

**INFORMATIONS CONCERNANT
LA PÊCHE**

n° 73

**Principes génétiques
de conservation et
de gestion piscicoles**



**INFORMATIONS CONCERNANT
LA PÊCHE**

n° 73

**Principes génétiques
de conservation et
de gestion piscicoles**

**Publié par l'Office fédéral
de l'environnement, des forêts
et du paysage OFEFP
Berne, 2002**

Editeur

Office fédéral de l'environnement, des forêts
et du paysage OFEFP

Auteurs

- Carlo Largiadèr
Institut de Zoologie, Université de Berne
- Daniel Hefti, Section Pêche, OFEFP

Couverture

Photo: Michel Roggo

Commande

Office fédéral de l'environnement, des forêts
et du paysage, Documentation
3003 Berne
Fax + 41 (0)31 324 02 16
E-mail: docu@buwal.admin.ch
Internet: www.buwalshop.ch

Numéro de commande

MFI-73-F

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
--------------	---

BLOC I

CONSERVATION ET GESTION DURABLES DES RESSOURCES GENETIQUES D'UNE ESPECE	7
----------------------------------------------------------------------------	---

BLOC II

1. NOTIONS DE BASE ET DEFINITIONS	15
2. SUR LA NATURE DU PROBLEME ...	17
2.1. BIODIVERSITE AU NIVEAU PLANETAIRE	17
2.2. BIODIVERSITE AU NIVEAU NATIONAL	18
3. PRINCIPES GENETIQUES DE CONSERVATION	21
4. PRINCIPES GENETIQUES DE GESTION	25
4.1. REPEUPLEMENT DE SOUTIEN (« <i>SUPPORTIVE BREEDING</i> »)	25
4.2. VARIABILITE GENETIQUE DANS UN ECHANTILLON	26
4.3. GESTION DES STOCKS DE GENITEURS CAPTIFS	29
4.3.1. GESTION « EN VASE CLOS »	29
4.3.2. GESTION OUVERTE	34
4.4. EFFETS GENETIQUES DU REPEUPLEMENT SUR LA POPULATION NATURELLE	35
5. VERS UNE STRATEGIE DE CONSERVATION ET DE GESTION	39
5.1. PRINCIPES	39
5.2. PERTURBATIONS DU MILIEU NATUREL	40
5.3. GESTION PISCICOLE	41
5.4. RECOMMANDATIONS	44

BLOC III

TOPIC 1: EVOLUTION ET VARIABILITE GENETIQUE	49
TOPIC 2: L'EFFECTIF GENETIQUE (N_e)	55
TOPIC 3: LES COMPOSANTES DE LA VARIABILITE GENETIQUE	59
TOPIC 4: CONSANGUINITE ET « <i>INBREEDING DEPRESSION</i> »	65
TOPIC 5: DOMESTICATION	69
TOPIC 6: HYBRIDATION ET « <i>OUTBREEDING DEPRESSION</i> »	71
TOPIC 7: UNITES DE CONSERVATION ET DE GESTION	73
TOPIC 8: GROUPE DE TRAVAIL « TROUTCONCERT »	75

BLOC IV

SYNTHESE DES TRAVAUX GENETIQUES	79
TRUITE COMMUNE (<i>SALMO TRUTTA</i>)	81
OMBRE (<i>THYMALLUS THYMALLUS</i>)	87
COREGONES (<i>COREGONUS</i> SP.)	91
OMBLE CHEVALIER (<i>SALVELINUS ALPINUS</i>)	95
CHABOT (<i>COTTUS GOBIO</i>)	99
BIBLIOGRAPHIE	103

ANNEXES

RECUEIL DES FORMULES	112
GLOSSAIRE	114

Introduction

Programme de conservation

L'élaboration d'un programme de conservation et de gestion piscicoles implique l'intervention de nombreux acteurs appartenant au moins aux trois catégories suivantes:

Acteurs impliqués

- les scientifiques,
- les politiques,
- les gestionnaires.

La nécessité d'un programme commun

En soi, chacun de ces acteurs évolue dans un monde spécifique qui fonctionne de manière indépendante selon des règles et des contraintes différentes. La logique propre à chacune de ces catégories d'acteurs pourrait ainsi déboucher sur l'élaboration de programmes distincts de conservation et de gestion. Dans la pratique, il est toutefois nécessaire d'intégrer au mieux les préoccupations de chacun et de définir des actions concrètes dans le cadre d'un programme commun. Indépendamment de sa complexité intrinsèque, un tel programme est donc a priori le fruit d'un certain compromis qui doit répondre aux conditions-cadres minimales suivantes:

Conditions-cadres

- s'appuyer sur des bases scientifiques solides,
- s'inscrire dans un contexte législatif cohérent,
- répondre aux préoccupations des utilisateurs.

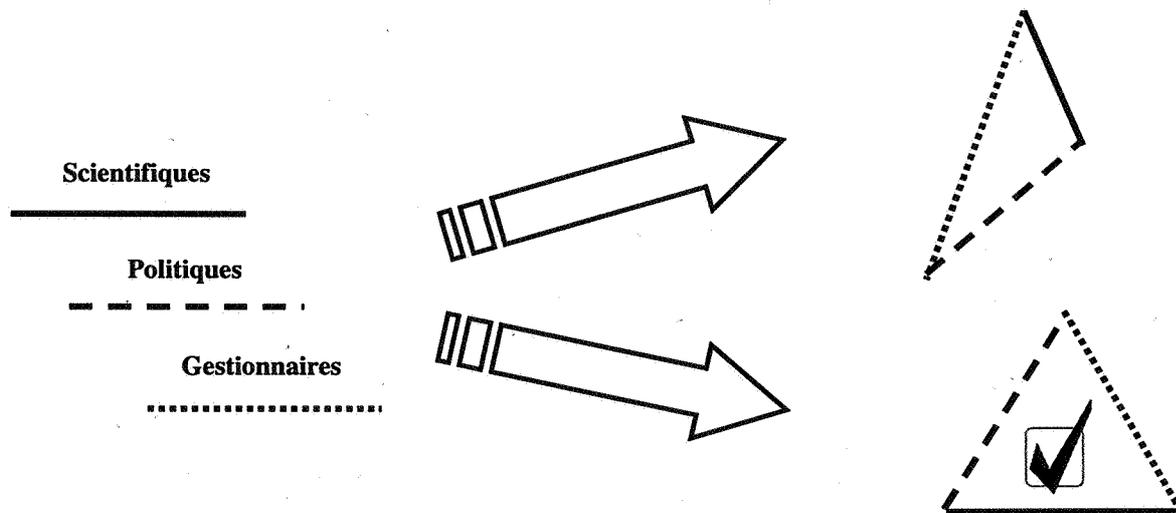
L'enjeu est donc de taille ! Rien d'étonnant à ce qu'une stratégie de conservation et de gestion piscicoles soit difficilement susceptible de satisfaire entièrement tout le monde. Schématiquement, on peut comparer l'élaboration d'un programme d'action à un triangle dont chaque côté représente l'un des acteurs impliqués. Dans l'idéal, le triangle doit être aussi « équilatéral » que possible afin d'intégrer de manière équitables les préoccupations de chacun.

Mesures génétiques de conservation et de gestion

Les considérations ci-dessus s'appliquent également aux mesures génétiques de conservation et de gestion piscicoles qui font l'objet de la présente brochure. Le développement et la standardisation relativement récents des méthodes d'analyse biochimique sur la structure des protéines ou des acides nucléiques ont ouvert des perspectives nouvelles. Il est

**L'apport des
méthodes
biochimiques**

désormais possible d'appréhender la structure génétique d'une espèce, d'une population et même d'un individu. Ces découvertes scientifiques ont donc fortement influencé le cadre législatif en matière de conservation et de gestion piscicoles. En même temps, elles ont suscité un certain scepticisme auprès des gestionnaires, voire de la méfiance, parce que ces méthodes remettent parfois en cause les pratiques traditionnellement utilisées. Nous retrouvons à nouveau l'interaction entre scientifiques, politiques et gestionnaires !



Les trois composantes d'un programme de conservation et de gestion piscicoles.

**But de la
publication**

La présente publication vise à sensibiliser les acteurs impliqués dans la conservation et la gestion piscicoles aux aspects génétiques des programmes mis en œuvre. Compte tenu de la relative complexité de la matière, nous avons choisi d'organiser la publication en plusieurs blocs destinés chacun à un public cible. En principe, ces blocs peuvent être lus de manière indépendante, les blocs I à III présentant un degré de difficulté croissant. Nous espérons ainsi rendre accessibles à tous les principes généraux d'une matière relativement complexe.

**Bloc I destiné
aux néophytes**

Le bloc I contient une synthèse vulgarisée destinée au grand public sans connaissances particulières en matière de génétique. Il présente les objectifs principaux de la conservation et de la gestion des poissons et tente d'expliquer, sur la base d'un exemple fictif, l'origine des différences génétiques observées entre populations piscicoles.

**Bloc II destiné
aux gestionnaires**

La deuxième partie (bloc II) est ciblée sur les acteurs directement impliqués dans la gestion du poisson. Le vocabulaire employé fait appel à la terminologie classique des gestionnaires; les principales notions techniques notées en gras dans le texte sont expliquées dans un glossaire en fin de publication. Le texte est illustré de graphiques et étayé par des exemples numériques visant à faciliter la compréhension et l'utilisation des concepts mathématiques. A ce propos, il faut préciser que les exemples numériques illustrent des situations fictives et simplifiées dont la résolution quantitative ne constitue qu'une approximation. En raison de la complexité des situations réelles, le calcul exact implique le recours à des méthodes statistiques qui sortent du cadre de cette brochure.

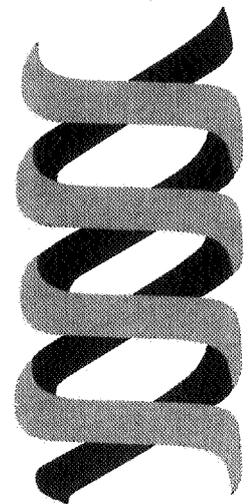
**Bloc III destiné
aux spécialistes**

Le lecteur averti pourra se référer aux compléments d'informations relatés dans le bloc III, qui regroupe différents thèmes ou « *Topics* ». Ces derniers visent à approfondir certains concepts ou à apporter des informations supplémentaires. Leur lecture fait toutefois appel à des connaissances plus pointues en matière de biologie et de génétique.

**Bloc IV: synthèse
des connaissances
actuelles**

Le bloc IV présente une synthèse des études génétiques menées en Suisse sur la truite commune (*Salmo trutta*), l'ombre (*Thymallus thymallus*), les corégones (*Coregonus* sp.), l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) ainsi que le chabot (*Cottus gobio*).

Bloc I



I. Conservation et gestion durables des ressources génétiques d'une espèce

Qu'est-ce que cela veut dire ?

Conserver une espèce signifie éviter sa disparition et donc assurer sa pérennité. Sous cette affirmation quelque peu triviale se cachent toutefois certaines difficultés dont il ne faut pas sous-estimer l'ampleur.

Que doit-on conserver ?

La première difficulté est de se mettre d'accord sur ce que l'on veut vraiment conserver. Nous pouvons tous constater qu'une espèce n'est pas homogène mais qu'elle est formée de plusieurs populations, elles-mêmes constituées d'un ensemble unique d'individus distincts. Ces individus ainsi que les populations se distinguent par certains caractères (taille, couleur, comportement, etc.). Parmi ces populations, quelles sont donc celles qui représentent le mieux l'espèce et qui doivent être protégées en priorité ?

Pourquoi existe-t-il des différences entre des populations de la même espèce ?

On peut également s'interroger sur l'origine des différences qui existent entre les diverses populations d'une même espèce. Pour tenter de répondre à cette question, il faut partir du principe que, à l'origine, les populations de la même espèce se ressemblaient beaucoup. Au cours des générations, chaque population a progressivement divergé sous l'influence des forces de l'évolution, p.ex. de la sélection naturelle, en s'adaptant à son environnement spécifique. Chaque population a en quelque sorte « optimisé » ses performances en fonction des contraintes du milieu. Ainsi, une population de truites fario vivant dans un milieu alpin ne se trouve pas confrontée aux mêmes conditions que celles d'une grande rivière de plaine. Il faut donc considérer que les différences que nous observons aujourd'hui sont la résultante de processus d'adaptation qui traduisent la diversité des habitats colonisés par l'espèce. Une stratégie de protection ou de conservation au niveau de l'espèce ne peut pas ignorer ces différences mais doit au contraire viser à les maintenir.

Facteurs externes et internes

Nous savons aujourd'hui que les différences qui apparaissent entre les populations d'une même espèce s'expliquent par des facteurs externes (conditions du milieu, nourriture, etc.), par des facteurs internes (origine génétique) ou, dans la plupart des cas, par la combinaison de facteurs externes et internes. L'adaptation d'une population aux spécificités de son environnement fait donc intervenir des mécanismes génétiques. Nous savons également que, bien que chaque population d'une même espèce présente les mêmes facteurs héréditaires (gènes), chacune se distingue

Les populations se distinguent par leur composition allélique

génétiquement des autres. Ces différences s'expliquent par le fait que les gènes peuvent se présenter sous plusieurs formes (allèles), qui apparaissent avec des fréquences spécifiques dans chaque population. L'exemple fictif I.1 tente d'illustrer ce phénomène: Albert, Alfred, Antoine et Alex appartiennent à la même espèce; bien que les 4 populations possèdent les mêmes gènes (ronds, carrés et triangles), chacune se distingue génétiquement des autres par une composition caractéristique de variantes génétiques (= teintes des gènes). En l'occurrence, la structure génétique de l'espèce (c'est-à-dire la somme de toutes les variantes génétiques) présente une grande variabilité. Les teintes actuelles des gènes ont été sélectionnées en fonction des conditions du milieu. Au sein de chaque population, les individus les mieux adaptés (ceux avec la meilleure composition génétique) ont survécu et ont transmis leurs gènes aux générations ultérieures. Ainsi, les différentes populations ont progressivement divergé génétiquement (Fig. I.1).

Lignée génétique distincte

La population de François possède des gènes en forme de losange à la place de gènes triangulaires. Il s'agit d'une groupe spécial de gènes qui est nouvellement apparu au cours de l'évolution (p.ex. à la suite d'une fusion entre deux gènes triangulaires) ou qui existait dans la population d'origine de manière rarissime et qui a disparu chez les autres populations. Les 5 populations sont toutes issues d'un ancêtre commun. Au sein de la même espèce, Albert, Alfred, Antoine et Alex forment une lignée évolutive commune car ils possèdent tous en commun les gènes ancestraux (ronds, carrés et triangles). François appartient à la même espèce mais il forme une lignée évolutive distincte caractérisée par l'existence de gène en forme de losange. La séparation des deux lignées évolutives est antérieure à la différenciation des populations de la même lignée.

Conservation génétique: une première définition

Nous pouvons dès lors tenter une première définition de la conservation génétique: elle vise à maintenir, d'une part, les spécificités génétiques des populations (principe d'intégrité génétique) et, d'autre part, la variabilité génétique qui existe à l'intérieur et entre les populations de la même espèce (principe de biodiversité). Ces principes de base doivent être respectés aussi bien au niveau des mesures de protection qu'à celui des mesures de gestion.

Exemple 1.1:

Albert, Alfred, Antoine et Alex sont des poissons qui appartiennent à la même espèce. Ils possèdent tous 3 types de gènes (ronds, carrés et triangulaires, cf. Fig. 1.1) qui définissent certaines propriétés et qui peuvent chacun se présenter en 3 teintes: claire, grise ou noire.

- Les gènes ronds fabriquent une substance qui permet au poisson d'optimiser son métabolisme en fonction de la température de l'eau: plus le gène est clair, plus la résistance du poisson au froid est prononcée, plus le gène est foncé, plus la résistance au chaud est prononcée.
- Les gènes carrés fabriquent une substance qui active les muscles: plus le gène est clair, plus le poisson est capable de produire un effort musculaire important.
- Les gènes triangulaires fabriquent une substance qui influence le comportement: plus le gène est clair, plus le poisson devient timide et a tendance à se tenir sur le fond.

Albert vit dans les eaux vives d'un cours d'eau préalpin. Malgré la rusticité de l'environnement, Albert et ses congénères se sentent bien car ils sont parfaitement adaptés: ils possèdent en majorité des gènes ronds clairs qui leur permettent de résister aux basses températures de l'eau, des gènes carrés clairs qui leur fournissent la force musculaire nécessaire pour réagir aux crues soudaines et violentes, ainsi que des gènes triangulaires en majorité clairs qui déterminent un comportement adapté aux faibles profondeurs où les individus demeurent pour l'essentiel tapis sur le fond, à l'abri des prédateurs.

Plus en aval, on trouve la population d'Alfred, qui vit dans une grande rivière de plaine. Ce dernier possède les mêmes gènes qu'Albert (ronds, carrés et triangulaires) mais avec des teintes différentes: les ronds sont gris et noirs afin de résister à la fois aux températures hivernales et estivales; les carrés sont en majorité gris car les individus ne doivent pas faire face à des crues soudaines et imprévisibles; les triangles sont gris et noirs car Alfred ne craint pas de s'aventurer dans la colonne d'eau en permanence troublée par les sédiments en suspension.

Si l'on continue vers l'aval, on arrive dans un milieu assez différent où vivent Antoine et Alex. Il s'agit d'un lac. Antoine présente des gènes ronds clairs car il vit en permanence en profondeur là où les températures sont basses et constantes. Les gènes carrés sont noirs car Antoine n'est confronté à aucun courant; ses gènes triangulaires sont clairs car Antoine fuit la lumière et recherche le contact avec le fond. Alex vit dans le même lac, mais uniquement dans les couches superficielles. Alex et ses congénères présentent des gènes ronds noirs et gris adaptés aux températures élevées estivales; en hiver ils se réfugient en profondeur, là où les températures sont plus clémentes; les gènes carrés et triangulaires sont noirs car Alex vit en absence de fort courant et se nourrit essentiellement à la surface. Bien qu'ils vivent dans le même lac, les populations d'Antoine et d'Alex ne se mélangent pas car chacune occupe une position distincte dans le milieu où les individus sont le mieux adaptés.

Mais Albert, Alfred, Antoine et Alex ont également un cousin germain éloigné qui vit dans un autre bassin versant avec lequel il n'existe aucune possibilité de contact. Il s'agit de François, qui habite le même type de milieu qu'Albert (cours d'eau préalpin froid et turbulent). Bien qu'il présente les mêmes teintes que ce dernier, François présente toutefois une spécificité génétique puisque les gènes triangulaires sont remplacés par des gènes en forme de losange que l'on ne trouve pas dans les autres bassins versants.

**Ces réflexions
génétiques
s'appliquent en
cas de
repeuplement**

Ces considérations s'appliquent naturellement en cas de repeuplement: si Antoine déménageait chez Albert, ses chances de survie seraient réduites car ses variantes génétiques ne sont pas adaptées à la rusticité du milieu d'Albert. S'il parvenait malgré tout jusqu'au stade adulte et qu'il s'hybride avec des individus de la population d'Albert, il transmettrait une partie de ses gènes et contribuerait à produire une descendance mal adaptée aux conditions du milieu.

*Perte de
variabilité
génétique ...*

*... par mélange
entre populations
et ...*

De manière similaire, un mélange général entre les 5 populations générerait à moyen terme une population avec une composition génétique homogène. Cette situation représenterait un risque élevé en terme de conservation: l'espèce, qui contenait initialement une variabilité génétique élevée (5 populations distinctes), ne serait désormais formée que d'une seule population qui ne serait adaptée à aucun type d'environnement en particulier.

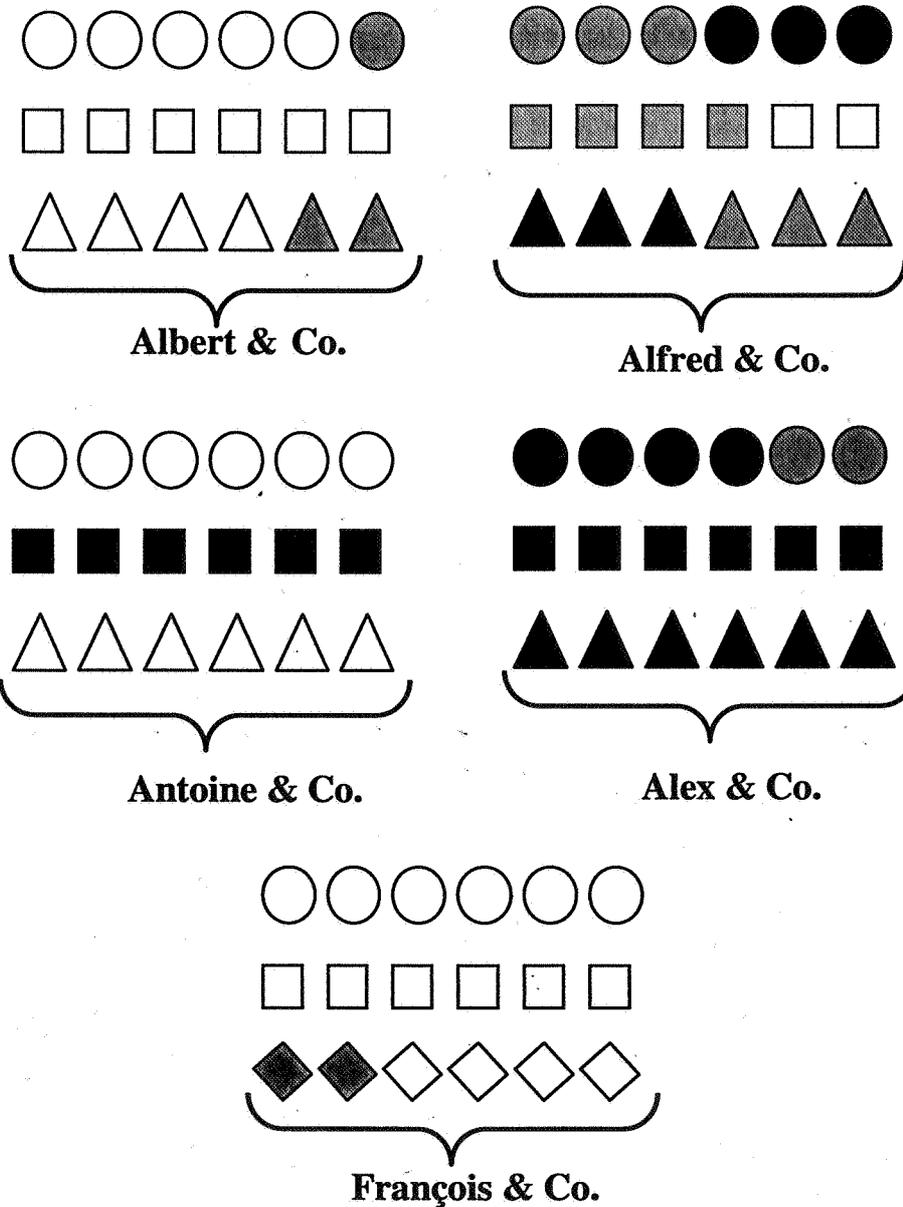


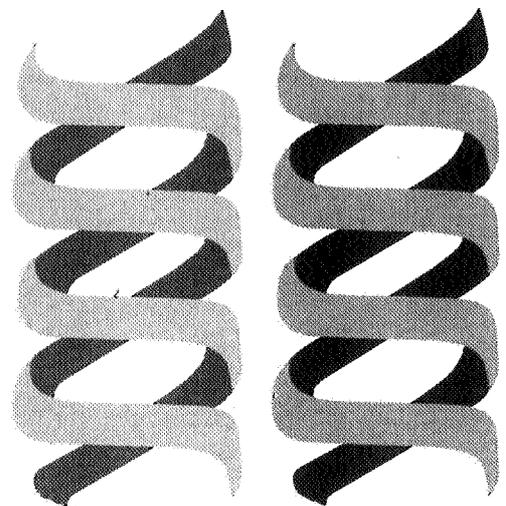
Figure I.1:

Composition génétique des 5 populations (explication dans le texte et dans l'exemple I.1).

*... par l'utilisation
de poissons
domestiqués*

Le raisonnement ci-dessus s'applique également lorsque des poissons issus de souches élevées en pisciculture depuis plusieurs générations sont utilisés pour le repeuplement. Les conditions de la captivité (élevage en grande densité, abondance de nourriture, absence de prédateurs, etc.) exercent une sélection en faveur des individus les mieux adaptés à ce type de milieu. Ce phénomène de domestication peut déjà se manifester après quelques générations en captivité. Les poissons domestiqués qui sont utilisés pour le repeuplement n'ont donc souvent plus aucune affinité génétique avec la population sauvage du milieu où ils sont introduits. Dans le cadre de programmes de repeuplement, il est nécessaire d'utiliser des poissons proches de la population sauvage d'origine, de manière à respecter son intégrité génétique et à maintenir la variabilité génétique entre populations.

Bloc II



II. 1. Notions de base et définitions

Avant d'entrer dans le vif du sujet, il est nécessaire de définir quelques concepts et notions de base qui sont utilisés dans la présente brochure.

Les caractères héréditaires sont localisés sur les chromosomes

Notion de gène

Notion d'allèle

Notions de génotype et de phénotype

Les poissons présentent une forte variation phénotypique

Notion d'espèce

Chaque cellule animale (à l'exception des cellules sexuelles) contient dans son noyau deux jeux de **chromosomes** homologues, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Les chromosomes constituent le support de l'hérédité car ils abritent toute l'information génétique (= les gènes) d'un individu. Chaque **gène** occupe, sur le chromosome, un emplacement précis appelé **locus génétique** (au pluriel: loci génétiques). Chaque gène est porteur d'une information spécifique et peut exister sous plusieurs formes ou variantes que l'on appelle **allèles**. Lorsqu'il est composé d'un seul type d'allèle, un gène est dit **monomorphe**; lorsqu'il est formé de plusieurs allèles, un gène est dit **polymorphe**. Le degré de polymorphisme varie fortement parmi les vertébrés; la truite (*Salmo trutta*) fait partie des espèces les plus polymorphes (FERGUSON, 1989). La somme des gènes présents au sein d'un individu représente son **génotype**. Par analogie, la combinaison de tous les allèles présents dans une population constitue son pool génétique. L'expression morphologique, physiologique, anatomique et biochimique des caractéristiques génétiques d'un individu dans un environnement donné représente son **phénotype**. La relation génotype-phénotype varie fortement entre les différents embranchements systématiques. A l'intérieur d'une espèce, deux génotypes différents peuvent produire le même phénotype, sous des conditions environnementales identiques, ou deux phénotypes complètement différents, dans un autre environnement. A l'opposé, une espèce qui présente une forte variabilité phénotypique peut renfermer une faible variabilité génétique (et vice-versa). Les poissons présentent généralement une importante variation phénotypique, probablement la plus élevée parmi les vertébrés (ALLENDORF *et al.*, 1987; ELLIOTT, 1994).

Un des buts fondamentaux de la biologie consiste à regrouper de manière cohérente les organismes vivants qui présentent des affinités morphologiques ou génétiques. L'unité évolutive fondamentale est l'**espèce**. Selon la définition classique (*biological species concept*: MAYR,

Flux génétique

1967), des individus appartiennent à la même espèce si leur croisement donne naissance à une descendance fertile. Dans ce cas, il existe un **flux génétique** (échange génétique) entre individus au travers plusieurs générations. Aucun flux génétique n'est possible entre des individus appartenant à deux espèces distinctes. Le croisement qui s'opère parfois entre deux espèces distinctes aboutit à la formation de descendants non fertiles, donc incapables de transmettre leurs gènes aux générations ultérieures (p.ex. la truite tigre issue du croisement entre une femelle fario et un mâle omble). Deux espèces distinctes forment chacune une lignée génétiquement close. Il existe donc des barrières de reproduction (physiologiques, écologiques, éthologiques) qui empêchent les croisements entre des formes distinctes. Les groupes principaux que nous observons aujourd'hui sont une conséquence directe de la ségrégation entre espèces (spéciation). En l'absence totale de barrières de reproduction, on assisterait à une hybridation générale des caractères et à l'émergence d'organismes à formes intermédiaires qui ne seraient adaptés à aucun type d'environnement.

Notion de population

Une espèce n'est pas formée d'un groupe d'individus homogènes (génétiquement et phénotypiquement) mais elle est structurée en une mosaïque de **populations**. Au sens strict, une population est définie comme une communauté d'individus interfécondables appartenant à la même espèce et entre lesquels se produit en permanence un échange génétique. Les populations forment souvent des unités géographiques plus ou moins isolées et composées d'un nombre variable d'individus. En général, une population se distingue génétiquement d'une autre par le fait que certaines variantes génétiques (allèles) sont présentes avec des fréquences différentes (*Topic 1*).

II. 2. Sur la nature du problème ...

2.1. Biodiversité au niveau planétaire

L'activité humaine est à l'origine d'une réduction drastique de la biodiversité mondiale

Le phénomène touche tous les groupes faunistiques et floristiques

Selon une étude réalisée par l'Institut Mondial sur les Ressources, par l'Union Mondiale pour la Nature et par le Programme des Nations Unies pour l'Environnement, notre planète abriterait environ 10 millions d'espèces animales et végétales. La dégradation et la destruction des milieux naturels imputables à l'activité humaine ont, pour corollaire, une réduction drastique de la biodiversité (diversité animale et végétale). Les experts estiment que, si aucun effort n'est consenti en matière de préservation du milieu, 5 à 15% des espèces de la planète pourraient s'éteindre d'ici 30 ans (MESSAGE RIO, 1994, RS 94.040), ce qui correspond à une disparition moyenne de 15'000 à 50'000 espèces par année (à mettre en relation avec les 40'000 espèces animales qui vivent en Suisse !). Ce phénomène concerne tous les groupes faunistiques et floristiques, y compris les poissons d'eau douce. Bien que tous les milieux aquatiques dulçaquicoles (cours d'eau et lacs) représentent moins de 0.1% des réserves d'eau de la planète (RAMADE, 1998), ils recèlent une faune piscicole importante qui contribue à la biodiversité mondiale (Tableau II.1).

Tableau II.1: Nombre d'espèces de téléostéens d'eau douce dans les différentes régions du globe.

