

THÈSE

UNIVERSITE DE PAU ET DES PAYS DE L'ADOUR

École doctorale 211 – Sciences exactes et leurs applications

Présentée et soutenue le 02 Décembre 2016

Par **Séverine MASSON**

pour obtenir le grade de docteur
de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour

Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes –Populations-Interactions

CONTINUE ECOLOGIQUE ET CONSERVATION DE LA DIVERSITE GENETIQUE ET ECOTYPIQUE D'UN GRAND MIGRATEUR (*Salmo trutta*)

MEMBRES DU JURY

RAPPORTEURS

- **Didier AURELLE** Maître de conférence / UMR 7263 Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE) / CNRS
- **Julien CUCHEROUSSET** Chargé de recherche / UMR 5174 Université Paul Sabatier / CNRS/ENFA

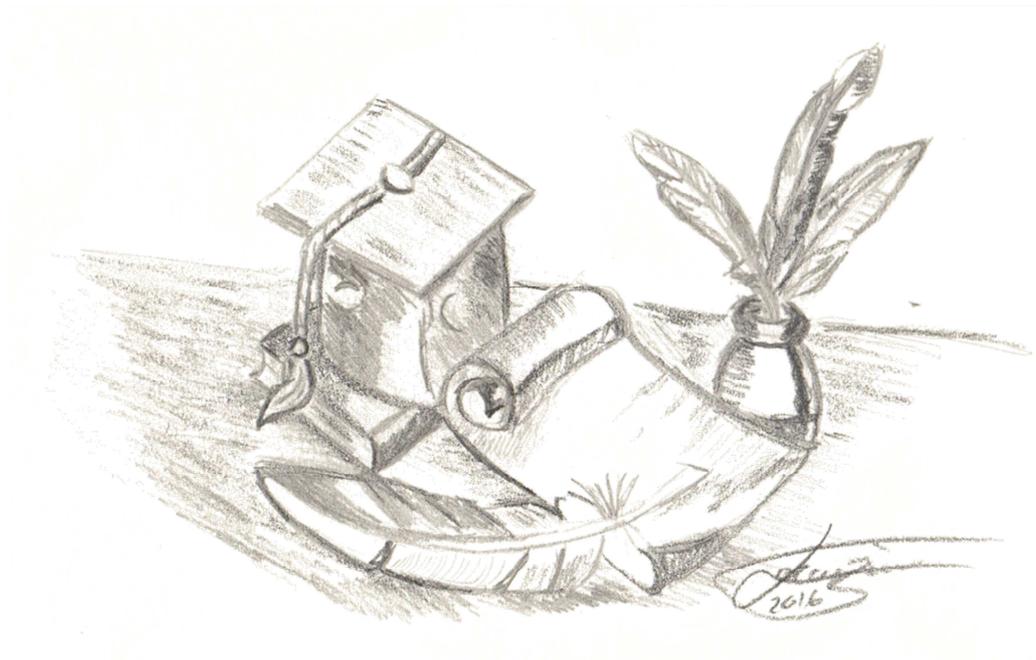
EXAMINATEURS

- **Françoise DAVERAT** Ingénieur de recherche / Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture IRSTEA
- **Valérie BOLLINET** Professeur des Universités / UMR 1224 Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de poissons / INRA/ UPPA
- **Agnès BARDONNET** Directeur de recherche / UMR 1224 Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de poissons / INRA/ UPPA

DIRECTEUR DE THESE

- **Etienne PREVOST** Directeur de recherche / UMR 1224 Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de poissons / INRA/ UPPA

REMERCIEMENTS



Je tiens tout d'abord à remercier vivement Julien CUCHEROUSSET et Didier AURELLE de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être les rapporteurs de cette thèse. Mes remerciements sincères vont également à Françoise DAVERAT, Valérie BOLLIET, Etienne PREVOST pour avoir accepté d'être membres du Jury et à Agnès BARDONNET d'en être la maîtresse de cérémonie.

...

Bien des années plus tard, à l'heure de mettre un point final sur cette thèse, je ne peux m'empêcher de penser à cette journée particulière de mon enfance où j'ai annoncé fièrement à ma famille vouloir devenir « Fleuriste-Vétérinaire ». C'était l'année de mes six ans. Que d'années sont passées depuis et que d'étapes franchies pour arriver à me rapprocher de ce rêve d'enfant. J'ai du d'abord prendre conscience que je ne pouvais décemment pas faire deux métiers en même temps sans posséder un sablier qui me ferait chaque jour remonter le temps. Qu'à cela ne tienne, pour réaliser quand même ce rêve, j'ai cherché un métier que l'on pourrait qualifier de 2 en 1 : Chercheur ! Formidable ! Voilà un métier où l'on peut avoir un brin de folie, un optimisme déraisonnable, comme le professeur Tournesol, mais aussi un métier où la connaissance et l'apprentissage sont infinis comme l'Univers. En résumé un métier fait pour moi ! Alors j'ai foncé, j'ai trébuché, me suis relevée pour atteindre « quand même » mon but, telle Sarah Bernard. Il me restait à choisir le domaine de ma recherche et mon cœur s'est porté sur l'évolution et la sauvegarde des espèces, telle Darwin, Diane Fossey et bien d'autres chercheurs restés méconnus.

Vous comprendrez donc pourquoi, le 4 Novembre 2013 afin de découvrir finalement le monde de la recherche j'ai ouvert les portes du pôle d'Hydrobiologie de l'INRA de Saint-Pée sur Nivelle pour la toute première fois. J'y ai trouvé bien plus que de la recherche, tant humainement que professionnellement.

C'est pourquoi je tiens à remercier bon nombre de personnes, tellement, que j'ai un peu peur d'en oublier quelques unes au passage.

Je tenais à remercier et assurer mon amitié à Mme Saguez qui a été l'une des premières à m'avoir transmis sa passion de la science et à m'avoir appris qu'importe l'endroit où l'on était formé et par qui, seule la volonté et l'acharnement nous permettaient d'arriver à atteindre notre but.

Un grand merci également à Romain NATTIER, Didier CASANE et Nicolas BECH de m'avoir encadrée durant mes stages de master, de m'avoir transmis leur passion et de m'avoir motivée à continuer et à réaliser mon parcours professionnel.

Merci à Joëlle, Olivier de m'avoir donné l'opportunité de faire une thèse. Merci à eux pour leur encadrement, à Olivier plus particulièrement pour ses conseils dans la méthode et la réflexion scientifique et pour sa méticulosité. Merci à Joëlle en début de thèse de m'avoir donné l'occasion de rencontrer les personnes directement concernées par mon travail : l'AAPPMA de la Nivelle et

certaines pêcheurs amateurs. Merci à tous deux de m'avoir donné l'opportunité, de participer à la journée porte ouverte de l'INRA en accord avec le laboratoire, et d'avoir pu réaliser deux oraux sur mes travaux de thèse à Birmingham et Arcachon.

Merci à Etienne d'avoir bien voulu prendre le rôle de directeur de ma thèse.

Merci à tout le staff technique de m'avoir bien accueillie et accompagnée durant ces trois ans. Merci à Aurélie et Christel pour leur aide en laboratoire et pour nos petites discussions scientifiques. J'espère que la formation que je leur ai donnée sur le programme QGIS n'a pas été trop pénible et que cela a pu leur être utile. Merci à François pour son aide pour la lecture scalimétrique. Merci à Fred, Jacques et François de m'avoir montré et formée à la pêche électrique. Merci à eux et Manu pour leur aide pour la collecte des données. Merci à Stéphane pour les belles photos qu'il a pu prendre et que j'ai pu utiliser, merci pour sa connaissance et ses anecdotes inépuisables. Merci à Esther de m'avoir présenté le fonctionnement des pièges à poissons. Merci à Jacques, Pascal, Aurélie et Jean-Christophe pour leur aide à la préparation de la microchimie des otolithes. Merci plus particulièrement à Jean-Christophe d'avoir pris le temps de me former à la préparation et à la microchimie des otolithes.

Merci aux chercheurs du laboratoire ECOBIOP d'être venus écouter les présentations orales que j'ai pu faire aux laboratoires, merci pour leurs questions et réflexions scientifiques. Merci à Valérie, Mathias, Cédric et Jean-Claude de m'avoir offert l'opportunité de donner des cours durant cette thèse, ce fut une expérience enrichissante.

Merci au laboratoire LCABIE de m'avoir si bien accueillie sur les périodes où j'étais présente dans leurs locaux. Merci plus particulièrement à Gilles Bareille de m'avoir encadrée pour une partie de ma thèse, merci pour tous tes conseils et toutes nos discussions scientifiques ainsi que pour ton approche naturaliste de la science que tu as bien voulu partager avec moi. Avoir pu travailler avec toi fût un véritable plaisir, j'ai découvert un domaine que je ne connaissais pas avant d'arriver en thèse et tu m'as transmis ta passion du sujet. Merci à Alexandre, Hélène et Gaëlle pour leur aide en laboratoire, sans eux je ne pense pas que j'aurais pu tout maîtriser en temps et en heure. Merci à eux de m'avoir permis de me sentir à l'aise pendant ma présence dans ce laboratoire. Merci à Christophe et Sylvain de m'avoir prêté le matériel dont ils sont responsables et d'avoir supervisé la partie pratique de mon travail. Merci à tous!

Merci à Rémi Petit, Nicolas Bech, Françoise Daverat d'avoir participé, en plus de mes encadrants aux comités de thèse organisés. Discuter avec eux m'a permis de prendre du recul sur mon travail.

Merci à la fédération MIRA, et plus particulièrement à Philippe son président, d'avoir pu trouver les moyens de recevoir une bourse ministérielle ce qui m'a permis d'avoir cette thèse. Merci à l'ONEMA et la fédération de Pêche départementale CG64 d'avoir fourni les fonds qui m'ont servis à réaliser ce travail de recherche et à Joëlle de mener son projet à bien. Merci à l'Onema, Migradour et l'AAPPMA Nivelle pour leur aide à la collecte des juvéniles de truite commune et

truite de mer. Merci aux pêcheurs professionnels d'avoir contribué à notre échantillonnage de truites de mer.

Je voudrais remercier également l'Ecole doctorale, Anna Chrostowska, Jacqueline PetitBon, mais aussi à l'UPPA, Joël MABILA, Jacques Guilbert, le Docteur Guerci ainsi qu'Yvan Mercier de l'INRA pour l'aide qu'ils m'ont apporté dans une période qui a été difficile pour moi. Merci à eux vraiment !

Merci à Olivier et Viviana de m'avoir permis de covoiter avec eux toute une année, le temps pour moi, d'obtenir mon permis. Je ne sais ce que j'aurais fait sans eux, moi, petite parisienne sous la pluie diluvienne du Pays Basque.

Merci à tous les doctorants et collègues de l'INRA de m'avoir bien accueillie durant trois ans. Et plus particulièrement à Zoé, Viviana, Ickhram, Jordi, pour m'avoir permis de tisser les premiers liens d'amitié dans cette région. Merci à Weiwei, Yujie, Tengfei, JingWei pour les diners entre amis qui m'ont permis de découvrir une culture différente de la mienne, c'est une chose que je n'oublierai pas. Merci à eux pour les cours de cuisine que l'on a pu échanger.

Merci à Colin, Sarah, Thérèse, Viviana et Elorri qui m'ont montré que la folie ne m'était pas réservée et qu'elle pouvait être d'un tout autre niveau (ne vous fâchez pas les amis !). Merci à eux pour les bons moments passés durant et en dehors du travail, pour leurs fous rires et leurs bagarres enfantines. Merci à eux pour leur soutien moral et les « beuveries » durant cette thèse, qui nous ont permis de garder un lien social durant cette expérience de vie. J'espère les revoir un jour et leur souhaite de réussir!

Merci aux membres du théâtre pour ces trois années de folie. Merci à notre professeur Christian SENE, d'avoir pris en note ma demande de me choisir des personnages tous plus fous les uns que les autres pour découvrir une autre moi. J'ai ainsi pu voir que je pouvais devenir marchande de fromage dans une nouvelle région de Russie, un homme riche et homosexuel, une espionne anglaise alcoolique et un dictateur. Je souhaite pour tout le monde, que le dernier personnage ne prenne jamais existence réelle dans cette vie. Merci Christian de m'avoir fait découvrir le monde du spectacle et une nouvelle passion qui s'ajoute au compteur de celles que j'ai déjà. Merci aux photographes Stéphane et JingWei pour les belles photos prises durant les représentations. Merci à Zoé, Elorri et Colin nos apprentis caméramans pour avoir figé dans le temps, nos représentations.

Merci à Pascale, aux deux Aurélie (qui se reconnaîtront), Sabrina, Jacques, Agnès, Alexandre, Iban, Xabeth, Marie-José de m'avoir appris que l'effet de groupe était une force puissante. Merci pour leur énergie positive, leur investissement durant les répétitions et notre travail d'équipe qui nous ont permis de jouer sur scène trois magnifiques représentations que je n'oublierai jamais.

Merci à ma famille et amis. Plus particulièrement à mes grands-mères, à ma grande cousine Eliane qui m'ont montré que bien que la vie ne soit pas facile, avec de la volonté et du courage

on pouvait y arriver, le dicton de ma grand-mère maternelle m'a d'ailleurs toujours accompagnée dans chaque démarche entreprise « Courage, et mets du cœur à l'ouvrage ! ». Merci à mes grands-pères et surtout à mon grand-père maternel de m'avoir montré que la force de vouloir apprendre était puissante et que seul ou accompagné, riche ou pauvre, ouvrier ou patrons, on pouvait et devait y arriver. Merci à la « tata Guitte » et à son mari qui m'ont montré par leur force de vivre et leurs convictions que même l'adversité la plus atroce pouvait être surmontable et que finalement une thèse reste une épreuve insignifiante dans une vie.

Merci à toute ma famille et amis pour leur soutien, leurs encouragements et leurs enseignements tout au long de ma vie. Grâce à eux je sais qu'il est important de travailler selon ses convictions et ses droits et de respecter les gens tels qu'ils sont, qu'importe leur statut. D'ailleurs est-il vraiment important ? Après 3 années de thèse je n'ai pas l'impression d'être plus intelligente ou supérieure à quelqu'un qui n'aurait pas eu accès à l'instruction. Il s'avère d'ailleurs que parfois ce sont ces gens là, les plus sages et les plus réfléchis. Merci à mon père de m'avoir appris que l'on pouvait être fière de son travail et humble à la fois, de n'avoir pour seul but que de rendre service à ses concitoyens sans en avoir de retour. Merci à lui de m'avoir ouvert la porte de son domaine professionnel pour la préparation de mon baccalauréat, ce fût une période que je chérirai toujours. Merci à ma mère de m'avoir suivie et guidée tout au long de ma vie, que ce soit dans les périodes heureuses ou difficiles. Merci à elle, d'avoir choisi d'aider et de protéger les gens dans leur travail, c'est pour moi une source de fierté et un repère auquel je peux toujours me référer. Merci à ses mains de dessinatrice qui ont mis un peu d'art dans ce milieu de sciences, les truites que tu as dessinées pour mon manuscrit sont magnifiques. Merci à ma sœur d'avoir mis un peu d'humour dans ma vie ces trois dernières années, ça m'a permis de me dire qu'une vie personnelle pouvait encore exister même pendant une thèse. Merci à elle d'avoir accepté que je sois sa sœur, j'espère ne pas l'avoir déçue. Merci à elle aussi, finalement, de ne pas m'avoir prénommée Kahotar à ma naissance, comme elle le souhaitait. Merci à Timothée son compagnon de m'avoir soutenue bien que nouvellement arrivé dans la famille, grâce à lui j'ai l'impression d'avoir un grand-frère. Merci à Alexandra d'être venue me voir quand cela allait mal, à Ramaila qui m'a soutenue de loin, deux amis d'enfance, au combien, importantes. Promis les filles on fera la fête ! Merci à ma marraine Isabelle et mon « tonton » Bernard d'être venus trois étés me voir à Saint-Pée sur Nivelle avec mes parents. Merci à mes cousins Bernard et Véronique d'être venus me voir aussi par deux fois au cours de mon exil basque.

Merci à tous du fond du cœur! J'espère malgré les obstacles qui se sont posés sur ma route que je réaliserai « quand même » mon rêve.

Merci à Sarah Bernhardt

« Quand même »

De Sarah Bernhardt



A Ma Famille,

Ma mère,

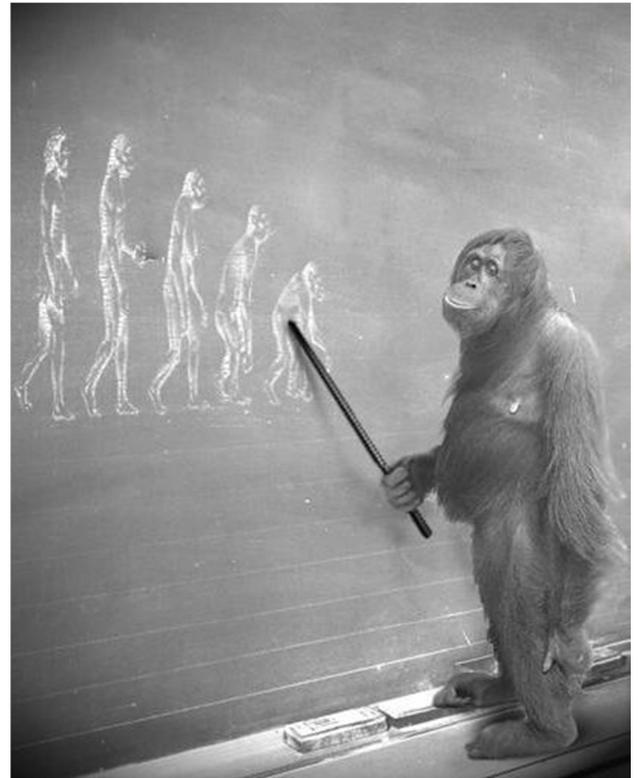
Mon père,

Ma sœur,

A mes grands-parents

« Apprends la sagesse dans la sottise des autres »

Proverbe japonais



« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »

De Charles Darwin

TABLE DES MATIÈRES :

REMERCIEMENTS	3
TABLE DES MATIÈRES :	13
TABLE DES ILLUSTRATIONS :	15
LISTE DES TABLES :	18
LISTE DES FIGURES ANNEXES :	19
LISTE DES TABLES ANNEXES	19
CHAPITRE I :	21
INTRODUCTION GÉNÉRALE	21
LA DISPERSION : MOTEUR DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS	21
CHAPITRE II :	29
ÉTAT DES CONNAISSANCES SUR UN MODÈLE D'ÉTUDE PARTICULIER LA TRUITE COMMUNE	29
II-1 APPLICATION A UN MODÈLE D'ÉTUDE : LA TRUITE COMMUNE <i>S. TRUTTA</i>	31
II-1.1 Intérêt de la truite commune <i>S. trutta</i>	31
II-1.2 Cycle de vie de la truite commune	35
II-1.3 Migration chez la truite commune.....	39
II-1.4 Coût et bénéfice de la migration	41
II-1.5 Mécanisme qui détermine et induit la migration	45
II-1.6 Mécanisme impliqué dans la migration.....	47
II-2 STRUCTURATION DES POPULATIONS DE TRUITE COMMUNE	49
II-2.2 Les activités anthropiques – conséquences sur la structuration des populations et leur maintien.....	53
II-2.3 Gestion des populations	57
II-2.4 Histoire évolutive de la truite commune <i>Salmo trutta</i>	69
II-2.5 Structure génétique des populations de truite commune.....	74
OBJECTIFS :	77
CHAPITRE III :	81
MATÉRIEL ET MÉTHODE	81
III-1 APPLICATION A UN SITE D'ÉTUDE PARTICULIER : LE BASSIN HYDROGÉOGRAPHIQUE DE L'ADOUR.....	83

