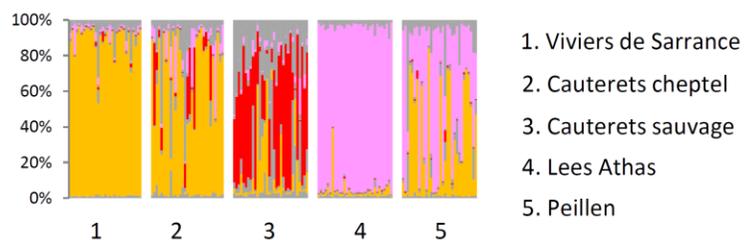
Truites de Mer capturées aux passes à poissons



Truites de Mer capturées par pêche



Géniteurs de piscicultures



Outgroupes

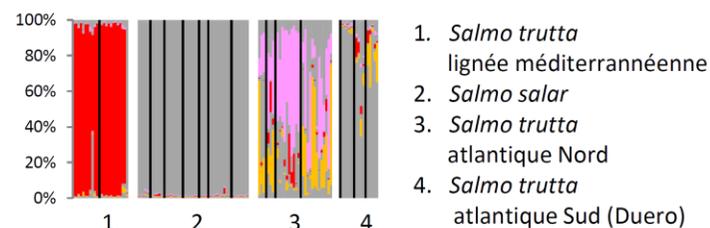


Figure 6 ci-contre : Assignment génétique des TRMs des bassins Adour, Nive, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques aux 3 clusters domestiques identifiés par STRUCTURE. Chaque barre verticale représente un individu, les 9 clusters sauvages sont tous représentés en gris et les 3 clusters domestiques en couleur (orange, rose et rouge).

Tâche 2

Assignation des truites de mer à une population sauvage ou à une population domestique.

La **Figure 6** représente l'assignation génétique des TRMs aux trois clusters domestiques détectés par STRUCTURE. Les TRMs sont regroupées en fonction du mode de capture (passes à poissons/pêche professionnelle ou électrique) et du lieu de capture. Chaque barre verticale représente une truite. Comme pour la **Figure 4**, seuls les clusters domestiques sont colorés.

Chez la grande majorité des TRMs qui remontent les bassins Adour, Nives, Nivelle et autres petits fleuves basques, le gris prédomine et les trois couleurs ne sont présentes que de manière diffuse. Ponctuellement quelques TRMs à forte ascendance domestique sont capturées sur les passes à poissons. Ce phénomène est plus marqué sur le Gave de Pau (9 TRMs) que sur les autres bassins (3TRMs sur le gave d'Oloron, aucune dans les Nives, 1 TRM dans la Nivelle), témoignant peut-être d'un recours plus généralisé aux repeuplements sur ce secteur. Le cluster **rouge**, typique de la lignée adriatique et présent chez la souche Cauterets sauvage, est peu présent chez les TRMs.

On ne remarque pas de différence génétique notable entre les TRMs capturées sur les passes à poissons et les TRMs pêchées au filet (Estuaire de l'Adour et Gaves réunis).

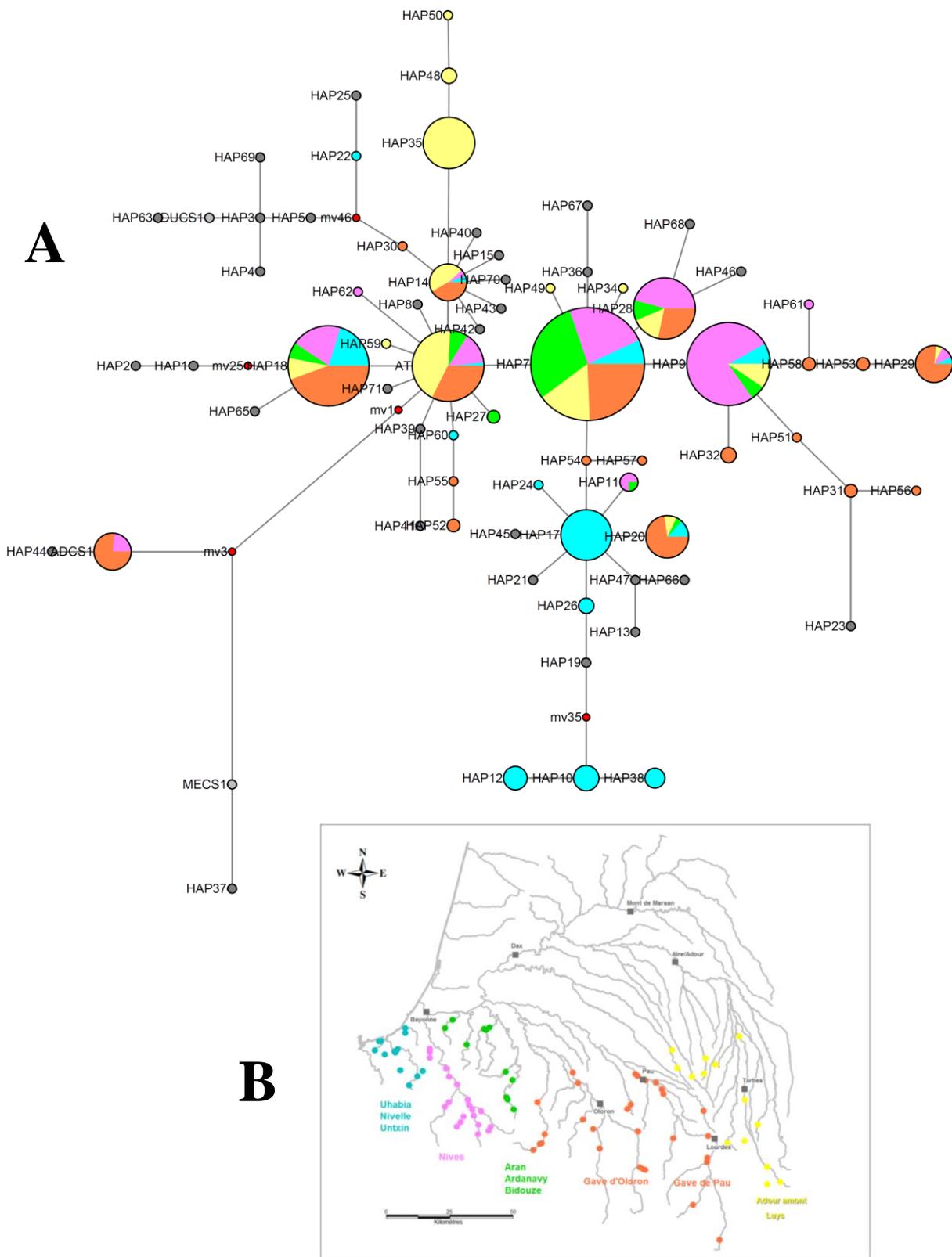


Figure 7: (A) Un des 15 arbres phylogénétiques les plus parcimonieux obtenus avec Network. Les séquences proviennent des juvéniles capturés sur les bassins Adour, Nives, Nivelles et autres petits fleuves côtiers basques. Les cercles représentent chacun un haplotype. La longueur des segments reliant deux cercles est proportionnel au nombre de mutations. La taille des cercles est proportionnelle à la fréquence de l'haplotype. Les cercles gris sont des haplotypes absents chez les juvéniles mais présents chez les TRMs, outgroupes ou domestiques. Les cercles rouges sont des haplotypes absents de notre jeu de données. Les autres couleurs renseignent sur l'origine géographique des échantillons (se reporter à la carte). (B) Origine géographique des échantillons séquencés : chaque site de pêche électrique est représenté sur la carte par un point dont la couleur dépend du bassin.

Tâche 3

Identification et distribution spatiale des haplotypes mitochondriaux au sein des populations sédentaires (juvéniles)

Séquençage Dloop

Les séquences mitochondriales (Dloop) des juvéniles de truites échantillonnés sur les bassins Adour, Nives, Nivelle et autres petits fleuves côtiers basques se sont révélés particulièrement polymorphes (**Annexe 2**). Nous avons obtenu un total de 621 séquences réparties en 39 haplotypes inégalement représentés (haplotype = groupe d'individus caractérisé par une séquence unique différent de celle des autres groupes par une ou plusieurs mutations ponctuelles et/ou une ou plusieurs insertions/délétions). De nombreux haplotypes, 26 précisément, sont rares (fréquence <1%). Onze haplotypes rassemblent plus de 90% de l'effectif (haplotypes 6, 7, 9, 14, 16, 17, 18, 20, 28, 29, 35).