Région	Nombre d'espèces	Source bibliographique
Afrique	2780	DAGET <i>et al.</i> , 1984, 1986
Amérique du Sud	2'400 à 4'000	MOYLE & CECH, 1982
Asie tropicale	2'500	LOWE-MCCONNELL, 1987
Amérique du Nord	1'033	WILLIAMS & MILLER, 1990
Europe (non compris URSS)	358	KOTTELAT, 1997
Europe (avec URSS)	500	KOTTELAT, comm. pers.
Amérique Centrale	242	MOYLE & CECH, 1982
Australie	302	ALLEN <i>et al.</i> , 2002

La Convention de la biodiversité du Sommet de Rio

Face à la régression croissante de la biodiversité, la communauté internationale s'est mobilisée afin d'élaborer un instrument contraignant devant permettre la conservation et l'utilisation durable des ressources à l'échelle planétaire. Lors de la Conférence des Nations Unies pour

l'environnement et le développement (CNUED), qui s'est tenue à Rio de Janeiro du 3 au 14 juin 1992, la Convention sur la diversité biologique a été signée par 156 Etats, dont la Suisse. La Convention vise notamment les trois objectifs suivants:

.... vise trois objectifs principaux

- conservation de la biodiversité;
- utilisation durable des ressources naturelles;
- partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques.

Elaboration de stratégies nationales

La Convention demande que chaque Partie s'engage à élaborer des stratégies nationales en matière de conservation des ressources naturelles. Elle prévoit notamment des dispositions concernant la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique par la mise en application des mesures suivantes:

Conservation des ressources génétiques chez les poissons

- inventaire de la biodiversité;
- identification des activités qui lui portent atteinte;
- conservation des ressources génétiques dans les habitats naturels;
- restauration des écosystèmes dégradés.

2.2. Biodiversité au niveau national

L'article premier de la loi fédérale du 21 juin 1991 sur la pêche (LFSP, RS 923.0) définit clairement la stratégie de la Suisse en matière de conservation et de protection des espèces chez les poissons:

Buts de la LFSP...

1. *La présente loi a pour but:*
 - a. *de préserver ou d'accroître la diversité naturelle et l'abondance des espèces indigènes de poissons, d'écrevisses, d'organismes leur servant de pâture ainsi que de protéger, d'améliorer ou, si possible, de reconstituer leurs biotopes;*
 - b. *de protéger les espèces et les races de poissons et d'écrevisses menacées;*
 - c. *d'assurer l'exploitation à long terme des peuplements de poissons et d'écrevisses;*
 - d. *d'encourager la recherche piscicole.*

*... compatibles
avec Convention
de Rio*

Nous constatons que les objectifs de la LFSP intègrent parfaitement les préoccupations de la Convention de Rio, en particulier en ce qui concerne la préservation ou l'accroissement de la biodiversité (lettre a). A ce propos, la formulation de la LFSP est sans équivoque: il s'agit de promouvoir la diversité naturelle des espèces indigènes. En d'autres termes, la composition faunistique d'origine adaptée à la station constitue la seule référence. Au sens de la loi, l'introduction d'espèces étrangères à la région ou de nouvelles espèces exotiques ne contribue en rien à la biodiversité du milieu. De même, un peuplement artificiellement « *forcé* » allant au-delà de la capacité de soutien du milieu ne constitue pas non plus un but en soi. La LFSP introduit donc un critère de nature à la fois qualitative (espèces typiques de la station) et quantitative (ne pas aller au-delà de la diversité naturelle).

II. 3. Principes génétiques de conservation

Protection des espèces et protection du milieu forment un ensemble

Biodiversité au niveau de la population, de l'espèce, du biotope et du paysage

La conservation d'une espèce ne peut se concevoir indépendamment d'une stratégie globale de protection du milieu. Protection des espèces et protection des biotopes forment donc un ensemble cohérent et indissociable. Toutefois, la seule restauration des fonctions écologiques d'un milieu n'est pas toujours suffisante. La pérennité d'une espèce implique, en plus, le maintien des processus évolutifs qui sont à l'origine de ses capacités adaptatives. Le but ultime de la conservation consiste donc à assurer les processus générateurs de diversité (biodiversité) aux niveaux de la population, de l'espèce, du biotope et, finalement, du paysage. Nous entrevoyons ainsi la dimension génétique de la conservation des espèces, qui vise à protéger chaque population et ses spécificités génétiques en tant que produit de l'évolution.

Selon ANTONOVICS (1990), toute mesure de conservation génétique doit garantir le maintien à long terme:

- de souches apparentées chez les races exploitées;
- de la variabilité génétique chez les espèces rares et menacées;
- de la variabilité génétique chez les populations sauvages.

Les composantes de la variabilité génétique

Variabilité génétique en tant que réponse adaptative

La variabilité (ou diversité) génétique constitue donc une notion essentielle en matière de conservation. Elle est formée de deux composantes principales (*Topic 3* dans Bloc III): la variabilité inter-populationnelle (variabilité génétique entre populations de la même espèce) et intrapopulationnelle (variabilité génétique entre individus de la même population). L'existence d'une certaine variabilité génétique au sein de l'espèce est déterminante car elle conditionne son potentiel d'adaptation. Les populations peuvent ainsi répondre aux modifications de l'environnement en puisant dans leur réserve de variantes génétiques (*Topic 1*). Dans une perspective conservacionniste, il faut donc veiller à ce que toute action anthropique ne porte aucun préjudice à l'intégrité génétique des populations et n'entraîne aucune perte de variabilité génétique (RIGGS, 1990). Une stratégie de conservation génétique consiste avant tout à maintenir la variabilité génétique intra- et inter-

Approche non spécifique

populationnelle de l'espèce (RYMAN & STAHL, 1980; UTTER, 1981; MEFFE, 1986; WAPLES, 1991; HINDAR *et al.*, 1991). Il s'agit donc essentiellement d'une approche non spécifique qui ne vise pas à favoriser un quelconque caractère par sélection artificielle. Nous verrons également qu'il ne s'agit pas non plus d'enrichir le génome d'une population en y introduisant artificiellement des gènes exogènes.

Variabilité génétique d'une espèce:**- difficulté d'appréhension**

Bien que nous ne sachions pratiquement rien de la valeur économique ou écologique de tel ou tel gène, des considérations éthiques et pratiques justifient en soi la conservation de la variabilité génétique chez les populations naturelles. Ce principe se heurte toutefois à un obstacle d'ordre méthodologique, à savoir comment évaluer ou mesurer la diversité génétique d'une espèce, d'une population ou d'un individu. Les gènes n'étant pas visibles, toute modification ou altération du génome passe inaperçue aussi longtemps qu'aucun effet tangible ne se manifeste sur le phénotype (par exemple un « *fitness* » réduit, une incapacité d'adaptation, etc.). Ainsi, la variabilité génétique peut diminuer progressivement sans que personne ne s'en aperçoive ! Comme nous allons le voir, le maintien d'effectifs importants au sein des populations (taille de la population) constitue une première mesure de conservation génétique. Chaque population présente une taille critique au-dessous de laquelle son extinction devient quasi inévitable. La pérennité d'une population suppose p.ex. une certaine probabilité de rencontre entre deux individus matures de sexes opposés: on parle de population minimum viable (PMV). De manière analogue, il existe un seuil génétique critique au-dessous duquel les effets des processus aléatoires non adaptatifs surpassent ceux des processus adaptatifs (SOULE, 1986). Les populations avec de faibles effectifs ou celles soumises à de fortes fluctuations démographiques sont particulièrement exposées à une érosion génétique (*Topic 1*).

- perte invisible**Population minimum viable****Seuil génétique critique****Listes rouges ...**

Parmi les moyens à disposition pour la protection des espèces figurent les listes rouges. De nombreux Etats européens disposent d'ores et

... instruments précieux ...

... mais souvent insuffisants en termes de conservation

Espèce polymorphe

La population est l'unité de gestion

déjà de leur liste rouge nationale pour les poissons et les cyclostomes (Tableau II.2). Ces listes constituent un outil précieux dans la mesure où elles définissent un statut de menace pour chaque espèce sur la base de critères généraux. En termes de conservation génétique, elles présentent toutefois un intérêt plus limité dans la mesure où la variabilité génétique à l'intérieur de l'espèce n'est pas suffisamment prise en compte. Considérons une espèce polymorphe à vaste distribution géographique structurée sous forme de plusieurs « écotypes » ou « races » (p.ex. la truite). En raison de son ubiquité, une telle espèce peut être considérée globalement comme non menacée alors même que certaines populations particulières ou hautement spécialisées peuvent se trouver au bord de l'extinction. En termes de conservation génétique, la survie de ces populations s'avère justement d'une importance capitale car elles contiennent une partie unique du génome de l'espèce et, par conséquent, contribuent à sa variabilité génétique. De plus, elles constituent un réservoir de nouvelles variantes génétiques. C'est pourquoi l'unité de conservation ne peut pas être ramenée à l'espèce. En principe, le niveau idéal consiste à prendre en compte le niveau de la population. Pour des raisons pratiques, cela n'est pas toujours possible. Dans ce cas, il est nécessaire de définir d'autres unités pertinentes de conservation (*Topic 7*).

Tableau II.2: Degré de menace de la faune indigène de quelques pays européens selon les critères de l'IUCN. Nb = nombre d'espèces indigènes; Ex = éteint; E = menacé d'extinction; V = fortement menacé; R = menacé; Tot. men. = total des catégories de menace mentionnées en nombre d'espèces et en %.

Etat	Nb	Ex	E	V	R	Tot. men. (%)	Source bibliographique
Suisse	54	7	5	8	8	28 (52 %)	KIRCHHOFER <i>et al.</i> , 1990
France	49	2	2	15	4	23 (47 %)	KEITH & ALLARDI, 1996
Allemagne	70	4	16	16	13	49 (70 %)	BLESS & LELEK, 1984
Autriche	61	5	7	26	-	38 (62 %)	HERZIG-STRASCHIL, 1991
Grande-Bretagne	41	2	7	-	-	9 (22 %)	MAITLAND & LYLE, 1996
Irlande	22	-	3	3	-	6 (27 %)	QUIGLEY & FLANNERY, 1996
Espagne	53	1	6	12	8	27 (51 %)	ELVIRA, 1996
Slovénie	98	3	23	8	4	38 (39 %)	POVZ, 1996
Hongrie	79	-	4	10	3	17 (21 %)	KERESZTESSY, 1996
Slovaquie	67	11	10	6	7	34 (51 %)	HOLCIK, 1996
Rép. Tchèque	57	11	10	6	7	34 (60 %)	LUSK, 1996

II. 4. Principes génétiques de gestion

4.1. Repeuplement de soutien (« *supportive breeding* »)

Principe

La plupart des populations piscicoles exploitées font l'objet de mesures de repeuplement. Lorsque ce dernier vise à compenser la reproduction naturelle déficiente et à condition qu'il contribue effectivement au recrutement de la population naturelle, on parle de repeuplement de soutien (« *Supportive Breeding* », RYMAN & LAIKRE, 1991). Le principe est le suivant: des reproducteurs sont prélevés dans une population naturelle et frayés artificiellement; la descendance, élevée en captivité, est finalement restituée au milieu naturel d'origine (Fig. II.1). Ce type de repeuplement permet ainsi de soutenir l'effectif de la population sauvage sans y introduire des variantes génétiques (allèles) exogènes.

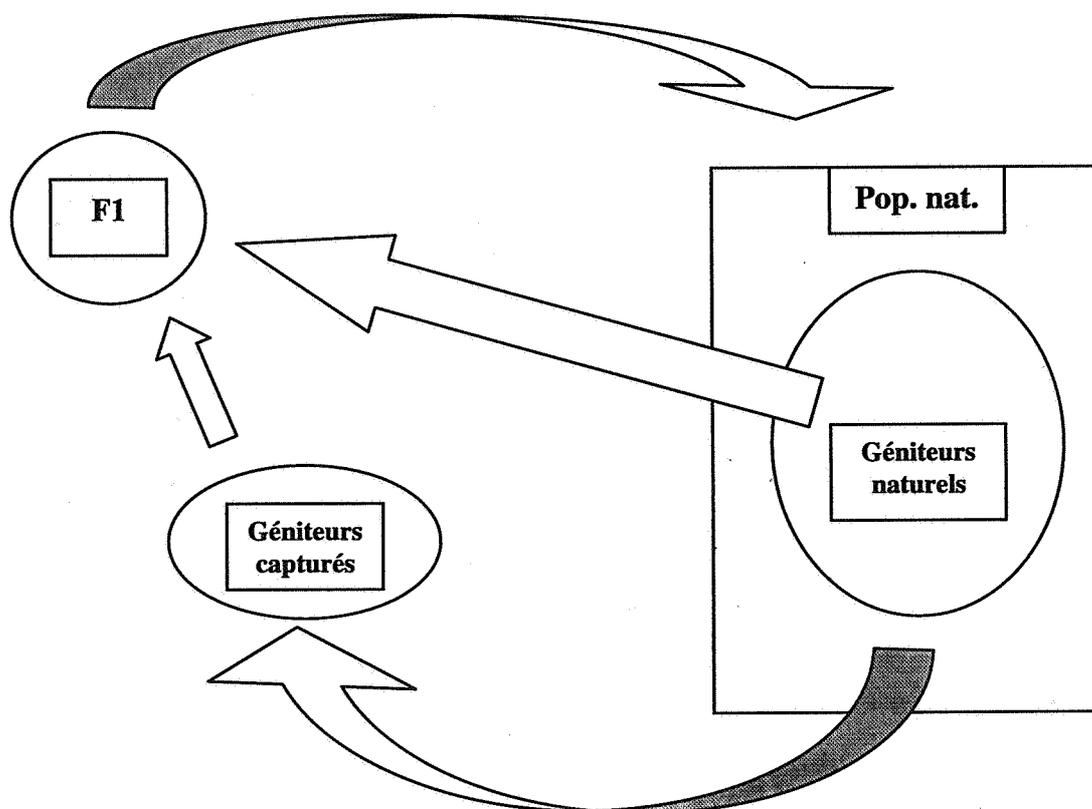


Figure II.1:

Représentation schématique du principe du repeuplement de soutien. Parmi les géniteurs naturels, certains sont prélevés et frayés artificiellement. La descendance (F1) est issue à la fois de la reproduction captive et de la reproduction naturelle.

4.2. Variabilité génétique dans un échantillon

Seule une partie du génome est prélevée dans un échantillon de géniteurs

Lorsque l'on prélève un échantillon de géniteurs dans une population naturelle, ce dernier ne contient qu'une partie de la variabilité génétique totale de la population source (Fig. II.2). Le prélèvement réalisé est donc d'une importance déterminante: il n'échantillonne que certaines variantes génétiques (effet potentiel sélectif) qui, après élevage, sont restituées à la population sauvage (effet potentiel d'amplification).

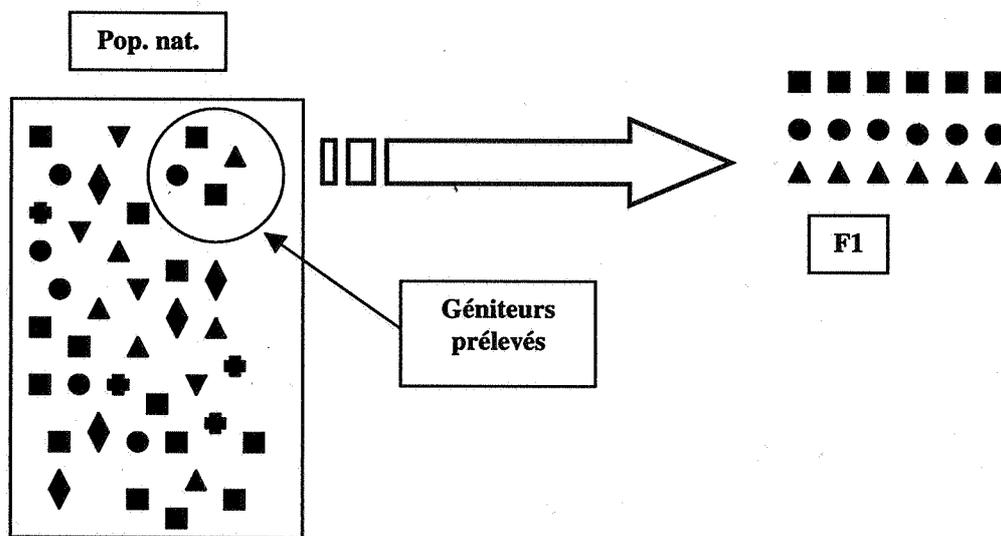


Figure II.2:

Les géniteurs servant à la reproduction artificielle ne contiennent qu'une partie des variantes génétiques (représentées ici par des icônes différentes) de la population naturelle (Pop. nat.). Par conséquent, la descendance produite (F1) ne contient pas toutes les variantes ou variabilité génétique de la population naturelle.

Notion d'effectif génétique

La variabilité génétique de l'échantillon dépend du nombre de géniteurs prélevés (SOULE & WILCOX, 1980; FRANKEL & SOULE, 1981) ou plus précisément de leur **effectif génétique** (N_e) selon la formule suivante (KIMURA & CROW, 1963):

$$\frac{V_S}{V_T} = 1 - \frac{1}{2N_e} \quad (\text{équation 1})$$

où: V_S est la variabilité génétique de l'échantillon (de géniteurs),
 V_T est la variabilité génétique totale de la population source,
 N_e est l'effectif génétique de l'échantillon de géniteurs prélevés.

*Calcul complexe
de l'effectif
génétique*

L'effectif génétique N_e (appelé parfois effectif efficace ou taille génétiquement efficace) est un concept déterminant en matière de gestion (*Topic, 2*). Il ne faut pas confondre N_e avec le nombre total de géniteurs utilisés ($N = N_m + N_f$). Le calcul de N_e est relativement complexe puisqu'il requiert la connaissance de certains paramètres qui, compte tenu des modalités de fécondation artificielle, sont inaccessibles dans le cas des poissons (par exemple la moyenne et la variance de la descendance produite par couple de géniteurs). Une approximation de N_e peut être obtenue directement à partir du nombre de géniteurs mâles (N_m) et femelles (N_f) selon l'équation suivante:

*Approximation
utilisable*

$$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f} \quad (\text{équation 2})$$

*Effectif génétique
recommandé*

Il faut garder à l'esprit que la valeur de N_e obtenue selon l'équation 2 est toujours surestimée puisqu'elle considère que chaque géniteur contribue de manière équitable à la génération suivante (ce qui n'est naturellement jamais le cas dans la réalité). L'exemple II.1 montre comment calculer l'effectif génétique (N_e) et la variabilité génétique prélevée sur la base d'un exemple fictif; le tableau II.3 montre l'influence du nombre de géniteurs mâles et femelles utilisés. Nous constatons qu'en utilisant un nombre suffisant de géniteurs, il est possible d'obtenir une variabilité génétique satisfaisante. En général, une population d'un effectif génétique (N_e) minimum de 50 à 500 individus par génération (ALLENDORF *et al.*, 1987; LANDE & BARROWCLOUGH, 1987) est recommandée.

*Effet sélectif de la
pêche des
géniteurs*

Dans la pratique, le gestionnaire est confronté à deux difficultés: d'une part, il n'est pas toujours possible de prélever beaucoup de géniteurs in situ; d'autre part, les modalités de prélèvement ne sont jamais tout à fait aléatoires mais présentent un effet sélectif (généralement, ce sont les grands individus qui sont prélevés en priorité pour le frai). Certains génotypes ont donc des probabilités de capture plus faibles que d'autres, ce qui introduit un biais dans l'échantillon de géniteurs.

Tableau II.3: Effectif (N_e) et variabilité génétiques (V_S / V_T) d'un échantillon en fonction du nombre prélevé de géniteurs mâles et femelles. En encadré, les valeurs assurant une variabilité génétique supérieure ou égale à 99 % (voir exemple II.1 pour les détails du calcul).

 N_e

	5 mâles	10 mâles	25 mâles	50 mâles	100 mâles
5 femelles	10	13	17	18	19
10 femelles	13	20	29	33	36
25 femelles	17	29	50	67	80
50 femelles	18	33	67	100	133
100 femelles	19	36	80	133	200

 V_S / V_T

	5 mâles	10 mâles	25 mâles	50 mâles	100 mâles
5 femelles	0.950	0.961	0.970	0.972	0.974
10 femelles	0.961	0.975	0.983	0.985	0.986
25 femelles	0.970	0.983	0.990	0.992	0.994
50 femelles	0.972	0.985	0.992	0.995	0.996
100 femelles	0.974	0.986	0.994	0.996	0.998

Exemple II.1:

Considérons une population naturelle de truite lacustre. Pendant une pêche de géniteurs les œufs de 6 femelles ont été fertilisés avec la semence de 3 mâles.

Calculez l'effectif génétique de l'échantillon de géniteurs, resp. la part de la variabilité prélevée dans la population sauvage

1. On calcule l'effectif génétique des reproducteurs (selon l'équation 2):

$$N_e = 4 N_m N_f / (N_m + N_f)$$

$$N_e = (4 \times 3 \times 6) / (3 + 6) = 8$$

Nous constatons que l'effectif génétique prélevé est inférieur au nombre total de géniteurs prélevés ($6 + 3 = 9$).

2. La variabilité génétique prélevée peut maintenant être calculée (selon l'équation 1):

(1) $V_S / V_T = 1 - [1 / (2 N_e)]$

$$V_S / V_T = 1 - [1 / (2 \times 8)] = 0.94$$

Cela signifie que les géniteurs prélevés (6 femelles et de 3 mâles) contiennent 94 % de la variabilité génétique de la population sauvage (soit une perte de 6 %).

4.3. Gestion des stocks de géniteurs captifs

4.3.1. Gestion « en vase clos »

*Stock de
géniteurs captifs*

Définition

*Gestion « en vase
clos » lorsque le
nombre de
géniteurs est
constant*

En général, les moyens à mettre en œuvre pour le prélèvement de géniteurs dans une population naturelle sont lourds. C'est pourquoi la production d'œufs en pisciculture est parfois assurée pendant plusieurs générations à partir d'un stock de géniteurs captifs. Une fois le stock constitué, ce dernier est entretenu par lui-même, c'est-à-dire que la descendance du stock est elle-même utilisée comme géniteurs. Dans ce cas, on parle de gestion en « vase clos » puisque plusieurs générations sont produites sans aucune contribution extérieure. A chaque génération, il se produit une perte de variabilité génétique par **dérive génétique** (*Topic 1*, Fig. II.3). Lorsque le nombre de géniteurs utilisé est constant d'une génération à l'autre, la variabilité génétique résiduelle V_t au bout de t générations s'obtient à l'aide de la formule suivante:

$$V_t = V_0 \left[1 - \frac{1}{2N_e} \right]^t \quad (\text{équation 3})$$

V_0 est la variabilité génétique initiale contenue dans le stock de géniteurs captifs. La proportion de variance restante à chaque génération est de $1 - 1/(2N_e)$. L'exemple II.2 montre comment effectuer le calcul à l'aide d'un nombre fictif de géniteurs.

Importance de N_e

La figure II.4 illustre l'importance de l'effectif génétique N_e des géniteurs (courbes distinctes dans le graphique) sur la variabilité génétique au cours des générations (en % sur l'axe des y): nous constatons que le recours à un faible nombre de géniteurs épuise rapidement la variabilité génétique du stock captif. Ainsi, une lignée captive avec un effectif génétique égal à 10 ($N_e = 10$) aura perdu environ 40 % de la variabilité génétique initiale après 10 générations seulement de gestion en « vase clos ». Une réduction considérable des pertes peut être obtenue en utilisant un effectif génétique plus important (environ - 20 % avec $N_e = 20$ et environ - 10 % avec $N_e = 50$).

Exemple II.2:

Un stock captif de géniteurs est constitué à partir de 10 mâles et de 5 femelles issus de la population naturelle. Les générations ultérieures (F1 ... Fn) sont produites à partir du stock captif. A chaque génération, 4 géniteurs mâles et 6 géniteurs femelles issus du stock captif sont utilisés pour la production d'œufs.

Calculez la variabilité génétique restante après 5 générations.

1. Constitution du stock captif à l'aide de 10 mâles et 5 femelles (selon équation 2):

$$\Rightarrow N_e = 4 \times 10 \times 5 / (10 + 5) = 13.3$$

soit une variabilité prélevée de (selon équation 1):

$$\Rightarrow V_s / V_T = 1 - [1 / (2 \times 13.3)] = 0.96$$

Le stock de géniteurs constitué contient 96 % de la variabilité génétique de la population naturelle.

2. Calcul de l'effectif génétique produit par 4 mâles et 6 femelles issus du stock captif (selon équation 2):

$$\Rightarrow N_e = 4 \times 4 \times 6 / (4 + 6) = 9.6$$

3. On utilise finalement l'effectif génétique calculé pour obtenir la variabilité restante après 5 générations (selon équation 3):

$$\Rightarrow V_t = 0.96 [1 - 1 / (2 \times 9.6)]^5 = 0.73$$

Après 5 générations, le stock de géniteurs captifs ne contient plus que le 73 % de la variabilité génétique de la population naturelle.

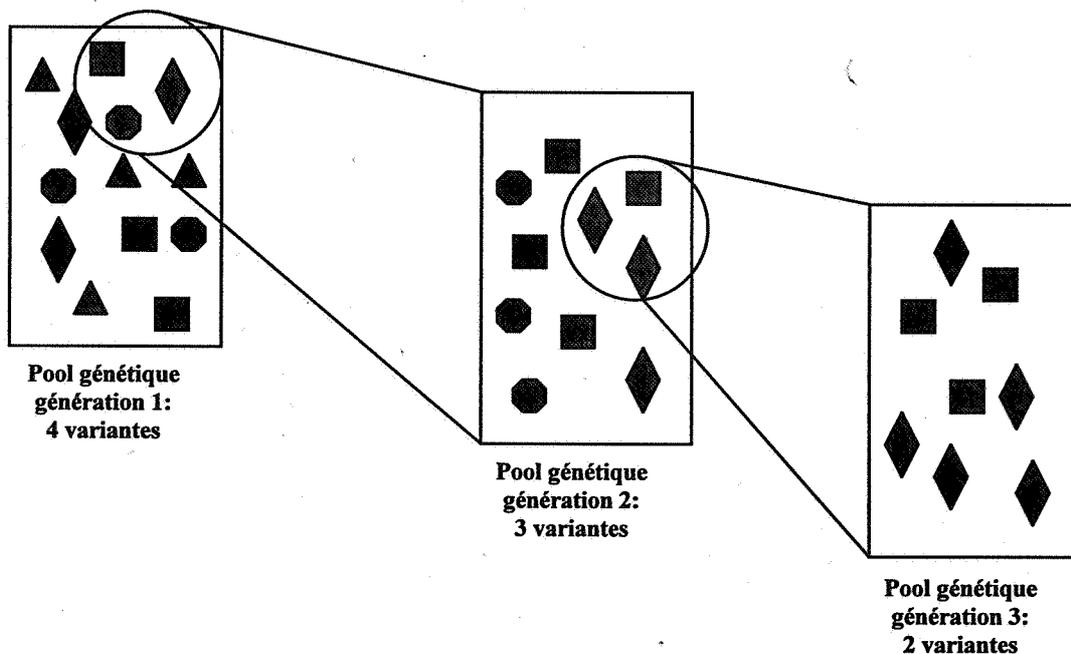


Figure II.3:

Perte de variabilité génétique dans le cas d'une gestion « en vase clos ». L'appauvrissement génétique progressif (nombre d'icônes différentes) est dû à l'effet d'échantillonnage cumulé sur le même stock.

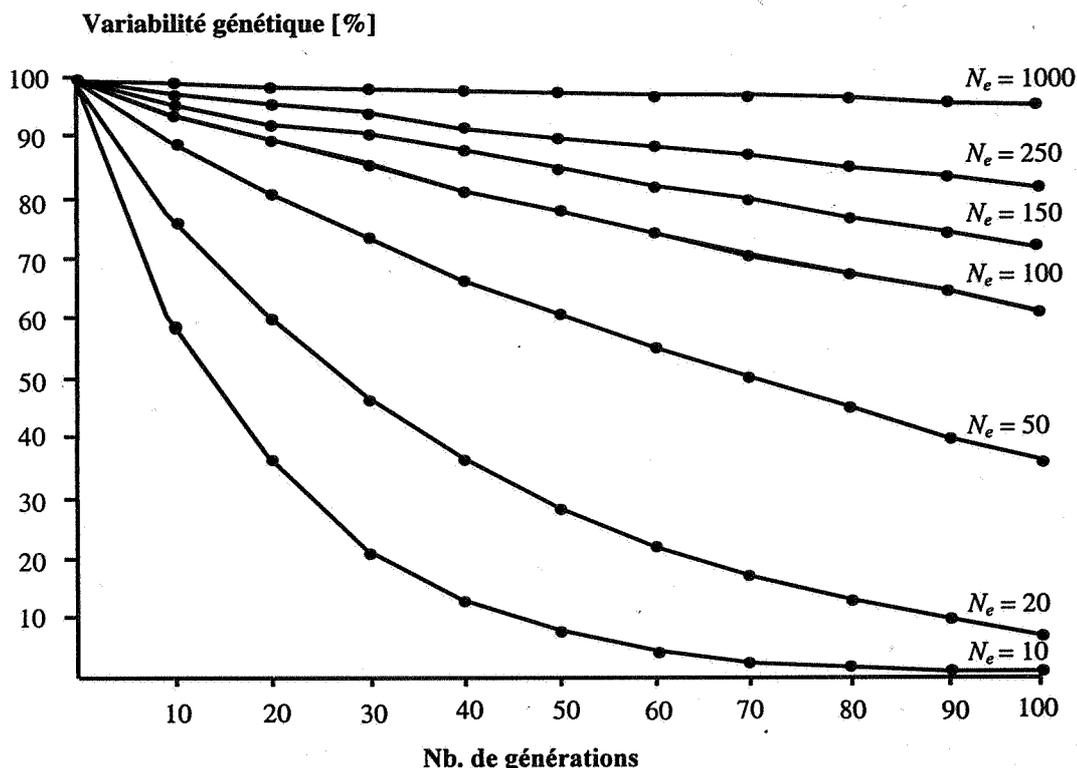


Figure II.4: Réduction de la variabilité génétique (en % sur l'axe des y) au cours des générations en fonction de l'effectif génétique (Ne) des géniteurs (courbes distinctes).