III-2 MESURER LA DISPERSION.....	89
<i>III-2.1 Approches directes</i>	91
<i>III-2.2 Approches indirectes : La génétique</i>	92
<i>III-2.3 Approches indirectes : La microchimie</i>	103
CHAPITRE IV :	113
STRUCTURE GÉNÉTIQUE SPATIALE DE LA TRUITE COMMUNE <i>SALMO TRUTTA</i> : IMPACT DE LA TRUITE DE MER...	113
IV-1 CONTEXTE.....	115
IV-2 ARTICLE	117
IV-3 DISCUSSION	150
CHAPITRE V :	155
CONTRIBUTION DES POPULATIONS DE TRUITES COMMUNES AU STOCK DE TRUITES DE MER PÊCHÉES PROFESSIONNELLEMENT / INFLUENCE DES PÊCHERIES SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS.....	155
V-1 CONTEXTE	157
V-2 ARTICLE	159
<i>V-2.1 Introduction</i>	159
<i>V-2.2 Matériel et méthodes</i>	164
<i>V-2.3 Résultats</i>	177
<i>V-2.4 Discussion</i>	188
CHAPITRE VI :	197
DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	197
CONCLUSION	213
BIBLIOGRAPHIE.....	215
ANNEXE	257
RESUME.....	270
SUMMARY.....	271

TABLE DES ILLUSTRATIONS :

Figure 1 Evolution temporelle des lignées de salmonidés basée sur l'arbre du mitogénome (Macqueen & Johnston 2014).....	31
Figure 2 Les différents phénotypes de la truite commune <i>Salmo trutta</i> L. (caractéristiques physiques moyennes à l'âge adulte).....	32
Figure 3 Aire de répartition mondiale de la truite commune (<i>Salmo trutta</i> L.), en rose son origine natale et en vert les sites des différentes introductions, d'après Arrowsmith et Pentelow (1965), Frost Brown (1967), MacCrimmon et Marshall (1968), MacCrimmon et al. (1970) Lesel et al. (1971), Hardy (1972), Bœuf (1986) et Dumont Mongeau (1989) reproduit à partir de (Baglinière 1999).	34
Figure 4 Cycle de vie de <i>S. trutta</i> (d'après Bagliniere et al. 1991)	35
Figure 5 : œuf de truites (© INRA Elorri Arevalo 2015)	35
Figure 6: Alevins de truite (© INRA Stéphane Glise 2012).....	36
Figure 7 Juvénile de truite commune (© INRA Joëlle CHAT 2013)	36
Figure 8 Truite de rivière (© INRA Joëlle CHAT 2013).....	37
Figure 9 Smolt de truite commune (© APPMA Nivelle-Bastien Sourzat)	37
Figure 10 Truite de mer (© INRA Stéphane Glise 2013)	38
Figure 11 : Distribution géographique des cinq lignées évolutives de l'espèce <i>Salmo trutta</i> L. issus de l'analyse de l'ADN mitochondrial (issus de Antunes et al. (2002) produit à partir de (Bernatchez et al. 1992)).	70
Figure 12: Distribution géographique des différents haplotypes de la lignée atlantique de l'espèce <i>Salmo trutta</i> L. issu de l'analyse de l'ADN mitochondrial (issu de (Cortey et al. 2009))	71
Figure 13 Distribution géographique des différents haplotypes de la lignée atlantique de l'espèce <i>Salmo trutta</i> L. issus de l'analyse de l'ADN mitochondrial dans le Sud-Ouest de la France (issu de Aurelle et al. (2001)).....	72
Figure 14: Carte géologique du bassin de l'Adour et des Petits fleuves côtiers espagnols au 1 :50000ème.	84
Figure 15: Carte des différentes subdivisions du bassin de l'Adour et des Petits fleuves côtiers espagnols.....	85
Figure 16 Obstacle à la migration des salmonidés sur le bassin de l'Adour et les Petits fleuves côtiers espagnols.	86

Figure 17 Schéma de l'emplacement des otolithes à l'intérieur de l'oreille interne d'un téléostéen. a) Vue dorsale de la structure de l'oreille interne; b) Position des otolithes dans les sacs otiques à l'intérieur du système de l'oreille interne. Ast : astericus , Lag : Lagena, Lap : Lapilus, Sac : Saccule, Sag : Saggita, Utr : Utricule (issu de Wright et al. (2002)).	105
Figure 18 Sagitta de truite commune <i>S.trutta</i> . a) Face externe b) Face interne (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014).	105
Figure 19 Sagitta de truite commune <i>S.trutta</i> après ponçage, observation des stries de croissance en lumière transmise (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014).	106
Figure 20 Ablation laser d'un otolithe (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014)	108
Figure 21 Couplage laser et MC-ICP-MS (© C. Pécheyran- LCABIE)	109
Figure 22 <i>Map of the study area and its localization in Europe (inset) based on the French national hydro-geographical database (BD Carthage® IGN) and CCM2 data set (de Jager & Vogt 2010). Shaded areas refer to seven of the eight geographical units considered (Neste d'Aure from Garonne drainage not shown). Adour drainage was subdivided into (1) Nives, (2) Lower Adour, (3) Gave d'Oloron, (4) Gave de Pau, (5) Upper Adour. South of Adour flow the French coastal streams (rivers Uhabia, Antereneko Erreka, Untxin and Nivelle) and even farther the Spanish coastal streams (rivers Bidasoa and Urumea). Symbols indicate location of sampling sites: Black squares represent electrofishing sites (juvenile sampling). White stars represent fish traps (sea trout sampling): (1) Uxondoa, (2) Olha, (3) Chopolo, (4) Halsou, (5) Sorde-l'Abbaye, (6) Puyoo, (7) Baigts. In the map inset: a (Agueda), b (Tormes), c (Esla), d (Narcea), e (Ebro), f (Neste d'Aure from Garonne), g (Leyre), h (Scorff and Blavet), i (Couesnon and Selune), j (Slupia), k (Dalälven).</i>	124
Figure 23 <i>Bayesian STRUCTURE analysis showing the distribution of eleven genetic clusters detected with no a priori partitioning among streams. Each individual is represented by a vertical line divided into eleven colored segments proportional to its affiliation to the corresponding genetic cluster. a) Juveniles from the study area. b) Hatcheries including Cauterets "Wild strain" (1), Cauterets "Cheptel strain" (2), Peillen (3), Lees-Athas (4) and Viviers de Sarrance (5). c) Others: samples from rivers of the South of the Atlantic coast(6), one headwater of the Ebro river in the Mediterranean basin (7), the River Neste d'Aure (8), the River Leyre (9), some rivers of the North of the Atlantic coast (10), and Atlantic salmon (11). Correspondence between letters in Fig. 1 and numbers in Fig. 2: 6=a+b+c+d, 7=e, 8=f, 9=g, 10=h+i+j+k. d) Sea trout samples caught in the four migratory corridors of the study area. e) Neighbour joining genetic tree computed based on the net nucleotide distance between the eleven genetic clusters estimated by Structure. Juveniles were ranked according to the drainage where they were caught, from downstream (left side) to upstream (right side) with respect to the dendritic</i>	

<i>network. Sea trout individuals were ranked according to the date of their catch in the fish trap. Fig. 2</i> <i>575x388mm (300 x 300 DPI)</i>	137
Figure 24 Données de montaison aux passes pièges des truites de mer de l'année 2006 à 2015	161
Figure 25 Carte du site d'étude et de sa localisation en Europe (encadré) modifié à partir de Masson et al. (2016). Les aires grisées font référence aux sept unités géographiques considérées. Le bassin hydrogéographique de l'Adour est subdivisé en (1) bassin des Nives, (2) Adour aval, (3) Gave d'Oloron, (4) Gave de Pau, (5) Adour Amont. Au sud de ce bassin nous trouvons les Petits Fleuves Côtiers Français (les rivières Uhabia, Antereneko Erreka, Untxin et Nivelle) et les petits fleuves côtiers espagnols (les rivières Bidassoa et Urumea). Les symboles indiquent la localisation des sites d'échantillonnages pour les échantillons utilisés en génétique. Les carrés noirs représentent les sites de pêche électrique (échantillonnage des juvéniles). Les triangles blancs représentent la localisation de l'aire de la pêche professionnelle s'étendant de l'Estuaire de l'Adour aux Gaves réunis.	165
Figure 26 Sites d'échantillonnage des eaux avec suivi mensuel entre septembre 2009 et septembre 2011  (Nives uniquement en Septembre 2011 ) , et des juvéniles de saumon Atlantique et/ou truites fario  . Carte issus de Martin (2013).	167
Figure 27 Schéma du couplage ablation laser spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICP-MS) issus de (Martin 2013).	172
Figure 28 Pourcentage d'individus truites de mer assignés génétiquement à une origine natale selon sa probabilité d'appartenance dans l'Estuaire Adour, les Gaves réunis et les deux sites de Captures couplés, utilisant l'analyse individuelle du logiciel ONCOR et la matrice génétique de référence. Chaque site de capture est représenté par une ligne verticale et divisé en 5 segments colorés selon l'origine natale et sa probabilité d'appartenance. La taille d'un segment est proportionnelle à la proportion d'individus d'appartenir à l'origine natale correspondant au segment.	183
Figure 29 Dendrogramme et histogramme résultant des analyses Random forest sur les truites de mer pêchées professionnellement dans l'Estuaire Adour et les Gaves réunis assignées aux rivières ou groupe de rivières a) du bassin des Nives et b) des Gaves, utilisant les valeurs 87Sr/86Sr, Sr86/Ca, Sr86/Ba138. Chaque individu, assigné génétiquement au bassin des Nives ou des Gaves, est représenté par une ligne verticale et divisé en 3 segments colorés proportionnels à leur affiliation à chaque rivière ou groupe de rivières du bassin des Nives ou des Gaves. Les truites de mer ont été classées selon le lieu de capture. c) Pourcentage d'individus assignés à une origine natale dans l'estuaire Adour, les Gaves réunis, et les deux sites de captures couplés. Chaque site de capture est représenté par une ligne verticale et divisé en 9 segments colorés selon l'origine natale. La taille	

d'un segment est proportionnelle à la proportion d'individus d'appartenir à l'origine natale correspondant au segment. 186

Figure 30 Relation entre la largeur et la longueur fourche des truites de mer capturées par pêche professionnelle sur l'Estuaire Adour et les Gaves réunis et assignées à leur origine natale, ou piégées au niveau des passes à poissons et dont on ne connaît pas l'origine natale. Correspondance de la gamme des longueurs fourches des truites de mer capturées aux passes à poissons utilisées dans le Chapitre IV et dont la couleur (bleu, violet et vert : une couleur = une gamme de longueurs fourche) correspond à leur origine natale quel que soit le site de capture. 188

Figure 31 Corrélation entre distances génétiques et distances géographiques, $R^2=0,66$, p-value du test de Mantel = 0 ;01. 204

LISTE DES TABLES :

Table 1: Evolution des stocks de saumon (1HM et PHM) et de truite de mer (TRM). 88

Table 2 *Mean genetic diversity indices estimated at ten microsatellite loci for *S. trutta* and *S. salar* following a hierarchical sampling in the Bay of Biscay (Figure 22).* 132

Table 3 *Pairwise genetic differentiations (*Fst*) between brown trout samples.* 134

Table 4 *Sea trout mixture proportions (95% IC in parentheses) estimated by ONCOR software using juveniles and hatcheries as reference samples. Hatcheries 2 to 5 were pooled due to their genetic similarity. Proportions of sea trout migrating upstream of their natal river are underlined.* 139

Table 5 *Recent migration rates (*m*) estimated between brown trout samples and their highest posterior density (in brackets) using the program BayesAss. Source populations are listed in the column header (Migration from) and receiving populations are listed in the row headings in the first column (Migration into). Values in diagonal (in grey) refer to non-migration rates and other values on both sides of diagonal refer to migration rates. When significant, migration rates between rivers are indicated in bold. Hatcheries 2 to 5 were pooled due to their genetic similarity.* 141

Table 6 Effectifs des individus de truites communes (juvéniles et truite de mer) pour les analyses génétiques et microchimiques, N=taille des échantillons, n=tailles des échantillons après suppression des individus frères pour la Génétique 179

Table 7 Estimation de l'exactitude moyenne et de la précision de la composition d'un stock d'une population simulée, ainsi que le pourcentage d'assignation correct des individus simulés à une population spécifique,

utilisant le logiciel ONCOR avec la Moyenne de prédiction, l'erreur standard et l'intervalle de confiance à 95%. Individus et stocks simulés utilisant des échantillons de juvéniles, de piscicultures et groupes extérieurs. 180

Table 8 Estimation de la composition génétique globale du stock de pêche professionnelle de truites de mer utilisant des échantillons de juvéniles, de piscicultures et groupes extérieurs comme source génétique et le logiciel ONCOR. Les origines probables des stocks de truites de mer sont surlignées. N=Effectif d'individus... 182

Table 9 Attribution individuelle des truites de mer à une origine natale utilisant les données génétiques et les données élémentaires et isotopiques. On a représenté pour chaque origine natale : le nombre d'individus assignés et la proportion d'individus assignés correspondant en pourcentage (indiqué entre parenthèse).... 187

LISTE DES FIGURES ANNEXES :

Figure S. 1 Hierarchical STRUCTURE results to obtain eleven genetic clusters as optimal K cluster and the Delta K graphic from Structure Harvester obtain for each hierarchy. Each individual is represented by a vertical line divided into several colored segments proportional to its affiliations in the corresponding genetic cluster for all hierarchical clusters. At this stage, 103 sedentary individuals (age>1+) from the study area have been included in this analysis but were included in subsequent analyses..... 266

Figure S. 2. STRUCTURE results (K=11) for sea trout samples caught in Nivelle (FCS) drainage. Sea trout individuals are grouped according to the sampling site (two distinct fishtraps) and ordered according to the year and the date of their catch in each fish trap. Each individual is represented by a vertical line divided into eleven colored segments proportional to its affiliations. 267

LISTE DES TABLES ANNEXES

Table S. 1 Location and site identification for each sampled population. n corresponds to the number of individuals after sibling removal. Geographic coordinates are in degrees, minutes, seconds (WGS84, Greenwich meridian). For all the outgroup samples but two (Duero and Leyre), the coordinates correspond to their river mouth rather than the exact position of the sampling area (indicated by an asterisk)..... 264

Table S. 2. Pairwise genetic differentiation (F_{st}) between the four (2010, 2011, 2012, 2013) sea trout samples collected in Nivelle. 265

Table S. 3 Accuracy of genetic stock identification with ONCOR by simulating 500 genotypes from each sample of the baseline (juvenile and hatchery samples). p: Average value across 10,000 simulations, SD: standard

deviation of 10,000 simulations, 95% CI: 95% confidence interval. In bold, average estimated mixture proportion greater than 90%. 265

Table S. 4 Résultats du modèle à effet mixte pour illustrer la relation entre la largeur, la longueur fourche (LF), le bassin de capture, le type de capture. 268

Table S. 5 Résultats du modèle à effet mixte pour illustrer la relation entre la longueur fourche, le bassin de capture et l'origine natale. 269

CHAPITRE I :

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LA DISPERSION : MOTEUR DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS



La dispersion est l'une des forces majeures qui influencent la structuration des populations naturelles en permettant la connexion entre celles-ci. Le phénomène de dispersion joue ainsi un rôle primordial dans la dynamique et l'évolution des populations au cours du temps (Dieckmann *et al.* 1999; Dingle 2006), en permettant l'échange de gènes entre elles. Ceci permet aux espèces de persister en dépit des extinctions locales et de s'adapter à un environnement dynamique, variable et hétérogène.

Ce phénomène a été observé et étudié au sein du règne animal, parmi les animaux aériens, tels que les oiseaux (Greenwood *et al.* 1978; Lundberg 1988; Resources *et al.* 1997; Kendall & Nichols 2004; Friesen *et al.* 2006), les insectes (Roderick 1996; Dockx *et al.* 2004; Altizer & Davis 2010; Goulson *et al.* 2011), les chauves-souris (Peel *et al.* 2013), mais aussi parmi les animaux aquatiques comme les poissons (Ball 1953) et les mammifères aquatiques (Natoli 2004; Rosales-Nanduca *et al.* 2011; Moura *et al.* 2013), de même que chez des animaux terrestres comme les ongulés (Gaidet & Lecomte 2013; White *et al.* 2014). Le domaine de la génétique en particulier utilise les grands migrants pour étudier les déterminants de la dispersion et ses conséquences (Hansson 1991; Bohonak 1999; Bowler & Benton 2005; Chapman *et al.* 2012). Ce phénomène complexe est étudié par différents domaines scientifiques (écologie, biologie de la conservation, génétique des populations) qui ciblent soit les causes, les conséquences, les mécanismes, soit l'échelle d'étude (individus, populations, espèces...). Ainsi en fonction des domaines et de l'échelle d'étude la définition de la dispersion varie considérablement.

Nous pouvons décrire la dispersion comme étant le mouvement effectué par un individu entre un site de naissance et un site où il va se reproduire (Ims *et al.* 2008).

Elle peut être scindée en trois étapes : le départ du site d'origine (émigration), le mouvement propre ou phase d'exploration, et la fixation sur le site d'arrivée (immigration) (Baguette & Van Dyck 2007).

Les domaines de l'écologie et de la génétique des populations utilisent chacun les termes de dispersion et de migration mais en leur donnant des sens différents. En écologie, la migration

désigne les mouvements sans reproduction, réalisés à différents moments du cycle de vie ou parfois selon la saison, entre patches d'habitats. La dispersion quant à elle désigne le phénomène de mouvement suivi d'une reproduction qui permet la cohésion génétique entre populations. En génétique des populations, au contraire c'est le terme de migration qui est utilisé pour définir ce phénomène de mouvement suivi d'une reproduction, c'est-à-dire l'échange de matériel génétique (allèles) entre les populations ou au sein même d'une population (Gouyon & Henry 1999). Ce sont du reste, plus précisément les termes de migration (ou dispersion) efficace qui sont utilisés en génétique et par conséquent dans notre étude (i.e. mouvements entraînant une reproduction ou flux géniques).

La dispersion efficace (i.e. flux de gènes) est soumise et interagit avec d'autres forces évolutives telles que la sélection naturelle et la dérive génétique (Lenormand 2002; Frankham 2005). Elle agit directement sur la croissance, le maintien ou l'extinction d'une population et de ce fait a une réelle importance pour la dynamique et la persistance des populations et des métapopulations (Hansson 1991; Hanski 1998; Hanski & Ovaskainen 2003). Elle permet la recolonisation après des événements d'extinction ou colonisation d'habitats isolés dans des paysages fragmentés (Johnson & Gaines 1990; Hanski & Ovaskainen 2003).

Selon Dieckmann *et al.* (1999), la migration évolue face au risque d'extinction, à la compétition entre individus apparentés, à l'instabilité de l'habitat, au risque de consanguinité et au rapport coût-bénéfice de l'adoption d'une telle stratégie. De plus le développement, l'évolution et le maintien de ce comportement dépendent de forces sélectives agissant sur ce phénomène (Dingle 2006).

Une gamme de variation de la migration est observable dans le règne animal. En effet les patrons de migration peuvent varier entre espèces, d'une migration de courte distance comme c'est le cas pour des cyprinidés dans et hors de lacs superficiels (Skov *et al.* 2008), aux grandes migrations observées chez le papillon Monarque (Altizer & Davis 2010) ou des poissons migrants comme le thon ou le saumon atlantique (Sella 1930; Hansen *et al.* 1993) ou encore de

la tortue de mer (Hatase *et al.* 2013). Les comportements migratoires peuvent également varier entre populations et entre individus d'une même population.