Comme l'illustre la **Figure 7**, on note que parmi les 11 haplotypes fréquents :

- deux d'entre eux sont spécifiques d'un bassin: l'haplotype 17 de la Nivelle et l'haplotype 35 de l'Adour amont.
- neuf d'entre eux sont présents sur au moins deux bassins : haplotype 6, 7, 9, 14, 16, 18, 20, 28, 29.
- cinq d'entre eux sont présents sur tous les bassins sauf un: haplotype 9 absent des Gaves ; haplotypes 14 et 29 absents du groupe Aran, Ardanavy, Bidouze ; haplotype 20 absent des Nives ; haplotype 28 absent de la Nivelle.
- certains haplotypes sont présents sur tous les bassins : haplotype 6, 7, 18.

Tous les 39 haplotypes sauf un, l'haplotype 16, appartiennent à la lignée AT (rameau évolutif spécifique du bassin Atlantique). L'haplotype 16 (identique à l'haplotype ADCS1 en bas à gauche de la **Figure 7A**) se rattache à la lignée Adriatique (rameau évolutif spécifique du bassin méditerranéen). Sa séquence est identique à celle choisie comme référence. Il est présent dans les Nives (4 juvéniles) et le Gave de Pau (12 juvéniles).

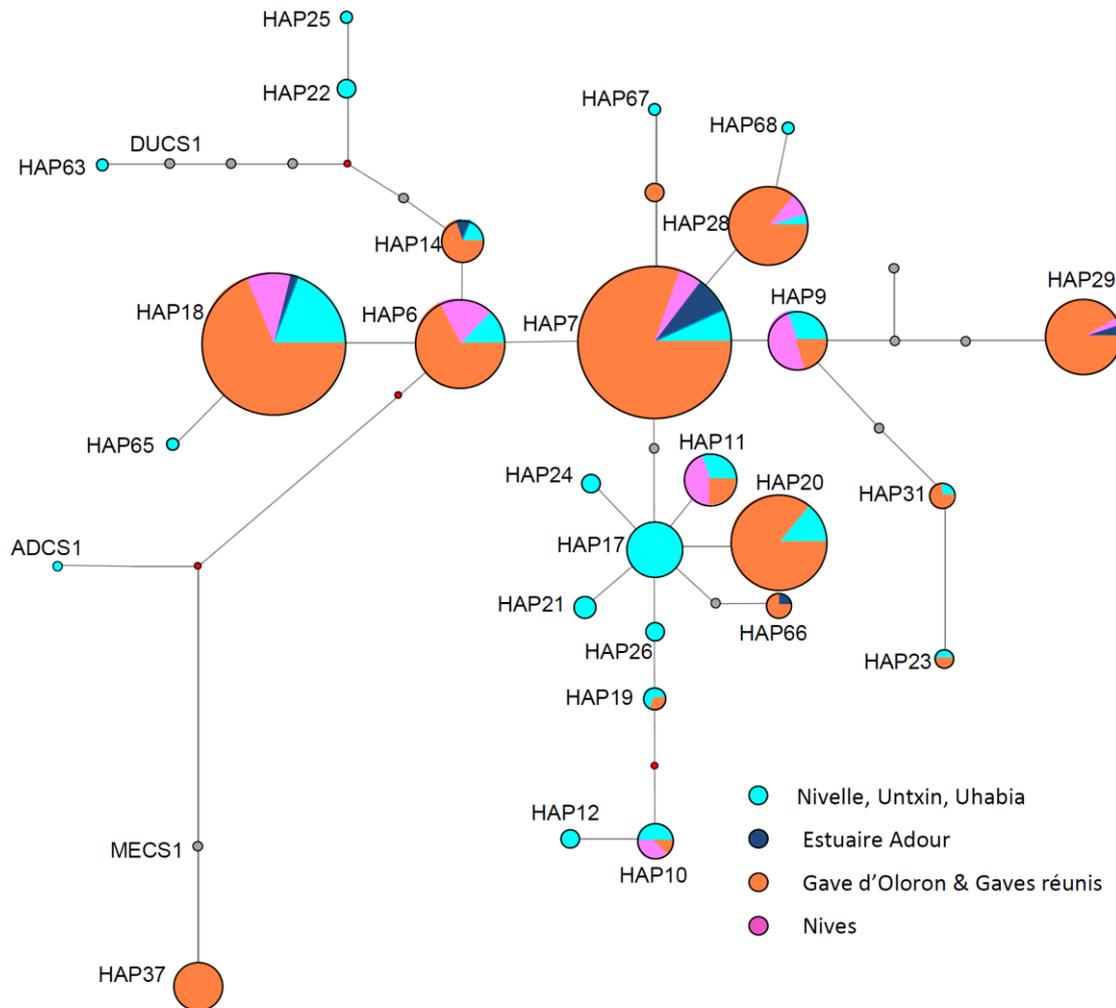


Figure 8 : Répartition des TRMs par haplotype. Les séquences proviennent des TRMs capturées sur les bassins Adour, Nives, Nivelles et autres petits fleuves côtiers basques. Estuaire de l'Adour et Gaves réunis désignent les deux lots de truites capturées par les pêcheurs professionnels. Les cercles représentent chacun un haplotype. La longueur des segments reliant deux cercles est proportionnel au nombre de mutations. La taille des cercles est proportionnelle à la fréquence de l'haplotype chez les TRMs. La couleur rend compte de l'origine géographique des échantillons. Les cercles gris sont des haplotypes absents chez les TRMs mais présents dans notre jeu de données (juvéniles, outgroups ou domestiques). Les cercles rouges sont des haplotypes absents de notre jeu de données.

Tâche 4

Identification et distribution spatiale des haplotypes mitochondriaux chez les truites de mer

Séquençage Dloop

Nous avons obtenu 532 séquences mitochondriales de TRMs : 105 proviennent des petits fleuves côtiers basques dont la Nivelle (102), 53 des Nives, 289 du Gave d'Oloron, 16 de l'estuaire de l'Adour et 69 des Gaves réunis. Il n'a malheureusement pas été possible de séquencer les TRMs du Gave de Pau car l'ADN était trop dégradé pour permettre l'amplification d'un fragment aussi long (écailles vieilles de plus de 10 ans). Les petits affluents aval (Aran, Ardanavy, Bidouze, Lihoury) et l'Adour amont (en amont du Bec des Gaves) ne comportant aucun dispositif de contrôle des migrateurs, nous ne disposons d'aucun échantillon de TRMs remontant sur ces bassins.

Seuls 29 haplotypes sont représentés au sein des TRMs. **Figure 8**, on note :

- l'étonnante diversité génétique des TRMs remontant dans les petits fleuves côtiers basques (25 haplotypes différents pour un effectif de 105 à comparer aux 14 haplotypes du Gave d'Oloron pour un effectif quasi triple),
- l'absence des haplotypes 35, 48, 50 spécifiques de l'Adour amont parmi les TRMs tous bassins confondus,
- la présence de l'haplotype 9 chez quatre TRMs remontant dans les Gaves alors qu'il n'est pas présent chez les alevins de ce bassin,
- la quasi absence de l'haplotype 16 chez les TRMs (1 TRM remontant dans la Nivelle). L'haplotype 16 est représenté sur la **Figure 8** conjointement avec l'haplotype ADCS1.
- la présence incongrue de l'haplotype 37, rattaché à la lignée ME (autre rameau évolutif spécifique du bassin méditerranéen), absent chez les juvéniles et les souches domestiques actuelles mais présent chez 13 TRMs remontant dans le Gave d'Oloron. A ce jour, nous n'avons aucune explication à proposer pour expliquer la présence de cet haplotype.

On trouvera en **Annexe 3** la répartition des haplotypes au sein des outgroupes et des domestiques.