Gestion « en vase clos » lorsque le nombre de géniteurs est variable

Lorsque le nombre de reproducteurs utilisés varie d'une génération à l'autre, l'effectif génétique après t générations est égal à la moyenne harmonique des effectifs génétiques à chaque génération (N_1, N_2, \dots, N_t):

$$\frac{1}{N_e} = \left(\frac{1}{t}\right) \cdot \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t}\right) \quad \text{(équation 4)}$$

La valeur moyenne de N_e ainsi obtenue permet ensuite de calculer la variabilité génétique restante après t générations (équation 3). L'exemple II.3 montre comment effectuer le calcul à l'aide d'un nombre fictif de géniteurs.

Gestion du stock de géniteurs

La figure II.5 illustre les conséquences à moyen terme de quatre types de gestion « en vase clos ». Cet exemple montre qu'il ne suffit pas de garantir un effectif génétique élevé lors de la constitution du stock de géniteurs captifs mais qu'il faut également veiller à sa gestion ultérieure. Nous constatons ainsi que le stock B accuse la plus faible perte de

variabilité génétique après 5 générations (- 9.6 %) bien qu'il ait été constitué à partir de 10 géniteurs seulement. Au contraire, le stock D a perdu une part importante de la variabilité génétique initiale (- 23.7 %) même s'il a été constitué à partir de 100 géniteurs. Ce résultat s'explique par les fluctuations importantes entre générations et souligne l'impact très péjorant et irréversible des faibles effectifs génétiques aux générations 1, 3 et 5. Ces « goulots d'étranglement » peuvent également induire la disparition de certains allèles dont la fréquence est faible au sein d'une population (< 5 %). Bien qu'ils ne participent que dans une faible mesure à la variance génétique totale de la population, ces allèles rares jouent toutefois un rôle important en tant que générateurs de nouvelles formes adaptatives.

**Goulots
d'étranglement**

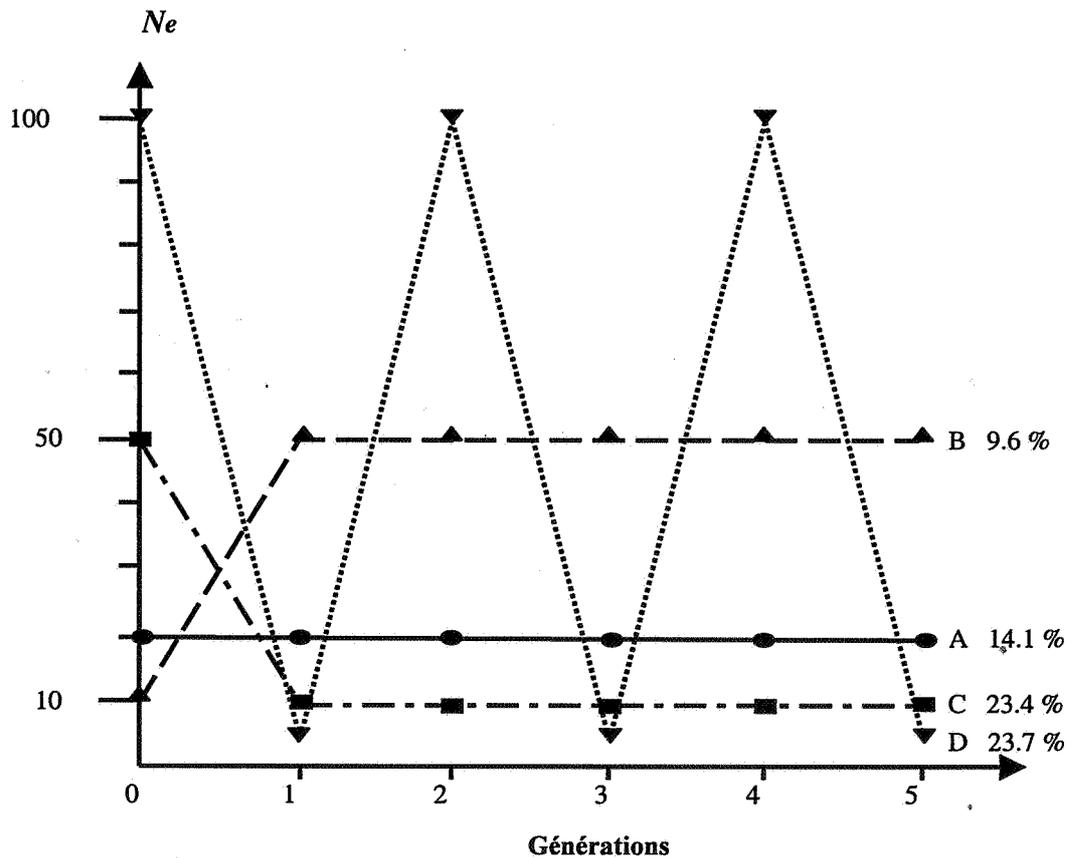


Figure II.5: Evolution de l'effectif génétique N_e (axe des y) de 4 stocks captifs A, B, C et D pendant 5 générations, en fonction de l'effectif génétique initial ($N_e = 10, 20, 50$ et 100) et de la gestion ultérieure. Les pourcentages indiquent la perte de variabilité génétique enregistrée par rapport au stock initial (selon CHEVASSUS, 1989).

Exemple II.3:

Un stock captif de géniteurs est constitué à partir de 10 mâles et de 5 femelles issus de la population naturelle. Les générations ultérieures (F1 ... F5) sont produites à partir du stock captif en utilisant un nombre variable de géniteurs à chaque génération:

1ère génération F1: 3 mâles et 4 femelles

2ème génération F2: 5 mâles et 3 femelles

3ème génération F3: 2 mâles et 6 femelles

4ème génération F4: 8 mâles et 8 femelles

5ème génération F5: 6 mâles et 5 femelles

Calculez la variabilité génétique restante après 5 générations.

1. Constitution du stock captif à l'aide de 10 mâles et 5 femelles (selon équations 2 et 1):

$$\Rightarrow N_e = 4 \times 10 \times 5 / (10 + 5) = 13.3$$

$$\Rightarrow V_S / V_T = 1 - 1 / (2 \times 13.3) = 0.96$$

Le stock de géniteurs constitués contient 96 % de la variabilité génétique de la population naturelle.

2. Calcul de l'effectif génétique à chaque génération (selon équation 2):

$$\Rightarrow \text{1ère génération } N_1 = 4 \times 3 \times 4 / (3 + 4) = 6.8$$

$$\Rightarrow \text{2ème génération } N_2 = 7.5$$

$$\Rightarrow \text{3ème génération } N_3 = 6.0$$

$$\Rightarrow \text{4ème génération } N_4 = 16.0$$

$$\Rightarrow \text{5ème génération } N_5 = 10.9$$

3. Calcul de la moyenne harmonique de l'effectif génétique (selon équation 4):

$$\Rightarrow 1/N_e = [1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t] 1/t$$

$$\Rightarrow 1/N_e = [1/6.8 + 1/7.5 + 1/6.0 + 1/16.0 + 1/10.9] 1/5 = 0.12$$

$$N_e = 8.3$$

4. Calcul de la variabilité restante au bout de 5 générations (selon équation 2):

$$\Rightarrow V_t = V_0 [1 - 1 / (2 N_e)]^t$$

$$\Rightarrow V_t = 0.96 [1 - 1 / (2 \times 8.3)]^5 = 0.70$$

Par conséquent, les géniteurs captifs de la 5^{ème} génération ne contiennent plus que le 70 % de la variabilité génétique initiale.

Risques de la gestion « en vase clos » :

Par ailleurs, une gestion « en vase clos » présente d'autres désavantages:

- consanguinité
 - l'utilisation successive d'un nombre restreint de géniteurs sans apport génétique exogène augmente considérablement les risques liés à la consanguinité (*Topic 4*);
- domestication
 - l'utilisation systématique de poissons produits et élevés en pisciculture exerce généralement une sélection en faveur

d'individus avec des caractéristiques génétiques éloignées de celles de la population naturelle (domestication, *Topic 5*).

Perte de variabilité génétique imputable à une gestion « en vase clos »: exemples concrets

ALLENDORF & PHELPS (1980) documentent une diminution de variabilité génétique chez une souche de *Salmo clarkii* élevée « en vase clos » à partir de 60 individus sauvages capturés 14 ans auparavant: réduction de plus de 50 % du taux de polymorphisme, de 30 % du nombre d'allèles par gène et de 20 % de l'hétérozygotie moyenne par individu. Une réduction importante de variabilité génétique est également signalée chez des souches captives de Salmonidae lorsque le nombre de reproducteurs est inférieur à 100 (VERSPoor, 1988; WINANS, 1989). Les impacts sont particulièrement marqués dans les petites populations où il peut se produire une fixation de certains allèles et une disparition de variabilité génétique intrapopulationnelle (proportion des loci polymorphes, nombre moyen d'allèles par locus, hétérozygotie moyenne par individu).

4.3.2. Gestion « ouverte »

Principe

Lorsque le stock de géniteurs captifs est régulièrement rafraîchi à partir de la population naturelle, on parle de gestion « ouverte ». Dans l'idéal, cette technique consiste à prélever annuellement de nouveaux géniteurs mâles et femelles dans la population naturelle. Cependant, cela n'est pas toujours praticable et, souvent, le gestionnaire doit faire de son mieux avec un stock de géniteurs captifs. Dans ce cas, des échanges réguliers avec des individus du milieu naturel sont recommandés. Cette mesure permet de régénérer le stock de reproducteurs, de maintenir une bonne affinité génétique avec la population naturelle et de limiter les risques liés à la consanguinité (*Topic 4*). Parfois, on utilise un stock captif de géniteurs femelles que l'on fertilise avec des mâles prélevés chaque année dans le milieu naturel. En revanche, le recours à des poissons originaires d'autres bassins ou de régions éloignées est déconseillé. Cette pratique est souvent justifiée par l'apport de « sang

Souches génétiquement éloignées

Danger de l'hybridation

neuf » profitable à la population receveuse. Au plan génétique, cette idée n'est pas fondée: l'instauration d'un flux génétique artificiel entre populations naturellement isolées est dangereuse et incompatible avec les principes d'une gestion durable. Une hybridation entre individus génétiquement éloignés peut induire une rupture de certaines combinaisons alléliques (variantes génétiques) dont l'émergence constitue une adaptation sélective à long terme et qui sont à l'origine d'effets synergiques au niveau du phénotype. Le réarrangement de ces variantes génétiques peut engendrer une brusque réduction du « *fitness* » de la population (*Topic 6*).

4.4. Effets génétiques du repeuplement sur la population naturelle

Les effets du repeuplement dépendent ...

Nous avons vu qu'en prenant certaines précautions, une part importante de la variabilité génétique d'une population naturelle peut être prélevée dans un échantillon de géniteurs captifs. Nous avons également analysé l'évolution génétique des stocks constitués. Nous allons maintenant nous intéresser aux conséquences génétiques du repeuplement sur la population naturelle (population receveuse).

... du nombre de géniteurs prélevés et de leur contribution relative

Considérons une population qui se reproduit en milieu naturel; des géniteurs sont prélevés, frayés artificiellement et la descendance captive est restituée à la population naturelle (Fig. II.6). L'effectif génétique de la population (N_e) dépend de l'effectif génétique des géniteurs captifs (N_c) et de celui des géniteurs naturels (N_w) selon l'équation suivante (RYMAN & LAIKRE, 1991):

$$N_e = \frac{1}{\left[\frac{x^2}{N_c} + \frac{(1-x)^2}{N_w} \right]} \quad (\text{équation 5})$$

où x correspond à la proportion de la descendance (F1) issue des reproducteurs captifs et $(1 - x)$ celle des reproducteurs naturels (cf. exemple II.4).

*Le repeuplement
peut engendrer
une perte de
variabilité
génétique*

La figure II.7 montre les effets du repeuplement sur l'effectif génétique (N_e) de la population naturelle (selon l'équation 5). Dans cet exemple, nous considérons que l'effectif génétique des reproducteurs naturels (N_w) n'est pas réduit par le prélèvement des géniteurs mais reste constant et égal à 200 ($N_w = 200$). N_e dépend, d'une part, du nombre de géniteurs prélevés (courbes distinctes du graphique) et, d'autre part, de leur contribution à la génération suivante (axe des x). La figure II.7 montre que, pour chaque nombre de géniteurs captifs (N_c), il existe une contribution optimale qui maximalise l'effectif génétique (N_e) de la population. Au-delà, l'effectif génétique (N_e) de la population chute irrémédiablement, parfois au-dessous de l'effectif génétique que l'on obtiendrait sans repeuplement !

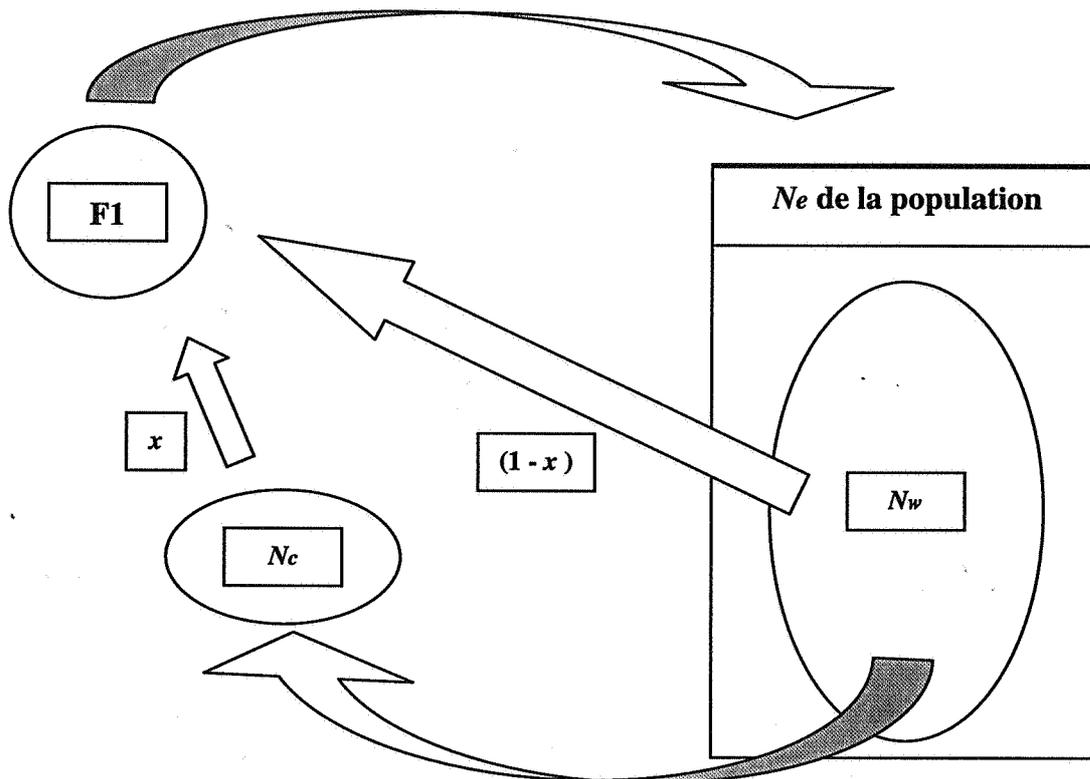


Figure II.6:

« Supportive Breeding ». N_e = effectif génétique de la population; N_w = effectif génétique des reproducteurs naturels; N_c = effectif génétique des reproducteurs captifs; x et $(1-x)$ sont les contributions respectives des 2 groupes de reproducteurs.

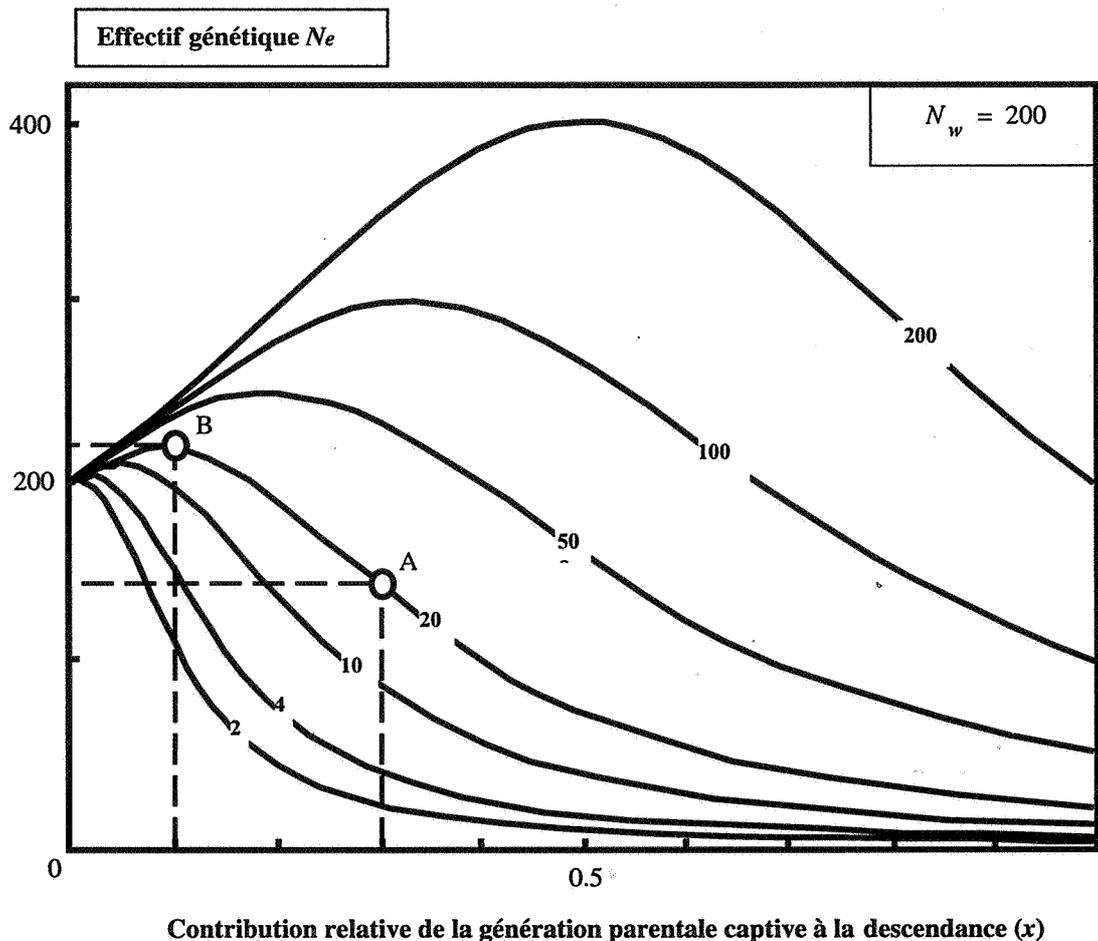


Figure II.7: Effectif génétique de la population (N_e) sous l'effet du repeuplement, en fonction du nombre de géniteurs (N_c) frayés artificiellement (courbes distinctes) et de leur contribution à la descendance (axe des x). La population sauvage est constituée d'un effectif génétique supposé constant et égal à 200 ($N_w = 200$).

- a) Dans le cadre d'un programme de repeuplement, 20 géniteurs ($N_c = 20$) sont prélevés dans la population naturelle. Nous considérons que le prélèvement de géniteurs ne réduit pas l'effectif génétique de la population naturelle ($N_w = 200$) car cette dernière produit plus de géniteurs qu'il ne s'en reproduit effectivement. Si la contribution des géniteurs captifs à la génération suivante est de 30 % (axe des x), l'effectif génétique de la population après le repeuplement peut être estimé à l'aide de l'équation 5 ($N_w = 200$; $N_c = 20$; $x = 0.3$), soit:

$$N_e = 1 / [x^2 / N_c + (1 - x)^2 / N_w]$$

$$N_e = 1 / [0.3^2 / 20 + (1 - 0.3)^2 / 200] = 144 \text{ (point A sur le graphique).}$$

- b) Dans le cadre d'un programme de repeuplement, 20 géniteurs ($N_c = 20$) sont prélevés dans la population naturelle. Nous considérons que le prélèvement de géniteurs ne réduit pas l'effectif génétique de la population naturelle ($N_w = 200$) car cette dernière produit plus de géniteurs qu'il ne s'en reproduit effectivement. Si la contribution des géniteurs captifs à la génération suivante est de 10 % (axe des x), l'effectif génétique de la population après le repeuplement peut être estimé à l'aide de l'équation 5 ($N_w = 200$; $N_c = 20$; $x = 0.1$), soit:

$$N_e = 1 / [x^2 / N_c + (1 - x)^2 / N_w]$$

$$N_e = 1 / [0.1^2 / 20 + (1 - 0.1)^2 / 200] = 220 \text{ (point B sur le graphique).}$$

Exemple II.4:

On prélève 2 femelles et 6 mâles d'une population naturelle afin d'obtenir du frai. L'effectif génétique de la population naturelle est égal à 100. Des expériences de marquages ont montré que la contribution captive à la descendance est d'environ 20 %.

Calculez l'impact du repeuplement sur l'effectif génétique de la population naturelle

1. Nous connaissons les paramètres suivants: $N_w = 100$; $x = 0.20$ (20 %); N_c peut être estimé à partir de l'équation 2 soit $N_c = 4 \times 2 \times 6 / (2 + 6) = 6$

2. Nous calculons ensuite les effets du repeuplement sur l'effectif génétique de la population (équation 5):

$$\begin{aligned} \Rightarrow N_e &= 1 / [x^2 / N_c + (1 - x)^2 / N_w] \\ \Rightarrow N_e &= 1 / [(0.20^2 / 6) + (0.80^2 / 100)] \\ \Rightarrow N_e &= 76.5 \end{aligned}$$

Le repeuplement a donc induit une perte de variabilité génétique par rapport à la situation initiale (76.5 avec repeuplement, 100 sans repeuplement).

Ne pas sous-estimer les effets génétiques du repeuplement

Ces considérations ont une importance considérable en termes de gestion: elles démontrent que, sous certaines conditions (p.ex. lorsqu'un faible nombre de géniteurs captifs contribuent fortement à la descendance), le repeuplement peut entraîner une diminution sensible de l'effectif génétique de la population naturelle. Ce risque n'est pas négligeable car le gestionnaire recherche généralement à obtenir la plus forte contribution possible du stock captif. Or c'est justement dans cette situation que les risques de pertes génétiques sont les plus élevés.

Le repeuplement permet un soutien démographique mais ...

Les conséquences génétiques du repeuplement sur la population naturelle ne doivent donc pas être sous-estimées. Malgré son soutien démographique, le repeuplement est susceptible de modifier sensiblement la variabilité génétique de la population naturelle; ceci même lorsque les géniteurs prélevés sont issus de la population naturelle. Il faut être particulièrement attentif, notamment lorsque la contribution de la descendance captive est forte. Dans ce cas, le prélèvement d'un nombre important de géniteurs limite les risques; cela n'est toutefois pas toujours possible ou souhaité, notamment lorsque le nombre de géniteurs sauvages sur les frayères est faible.

... n'est pas sans risque sur le plan génétique

II. 5. Vers une stratégie de conservation et de gestion

5.1. Principes

Selon SOULE (1980), la conservation génétique d'une espèce doit permettre le maintien:

- de populations viables à court terme;
- du potentiel d'adaptation de l'espèce;
- du potentiel de spéciation de l'espèce.

Objectif à court terme

Préservation du potentiel d'adaptation

Potentiel de spéciation

Variabilité génétique d'une espèce

Le premier objectif semble évident: conserver une espèce signifie avant tout éviter sa disparition. Parmi les trois objectifs, c'est également le seul qui soit directement observable. Toutefois, le gestionnaire ne doit pas se limiter au court terme. Une exploitation durable des ressources implique de préserver les possibilités d'adaptation de l'espèce, donc un certain polymorphisme entre et à l'intérieur des populations. A plus large échelle encore, il faut considérer la perspective évolutive qui, en fin de compte, détermine le niveau de variabilité génétique approprié. Nous avons déjà considéré la finalité des mesures de conservation et de gestion d'une espèce, à savoir le maintien de la variabilité génétique (intra- et interpopulationnelle) et la préservation de la structure génétique des populations naturelles. Toute action ou intervention touchant une population piscicole doit préalablement faire l'objet d'une réflexion d'ordre génétique: p.ex., une mesure piscicole a-t-elle des effets à long terme sur la structure génétique de la population ? Risque-t-elle de réduire sa variabilité génétique ? Malgré la difficulté d'appréhender ce genre de questions et d'y apporter des réponses claires, il est important de prendre conscience que toute perturbation du milieu ou de la population peut entraîner des modifications de la structure génétique des populations piscicoles.

RYMAN *et al.* (1995) ont établi une synthèse des actions anthropiques ayant induit une réduction considérable de la variabilité génétique des stocks piscicoles. Diverses catégories d'activités sont mentionnées: construction de barrages et dérivation des eaux, introduction d'espèces non typiques de la station, surpêche et pêche sélective,

pollution, repeuplement, etc. Ces facteurs perturbants peuvent finalement être classés en deux catégories principales: ceux qui s'exercent sur le milieu et ceux qui s'exercent sur le poisson.

5.2. Perturbations du milieu naturel

Protection du milieu en tant que mesure de conservation génétique

Les obstacles à la migration du poisson ...

... peuvent induire une perte de variabilité génétique

Rétablissement des flux génétiques naturels entre populations

La conservation des populations piscicoles implique avant tout une protection efficace de leur milieu. En Suisse, les systèmes aquatiques font partie des biotopes qui ont le plus souffert des atteintes de la civilisation. L'échelle temporelle et spatiale à laquelle l'homme modifie son environnement est sans commune mesure avec les variations naturelles du milieu. La dégradation massive de l'habitat naturel, qui s'est accentuée dès le début du XX^{ème} siècle, constitue donc l'une des principales menaces. Généralement, l'extinction d'une espèce piscicole est la résultante d'une altération profonde de son habitat; toutefois, l'effet cumulatif des nombreuses perturbations en apparence « *anodines* » ne doit pas être sous-estimé. Toute intervention technique qui entraîne une fragmentation ou un cloisonnement des habitats et des populations est particulièrement péjorative. De nombreux aménagements sont infranchissables pour un grand nombre d'espèces. Certains ne peuvent être franchis que de l'amont vers l'aval; la recolonisation des secteurs amont est ainsi compromise après de fortes crues ou dans le cas des espèces qui présentent une dévalaison des juvéniles. Or le « *brassage génétique* » naturel intervenant en permanence entre populations contiguës (métapopulations) est un phénomène indispensable qui assure leur capacité d'adaptation. La fragmentation du milieu peut induire une rupture totale des échanges génétiques et générer des sous-populations à faible effectif qui deviennent particulièrement exposées aux effets de la dérive génétique et de la consanguinité. Par conséquent, il est essentiel de remettre les habitats en réseau afin de rétablir le flux génétique naturel entre populations. Ce principe découle de la dynamique des populations. Une unité populationnelle est soumise aux fluctuations de l'environnement; localement, elle est susceptible d'extinctions naturelles à certains moments de son existence. En fait, il s'instaure un équilibre résultant d'extinctions locales et de recolonisations à partir d'autres unités populationnelles de la rivière. Cet équilibre est garant de la capacité d'adaptation de l'espèce: les populations mal adaptées disparaissent,

laissant la place à d'autres populations mieux armées contre la sélection naturelle.

En revanche, la migration du poisson ne doit pas absolument être rétablie lorsqu'il s'agit d'un obstacle naturel existant depuis plusieurs centaines d'années et en amont et en aval duquel des populations se sont différenciées génétiquement.

*Les mesures
d'amélioration du
milieu sont
prioritaires*

Dans une optique conservacionniste, la protection du milieu et le rétablissement des fonctions écologiques naturelles demeurent une préoccupation fondamentale. Ces mesures doivent toujours être privilégiées et considérées comme prioritaires par rapport aux mesures de gestion (repeuplement).

5.3. Gestion piscicole

Sous le terme de gestion piscicole, nous regroupons ici les pratiques de la pêche et du repeuplement.

La pêche

La pêche est susceptible de modifier la composition génétique d'une population (SMITH *et al.*, 1991), notamment lorsqu'elle exerce un effet sélectif important. Par exemple, une pression de pêche ciblée sur les individus à forte croissance qui ne se sont pas encore reproduits peut modifier le pool génétique de la population (en supposant une composante génétique à la croissance). Les principes de gestion définis dans la législation fédérale impliquent le maintien d'une variabilité génétique des populations exploitées.

Le repeuplement

Le repeuplement peut être considéré comme une menace potentielle pour l'intégrité génétique des populations naturelles, en particulier lors d'introductions massives réalisées avec du poisson de toutes origines ou de souches fortement domestiquées (*Topic 8*). Ce type de repeuplement (souvent pratiqué avec des poissons de mesure) ne contribue en rien au soutien des populations naturelles, mais vise essentiellement à « remplir » les cours d'eau. On justifie parfois ces opérations en argumentant qu'on épargne ainsi les individus de la

population naturelle puisque l'effort de pêche est reporté sur les poissons immergés. Cet argument demeure douteux: d'une part, les poissons immergés, peu adaptés à la rusticité du milieu, disparaissent très rapidement du système; d'autre part, leur présence surdensitaire constitue un facteur de stress supplémentaire pour les poissons sauvages. Finalement, l'intégrité génétique de la population naturelle est mise en péril en cas d'hybridation.