Cette variation du comportement migratoire au sein d'une espèce, qui est appelée migration partielle, est largement répandue dans le règne animal, chez les ongulés (Mysterud *et al.* 2011), les oiseaux (Lundberg 1988), les insectes, les poissons (Chapman *et al.* 2012). La migration partielle est caractérisée par la présence d'écotypes. On peut définir l'écotype comme étant « un individu ou une population qui se distingue par des caractères morphologiques et physiologiques, le plus fréquemment quantitatifs, adaptés à son milieu de vie ; inter-fertile avec d'autres écotypes de la même espèce adaptés à des habitats différents, mais dont l'échange de gènes peut-être empêché par des barrières écologiques. » (Turrill 1946). C'est le cas chez l'orque (*Orcinus orca*) qui présente des écotypes « migrants » et « résidents » dans le Nord du Pacifique, lesquels se différencient par des critères morphologiques et comportementaux (alimentaires, culturels) (Foote *et al.* 2016), ou encore la littorine des rochers (*Littorina saxatilis*) qui présente une grande variation d'écotypes notamment en Suède, au Royaume-Uni et en Espagne dont la différenciation a été réalisée sur la base de différences morphologiques, écologiques et génétiques (Johannesson *et al.* 2010).

La migration partielle est donc présente chez les espèces à valeurs sociales et économiques, largement exploitées, comme c'est le cas des poissons, tels que la truite commune (*Salmo trutta* L.), espèce partiellement anadrome (Vitousek *et al.* 1997; Darimont *et al.* 2009; Chapman *et al.* 2012). Celle-ci est largement répandue en Europe (Maise & Baglinière 1999) et peuple les cours d'eau français, tout comme le saumon atlantique (*S. salar*).

La truite commune *Salmo trutta* L. tient une place importante sur le plan écologique et patrimonial en raison de sa grande diversité intra-spécifique et de son intérêt au niveau socio-économique (activité halieutique, valeur de symbole de qualité du milieu). Elle effectue son cycle de vie en milieu lotique (Baglinière *et al.* 1991) et en milieu marin (Baglinière *et al.* 1991; Klemetsen *et al.* 2003) et, est ainsi caractérisée par la présence de deux écotypes truite de mer et truite de rivière adaptés à des habitats différents. Ces deux écotypes ont tout d'abord été

considérés comme très différents et ont été caractérisés comme deux sous-espèces, sur des bases morphologiques (Krueger & May 1987; Hindar *et al.* 1991), mais, des études génétiques ultérieures ont montré, que cela n'était pas le cas. La raison tient au fait de l'absence de différenciation du point de vue de la génétique (Ferguson 1989; Hindar *et al.* 1991; Charles *et al.* 2005).

Il est donc fréquent de retrouver chez cette espèce des populations totalement anadromes (i.e. truite de mer) et d'autres populations composées entièrement d'individus résidents (i.e. truite de rivière) (Bohlin *et al.* 2001). Cependant, nous pouvons également trouver, une variation du comportement migratoire au sein d'une seule et même population dans laquelle on peut retrouver des individus migrants et d'autres résidents (Dingle 2006; Miller *et al.* 2012).

Contrairement au phénomène de la dispersion dont les causes et les conséquences ont été largement étudiées, la migration partielle n'a fait l'objet que de très peu d'études en dépit de des progrès technologiques qui permettent de suivre le mouvement des individus. C'est particulièrement vrai en ce qui concerne les connaissances et la compréhension relatives à ce polymorphisme de traits d'histoire de vie et à son implication dans la dynamique des populations. De même, on ne connaît pas encore totalement le déterminisme, qui induit des différences individuelles et les conséquences potentielles de la migration partielle sur la dynamique des populations et des écosystèmes sont elle aussi peu connues.

Dans le cas de la truite commune, les connaissances biologiques de l'espèce, et plus particulièrement de l'écotype marin, manquent. Il en est de même pour celles qui concernent le fonctionnement des populations et le rôle des flux de gènes issus de la reproduction de l'écotype marin dans la connectivité entre elles.

Concernant le déterminisme génétique impliqué dans la migration de cette espèce, des études récentes utilisant la génomique ont été effectuées. Elles tendent à montrer l'action d'un mécanisme génétique complexe regroupant plusieurs marqueurs (Martínez *et al.* 2011; Hecht *et al.* 2013), et un effet couplé de l'environnement à celui de la génétique (Zaugg & Wagner 1973;

Narum *et al.* 2008). Néanmoins des études restent à mener pour parfaire la compréhension de ce mécanisme génétique impliqué.

De la même manière, nous connaissons peu les conséquences potentielles de la migration partielle chez cette espèce, sur la dynamique des populations et des écosystèmes. Pour pallier à ce manque de connaissances et notamment à celles concernant la migration partielle, il est important de pouvoir répondre à un certain nombre de questions telles que :

- Quels sont les facteurs qui conduisent à l'évolution de la migration partielle ?
- Comment ce polymorphisme du comportement migratoire est-il maintenu ?
- Quelles sont les conséquences biologiques de la migration partielle ? Quel est son impact sur les flux de gènes ?
- Quel est l'impact de la migration partielle dans l'évolution des populations ?
- La migration partielle est-elle impactée par l'environnement et les activités anthropiques ?

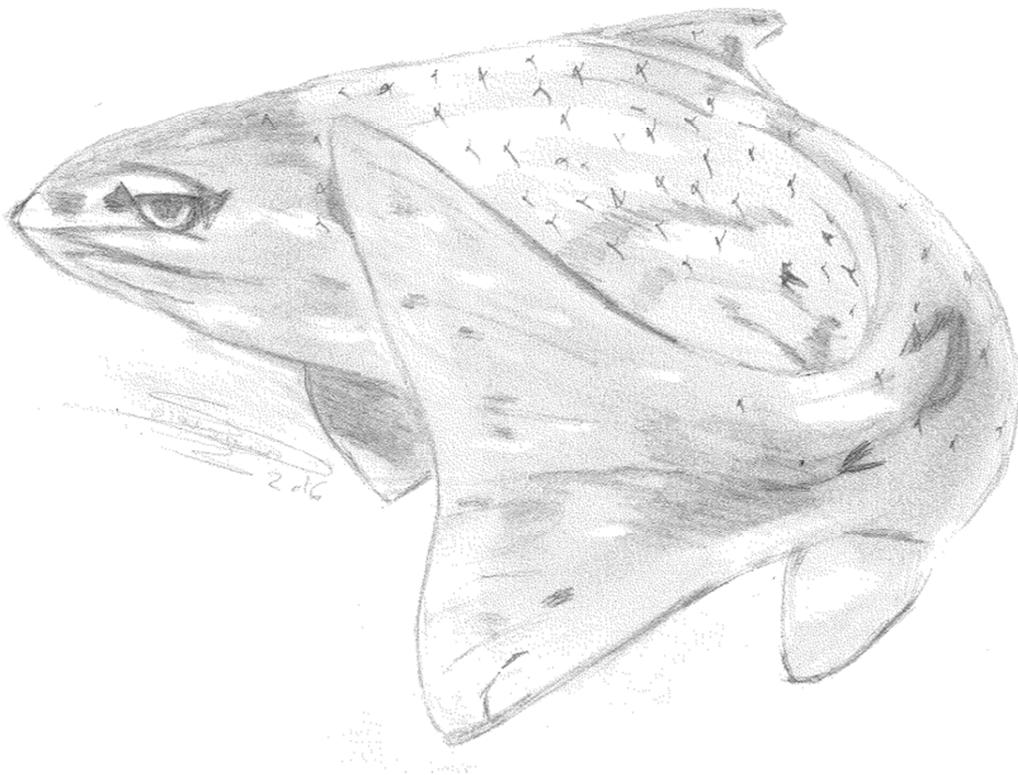
Comblé ces lacunes permettrait entre autre de pouvoir adapter les stratégies liées à la gestion de cette espèce car la migration, et notamment celle de la truite commune, est fortement contrainte à l'heure actuelle par les activités humaines et leurs conséquences indirectes comme la fragmentation des habitats, le changement climatique, l'introduction d'espèces invasives (Crisp 1989; Vitousek *et al.* 1997). Ainsi, pour les biologistes de la conservation, le fait de mieux comprendre le rôle des espèces et populations présentant ce trait d'histoire de vie sur la dynamique des populations est un enjeu majeur pour définir les unités de conservation et évaluer l'état des populations (Crandall *et al.* 2000).

C'est plus particulièrement la connaissance de l'impact des individus migrants sur la dynamique des populations qui revêt un caractère crucial pour améliorer la gestion des populations sauvages. L'individu migrant par son impact potentiel sur la dynamique des populations peut effectivement être utilisé comme critère majeur de la définition des

populations par les gestionnaires (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013). Ainsi, la présence de l'écotype marin, revêt un intérêt scientifique dans la recherche d'une meilleure connaissance de l'impact des processus de dispersion sur la structuration des populations et leur dynamique mais aussi dans l'obtention d'une meilleure compréhension des facteurs qui façonnent la dispersion (plasticité phénotypique, activités anthropiques). Les études concernant cet écotype ont considérablement augmenté depuis celle menée par le premier groupe d'étude centré sur ce modèle (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 1993). Elles permettent d'une part de mieux comprendre la contribution des truites de mer au stock de pêche professionnelle, mais aussi leur rôle dans la diversité et d'autre part elles donnent une indication biologique de l'état des écosystèmes dans lesquels les truites évoluent.

CHAPITRE II :

ÉTAT DES CONNAISSANCES SUR UN MODÈLE D'ÉTUDE PARTICULIER LA TRUITE COMMUNE

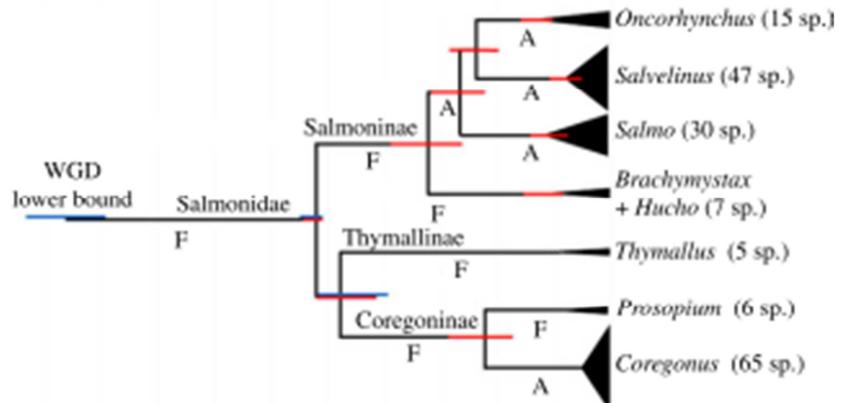


II-1 APPLICATION A UN MODÈLE D'ÉTUDE : LA TRUITE COMMUNE *S. TRUTTA*

II-1.1 Intérêt de la truite commune *S. trutta*

La truite commune *Salmo trutta* L., est un poisson téléostéen de la famille des Salmonidae. Celle-ci comprend trois sous-familles : les Coregoninae (le corégone et le cisco), les Thymallinae (ombre), et les Salmoninae (omble, saumon, et truite) (Crespi & Fulton 2004). La truite commune *Salmo trutta* L. fait partie de la sous-famille des Salmoninae comprenant 5 genres (*Salmo*, *Onchorynchus*, *Salvelinus*, *Hucho*, et *Brachymystax*) et 30 espèces dont *Salmo salar* L. (Figure 1, (Mcveigh & Davidson 1991; Oakley & Phillips 1999; Macqueen & Johnston 2014)).

Figure 1 Evolution temporelle des lignées de salmonidés basée sur l'arbre du mitogénome (Macqueen & Johnston 2014)



S. trutta est une espèce d'un intérêt socio-économique non négligeable en France car elle est l'une des principales cibles de la pêche sportive et professionnelle, toutes deux largement pratiquées dans le bassin de l'Adour (Baglinière *et al.* 1991; Harris & Milner 2008).

C'est un poisson migrateur amphihaline, partiellement anadrome, itéropare qui peut se caractériser, comme le saumon atlantique, par un comportement de philopatrie (Maise & Baglinière 1999; Klemetsen *et al.* 2003). En d'autres termes, il effectue son cycle de vie en milieu lotique (Baglinière *et al.* 1991) et en milieu marin (Baglinière *et al.* 1991; Klemetsen *et al.* 2003).

Cela se traduit par la présence de deux écotypes : l'écotype truite de rivière (truite résidente), l'écotype marin (truite de mer) et non pas de deux sous-espèces comme l'on démontré les études qui ont conclu à l'absence de différenciation génétique (Ferguson 1989; Hindar *et al.* 1991; Charles *et al.* 2005). Ces deux écotypes ont en commun deux étapes de leurs cycles de vie : leur croissance juvénile et leur reproduction qui s'effectuent en rivière.

L'espérance de vie des truites communes est en principe inférieure à 10 ans, y compris pour les individus anadromes, cependant quelques spécimens ont pu atteindre l'âge honorable de vingt ans (Klemetsen *et al.* 2003). La truite commune a la faculté de se reproduire plusieurs fois au cours de sa vie, cependant la fréquence des reproductions est dépendante des populations (Berg *et al.* 1998; Klemetsen *et al.* 2003).

Après une croissance en rivière de 1 ou 2 ans, la truite de mer migre en milieu marin pour trouver une nourriture plus riche et donc favoriser sa croissance. Les deux écotypes se distinguent morphologiquement par des robes différentes et une variation de taille et de poids (Figure 2) (Jonsson & Jonsson

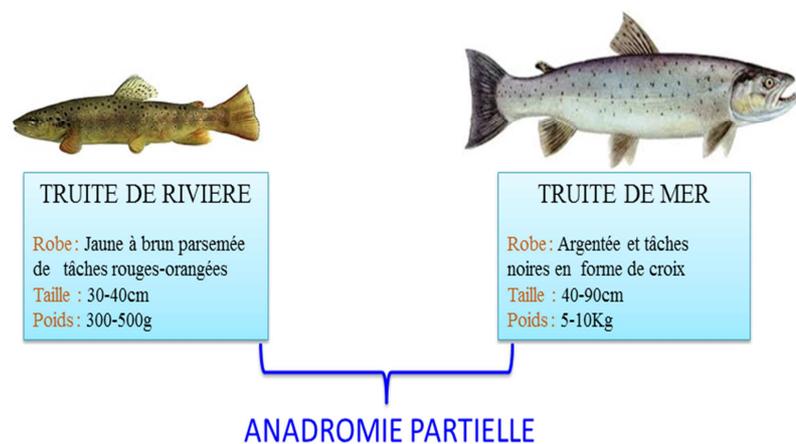


Figure 2 Les différents phénotypes de la truite commune *Salmo trutta* L. (caractéristiques physiques moyennes à l'âge adulte) (Jonsson & Jonsson 2011).

La truite commune présente une grande variabilité de traits d'histoire de vie (Baglinière *et al.* 1991; Brodersen *et al.* 2014). Lors de la reproduction, une diversité de stratégie de reproduction est observée. Celle-ci peut en effet se faire, soit sur leur lieu de naissance (« philopatrie ou homing »), soit dans des milieux différents du lieu de naissance (« migration ou straying ») (Hendry & Stearns 2004; Jonsson & Jonsson 2011). La truite commune est également

caractérisée par différentes tactiques migratoires avec un continuum allant de la résidence stricte jusqu'à l'anadromie (Jonsson & L'Abée-Lund 1993; Cucherousset *et al.* 2005). Ceci constitue un avantage pour la colonisation de nouveaux milieux et l'adaptation à des conditions environnementales (Tallman & Healey 1994; Thorpe 1994).

L'importante plasticité adaptative de la truite commune et cette grande variabilité des traits d'histoires de vie lui permettent de coloniser de nouveaux milieux suite à des introductions (volontaires ou accidentelles) ou de recoloniser des milieux perdus suite à des changements environnementaux d'origine naturelle ou anthropique. Ceci peut expliquer sa large répartition dans les différentes régions du globe (Baglinière *et al.* 1991; Launey *et al.* 2010; Labonne *et al.* 2013).

Sa répartition native s'étend depuis l'Europe, s'étirant au nord-ouest asiatique (soit de l'Islande au nord de la Volga), jusqu'à l'Afrique du Nord (Baglinière 1999; Oakley & Phillips 1999; Crête-Lafrenière *et al.* 2012)(Figure 3).

Pour autant, l'aire de répartition de la truite commune a été modifiée par des activités anthropiques, comme la fragmentation et les introductions ou repeuplements pour des intérêts économiques et sportifs. Diverses populations de truites communes ont su s'implanter après introduction de populations résidentes ou marines, notamment à Mexico, en Jamaïque, Colombie, aux États-Unis, en Ouganda, Equateur, au Japon, en Australie, Nouvelle-Zélande, et aux Iles Kerguelen (Baglinière 1999) (Figure 3).

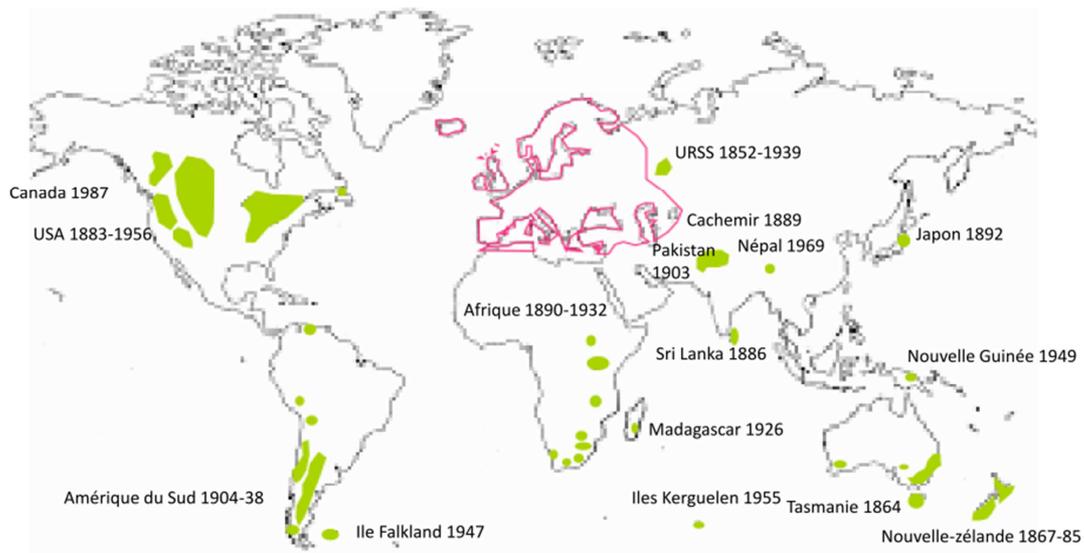


Figure 3 Aire de répartition mondiale de la truite commune (*Salmo trutta* L.), en rose son origine natale et en vert les sites des différentes introductions, d'après Arrowsmith et Pentelow (1965), Frost Brown (1967), MacCrimmon et Marshall (1968), MacCrimmon et al. (1970) Lesel et al. (1971), Hardy (1972), Bœuf (1986) et Dumont Mongeau (1989) reproduit à partir de (Baglinière 1999).