TRMs capturées sur les passes-pièges				
	Nivelle	Nive	Gave d'Oloron	Gave de Pau
Taille échantillon	94	33	311	175
Longueur totale moyenne (\pm écart-type)	398 mm (\pm 102)	451 mm (\pm 97)	568 mm (\pm 71)	588 mm (\pm 49)
Smoltification à				
1 an	25,5 %	48,5 %	4,8 %	9,7 %
2 ans	56,4 %	39,4 %	82,9 %	83,4 %
3 ans	14,9 %	9,1 %	11,3 %	4,6 %
4 ans	2,1 %	3,0 %	0,6 %	0,6 %
Capture *				
l'année 0	34,0 %	15,1 %	7,1 %	0,0 %
l'année 1	37,2 %	54,5 %	76,8 %	69,1 %
l'année 2	17,0 %	18,2 %	11,6 %	28,0 %
l'année 3	9,6 %	6,1 %	3,2 %	2,9 %
l'année 4	1,1 %	6,1 %	1,3 %	0,0 %

Tableau II : Taille et traits d'histoire de vie des TRMs capturées sur les passes-pièges. * L'année 0 correspond à l'année de smoltification, soit un séjour moyen en mer d'environ 3 mois si on considère le pic de départ en mer des smolts en mars-avril et le pic de retour des TRMs en eau douce en mai-juin. L'année 1 et les suivantes correspondent à un séjour en mer de 5-6 mois par an en moyenne (départ en mer en janvier après la reproduction et retour en eau douce en mai-juin).

Tâche 5

Quantification de la durée du séjour marin chez les truites de mer

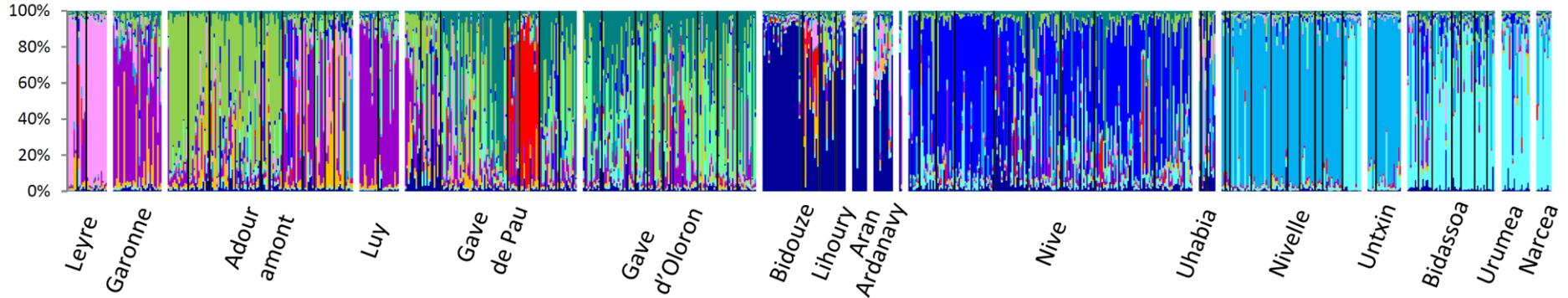
Les écailles de plus de 700 TRMs ont été scannées et lues. Trois exemples de lecture d'écaille sont illustrés en **Annexe 4**. Le **Tableau II** rend compte des caractéristiques des 613 TRMs capturées sur les passes-pièges.

Nous nous sommes plus particulièrement intéressés à la durée du séjour en mer car ce trait nous semblait un indicateur plausible de dispersion longue distance. Seules 7 TRMs sur les 722 paraissent avoir passé l'hiver 0 en mer :

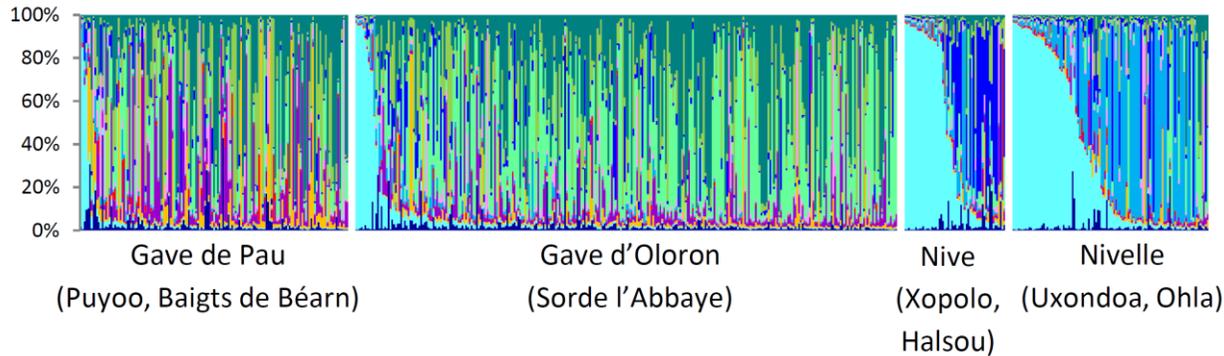
- 1 TRM ayant smoltifié à 1 an et ayant probablement passé l'hiver qui a suivi en mer, capturée sur le Gave de Pau
- 6 TRMs ayant smoltifié à 2 ans et ayant probablement passé l'hiver qui a suivi en mer, capturées au filet dans l'estuaire (3) ou les Gaves réunis (2) et dans le piège de Sorde-l'Abbaye (1). L'écaille commentée de l'une d'elle est présentée en **Annexe 4C**.

Si notre lecture des écailles est correcte, ces TRMs ont donc probablement passé 14 mois consécutifs en mer. Ce cas de figure est rare puisqu'il représente moins de 2% des TRMs étudiées. Génétiquement, elles ressemblent aux autres TRMs et rien ne permet de dire qu'elles ont une origine lointaine. L'hypothèse selon laquelle un long séjour marin pourrait expliquer un déplacement en mer sur de longue distance n'est pas validée ici.

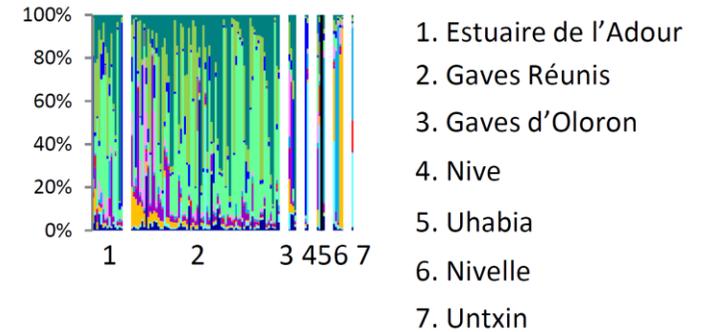
Alevins (populations naturelles)



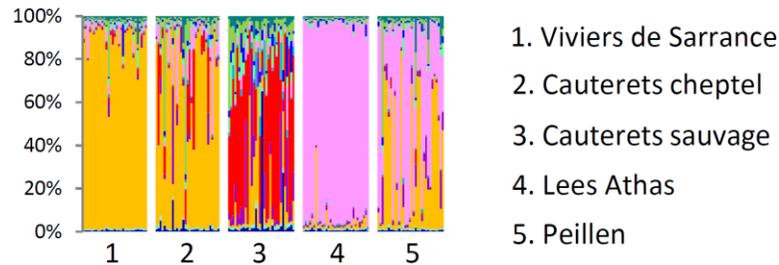
Truites de Mer capturées aux passes à poissons



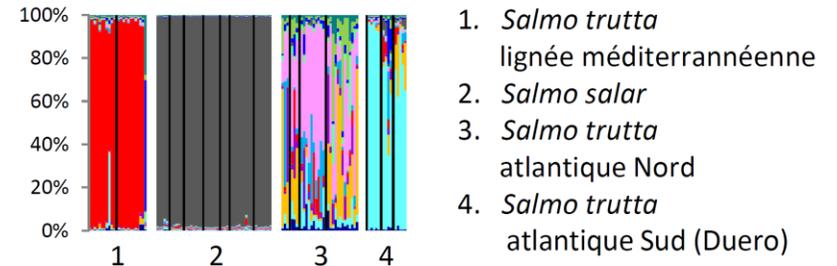
Truites de Mer capturées par pêche



Géniteurs de piscicultures



Outgroupes



Tâche 6

Assignation des truites de mer à leur bassin d'origine

Cette tâche devait initialement s'appuyer sur l'information génétique conjointe du noyau (les microsatellites) et de la mitochondrie (la séquence mitochondriale). Or, seuls la Nivelle et l'Adour amont hébergent des haplotypes qui leur sont propres : les haplotypes privés 10, 17, 22, 24, 26 et 38 totalisent 75 % des alevins échantillonnés sur la Nivelle et les haplotypes privés 35, 48 et 50 totalisent 30 % des alevins échantillonnés sur l'Adour amont. Les autres haplotypes sont communs à deux ou plusieurs bassins. Dans la grande majorité des cas, la séquence mitochondriale ne permet donc pas d'inférer l'origine des TRMs.