Repeuplement en tant que mesure de conservation

Lorsque les mesures d'amélioration du milieu ne sont pas réalisables ou sont insuffisantes, un repeuplement pratiqué avec réserve et pertinence peut être un outil de gestion et de conservation, par exemple sous la forme d'un programme de repeuplement régionalisé. Ce dernier doit être ciblé sur les tronçons fortement altérés, où la reproduction naturelle n'est plus à même d'assurer le recrutement de la population. Par ailleurs, les mesures de repeuplement devraient toujours faire l'objet d'un suivi de manière à s'assurer de leur réelle efficacité. En cas de repeuplement, il n'existe pas de stratégie unique s'appliquant à toutes les espèces. Chacune doit être appréhendée de manière individuelle, en fonction notamment de la distribution de ses populations. A ce propos, MEFFE & VRIJENHOEK (1988) distinguent deux modèles géographiques opposés d'isolation et de flux génétiques:

Modalités du repeuplement au cas par cas

Death valley model

- « *Death valley model* » (Fig. II.8): selon ce modèle, une espèce est structurée sous forme de populations qui ont été rapidement isolées et entre lesquelles il n'existe naturellement plus aucun flux génétique. Chaque population présente des caractéristiques génétiques qui la distinguent clairement des autres. La variabilité génétique de l'espèce est essentiellement contenue dans la composante interpopulationnelle.

Stream hierarchy model

- « *Stream hierarchy model* » (Fig. II.9): selon ce modèle, une espèce est structurée en une mosaïque de subpopulations plus ou moins contiguës entre lesquelles existe naturellement un certain flux génétique (métapopulations). La variabilité génétique intrapopulationnelle est généralement élevée (*Topic 3*) et divisée en plusieurs composantes ou unités géographiques: populations de la même région, populations du même système hydrique, populations de systèmes hydriques distincts du même bassin, etc.

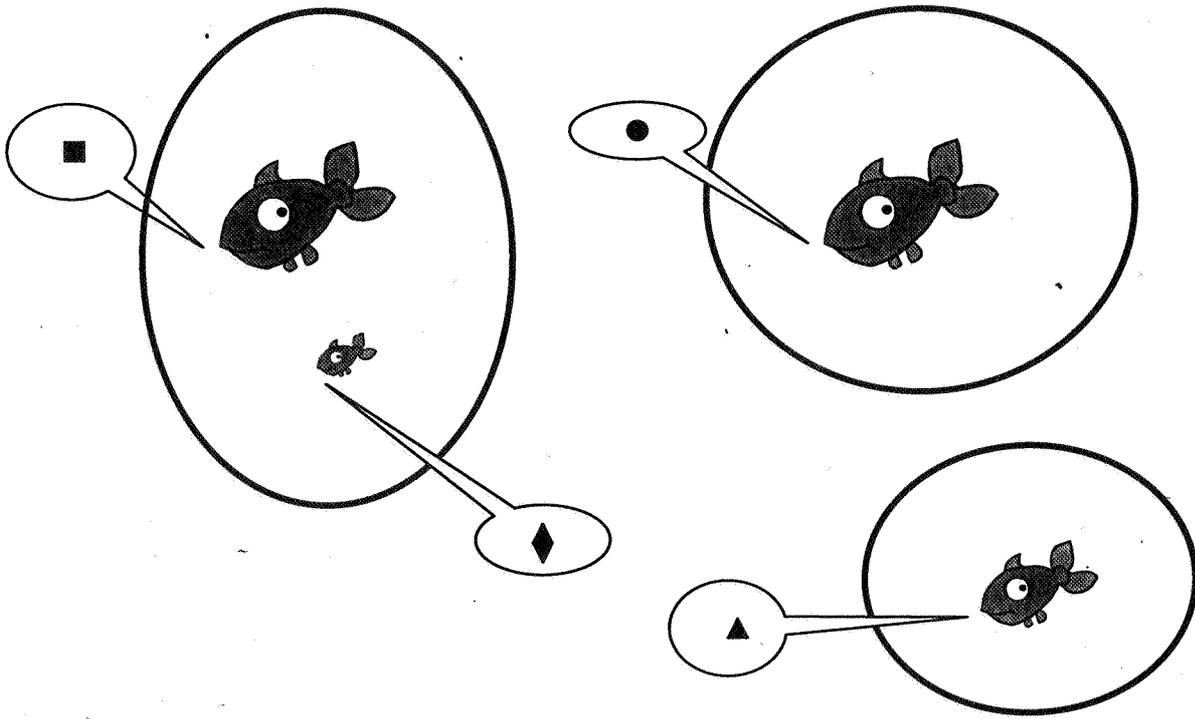


Figure II.8: Structuration d'une espèce selon le « *Death valley model* ». Chaque lac abrite une population de la même espèce qui présente des spécificités génétiques (symbolisées par des icônes distincts). Un lac peut même abriter deux populations sympatriques génétiquement distinctes.

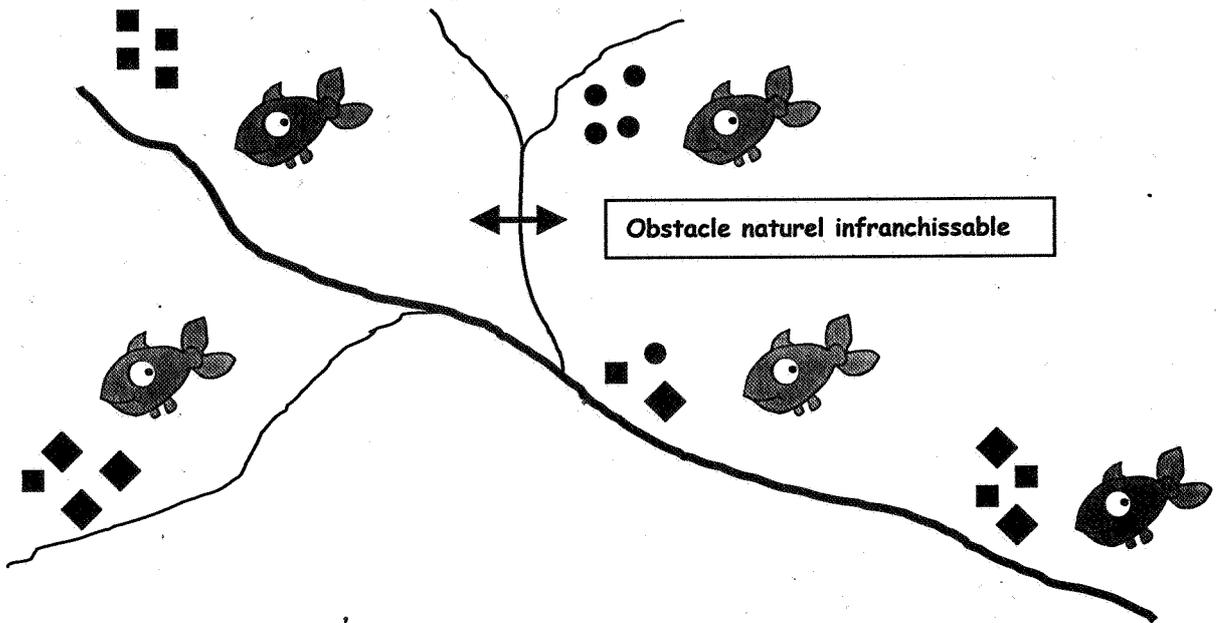


Figure II.9: Structuration d'une espèce selon le « *Stream hierarchy model* ». Les populations présentent entre elles un certain flux génétique (à l'exception d'une population isolée par l'existence d'un obstacle naturel infranchissable).

Ces modèles d'isolation et de flux génétiques décrivent des situations diamétralement opposées qui imposent des approches de gestion différentes. Le « *Death valley model* » s'applique typiquement aux espèces lacustres, comme les corégones (*Coregonus* sp.) ou l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Le « *Stream hierarchy model* » concerne plutôt les espèces des cours d'eau comme la truite (*Salmo trutta fario*) ou l'ombre (*Thymallus thymallus*). Entre ces extrêmes, il existe naturellement un continuum de situations intermédiaires.

5.4. Recommandations

La composante génétique est déterminante en matière de conservation et de gestion

La préoccupation fondamentale d'un gestionnaire conservationniste est la survie à long terme de l'espèce et de ses populations constitutives. A ce propos, nous avons constaté à quel point la composante génétique était essentielle, en particulier la variabilité génétique intra- et interpopulationnelle. Le schéma général de conservation et de gestion proposé à la figure II.10 s'applique à ce contexte. Il ne tient pas compte des types de gestion qui sont en priorité orientés vers des buts halieutiques (immersion de poissons de mesure, introduction d'espèces exotiques, etc.).

La population est l'unité de conservation

En principe, la population constitue l'unité fondamentale de toute action de conservation ou de gestion. Elle est également le point de départ de toute réflexion. En premier lieu, il est nécessaire de se demander si la population naturelle a une taille suffisante pour garantir le maintien de la variabilité génétique au cours des générations, pour contrecarrer les effets de la dérive génétique, etc. Dans l'affirmative, il faut considérer que le milieu aquatique fournit toutes les bases nécessaires à la pérennité de la population; dans ce cas, il suffit d'assurer la conservation du milieu sous sa forme actuelle. Dans la négative, les mesures d'amélioration du milieu (revitalisation, rétablissement des fonctions écologiques) doivent être privilégiées et envisagées en priorité. Il s'agit des seules véritables mesures à effet durable, et ce pour l'ensemble de la biocénose aquatique. Par ailleurs, la dégradation du milieu est très souvent à l'origine des carences constatées au niveau de la population. Lorsque les atteintes au milieu sont irréversibles à moyen terme ou lorsque les fonctions écologiques ne peuvent plus être rétablies, des mesures de gestion peuvent

Mesures de revitalisation en première priorité

être envisagées. A ce niveau, il faut distinguer les espèces pour lesquelles un repeuplement n'est techniquement pas réalisable de celles où cela est possible. Dans le premier cas, des restrictions d'exploitation - voire une interdiction de la pêche - (pour les espèces exploitées) ainsi que la création de zones protégées - sanctuaires génétiques- sont recommandées. Dans le deuxième cas, un programme de repeuplement peut être envisagé selon les modalités suivantes:

Programmes régionalisés et ciblés

- Le repeuplement de soutien doit être conçu sous forme de programmes régionalisés (*Topic 7*) ciblés sur les tronçons de cours d'eau altérés où le recrutement naturel n'est plus à même d'assurer la pérennité de la population.

Nombre de géniteurs prélevés

- Le nombre de géniteurs prélevés dans la population naturelle et frayés artificiellement doit être suffisant tout en restant compatible avec ce que la population peut supporter (équations 1 et 2, *Topic 2*).

Sex-ratio équilibrée

- La sex-ratio des géniteurs prélevés doit être équilibré (équations 1 et 2, *Topic 2*).

Prélèvements annuels de géniteurs

- Dans l'idéal, la descendance captive (reproduction artificielle) doit être produite à partir de géniteurs prélevés annuellement dans la population naturelle.

Pas de gestion fermée d'un stock de géniteurs captifs

- En cas de constitution d'un stock de géniteurs captifs utilisés pour produire plusieurs générations de reproducteurs, il est nécessaire de « rafraîchir » périodiquement le stock à partir de la population naturelle d'origine. Une gestion « *en vase clos* » est toujours déconseillée car elle augmente les risques liés à la consanguinité et à la domestication (équations 3 et 4, *Topics 4 et 5*).

Ne pas sous-estimer les effets génétiques sur la population naturelle

- L'impact génétique des immersions sur la population naturelle (repeuplement) ne doit pas être sous-estimé. Il faut être conscient des risques génétiques liés au déversement d'un nombre important de descendants captifs appauvris génétiquement (équation 5).

Origine des poissons immergés

- L'utilisation de souches génétiquement éloignées de la population receveuse doit être évitée car ces souches mettent en péril les

complexes de gènes coadaptés qui apparaissent dans la population en tant que réponse adaptative au milieu ou à l'environnement génétique (*Topic 6*).

Pas de souches domestiquées

- L'utilisation de souches de pisciculture fortement domestiquées ne contenant qu'une faible variabilité génétique doit être évitée car ces souches augmentent les risques liés à la consanguinité (*Topic 4*).

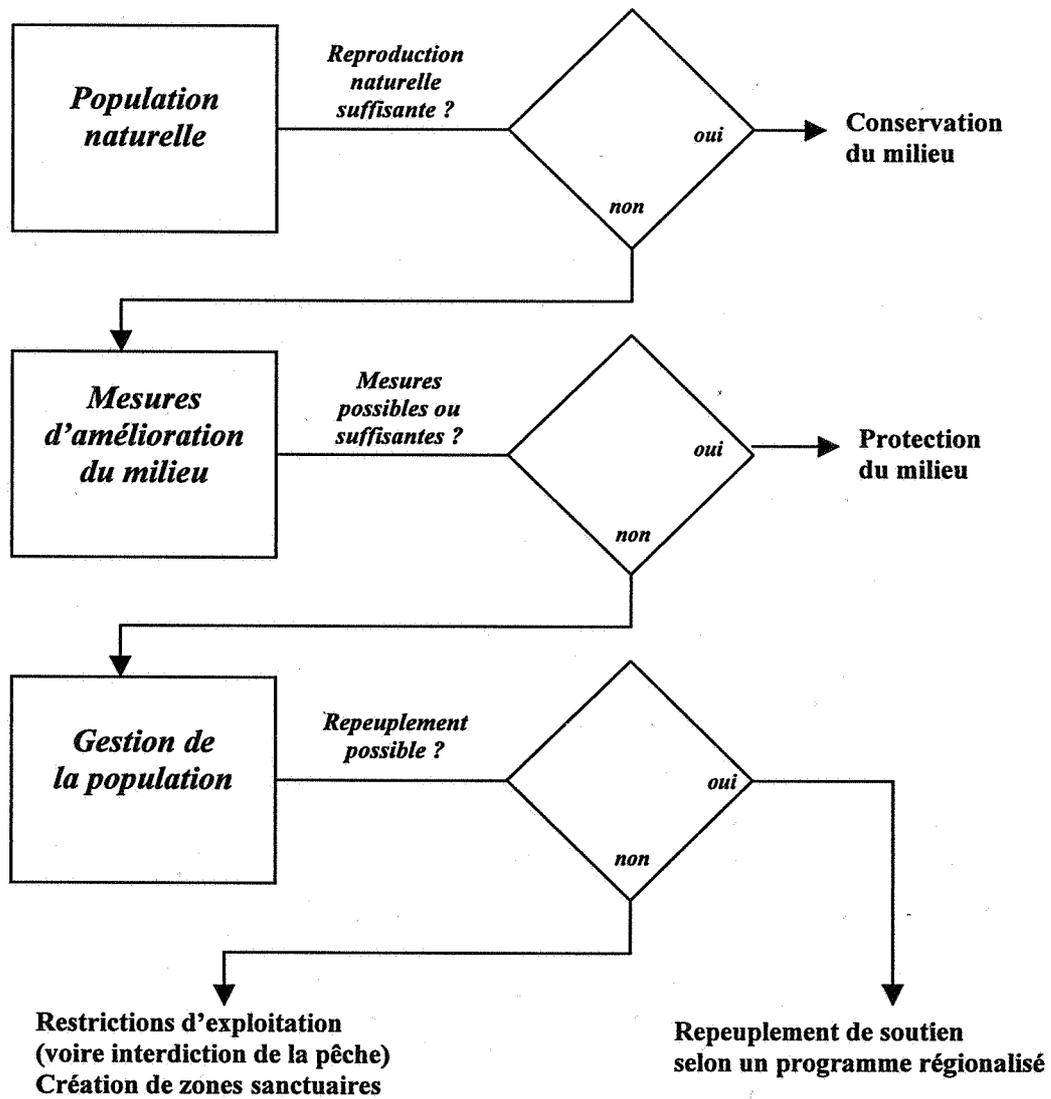
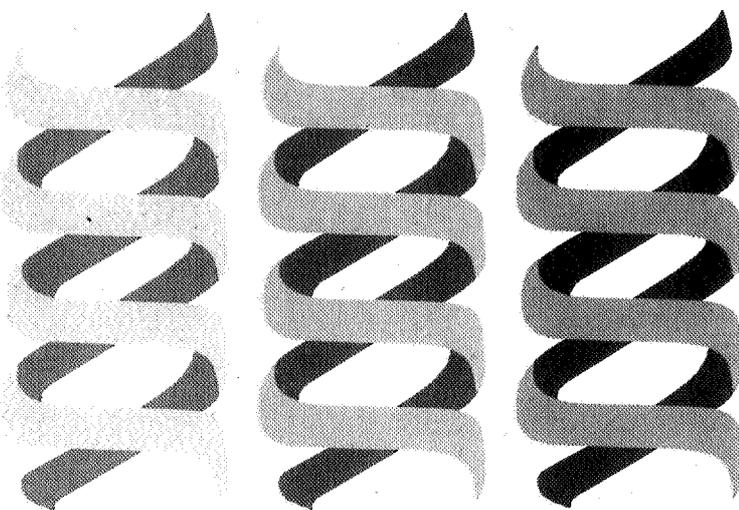


Figure II.10: Schéma de conservation et de gestion des ressources génétiques des populations piscicoles.

Bloc III



III. Topic 1: Evolution et variabilité génétique

Mécanismes à l'origine de la différenciation génétique

Afin de comprendre comment la structure génétique d'une population peut se modifier dans le temps, il est nécessaire d'expliquer brièvement les mécanismes évolutifs principaux qui affectent la variabilité génétique. Pour les organismes diploïdes qui se reproduisent de manière sexuée, on distingue fondamentalement 5 facteurs d'évolution susceptibles d'engendrer une modification des fréquences alléliques d'une population: la **sélection**, la **mutation** (ponctuelle ou chromosomique), la **recombinaison**, le **flux génétique** et la **dérive génétique**.

➤ *Sélection naturelle*

Effet de la sélection

Concept de « fitness »

Les génotypes qui augmentent le succès de la reproduction des individus d'une population (taux de reproduction et de survie) sont favorisés par la sélection naturelle. Le concept de « *fitness* » est utilisé en génétique des populations pour définir l'adéquation sélective d'un génotype déterminé. Le « *fitness* » d'un individu mesure son aptitude à contribuer génétiquement à la génération suivante ou, plus simplement, son succès de reproduction. La sélection n'agit pas directement sur le génotype mais sur le phénotype; ainsi, elle influence indirectement la fréquence des allèles au cours des générations (Exemple III.1).

Exemple III.1:

Considérons que, dans une population donnée, l'allèle A possède une valeur sélective plus élevée que l'allèle B. Par ailleurs l'effet des allèles est additif c'est-à-dire que le « fitness » des individus homozygotes AA est plus élevé que celui des hétérozygotes AB et ces derniers présentent un meilleur « fitness » que les homozygotes BB. Dans ces conditions, la proportion de l'allèle A ne peut qu'augmenter au cours des générations ultérieures, puisque les individus de génotype AA présentent globalement un succès de reproduction plus élevé. Il faut donc s'attendre à ce que l'allèle A supplante progressivement l'allèle B jusqu'à la complète disparition de ce dernier (à condition qu'aucun autre facteur de sélection n'entre en ligne de compte).

Effet d'hétérosis

Parfois, la sélection favorise le maintien du polymorphisme génétique à l'intérieur de la population. C'est le cas de l'**hétérosis** lorsque le génotype hétérozygote (AB) présente un avantage sélectif par rapport aux génotypes **homozygotes** (AA ou BB) (Exemple III.2).

Exemple III.2:

Imaginons un locus génétique formé de deux allèles A et B qui codent pour deux variantes d'une protéine fonctionnant de manière optimale à des températures différentes. Dans cette situation, le génotype hétérozygote (AB) est avantage par rapport aux homozygotes (AA ou BB) car il dispose de protéines optimales sur une large plage de température (un poisson lacustre hétérozygote produit par exemple des protéines qui fonctionnent de manière optimale aussi bien en surface qu'en profondeur).

Valeur sélective

La valeur sélective d'un allèle ou le « *fitness* » relatif de certains génotypes n'est pas invariable mais peut se modifier en fonction de l'environnement ou de la structure génétique de la population. On observe par exemple que certains génotypes présentent un « *fitness* » élevé aussi longtemps qu'ils demeurent rares dans la population; lorsque leur fréquence augmente, ils perdent leur avantage sélectif.

Variabilité génétique due à la fréquence des allèles

Les différences génétiques qui apparaissent entre plusieurs populations de la même espèce sont généralement dues à des différences non pas dans la nature des allèles, mais dans leur fréquence. Dans ce contexte, il faut considérer que ces différences sont la résultante de mécanismes d'adaptation aux conditions du milieu. Parfois, les mécanismes de la sélection naturelle font apparaître des combinaisons d'allèles co-adaptés et localisés sur plusieurs gènes (« *coadapted gene complexes* » ou bien « *coadapted genpool* », modèle de DOBZHANSKY, 1970).

Combinaison de gènes co-adaptés**➡ Mutations et recombinaisons****Mutations ponctuelles**

De nouvelles variantes génétiques peuvent apparaître au sein d'une population par mutation. Elles peuvent être positives, négatives ou neutres. Une variante neutre qui a la même valeur sélective que celle déjà présentes au sein de la population ne sera pas éliminée. De telles variantes peuvent toutefois acquérir une nouvelle valeur sélective à la suite de modifications de l'environnement. Il arrive parfois qu'un allèle A, à faible valeur sélective, puisse se maintenir dans une population lorsque le génotype hétérozygote AB présente le même « *fitness* » que le génotype homozygote à valeur sélective élevée BB. L'allèle A à « *fitness* » réduit est ainsi compensé par l'expression phénotypique du meilleur allèle B. La

Valeur sélective des combinaisons alléliques

La mutation en tant que génératrice de nouvelles variantes génétiques

sélection, qui n'agit que sur le phénotype, ne peut donc exercer sa pression que sur le génotype homozygote AA. On parle de caractère héréditaire **récessif-dominant** (qui joue un rôle important dans la consanguinité). La mutation est la source de nouvelles variantes génétiques au sens strict. Toutefois, les taux de mutation sont bien trop faibles pour expliquer à eux seuls l'évolution rapide des populations et des espèces. Les différences génétiques que nous observons aujourd'hui ont été générées par d'autres processus de l'évolution. Cela signifie également qu'une grande partie de la variabilité génétique existait déjà avant la formation de l'espèce en question. Une perte de variabilité génétique ne peut pas non plus être compensée par de nouvelles mutations; la diminution du potentiel adaptatif qui en résulte doit donc être considérée comme irréversible.

Mutations chromosomiques

La mutation chromosomique est un type particulier de mutation, qui induit une modification du nombre de chromosomes. Par exemple, certaines découvertes semblent indiquer que les salmonidés trouvent leur origine dans un doublement du nombre de chromosomes à partir d'un ancêtre commun. Une autre forme de mutation chromosomique est celle qui affecte des segments de chromosomes (délétions, inversions, translocations et duplications). Ces mécanismes jouent un rôle plus ou moins important dans l'évolution; certains sont létaux. Parmi les mutations chromosomiques (et, dans une moindre mesure, parmi les mutations génétiques), on trouve le cas particulier de la recombinaison génétique intervenant pendant la formation des cellules sexuelles: lors de l'appariement des chromosomes homologues, des échanges interviennent pendant la méiose (« *crossing over* »). L'échange de gènes parentaux et leur ségrégation ultérieure génèrent de nouvelles combinaisons génétiques.

La recombinaison génétique en tant que génératrice de nouvelles variantes génétiques

➡ Flux génétique

Le flux génétique en tant que source de variabilité

Le flux génétique contribue à la variabilité génétique à l'intérieur des populations (variabilité intrapopulationnelle). Lorsque des individus émigrent dans une nouvelle population de la même espèce et s'y hybrident, ils transmettent à cette population une partie de leurs gènes. En principe, ce mécanisme d'échanges entre populations va à l'encontre de la différenciation génétique induite par la sélection naturelle et la dérive génétique (cf. ci-dessous). Toutefois, l'existence d'un certain flux

génétique entre populations connexes joue un rôle important dans le cas de petites populations fortement différenciées. Le flux génétique implique une aire de contact naturelle entre populations et ne saurait être comparé avec l'introduction artificielle d'individus éloignés génétiquement (*Topic 6*).

➔ *Dérive génétique*

Définition

En l'absence de sélection naturelle, de mutation et d'immigration, les effets combinés de la ségrégation arbitraire des gènes au niveau des gamètes et de la reproduction inégale entre individus produisent des fluctuations aléatoires de la fréquence d'un gène sur un locus polymorphe. Ce processus, connu sous le terme de dérive génétique, peut entraîner la disparition ou la fixation d'un allèle. La dérive génétique est le principal processus générateur de variabilité génétique entre populations. La figure III.1 montre, sur la base d'une simulation, que les effets de la dérive génétique sont plus marqués sur des populations de petite taille. Chaque courbe reproduit les effets aléatoires de la dérive génétique sur 2 populations fictives composées l'une de 9 individus (cas a) et l'autre de 50 individus (cas b). Dans les 2 cas, l'expérience démarre avec une variabilité génétique maximale pour deux allèles d'un locus génétique neutre (fréquence de départ égale à 0.5). La figure III.1 montre l'effet « *stabilisant* » d'une population de grande taille sur les fluctuations aléatoires des fréquences alléliques au cours des générations. Dans la petite population (cas a), la dérive génétique induit rapidement la disparition d'un des deux allèles ($p = 0$ ou $p = 1$). En revanche, après 20 générations, les deux allèles du locus génétique subsistent dans la grande population (cas b). Indépendamment du flux génétique, de la sélection et des mutations, l'ampleur de la perte de variabilité génétique engendrée par la dérive dépend du nombre d'individus participants à la reproduction (N_e). En général, ce sont les allèles rares qui sont éliminés par la dérive génétique. Il faut encore souligner que la dérive génétique est un phénomène purement aléatoire.

Importance de la taille de la population

Phénomène aléatoire

L'effet fondateur

L'effet fondateur peut être considéré comme un cas particulier de la dérive génétique: lorsqu'un petit groupe se sépare d'une population et donne naissance à une nouvelle population, les descendants ne contiennent qu'une partie de la variabilité génétique totale de la population

initiale. Par ailleurs, les fréquences des variantes alléliques de la génération fondée peuvent être très différentes de celles de la population source. Ces nouvelles variantes génétiques constituent donc de nouvelles données pour la sélection.

Fréquence allélique (p)

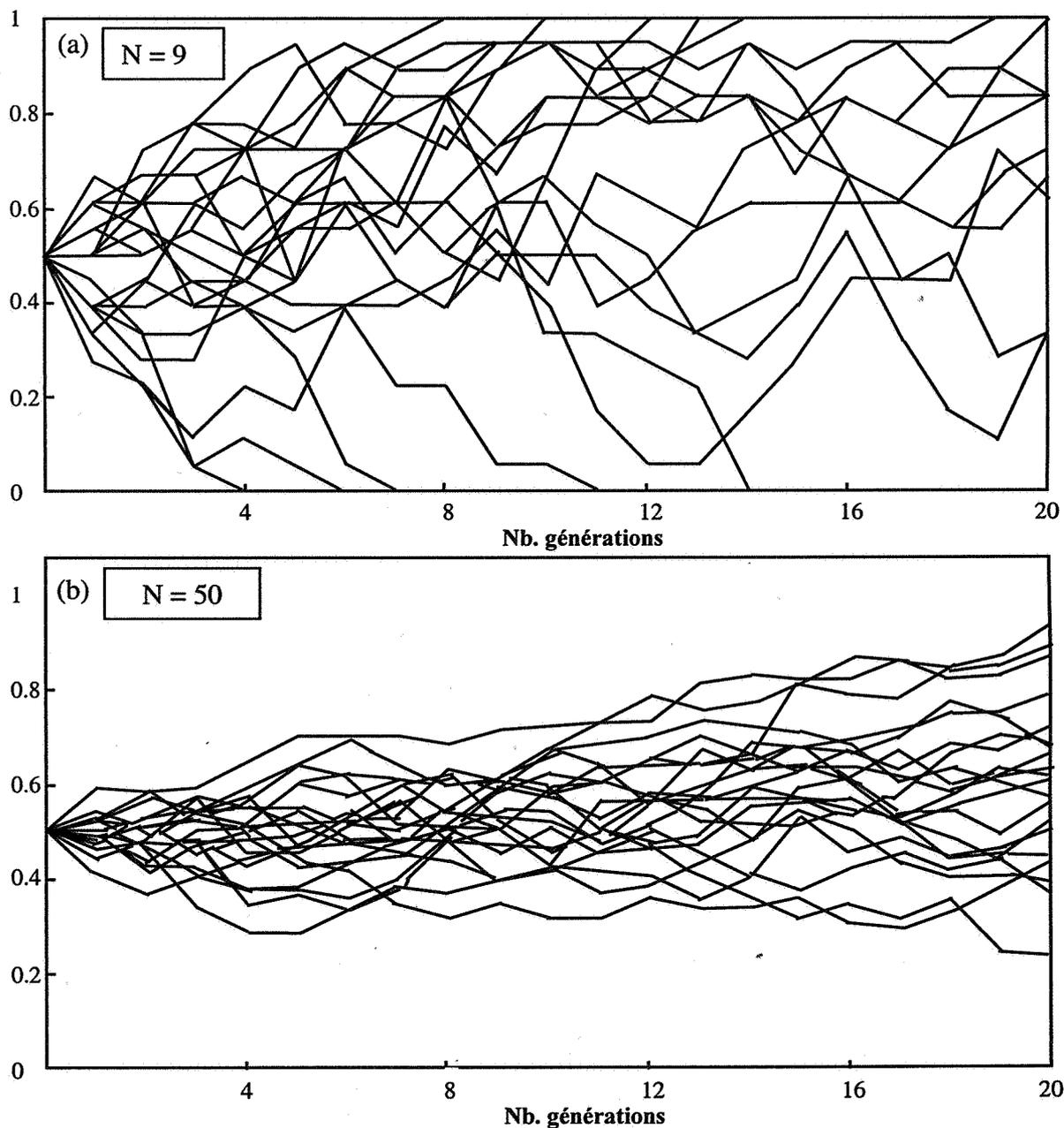


Figure III.1: Simulation du modèle de Wright-Fisher (selon HARTL & CLARK, 1989) illustrant les effets de la dérive génétique. Dans les deux graphiques, chaque ligne représente l'évolution sur 20 générations de la fréquence allélique d'un locus génétique neutre possédant 2 allèles. Cas (a) $N = 9$; cas (b) $N = 50$ individus.