Concernant les exigences écologiques, la truite commune a besoin d'une température de croissance inférieure à 20°C (Elliott 2000). Les eaux où elle se développe doivent être de bonne qualité, avec un pH proche de la neutralité, des vitesses de courant modérées à importantes et un bon niveau d'oxygénation (Baglinière et al. 1991). Son habitat doit également comporter des graviers grossiers et des caches (Baglinière *et al.* 1991; Champigneulle & Cachera 2003). Au vu des exigences écologiques de la truite commune citées ci-dessus, les scientifiques sont capables de donner une indication de la qualité de l'environnement et de traduire l'impact anthropique sur un réseau hydrographique. Elle est considérée de ce fait par les scientifiques comme un indicateur de la qualité des bassins versants qui sont soumis à de fortes pressions anthropiques comme le changement climatique et l'urbanisation (espèce parapluie, Hitt & Frissell 2004; Rhodes *et al.* 2007).

II-1.2 Cycle de vie de la truite commune

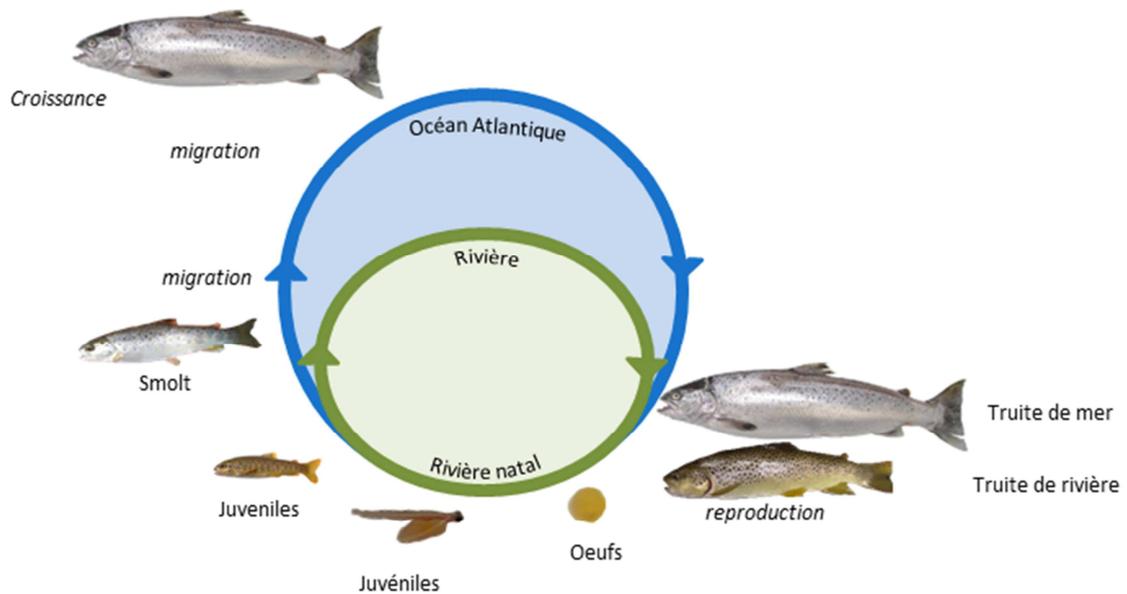


Figure 4 Cycle de vie de *S. trutta* (d'après Bagliniere et al. 1991)

Les écotypes truites de mer et truites de rivières ont un cycle biologique commun (Figure 4):



Figure 5 : œuf de truites (© INRA Elorri Arevalo 2015)

La période de reproduction ou période de fraie de la truite commune a lieu principalement entre novembre et janvier, en eau douce, dans les affluents et les têtes de bassins versants, plus précisément dans des habitats à fort courant, à graviers grossiers, et peu profonds (Scott & Irvine 2000; Armstrong et al. 2003). L'âge de la première reproduction est atteint à 2 et 3 ans sous nos latitudes.

Après avoir choisi leur site de ponte, les femelles déposent leurs œufs, fécondés par un ou plusieurs mâles, dans une cavité préalablement creusée qu'elles recouvrent de graviers (Ball 1953). Cette opération est répétée plusieurs fois sur plusieurs sites de ponte sur une période allant de quelques heures à quelques jours (Klemetsen et al. 2003). Pendant la phase embryonnaire, le développement des œufs et des alevins se réalise sous graviers à partir des réserves vitellines (Killeen et al. 1999) (Figure 5 et Figure 6).

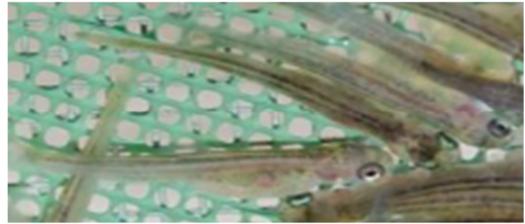


Figure 6: Alevins de truite (© INRA Stéphane Glise 2012)

Une fois la vésicule vitelline résorbée, les alevins

émergent du gravier et adoptent une alimentation de type opportuniste (insectes) et/ou

piscivore et commencent leur vie en eau libre en dispersant dans le milieu (Elliott 1973; Grey 2001;

Knutsen 2001; Lahti *et al.* 2001) (Figure 7. Ce stade dure

en général de 1 à 2 ans durant lesquels le juvénile peut se disperser au sein du réseau hydrographique, et

effectuer différents allers retours entre la zone de nurseries et le reste du réseau hydrographique. Cela lui

permet de s'imprégner et de mémoriser son environnement natal et familial (Stabell 1984; Courtenay *et al.* 1997).



Figure 7: Juvénile de truite commune (© INRA Joëlle CHAT 2013)

Après leurs deux premières années de vie, les juvéniles peuvent choisir entre deux parcours de vie. Le premier parcours consiste en un cycle de vie passé exclusivement en rivière en devenant une truite résidente (Figure 8).



Figure 8 Truite de rivière (© INRA Joëlle CHAT 2013)

Le second parcours consiste en un passage du milieu lotique au milieu marin pour lequel il sera adapté. Ce passage est rendu possible grâce à un déterminisme génétique et environnemental. En effet, quand le juvénile a atteint une taille suffisante, dès la fin de l'hiver il subit des modifications physiologiques profondes (régulation de la NaK-ATPase entre autre), morphologiques (robe argentée) et comportementales (vie pélagique), appelées smoltification (Jonsson & Jonsson 2011), permettant la métamorphose du juvénile en smolt (Figure 9).



Figure 9 Smolt de truite commune (© APPMA Nivelles-Bastien Sourzat)

La dévalaison de ces smolts a lieu au printemps. Ces individus migrants, ou truite de mer au stade adulte (Figure 10), restent quelques mois à plusieurs années en mer pour croître. Après ce séjour de croissance en mer, les individus migrants reviennent en rivière, souvent leur rivière natale, pour se reproduire. Cet instinct de retour est appelé « homing ». Le géomagnétisme permet à ces individus migrants de se réorienter et de se diriger vers l'embouchure de la rivière (Lohmann *et al.* 2008; Putman *et al.* 2013, 2014a). La mémoire olfactive des milieux traversés et des phéromones dégagés par leurs congénères, développée alors qu'ils étaient juvéniles, joue un rôle primordial dans leur orientation en rivière au stade adulte, en leur permettant de retrouver leur site natal (Stabell 1984; Courtenay *et al.* 1997, 2001; DeBose & Nevitt 2008)

Toutefois la dispersion de truite de mer ou « straying » dans d'autres rivières, à l'échelle interbassins, existe même si des études ont montré que ce phénomène est relativement faible (Hendry *et al.* 2004b; Keefer & Caudill 2014).

Ainsi un nouveau cycle de vie commence.



Figure 10 Truite de mer (© INRA Stéphane Glise 2013)

II-1.3 Migration chez la truite commune

La migration chez la truite commune et plus particulièrement chez son écotype truite de mer est très peu connue (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013). Les connaissances relatives à son comportement migratoire en milieu marin comportent d'importantes lacunes (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013). Pourtant la migration de la truite de mer présente des avantages quant au maintien des populations. Ainsi, le mouvement des individus en mer leur permet d'avoir une meilleure alimentation (Knutsen 2001), et une meilleure maturation avant leur retour sur leurs sites de naissance aux fins de reproduction. Il favorise aussi une meilleure survie de la descendance qui en découle (Olsen *et al.* 2006). En outre ce mouvement permet de connecter des populations physiquement isolées par la mer (Ayllon *et al.* 2006).

Depuis quelques années, la littérature scientifique montre les progrès de la recherche sur la truite de mer et sur sa migration. Les publications traitent des aspects relatifs à l'écologie de la truite de mer (Harris & Milner 2008), à l'impact du climat (Graham & Harrod 2009; Jonsson & Jonsson 2009), aux effets du débit en eau douce (Lobón-Cerviá 2003), à la migration marine et au processus gouvernant l'anadromie (Ruzzante *et al.* 2004). De plus une review de Malcolm *et al.* (2010) met en évidence notre manque de connaissance de la migration de la truite de mer notamment en ce qui concerne les trajectoires de migration, la durée de migration, la profondeur de nage et le comportement des individus en mer.

En ce qui concerne par exemple la migration à l'âge adulte de la truite commune pour les truites résidentes et anadromes, des études ont montré qu'elle était sexe-biaisée, puisqu'en grande proportion les truites migratrices sont des femelles, soit parce que les mâles migrants ont une

forte mortalité en mer ou bien parce que la plupart des truites résidentes chez les populations partiellement migratrices sont des mâles (Klemetsen *et al.* 2003).

D'autre part, quelques études ont fourni certains éléments de réponse sur la durée de migration en mer et la maturation des individus qui semblent varier en fonction de la latitude, mais aussi entre individus originaires d'un même site de naissance. Il semblerait que durant la migration en mer, certaines truites de mer sont sexuellement matures et se reproduisent à l'issue de leur première année en mer tandis que d'autres exigent un ou deux hivers de plus en mer (Berg & Berg 1989; Klemetsen *et al.* 2003).

Certaines études montrent également que la distance parcourue par les truites de mer durant leurs phases migratrices est variable (Malcolm *et al.* 2010; Degerman *et al.* 2012; Aldvén *et al.* 2015). Il semblerait, en effet, que la distance de cette migration puisse être assez courte (<100Km) ou plus longue mais fixe (Malcolm *et al.* 2010; Degerman *et al.* 2012; Aldvén *et al.* 2015). Contrairement au saumon atlantique, qui réalise une longue migration, la truite de mer a tendance à migrer selon une direction qui suivrait les côtes. (Degerman *et al.* 2012; Aldvén *et al.* 2015). En début de migration, après dévalaison en estuaire et en mer, la migration des post-smolts ne semble pas avoir de direction préférentielle due à une recherche de nourriture et une exploration du milieu (Aldvén *et al.* 2015). Mais par la suite la migration semble devenir directionnelle et peut être une migration dirigée vers le nord ou vers le sud (Euzenat *et al.* 1991; Bartel *et al.* 2010; Degerman *et al.* 2012), cette migration unidirectionnelle semble suivre le courant le long des côtes (Aldvén *et al.* 2015).

Concernant la profondeur de nage des individus truite de mer, celle-ci semble être localisée dans la colonne d'eau supérieure (environ 1m) et peut aller jusqu'à 3 mètres de profondeur surtout dans les eaux proches des côtes (Rikardsen *et al.* 2007). Ces profondeurs de nage semblent varier entre le jour et la nuit avec de plus grandes profondeurs de nage le jour (Davidsen *et al.* 2014).

Concernant le comportement reproducteur, certaines études tendraient à montrer que le homing est le plus fréquent, il implique donc un retour sur site de naissance pour la reproduction

comme c'est le cas pour le saumon (Berg & Berg 1987; Carlsson & Nilsson 2000). Néanmoins le straying (mouvement et reproduction) ou le vagabondage des truites de mer existent et peuvent influencer sur les flux de gènes et la dynamique des populations, notamment si les truites de mer migrantes ont accès au site de reproduction et que leur descendance est viable (Degerman *et al.* 2012; Jensen *et al.* 2012). Ce comportement, qui vise à visiter d'autres sites que le site de naissance, semble être plus prépondérant pour les populations localisées dans de petits cours d'eau (Degerman *et al.* 2012). De ces comportements reproducteurs peuvent résulter des flux de gènes asymétriques allant des grandes populations vers les petites populations, ou vice-versa, comme cela a pu être montré chez le saumon atlantique ou la truite commune (Fraser *et al.* 2007; Palstra *et al.* 2007). De plus, cette « directionnalité » des flux de gènes peut être influencée par une dispersion sexe-biaisée comme cela a été montré pour *S. fontinalis* (Fraser *et al.* 2004) ou encore supposé pour la truite commune (Bekkevold *et al.* 2004).

II-1.4 Coût et bénéfice de la migration

Le phénomène de migration n'est pas un acte anodin, son expression au travers de différentes tactiques migratoires engendre des bénéfices mais aussi des coûts (Hendry *et al.* 2004a).

Les aspects négatifs sont en effet nombreux.

L'individu doit tout d'abord subir un changement de physiologie, la smoltification, nécessaire à la migration en mer et à l'installation dans un nouvel environnement (Byrne *et al.* 2004). Ces changements physiologiques sont coûteux en énergie de même que l'est le déplacement en mer. La dépense énergétique due à celui-ci est, en outre, fonction de la distance de migration et s'accroît avec celle-ci (Bohlin *et al.* 2001). Le risque de mortalité s'en trouve donc majoré.

Une fois en mer, la prédation augmente du fait des mammifères et des oiseaux marins (Dieperink *et al.* 2001, 2002), à noter que d'autres prédateurs vivant en eau douce, en aval des bassins versants représentent aussi une menace pour l'individu qui migre (Jepsen *et al.* 1998, 2006). La

survie des migrateurs avant la première reproduction se trouve diminuée et un taux élevé de mortalité des truites de mer en cours de migration a été répertorié (Berg & Jonsson 1990; Aldvén *et al.* 2015).

Malgré ces coûts indéniables, la migration en mer engendre aussi des bénéfices.

Tel est le cas des effets de la migration sur la compétition entre individus laquelle peut naître d'une trop forte densité sur un même territoire et donc d'une disponibilité moindre de nourriture (Olsson *et al.* 2006), que ces individus soient apparentés ou non. La migration est alors l'une des solutions pour diminuer les risques afférents et garantir une meilleure survie et une fitness de l'individu qui disperse mais aussi de ceux qui demeurent résidents qu'ils soient là encore, apparentés ou non.

Il a été montré que chez les salmonidés et plus particulièrement chez la truite commune, les facteurs environnementaux, dont principalement la faible disponibilité en nourriture, engendraient la migration des truites en mer (Olsson *et al.* 2006; Wysujack *et al.* 2009). Il a été tout de même montré que certains individus pouvaient devenir migrants même dans un environnement où il y avait abondance de nourriture, et que donc, la décision de migrer était une réponse plastique influencée par l'opportunité d'augmenter sa croissance (Olsson *et al.* 2006).

La migration vers l'aval des bassins versants et en mer génère également comme bénéfique une meilleure croissance des individus, et engendre un gain de taille de ceux-ci à la première maturité sexuelle (Bagenal 1969; Gross 1998; Olsson *et al.* 2006; Wysujack *et al.* 2009). Dans le cas des femelles, ce gain de taille leur assure une plus grande fécondité avec une augmentation du nombre d'œufs produits. En effet, la fécondité est reliée positivement à la taille chez la truite (Lobón-Cervía *et al.* 1997; Klemetsen *et al.* 2003). Ajoutons à cela que les truites de mer sont avantagées sexuellement par rapport aux truites résidentes car leur descendance survit mieux (Acolas 2008). En plus de produire un plus grand nombre d'œufs, les truites de mer

produisent en effet des œufs plus gros. La taille de ceux-ci est homogène ce qui améliore la survie des juvéniles à la génération suivante (Lobón-Cervía *et al.* 1997; Einum & Fleming 1999; Jonsson & Jonsson 1999; Quinn *et al.* 2004; Fudickar *et al.* 2013). Dans le cas des mâles, l'accroissement de leur taille leur confère un meilleur accès aux femelles lors de la reproduction par rapport aux individus non-migrants généralement plus petits (Fleming 1996; Jacob *et al.* 2007).

La forte densité d'apparentés sur un même territoire a d'autres effets néfastes que la compétition pour la nourriture. Elle accroît la mortalité des embryons ou des juvéniles et entraîne une faiblesse de la valeur sélective des individus en raison de la consanguinité (Chapman *et al.* 2011, 2012). Ces croisements consanguins augmentent en effet le taux d'homozygotie et donc, les risques d'exposition aux allèles récessifs délétères (Frankham 1995, 2003). La migration en mer est donc un moyen pour éviter au moins partiellement ce type de croisements entre apparentés, dans le cas où les individus anadromes dispersent et se fixent dans un autre bassin que leur site natal pour la reproduction (Chapman *et al.* 2011, 2012).

Un autre bénéfice lié à la migration consiste en la capacité à coloniser de nouveaux milieux et à recoloniser des milieux permettant ainsi la résilience de l'espèce. Ce sont la plasticité phénotypique de la truite commune *S.trutta*, la plasticité de son comportement et son adaptation rapide à un nouvel environnement qui rendent ce phénomène possible.

Walker (2006) a effectué un repeuplement dans une tête de bassin versant infranchissable aux migrants marins nommée le Alt Mor du fleuve Findhu Glen Burm en Ecosse. Il a utilisé pour ce faire des alevins de truite de mer capturés dans le cours d'eau principal de ce même fleuve. Vingt ans après cette réintroduction une petite population de truite commune s'est installée. Celle-ci comprenait des mâles et des femelles matures. Ce résultat montre, au gré d'une expérience de repeuplement, que l'expression de la plasticité du comportement et la rapide capacité d'adaptation de *S.trutta* permettent aux individus d'être transplantés et de s'adapter à un nouvel environnement.

D'autres exemples en milieux naturels mettent en évidence que suite à un changement environnemental (pollution, crue) entraînant l'extinction de populations, les milieux touchés peuvent être recolonisés par des individus anadromes de populations voisines. Par exemple Knutsen *et al.* (2001) a révélé qu'à la suite d'une acidification des cours d'eau dans la côte sud de la Norvège, ayant pour conséquence l'extinction des populations de *S.trutta*, les cours d'eau ont été recolonisés par des individus anadromes provenant de deux ou plusieurs populations génétiquement distinctes mais proches géographiquement. Cette recolonisation s'est faite de manière naturelle sans intervention de l'homme.

Beaudou *et al.* (1995) montre également que la rivière côtière Abatesco au centre-est de la Corse a vu décliner sa population de truites *S.trutta* à la suite d'une crue dévastatrice détruisant les habitats et la végétation. Les conséquences de cette catastrophe naturelle sur les populations ont été limitées grâce à la recolonisation du milieu par des individus anadromes de populations voisines évoluant dans des affluents qui ont mieux résisté à la crue. De même Hansen & Mensberg (1996) révèlent que l'affluent de la rivière Fiskbæk et la partie amont de la rivière Odder dans le réseau hydrographique du Jutland au Danemark ont été recolonisés par des individus migrants des populations voisines à la suite d'une pollution entraînant l'extinction des populations de *S.trutta* en place.

Ce phénomène de recolonisation peut se faire aussi à partir de migrants provenant de bassins plus lointains. Schreiber & Diefenbach (2005) indiquent à ce titre que les truites de mer du bassin de l'Elbe peuvent avoir récemment fondé la population de truites de mer du bassin du Rhin absente ou rare en raison d'une surexploitation de celle-ci et de la dégradation des habitats.

Enfin on peut noter que certains individus truites de mer ont colonisé de nombreux cours d'eaux des îles Kerguelen et s'y sont parfaitement adaptés suite à plusieurs introductions d'individus *S.trutta* sur l'île, (Davaine *et al.* 1997; Launey *et al.* 2010; Labonne *et al.* 2013).