La Figure 9 reprend les assignations génétiques des TRMs effectuées par STRUCTURE sur la base des génotypes microsatellites. En règle générale, les TRMs sont assignées au(x) même(s) cluster(s) que les juvéniles présents à l'amont de leur lieu de capture. Cela se vérifie quel que soit le mode (filet/passes à poisson) et le lieu de capture. On peut donc en conclure que la grande majorité des TRMs font du homing et remontent dans leur bassin et sous-bassin de naissance. Toutefois, dans la Nive et la Nivelle, on note la présence abondante de TRMs étrangères, vraisemblablement originaires de cours d'eau de la péninsule ibérique (cluster  turquoise). Cela s'observe également dans le Gave d'Oloron mais à une échelle beaucoup moins importante.

Figure 9 ci-contre : Assignation génétique des TRMs aux 12 clusters identifiés par STRUCTURE. Les alevins, géniteurs de piscicultures et outgroupes sont présentés pour comparaison.

Tâche 7

Qualification et quantification des comportements migratoires par haplotype mitochondrial chez les truites de mer étudiées : "homing" versus "straying"

Nous avons requalifié cette tâche car l'échelle choisie au départ pour comprendre les flux migratoires chez les TRMs ne nous paraît plus aussi pertinent. Nous nous attendions à des flux à courte distance de type diffus et notre échantillonnage était adapté à cet attendu. Or, l'essentiel des flux migratoires mis en évidence dans la présente étude sont orientés et prennent vraisemblablement leur source au niveau de la péninsule ibérique. Nous avons sans doute "capturé" les strayers provenant des petits fleuves côtiers cantabriques ou basques espagnols mais nous ne disposons d'aucune statistique ni d'aucun échantillon de TRM remontant sur ces fleuves "sources". Symétriquement, nous ne pouvons exclure que certaines TRMs originaires de l'Adour, des Nives ou des petits fleuves côtiers basques n'empruntent pas les estuaires de la Gironde, de la Bidasoa ou de fleuves encore plus éloignés. Notre échantillonnage ne nous permet donc pas d'estimer la fréquence relative des comportements de homing *versus* straying par haplotype.

Il nous a donc paru plus opportun d'abandonner ici l'idée de raisonner à l'échelle des haplotypes pour se focaliser sur la tâche suivante.

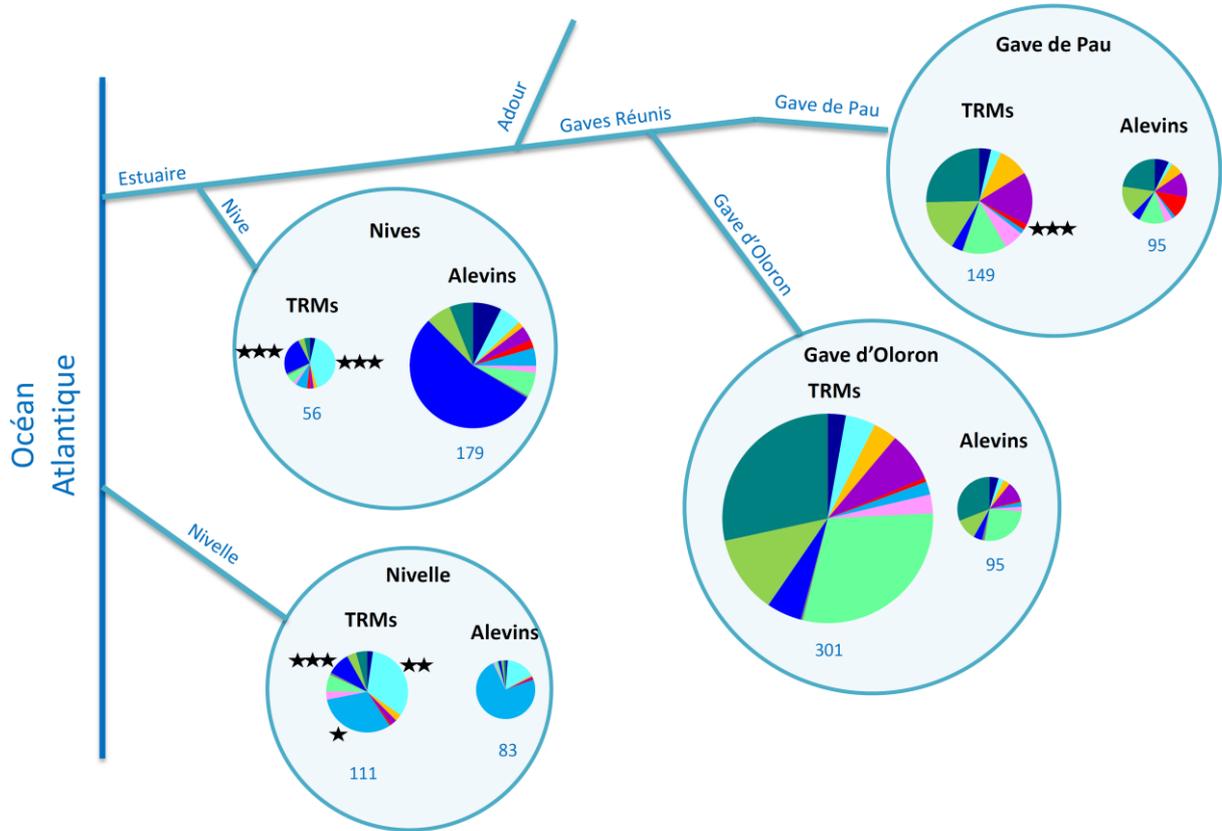


Figure 10 : Contribution de chaque cluster aux populations de truites : comparaison entre alevins et TRMs échantillonnés sur un même bassin. Les différences de proportions entre TRMs et alevins sont matérialisées par une, deux ou trois étoiles lorsqu'elles sont significatives, correspondant respectivement aux seuils de 5%, 1% et 1%. La taille des camemberts est proportionnelle au nombre d'échantillons (l'effectif est indiqué en bleu).

Tâche 8

Estimation quantitative des flux de gènes interbassins associés aux truites de mer (sens du flux, nombre d'individus, âge et taille des individus)

La **tâche 8** consiste à agréger et à croiser les informations individuelles/populationnelles (**tâches 1-7**) afin de quantifier et de qualifier les flux de gènes associés aux TRMs. Nous nous intéresserons ici aux deux items suivants :

- comportement des TRMs (homing *versus* straying) et flux migratoires,
- incidence des obstacles à la montaison

Comportement des TRMs et flux migratoires

La **Figure 10** indique la contribution génétique de chaque cluster pour les bassins où nous disposons de juvéniles et de TRMs, à savoir le Gave de Pau, le Gave d'Oloron, les Nives et la Nivelle. Un test de Fisher exact a été réalisé au seuil *5%, **1% et ***0.1% afin de mettre en évidence d'éventuelles différences de composition génétique entre juvéniles et TRMs. Si les TRMs font toutes du homing, on s'attend à ce qu'il n'y ait pas de différences significatives entre les deux groupes. Par contre, si certains bassins reçoivent la visite de strayers, on s'attend à ce que certains clusters soient sur-représentés chez les TRMs par rapport aux juvéniles, le cluster sur-représenté pouvant éventuellement permettre d'identifier le bassin d'origine de ces strayers.

Pour le Gave d'Oloron, la proportion de chaque cluster est globalement équivalente chez les juvéniles et les TRMs, il est vraisemblable que les TRMs qui empruntent cet axe sont animés par un comportement de homing. C'est à peu près le même scénario pour le Gave de Pau. La seule différence significative concerne le cluster  **rouge** méditerranéen : il est abondant chez les juvéniles situés en tête de bassin (Gave du Marcadau et Gave de Cauterets) et quasi absent chez les TRMs. Cette différence était attendue et confirme que la truite méditerranéenne, par opposition à la truite atlantique, n'a pas la capacité de produire des TRMs.