III. Topic 2: L'effectif génétique (N_e)

Au sein d'une population de taille N , seule une partie des individus est en mesure de se reproduire et donc de transmettre ses gènes à la génération suivante. Par ailleurs, tous les géniteurs ne contribuent pas de manière équitable à la génération suivante (géniteurs dominants). La variabilité génétique d'une population ne dépend donc pas du nombre d'individus mais de son effectif génétique (N_e). « N_e correspond à la taille (N) d'une population idéale: a) qui serait composée d'un nombre égal de mâles et de femelles; b) dont chaque individu posséderait les mêmes chances de reproduction; c) où l'accouplement s'effectuerait de manière totalement aléatoire ». L'effectif génétique (N_e) peut être considéré comme une mesure de la variabilité génétique qui, dans une population, est transmise à la génération suivante. On l'obtient grâce à la formule suivante:

Définition

$$N_e = \frac{4N_{em} \cdot N_{ef}}{N_{em} + N_{ef}} \quad (\text{équation 6})$$

où N_{em} et N_{ef} sont les effectifs génétiques respectivement des reproducteurs mâles et femelles. Malgré l'analogie avec l'équation 2, il ne faut pas confondre N_{em} avec N_m et N_{ef} avec N_f .

Calcul de N_{em} et N_{ef}

Dans le cas d'organismes à générations discrètes qui ne se superposent pas (contrairement à la grande majorité des poissons), l'effectif génétique des reproducteurs mâles (N_{em}) et femelles (N_{ef}) s'obtient à l'aide des formules suivantes (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987):

$$N_{em} = \frac{N_m \cdot M_m - 1}{M_m + \frac{V_m}{M_m} - 1} \quad (\text{équation 7})$$

$$N_{ef} = \frac{N_f \cdot M_f - 1}{M_f + \frac{V_f}{M_f} - 1} \quad (\text{équation 7'})$$

où: N_m et N_f sont les nombres de géniteurs mâles et femelles utilisés (effectifs numériques);
 M_m et M_f sont les moyennes du nombre de descendants produits par géniteur mâle et femelle (soit N_{F1} le nombre total de descendants produits: $M_m = N_{F1}/N_m$ et $M_f = N_{F1}/N_f$);
 V_m et V_f sont les variances du nombre de descendants produits respectivement par les reproducteurs mâles et femelles.

Ne dépend de:

L'effectif génétique d'un échantillon de géniteurs (N_e) dépend:

- *N_m N_f* → **de l'effectif génétique des reproducteurs (N_m N_f)**
 N_e augmente proportionnellement avec les effectifs génétiques des reproducteurs mâles (N_m) et femelles (N_f). A ce propos, il faut signaler le cas particulier de « goulots d'étranglement » (*Bottleneck Effect*, NEI *et al.*, 1975) qui se manifestent lors d'une chute brutale de l'effectif d'une population. Les géniteurs qui survivent donnent naissance à une nouvelle génération qui ne contient qu'une faible part de la variabilité génétique initiale.
- *sex-ratio des géniteurs* → **de la sex-ratio des reproducteurs**
 Une sex-ratio équilibrée maximalise la valeur de N_e . Il apparaît ainsi que si un nombre relativement faible de reproducteurs est suffisant lorsque le rapport des sexes est équilibré, il est nécessaire d'en utiliser plus lorsque le rapport des sexes s'éloigne de l'unité: 6 reproducteurs mâles et 6 reproducteurs femelles contiennent 96 % de la variabilité totale de la population source (cf. équations 1 et 2); 10 reproducteurs mâles et 2 reproducteurs femelles en contiennent seulement 92.5 %. Ainsi, bien que le nombre total de reproducteurs utilisés soit le même dans les deux cas, un déséquilibre dans le rapport des sexes induit une diminution de la variabilité génétique prélevée.
- *variance du nombre de descendants produits par couple de géniteurs* → **de la variance du nombre de descendants produits par couple**
 Dans une situation idéale, la descendance par couple de reproducteurs est distribuée selon le modèle de Poisson (SENNER, 1980; FRANKEL & SOULE, 1981) où la moyenne est égale à la variance. Toutefois, cela est peu réaliste dans le cas des poissons, puisque la qualité des œufs varie d'une femelle à l'autre, de même

Déviance par rapport à la distribution de Poisson

que les taux de fécondation et d'éclosion. Cette situation entraîne une déviance non négligeable par rapport à la distribution de Poisson, le rapport V/M étant largement supérieur à l'unité (cf. équations 7 et 7'). L'effectif génétique dépend donc fortement de la variance du nombre de descendants produits par couple (V_m et V_f); les couples qui donnent naissance à de nombreux descendants biaisent en quelque sorte la représentation équitable du génome parental dans la génération F1.

L'exemple III.3 explicite le calcul complexe de l'effectif génétique d'une population fictive.

Exemple III.3:

Considérons une population naturelle de truites lacustres. Lors d'une pêche de géniteurs, 6 femelles (a, b, c, d, e, f) sont capturées et fertilisées par 3 mâles (A, B, C). Le nombre de descendants produits (NF1) par couple donne les résultats suivants:

	a	b	c	d	e	f
A	2'500	4'000	50	3'000	90	45
B	5'000	3'000	10	1'000	1'000	60
C	6'000	600	30	1'500	30	10

Calculez l'effectif génétique des reproducteurs et de la variabilité génétique prélevée dans la population naturelle

Nombre de reproducteurs mâles: $N_m = 3$ (A, B, C)

Nombre de reproducteurs femelles: $N_f = 6$ (a, b, c, d, e, f)

Le nombre total de descendants obtenus (NF1) est égal à la somme des descendants produits par couple:

$$NF1 = 2500 + 4000 + \dots + 30 + 10 = 27'925$$

1. Tout d'abord il est nécessaire de calculer l'effectif génétique des reproducteurs mâles (N_m) et des reproducteurs femelles (N_f).

Calcul de N_m

Nombre de descendants produits par chaque reproducteur mâle:

A:	$2500 + 4000 + 50 + 3000 + 90 + 45 =$	9'685
B:	$5000 + 3000 + 10 + 1000 + 1000 + 60 =$	10'070
C:	$6000 + 600 + 30 + 1500 + 30 + 10 =$	8'170

Moyenne (M_m) et variance (V_m) des reproducteurs mâles:

$$M_m = NF1 / N_m = 27'925 / 3 = 9'308$$

$$V_m = \frac{1}{(N_m - 1)} \sum_{i=1}^{N_m} (x_i - M_m)^2 = 1'008'$$

où x_i correspond au nombre de descendants produit par le mâle i .

On peut dès lors calculer l'effectif génétique des reproducteurs mâles (selon l'équation 7):

$$N_{em} = (N_m M_m - 1) / (M_m + V_m / M_m - 1)$$

$$N_{em} = 2.97$$

Calcul de N_{ef}

Nb. de descendants produits par chaque reproducteur femelle:

a:	2500 + 5000 + 6000 =	13'500
b:	4000 + 3000 + 600 =	7'600
c:	50 + 10 + 30 =	90
d:	3000 + 1000 + 1500 =	5'500
e:	90 + 1000 + 30 =	1'120
f:	45 + 60 + 10 =	115

Moyenne et variance pour les reproducteurs femelles (M_f et V_f):

$$M_f = NF1 / N_f = 27'925 / 6 = 4'654$$

$$V_f = \frac{1}{(N_f - 1)} \sum_{i=1}^{N_f} (x_i - M_f)^2 = 28'313'624$$

où x_i correspond au nombre de descendants produit par la femelle i .

On peut dès lors calculer l'effectif génétique des reproducteurs femelles (selon l'équation 7):

$$N_{ef} = (N_f M_f - 1) / (M_f + V_f / M_f - 1)$$

$$N_{ef} = 2.60$$

2. Calcul de l'effectif génétique N_e des reproducteurs (selon l'équation 6):

$$N_e = 4 N_{em} N_{ef} / (N_{em} + N_{ef})$$

$$N_e = 4 \times 2.97 \times 2.60 / (2.97 + 2.60) = 5.55$$

3. Calcul de la variabilité génétique prélevée (selon l'équation 1):

$$V_s / V_T = 1 - (1 / 2 N_e) = 0.91$$

soit le 91 % de la variabilité initiale.

Remarque: une estimation directe à partir du nombre de géniteurs utilisés donne le résultat suivant

$$N_e = 4 \times 3 \times 6 / 3 + 6 = 8 \quad (\text{équation 2})$$

$$V_s / V_T = 1 - (1 / 2 N_e) = 0.9375$$

III. Topic 3: Les composantes de la variabilité génétique

Deux
composantes
principales

Une espèce est formée d'une mosaïque de populations qui présentent chacune une composition génétique spécifique. La variabilité génétique totale (H_T) de l'espèce est donc égale à la somme des variantes génétiques des populations constitutives. Sous certaines conditions (que nous ne développerons pas ici), la variabilité génétique totale d'un locus peut être estimée à l'aide de la formule suivante (NEI, 1978):

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \bar{p}_i^2 \quad (\text{équation 8})$$

où \bar{p}_i correspond à la fréquence allélique moyenne de l'allèle i de k allèles (moyenne calculée sur toutes les populations) du locus génétique considéré.

La variabilité génétique totale d'une espèce peut être divisée en deux composantes principales:

- La variabilité génétique intrapopulationnelle H_S
- La variabilité génétique interpopulationnelle D_{ST}

$$H_T = H_S + D_{ST} \quad (\text{équation 9})$$

Taux
d'hétérozygotie
d'un gène

La variabilité génétique intrapopulationnelle H_S est celle existant entre individus de la même population; on parle également de taux moyen d'hétérozygotie de la population. A l'intérieur de chaque population, les allèles d'un locus génétique existent avec une certaine fréquence. Pour un locus déterminé, le **taux d'hétérozygotie** d'une population (h_{ij}) peut être estimé à l'aide de la formule suivante (NEI, 1978):

$$h_{ij} = 1 - \sum_{i=1}^k p_{ij}^2 \quad (\text{équation 10})$$

où p_{ij} est égal à la fréquence de $i^{\text{ème}}$ allèle (parmi k allèles) du locus l dans la population j .

*Taux moyen
d'hétérozygotie
d'une population*

Le taux d'hétérozygotie d'un gène polymorphe dans une population j dépend donc de la fréquence des différents allèles. Notons que, lorsqu'un gène n'est formé que d'un allèle unique (monomorphe), sa fréquence (p_{ij}) est égale à 1 et son taux d'hétérozygotie (h_{ij}) est égal à 0. Le taux moyen d'hétérozygotie (\bar{h}_j) de la population j correspond à la somme des taux d'hétérozygotie de tous les loci génétiques, divisée par le nombre de gènes (L), y compris les gènes monomorphes où $h_{ij} = 0$:

$$\bar{h}_j = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L h_{ij} \quad (\text{équation 11})$$

*L'hétérozygotie
en tant que
descripteur de la
variabilité intra-
populationnelle*

Des études théoriques et expérimentales montrent que la précision des estimations du taux d'hétérozygotie d'une population ne dépend pratiquement que du nombre de loci analysés dès lors que le nombre d'individus étudiés par population est supérieur à 10 (NEI, 1978; GORMAN & RENZI, 1979). L'hétérozygotie est essentiellement un descripteur de la quantité de variabilité génétique à l'intérieur d'une population ou d'un individu. Le taux d'hétérozygotie ne fournit qu'une description incomplète de la diversité génétique intrapopulationnelle. Un autre paramètre de variance est le nombre moyen d'allèles par locus génétique.

Le tableau III.1 présente les taux moyens d'hétérozygotie (\bar{H}_s) de plusieurs espèces de salmoniformes calculés sur la base d'un nombre variable de populations et de loci génétiques.

*Variabilité inter-
populationnelle*

La différence $H_T - H_s$ est égale à la variabilité génétique interpopulationnelle (D_{ST} dans l'équation 9). Elle constitue une mesure de différenciation génétique entre populations. Plus la valeur D_{ST} est grande, plus les populations sont éloignées génétiquement. Deux populations peuvent diverger l'une de l'autre jusqu'à l'interruption complète du flux génétique entre elles. Il s'agit du phénomène de spéciation, c'est-à-dire de la formation de deux espèces distinctes.

L'exemple III.4 montre comment calculer les principales composantes de la variabilité génétique sur la base de populations fictives. Les exemples III.5 et III.6 présentent des cas tirés de la littérature qui illustrent l'utilité pour la gestion de pouvoir décomposer la variabilité génétique totale d'une espèce en ses composantes principales.

Tableau III.1: Variabilité intrapopulationnelle moyenne (\bar{H}_s) de populations de salmoniformes calculée sur un nombre variable de loci génétiques.

Espèces	Nb. pop.	Nb. loci	\bar{H}_s	Références
<i>S. salar</i>	52	38	0.023	STAHL (1987)
<i>S. salar</i>	32	37	0.026	RYMAN (1983)
<i>S. trutta</i>	38	35	0.025	RYMAN (1983)
<i>Salmo clarki</i>	2	30	0.023	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	38	16	0.058	RYMAN (1983)
<i>O. mykiss</i>	31	31	0.092	BERG & GALL (1988)
<i>O. nerka</i>	10	30	0.018	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>O. nerka</i>	18	26	0.044	RYMAN (1983)
<i>O. keta</i>	5	30	0.040	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>O. grobuscha</i>	6	30	0.039	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>O. tschawitscha</i>	10	30	0.035	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>O. kisutch</i>	10	30	0.015	ALLENDORF & UTTER (1979)
<i>Thymallus arcticus</i>	4	36	0.034	LYNCH & VYSE (1979)
<i>T. thymallus</i>	20	26	0.032	KOSKINIEMI (1987)
<i>T. thymallus</i>	9	34	0.021	BOUVET <i>et al.</i> (1990)

Exemple III.4:

Considérons 4 populations (P1, P2, P3 et P4) de la même espèce. Chacune d'entre elles possède trois loci génétiques (L1, L2 et L3) et des allèles avec les fréquences suivantes:

	P1	P2	P3	P4
L1	allèle 1: 0.95 allèle 2: 0.05	0.90 0.10	0.88 0.12	0.75 0.25
L2	allèle 1: 1.00 allèle 2: 0.00	1.00 0.00	1.00 0.00	0.60 0.40
L3	allèle 1: 1.00	1.00	1.00	1.00

Calculez la variabilité génétique totale ainsi que les variabilités génétiques intra- et interpopulationnelles sur les trois loci génétiques

1. Calcul de la variabilité intrapopulationnelle moyenne par population (selon équations 10 et 11):

Population 1:

$$h_{11} = 1 - \sum_{i=1}^2 p_{i1}^2 = 1 - (0.95^2 + 0.05^2) = 0.095$$

$$h_{21} = 1 - 1^2 = 0$$

$$h_{31} = 1 - 1^2 = 0$$

$$\bar{h}_1 = \frac{1}{3} \sum_{l=1}^3 h_{l1} = (0.095 + 0 + 0) / 3 = 0.03$$

Population 2: $\bar{h}_2 = 0.06$

Population 3: $\bar{h}_3 = 0.07$

Population 4: $\bar{h}_4 = 0.28$

2. Calcul de la variabilité intrapopulationnelle moyenne des 4 populations:

$$\bar{H}_S = (0.03 + 0.06 + 0.07 + 0.28) / 4 = 0.11$$

3. Calcul de la variabilité génétique totale (\bar{H}_T):

Pour obtenir la variabilité génétique totale des 4 populations, il est tout d'abord nécessaire de recalculer la fréquence allélique moyenne \bar{p}_i des 4 populations pour chaque locus:

Fréquence allélique moyenne \bar{p}_i des populations 1-4		
L1	allèle 1	$\bar{p}_1 = (0.95 + 0.90 + 0.88 + 0.75) / 4 = 0.87$
	allèle 2	$\bar{p}_2 = (0.05 + 0.10 + 0.12 + 0.25) / 4 = 0.13$
L2	allèle 1	$\bar{p}_1 = (1 + 1 + 1 + 0.6) / 4 = 0.90$
	allèle 2	$\bar{p}_2 = (0 + 0 + 0 + 0.4) / 4 = 0.10$
L3	allèle 1	$\bar{p}_1 = (1 + 1 + 1 + 1) / 4 = 1.00$

On utilise ensuite ces fréquences moyennes pour le calcul de la variabilité génétique totale par locus H_T (selon équation 8):

$$H_{T(\text{Locus 1})} = 1 - (0.87^2 + 0.13^2) = 0.23$$

$$H_{T(\text{Locus 2})} = 0.18$$

$$H_{T(\text{Locus 3})} = 0$$

4. Calcul de la variabilité génétique totale moyenne des 4 populations:

$$\bar{H}_T = (0.23 + 0.18 + 0) / 3 = 0.137$$

5. Connaissant \bar{H}_T et \bar{H}_S on peut en déduire la part de variabilité génétique interpopulationnelle (\bar{D}_{ST}) (selon l'équation 9):

$$\bar{H}_T = \bar{H}_S + \bar{D}_{ST}$$

$$\bar{D}_{ST} = \bar{H}_T - \bar{H}_S$$

$$\bar{D}_{ST} = 0.137 - 0.11 = 0.027$$

En termes relatifs, 80 % de la variabilité génétique totale est contenue dans la variabilité intrapopulationnelle (0.11) et le reste, soit 20 % est compris dans la composante interpopulationnelle (0.027).

Exemple III.5:

BOUVET et al. (1992) ont analysé par électrophorèse des protéines plusieurs subpopulations de gardons (*Rutilus rutilus*) et d'ombres (*Thymallus thymallus*) vivant en sympatrie dans le Haut-Rhône français, en amont de Lyon. Les auteurs ont mis en évidence la structure génétique suivante des populations:

	Nb. pop.	Nb. loci	\bar{H}_S	\bar{D}_{ST}
<i>R. rutilus</i>	13	28	88.8 %	11.2 %
<i>T. thymallus</i>	10	34	57.9 %	42.1 %

Le gardon présente une variabilité génétique interpopulationnelle relativement faible ($\bar{D}_{ST} = 11.2\%$) ce qui suggère une faible différenciation amont/aval des populations ainsi qu'un important flux génétique entre elles.

L'ombre, au contraire, présente une variabilité interpopulationnelle importante ($\bar{D}_{ST} = 42.1\%$) ce qui indique une répartition bien structurée des populations avec un faible flux génétique entre elles ainsi que de petits effectifs soumis à une forte dérive génétique.

Exemple III.6:

RYMAN (1983) a calculé la diversité génétique de 32 populations de saumon atlantique (*Salmo salar*) sur la base des fréquences alléliques de 37 loci génétiques dont 7 polymorphes. Le tableau suivant montre comment la diversité génétique est répartie entre les différentes entités hydrographiques (distance génétique entre populations vivant au sein du même cours d'eau, au sein de cours d'eau distincts, de bassins versants distincts, etc.):

Nombre de populations considérées:	32
Nombre de loci analysés:	37
Diversité génétique relative:	
- intrapopulationnelle:	78.6 %
- interpop. entre populations de la même rivière	2.8 %
- interpop. entre rivières du même bassins versant	6.1 %
- interpop. entre formes anadromes et non anadromes du même bassin versant	0.2 %
- interpop. entre différents bassins versants (Atlantique et Baltique)	12.3 %

Les valeurs ainsi calculées sont d'une grande utilité pour la gestion car elles identifient les entités biogéographiques qui présentent la plus grande variabilité génétique, donc celles qui doivent impérativement être conservées. En l'occurrence, le tableau révèle que plus des deux tiers de la variabilité génétique totale de l'espèce est due à la variabilité intrapopulationnelle (78.6 %) et que plus de la moitié de la diversité interpopulationnelle est contenue entre bassins versants respectifs. Dans l'optique d'une gestion génétique cohérente, qui consiste à maximaliser la variabilité génétique totale, deux mesures s'avèrent nécessaires:

- maintenir des effectifs importants au niveau de chaque population afin de conserver la variabilité intrapopulationnelle (\bar{H}_S);
- éviter les transferts entre les bassins atlantique et baltique afin de maintenir une distance génétique élevée entre les populations (\bar{D}_{ST}).

En l'occurrence, l'utilisation de souches migratrices ou non n'est pas déterminante puisqu'elle ne représente que le 0.2 % de la variabilité génétique totale (\bar{H}_T).

III. Topic 4: Consanguinité et « *inbreeding depression* »

Définition

Le coefficient de consanguinité F peut se définir comme la probabilité que deux copies d'un gène d'un individu soient issues d'un ancêtre commun. Il dépend donc directement de la variabilité génétique prélevée:

$$F = 1 - \frac{V_t}{V_0} \quad (\text{équation 12})$$

où V_t est la variabilité génétique résiduelle au temps t et V_0 est la variabilité génétique initiale.

En général, on utilise le concept relatif de l'augmentation de consanguinité par génération (ΔF) qui n'est autre que la perte de variabilité par rapport à la génération précédente:

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e} \quad (\text{équation 13})$$

La consanguinité augmente le taux d'homozygotie

Contrairement à dérive génétique, la consanguinité ne concerne pas la variabilité génétique totale – c'est-à-dire que le nombre et la fréquence relative des allèles de la population ne sont pas modifiés – mais génère une augmentation du taux d'homozygotie (FRANKEL & SOULE, 1981). Les conséquences négatives liées à l'homozygotie sont regroupées sous le terme général de « *inbreeding depression* ». Elles s'expliquent notamment par le fait que des allèles récessifs défavorables deviennent homozygotes et sont ainsi exprimés au niveau du phénotype. L'expression phénotypique d'allèles défavorables ou létaux dans une population en réduisent le « *fitness* ».

Cas concrets

Les effets de la consanguinité se manifestent essentiellement au niveau de la reproduction, de la croissance et du taux de survie (ROBERTSON, 1955; BOWMAN & FALCONER, 1960; FALCONER, 1981). Plusieurs auteurs ont décrit les effets préjudiciables de la consanguinité sur le poisson, par exemple sur la carpe *Cyprinus carpio* (MOAV & WOLFARTH, 1963), sur l'omble de fontaine *Salvelinus fontinalis* (COOPER, 1961) ou sur la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (AULSTAD & KITTLESON, 1971; GJERDE *et al.*, 1983; KINCAID, 1983).

Une gestion ouverte permet de limiter la consanguinité

Dans le cas d'une exploitation de géniteurs captifs, il est recommandé de rafraîchir périodiquement le stock en faisant appel à des individus issus de la population naturelle d'origine (gestion « ouverte », cf. bloc II). Cette mesure permet de maintenir, d'une part, la variabilité génétique du stock de reproducteurs captifs et, d'autre part, une bonne affinité avec la population naturelle. Le coefficient de consanguinité tend alors vers une valeur d'équilibre:

$$F = \frac{1}{1 + 4M \cdot N_e} = \frac{1}{1 + 4K} \quad (\text{équation 14})$$

où M correspond au taux de renouvellement de la population ($M = K / N_e$) c'est à dire au nombre de géniteurs (K) de la population sauvage qui, à chaque génération, contribuent à l'effectif génétique (N_e) du stock captif.

F en tant qu'indice de fixation d'un allèle

La valeur de F constitue également un indice de fixation allélique permettant d'évaluer les effets de la dérive génétique sur des petites populations (finies). Lorsque les fréquences alléliques d'un locus ne varient pas au cours des générations, $F = 0$, c'est-à-dire que la variabilité génétique est stable; lorsque la dérive génétique a engendré la fixation d'un allèle (donc une perte totale de variabilité génétique sur un locus), $F=1$. La figure III.2 montre l'évolution de l'indice F au cours des générations pour différentes valeurs de M sur un locus sélectivement neutre (fréquences alléliques stables). Lorsque M est supérieur à 0, F atteint en quelques générations une valeur d'équilibre. Nous constatons également qu'il suffit de peu de migrants introduits à chaque génération pour maintenir une valeur de F aussi faible que possible. Pour un stock de géniteurs captifs de $N_e = 100$, le coefficient de consanguinité F tend vers une valeur d'équilibre inférieure à 0.05 lorsque, à chaque génération, on introduit 5 mâles ($K = 5$) issus de la population naturelle (Fig. III.2). Dans le cas d'une gestion « en vase clos » (cf. bloc II), le coefficient de consanguinité augmenterait à chaque génération de 0.5 % (cf. équation 13).

Effet bénéfique du flux génétique

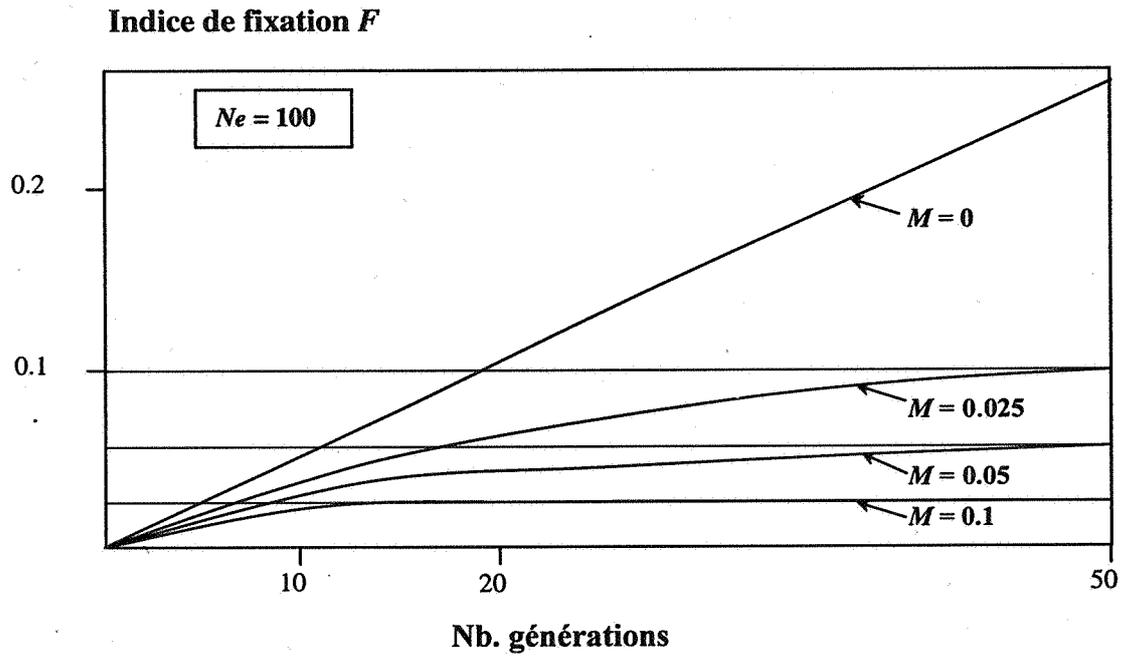


Figure III.2: Evolution du coefficient de consanguinité (F) dans une population captive d'un effectif génétique constant de $N_e = 100$ pour différentes valeurs de M (cf. texte). Les fréquences alléliques sont supposées stables dans la population sauvage (selon GUYOMARD, 1989).

III. Topic 5: Domestication

Effet sélectif de la captivité

Les conditions du milieu exercent une sélection sur les individus qui y vivent: seuls les individus les mieux adaptés vont progressivement s'affirmer aux dépens des autres. Ce principe de sélection s'applique également en milieu captif, où les conditions sont très différentes de celles du milieu naturel. En pisciculture, les poissons cohabitent en forte densité, ils sont abondamment nourris, présentent une forte croissance et vivent à l'abri de tout prédateur. La sélection va donc favoriser des individus avec des caractéristiques génétiques différentes de celles du milieu naturel. Par exemple, JOHNSON *et al.* (1996) ont montré que le comportement de fuite devant un prédateur (qui présente une composante génétique) a tendance à s'atténuer, voire à disparaître, après plusieurs générations en pisciculture. Or ce comportement de fuite constitue une adaptation fondamentale pour survivre dans un environnement naturel. BEREJIKIAN *et al.* (1996) décrivent d'autres modifications sensibles du comportement observées chez des poissons après seulement 4 à 7 générations en captivité. Le régime de sélection qui s'exerce en captivité peut donc induire des modifications considérables des propriétés génétiques d'une population piscicole: il s'agit du phénomène de domestication (KINCAID, 1993).

Définition

Le repeuplement avec des poissons d'élevage de plusieurs générations est déconseillé car les individus sont généralement fortement domestiqués. Peu adaptés à la rusticité du milieu naturel, ces poissons présentent une faible probabilité de survie et ne contribuent en rien au soutien de la population sauvage. Leur présence dans le milieu génère temporairement un stress supplémentaire pour les individus sauvages (compétition intraspécifique pour la ressource). Si ils parviennent malgré tout à survivre jusqu'à maturité sexuelle, ils représentent alors un danger potentiel en cas d'hybridation. Les immersions répétées peuvent ainsi déstabiliser et déloger les populations naturelles adaptées aux conditions locales. Ce processus est accéléré en cas de « *outbreeding depression* » (Topic 6) qui induit une perte de variabilité génétique. En France par exemple, GUYOMARD (1989) a montré que la substitution des souches domestiques aux populations naturelles de truites communes (*Salmo trutta*) a entraîné une perte de la variabilité génétique supérieure à 50 % sur les seuls bassins hydrographiques français.

Perte de variabilité génétique par « outbreeding depression »

III. Topic 6: Hybridation et « *outbreeding depression* »

Définition

On parle de « *outbreeding depression* » lorsque le « *fitness* » d'un individu décline subitement à la suite d'une hybridation intraspécifique, c'est-à-dire à la suite d'un croisement entre individus de la même espèce. Cette réduction du « *fitness* » peut intervenir au niveau des hybrides de 1^{ère} génération ou se manifester dans les générations ultérieures. Parfois, les hybrides de 1^{ère} génération présentent tout d'abord un « *fitness* » plus élevé que leurs parents (LERNER, 1954; THORNHILL, 1993) puis subissent une forte réduction à partir des générations ultérieures (WU & PALOPOLI, 1994).