II-1.5 Mécanisme qui détermine et induit la migration

Chez les salmonidés, le déterminisme de la migration semble provenir de l'interaction entre facteurs génétiques et environnementaux. On suppose en effet que les tactiques migratoires au sein d'une population dépendent de phénomènes liés.

On sait, chez les salmonidés et plus particulièrement chez la truite commune, que le comportement migratoire peut être favorisé en situation de forte densité afin de limiter la compétition spatiale et trophique entre individus d'une même fratrie (Maki-Petäys *et al.* 1997; Brännäs *et al.* 2003). Cette situation de densité dépendance existe également dans le cas où l'on a une diminution de la qualité de l'habitat (Kaitala *et al.* 1993). Cependant la relation entre densité et dispersion a été peu explorée hormis pour les juvéniles (Ims & Andreassen 2005; Grant *et al.* 2011).

La migration peut être favorisée dans un système de fréquence dépendance notamment quand une tactique donnée devient trop fréquente par rapport à une autre et entraîne un désavantage pour la population (Lundberg 1988; Hendry *et al.* 2004a). Ceci peut se produire dans le cas d'individus migrants ou non-migrants qui utilisent un comportement reproducteur qui aura une meilleure fitness d'autant qu'il sera rare (Fleming 1996; Hendry *et al.* 2004a; Dodson *et al.* 2013). Il est en effet montré qu'en fonction de l'altitude et de la latitude la proportion d'individus migrants ou résidents varie. Ceci en réponse à l'instabilité de l'environnement qui engendre la mortalité et donc une réduction de la fitness d'un des deux phénotypes (Dodson *et al.* 2013). Par exemple à haute latitude la présence d'individus anadromes est supérieure à celle des résidents car ils ont une meilleure fitness. Leur survie est plus importante car ils grossissent plus et supportent donc mieux les hivers que les individus résidents. En outre, ils sont moins victimes des prédateurs. A haute altitude ce sont les individus résidents qui sont majoritaires car leur succès reproducteur est plus grand. Ils ont donc une meilleure fitness par rapport aux individus migrants dont le phénotype diminue en raison d'une faible survie. Celle-ci s'explique par le coût énergétique du retour en rivière pour se reproduire et atteindre les sites de fraies situés en

haute altitude où le débit de l'eau est plus faible (Dodson *et al.* 2013). La plasticité du comportement migratoire permet donc de garantir l'adaptabilité et la résilience de l'espèce face à l'instabilité de l'environnement.

La migration peut dépendre du statut ou de la condition d'un individu à un instant *t*, comme sa taille, son rang social ou son état physiologique (Økland *et al.* 1993; Hendry *et al.* 2004a). Dans le cas de la taille, des études suggèrent chez la truite deux choix possibles pour un individu dont la croissance devient limitante dans la niche qu'il occupe (taille maximale atteinte pour la niche en question, ou taille trop faible pour la survie et le succès reproducteur de l'individu). Soit l'individu mature sur place, soit il se déplace pour trouver une nouvelle source de nourriture ou un nouvel environnement comme la mer pour augmenter sa taille et donc augmenter son succès reproducteur. Ainsi la migration agit sur la taille et la croissance positivement ou négativement, et influence la maturation et le succès reproducteur (Nislund 1993; Bohlin *et al.* 1993, 1997).

La disponibilité en nourriture en agissant sur la croissance peut influencer de manière positive ou négative sur la migration (Olsson *et al.* 2006; Wysujack *et al.* 2009).

Il semble que la migration réponde également à un déterminisme génétique (Nislund 1993). Ce facteur génétique influence de manière importante les populations à devenir des populations migratrices plutôt que des populations résidentes strictes (Nislund 1993). En effet des études récentes, utilisant des approches de génomiques, montrent la présence au sein du génome de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), des marqueurs associés au comportement migratoire et à la smoltification (Martínez *et al.* 2011; Hecht *et al.* 2012, 2013). Ces études sous-entendraient que le caractère migratoire de ces espèces n'est pas dû à un gène en particulier, mais à un effet combiné de plusieurs marqueurs qui ont de petites fonctions dans le comportement migratoire (Hecht *et al.* 2013). Elles démontrent également que même les populations qui n'ont plus ce comportement migratoire, arborent toujours les variations génétiques associées au comportement migrateur (Hecht *et al.* 2013). Pour autant ce déterminisme seul ne permet pas d'induire la migration. C'est par une action couplée entre un facteur environnemental et le

déterminisme génétique que la migration est induite (Zaugg & Wagner 1973; Narum *et al.* 2008). De plus les deux écotypes ne sont pas de barrière à la reproduction et peuvent se reproduire entre eux, cela a été observé à de rares occasions (Campbell 1977), mais la fréquence à laquelle ce type d'appariement se produit reste inconnu. Il semble pour autant que ce type d'appariement existe bien comme prouvé en situation expérimentale et qu'en outre il produise une descendance viable (Skrochowska 1969a). Au vu de l'absence de différenciation génétique entre truite de mer et truite résidente d'un même bassin, on peut supposer que ces deux formes constituent une population panmictique et qu'elles ont le potentiel de produire les deux écotypes en proportion plus ou moins égales (Hindar *et al.* 1991; Charles *et al.* 2006).

La migration peut être également induite par un effet maternel, dans le cas où seuls des individus anadromes peuvent engendrer des individus anadromes. Néanmoins Zimmerman *et al.* (2009) montre dans son étude sur *Oncorhynchus mykiss* que chacun des écotypes peut engendrer des individus anadromes, pour autant leur contribution varie en fonction de leur localisation.

II-1.6 Mécanisme impliqué dans la migration

Les salmonidés, comme tous les animaux migrants, ont besoin d'une « carte » pour se rendre d'un endroit à un autre, c'est-à-dire qu'ils doivent savoir où aller, mais ils ont besoin aussi d'une « boussole », c'est-à-dire qu'ils doivent repérer des indices environnementaux leur permettant de guider leur parcours.

Le géomagnétisme répond à ces besoins. De grandes espèces migratrices, telles que les oiseaux semblent avoir la capacité de percevoir le géomagnétisme et de l'utiliser pour s'orienter (Lohmann *et al.* 2008). Il permet aux individus qui sont capables de l'utiliser, d'établir ou d'ajuster un cap puis de le suivre. Les poissons et notamment les salmonidés semblent percevoir, enregistrer et utiliser des repères géomagnétiques pour guider leur parcours durant la migration (Bracis & Anderson 2012; Putman *et al.* 2013, 2014a; b). Les organes impliqués dans la

détection du magnétisme sont très peu ou mal connus. Il semblerait que les salmonidés utilisent des éléments magnétiques qui varient selon les isolignes pour s'orienter et adapter leur trajectoire vers leurs bassins de naissance. Les truites de mer, et autres salmonidés, mémorisent ces éléments magnétiques pour pouvoir revenir le long des côtes jusqu'à l'embouchure de la rivière natale pour la reproduction. Cette mémorisation se réalise avant de se diriger sur leur site de nourrissage (Lohmann *et al.* 2008). Il semblerait que les salmonidés n'utilisent ce géomagnétisme qu'en mer, cela leur permet de revenir près des côtes au moment de la reproduction, de réemprunter leurs couloirs de migration et de retrouver l'embouchure de leur rivière natale (Putman *et al.* 2013).

Une fois à l'embouchure, les truites de mer comme tous les autres salmonidés, utilisent leur mémoire olfactive pour retourner sur leur site de naissance (Stabell 1984; Gardiner *et al.* 2015). Celle-ci a été développée et entraînée durant la phase juvénile avec différents allers retours entre les cours d'eau et le nid pour enregistrer l'odeur des phéromones de la fratrie, les odeurs du site de naissance (Stabell 1984; Courtenay *et al.* 1997, 2001; DeBose & Nevitt 2008). Cette mémoire a enregistré également toutes les odeurs des milieux traversés au moment de la dévalaison et du départ en mer. La truite de mer avant de rentrer en rivière, se meut dans la colonne d'eau pour détecter l'odeur de son site natal qui y est stratifiée (Westerberg 1984; McDowall 2001; DeBose & Nevitt 2008; Keefer & Caudill 2014). En effet les éléments chimiques enregistrés par l'individu, peuvent se disperser sur de longues distances, ce qui lui permet de les détecter à l'embouchure de la rivière (Lohmann *et al.* 2008). Une fois trouvée, la truite de mer reste dans la zone identifiée de la colonne d'eau et remonte en rivière jusqu'au site de naissance.

II-2 STRUCTURATION DES POPULATIONS DE TRUITE COMMUNE

II-2.1 Le paysage structure complexe-conséquences sur la structuration des populations

Tous les éléments paysagers et patches d'habitats peuvent influencer le mouvement des individus et donc impacter la connectivité et la structuration des populations (Manel & Holderegger 2013). En tant qu'élément complexe du paysage, l'hydrosystème a les mêmes effets (Clark *et al.* 2008; Horreo *et al.* 2011; Ozerov *et al.* 2012).

Dans chacun d'eux, le paysage et la dynamique varient selon la composition des patches d'habitats, la géologie et la configuration des rivières, laquelle est variable au gré de la modification des débits (Malard *et al.* 2002). Ces variations permettent la formation de « zones » avec des frontières au sein desquelles divers échanges ont lieu avec une perméabilité différente aux flux générés. Ceci engendre des différenciations dans l'abondance et la distribution des organismes selon leurs besoins et préférences (Armstrong *et al.* 2003; Selkoe *et al.* 2015).

Au sein de l'hydrosystème, le réseau hydrographique, appelé plus couramment bassin hydrographique est une force importante dans la structuration génétique de nombreuses espèces aquatiques en raison de sa structuration complexe et de sa dynamique (flux d'énergie, d'organismes) laquelle fait varier les ressources et les habitats (Hughes *et al.* 2009). La structure du bassin hydrographique en lui-même affecte la connectivité d'une population d'un animal aquatique. En effet, la position d'une population dans ce système dendritique peut la rendre plus ou moins isolée des autres populations de ce bassin, selon par exemple si elle se trouve en tête de bassin versant qui est difficile d'accès, ou sur un segment de rivière restreint (Hughes *et al.* 2009). Une étude de génétique du paysage réalisée sur la truite commune par Griffiths *et al.* (2009) montre que la distance géographique elle-même peut influencer la connectivité entre

population, et que plus les populations sont proches géographiquement, plus elles sont proches génétiquement. D'autres travaux ciblant l'impact des éléments environnementaux sur la structuration des populations, et en particulier ceux de Vincent *et al.* (2013) sur le saumon atlantique indiquent que, plus que la distance géographique, ce sont des facteurs environnementaux tels que le climat (température-précipitation) ou des caractéristiques géologiques qui influencent la structuration des populations. Ceci a été avancé par certaines études en génétique des populations qui expliquent qu'il peut y avoir un isolement géographique et malgré tout une proximité génétique entre populations (Waters & Wallis 2000). Ajoutons à cela que des phénomènes tels que les captures de rivières, peuvent influencer la structuration des populations en connectant des populations géographiquement isolées et en permettant l'échange d'individus (BurrIDGE *et al.* 2006, 2007). La structuration génétique du Galaxia commun (*Galaxia vulgaris*) en Nouvelle-Zélande (Waters & Wallis 2000), ou celle du Chabot commun (*Cottus gobio*) à travers les Alpes (Hänfling & Brandl 1998) ont été partiellement expliquées dans ces études par la capture de rivières. La même hypothèse a été avancée, pour expliquer une partie de la structuration génétique de la truite fardée (*Onchorhynchus clarkii*) en Colombie-Britannique au Canada (Taylor *et al.* 2003), mais elle s'est avérée peu probable. L'environnement peut, au sein même d'une population, hiérarchiser et influencer la distribution spatiale des individus selon leur stade de vie et donc avoir un impact sur la structuration de la population. Beaucoup d'organismes aquatiques utilisent des habitats spécifiques durant les différentes saisons et à des stades de vie différents (Selkoe *et al.* 2015). Par exemple, la truite commune va se déplacer au sein du système hydrographique, tout au long de son histoire et va se répartir différemment dans les cours d'eau, en fonction de ses besoins en nourriture, de la température optimale de l'eau, des caches, du substrat, du courant, de la profondeur, de l'oxygénation. On peut ainsi selon le stade de vie, et les préférences environnementales associées, différencier des habitats tels que la frayère, la nurserie, le site de croissance des alevins « summer rearing », l'hivernage en mer ou en rivière et le retour de migration pour la reproduction (Armstrong *et al.* 2003). Duong *et al.* 2011 précise même que pour les espèces anadromes, les frayères sont souvent distantes des habitats exigés pour la croissance des juvéniles, qui eux-mêmes sont

différents des aires occupées par les adultes. Ainsi nous avons une distribution spatiale différente selon les stades de vie de *S.trutta*, en fonction de la colonne d'eau et du cours d'eau lui-même, de la latitude ou l'altitude.

Armstrong *et al.* 2003 et Klemetsen *et al.* (2003) expliquent les particularités des différents habitats utilisés :

- Le moment de la reproduction, et la durée de présence des adultes sur le site de frayère dépend de la latitude et de l'altitude. Plus ces sites se trouvent dans des aires de hautes latitudes et altitudes, plus la reproduction se fera tôt et sur une courte période, ceci à cause de la température basse de l'eau qui limite l'activité des adultes et va de ce fait prolonger le temps d'incubation des œufs. Les truites résidentes et anadromes semblent utiliser les têtes de bassins versants pour se reproduire. Les frayères utilisées par la truite peuvent se situer dans des cours d'eau restreints (50cm de large), elles sont composées de graviers, avec peu de fine, dans lesquels les œufs sont enfouis sous plusieurs centimètres. Cette profondeur influence le taux de développement (la croissance) des œufs en raison de la variation de température, et entraîne la perte de certains œufs par asphyxie, lors des crues ou des décrues (Crisp 1996). Ces frayères doivent avoir une importante concentration d'oxygène dissous, essentielle pour la survie à l'émergence des alevins.

-L'émergence apparaît comme une période critique pour la dynamique des populations de *S.trutta*, puisque les alevins après être sortis du gravier, vont s'éloigner du nid. La plupart dévalent avec le courant tout en restant à proximité et même si certains restent dans l'aire de naissance, ceci permet l'optimisation de l'habitat et de la nourriture. L'habitat utilisé durant cette phase, la nurserie, le sera également par les juvéniles durant leur premier été après émergence. En général cette première aire de croissance est caractérisée par des courants faibles (0 à 20 cm.s⁻¹ de vitesse), les individus au fur et à mesure de leur croissance vont utiliser des courants de plus en plus forts. Ces aires sont composées d'un substrat homogène de graviers grossiers (50 à 70mm de diamètre) ou d'un substrat de graviers avec des tailles de grains

différents (10 à 20 et 30-90mm de diamètre) qui permet d'avoir des caches disponibles pour les alevins et une meilleure disponibilité de la nourriture. De même durant cette phase, la végétation aquatique est importante et l'aire de croissance doit être composée d'au moins 80 à 100% de végétation dans laquelle les alevins peuvent se protéger.

-Après cette phase de croissance, les juvéniles quittent la nurserie durant l'automne et le printemps suivant l'émergence pour croître ou peuvent continuer à résider dans la nurserie. Cependant selon la croissance des individus, les habitats peuvent différer. Les juvéniles, pour croître peuvent soit migrer de leur rivière natale à une large rivière, soit ils peuvent se déplacer de l'estuaire jusqu'en mer puis retourner en rivière pour se reproduire ou hiverner. Ces habitats sont en général caractérisés par un faible courant $<20\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ et une profondeur supérieure à 50cm, le substrat est d'une granulométrie moyenne (8 à 128mm) à grossière $>128\text{mm}$. L'habitat doit être recouvert au maximum à 50% par de la végétation pour éviter la prédation. La température de ces habitats est importante et ne doit pas excéder 19.5°C , pour la croissance (température optimale 13.1°C) sinon les truites adultes cessent de s'alimenter. La mortalité commence à une température de 25°C .

-l'habitat d'hivernage est utilisé par les juvéniles de truite commune durant l'hiver où leur activité et donc leur croissance décroît de même que la température baisse. Durant cette période les individus se réfugient dans le substrat à gravier grossier (6.4-51.2cm de diamètre) ou, dans de rares cas dans la végétation, dans la journée où ils sont peut actifs.

-Durant le retour en rivière les truites adultes ont besoin de caches pour la reproduction comme les roches, les avancées de berges ou de fosses pour se protéger des prédateurs et de la lumière. Le taux de retour de migration semble varier selon la température de l'eau, avec une augmentation des retours lorsque celle-ci augmente.

La disponibilité de ces patchs d'habitats s'avère donc essentielle pour la dynamique des populations de truite commune, car détermine la capacité d'accueil du milieu et la compétition plus ou moins forte inter ou intra-spécifique (Armstrong *et al.* 2003; Jonsson & Jonsson 2011).

Comme l'ont révélé Lobón-Cerviá (2003) et Lobón-cerviá & Rincón (2004) dans une étude réalisée dans le nord-ouest du bassin espagnol, le recrutement, la croissance et la survie des individus émergents d'une cohorte de truite commune *S. trutta* sur les aires de croissance sont fonction du débit au printemps en particulier au mois de Mars. L'étude de Lobón-cerviá & Rincón (2004) précise également, qu'en plus du débit, la morphologie de la rivière peut influencer le recrutement des juvéniles qui sera spécifique au site concerné.

De plus les fluctuations dans la disponibilité et la qualité de l'habitat et les événements de crues et décrues peuvent résulter en flux de gènes épisodiques pouvant altérer la diversité génétique et la taille des populations en particulier pour des bassins isolés.

II-2.2 Les activités anthropiques – conséquences sur la structuration des populations et leur maintien

En eau douce, la construction de barrages pour améliorer la navigation, l'irrigation des cultures, éviter les crues, permettre la production d'électricité (Bednarek 2001; Marmulla 2001) ont considérablement fragmenté le paysage et restreint les conditions de « franchissabilité » des cours d'eau des truites, que ce soit pour leur dévalaison au stade juvénile et adulte, ou pour la montaison au moment de la reproduction (Hall et al. 2011; Hansen et al. 2014). A la montaison la franchissabilité des barrages peut être impossible. D'ailleurs l'étude de Walker (2006) montre qu'en repeuplant le Alt Mor du fleuve Findhu Glen Burm en Ecosse, réputé infranchissable, par des alevins issus de la reproduction de truite de mer *Salmo trutta* en aval du fleuve, le rétablissement d'une population qui n'existait plus a été rendu possible et met donc en évidence l'effet négatif des barrages sur la franchissabilité des cours d'eau par les individus migrants. D'ailleurs l'étude de Perrier *et al.* (2014) sur le saumon atlantique indique que la restauration de la libre circulation des migrateurs marins en équipant les barrages avec des dispositifs de franchissement adaptés, permet une recolonisation des sites situés en amont. Ces édifices impactent également, de manière plus indirecte, les populations de truites communes, en faisant

varier la dynamique des cours d'eau, ce qui va modifier la circulation des sédiments et engendrer le cas échéant, le colmatage de certains sites de fraie par exemple.