Dans la Nive et la Nivelle, on note des différences notables :

- le cluster  **turquoise** est toujours plus présent chez les TRMs que chez les alevins, sur les Nives comme sur la Nivelle,

- les clusters natifs, ■ **bleu vif** pour les Nives et ■ **bleu clair** pour la Nivelles, sont sous-représentés chez les TRMs comparativement aux juvéniles,
- dans la Nivelles, le cluster ■ **bleu vif** est nettement plus abondant chez les TRMs que chez les juvéniles.

Ceci tend à prouver l'existence de deux groupes de strayers parmi nos TRMs :

- le premier groupe serait composé de smolts, nés vraisemblablement sur les petits fleuves ibériques, remontant dans des fleuves français de la côte basque,
- le second, de moindre ampleur, concernerait des smolts nés dans les Nives remontant dans la Nivelles.

Le premier des deux flux est également et très clairement perceptible à l'échelle individuelle (**Figure 8**). Les TRMs assignés à hauteur de 80% au cluster ■ **turquoise** (ibérique) sont au nombre de 23 à remonter dans la Nivelles (21% du flux entrant de TRMs), 20 dans les Nives (35%), 7 dans le Gave d'Oloron (2%) et 2 dans le Gave de Pau (1%). Ces TRMs sont de petite taille (longueur fourche moyenne de 39 cm) comparativement à la moyenne générale des TRMs toutes provenances confondues (55 cm). Les finnock de TRMs (notées .+ en scalimétrie) sont soupçonnés ne pas participer à la reproduction, ils n'effectueraient qu'une simple incursion en rivière. Ils ne représentent ici que 23% de l'effectif, ce qui laisse à penser que les 76% restantes (notées .1+, .2+ et .3+) se reproduisent. Un focus sur l'Uzkain, affluent de la Nivelles situé très en aval, révèle que le cluster ■ **turquoise** est présent de façon prégnante chez 11 des 12 juvéniles échantillonnés. Des analyses plus poussées (analyse *in silico* en cours avec le logiciel COLONY) révèlent que les 11 juvéniles en question forment deux familles de pleins frères : une famille de 4 individus possédant l'haplotype 17 et une famille de 7 individus possédant l'haplotype 10. Ces deux haplotypes sont présents chez les juvéniles de la Nivelles (**Figure 7**) mais également chez ceux des fleuves du Nord de l'Espagne (**Annexe 3**), ce qui accrédite l'hypothèse de deux événements de reproduction distincts impliquant chacun une TRM originaire de ce secteur.

Incidence des obstacles à la montaison

Les obstacles à la montaison sont nombreux sur le Gave de Pau. Nous comptons sur cet axe majeur de migration pour comprendre le comportement des TRMs en situation de homing contrarié. Malheureusement, les TRMs du Gave de Pau sont trop proches génétiquement de celles du Gave d'Oloron pour qu'on puisse les distinguer.

Nous nous sommes alors rabattus sur les petits affluents rive gauche de l'Adour qui sont la Bidouze, le Lihoury, l'Aran et l'Arday. Sur ces affluents aval, des obstacles infranchissables ou difficilement franchissables sont présents immédiatement en amont de la zone de balancement des marées, rendant la montaison difficile. Il s'agit d'ouvrages anciens : Moulin Bergay sur la Bidouze, Moulin de Gramont sur le Lihoury, Moulin Neuf d'Urt sur l'Aran, Moulin de Souhy de Bas sur l'Arday. Parallèlement, il est facile d'identifier génétiquement les truites présentes sur ces cours d'eau qui sont presque exclusivement assignées au cluster ■ **bleu foncé** (**Figure 4**). La situation paraissait donc idéale. Malheureusement, nous n'avons recensé qu'une seule TRM native de ces cours d'eau. Elle a été capturée sur le piège de Sorde-l'Abbaye le 2 mai 2011.

Discussion

Comme pour la tâche 8, nous tenterons ici d'agréger et de croiser les informations individuelles/populationnelles pour mieux comprendre le fonctionnement des populations de truites du fond du golfe de Gascogne et en tirer des enseignements pour la gestion. Deux points ont attiré notre attention :

- les souches domestiques et les pratiques de repeuplement,
- le canal de la Neste comme outil de gestion de l'eau à l'échelle des bassins Adour-Garonne et ses possibles effets collatéraux sur les populations de truites.

Souches domestiques et pratiques de repeuplements

Le repeuplement (alevinage principalement) est une pratique qui s'est répandue chez la truite depuis que l'homme maîtrise la reproduction artificielle. Le recours à ces pratiques semble avoir diminué cette dernière décennie. Au jour d'aujourd'hui, il est difficile d'étudier l'effet passé et cumulé des repeuplements sur les populations sauvages car (1) la traçabilité des déversements a rarement été assurée et (2) les souches domestiques utilisées pour les repeuplements ont vraisemblablement évolué dans le temps.

La présente étude nous fournit néanmoins quelques enseignements :

- Les piscicultures ne gèrent pas toutes leurs souches de la même façon (**Figure 4**). Ces souches de repeuplement ont néanmoins un point commun : elles sont génétiquement distinctes des populations sauvages de truites de nos bassins. Elles sont même génétiquement très éloignées des populations de truites où dominent les clusters bleus  : la Bidouze, l'Aran, l'Arduy, les Nives et la Nivelle.
- Les clusters  orange et  rose contribuent de manière sensiblement égale au compartiment juvénile et au compartiment marin pour les quatre bassins examinés (**Figure 10**). On pouvait redouter que les repeuplements créent un déséquilibre écotypique en favorisant la sédentarité, cette inquiétude ne paraît pas fondée. Même si les truites domestiques sont maintenues en eau douce et en captivité depuis plusieurs générations, certaines continuent à migrer en mer comme en témoignent les 13 TRMs d'origine clairement domestique échantillonnées ici à la remontée. Ce constat n'est toutefois pas valable pour la souche Cauterets sauvage, probablement en raison de sa forte introgression par des gènes méditerranéens (**Figure 4** et **Annexe 3**).

Canal de la Neste : une continuité artificielle entre le Bassin de l'Adour et celui de la Garonne

La Neste d'Aure fait partie du bassin versant de la Garonne. Le canal de la Neste a été construit et mis en service à la fin du XIX siècle pour alimenter certains cours d'eau fortement sollicités pour irriguer les parcelles agricoles. Bien qu'appartenant au bassin versant de l'Adour, le Bouès bénéficie de l'apport en eau de la Neste d'Aure par le biais de ce canal. Lorsque la présente étude a été lancée, nous nous interrogeons sur cette possible voie de circulation entre les deux bassins versants ce qui nous a poussé à échantillonner des juvéniles en amont de la prise d'eau du canal.

Le cluster **■ violet**, majoritaire chez les juvéniles de la Neste d'Aure, est largement présent dans les Luys et, dans une moindre mesure, dans l'Arrêt-darré et l'Echez, deux affluents de l'Adour amont. Ce cluster est également présent sur la Baïse (Gave de Pau) ou encore le Saison (Gave d'Oloron) mais de manière plus diffuse. Parmi les TRMs échantillonnées ici, trois se rattachent clairement à ce cluster, deux d'entre elles ont été capturées au filet sur les Gaves réunis et la dernière a été attrapée à la ligne sur le Gave d'Aspe. Plusieurs centaines de smolts de truites, provenant soit de la Garonne soit de la Neste, sont capturés annuellement dans le piège à la dévalaison de Camon Pointis, rendant plausible la présence de TRMs originaire de la Garonne dans le bassin de l'Adour. Le canal de la Neste et le réseau de canaux qui s'y rattachent hébergent des truites, comme en témoignent les pêches électriques. Il est probable que certaines truites de la Neste, sédentaires ou smolts, soient déviées vers l'Adour au moment de leur dévalaison et engendrent un flux migratoire entre les deux bassins. Il n'est toutefois pas impossible que des TRMs nées dans le bassin de la Garonne aient pu rejoindre le bassin de l'Adour naturellement par la mer sans passer par le canal. On peut cependant être surpris par l'ampleur de l'introgession.