La réduction du « *fitness* » peut sauter plusieurs générations

Complexes géniques co-adaptés

Le phénomène de « *outbreeding depression* » s'explique par la théorie des complexes géniques co-adaptés (DOBZHANSKY, 1970). Un complexe de gènes co-adaptés est formé d'une combinaison allélique spécifique impliquant plusieurs gènes qui, par leur interaction mutuelle, forment un phénotype sélectivement avantageux. La formation de ces complexes géniques est la résultante de l'adaptation à long terme de la population aux conditions locales du milieu (co-adaptation). Parfois, un complexe génique « réagit » à l'état d'autres gènes (co-adaptation intrinsèque, TEMPLETON, 1986). Dans ce cas, les complexes géniques n'évoluent pas en tant que réponse adaptative au régime de sélection défini par des variables environnementales, mais en fonction de l'environnement génétique à l'intérieur de l'organisme. Lorsque de tels complexes géniques ont été sélectionnés au sein d'une population, une hybridation avec des individus génétiquement éloignés peut s'avérer préjudiciable. L'hybridation n'entraîne pas une perte de gènes mais induit un réarrangement des combinaisons géniques et, par conséquent, la perte de l'effet synergique au niveau du phénotype. En général, le phénomène est d'autant plus marqué que la **distance génétique** entre les individus est grande (ALTUKHOV, 1983).

Adaptation locale

Co-adaptation intrinsèque

Distance génétique

L'introduction, dans une population naturelle, de poissons génétiquement éloignés constitue donc une menace potentielle en cas d'hybridation. Ce danger est souvent sous-estimé puisque la réduction du « *fitness* » intervient parfois après plusieurs générations d'**hybridation introgressive** (ROUGHGARDEN, 1979; STAHL, 1981 pour *Salmo salar*).

La figure III.3 présente un schéma qui montre de manière théorique l'évolution du « *fitness* » en fonction de la distance génétique. Une dépression du « *fitness* » peut intervenir aussi bien lorsque les individus sont génétiquement trop proches (consanguinité) ou trop éloignés.

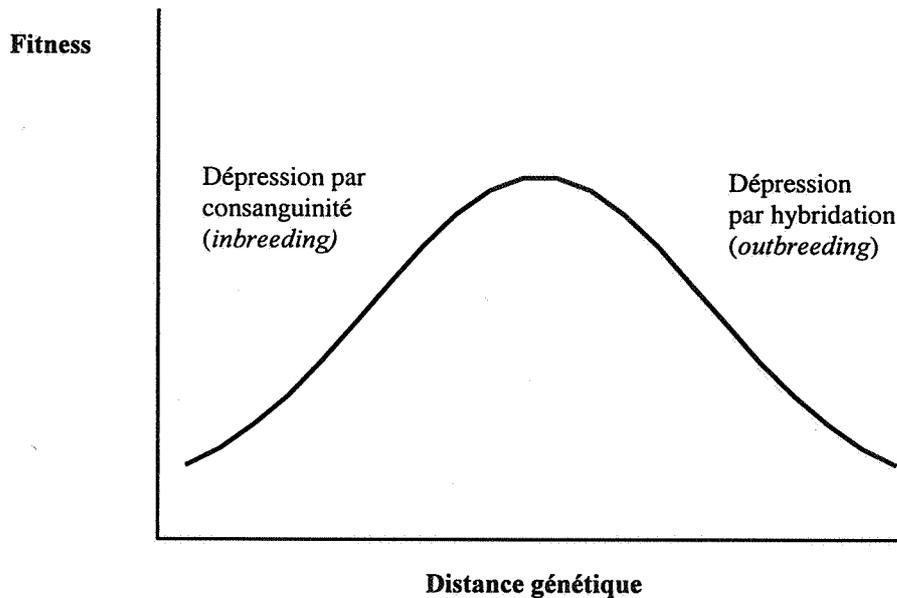


Figure III.3: Représentation schématique du « *fitness* » de la descendance après hybridation en fonction de la distance génétique entre parents (axe des x).

III. **Topic 7: Unités de conservation et de gestion**

Unités pertinentes de conservation et de gestion

La première question à laquelle se trouve confronté tout conservateur est celle de définir les unités pertinentes de conservation et de gestion. En d'autres termes, il s'agit tout d'abord de se mettre d'accord sur ce que l'on veut finalement conserver.

Concept de ESU

Une première approche, développée par RYDER (1986) et WAPLES (1991, 1995), propose de conserver les principales lignées évolutives d'une espèce. Ce concept, appelé ESU (« *Evolutionary Significant Unit* »), a été initialement développé pour la conservation du saumon pacifique, mais il peut en principe être utilisé pour chaque espèce. Par ESU on entend « *une population ou un groupe de populations qui (1) est suffisamment isolé reproductivement d'autres unités de populations conspécifiques et (2) qui représente une composante évolutive importante de l'espèce* » (WAPLES, 1991). Ainsi, par exemple, la truite commune (*Salmo trutta*) est formée d'au moins 5 lignées évolutives principales (lignées adriatique, atlantique, danubienne, méditerranéenne et marmoratus; LAIKRE *et al.*, 1999; BERNATCHEZ, 2001) dont chacune représente une ESU. En termes de gestion, il est nécessaire de conserver ces lignées évolutives et de ne pas les mélanger artificiellement.

Concept de OCU

Parfois, les unités de conservation et de gestion ne peuvent pas être choisies uniquement selon des critères biologiques ou bien la structure génétique d'une espèce n'est pas suffisamment connue pour identifier ses principales lignées évolutives. Dans ces circonstances, qui concernent la majorité des espèces piscicoles, une autre approche a été proposée, celle de l'OCU (« *Operational Conservation Unit* »). Selon DODSON *et al.* (1998) les OCU constituent une interface entre les exigences biologiques (essentiellement les ESU) et les contraintes socio-économiques. Les OCU constituent donc un certain compromis dans le choix des unités de conservation. Ce compromis est acceptable tant qu'il garantit effectivement le maintien de la variabilité génétique d'une espèce.

Concept de MU

La gestion des espèces structurées sous forme de populations isolées qui montrent une rapide évolution radiative doit être conçue selon

le concept de MU ou « *Management Unit* » (MORITZ, 1994 a, b). Les MU constituent des sous-ensembles des ESU. Par rapport à ces dernières, les MU se basent principalement sur la structure génétique actuelle des populations (fréquence allélique) et non pas sur la structure phylogénétique (dimension historique) de l'espèce. Pour certaines espèces, comme les corégones, l'application du concept de MU se justifie car elle permet la conservation de chacune des formes génétiquement distinctes, y compris celles qui cohabitent au sein d'un même lac. Une gestion des corégones basée sur le concept des ESU consisterait à considérer l'ensemble du groupe de la région alpine en tant qu'unité évolutive.

*La population
reste l'unité
fondamentale de
gestion et de
conservation*

Toutefois il est nécessaire d'insister sur le fait que ESU et OCU définissent des unités suprapopulationnelles qui regroupent un ensemble de populations génétiquement distinctes. Les mesures de conservation ou de gestion doivent en principe être prises au niveau de chacune des populations à l'intérieur de ces unités suprapopulationnelles (cf. bloc II-5.4; *Topic 8*). Dans ce contexte, les MU n'apportent pas de nouveautés fondamentales pour la définition des unités de conservation et de gestion. En revanche, le concept de MU présente certains risques lorsque, en raison d'une carence d'informations ou d'une faible différenciation génétique, plusieurs populations sont regroupées dans un seul MU (MORITZ, 1994b). Par conséquent, on ne peut pas considérer dans l'absolu que le MU est équivalent à l'unité de gestion. Finalement, il faut relever que la définition et l'interprétation de ces différentes unités de gestion font encore l'objet de nombreuses discussions parmi les scientifiques.

III. **Topic 8: Groupe de travail « TROUTCONCERT »**

*Groupe de travail
au chevet de la
truite en Europe*

Dans le cadre du programme européen « *Fisheries and Agriculture Research (FAIR)* », un groupe de spécialistes en génétique a élaboré un concept de protection et d'exploitation de la truite (*Salmo trutta*): "Concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout *Salmo trutta* (abbreviated as "TROUTCONCERT")" (LAIKRE *et. al.*, 1999). Ce rapport, très exhaustif, décrit les connaissances actuelles relatives à la conservation génétique de la truite en Europe. Il énumère les causes principales qui menacent la diversité génétique des populations naturelles et propose une synthèse des mesures de conservation. Le groupe d'experts retient trois principales causes de menace, à savoir:

*Trois menaces
principales*

- la destruction de l'habitat (pollution, entrave à la migration du poisson, etc.);
- la pêche (surpêche, pêche sélective, etc.);
- le repeuplement (hybridation, transmission de maladies, etc.).

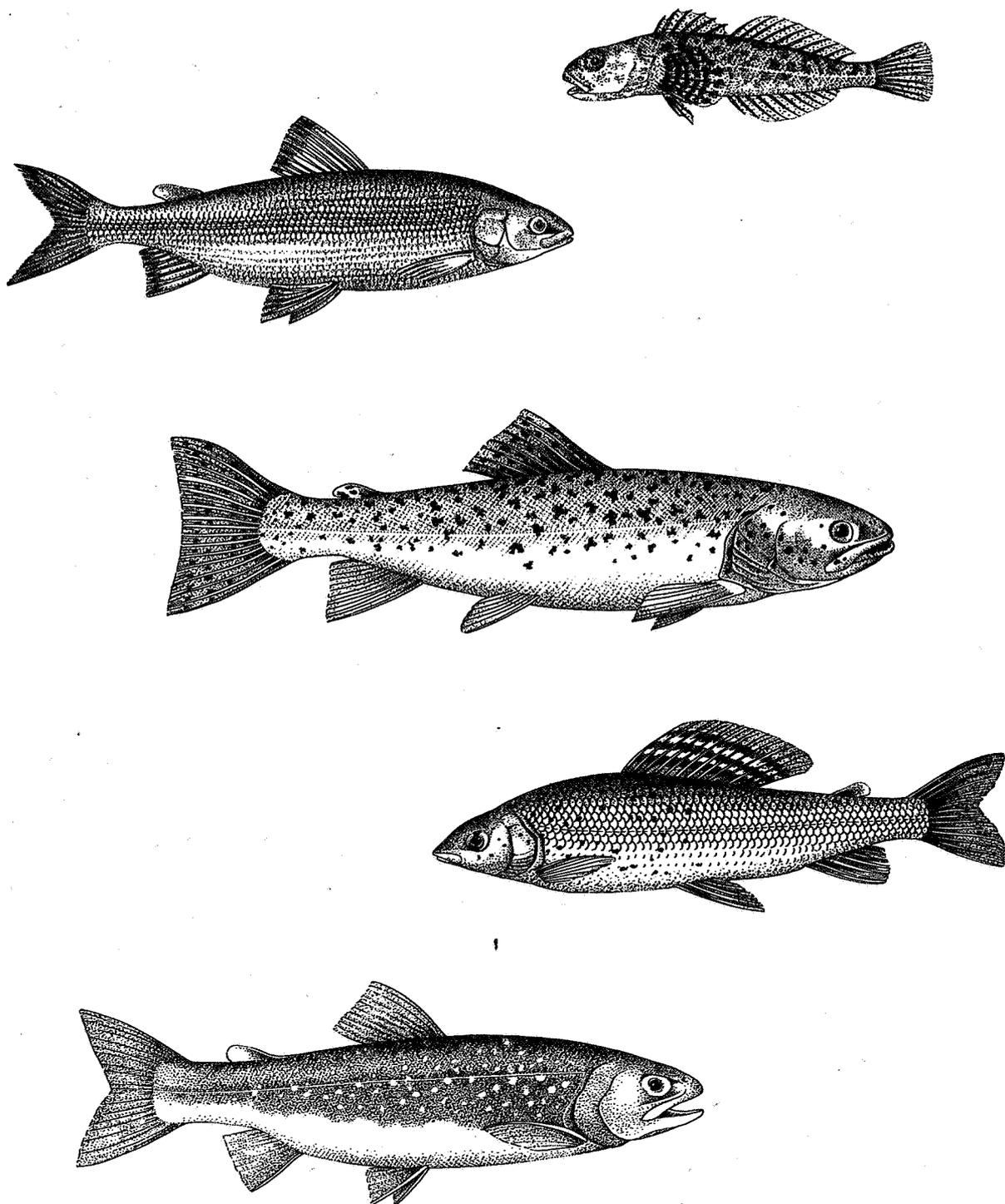
Le groupe d'experts porte un jugement sévère sur les pratiques du repeuplement intensif à l'aide de matériel biologique d'origine « douteuse »:

*Certains types de
repeuplement
pratiqués à large
échelle sont une
menace pour
l'intégrité
génétique de
l'espèce*

« Une activité particulière qui constitue une menace sérieuse pour la truite dans de nombreux pays européens est celle du repeuplement. Les populations sauvages sont "enrichies" par l'introduction d'un grand nombre de poissons transloqués, souvent originaires de pisciculture. Le repeuplement représente une menace particulière, puisqu'il est généralement considéré comme une mesure bénéfique destinée à "aider" la population naturelle; en réalité, il peut entraîner l'extinction ou la réduction drastique du pool génétique de la population sauvage. Les poissons utilisés pour les programmes de repeuplement sont fréquemment distincts génétiquement des populations sauvages. Souvent les poissons déversés représentent plus ou moins des souches "domestiquées". En plus, même si les poissons déversés sont originaires de populations sauvages (repeuplement de soutien), il existe un risque d'impact au niveau génétique » (ch. 7 Summary and Conclusions, extrait p. 65, dernier paragraphe, texte original traduit de l'anglais).

- Stratégie globale de conservation**
- Le groupe d'experts propose finalement une stratégie globale de conservation de la diversité génétique de la truite en Europe :
- Compatibilité avec les conventions internationales**
- La gestion de la truite doit être compatible avec les conventions en matière de protection de la diversité biologique signées par les pays européens. Certaines comme « *la Convention sur la diversité biologique* » visent des principes généraux de conservation, d'autres comme les listes rouges de l'IUCN, mentionnent spécifiquement des espèces dont la truite fait partie.
- La conservation doit viser le maintien des groupes évolutifs de la truite**
- Il est impératif de reconnaître qu'il est absolument insuffisant de considérer l'espèce truite comme unité de conservation et de gestion. Une politique efficace de conservation et de gestion doit se focaliser sur la diversité génétique qui existe au niveau intraspécifique. La truite comprend plusieurs groupes évolutifs qu'il est fondamental de conserver. Le concept de OCU (*Topic 7*) fournit un instrument pour la description des groupes et la focalisation sur ces groupes évolutifs (DODSON *et al.*, 1998). Il faut toutefois souligner que ces OCU ne forment pas les unités de gestion et de conservation. L'unité de conservation demeure la population.
- Priorisation des populations**
- Dans certains cas, les ressources à disposition ne permettent que de conserver les populations d'une région géographique. Dans ce cas, il est nécessaire d'établir des priorités.
- Principes de gestion durable intégrés dans les programmes de repeuplement**
- Finalement, il existe de nombreux guides de conservation de populations locales. Certaines décrivent des principes généraux de biologie de la conservation; d'autres sont plus spécifiquement orientés sur une espèce, notamment la truite. Il est impératif que ces principes soient intégrés dans tous les programmes de gestion de la truite et que chaque Etat développe une stratégie de conservation de la truite.

Bloc IV



IV. Synthèse des travaux génétiques

*Travaux réalisés
en Suisse sur la
génétique du
poisson*

*Salmonidés en
tant qu'espèces
repeuplées et*

*.... chabot en tant
qu'espèce non
repeuplée*

Le bloc IV de la présente brochure établit une synthèse des récents travaux de recherche effectués en Suisse sur la génétique du poisson. Il résume brièvement les principales conclusions déterminantes en matière de conservation et de gestion. Cette synthèse n'a pas la prétention d'être exhaustive; le lecteur intéressé peut consulter les références scientifiques mentionnées pour obtenir des informations plus complètes. Par ailleurs, certaines données demeurent lacunaires et doivent encore être approfondies. Les travaux ont été volontairement ciblés sur les salmonidés au sens large (truite, ombre, omble chevalier et corégones), dont la gestion par bassin ou par lac est imposée par la législation fédérale. Malgré un repeuplement intensif, les résultats génétiques montrent, dans tous les cas, l'existence d'unités biogéographiques originelles dont la conservation est déterminante. Dans ce contexte, la comparaison avec une espèce comme le chabot est particulièrement instructive.

IV. Truite commune (*Salmo trutta*)

La structure génétique des populations de truites communes (*Salmo trutta*) en Suisse a été étudiée par LARGIADER (1995), LARGIADER & SCHOLL (1994, 1995, 1996) et LARGIADER *et al.* (1996) dans le cadre d'une thèse soutenue financièrement par l'OFEFP. Les analyses génétiques ont été réalisées selon la méthode de l'électrophorèse enzymatique sur gel d'amidon avec 19 systèmes enzymatiques. Le polymorphisme génétique a été étudié sur un total de 43 loci. Des études complémentaires sur des brins d'ADN mitochondrial ont été réalisées par séquençage et analyse SSCP par BAUMANN (1999) et WIRTHNER (2001) dans le cadre de travaux de diplôme. Finalement, plusieurs études sur la structure génétique fine des populations ont été réalisées à l'aide de segments de microsatellites d'ADN (LARGIADER, 2001; LARGIADER & EXCOFFIER, 2002; MEZZERA, 2000; MEZZERA & LARGIADER, 2001a,b; SCHNEIDER, 2000; BOUILLE, non publié). Les résultats de ces derniers travaux ne sont pas présentés dans cette brochure.

Marqueurs:

- protéines
(enzymes)
- acides
nucléiques
(ADN mit.)

Matériel

73 populations de truites (environ 2'000 individus) ont été analysées génétiquement dans le cadre des études de LARGIADER (1995), BAUMANN (1999) et WIRTHNER (2001). Parmi elles, 28 sont issues du bassin versant adriatique (Pô et Adige), 29 du bassin versant du Rhin, 5 du bassin du Danube et 11 du bassin du Rhône.

Populations des
quatre bassins
versants
principaux de la
Suisse

Résultats principaux

- Il existe une différenciation génétique entre les populations originelles de truites des 4 principaux bassins versants de la Suisse. Dans le bassin adriatique, on distingue la présence naturelle de deux formes de truites qui ne se mélangent pas: la truite marbrée (*Salmo trutta marmoratus*) et une truite « adriatique » (Fig. IV.1).

Spécificités
génétiques par
bassin

- Effet sensible du repeuplement***
- Bien que la structure génétique d'origine des populations mentionnées soient encore identifiables, la majorité de ces populations (en particulier dans le bassin adriatique, cf. Fig. IV.2) présentent des altérations génétiques que l'on peut attribuer au repeuplement (immersion de truites d'élevage de souche atlantique).
- Résistance des souches autochtones***
- Malgré le repeuplement intensif à l'aide de souches d'élevage atlantiques, les études ont mis en évidence l'existence de quelques populations dont la structure génétique peut encore être considérée comme originelle (p.ex. la truite du Doubs à Saint-Ursanne ou des populations en Engadine).
- Différenciation génétique au sein du bassin du Rhône***
- Alors que, comme on pouvait s'y attendre, on trouve dans le Doubs un groupe de populations dominantes d'origine méditerranéenne, les autres populations du bassin versant suisse du Rhône (bassin lémanique) possèdent en majorité des variantes génétiques rhénanes (souche atlantique). La présence dans le bassin lémanique de ces variantes génétiques peut s'expliquer par les déversements importants de truites de souche atlantique; toutefois, une colonisation naturelle postglaciaire à partir du bassin versant du Rhin ne peut pas être complètement exclue (cf. ombre et chabot). Une colonisation naturelle du Léman par des truites de souche méditerranéenne après les dernières glaciations peut être considérée comme probable sur la base des connaissances actuelles.
- Structure génétique dans le bassin du Rhin***
- La structure génétique originelle des populations du bassin versant du Rhin ne semble pas avoir été complètement altérée par le repeuplement. Toutefois, dans la mesure où les populations du bassin versant appartiennent à la même souche que les poissons immergés (atlantique), une quantification de l'influence demeure difficile à établir.
 - Bien que seulement 7.3 % de la variabilité génétique totale des populations du bassin versant du Rhin s'expliquent par des différences entre les populations (variabilité génétique interpopulationnelle), la

plupart de ces populations présentent des différences génétiques statistiquement significatives.

Truite lacustre

- Les populations de truites lacustres étudiées présentent généralement plus d'affinités génétiques avec les populations de truites résidentes du cours d'eau où les lacustres viennent frayer qu'avec des populations lacustres d'un autre lac.

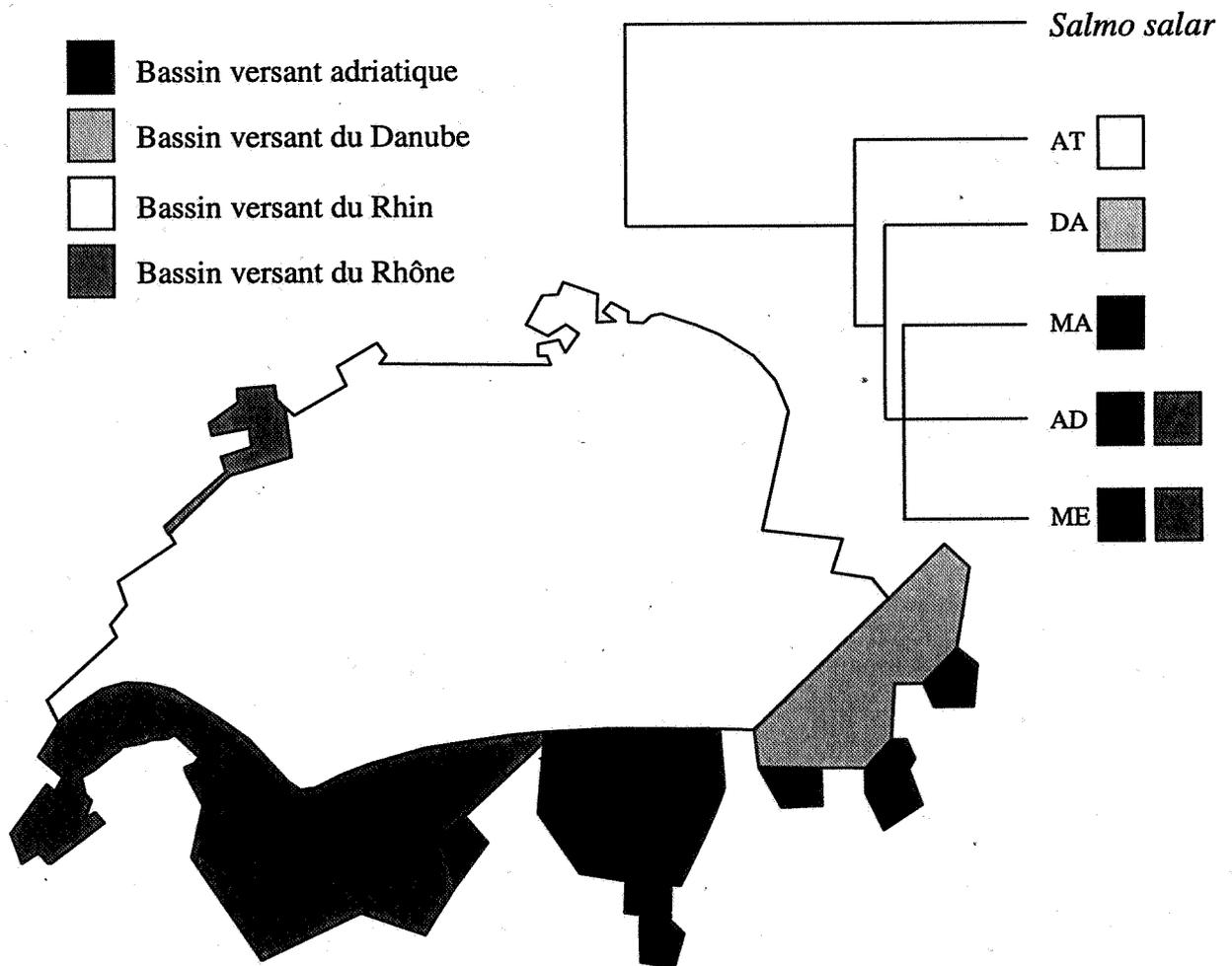


Figure IV.1: Dendrogramme montrant les affinités entre les 5 principales lignées évolutives de la truite selon BERNATCHEZ (2001), ainsi que leur répartition dans les bassins versants de Suisse (AT: souche atlantique, AD: souche adriatique, DA: souche danubienne, MA: souche marmoratus, ME: souche méditerranéenne). Les deux lignées AD et ME se sont naturellement mélangées depuis longtemps et forment actuellement un groupe de populations méditerranéennes.

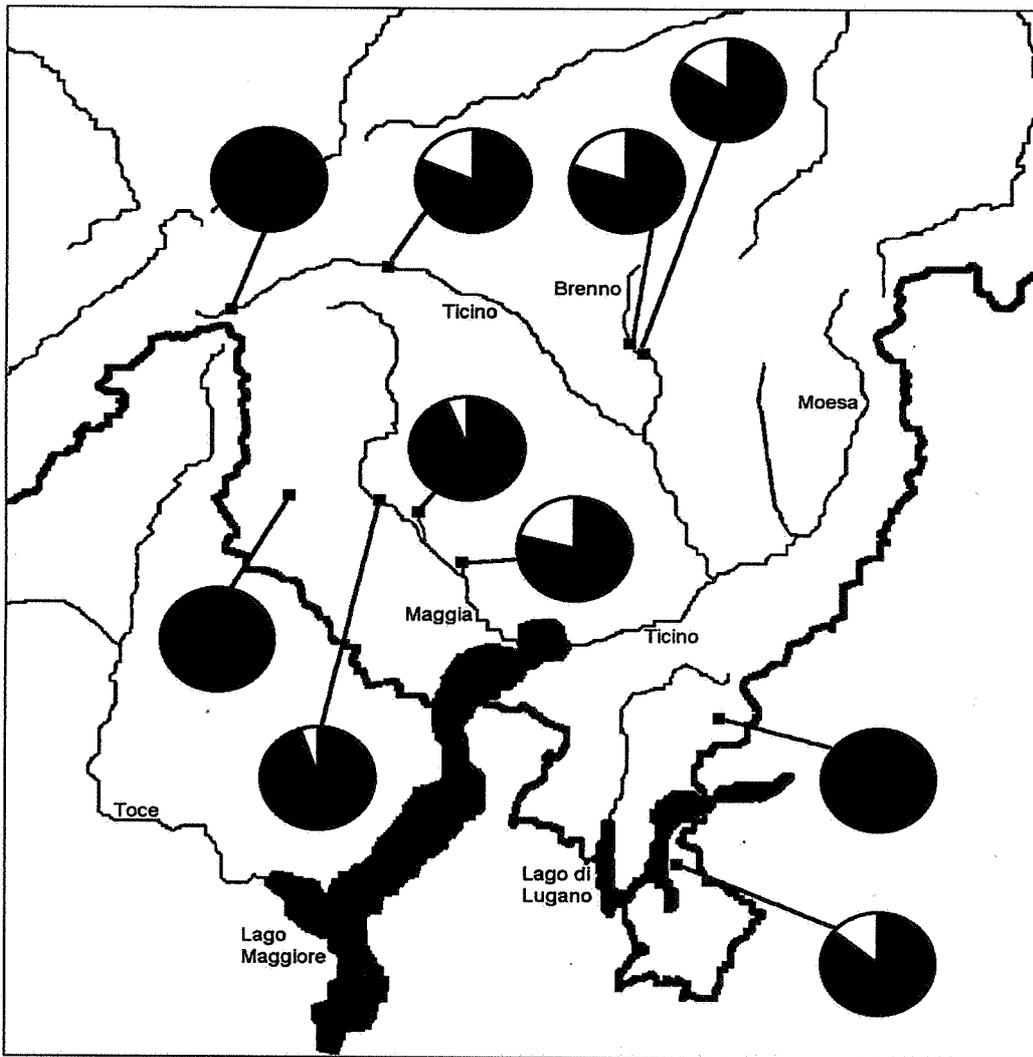


Figure IV.2: Répartition de la fréquence des variantes génétiques de truites d'élevage introduites (souche atlantique en noir) et de la forme d'origine (souche adriatique en blanc) dans plusieurs populations du canton du Tessin (modifié selon LARGIADER, 1995).

Conclusions

Compte tenu du fait que la majorité des populations locales d'origine a subi des altérations génétiques (voire a été évincée) par des souches d'élevage, il y a au moins deux raisons de gérer les ressources génétiques de la truite de manière locale (c'est-à-dire au niveau de la population):

Une gestion par population s'impose

Présence « universelle » des souches d'élevage

- D'une part, à la suite des repeuplements intensifs pratiqués pendant plus de cent ans, des populations qui descendent en grande partie ou totalement de truites d'élevage de souche atlantique se sont établies dans tous les bassins versants. Une différenciation entre bassins versants

principaux est insuffisante pour supprimer tout risque de « *contamination génétique* ».

***Forte variation
génétique entre
populations
voisines***

- D'autre part, il est illusoire de tirer des conclusions sur la structure génétique d'une population à partir de la (ou des) population(s) voisine(s). LARGIADER & SCHOLL (1996). ont identifiés deux populations voisines du même système hydrique dont l'une était composée en majorité de poissons immergés et l'autre de poissons sauvages. Malgré leur proximité et le fait qu'elles faisaient l'objet de mesures de repeuplement, les deux populations présentaient des taux d'introgression complètement différents.

***Statut génétique
de la truite
lacustre***

Les résultats sur les affinités génétiques entre truite de rivière et truite lacustre sont en accord avec les investigations antérieures. Ces deux « *formes* » ne constituent pas des sous-espèces mais illustrent des stratégies de vie alternatives au sein d'une même espèce. Chaque individu a en principe le potentiel génétique de « *choisir* » l'un ou l'autre mode de vie (JONSSON & JONSSON, 1993, ELLIOTT, 1994). Ce choix dépend d'interactions complexes entre facteurs génétiques et facteurs externes dont les mécanismes demeurent encore inconnus. La majorité des populations présente cette capacité qui génère un équilibre optimum entre les deux types de cycle vital. Les populations qui présentent uniquement une forme résidente ou une forme migratrice sont plutôt l'exception.

IV. Ombre (*Thymallus thymallus*)

La structure génétique des populations d'ombres (*Thymallus thymallus*) en Suisse a été étudiée par EPPE & PERSAT (1999) dans le cadre d'une investigation mandatée par l'OFEFP. Les analyses génétiques ont été réalisées selon la méthode de l'électrophorèse enzymatique sur gel d'amidon avec 15 systèmes enzymatiques. Le polymorphisme génétique a été étudié sur un total de 21 loci.