De même, les pollutions industrielles, urbaines, et agricoles entraînent des modifications de la structuration des populations de truites communes, car elles impactent des stades de vie notamment la survie et la croissance des juvéniles et adultes en eau douce (Linde *et al.* 1996, 1998; Persat & Eppe 1997; Olsvik *et al.* 2001; Durrant *et al.* 2011). Les études de Linde *et al.* (1996) et Linde *et al.* (1998) révèlent que la truite commune peut accumuler du cuivre dans le foie avec l'âge. Mais elle peut également accumuler du plomb et du cadmium à de jeunes stades, cette bioaccumulation est cependant plus difficile à mettre en évidence, car elle entraîne la mort des individus. Les auteurs expliquent également que l'accumulation de ces polluants peut réduire le taux de croissance des individus sur les sites fortement contaminés. Durrant *et al.* (2011) quant à eux ont montré que lorsque les cours d'eau sont pollués par du cuivre et du zinc avec un gradient de concentration de la pollution allant de peu pollué à extrêmement pollué, le trait de tolérance au métal exprimé par la truite commune peut représenter un important facteur agissant sur la diversité génétique. Ils ont en effet révélé que dans la rivière Hayle du sud-ouest de l'Angleterre, les populations qui n'étaient pas soumises à la pollution étaient génétiquement différentes et n'avaient pas de flux de gènes avec les populations contaminées. Une autre étude réalisée en Norvège a mis en évidence que la pollution des cours d'eau par des métaux, pouvait entraîner l'acidification des cours d'eau et par la suite le déclin et même l'extinction des populations de truite commune (Henriksen *et al.* 1989).

Les pêches professionnelles et de loisir, en rivière comme en mer en surexploitant les populations de truites communes et en sélectionnant par la taille les individus capturés sont susceptibles de réduire les effectifs de façon dramatique et d'entraîner des modifications dans la composition des populations. Concernant la pêche professionnelle, Evans (1995) révèle que la taille des filets utilisés pour la capture des truites de mer influence la taille des individus capturés et peut donc impacter les populations en place car les individus se trouvent sélectionnés selon leur taille et leur âge. Selon lui, les plus petits filets (maille de 50 mm) utilisés capturent des

truites de mer d'une taille de 210mm, tandis que les filets les plus grands (maille de 102 mm) sélectionnent des individus au-dessus de 400mm. En regardant l'âge des individus capturés avec ces filets, il a constaté que les truites de mer capturées sont des individus ayant passé plus d'un an en mer comportant plusieurs marques de fraie. Ce résultat est corroboré par Kallio-Nyberg *et al.* (2007) qui montre que les truites de mer capturées aux filets sont les individus les plus grands et les plus larges. Il indique également que les petites dimensions de mailles de filets diminuent l'âge de recrutement des truites de mers capturées, et provoquent une augmentation de leur mortalité après leur première migration, ainsi elles sont pêchées de plus en plus jeunes. Niksirat & Abdoli (2009) dans leur étude sur la truite de mer dans le sud du bassin de la Mer Caspienne, soulignent que le déclin des populations s'explique par une diminution de la taille et de la fécondité des populations par l'action combinée d'un changement de température et d'une mortalité accrue due à la pêche des individus les plus gros.

La pêche professionnelle, et particulièrement celle au filet, semble ainsi causer une diminution de la taille des populations et mener à leur extinction. Les effets de cette pratique ont été observés par Syrjänen & Valkeajärvi (2010) qui font le constat que la mortalité des truites sauvages dans le Lake Inarijärvi et ses affluents en Finlande est importante à cause d'une pêche annuelle au filet pouvant s'élever à 20 tonnes de poissons capturés durant la migration. Ils supposent un lien de causalité entre cette pratique de pêche et la mortalité importante des populations observées, sans doute en raison d'une faible production d'œufs, d'un faible nombre d'individus migrants reproducteurs ou parce que les individus migrants sont de faible taille et n'ont pas atteint la maturité sexuelle.

Cooke & Cowx (2006) mettent en évidence les conséquences de la pêche professionnelle en mer, qui, par la capture accidentelle d'individus concoure au déclin des populations de poissons. Ce phénomène de capture accidentelle d'individus migrants est bien connu chez les salmonidés et augmente chaque année, selon les comptages dans la mer de Bering près des îles Aléoutiennes, 5 000 saumons quinnats (*Oncorhynchus tshawytscha*) furent ainsi capturés accidentellement en 2000 alors qu'en 2007 le nombre s'élevait à 121, 000 (Pellet & Geiger 2009).

Concernant la pêche de loisir, Cooke & Cowx (2004, 2006) indiquent que celle-ci est une des causes majeures du déclin des stocks de poissons au même titre que la pêche commerciale. Dans le cas de la truite commune, ce sont les truites de rivières qui sont la cible principale de la pêche récréative, pour autant cela peut impacter la structuration des populations et la production de truites de mer en cas de surexploitation. Les effets délétères de la pêche récréative se trouvent majorés par l'augmentation du nombre de participants dont l'engouement pour ce loisir s'étend sur toute la surface du globe. L'impact de la pêche de loisir et plus particulièrement de la pêche à la ligne a notamment été montré chez la truite commune dans le centre de l'Espagne. Cette activité a eu pour effets une diminution de la densité d'individus et de la production d'œufs (Almodóvar & Nicola 2004). Selon Cooke & Cowx (2006) le relâcher de poisson après capture, en anglais « no-kill », couramment pratiqué dans la pêche de loisir peut avoir un effet néfaste sur les populations sauvages, en raison des dommages créés à l'individu au moment de la capture, dommages pouvant aller jusqu'à la mort. Cet impact négatif reste difficile à évaluer, puisque le taux de mortalité des poissons liés à ce type de pratique est malheureusement inconnu.

Enfin les changements climatiques peuvent avoir des conséquences importantes sur la croissance, la distribution et la survie de la truite commune en rivière comme en mer du fait d'une variation des températures de l'eau (Hari *et al.* 2006; Jonsson & Jonsson 2009). Le changement climatique et en particulier le changement de température, peut avoir un impact sur la croissance des salmonidés, sur l'âge et la taille des individus à la smoltification. Cela influe sur la période de reproduction, le temps d'incubation des œufs, l'émergence des alevins (Jonsson & Jonsson 2009). Il est supposé également que l'âge à la première maturité, la longévité et la fécondité diminuent si la température augmente, tandis que la taille des œufs va, quant à elle, augmenter (Jonsson & Jonsson 2009). Le débit lui, peut influencer la migration et particulièrement le taux de retour des individus migrants pour la reproduction. Les crues et décrues extrêmes, ainsi que les variations de température peuvent jouer sur la survie des individus. Ceci laisse supposer un mouvement vers le nord et à de plus hautes altitudes des salmonidés et une extinction des populations au sud (Jonsson & Jonsson 2009). Hari *et al.* (2006)

stipule de la même manière que l'augmentation des températures de l'eau des rivières ou des bassins due au réchauffement climatique, provoque chez les populations de truites communes une migration vers l'amont dans un habitat où la température est plus adéquate. Cette étude indique également que dans le cas où les habitats en haute altitude sont infranchissables et empêchent la migration des populations, une réduction de l'habitat en basse altitude s'opère en fonction des changements thermiques impliquant un déclin des populations.

D'autres actions anthropiques plus en rapport avec des actions de gestion et de conservation sont abordées dans la section suivante.

II-2.3 Gestion des populations

La gestion des populations de truite commune *Salmo trutta L.* s'avère complexe et nécessite des gestionnaires une bonne connaissance des deux écotypes existants, de leur rôle respectif dans la dynamique des populations, mais aussi des histoires de vie caractéristiques différentes qui pourront être rencontrées, lesquelles vont de la résidence stricte à l'anadromie. Elle l'est également au vu des difficultés liées à l'évaluation de la dynamique et du statut des populations. Les facteurs contraignant les populations (pêche professionnelle et de loisir, barrages, épidémies, parasites) étant différents selon les pays et les régions, les statuts des populations, les stratégies de gestion et de conservation mises en œuvre varient également.

Le plan gestion des populations de truites communes et autres poissons migrateurs passe donc par les actions suivantes : réglementation de la pêche professionnelle et sportive, repeuplement et transport de reproducteurs, restauration des habitats, mesures utiles à la reproduction, au développement, et à la restauration de la libre circulation.

Gestion de la pêche professionnelle et sportive

La truite commune revêt une importance sociétale et économique. La truite de mer est la cible de la pêche professionnelle en estuaire, tandis que la truite résidente est plutôt la cible de la pêche sportive comme la pêche à la ligne. Cependant l'importance économique de la truite commune est souvent sous-évaluée, car ne sont prises en compte que les captures qui ont été déclarées. Les captures involontaires par la pêche professionnelle en mer ou par la pêche sportive en rivières ne le sont pas officiellement et ne sont donc pas comptabilisées. De plus une part des truites de mer est intégrée dans le comptage du saumon atlantique car reconnues comme tel (Elliott 1989; International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013).

Même si, au contraire du saumon atlantique, la truite commune n'est pas considérée comme une espèce en déclin, ses populations peuvent tout de même être affectées par une surexploitation des individus par la pêche professionnelle au filet. Cette surexploitation peut entraîner une évolution de la structure des populations, du fait d'une sélection des individus par la taille, ou d'une réduction trop importante des individus entraînant leur déclin comme nous avons pu le présenter dans la section 1-3.2.

Pour pallier à la surexploitation de la truite commune par la pêche professionnelle et sportive, une réglementation du niveau régional jusqu'au niveau international a été mise en place.

A l'international, les pêches professionnelles et sportives sont règlementées par différentes actions visant à réguler leurs pratiques. Ces règlements sont régis par l'organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture FAO. Ils sont complétés par des réglementations nationales et régionales (Pinkerton 1994; Cooke & Cowx 2006). Ces actions consistent notamment :

- en la création de zones protégées (comme les frayères ou les zones de croissance des juvéniles)
- en l'instauration de période de fermeture de la pêche durant les périodes de reproduction ou de migration
- en l'établissement de quotas à respecter ou de marquage des individus capturés,
- en l'imposition d'une taille limite des individus capturés correspondant à la taille à la maturité (Cooke & Cowx 2006; International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013)
- en la possession d'une licence de droit de pêche.

Au niveau Européen, la pêche professionnelle relève pour la truite commune comme pour toutes les autres espèces de poissons de la Politique Commune de la Pêche (PCP). Celle-ci établit les règles européennes en matière de gestion des ressources halieutiques et du secteur de la pêche. Cette politique communautaire peut déterminer des quotas ou des taux admissibles de capture (TAC) selon les espèces, et notamment pour les espèces surexploitées et menacées (La direction générale (DG) des affaires maritimes et de la pêche de la Commission européenne).

En ce qui concerne la pêche professionnelle en zone estuarienne, les réglementations appliquées pour la truite de mer sont les mêmes que pour les autres salmonidés comme le saumon atlantique. Par exemple, au Pays de Galles et en Angleterre, la réglementation de la pêche de la truite en estuaire, est celle appliquée pour les saumons et les salmonidés, avec une maille de filets de 100 mm maximum. La taille des individus à capturer n'est pas fixée dans le cas de ces deux pays.

En France, la pêche professionnelle estuarienne exige la possession d'une licence nationale annuelle valide (CMEA). Elle est établie pour une période donnée, et délimite les zones où la pêche est autorisée. De plus les pêcheurs qui utilisent les filets maillants dérivants doivent

posséder sur leur licence la mention de ce droit spécifique. Sur le territoire national toujours, et plus particulièrement dans le Bassin de l'Adour et des cours d'eau côtiers, la pêche professionnelle au filet dérivant n'est autorisée que dans la zone estuarienne et en eaux fluviales. Elle se déroule sur la période de début mars à fin juillet et comporte en mai et juin une période très propice à la capture de truites de mer. Le débarquement des truites de mer capturées en mer est strictement interdit, bien que des captures accidentelles de truite de mer aient lieu (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013). En France, les mailles de filets maillants dérivant les plus larges n'excèdent pas en général 110 à 120mm (étirées) (Michelet 2014).

Au niveau régional ou local du territoire national français, à l'échelle des grands bassins hydrographiques par exemple, le plan de gestion des poissons migrateurs (PLAGEPOMI) peut intégrer d'autres dispositions. Ces dernières peuvent comprendre des actions telles que l'établissement de tailles minimales de capture, la mise en place de quotas de capture, l'instauration de périodes de fermeture de la pêche, mais aussi, des relèves de filets décennaires ou hebdomadaires, des relèves estivales exceptionnelles (Juin-Juillet) de filets. Ces plans peuvent prévoir également une interdiction permanente de pêche, ainsi que des déclarations et des marquages des individus capturés. Ces différentes mesures ont pour but de diminuer la pression de pêche sur les migrateurs (PLAGEPOMI 2008). La pêche professionnelle estuarienne de la truite de mer est soumise aux mêmes règlements que ceux mis en place pour diminuer la pression de pêche sur le saumon (PLAGEPOMI 2008).

Les résultats d'études génétiques réalisées régulièrement permettent de mettre en place des mesures de gestion pour palier à un éventuel impact des pêches professionnelles et récréatives sur la structuration génétique des populations, comme par exemple les études réalisées dans les Iles Britanniques (Youngson *et al.* 2003), en Irlande (Ensing *et al.* 2013), en Finlande (Swatdipong *et al.* 2013), ou encore en Norvège (Knutsen *et al.* 2001). Les résultats que ces études apportent permettent de s'assurer que la pêche professionnelle ne sélectionne pas un type d'individu

particulier dans la population, que cela n'interfère pas dans les flux de gènes entre populations, mais aussi que la pêche n'impacte pas une population en particulier. Les résultats apportés par les études génétiques offrent donc la perspective de pouvoir protéger, sauvegarder et maintenir des petites populations ou des populations en déclin du fait de la pratique de la pêche.

La gestion des populations sauvages, et notamment l'utilisation du repeuplement ou du transport de reproducteurs, ainsi que l'introduction d'espèces non-natives ont été utilisées pour augmenter le nombre d'individus dans les rivières dépeuplées et ainsi développer la pêche récréative (Léger 1932).

De nombreux repeuplements ont été et sont encore effectués en Europe, pour maintenir et soutenir les populations sauvages de truites communes. Ils utilisent en général pour ce faire, des individus élevés en pisciculture. Il est estimé qu'entre 1 et 4 millions d'individus issus de piscicultures sont relâchés annuellement dans les cours d'eau à l'échelle européenne et que globalement 40 millions d'individus issus de piscicultures ou non sont relâchés à l'échelle Européenne et mondiale (Cooke & Cowx 2006; Ferguson 2007). En ce qui concerne la truite commune, cette pratique a commencé au siècle dernier pour pallier la réduction des effectifs liée aux activités anthropiques. Les études scientifiques de l'impact de ces repeuplements sur les populations sauvages montrent en général un impact plus faible qu'escompté des alevinages contemporains sur la structuration de certaines populations. Ferguson (2006) explique que dans la plupart des cas de repeuplement important étudiés en Europe (Danemark, France, Espagne), il n'y a pas d'introgession des gènes domestiques détectée dans les populations sauvages ou à une faible fréquence (<5%). Cependant il note également que dans certaines populations le taux d'introgession est plus élevé (de 50 à 80% d'introgession), avec parfois des populations d'origine totalement domestique, attestant du meilleur succès de l'activité de repeuplement. Ceci est corroboré par Garcia-Marin *et al.* (1999) qui montre pour les populations de truites communes en Espagne, qu'en moyenne 11.4% d'allèles domestiques seulement (dans le cas de l'étude l'allèle LDH-C*90 allèle) est présent dans les populations sauvages, ce qui semble suggérer aux auteurs que la plupart des repeuplements effectués sont infructueux. Cette étude

précise néanmoins que le taux et le succès d'introgression varie en fonction des rivières entre 0 et 100. En Espagne toujours, dans le bassin du Duero, Almodovar *et al.* (2001), souligne que la moyenne d'introgression estimée varie entre 0 et 22% entre populations (moyenne de 3%), montrant le faible succès de l'activité de repeuplement dans les populations sauvages. Cette faible contribution du repeuplement est également démontrée pour les populations de truites de la lignée atlantique au Portugal (Antunes *et al.* 2001). En France, l'étude de Poteaux *et al.* (2001) utilisant comme marqueur des allozymes, l'ADN mitochondrial et les microsatellites montre des taux d'introgression variables dans les populations de truite commune. Ces taux sont compris entre 19 et 25% pour la rivière de Sorgue et entre 23 et 43% pour la rivière de l'Orbe. De même les études génétiques menées sur le bassin méditerranéen français, utilisant des allozymes pour marqueurs, montrent des taux d'introgression allant de 0 à 40% avec une reproduction apparente des individus méditerranéens sauvages et domestiques pour l'étude de Barbat-Leterrier *et al.* (1989). Pour l'étude de Berrebi *et al.* (2000) ces taux d'introgression des gènes domestiques varient de 0 à 70%. L'étude de Poteaux *et al.* (1998), explique que les différences observées dans les taux d'introgression, pour les populations de lignées méditerranéennes, sont dues à une sélection probable contre les gènes domestiques, qui limite la survie des individus hybrides issus de la reproduction d'individus domestiques et sauvages. Concernant la lignée atlantique, l'étude d'Aurelle *et al.* (2002) dans l'ouest des Pyrénées atlantiques françaises, utilisant les allozymes et les microsatellites pour marqueurs, met en évidence des taux d'introgression faibles des gènes domestiques dans les populations sauvages puisque compris entre 5 et 8%. Caudron *et al.* (2009) montre également pour quatre affluents du lac de Genève contenant des populations de truites communes d'origine atlantique et méditerranéenne caractérisées toutes deux par la présence d'individus résidents et migrants, et repeuplées avec des individus natifs (*S. trutta*) d'origine méditerranéennes, qu'il n'y a pas à travers le temps (entre 1999 et 2006) de changement significatif de la composition génétique des populations de truites communes migrantes d'origine atlantique. Ce qui révèle ainsi une faible contribution génétique des individus méditerranéens repeuplés au pool génétique de la population de truite commune migrante d'origine atlantique. Au Danemark les études de

Ruzzante *et al.* (2001) et Hansen (2002) montrent une contribution génétique variable de l'activité de repeuplement, avec des taux d'introgession variant de 0 à 32%.

A l'échelle historique, l'impact du repeuplement peut être du même ordre qu'à l'échelle contemporaine ou plus marqué, avec une introgression plus importante des populations alevinées. Hansen *et al.* (2002) montre ainsi que sur deux populations étudiées au Danemark localisées dans les rivières Karup et SKjern, qui ont subi toutes deux un déclin de leur population entre 1960 et 1980 du à la destruction des habitats et à la surexploitation de la pêche, le succès de repeuplement est différent. Dans l'une la comparaison entre échantillons historiques et contemporains révèle que les deux échantillons sont génétiquement proches malgré l'activité de repeuplement avec une observation de 6% de contribution génétique d'individus domestiques au pool de gènes de la populations contre 64% de contribution génétique estimée basée sur le nombre d'individus repeuplés et une égale capacité à survivre et à se reproduire entre individus sauvages et domestiques. Ceci montre donc une faible performance et une faible fitness des individus domestiques dans la nature. Dans l'autre population une plus grande introgression est observée (entre 57 et 88% selon les échantillons), expliquée par une meilleure survie des individus alevinés, une hybridation avec les individus sauvages et une faible taille de la population native. D'autres études soulignent également un impact du repeuplement sur les populations sauvages à plus long terme. Araguas *et al.* (2004) trouve une augmentation de l'introgession de 1% par an dans les populations de truites communes dans l'est Pyrénéen (Espagne). Izquierdo *et al.* (2006) trouve une introgression d'allèle domestique dans les populations de truites communes où, 10 ans auparavant Morán (1991) ne trouvait pas d'impact d'une activité de repeuplement déjà pratiquée sur les mêmes populations de truites communes sauvages. Enfin Martinez *et al.* (1993) souligne que, plus la période d'activité de repeuplement est longue et plus l'introgession détectée dans les populations sauvages,est forte.