Conclusions

L'objectif de cette étude était d'utiliser la génétique et la scalimétrie pour mieux comprendre le fonctionnement de populations de truites résidant sur des bassins hydrographiques fréquentés par les truites de mer. Pour mener à bien cette entreprise, nous avons bénéficié des riches collections d'écailles de truites de mer rassemblées par MIGRADOUR en divers points des bassins Adour, Nives et Nivelles et nous avons tiré parti d'une diversité génétique locale forte et structurée pour suivre les mouvements individuels.

Nous tirons plusieurs enseignements de notre étude :

- Comme attendu, toutes les parties du bassin ne concourent pas également à la production de TRMs, l'essentiel des TRMs remontant dans l'Adour provient des Gaves.
- Le homing est très répandu chez les truites de mer. La dispersion par les truites de mer, lorsqu'elle existe, ne s'apparente pas à de la diffusion mais ressemble plutôt à un flux orienté. Les Nives et la Nivelles reçoivent de nombreuses visites de TRMs ibériques, vraisemblablement en provenance des petits fleuves cantabriques ou basques espagnols. En comparaison, le flux de TRMs en provenance des Gaves est dérisoire, même pour les Nives qui partagent pourtant le même estuaire.
- L'hypothèse de départ selon laquelle la longueur du séjour en mer serait corrélée à une migration marine sur de longue distance est battue en brèche.
- La question relative au comportement des TRMs en situation de homing contrarié n'a pas trouvé de réponse.
- Le canal de la Neste, qui alimente en eau un affluent de l'Adour, offre vraisemblablement une voie d'entrée aux truites du bassin de la Garonne.
- Les truites domestiques sont génétiquement distinctes des populations sauvages du fond du Golfe de Gascogne. Les gènes d'origine domestique sont peu présents chez les populations de truites sauvages. Lorsqu'ils le sont, ils contribuent à part égale aux populations sédentaires et marines sauf dans le cas d'une souche domestique fortement introgressée par des gènes méditerranéens.

Annexes

Annexe 1 : Liste des sites de pêches électriques sur lesquels des truites ont été collectées pour cette étude. Les coordonnées X et Y sont exprimées en mètres (projection Lambert 93, méridien de Greenwich).

Bassin	Rivière	X_L93	Y_L93
Urumea	Urruzuno	299509	6248547
Urumea	Urruzuno	299509	6248547
Bidassoa	Amaiur	335720	6245307
Bidassoa	Beartzun	333805	6236290
Bidassoa	Caleras	320729	6250051
Bidassoa	Ezkurra	330705	6234260
Bidassoa	Muga	320042	6251007
Bidassoa	Onin	316717	6250026
Bidassoa	Tximista	321274	6248462
Untxin	Untxin	317651	6261288
Untxin	Untxin	320007	6264788
Untxin	Untxingo Errota	319285	6264908
Nivelle	Arrayoko Erreka	325983	6261157
Nivelle	Galardiko	325355	6260818
Nivelle	Insola (Dorea)	321473	6259543
Nivelle	Julian Borda	336377	6252997
Nivelle	Nivelle	334356	6251016
Nivelle	Nivelle	331073	6247376
Nivelle	Opalazio	327555	6253368
Nivelle	Opalazio	331103	6260727
Nivelle	Opalazio	332283	6256898
Nivelle	Opalazio	334379	6256471
Nivelle	Opalazio	334379	6256471
Nivelle	Trois Fontaines	325663	6260310
Nivelle	Uskain	326622	6261716
Antereneko Erreka	Antereneko Erreka (Grand Isaka)	324774	6267307
Antereneko Erreka	Antereneko Erreka (Grand Isaka)	324355	6267479
Antereneko Erreka	Antereneko Erreka (Grand Isaka)	325380	6266940
Uhabia	Alhorgako Erreka	330752	6269565
Uhabia	Uhabia	329477	6270035
Uhabia	Zirikolatzeko Erreka	329506	6268071
Nives	Artselaya	345714	6254037
Nives	Artselaya	345714	6254037
Nives	Bastan	346815	6250842
Nives	Esterenguibel	363184	6230714
Nives	Esterenguibel	359414	6231918
Nives	Esterenguibel	359414	6231918
Nives	Intzaraski	362486	6229303

Bassin	Rivière	X_L93	Y_L93
Nives	Latsa	339298	6261916
Nives	Latsa	339215	6260630
Nives	Latsa	339213	6258198
Nives	Laurhibar	367104	6229762
Nives	Laurhibar	359407	6237101
Nives	Laurhibar	356880	6238719
Nives	Laurhibar	354819	6239398
Nives	Laurhibar	367104	6226762
Nives	Laurhibar	359397	6237246
Nives	Nive	354266	6241645
Nives	Nive	350075	6247728
Nives	Nive	353856	6242724
Nives	Nive	350080	6247723
Nives	Nive d'Arnéguy	349845	6230938
Nives	Nive d'Arnéguy	351370	6232784
Nives	Nive d'Arnéguy	352596	6234910
Nives	Nive de Béhérobie	355916	6237636
Nives	Nive de Béhérobie	356548	6235278
Nives	Nive de Béhérobie	358329	6231735
Nives	Nive de Béhérobie	358229	6227886
Nives	Nive des Aldudes	346749	6240570
Nives	Nive des Aldudes	349771	6245902
Nives	Nive des Aldudes	346769	6240596
Nives	Nive des Aldudes	345281	6238787
Aran	Aran (Joyeuse)	353694	6263423
Aran	Aran (Joyeuse)	355362	6270724
Ardanavy	Ardanabie	345246	6270009
Ardanavy	Ardanavy	348201	6273417
Bidouze	Bidouze	369450	6242580
Bidouze	Bidouze	369450	6242580
Bidouze	Bidouze	371028	6265786
Bidouze	Bidouze	369876	6241733
Bidouze	Bidouze	372250	6237848
Bidouze	Haranbeltzko	371843	6249407
Bidouze	Hestape	369123	6252697
Lihoury	Arberoue	360665	6269763
Lihoury	Lihoury	365145	6273465
Lihoury	Lihoury	362755	6270436
Lihoury	Lihoury	361367	6269252
Lihoury	Lihoury	365889	6273364
Gave d'Oloron	Apaure	387000	6253634
Gave d'Oloron	Gave d'Aspe	406139	6222275
Gave d'Oloron	Gave de Larrau	382629	6224080

Bassin	Rivière	X_L93	Y_L93
Gave d'Oloron	Gave de Larrau	380025	6221615
Gave d'Oloron	Gave d'Oloron	397679	6248331
Gave d'Oloron	Gave d'Oloron	395582	6252456
Gave d'Oloron	Gave d'Ossau	421350	6228923
Gave d'Oloron	Lourdios	403632	6229966
Gave d'Oloron	Lourdios	400837	6225514
Gave d'Oloron	Saison	385761	6253657
Gave d'Oloron	Saison	381700	6240589
Gave d'Oloron	Saison	384125	6232565
Gave d'Oloron	Saison	384075	6226740
Gave d'Oloron	Saison	383279	6224394
Gave d'Oloron	Saison	384571	6227972
Gave d'Oloron	Valentin	424129	6213669
Gave d'Oloron	Valentin	423448	6214088
Gave d'Oloron	Valentin	422074	6214739
Gave d'Oloron	Vert	402600	6239768
Gave d'Oloron	Vert	400483	6236376
Gave d'Oloron	Vert	399546	6233769
Gave de Pau	Bayse	418481	6239785
Gave de Pau	Baysole	417097	6237938
Gave de Pau	Gave de Gavarnie	453408	6185896
Gave de Pau	Gave de Pau	448926	6227184
Gave de Pau	Gave de Pau	449516	6219135
Gave de Pau	Gave de Pau	421133	6251122
Gave de Pau	Gave de Pau	448578	6218579
Gave de Pau	Gave de Pau	448535	6216821
Gave de Pau	Gave de Pau	425169	6249816
Gave de Pau	Gave de Pau	430668	6245655
Gave de Pau	Gave de Pau	435337	6237702
Gave de Pau	Gave de Pau	431264	6243941
Gave de Pau	Gave de Pau	438931	6230523
Gave de Pau	Gave de Pau	436984	6235136
Gave de Pau	Gave de Pau	428377	6248380
Gave de Pau	Gave de Pau	431264	6243941
Gave de Pau	Gave de Pau	420244	6251795
Gave de Pau	Gave du Marcadau	442902	6199868
Gave de Pau	Nez	424206	6249293
Gave de Pau	Ousse	447065	6237163
Gave de Pau	Ouzom	435206	6226301
Luy de France	Luy de France	436882	6254204
Luy de France	Souye	434687	6261365
Luy de France	Souye	436764	6258622
Adour amont	Adour	453177	6267130