Marqueurs:

- protéines (enzymes)

Matériel

Les 15 populations suivantes des 4 grands bassins versants suisses ont été échantillonnées dans les années 1997 et 1998:

Populations des quatre bassins versants principaux de la Suisse

Bassin du Rhin: le canal continental du Rhin alpin en amont du lac de Constance (Binnenkanal), le Haut-Rhin à Stein am Rhein en aval du lac de Constance (Sch St), le Haut-Rhin à Schaffhouse en aval de l'usine hydroélectrique (Sch Ew), le Haut-Rhin en aval des chutes du Rhin (Sch Rhf), l'Aar en aval du lac de Thoune (Thoune), la Reuss à Lucerne en aval du lac des Quatre Cantons (Reuss), le canal de la Linth (Linthkanal) et l'Orbe vers le lac de Joux (Orbe).

Bassin du Rhône: le Doubs à Saint-Ursanne (Doubs) et la Versoix (Versoix).

Bassin du Pô: le Ticino à Claro (Ticino), le Brenno à Biasca (Brenno) et la Maggia à Lodano (Maggia).

Bassin du Danube: l'Inn à Samedan (Inn).

Résultats principaux

Forte composante génétique intra-populationnelle

- Hormis la population monomorphe du Doubs, les autres populations échantillonnées montrent toutes une forte variabilité intra-populationnelle (taux élevé d'hétérozygotie sur tous les loci).
- Une différenciation génétique entre populations de bassins versants distincts a pu être démontrée grâce à 3 loci enzymatiques.

- Bassin du Rhin* - Les populations du bassin du Rhin sont relativement homogènes sur 6 des 10 loci polymorphes analysés. Sur ces loci s'exprime une singularité de la population du canal continental du Rhin alpin. Les 4 autres loci présentent une forte variabilité génétique intra-bassin.
- Bassin du Rhône* - Bassin du Rhône: les deux populations échantillonnées sont divergentes. La population du Doubs ne présente qu'un seul génotype pour l'ensemble des individus. Au contraire, la population de la Versoix présente une certaine variabilité intrapopulationnelle avec des taux d'hétérozygotie observée et de polymorphisme parmi les plus élevés. Les caractéristiques génétiques de la population de la Versoix tendent à la rapprocher de celles du bassin du Rhin sans pour autant lui en donner tous les critères alléliques (Fig. IV.3). Les populations du Doubs et de la Versoix, bien que faisant partie du bassin rhodanien, n'appartiennent visiblement pas à une même entité génétique. La validation du caractère rhodanien de l'échantillon du Doubs est confirmée par la population française de la Loue, qui présente des caractéristiques génétiques identiques.
- Bassin du Pô* - Bassin du Pô: sur l'ensemble des loci, les populations du bassin du Pô sont assez homogènes et forment clairement une entité biogéographique distincte (Fig. IV.3).
- Bassin du Danube* - Bassin du Danube: une seule population (celle de l'Inn) a été analysée. Cette dernière est génétiquement proche de celles du Rhin (Fig. IV.3). Cette affinité génétique est confirmée par la comparaison avec des populations danubiennes autrichiennes qui présentent des caractéristiques génétiques différentes de la population de l'Inn.

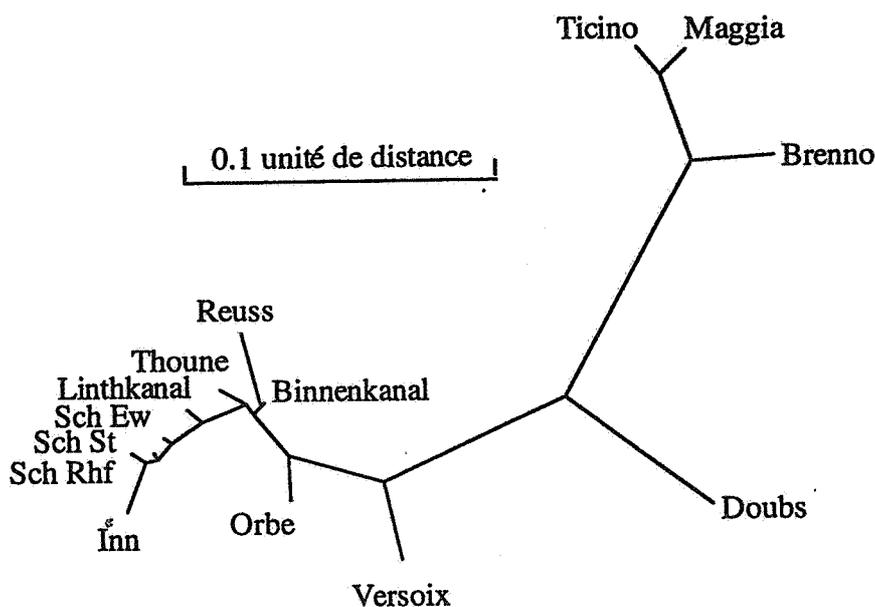


Figure IV. 3: Arbre montrant les affinités génétiques des populations d'ombres étudiées (selon EPPE & PERSAT, 1999). Sch Rhf = Haut-Rhin en aval des chutes du Rhin; Sch St = Haut-Rhin à Stein am Rhein; Sch Ew = Haut-Rhin à Schaffhouse; Linthkanal = canal de la Linth; Thoune = Aar à Thoune; Binnenkanal = canal continental du Rhin alpin.

Conclusions

Différenciation génétique entre bassins versants principaux

Population de l'Inn atypique

Les résultats de cette étude mettent en évidence des différences génétiques importantes entre les populations d'ombres des différents bassins hydrographiques. Ces différences restent, dans la plupart des cas, bien préservées de toute perturbation introgressive. Ainsi, les populations échantillonnées sont porteuses de caractéristiques génétiques distinctes pour au moins trois des quatre grands bassins concernés (Rhône, Pô et Rhin). Par contre, les résultats fournis dans l'échantillon de l'Inn (Danube) semblent traduire, dans l'état actuel de nos connaissances, un remplacement total de la souche autochtone par une lignée rhénane (effet de repeuplement !). En effet, seule la fréquence exceptionnelle d'un caractère génétique l'en distingue quelque peu.

Au niveau de la conservation et de la gestion, ces résultats soulignent la nécessité de considérer les bassins versants comme des entités biogéographiques distinctes dont il convient de préserver l'identité génétique dans le cadre des programmes de repeuplement. Parmi les populations du Rhône, on constate une divergence entre la population

*Gestion des
populations du
bassin rhodanien*

lémanique de la Versoix et celle du Doubs. S'il est vraisemblable que le stock actuel de la Versoix soit issu du repeuplement, la présence apparemment naturelle de lignée rhénane au sein du bassin lémanique ne peut pas être complètement exclue. Isolée du reste du bassin rhodanien par la zone karstique des « pertes du Rhône », il est possible que la colonisation du bassin lémanique se soit effectuée via le bassin du Rhin lors du retrait des dernières glaciations. Cette hypothèse est d'ailleurs confortée par les résultats génétiques de populations d'autres espèces piscicoles (truite et chabot). En termes de gestion, il est donc conseillé de différencier les populations d'ombres du Doubs de celles du bassin lémanique.

IV. Corégones (*Coregonus* sp.)

Marqueurs:

- *microsatellites*
ADN

La structure génétique des populations du genre *Coregonus* en Suisse a été étudiée par DOUGLAS (1998) et DOUGLAS *et al.* (1999) dans le cadre d'une thèse soutenue financièrement par l'OFEFP. Les analyses génétiques ont été réalisées à l'aide de microsatellites ADN (une classe particulière d'ADN). Ces marqueurs génétiques se caractérisent par une grande variabilité et sont donc particulièrement adaptés pour étudier des taxa génétiquement proches.

Matériel

23 formes
considérées comme
natives ...

... et 9 formes
d'origine douteuse

Le tableau IV.1 énumère les populations de corégones qui ont été échantillonnées dans le cadre de cette étude. Parmi elles, 23 formes appartenant à 8 lacs distincts peuvent être considérées comme « *originelles* » (natives). Ces populations n'ont donc pas fait l'objet de transferts ou de mélanges avec des corégones étrangers à la région. L'étude a également inclus 9 autres populations dont l'origine naturelle ou artificielle n'est pas connue de manière précise (non native) et doit être considérée comme « *douteuse* ». Par exemple, depuis le début du XX^{ème} siècle, des corégones de toutes origines ont été massivement déversés dans le Léman (GERDEAUX, 1993); la forme qui s'est implantée semble être la palée du lac de Neuchâtel (DOTTRENS, 1950). De même, le lavarello du lac Majeur est issu de corégones du versant nord des Alpes dont la provenance n'est pas connue. Les populations d'origine « *douteuse* » sont mentionnées dans le tableau IV.1 avec un astérisque (*).

Résultats principaux

Chaque forme est
génétiquement
identifiable

- Les 23 formes de corégones considérées comme originelles se distinguent chacune génétiquement, y compris les formes sympatriques (coexistence de plusieurs formes dans un lac). Cela signifie par exemple qu'une bondelle du lac de Neuchâtel est différente génétiquement d'une bondelle du lac de Bienne (Fig. IV.4).

**Affinité génétique
entre formes d'un
même lac**

- Les différentes formes d'un même lac sont généralement plus proches génétiquement (mais identifiables) que la forme similaire d'un autre lac. Par exemple un « Albeli » du lac des Quatre-Cantons est plus proche génétiquement d'un « Ballen » du même lac que d'un « Albeli » du lac de Zürich ou du lac de Walen (Fig. IV.4).
- Chaque forme (sympatrique ou allopatrique) forme une population identifiable sur le plan génétique.

**Variabilité
génétique intra-
et ...**

- 78 % de la variabilité génétique totale (\bar{H}_T , *Topic 3*) est contenue à l'intérieur des populations c'est-à-dire à l'intérieur de chaque forme (\bar{H}_S = variabilité génétique intrapopulationnelle intra-lac).

**... interpo-
pulationnelle**

- 17 % de la variabilité génétique totale s'explique par des différences génétiques entre populations de lacs différents.
- 5 % de la variabilité génétique totale est contenue entre populations (=formes) d'un même lac (variabilité interpopulationnelle intra-lac). Cette faible valeur montre que les différentes formes vivant dans un même lac sont génétiquement apparentées, mais qu'elles restent clairement identifiables et distinctes du point de vue génétique.

**Pas de tendance
claire pour les
populations
d'origine douteuse**

- La structure génétique des populations « douteuses » ne montre pas de tendance claire. Certaines populations présentent un génotype relativement éloigné de celui de la population source (par exemple dans le cas de la féra du Léman, issue de la palée du lac de Neuchâtel).

Conclusions

Les travaux de DOUGLAS (1998) et DOUGLAS *et al.* (1999) démontrent les spécificités génétiques des différentes formes originelles de corégones vivant dans les lacs alpins d'Europe centrale, y compris les formes sympatriques. Chacune contient un pool génétique distinct; les

**Spécificités
génétiques de
chaque forme**

différentes « formes » de corégones ne représentent donc pas une série d'écotypes issus d'un seul pool génétique, mais des populations distinctes génétiquement identifiables.

Gestion par population

En termes de gestion cela signifie qu'aucun échange génétique ne doit être réalisé entre ces formes distinctes si l'on veut préserver l'identité génétique de chacune d'elle (cf. « *Death valley model* », ch. 5.3., bloc I). Il est donc impératif de renoncer à tout transfert entre lacs et de gérer les formes sympatriques au sein du même lac en tant que population distincte.

Tableau IV.1: Les populations de corégones étudiées et leur provenance.

Pop.	Nom local	Statut	Lac	Lac d'origine
NEU1	Palée	natif	Neuchâtel	Neuchâtel
NEU2	Bondelle	natif	Neuchâtel	Neuchâtel
BIN1	Palée	natif	Bienne	Bienne
BIN2	Bondelle	natif	Bienne	Bienne
GEN1*	Féra	introduit	Léman	Neuchâtel
THU1	Albock	natif	Thoune	Thoune
THU2	Ballen	natif	Thoune	Thoune
THU3	Kropfer	natif	Thoune	Thoune
THU4	Winterbrienzig	natif	Thoune	Thoune
THU5	Sommerbrienzig	natif	Thoune	Thoune
BRI1	Albock	natif	Brienz	Brienz
BRI2	Sommerbrienzig	natif	Brienz	Brienz
LUN1*	Felchen	repeuplement	Lungern	?
SEM1*	Sempacherballen	repeuplement	Sempach	?
URN1	Albeli, Weissfisch	natif	Quatre cantons	Quatre-Cantons
URN2	Ballen, Balchen	natif	Quatre cantons	Quatre-Cantons
URN3*	Blaufelchen	introduit	Quatre cantons	Quatre-Cantons
ZUG1	Balchen, Blaufelchen	natif	Zoug	Zoug
AEG1*	Balchen, Blaufelchen	repeuplement	Ägeri	Zoug
ZUR1	Albeli	natif	Zurich	Zurich
ZUR2	Felchen	natif	Zurich	Zurich
GRE1*	Felchen	introduit	Greifensee	Zurich
PFA1*	Felchen	introduit	Pfäffikon	Zurich
WAL1	Albeli	natif	Walenstadt	Walenstadt
WAL2	Felchen	natif	Walenstadt	Walenstadt
KON1	Gangfisch	natif	Constance	Constance
KON2	Blaufelchen	natif	Constance	Constance
KON3	Sandfelchen	natif	Constance	Constance
KON4	Weissfisch	natif	Constance	Constance
KON5	Alpenrheinfelchen	natif	Constance	Constance
MAG1*	Lavarello	introduit	Majeur	?
MAG2*	Nuova forma	introduit	Majeur	?

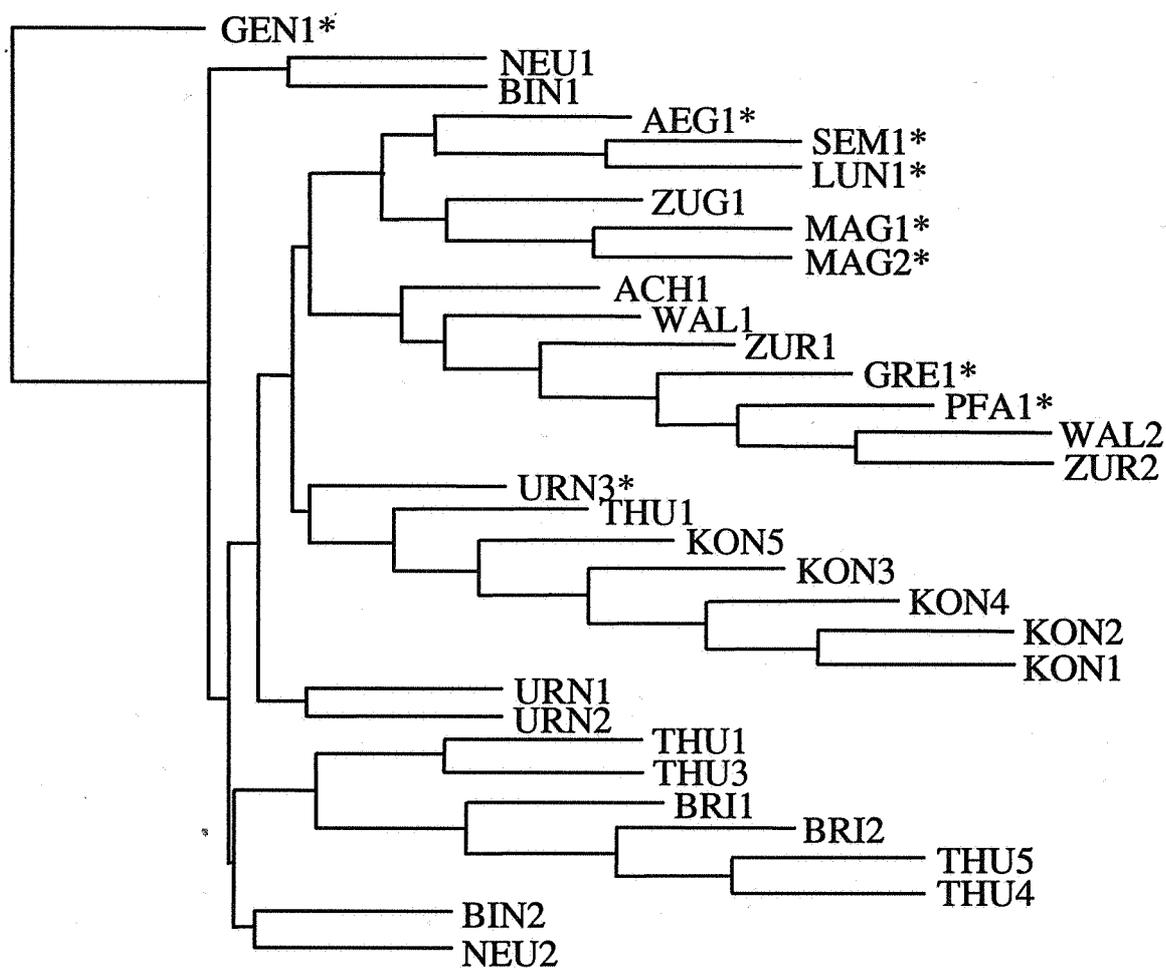


Figure IV.4: Arbre montrant les affinités génétiques des populations de corégones basées sur l'analyse de microsatellites (selon DOUGLAS, 1998). Veuillez vous référer au tableau IV.1 pour les populations. La population ACH1 est une population de référence d'un lac en Allemagne appartenant au bassin du Danube.

IV. Omble chevalier (*Salvelinus alpinus*)

La structure génétique des populations d'ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus*) en Suisse a été étudiée par BRUNNER (1997) et BRUNNER *et al.* (1998) dans le cadre d'une thèse soutenue financièrement par l'OFEFP. Les analyses génétiques ont été réalisées à l'aide de microsatellites ADN.

Marqueurs:
- microsatellites
ADN

Matériel

*Populations de lacs
de trois bassins
versants*

Plusieurs populations d'ombles chevaliers ont été échantillonnées dans les différents bassins versants principaux:

bassin du Rhin: lacs de Constance (UEB, LNG, ROR), de Thoun (THN), de Brienz (BRZ), de Walenstadt (WAL), de Zoug (ZUG), des Quatre-Cantons (VLU) et de Neuchâtel (NEB);

bassin du Rhône: lacs Léman (TON, BUV) et du Bourget (BGT);

bassin du Danube: trois lacs allemands (AMM, KOE et GRL).

Compte tenu des difficultés d'échantillonnage, les différentes formes d'un même lac n'ont pas été étudiées.

Résultats principaux

*Chaque forme est
identifiable*

- Chaque population d'ombles se distingue génétiquement des autres populations.

*Affinités
génétiques par
bassin versant*

- Les ombles chevaliers de la région alpine forment clairement des groupes génétiques selon leur origine par bassin versant (Fig. IV.5). Le lac de Walenstadt et le lac de Neuchâtel constituent deux exceptions: le premier montre des affinités génétiques avec le Danube et le second avec le bassin lémanique. Dans ce dernier cas, les résultats s'expliquent puisque l'omble présent actuellement dans le lac de Neuchâtel provient de repeuplements effectués dès 1979 avec des alevins provenant du lac Léman.

*Cas particulier du
lac de Neuchâtel*

- 63 % de la variabilité génétique totale (\bar{H}_T , *Topic 3*) est contenue à l'intérieur des populations (\bar{H}_S variabilité intrapopulationnelle).
- 19 % de la variabilité génétique totale s'explique par des différences génétiques entre populations à l'intérieur du même bassin versant (variabilité interpopulationnelle intra-bassin).
- 18 % de la variabilité génétique totale est contenue entre groupes de populations appartenant à des bassins versants distincts (variabilité interpopulationnelle inter-bassin).

Conclusion

Gestion par population

Une différenciation génétique entre les différentes populations a été démontrée. Par ailleurs, les populations se regroupent en fonction de leur bassin versant. Une gestion par population doit en l'occurrence être prescrite de manière à maintenir la variabilité génétique entre les différentes populations (variabilité génétique interpopulationnelle). Concrètement, cela signifie que tout échange entre populations distinctes doit être évité.

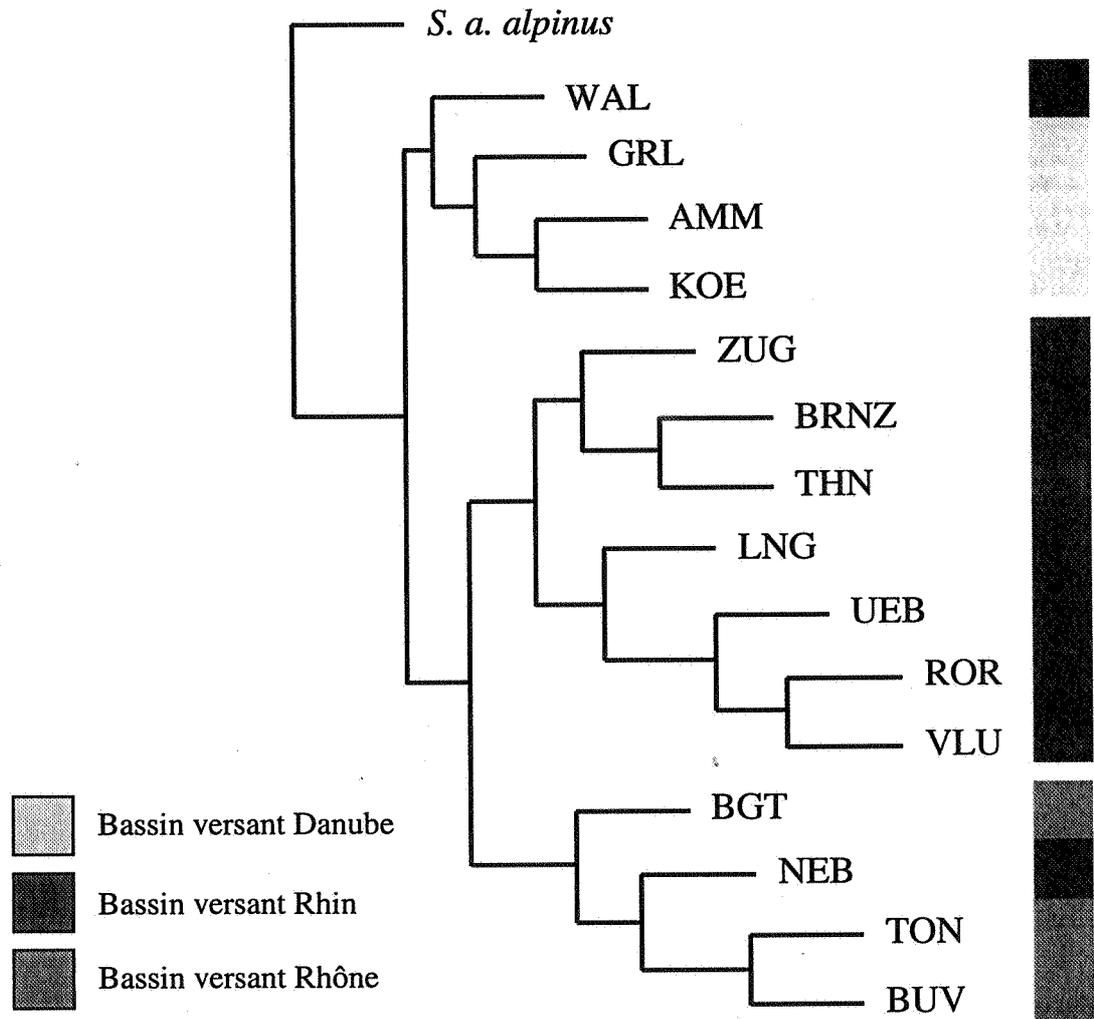


Figure IV.5: Arbre montrant les affinités génétiques des populations d'ombles chevaliers basées sur l'analyse de microsatellites (selon BRUNNER *et al.* 1998). Lacs de Constance (UEB, LNG, ROR), de Thoue (THN), de Brienz (BRZ), de Walenstadt (WAL), de Zoug (ZUG), des Quatre-Cantons (VLU), de Neuchâtel (NEB), Léman (TON, BUV), du Bourget (BGT) ainsi que dans trois lacs allemands appartenant au bassin du Danube (AMM, KOE et GRL). La population *S.a.alpinus* est une population de référence provenant de Finlande.

IV. Chabot (*Cottus gobio*)

La structure génétique des populations de chabots (*Cottus gobio*) en Suisse a été étudiée par ZBINDEN (1999) dans le cadre d'un travail de diplôme soutenu financièrement par l'OFEFP. Les analyses génétiques ont été réalisées selon la méthode de l'électrophorèse enzymatique sur gel d'amidon avec 9 systèmes enzymatiques. Le polymorphisme génétique a été étudié sur un total de 14 loci. En plus, des études complémentaires ont été réalisées sur des brins d'ADN mitochondrial.

Marqueurs:

- protéines (enzymes)
- ADN mitochondrial

Matériel

Les sites suivants appartenant à 12 populations de trois bassins versants ont été échantillonnés entre 1996 et 1998:

Populations de trois bassins versants

Bassin du Rhin: l'Aar à Kiesen (21 individus), l'Emme à Lützelflüh (18 individus), la Saar à Sargans (29 individus), le canal de Werdenberg à Buochs (29 individus) et la Suze à La Heutte (14 individus).

Bassin du Rhône: le Doubs à Soubey (35 individus) et à Saint-Ursanne (31 individus), le torrent d'Yvorne à Yvorne (4 individus), l'Aubonne à Montherod (8 individus), le Chevenne en Savoie (20 individus) et la Saubrette à Montherod (12 individus).

Bassin du Pô: le Brenno à Malvaglia (23 individus) et l'Agno à Verdeggio (21 individus).

Résultats principaux

Deux groupes de populations génétiquement différenciées

- Sur la base des investigations électrophorétiques, deux groupes de populations fortement différenciés génétiquement se détachent: celui du Doubs et les autres populations des bassins du Rhône, du Rhin et du Pô (Fig. IV.6). Le deuxième groupe de populations montre une affinité génétique avec des populations du bassin du Danube (Fig. IV.6).
- Les recherches basées sur l'ADN mitochondrial permettent une résolution plus fine de la structure génétique des populations. Ainsi, les

**Variantes
alléliques uniques
dans le bassin du
Pô**

deux populations du bassin du Pô présentent des variantes d'ADN mitochondrial qui n'ont été retrouvées nulle part dans les autres populations. Dans la plupart des cas, certaines variantes mitochondriales n'ont été retrouvées que dans une seule population.

**Cas particulier du
bassin lémanique**

- Dans le bassin lémanique, seules deux variantes d'ADN mitochondrial proches ont été observées. Il est intéressant de constater qu'une variante presque identique a été retrouvée dans une population de l'Emme (bassin du Rhin).

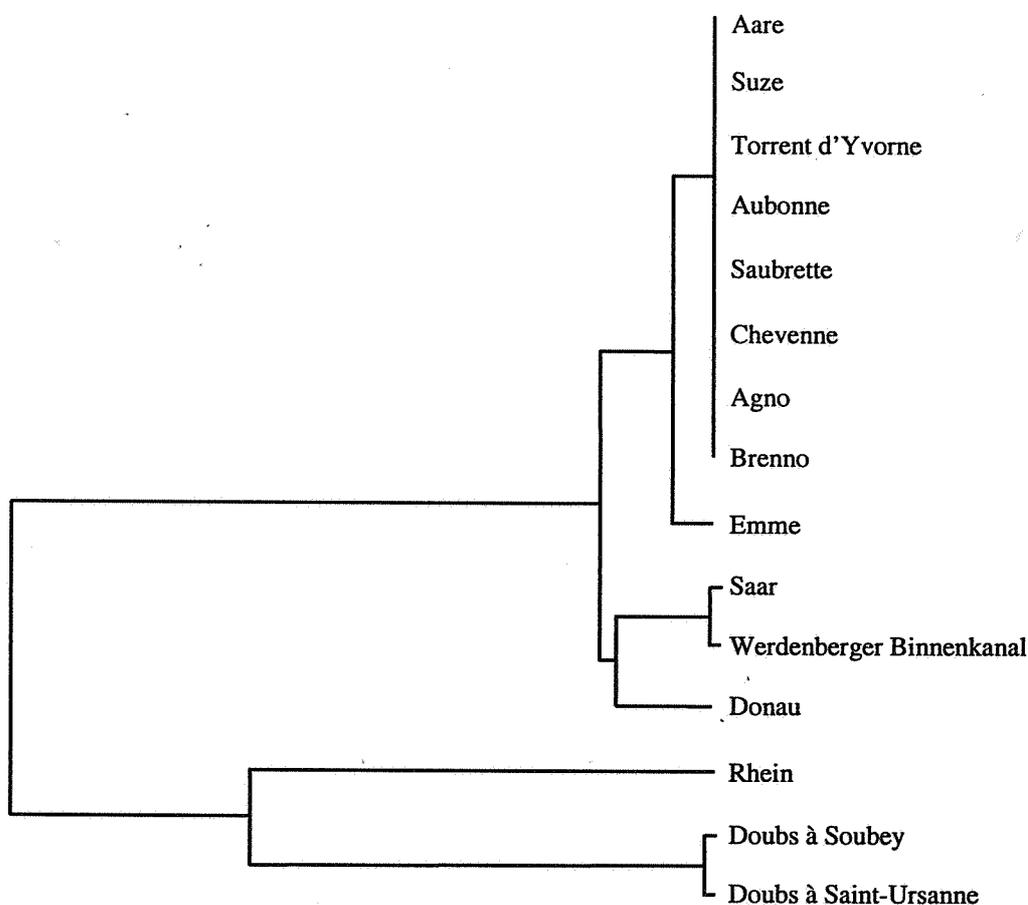


Figure IV.6: Arbre montrant les affinités génétiques des populations de chabot sur la base des données électrophorétiques (modifié selon ZBINDEN, 1999). Les populations « Donau » et « Rhein » sont des populations de référence originaires d'Allemagne.