En ce qui concerne les stocks de pêche professionnelle et récréationnelle, il semble que le repeuplement n'a que peu d'effet. Hansen *et al.* (2000) montre en effet que dans la rivière Karup au Danemark, seulement 46% du stock de truites résidentes est introgressé par des allèles de

souches domestiques, de même le stock de truite de mer n'est introgressé qu'à hauteur de 7%. Il a été noté dans l'étude de Ruzzante *et al.* (2004) que bien que des individus domestiques soient présents en tant que smolt en mer (Limfjord), aucune truite de mer d'origine domestique n'est retrouvée dans le stock de truite de mers migrantes. Ce qui indique que les truites de mer d'origine domestique ont un faible succès reproducteur par rapport aux truites de mer d'origine sauvage et ne semblent donc pas contribuer significativement aux pools de gènes en raison d'une mortalité excessive en mer avant la maturité sexuelle. Il a été montré dans le cas de la rivière du Doubs qui a été repeulée de 1994 à 1996, que les individus de repeuplement ne contribuent au stock de pêche à la ligne qu'à hauteur de 23% contre 78% pour les individus issus de la population naturelle, ceci démontre que le repeuplement visant à réintroduire des individus dans les rivières dépeuplées en vue de la pêche récréationnelle ne joue pas son rôle premier (Caudron *et al.* 2009).

Ce faible succès du repeuplement peut s'expliquer par le fait que les populations naturelles arrivent à conserver la majorité du pool génétique sauvage et que, par sélection naturelle les allèles domestiques introduits disparaissent dès lors que l'activité de repeuplement s'arrête. La survie des individus repeuplés, le niveau et les techniques de repeuplement, les conditions environnementales et physiologiques, la prédation sont autant de facteurs qui peuvent également expliquer le faible succès des repeuplements observés (Ferguson 2007).

L'alevinage de truites communes utilise des alevins issus de la reproduction d'individus de piscicultures de sources génétiques allochtones ou autochtones du site aleviné (Cuinat 1971; Aurelle & Berrebi 2001). Il reste cependant difficile de retracer la source génétique des individus de repeuplement (Ferguson 2007), car ces actions sont faiblement répertoriées et enregistrées, même si de nombreuses rivières ont été repeuplées, notamment le Couesnon, la Sélune, la Garonne, la Dordogne, l'Adour et la Nivelle. Il semblerait, néanmoins, que les souches de piscicultures utilisées pour repeupler les cours d'eau, en particulier espagnols, proviennent du nord de l'Europe (Ferguson 2007), et plus précisément d'Allemagne (García-Marín *et al.* 1991), d'Ecosse ou de Suisse (Almodóvar *et al.* 2006). Ces souches domestiques ont été mises en

évidence car elles ont fixé ou possèdent en fréquence importante l'allèle LDH-C1*90 qui est absent des populations natives d'Espagne (García-Marín *et al.* 1991).

Le transport de reproducteurs adultes de l'aval vers l'amont d'un bassin est également pratiqué pour palier l'infranchissabilité des barrages à la montaison des truites adultes. Cette pratique de gestion a par exemple été réalisée en 2001 et 2002 sur le Gave de Pau, où des truites de mer et des saumons ont été capturés sur le dispositif de piégeage de Puyoo en aval du Gave de Pau au moment de leur remontée. Ils ont ensuite été transportés par camion pour être relâchés plus en amont du Gave de Pau (Barracou 2002, 2003), sur la commune de SAINT-PE-DE-BIGORRE (97 km de rivière en amont de PUYOO), dans un secteur plus favorable à l'établissement des frayères.

Cependant ces actions de gestion (repeuplement, transport de reproducteurs) peuvent avoir une incidence sur la diversité génétique et la structuration des populations. Cowx & Gerdeaux (2004) exposent que d'une manière générale, le repeuplement, effectué pour des communautés de poissons en déclin peut favoriser l'établissement des individus non-natifs issus précisément du repeuplement. En effet Hansen & Loeschcke (1994) indique que si un nombre massif d'individus domestiques est relâché dans les populations de truites sauvages cela peut conduire à une invasion de la population par les gènes domestiques, une diminution de la diversité génétique et donc que les individus domestiqués peuvent finalement remplacer totalement la population sauvage en place. Ce phénomène peut avoir de grandes conséquences du point de vue génétique pour les populations. En effet, on peut assister à une modification du pool génétique de celles-ci, avec des taux d'introgression plus ou moins importants d'allèles domestiques dans la population sauvage. Ceci est mis en exergue dans l'étude de Hansen (2002) sur l'impact à long terme du repeuplement sur les populations sauvages *S. trutta*. Il indique que dans la plupart des populations sauvages il y a une faible contribution génétique des individus domestiques. Cependant dans certaines autres populations où la taille de population des individus natifs est inférieure à celle des individus domestiques introduits, il y a une forte introgression (entre 57 et 88% de contribution génétique des individus domestiques). De même Izquierdo *et al.* (2006) révèlent que pour des populations de truites communes en Espagne, le repeuplement a un faible

impact sur les populations sauvages à court terme. A long terme cependant, (une dizaine d'années après le repeuplement), l'introgression des populations a augmenté sans que d'autres efforts de repeuplement aient été réalisés. Ces changements génétiques et particulièrement l'introgression des populations sauvages par des gènes domestiques peuvent avoir un impact négatif sur l'adaptation locale des populations (Hansen *et al.* 2009), par exemple la descendance issue du croisement d'individus sauvages et domestiques peut avoir une fitness plus faible que leurs parents. Taylor (1991), (Ferguson 1990) ou Theodorou & Couvet (2004) indiquent que la reproduction entre individus sauvages et domestiques pouvait engendrer une pression sélective et donc altérer des traits « localement adaptés » des populations sauvages, qui peuvent être des traits importants pour la commercialisation des espèces exploitées (exemple le temps d'incubation des œufs, le départ pour la migration, la croissance, l'âge de la maturité sexuelle, le temps et l'étendue de la migration). Ce type de reproduction du fait de l'introgression de gènes domestique peut également provoquer une mauvaise régulation de l'expression des gènes (Normandeau *et al.* 2009). De plus des études sur les variations phénotypiques ont montré que la reproduction entre individus domestiques et individus sauvages en engendrant une perte de fitness et d'adaptation locale, peut aboutir à une extinction des populations (McGinnity *et al.* 2003; Fraser *et al.* 2008). Ainsi le repeuplement peut avoir des conséquences significatives sur la réponse des populations sauvages aux changements de l'environnement, et peut donc avoir un impact sur la résilience des espèces (Bourret *et al.* 2011).

Néanmoins l'impact de l'introduction de sous-espèces ou d'individus domestiques en dehors de leur aire de répartition a été et peu demeurer difficile à établir (Ferguson 1990). En effet, les effets délétères des repeuplements tels que l'introgression de gènes domestiques, l'hybridation ont dans un premier temps été détectés par des méthodes utilisant des critères morphologiques (Ferguson 1990, 1994). Les méthodes biochimiques et moléculaires, comme la comparaison des fréquences alléliques sur des marqueurs microsatellites, ont également été utilisées et sont en moyenne plus précises et plus fiables pour détecter l'existence d'individus hybrides et l'état d'introgression des populations sauvages (Ferguson 1990, 1994). Ces analyses sont basées sur le

principe que les individus sauvages ont des fréquences alléliques différentes de celles des individus utilisés pour le repeuplement, ce qui n'est pas toujours le cas en réalité (Ferguson 1994). L'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial bien que pouvant servir à établir la direction de l'hybridation, est par contre moins efficace à détecter celle-ci (Ferguson 1990, 1994). En effet, il est difficile de distinguer les individus hybrides de leurs parents car ils partagent l'ADN mitochondrial de la mère, qui peut être d'origine sauvage ou domestique.

L'interaction entre individus repeuplés et individus sauvages peut aussi générer une compétition pour l'habitat et la nourriture, et même une prédation directe des individus sauvages par les domestiques (Weber & Fausch 2003; Cowx & Gerdeaux 2004). En effet une étude a pu mettre en exergue chez l'espèce *S. trutta* que le fait de repeupler une population, engendre une compétition entre les individus domestiques et les individus sauvages, et peut donc diminuer la fitness des individus sauvages au bénéfice de la fitness des individus repeuplés qui augmente (Vehanen et al. 2009). Weiss & Schmutz (1999) corroborent ce fait en montrant que la croissance des truites résidentes diminue huit mois après que le repeuplement ait été effectué et qu'en conséquence le taux de mortalité augmente. Einum & Fleming (2001) nous informent quant à eux, que si les individus relâchés sont plus agressifs que les individus sauvages, ceux-ci se déplacent de leur territoire pour éviter la compétition.

Enfin le repeuplement ou déversement d'individus et l'aquaculture (ex : élevage de salmonidés en mer) peuvent également permettre l'installation de parasites non présents dans les populations sauvages et en provoquer ainsi le déclin (Cowx & Gerdeaux 2004). En mer, les élevages de salmonidés et particulièrement de saumon peuvent avoir des effets néfastes sur les populations de truites sauvages. En effet ils peuvent favoriser la propagation de maladies et de parasites. Ces élevages majorent par exemple l'infestation par le pou de mer présent en mer de manière naturelle mais en quantité moindre. Cette augmentation du nombre de parasites peut perturber ou entraîner le déclin des populations sauvages; comme cela a été le cas sur l'ouest des Iles britanniques (MacKenzie et al. 1998; Gargan et al. 2003; Hatton-Ellis et al. 2004). Mackenzie et al. (1998) révèle que la plus grande infestation par les poux de mer des truites de

mer dans l'ouest et le nord-ouest de l'Écosse, est localisée sur une aire où un élevage de saumons est effectué. Il ne peut cependant trouver une relation de causalité entre l'infestation constatée et la présence de l'élevage en question. C'est Gargan *et al.* (2003) qui montre quant à lui ce lien de causalité, dans l'ouest de l'Irlande. Ceci est confirmé par Hatton-Ellis *et al.* (2004) qui indique que l'infestation des truites de mer par ce parasite diminue lorsque les piscicultures traitent leurs élevages.

Restauration et conservation des habitats et de la libre circulation

Restaurer les habitats passe par la mise en place d'un certain nombre de mesures visant tout à la fois à prévenir ou réparer les actions préjudiciables de la nature comme celles de l'homme. Ainsi les bassins versants sont l'objet de diverses actions visant à limiter les crues et à conserver un débit suffisant en été, les rives sont quant à elles reboisées. Le pompage de l'eau destinée à l'irrigation ou les éclusées qui pourraient s'avérer trop violentes ou le rejet de polluants font l'objet d'une réglementation stricte. Barlaup *et al.* (2008) montre la valeur ajoutée générée par la création de frayères complémentaires à celles existantes dans des rivières impactées par l'homme (canalisation, réduction du débit) sur les populations. En effet, en créant de nouveaux sites de fraie par ajout de graviers tant pour les saumons (*S.salar*) que pour la truite commune (*S.trutta*) on agit positivement sur le maintien des populations. Pulg *et al.* (2013) confirme dans son étude réalisée en Allemagne, que la restauration des habitats et notamment celle des frayères par ajout de graviers ou nettoyage de ceux qui sont colmatés, dans des rivières impactées par l'homme (régulation du débit, changement d'utilisation des sols), permet une production et survie d'œufs de *S.trutta* et un changement dans la structuration génétique des populations sur ces sites.

La restauration de la libre circulation de la truite commune, notamment pour l'accès aux zones de fraie généralement situées en amont des bassins, passe par un réaménagement des cours

d'eau, une amélioration du franchissement des barrages, voire leur suppression (Marmulla 2001; International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013). Certaines études ont montré qu'après le réaménagement ou la destruction totale des barrages, la migration (dévalaison et montaison) des poissons migrateurs reprenait, en particulier celle des salmonidés, avec notamment un retour des individus matures sur les frayères et donc une recolonisation des sites obstrués (García De Leániz 2008). Comme indiqué dans la section 1-3.1.2, Perrier *et al.* (2014) met en évidence, dans le cas du saumon atlantique (*S.salar*) que la restauration de la libre circulation de certaines rivières dans le bassin de l'Adour depuis 1986, obstruées par des barrières infranchissables a permis le retour d'individus originaires des rivières voisines et donc la recolonisation. De même Fjeldstad *et al.* (2012) indique que dans une rivière norvégienne, dès la saison suivant la destruction des barrages, les sites de fraie sont de nouveau occupés par le saumon atlantique, et que grâce à cela, le nombre d'œufs et de juvéniles produits a augmenté.

II-2.4 Histoire évolutive de la truite commune *Salmo trutta*

Les populations sauvages de truites communes sont fortement structurées à l'échelle européenne, avec de fortes différenciations génétiques entre les populations du nord et du sud (Antunes *et al.* 2002; Cortey *et al.* 2009). L'emploi de l'ADN mitochondrial, et plus particulièrement de la région de contrôle ou D-loop, a permis de révéler l'existence de cinq lignées évolutives majeures : atlantique (AT), méditerranéenne (ME), adriatique (AD), danubienne (DA), et Marmoratus (MA)(Bernatchez *et al.* 1992; Antunes *et al.* 2002) (Figure 11)

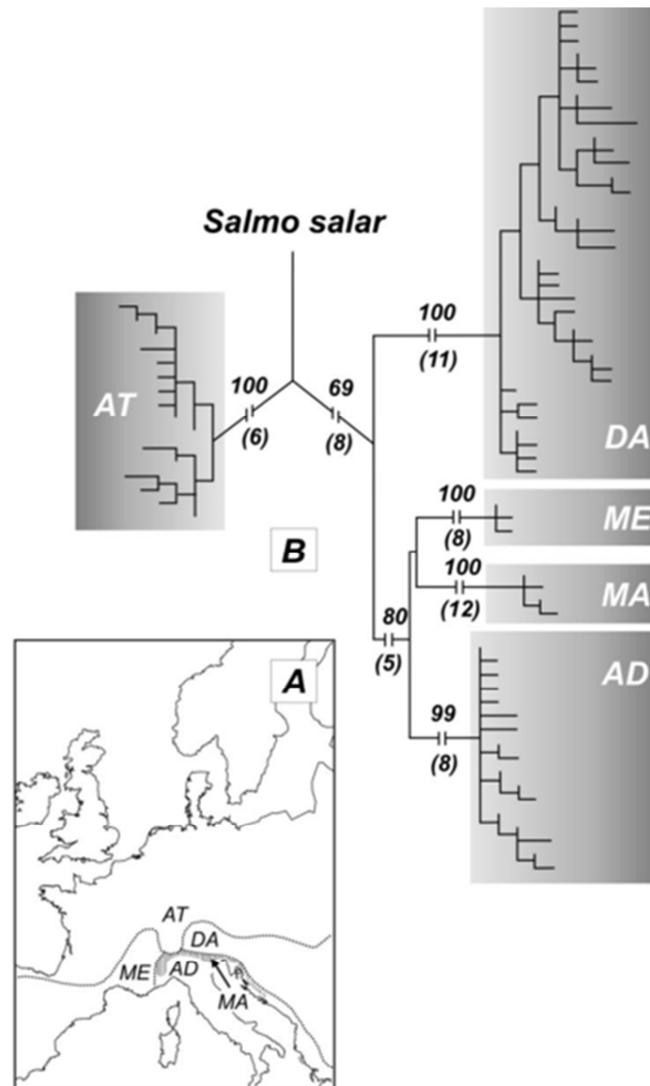


Figure 11 : Distribution géographique des cinq lignées évolutives de l'espèce *Salmo trutta* L. issus de l'analyse de l'ADN mitochondrial (issus de Antunes et al. (2002) produit à partir de (Bernatchez et al. 1992)).

Une sixième lignée évolutive, le Duero, a été mise en évidence par Suárez *et al.* (2001). Cette lignée se cantonne dans le bassin hydrologique du DUERO dans la Péninsule Ibérique.

On peut identifier au sein de la lignée atlantique plus particulièrement, 3 haplotypes (clade AT 3-1, AT 3-2, AT 3-3) (Cortey *et al.* 2009). Le clade Atlantique AT-3-2 a la particularité d'être subdivisé en trois sous-clade (2-4, 2-5, 2-6) (Cortey *et al.* 2009). Ceux-ci se distribuent spatialement sur toute l'Europe, néanmoins tous se trouvent présents entre la Mer Cantabrique et le sud de la France, cette aire constitue une limite géographique de distribution des clades entre le nord et le sud. Le nord de l'Europe est caractérisé majoritairement par deux haplotypes (Clade AT3-1, clade AT3-2-4, Figure 12). Alors que les populations du sud sont caractérisées quant à elles, par deux autres haplotypes atlantiques (Clade 3-2-5 et Clade 3-3, Figure 13) et la lignée du Duero (Figure 12). Quant au clade AT-3-2-6 il a la particularité de se localiser au sud de la France (Figure 12).

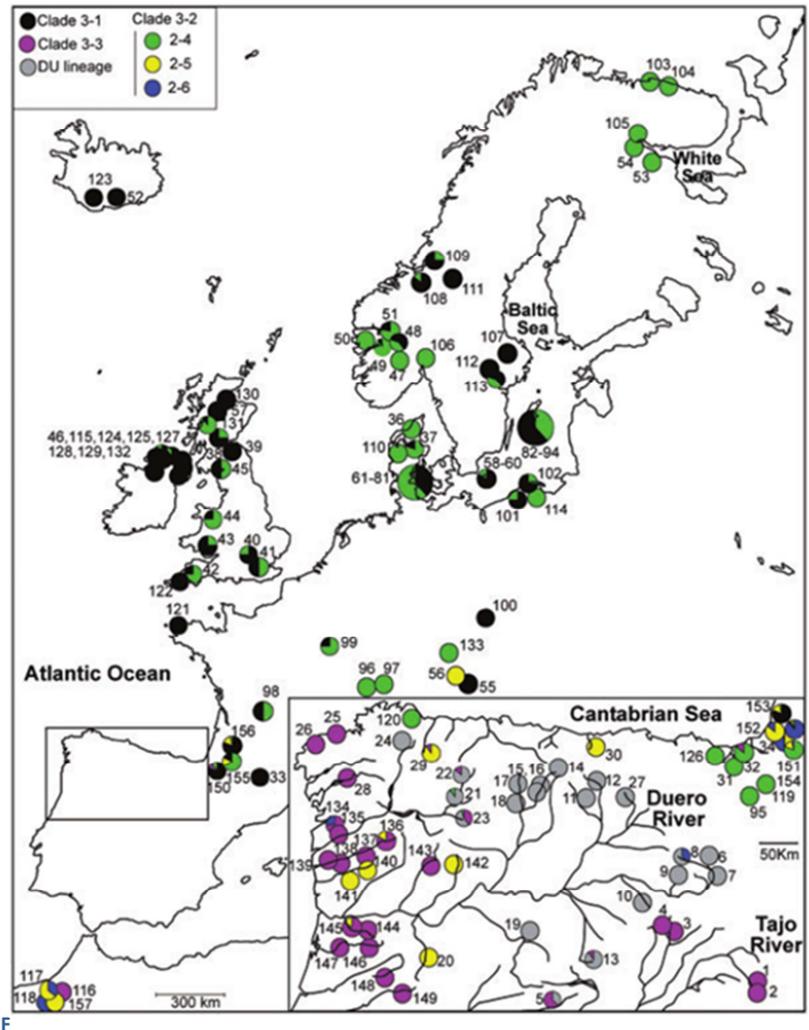


Figure 12: Distribution géographique des différents haplotypes de la lignée atlantique de l'espèce *Salmo trutta* L. issu de l'analyse de l'ADN mitochondrial (issu de(Cortey *et al.* 2009))

Au niveau local, dans le bassin de l'Adour, Aurelle *et al.* (2001) utilise l'ADN mitochondrial pour son étude et découvre deux lignées (lignée I et II) regroupant différents haplotypes.