Bassin	Rivière	X_L93	Y_L93
Adour amont	Adour	448990	6241841
Adour amont	Adour	472261	6214871
Adour amont	Adour de Gripp	472267	6208078
Adour amont	Adour de Payolle	477343	6208968
Adour amont	Arrêt-darré	468445	6231669
Adour amont	Echez	456574	6224415
Adour amont	Gabas	442673	6250734
Adour amont	Le Grand Léés	447276	6251942
Adour amont	Lees	447810	6258060
Adour amont	Louet	451737	6255512
Adour amont	Luzou	384556	6313120
Adour amont	Oussouet	463199	6225310
Adour amont	Retjons	391312	6315497
Leyre	ruisseau de la Calette	400678	6387335
Leyre	ruisseau de la Moulette	397953	6387988
Leyre	ruisseau du Bouron	401588	6380913
Garonne	Neste d'Aure	483104	6200323
Garonne	Neste d'Aure	479568	6193368
Ebre	Egurguy	362257	6222884
Ebre	Iratiko Erreka	368079	6224596

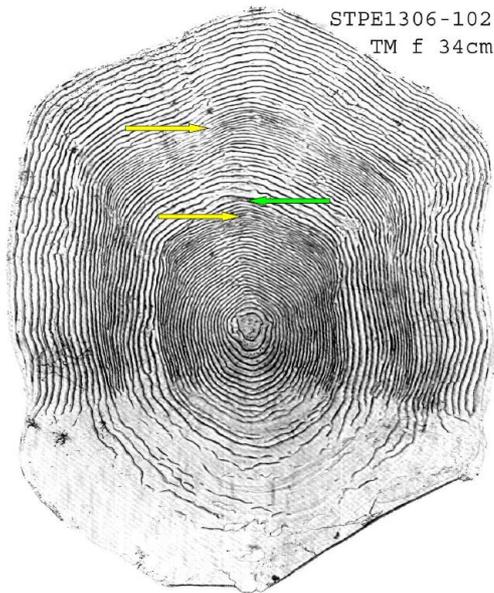
Annexe 2 : Polymorphisme au sein des haplotypes mitochondriaux.

9 indels	15 caractères variables phylogénétiquement non informatifs	26 caractères phylogénétiquement informatifs
388999999 799000155 Haplotype 456789712	2223578899999 132287373445578 Haplotype 500103910855809	11122333356678888889999 15937824777815891557781336 Haplotype 38822228567965635346932676
hap1 -AAATA-CT hap2 -AAATA-CT hap39 GAAATA-CT hap41 GAAATA-CT hap6 GAAATA-CT hap62 GAA--A-CT hap59 GAAATA-CT hap8 GAAATA-CT hap27 GA-ATA-CT hap71 GAAATA-CT AT GAAATA-CT hap60 GAAATA-CT hap3 GAAATA-CT hap4 GAAATA-CT hap69 GAAATA-CT hap63 GAAATA-CT DUcs1 GAAATA-CT hap22 GAAATA-CT hap25 GAAATA-CT hap5 GAAATA-CT hap30 GAAATA-CT hap14 GAAATA-CT hap40 -AAATA-CT hap70 GAAATA-CT hap42 GAAATA-CT hap43 GA-ATA-CT hap7 GAAATA-CT hap34 GAAATA-CT hap28 GAAATA-CT hap68 GAAATA-CT hap46 GAAATA-CT hap67 GAAATA-CT hap36 GAAATA-CT hap11 GAAATA-CT hap64 GAAATA-CT hap66 GAAATA-CT hap13 GAAATA-CT hap47 GAAATA-CT hap17 GAAATA-CT hap21 GAAATA-CT hap24 GAAATA-CT hap45 GAAATA-CT hap19 GAAATA-CT hap26 GAAATA-CT hap20 GAAATA-CT hap57 GAAATA-CT hap54 GAAATA-CT hap49 GAAATA-CT hap48 GAAATA-CT hap50 GAAATA-CT hap35 GAAATA-CT hap58 GAAATA-CT hap61 GAAATA-CT hap32 GAAATA-CT hap9 GAAATA-CT hap23 G--ATA-CT hap31 GAAATA-CT hap56 GAAATA-CT hap51 GAAATA-CT hap29 GAAATA-CT hap53 GAAATA-CT hap18 GAAATA-CT hap65 GAAATA--- hap12 GAAATA-CT hap38 GAAATA-CT hap10 GAAATA-CT hap52 GAAATA-CT hap55 GAAATA-CT hap15 GAAATA-CT hap44 GAAATATCT ADcs1 GAAATATCT hap16 GAAATATCT hap37 GAAA---CT MEcs1 GAAATA-CT hap33 GAAATA-CT	hap1 GCGATGCCCAACTAT hap2 GCGATGCCCAACTAT hap39 GCGATGCCCAACTAT hap41 GCAGTGCCCAACTAT hap6 GCGATGCCCAACTAT hap62 GCGATGCCCAACTAT hap59 GCGATGCCCAACTAG hap8 GCGATGCCCAACTAT hap27 GCGATGCCCAACTAT hap71 GCGATGCCCAACTAT AT GCGATGCCCAACTAT hap60 GCGATGCCCAACTAT hap3 GCGATGCCCAACTAT hap4 GTGATGCCCAACTAT hap69 GCGATGCCCAACTAT hap63 GCGATGCTCAACTAT DUcs1 GCGATGCCCAACTAT hap22 GCGATGCCCAACTAT hap25 GCGATGCCCAACTGT hap5 GCGATGCCCAACTAT hap30 GCGATGCCCAACTAT hap14 GCGATGCCCAACTAT hap40 GCGATGCCCAACTAT hap70 GCGATGCCCAACTAT hap42 GCGATGCCCAACTAT hap43 GCGATGCCCAACTAT hap7 GCGATGCCCAACTAT hap34 CCGATGCCCAACTAT hap28 GCGATGCCCAACTAT hap68 GCGAGGCCCAACTAT hap46 GCGATGCCCAACTAT hap67 GCGATGCCCAACTAT hap36 GCGATGCCCAACTAT hap11 GCGATGCCCAACTAT hap64 GCGATGCCCAACTAT hap66 GCGATGCCCAACTAT hap13 GCGATGCCCAACTAT hap47 GCGATGCCCAACTAT hap17 GCGATGCCCAACTAT hap21 GCGATGCCCAACTAT hap24 GCGATGCCCAACTAT hap45 GCGATGCCCAACTAT hap19 GCGATGCCCAACTAT hap26 GCGATGCCCAACTAT hap20 GCGATGCCCAACTAT hap57 GCGATGCCCAACTAT hap54 GCGATGCCCAACTAT hap49 GCGATGCCCAACTAT hap48 GCGATGCCCAACTAT hap50 GCGATGCCCAACTAT hap35 GCGATGCCCAACTAT hap58 GCGATGCCCAACTAT hap61 GCGATGCCCAACTAT hap32 GCGATGCCCAACTAT hap9 GCGATGCCCAACTAT hap23 GCGATGCCCAACTAT hap31 GCGATGCCCAACTAT hap56 GCGATGCCCAACTAT hap51 GCGATGCCCAACTAT hap29 GCGATGCCCAACTAT hap53 GCGATGCCCAACTAT hap18 GCGATGCCCAACTAT hap65 GCGATGCCCAACTAT hap12 GCGATGCCCAACTAT hap38 GCGATGCCCAACTAT hap10 GCGATGCCCAACTAT hap52 GCGATGCCCAACTAT hap55 GCGATGCCCAACTAT hap15 GCGATGCCCAACTAT hap44 GCGATGCCCAACTAT ADcs1 GCGATGCCCAACTAT hap16 GCGATGCCCAACTAT hap37 GCGATGCCCAACTAT MEcs1 GCGATGCCCAACTAT hap33 GCGATGCCCAACTAT	hap1 TTTATATGCTGTTCCCTATTAACCTCT hap2 TTTATATGCTGTTCCCTATTAACCTCT hap39 TTTGTAGGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap41 TTTGTAGGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap6 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap62 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap59 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap8 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap27 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap71 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT AT TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap60 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap3 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap4 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap69 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap63 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT DUcs1 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap22 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap25 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap5 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap30 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap14 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap40 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap70 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap42 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap43 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap7 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap34 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap28 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap68 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap46 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap67 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap36 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap11 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap64 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap66 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap13 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap47 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap17 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap21 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap24 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap45 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap19 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap26 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap20 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap57 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap54 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap49 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap48 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap50 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap35 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap58 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap61 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap32 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap9 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap23 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap31 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap56 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap51 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap29 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap53 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap18 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap65 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap12 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap38 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap10 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap52 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap55 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap15 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap44 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT ADcs1 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap16 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap37 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT MEcs1 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT hap33 TTTGTATGCTGTTCCCTATTAACCTTT

Annexe 4 : Exemples de lecture d'écailles.