Conclusions

*Au moins trois
unités
biogéographique
génétiquement
différenciées*

*Cas particulier
du bassin
lémanique*

La structure génétique des populations de chabots en Suisse n'est pas encore suffisante pour élaborer un concept de gestion. Les données actuelles (électrophorèse enzymatique et ADN mitochondrial) permettent toutefois d'affirmer qu'il existe au moins trois unités biogéographiques entre lesquelles aucun mélange ne doit être effectué afin de maintenir la différenciation génétique entre bassins. On retrouve une situation particulière pour les chabots du bassin lémanique qui ne présentent pas d'affinités avec les autres populations du bassin du Rhône (Doubs). Comme dans le cas de la truite et de l'ombre, les populations lémaniques semblent s'apparenter aux populations rhénanes. Dans la mesure où le chabot n'a jamais fait l'objet de mesures de repeuplement (ou de manière très marginale), on peut donc considérer comme probable l'hypothèse d'une colonisation naturelle à partir du bassin du Rhin après les dernières glaciations. Par conséquent, il est également recommandé dans ce cas de gérer de manière spécifique le bassin du Doubs et celui du Léman.

Bibliographie

- ALLEN, G.R., MIDGLEY, S.H., ALLEN, M. 2002. Field Guide to the Freshwater Fishes of Australia. *Western Australian Museum*, Perth, XIV + 394 pp.
- ALLENDORF, F.W. & UTTER, F.M. 1979. Population Genetics. In *Hoar, W.S., Randall, D.J. & Brett, J.R. (eds): Fish Physiology. Vol. 8, Bioenergetics and Growth*. Academic Press, Washington, 407-454.
- ALLENDORF, F.W. & PHELPS, S.R. 1980. Loss of genetic Variation in a Hatchery Stock of Cutthroat Trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109, 537-543.
- ALLENDORF, F., RYMAN, N. & UTTER, F. 1987. Genetics and Fishery Management: Past, Present and Future. In *Population Genetics and Fishery Management*, Ryman, N. & Utter F. (eds), Seattle : Washington Sea Grant Publication / Universit of Washington Press, 1-19.
- ALTHUKHOV, Y.P. 1983. Genetic Process in Populations. Nauku, Moscow.
- ANTONOVICS, J. (1990) Genetically based Measure of Uniqueness. in *G.H. Orians; G.M. Brown; W.E. Kunin; J.E. Szerbinski: The preservation and valuation of biological resources*, 94-119.
- AULSTAD, D. & KITTELSON, A. 1971. Abnormal Body Curvatures of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) inbred Fry. *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 1918-1920.
- BAUMANN F. 1999. Entwicklung und Anwendung der Analyse von Konformationspolymorphismus als effiziente Methode zur Identifikation von mtDNA-Sequenzhaplotypen bei der Forelle. Diplomarbeit, Universität Bern
- BEREJIKIAN, B.A., MATHEWS, S.B., & QUINN, T.P. 1996. Effects of Hatchery and Wild ancestry and rearing Environments on the Development of agonistic Behavior in Steelhead Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Fry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 2004-2014.
- BERG, W.J. & GALL, G.A. 1988. Gene Flow and Genetic Differentiation among California coastal Rainbow Trout Populations. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 45, 122-131.
- 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, 351-379.
- BLESS & LELEK. 1984. Rote Liste der Fische und Rundmäuler (Pisces und Cyclostoma). In: *Blab et al. (eds)*, 30-32.
- BOUVÈT, Y., KADARWAN, S. & PATTEE, E. 1990. Genetic Divergence within natural Populations of Grayling (*Thymallus thymallus*) from two French River Systems. *Arch. Hydrobiol.* 119, 89-101.

- BOUVET, Y., PATTEE, E. & MASLIN, J.L.** 1992. Comparaison de la variabilité génétique de deux espèces de poissons, l'ombre commun et le gardon, dans un fleuve aménagé. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 324, 26-35.
- BOWMAN, J.C. & FALCONER, D.S.** 1960. Inbreeding Depression and Heterosis of litter Sizes in Mice. *Genetical Research* 1, 262-274.
- BRUNNER, P.C.** 1997. Molecular Evolution and Phylogenetic Relationships in the *Salvelinus alpinus* (Teleostei, Salmoniidae) Complex. ETH-Dissertation Zürich. 142 S.
- BRUNNER, P.C., DOUGLAS, M.R. & BERNATCHEZ, L.** 1998. Microsatellite and mitochondrial DNA Assessment of Populations Structure and Stocking Effects in Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmoniformes) from central Alpine Lakes. *Molecular Ecology* 7, 209-223.
- CHEVASSUS, B.** 1989. Aspects génétiques de la constitution de populations d'élevage destinées au repeuplement. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 314, 146-168.
- COOPER, E.L.** 1961. Growth of Wild and Hatchery Strains of Brook Trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90, 424-438.
- DAGET, J., GOSSE, J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E.** 1984. Check-List of the Freshwater Fishes of Africa. I. ORSTOM, Paris & Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, xviii 410 pp.
- DAGET, J., GOSSE, J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E.** 1986. Check-List of the Freshwater Fishes of Africa. II. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren & ORSTOM, Paris xiv 520 pp.
- DOBZHANSKY, T.** 1970. Genetics of the evolutionary Process. Columbia Univ. Press, New York, NY.
- DODSON, J.J., GIBSON, R.J., CUNJAK, R.A., FRIDLAND, K.D. GARCIA DE LEANIZ, C., GROSS, M.R., NEWBURYM, R., NIELSEN, J.L., POWER, M.E. & ROY, S.** 1998. Elements in the Development of Conservation Plans for Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 313-323.
- DOTTRENS, E.** 1950. Le corégone actuel du Léman. *Rev. Suisse Zool.* 57, 789-913.
- DOUGLAS, M.** 1998. Central Alpine Coregonus (Teleostei, Coregonidae): Evolution and Conservation of a unique Assemblage. Dissertation, Universität Zürich, 203 pp.
- DOUGLAS, M.R., BRUNNER, P.C. & BERNATCHEZ, L.** 1999. Do Assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine Region of Europe represent Species Flocks? *Molecular Ecology* 8, 589-603.
- ELLIOTT, J.M.** 1994. Quantitative Ecology and the Brown Trout. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press.

- ELVIRA, B. 1996. Endangered Freshwater Fish of Spain. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 55-61.
- EPPE, R. & PERSAT, H. (1999). Différenciation génétique entre les populations d'ombre de rivière (*Thymallus thymallus*) des bassins versants de la Suisse. Rapport interne OFEFP, 21pp. + annexes.
- FALCONER, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Longmann, New York.
- FERGUSON, A. 1989. Genetic Differences among Brown Trout, *Salmo trutta*, Stocks and their Importance for the Conservation and Management of the Species. *Freshwater Biology* 21, 35-46.
- FRANKEL, O.H. & SOULÉ, M.E. 1981. Conservation and Evolution. Cambridge Univ. Press, New York, NY.
- GERDEAUX, D. 1993. Etat actuel des connaissances sur le corégone du Léman. *Les cahiers de la pêche no 51*, OFEFP.
- GJERDE, B., GUNNES, K. & GJERDREM, T. 1983. Effect of Inbreeding on Survival and Growth in Rainbow Trout. *Aquaculture* 34, 327-332.
- GORMAN, G.C. & RENZI, J. 1979. Genetic Distance and Heterozygosity Estimates in electrophoretic Studies Effects of Sample Size. *Copeia*, 242-249.
- GUYOMARD, R. 1989. Gestion génétique des populations naturelles: l'exemple de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 314, 136-145.
- HARTL, D.L. & CLARK, A.G. 1989. Principles of Population Genetics (2nd edition) Sinauer, Ass. Sunderland, Massachusetts.
- HERZIG-STRASCHIL, B. 1991. Rare and Endangered Fishes of Austria. *Verh. Internat. Verin. Limnol.* 24, 2501-2504.
- HINDAR, K., RYMAN, N. & UTTER, F. 1991. Genetic Effects of cultured Fish on natural Fish Populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 945-957.
- HOLCIK, J. 1996. Vanishing Freshwater Fish Species of Slovakia. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 79-88.
- JOHANSSON, J.I., PETERSON, E., JÖNSSON, E., BJÖRNSSON, B. TH. & JÄRVI, T. 1996. Domestication and Growth Hormone alter antipredator Behaviour and Growth Patterns in juvenile Brown Trout, *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 1456-1554.
- JONSSON B. & JONSSON N. 1993. Partial Migration: Niche Shift versus sexual Maturation in Fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3, 348-365.

- KEITH, P. & ALLARDI, J. 1996. Endangered Freshwater Fish: the Situation in France. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 35-54.
- KERESZTESSY, K. 1996. Threatened Freshwater Fish in Hungary. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 73-77.
- KIMURA, M. & CROW, J.F. 1963. The Measurement of effective Population Number. *Evolution* 17, 279-288.
- KINCAID, H.L. 1983. Inbreeding in Fish Population used for Aquaculture. *Aquaculture* 33, 215-227.
- KINCAID, H.L. 1993. Selective Breeding and Domestication. *Genetic Conservation of Salmonid Fishes*. J.G. Cloud and G.H. Thorgaard (eds), Plenum Press, New York. 307-309.
- KIRCHHOFER, A., ZAUGG, B. & PEDROLI, J.C. 1990. Liste rouge des poissons et cyclostomes de Suisse. *Documenta Faunistica Helvetiae* 10, 24 p.
- KOSKINIEMI, J. 1987. Harjuskantojen perinnöllisten erojen selvityes. *Suomen Kalastuslenti* 94, 424-427.
- KOTTELAT, M. 1997. European Freshwater Fishes. *Biologia* 52 / suppl. 5, 271 pp.
- LAIKRE, L. ANTUNES A., APOSTOLIDIS A., BERREBI P., DUGUID A., FERGUSON A., GARCIA-MARIN J.L., GUYOMARD R., HANSEN M.M., HINDAR K., KOLJONEN M.L., LARGIADÈR C.R., MARTINEZ P., NIELSEN E.E., PALM S., RUZZANTE D., RYMAN N. & TRIANTAPHYLLIDIS T.S. 1999. Conservation genetic Management of Brown Trout (*Salmo trutta*) in Europe. Bogtryk, Silkeborg (DK).
- LANDE, R. & BARROWCLOUGH, G. 1987. Effective Population Size, Genetic Variation, and their Use in Population Management. In *Viable Populations for Conservation*, Soulé, E. (eds). Cambridge University Press, 87-123.
- LARGIADÈR C.R. 1995. Genetische Differenzierung der Forelle (*Salmo trutta* L.) in der Schweiz und der Einfluss von Besatz auf die Lokalpopulationen. Dissertation, Universität Bern.
- LARGIADÈR C.R. 2001. Genetische Differenzierung zwischen Seeforellenpopulationen des Brienzer- und Thunersees. Bericht im Auftrag des Fischereiinspektorates des Kantons Bern, 14 pp.
- LARGIADÈR C.R. & EXCOFFIER L. 2002. Genetische Untersuchung der Bach- und Seeforellenpopulationen des Thunerseegebiets. Bericht im Auftrag des Fischereiinspektorates des Kantons Bern, 9pp.

- LARGIADÈR C.R. & SCHOLL A.** 1994. Untersuchungen zur genetischen Variabilität bei einheimischen Forellen. *Mitt. zur Fischerei* 52, 35-45.
- LARGIADÈR C.R. & SCHOLL A.** 1995. Effects of Stocking on the genetic Diversity of Brown Trout Populations of the Adriatic and Danubian Drainages in Switzerland. *Journal of Fish Biology* 47 (Supplement A), 209-225.
- LARGIADÈR, C.R. & SCHOLL, A.** 1996. Genetic Introgression between native and introduced Brown Trout (*Salmo trutta L.*) Populations in the Rhône River basin. *Molecular Ecology* 5, 417-426.
- LARGIADÈR, C.R., SCHOLL, A. & GUYOMARD, R.** 1996. The role of natural and artificial Propagation on the genetic Diversity of Brown Trout (*Salmo trutta L.*) of the upper Rhône Drainage. In: *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel / Switzerland, 181-197.
- LERNER, I.M.** 1954. Genetic Homeostasis. Oliver & Boyd, London.
- LOWE, MACCONNELL, R.M.** 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Community. Cambridge University Press, Cambridge.
- LUSK, S.** 1996. The Status of the Fish Fauna in Czech Republic. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 89-98.
- LYNCH, J.C. & VYSE, E.R.** 1979. Genetic Variability and Divergence in Grayling (*Thymallus arcticus*). *Genetics* 92, 263-278.
- MAITLAND, P.S. & LYLE, A.A.** 1996. Threatened Freshwater Fishes of Great Britain. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 9-21.
- MAYR, E.** 1967. Principles of Systematic Zoology. *Mc-Graw Hill, New York* 428 pp.
- MEFFE, G.** 1986. Conservation Genetics and the Management of Endangered Fishes. *Fisheries* 11/1, 14-23.
- MEFFE, G.K. & VRIJENHOEK, R.C.** 1988. Conservation Genetics in the Management of Desert Fishes. *Conservation biology* 2, 157-169.
- MESSAGE RIO,** 1994. Message concernant la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique. RS 94.040.
- MEZZERA M.** 2000. Koexistenz autochthoner Forellen mit eingesetzten Zuchtforellen im Doubs: Erfassung von Überlebensraten und Fortpflanzungserfolg der reinen Formen und deren Hybriden mit molekulargenetischen Methoden. Dissertation, Universität Bern.

- MEZZERA M. & LARGIADÈR C.R.** 2001a. Evidence for selective Angling of introduced Trout and their Hybrids in a stocked Brown Trout Population. *Journal of Fish Biology* 59, 287-301.
- MEZZERA M. & LARGIADÈR C.R.** 2001b. Comparative Analysis of Introgression at three Marker Classes: A Case Study in a stocked Population of Brown Trout. *Journal of Fish Biology* 59 (Supplement A), 289-305.
- MOAV, R. & WOHLFARTH, G.W.** 1963. Breeding Schemes for the Improvement of edible Fish. *Fish. Breed. Assoc. Isr.* 40 pp.
- MORITZ, C.** 1994a. Application of mitochondrial DNA Analysis in Conservation: a critical Review. *Mol. Ecol.* 3, 401-411.
- MORITZ, C.** 1994b. Defining « Evolutionary Significant Units » for Conservation. *Tree* 9, 373-375.
- MOYLE, P.B. & CECH, J.J.** 1982. Fishes: An Introduction to Ichthyology. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- NEI, M.** 1978. Estimation of Average and genetic Distance from a small Number of Individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- NEI, M., MARUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R.** 1975. The Bottleneck Effect and genetic Variability in Populations. *Evolution* 29, 1-10.
- POVZ, M.** 1996. The red Data List of the Freshwater Lampreys (Cyclostomata) and Fish (Pisces) of Slovenia. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 63-72.
- QUIGLEY, D.T.G. & FLANNERY, K.** 1996. Endangered Freshwater Fish in Ireland. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*, A. Kirchhofer & D. Hefti (eds), Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland, 27-34.
- RAMADE, F.** 1998. Dictionnaire encyclopédique des sciences de l'eau. Ediscience international. 786 pp.
- RIGGS, L.** 1990. Principles for genetic Conservation and Production Quality. *Report for the Northwest Power Planning Council, Portland, OR, USA.*
- ROBERTSON, F.W.** 1955. Selection Response and the Properties of genetic Variation. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 20, 166-177.
- ROUGHGARDEN, J.** 1979. Theory of Population Genetics and evolutionnary Ecology: an Introduction. MacMillan Publ. Co, Inc., New York.
- RYDER, O.A.** 1986. Species Conservation and Systematics: the Dilemma of Subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 9-10.

- RYMAN, N. 1983. Pattern of Distribution of biochemical genetic Variation in Salmonids: Differences between Species. *Aquaculture* 33, 1-21.
- RYMAN, N. 1991. Conservation Genetics Considerations in Fishery Management. *Journal of Fish Biology* 39, Supplement A, 211-224.
- RYMAN, N. & LAIKRE, L. 1991. Effects of supportive Breeding on the genetically effective Population Size. *Conservation Biology* 5, 325-329.
- RYMAN, N. & STAHL, G. 1980. Genetic Changes in Hatchery Stocks of Brown Trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 82-87.
- RYMAN, N, UTTER, F. & LAIKRE, L. 1995. Protection of intraspecific Biodiversity of exploited Fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5, 417- 466.
- SCHNEIDER B. 2000. Structure of a Brown Trout (*Salmo trutta* L.) Population in a Pre-alpine Water System: Relationship between Genetics and Ecology. Dissertation Uni Zürich. 111 S.
- SENNER, J.W. (1980). Inbreeding Depression and the Survival of Zoo Populations. In Soulé, M.E. & Wilcox, B.E. (eds.) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 209-224.
- SMITH, P.J., FRANCIS, R.I.C.C. & MCVEAGH, M. 1991. Loss of genetic Diversity due to fishing Pressure. *Fisheries Research* 10, 309-316.
- SOULÉ, M.E. 1980. Thresholds for Survival: Maintaining Fitness and evolutionary Potential. In M.E. Soulé and B.A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 151-169.
- SOULÉ, M.E. 1986. Conservation Biology. The Science of Scaracity and Diversity. Library of Congress Cataloging in Publication Data.
- SOULÉ, M.E. & WILCOX, B.A. 1980. Conservation Biology: an evolutionary-ecological Perspective. *Sinauer Associates, Sunderland, MA*.
- STAHL, G. 1981. Genetic Differentiation among natural Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in Northern Sweden. in N. Ryman, ed. *Fish gene pools*. Ecol Bull. 34, 95-105.
- STAHL, G. 1987. Genetic Population Structure of Atlantic Salmon. In Ryman, N. & Utter, F.M. (eds.): *Population Genetics and Fishery Management*. Univ. Washington Press, 121-140.
- TEMPLETON, A.R. 1986. Coadaptation and Outbreeding Depression. In Soulé M.E. (ed.): *Conservation Biology. The Science of Scarity and Diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts, 105- 116.
- THORNHILL, N.W. (ed.) 1993. The Natural History of Inbreeding and Outbreeding. University of Chicago Press, Chicago IL.

- UTTER, F.M.** 1981. Biological Criteria for Definition of Species and distinct intraspecific Populations of Salmonids under the R.S. Endangered Species Act of 1973. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1626-1635.
- VERSPoor, E.** 1988. Reduced genetic Variability in first Generations of Hatchery Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Can.J Fish. Aquat. Sci.* 45, 1686-1690.
- WAPLES, R.S.** 1991. Definition of « Species » under the Endangered Species Act: Application to Pacific Salmon. *NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-194*.
- WAPLES, R.S.** 1995. Evolutionary significant Units and the Conservation of biological Diversity under the endangered Species Act. *American fisheries Society Symposium* 17: 8-27.
- WILLIAMS & MILLER** 1990. Conservation Status of the North American Fish Fauna. *J. Fish Biol.* 37 (Suppl.A), 79-85.
- WINANS, G.A.** 1989. Genetic Variability in Chinook Salmon Stocks from the Columbia River Basin. *Nort. Am. J. Fish Manage.* 1, 47-52.
- WIRTHNER, C.** 2001. Variation der mitochondrialen DNA der Forellenpopulationen (*Salmo trutta* L.) aus dem Adria- und Donau-Einzugsgebiet der Schweiz. Diplomarbeit, Universität Bern.
- WU C.I. & PALOPOLI M.F.** 1994. Genetics of postmating reproductive Isolation in Animals. *Annu. Rev. Genet.* 28, 283-308.
- ZBINDEN, J.** 1999. Analyse der genetischen Populationsstruktur und postglazialen Besiedlung der Groppe *Cottus gobio* L. (Scorpaeniformes in der Schweiz. Diplomarbeit, Universität Bern, 59 pp.

Annexes

Recueil des formules

Abb.:	Définition:	Formule:	No:
ΔF	Taux d'augmentation de consanguinité par génération	$\Delta F = \frac{1}{2N_e}$	(13)
F	Coefficient de consanguinité	$F = 1 - \frac{V_t}{V_0}$	(12)
	Valeur d'équilibre du coefficient de consanguinité en cas d'immigration	$F = \frac{1}{1 + 4M \cdot N_e} = \frac{1}{1 + 4K}$	(14)
F_1	1 ^{re} génération (descendance directe issue du croisement parental)		
h_{ij}	Degré d'hétérozygotie et de variabilité génétique d'une population j sur le locus l	$h_{ij} = 1 - \sum_{i=1}^k p_{ij}^2$	(10)
\bar{h}_j	Degré d'hétérozygotie moyen et de variabilité génétique moyenne de la population j sur le nombre (L) de loci analysés	$\bar{h}_j = \frac{1}{L} \sum_{l=1}^L h_{jl}$	(11)
\bar{H}_s	Variabilité génétique moyenne intrapopulationnelle d'une espèce (valeur moyenne h_i sur le nombre de loci et de populations analysés); H_s correspond à la variabilité génétique moyenne à l'intérieur des populations sur un locus déterminé		
\bar{D}_{st}	Variabilité génétique moyenne interpopulationnelle d'une espèce (moyenne du nombre de populations et de loci analysés); D_{st} correspond à la variabilité génétique interpopulationnelle moyenne sur un locus déterminé		
\bar{H}_T	Variabilité génétique totale d'une espèce (moyenne du nombre de populations et de loci analysés)	$\bar{H}_T = \bar{H}_s + \bar{D}_{st}$	(9)
H_T	Variabilité génétique totale d'une espèce sur un locus déterminé	$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \bar{p}_i^2; H_T = H_s + D_{st}$	(8); (9)
K	Nombre d'individus immigrants ou nombre d'allèles sur un locus déterminé		
M	Taux d'immigration par génération	$M = K / N_e$	
M_f	Nombre moyen de descendants par femelle	$M_f = N_r / N_f$	
M_m	Nombre moyen de descendants par mâle	$M_m = N_r / N_m$	
N	Nombre d'individus	$N = N_m + N_f$	
n	Nombre de loci analysés		
N_e	Effectif génétique d'une population ou d'un échantillon de population:		

- valeur estimée pour un échantillon de géniteurs prélevés dans la populations naturelle	$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f} \quad (2)$	
- valeur estimée avec correction pour reproduction inégale entre géniteurs	$N_e = \frac{4N_{em} \cdot N_{ef}}{N_{em} + N_{ef}} \quad (6)$	
- valeur estimée avec correction pour les variations de N_i au cours des générations	$\frac{1}{N_e} = \left(\frac{1}{t}\right) \cdot \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t}\right) \quad (4)$	
- valeur estimée dans le cas d'un repeuplement de soutien	$N_e = \frac{1}{\left[\frac{x^2}{N_c} + \frac{(1-x)^2}{N_w}\right]} \quad (5)$	
N_c Effectif génétique d'une population de géniteurs captifs		
N_{ef} Effectif génétique des géniteurs femelles	$N_{ef} = \frac{N_f \cdot M_f - 1}{M_f + \frac{V_f}{M_f} - 1} \quad (7')$	(7')
N_{em} Effectif génétique des géniteurs mâles	$N_{em} = \frac{N_m \cdot M_m - 1}{M_m + \frac{V_m}{M_m} - 1} \quad (7)$	(7)
N_w Effectif génétique de la population des géniteurs sauvages		
N_f Nombre de géniteurs femelles		
N_m Nombre de géniteurs mâles		
p_i Fréquence de l'allèle i d'un locus génétique		
\bar{p}_i Fréquence allélique moyenne (moyenne sur toutes les populations) de l'allèle i de k allèles sur un locus génétique déterminé		
t Nombre de générations		
V_s Variabilité génétique d'un échantillon de géniteurs	$\frac{V_s}{V_T} = 1 - \frac{1}{2N_e} \quad (1)$	(1)
V_f Variance du nombre de descendants par femelle	$\frac{1}{(N_f - 1)} \sum_{i=1}^{N_f} (x_i - M_f)^2$	Exemple III.3
V_m Variance du nombre de descendants par mâle	$\frac{1}{(N_m - 1)} \sum_{i=1}^{N_m} (x_i - M_m)^2$	Exemple III.3
V_0 Variabilité génétique des fondateurs d'une souche captive		
V_t Variabilité génétique restante après t générations	$V_t = V_0 \left[1 - \frac{1}{2N_e}\right]^t \quad (3)$	(3)
V_T Variabilité génétique de la population de départ		

Glossaire

Allèle	Une des variantes d'un gène donné.
Chromosome	Élément du noyau cellulaire qui contient les gènes.
Dérive génétique	Ensemble des fluctuations aléatoires dans la fréquence d'un allèle génétique.
Distance génétique	Notion générale utilisée pour quantifier le degré de différenciation génétique entre individus, populations, espèces, etc.
Dominant	En cas d'hétérozygotie, c'est l'allèle qui détermine le caractère (phénotype) par rapport à l'allèle récessif.
Effectif génétique	Taille d'une population idéale qui serait composée d'un nombre égal de mâles et de femelles ayant chacun la même probabilité de contribution à la génération suivante et qui donnerait le même taux d'accroissement de consanguinité par génération que la population réelle considérée.
Espèce	Ensemble d'individus avec une probabilité non nulle d'engendrer une descendance fertile dans le milieu naturel.
Fitness	Nombre moyen de descendants d'un génotype déterminé (également <i>fitness</i> absolu). Le <i>fitness</i> d'un génotype est évalué par rapport à ses probabilités de survie et à son taux de reproduction.
Flux génétique	Mouvement de gènes (allèles) entre deux populations dû à un échange génétique (p.ex. migration ou repeuplement).
Gène	Unité héréditaire portée par le chromosome et qui détermine un caractère.
Génotype	Somme de toutes les variantes alléliques d'un individu pour un ou plusieurs loci.
Hétérosis	Avantage sélectif pour les individus hétérozygotes.
Hétérozygote	Cellule ou organisme qui possède, sur un locus donné des chromosomes homologues, deux allèles non identiques.
Homozygote	Cellule ou organisme qui possède sur un locus donné des chromosomes homologues deux allèles identiques.
Hybridation	Croisement entre individus de génotypes différents et dont il découle une descendance.
Introgression	« Incorporation » dans le génotype d'une espèce, sous-espèce ou population, d'allèles (gènes) fortement différenciés génétiquement.

<i>Locus génétique</i> <i>(loci génétiques)</i>	Emplacement d'un gène sur le chromosome.
<i>Monomorphe</i>	Gène composé d'allèles identiques.
<i>Mutation</i>	Modification spontanée ou induite du matériel génétique sous l'influence de facteurs aléatoires et donc non adaptatifs, se produisant généralement à des fréquences très faibles.
<i>Phénotype</i>	Somme des caractères visibles d'un organisme. Caractéristiques d'un individu en tant que résultante de l'interaction entre le génotype et l'environnement.
<i>Polymorphe</i>	Gène composé d'allèles non identiques.
<i>Population</i>	Communauté d'individus interfécondables appartenant à la même espèce et entre lesquels se produit en permanence un échange génétique.
<i>Récessif</i>	Allèle présent de manière latente qui ne peut s'exprimer au niveau du phénotype qu'à l'état d'homozygote.
<i>Recombinaison</i>	Processus d'échanges de segments chromosomiques lors de l'appariement des chromosomes homologues. La recombinaison intervient lors de la formation des cellules sexuelles et est à l'origine de nouvelles combinaisons génétiques entre les chromosomes paternels et maternels.
<i>Sélection</i>	Facteur d'évolution qui favorise la survie d'un génotype déterminé.
<i>Valeur sélective</i>	Nombre moyen de descendants dans la génération suivante laissé par les individus d'un génotype défini; la valeur sélective dépend donc de la probabilité de survie du génotype et de son succès de reproduction.

Mitteilungen zur Fischerei - Informations concernant la pêche
(Bezugsquelle BUWAL / Commande OFEFP)

- Nr. 61 Einfluss von Abwassereinleitungen aus Kläranlagen auf Fischbestände und Bachforelleneier. 1999. 201 S.
- Nr. 62 Biologie, Gefährdung und Schutz des Schneiders (*Alburnoides bipunctatus*) in der Schweiz. 1999. 46 S.
Biologie, menaces et protection du spirilin (*Alburnoides bipunctatus*) en Suisse.
- Nr. 63 Fischfangrückgang in schweizerischen Fließgewässern. 1999. 29 S.
Baisse des captures de poisson dans les cours d'eau suisses.
- Nr. 64 Schutzkonzept des Apron (*Zingel asper*): Bestandesaufnahme im Doubs. 1999. 43 S.
Concept de protection de l'apron (*Zingel asper*): recensement des effectifs dans le Doubs.
- Nr. 65 Verbreitung der Flusskrebse in der Schweiz. 1999. 41 S.
Atlas de distribution des écrevisses en Suisse.
- Nr. 66 Fortbildungskurs für Fischereiaufseher vom 26. bis 28. August 1998 in Landquart (GR). 2000. 52 S.
Cours de perfectionnement pour gardes-pêche du 26 au 28 août 1998 à Landquart (GR).
Corso federale di perfezionamento per guardapesca dal 26 al 28 agosto 1998 a Landquart (GR).
- Nr. 67 Monitoring der Nase (*Chondrostoma nasus*) in der Schweiz. 2000. 18 S + Anhänge.
Monitoring du nase (*Chondrostoma nasus*) en Suisse.
- Nr. 68 Fortbildungskurs für Fischereiaufseher vom 30. August bis 1. September 2000 in Jongny/Vevey (VD). 2001. 131 S.
Cours fédéral de perfectionnement pour gardes-pêche. 30 août au 1 septembre 2000 à Jongny/Vevey (VD). 2001.
Corso federale di perfezionamento per guardapesca dal 30 agosto al 1 settembre 2000 a Jongny/Vevey (VD). 2001.
- Nr. 69 Bestandesentwicklung des Aals (*Anguilla anguilla*) im Hochrhein. 2001. 77 S + Anhänge.
- Nr. 70 Äschenpopulationen von nationaler Bedeutung / Populations d'ombres d'importance nationale / Popolazioni di temoli d'importanza nazionale. 2002.
- Nr. 71 Erfolgskontrolle zum Fischbesatz in der Schweiz. 2002. 53 S.
- Nr. 72 Einwanderung von Fischarten in die Schweiz. 2002. 84 S.