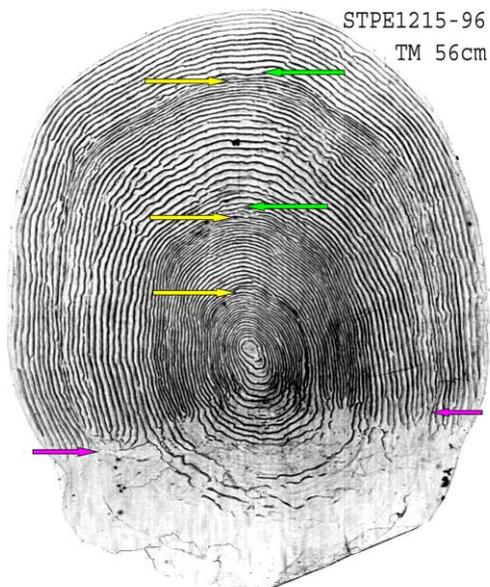


A

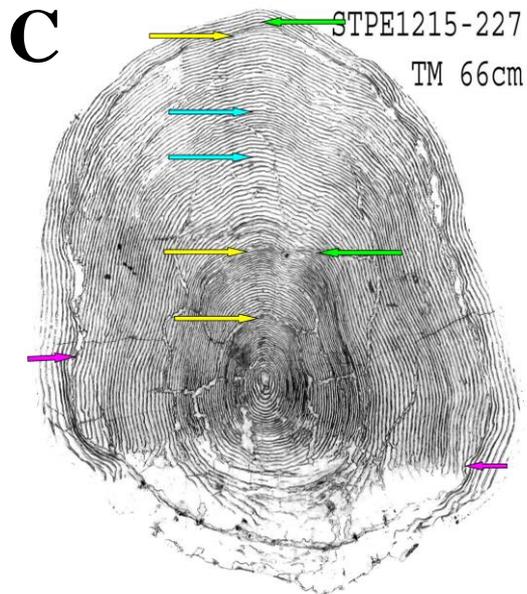


1.1+ : TRM capturée à Halsou sur la Nive le 23/06/2011. Elle a passé 1 an en eau douce, est partie en mer le printemps suivant. Après une saison de croissance marine, elle est remontée en eau douce, est repartie en mer pour enfin revenir pour la seconde fois et se faire capturer fin juin.

B



2.1+ : TRM capturée au filet dans l'estuaire de l'Adour le 30/05/2013. Elle a passé 2 ans en eau douce, est partie en mer le printemps suivant. Après une saison de croissance marine, elle est remontée en eau douce afin de s'y reproduire (marque de frai), est repartie en mer pour enfin revenir pour la seconde fois et se faire capturer fin mai.



2.2+ : TRM capturée au filet sur les Gaves réunis le 24/06/2014. Elle a passé 2 ans en eau douce et est partie en mer le printemps suivant. Son **premier hiver post-dévalaison s'est effectué en mer (large bande de circulis resserrés)**. Après une deuxième saison de croissance marine, elle est remontée en eau douce afin de s'y reproduire (marque de frai). Elle est repartie en mer pour enfin revenir pour la seconde fois et se faire capturer en juin.

Bibliographie

Alberto F (2009) MsatAllele_1.0: An R Package to Visualize the Binning of Microsatellite Alleles. *Journal of Heredity* 100(3):394-397

Aurette D, Berrebi P (1998) Microsatellite markers and management of brown trout *Salmo trutta fario* populations in southwestern France. *Genet Sel Evol* 30(Suppl. 1):S75-S90

Aurette D, Berrebi P (2001) Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations from south-western France: data from mitochondrial control region variability. *Mol Ecol* 10(6):1551-1561

Bandelt HJ, Forster P, Sykes BC, Richards MB (1995) MITOCHONDRIAL PORTRAITS OF HUMAN-POPULATIONS USING MEDIAN NETWORKS. *Genetics* 141(2):743-753

Bernatchez L (2001) The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* 55(2):351-379

Cairney M, Taggart JB, Høyheim B (2000) Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in other salmonids. *Mol Ecol* 9(12):2175-2178

Caudron A, Champigneulle A, Largiadèr CR, Launey S, Guyomard R (2009) Stocking of native Mediterranean brown trout (*Salmo trutta*) into French tributaries of Lake Geneva does not contribute to lake-migratory spawners. *Ecology of Freshwater Fish* 18(4):585-593

Chat J, Manicki A, Merchernek N (2008) Typing for brown trout LDH-C1* alleles together with microsatellites by automated sequencing. *Conservation Genetics* 9(6):1669-1671

Cortey M, Vera M, Pla C, Garcia-Marin JL (2009) Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 97(4):904-917

Estoup A, Largiadèr CR, Cornuet JM, Gharbi K, Presa P, Guyomard R (2000) Juxtaposed microsatellite systems as diagnostic markers for admixture: an empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta*) as model organism. *Mol Ecol* 9(11):1873-1886

Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164(4):1567-1587

Hamilton KE, Ferguson A, Taggart JB, Tomasson T, Walker A, Fahy E (1989) Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: Ldh-5 as a phylogeographic marker locus. *J Fish Biol* 35:651-664

Hansen MM, Nielsen EE, Mensberg KLD (1997) The problem of sampling families rather than populations: Relatedness among individuals in samples of juvenile brown trout *Salmo trutta* L. *Mol Ecol* 6(5):469-474

King TL, Eackles MS, Letcher BH (2005) Microsatellite DNA markers for the study of Atlantic salmon (*Salmo salar*) kinship, population structure, and mixed-fishery analyses. *Mol Ecol Notes* 5(1):130-132

Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG (2007) Clustal W and clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23(21):2947-2948

Mullenbach R, Lagoda P, Welter C (1989) An efficient salt-chloroform extraction of DNA from blood and tissues. *Trends in Genetics* 5(12):391

O'Reilly PT, Hamilton LC, McConnel SK, Wright JM (1996) Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:2292-2298

Paradis E (2010) pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics* 26(3):419-420

Polzin T, Daneshmand SV (2003) On Steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operations Research Letters* 31(1):12-20

Presa P, Guyomard R (1996) Conservation of microsatellites in three species of salmonids. *J Fish Biol* 49(6):1326-1329

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2):945-959

Sakamoto T, Okamoto N, Ikeda Y (1994) Rapid Communication - Dinucleotide Repeat Polymorphism of Rainbow-Trout, *Fgt2*. *Journal of Animal Science* 72(10):2765-2765

Slettan A, Olsaker I, Lie O (1995) Atlantic Salmon, *Salmo-Salar*, Microsatellites at the Ssosl25, Ssosl85, Ssosl311, Ssosl417 Loci. *Anim Genet* 26(4):281-282

Slettan A, Olsaker I, Lie O (1996) Polymorphic Atlantic salmon, *Salmo salar* L., microsatellites at the SSOSL438, SSOSL439 and SSOSL444 loci. *Anim Genet* 27(1):57-58

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol Biol Evol* 30(12):2725-2729

Toonen RJ, Hughes S (2001) Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM (R) automated sequencer using a membrane comb and STRand software. *Biotechniques* 31(6):1320-1324