La lignée I correspond aux haplotypes DA, DB et DC (Figure 13, (Aurelle & Berrebi 2001)). Ceux-ci correspondent, aux haplotypes 3-1 et 3-2-4 de l'étude Cortey *et al.* (2009). On les retrouve dans le bassin hydrogéographique de l'Adour et plus particulièrement dans les Nives, les Gaves (ici le Gave de Pau) et dans l'Adour Amont (Figure 13).

La lignée II regroupe les haplotypes AE+BB (Figure 13, (Aurelle & Berrebi 2001)) qui correspondent quant à eux aux haplotypes 3-2-5 et 3-2-6. Ceux-ci et donc la lignée II sont localisés majoritairement dans les bassins de la Nivelle et de l'Untxin (Figure 13, (Aurelle & Berrebi 2001)). D'autres haplotypes ont été détectés dans l'étude de Aurelle *et al.* (2001) mais

en moindre proportion que ceux des lignées I et II. En se référant à l'article de Cortey *et al.* (2009), on détecte dans la Nivelle et les Nives des haplotypes correspondant aux clades 3-2-5 et 3-2-6, tandis que les autres haplotypes détectés dans l'Adour correspondent aux clades 3-1 et 3-2-4.

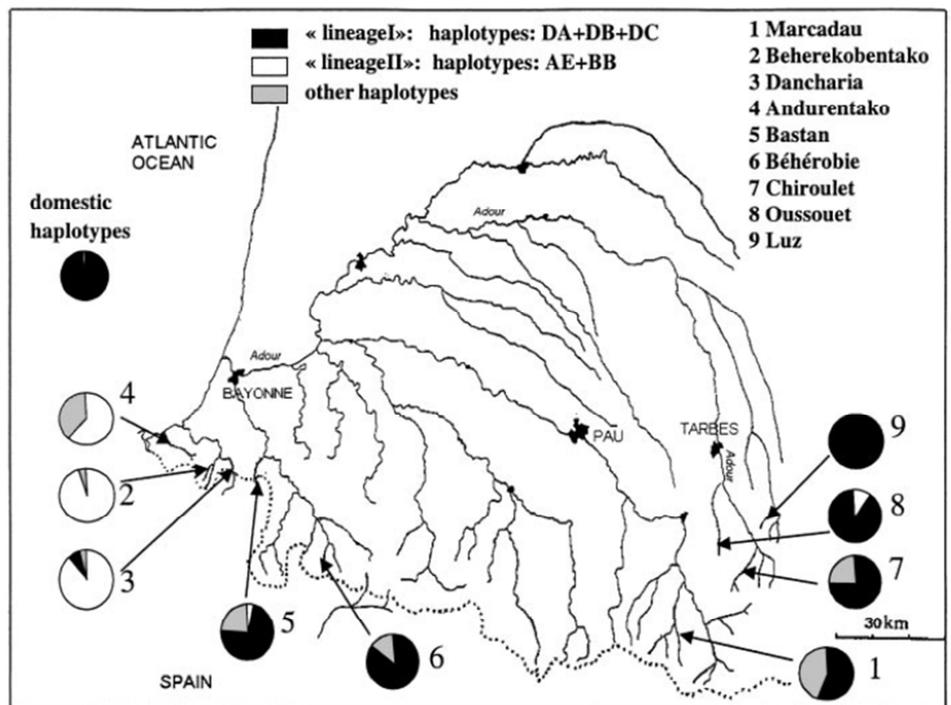


Figure 13 Distribution géographique des différents haplotypes de la lignée atlantique de l'espèce *Salmo trutta* L. issus de l'analyse de l'ADN mitochondrial dans le Sud-Ouest de la France (issus de Aurelle *et al.* (2001))

L'aire de la mer Cantabrique et le sud de la France qui comprend le bassin de l'Adour peuvent être ainsi considérés comme, constituant une aire géographique majeure pour la différenciation

de la lignée atlantique (Cortey *et al.* 2009) laquelle semble avoir eu lieu après la différenciation des principales lignées évolutives européennes (Aurelle & Berrebi 2001).

L'analyse du polymorphisme nucléaire, et plus particulièrement le locus de la LDH, codant pour de la lactate déshydrogénase spécifique de l'œil, met également en exergue que le nord-ouest de l'Europe a été colonisé indépendamment par deux lignées de truite commune. (Hamilton *et al.* 1989). L'une, qualifiée d'ancestrale, porteuse de l'allèle *100, et l'autre qualifiée de moderne, porteuse de l'allèle *90. La distribution spatiale de ces allèles montre une prédominance de l'allèle *90 au nord-ouest de l'Europe par rapport à l'allèle *100 qui est minoritaire dans cette région (Hamilton *et al.* 1989) et majoritaire au sud de la façade atlantique (Hamilton *et al.* 1989). L'étude de Hynes *et al.* (1996) utilisant l'ADN mitochondrial suggère que le modèle de colonisation peut être plus complexe et comprend la survenue de plus de deux événements de colonisation. Garcia-Marin *et al.* (1999b) propose, sur la base de la variation allozymique, que le nord-ouest de l'Europe a été recolonisé par trois lignées issues de différents refuges glaciaires: la lignée Nord-Ouest atlantique, la lignée Sud-Ouest Atlantique, et la lignée Ponto-Caspienne. Bernatchez (2001) quant à lui corrobore le processus de recolonisation par trois lignées en réfutant la recolonisation par une lignée Ponto-caspienne, tout en émettant l'hypothèse de la contribution de la péninsule Ibérique à la recolonisation. Mais, Weiss *et al.* (2000) l'infirmes car les haplotypes trouvés dans les rivières portugaises ne sont retrouvés nulle part ailleurs, ceci suppose que ces populations portugaises ont eu peu d'échanges avec les autres populations du bassin atlantique. Il émet donc l'hypothèse que la dispersion postglaciaire de la truite commune au nord de l'Europe est géographiquement plus limitée et, plus précisément, que les populations de l'Atlantique nord proviendraient de refuges glaciaires localisés au nord de la péninsule Ibérique. Cette hypothèse est soutenue par Aurelle *et al.* (2002) qui explique que le sud-ouest de la France n'était pas prisonnier des glaces durant la dernière période glaciaire. Aurelle *et al.* (2002) ajoute également que la distribution des différentes lignées ne correspond pas au scénario dans lequel une lignée moderne remplace une lignée ancestrale. Ainsi les populations du sud de la France auraient contribué à la recolonisation du nord de l'Europe avec d'autres lignées atlantiques

(Aurelle *et al.* 2002), tandis que la prédominance de l'allèle *100 dans les populations de l'est du bassin de l'Adour pourrait provenir du sud puisque cet allèle est majoritaire en Espagne et serait venu en second contact avec les populations possédant l'allèle *90 présentes avant la dernière glaciation (Aurelle *et al.* 2002).

II-2.5 Structure génétique des populations de truite commune

En plus des principaux groupes génétiques trouvés à l'échelle européenne, il existe une structuration génétique de la truite commune à l'échelle régionale ou nationale résultant d'évènements plus récents. L'utilisation des marqueurs nucléaires est idéale pour étudier la structuration génétique à cette échelle, bien que l'utilisation des marqueurs mitochondriaux soit possible.

On peut d'observer qu'une grande partie de la variabilité génétique de la truite commune est distribuée spatialement entre populations appartenant à différents systèmes hydrographiques (Apostolidis *et al.* 1997; Hansen & Mensberg 1998). L'étude de Apostolidis *et al.* (1997) montre par exemple que des populations de truites communes d'un même bassin hydrographique dans le sud des Balkans, d'abord considérées comme des sous-espèces, ont finalement été reconsidérées comme étant juste des populations qui ont divergé récemment en raison d'un long isolement.

Néanmoins une différenciation génétique entre populations d'un même bassin, d'une même rivière existe également (Bernatchez *et al.* 1992; Ruzzante *et al.* 2001). Elle est le résultat de flux de gènes restreints, qui sont la traduction d'un comportement de homing marqué, d'un isolement par la distance ou l'environnement (présence de barrages infranchissables, qualité des patches d'habitats), les activités anthropiques (comme le repeuplement), ou une différence dans le site ou la période de reproduction.

En général, il résulte que les populations de truites communes du Nord de l'Europe, et plus particulièrement de l'Atlantique Nord, de la mer Baltique et de la mer blanche, sont moins différenciées génétiquement que les populations du sud de l'Europe. Ceci est dû au fait que l'histoire évolutive des populations nord européennes a été plus courte et moins complexe que celle des populations du sud. Malgré cela, la différenciation génétique qui est tout de même observée entre populations est le résultat d'évènements d'isolement et de colonisation post-glaciaire. Ceci a pu être mis en évidence par des études de diversité génétique locales en Islande, en Norvège, en Ecosse, en Irlande, en Angleterre (Hynes *et al.* 1996; Sønstebo *et al.* 2007; McKeown *et al.* 2010).

Pour autant, la plus grande diversité génétique de truites communes se retrouve au sud dans la région Méditerranéenne et l'Adriatique. Il est à noter que peu d'études ont été conduites localement, dans les bassins de la mer Noire, de la mer Caspienne, dans la mer d'Aral mais également en France. Une forte différenciation génétique est cependant observée en Turquie (Bardakci *et al.* 2006), en Grèce (Apostolidis *et al.* 2008), en Autriche (Weiss *et al.* 2001; Duftner *et al.* 2003), en France (Krieg & Guyomard 1985; Aurelle & Berrebi 1998; Aurelle *et al.* 2002), elle correspond aussi à la plus forte différenciation phénotypique observée dans ces régions. Elle est due également au fait que les lignées évolutives identifiées par Bernatchez *et al.* (1992) sont pour certaines restreintes à cette aire. Ainsi la différenciation génétique observée localement pour ces populations est expliquée par la riche histoire évolutive de ces régions et aux activités anthropiques existantes. Par exemple, Weiss *et al.* (2001) et Duftner *et al.* (2003) indiquent que les populations de truites communes d'Autriche ont une forte diversité haplotypique que l'on peut regrouper dans les lignées Danubienne de source locale mais qui vient également de lignées Atlantiques provenant de colonisations naturelles ou anthropiques. En France, Krieg et Guyomard (1985) ont démontré le haut niveau de différenciation génétique de *Salmo trutta* dans les différents bassins français d'origine naturelle et anthropique. Cette forte variabilité géographique a été souvent observée chez *Salmo trutta* et confirmée dans le bassin pyrénéen où

une forte diversité génétique est observée et semble être due à son histoire évolutive complexe (Aurelle & Berrebi 1998, 2001; Aurelle *et al.* 2002).

Enfin même si une différence génétique due à l'histoire évolutive, est observée entre populations d'un même bassin ou d'une même rivière, il semblerait que cela ne soit pas le cas entre les deux écotypes (truites de mer et truites de rivières). L'étude de Charles *et al.* (2005) met ainsi en évidence l'absence de différenciation génétique entre individus anadromes et résidents d'une population de truite commune en Normandie et corrobore de ce fait les résultats de Hindar *et al.* (1991) qui montrent une absence de différenciation entre les deux écotypes en Norvège. Cette absence de différenciation génétique sous-entend que ceux-ci coexistent, s'hybrident et font partie d'une même population (Campbell 1977; Hindar *et al.* 1991; Cross *et al.* 1992). Il existe cependant des exceptions comme dans l'étude de Skaala *et al.* (1989) en Norvège qui a observé, grâce à l'utilisation de marqueurs microsatellites, une différenciation génétique entre écotypes résidents et anadromes de truites communes dans trois populations d'un même bassin hydrogéographique. Cette étude émet l'hypothèse que cette différenciation soit due à la présence de barrières à la migration lesquelles empêchent toute connectivité entre écotypes, ainsi qu'à différents événements de colonisation ou d'extinction qui sont venus enrichir ou réduire la diversité génétique d'un des deux écotypes.

OBJECTIFS :



La thèse présentée ici, se propose, après une description du site d'étude et des méthodes utilisées pour mesurer la dispersion (chapitre II), de présenter les travaux d'utilisation de la génétique et de la microchimie des otolithes sur la truite commune du bassin de l'Adour lesquels ont pour but de répondre à un certain nombre de questions.

Les objectifs de nos travaux sont donc les suivants :

- **Recherche d'un éventuel rôle de l'écotype truite de mer sur la structuration des populations de truite commune (chapitre III)**

Ce premier objectif se propose de décrire la structuration génétique des populations de truite commune dans le fond du Golfe de Gascogne, à l'aide de marqueurs microsatellites et d'un échantillonnage des individus juvéniles et des truites de mer. Cette structuration sera utilisée en vue de quantifier le mouvement de la truite de mer et de le dissocier de la dispersion efficace afin d'établir un rôle éventuel des truites de mer dans la dynamique des populations. Certains facteurs anthropiques comme le repeuplement et le transport de reproducteurs seront pris en compte pour déterminer leur impact potentiel sur la structure spatiale des populations.

Nos questions sont :

- Quel est le niveau de structuration génétique des populations inféodées aux rivières du Bassin de l'Adour et des petits fleuves côtiers dans le fond du Golfe de Gascogne et comment varie la diversité au sein de ces populations ?
- La variabilité des populations à générer des truites de mer explique-t-elle la distribution de la structuration génétique des populations de truites communes ?
- L'écotype truite de mer par son mouvement et sa dispersion efficace explique-t-elle la distribution de la structuration génétique des populations de truites communes ?
- Quel est l'impact de l'écotype truite de mer sur le fonctionnement des populations ?

- Quel sont les influences de certains facteurs environnementaux (capture de rivière, géologie) sur cette structuration ?
- Quel sont les influences de certains facteurs anthropiques (repeuplement) sur cette structuration ?

Ce chapitre rédigé en anglais est un article soumis et accepté pour publication dans la revue *Ecology of Freshwater Fish*

- **Application de l'outil génétique et microchimie des otolithes à la reconstitution de l'origine natale des truites de mer capturées par la pêche professionnelle dans le bassin de l'Adour (chapitre IV)**

Ce deuxième objectif se propose d'utiliser deux outils complémentaires pour établir la contribution des différents tributaires de l'Adour au stock de truite de mer issu de la pêche professionnelle au filet maillant dérivant. Ceci est possible par la reconstitution génétique et microchimique de l'origine natale des truites de mer capturées par la pêche professionnelle et sa comparaison avec les signatures des populations de truite commune.

Il s'agira ensuite de valider les résultats de l'assignation des individus issue de la génétique par la microchimie des otolithes.

Dans cette partie nous avons tenté de répondre à la question suivante :

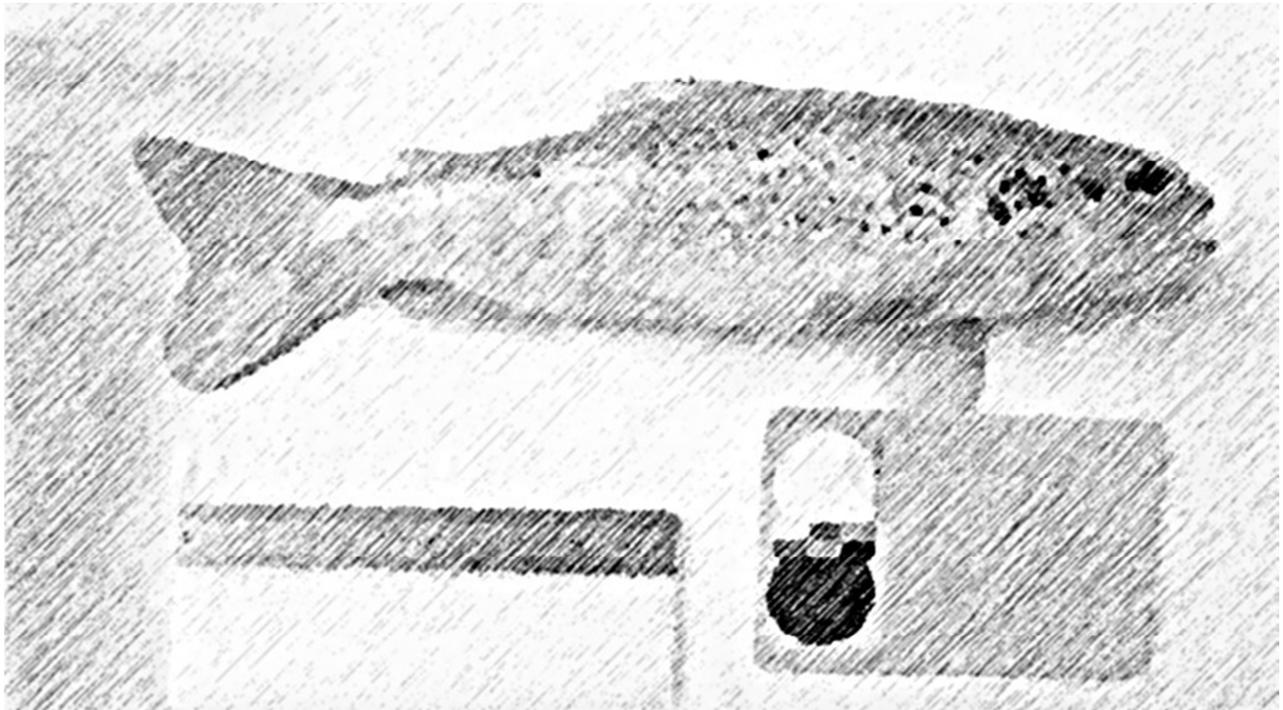
- Quelles sont les populations de truites communes qui contribuent fortement à la production de truites de mer et sont donc impactées par la pêche professionnelle ?

Ce chapitre rédigé en français fera l'objet d'une publication en anglais.

Une discussion générale permettant de prendre du recul par rapport au travail de thèse fait suite à ces chapitres. Elle vise une mise en perspective des travaux présentés ici, et amène de nouveaux questionnements qui pourront, le cas échéant, faire l'objet de futures recherches.

CHAPITRE III :

MATÉRIEL ET MÉTHODE



III-1 APPLICATION A UN SITE D'ÉTUDE PARTICULIER : LE BASSIN HYDROGÉOGRAPHIQUE DE L'ADOUR

La zone d'étude est localisée dans les Pyrénées Atlantiques, dans le fond du Golfe de Gascogne. Cette aire d'étude comprend le large bassin hydro-géographique de l'Adour, avec un ensemble de fleuves côtiers plus au Sud où la truite commune est présente (Figure 14 et Figure 15). Le Bassin de l'Adour, situé au sud-ouest de la France et frontalier de l'Espagne, s'étend sur une superficie de 16 890 km². Il traverse la région de la Nouvelle Aquitaine et plus particulièrement quatre départements: le Gers, les Landes, les Pyrénées-Atlantiques et Hautes-Pyrénées.

Cette aire d'étude se caractérise par un socle géologique varié qui s'explique par une riche histoire tectonique et géologique (Figure 14). L'examen de la carte géologique au 1:50000^{ème} du bassin de l'Adour révèle l'existence d'une variation du substrat géologique pour chaque tête de bassins avec un gradient de variation amont/aval (Figure 14). Les Gaves de Gavarnie, de Cauterets sont caractérisés par un socle rocheux granitique, la vallée d'Ossau est caractérisée par un socle rocheux granitique-volcanique et carbonaté (Figure 14). Les rivières du Saison, des Verts, du Lourdios et du Gave d'Aspe et plus généralement les Gaves d'Oloron et de Pau sont caractérisées par un socle rocheux de type calcaire (Figure 14).

Autant de paramètres naturels qui peuvent influencer le phénomène de dispersion (Waters *et al.* 2001; Barnett-Johnson *et al.* 2008; Vincent *et al.* 2013), ce qui en fait donc un site idéal pour mieux l'appréhender et le comprendre.

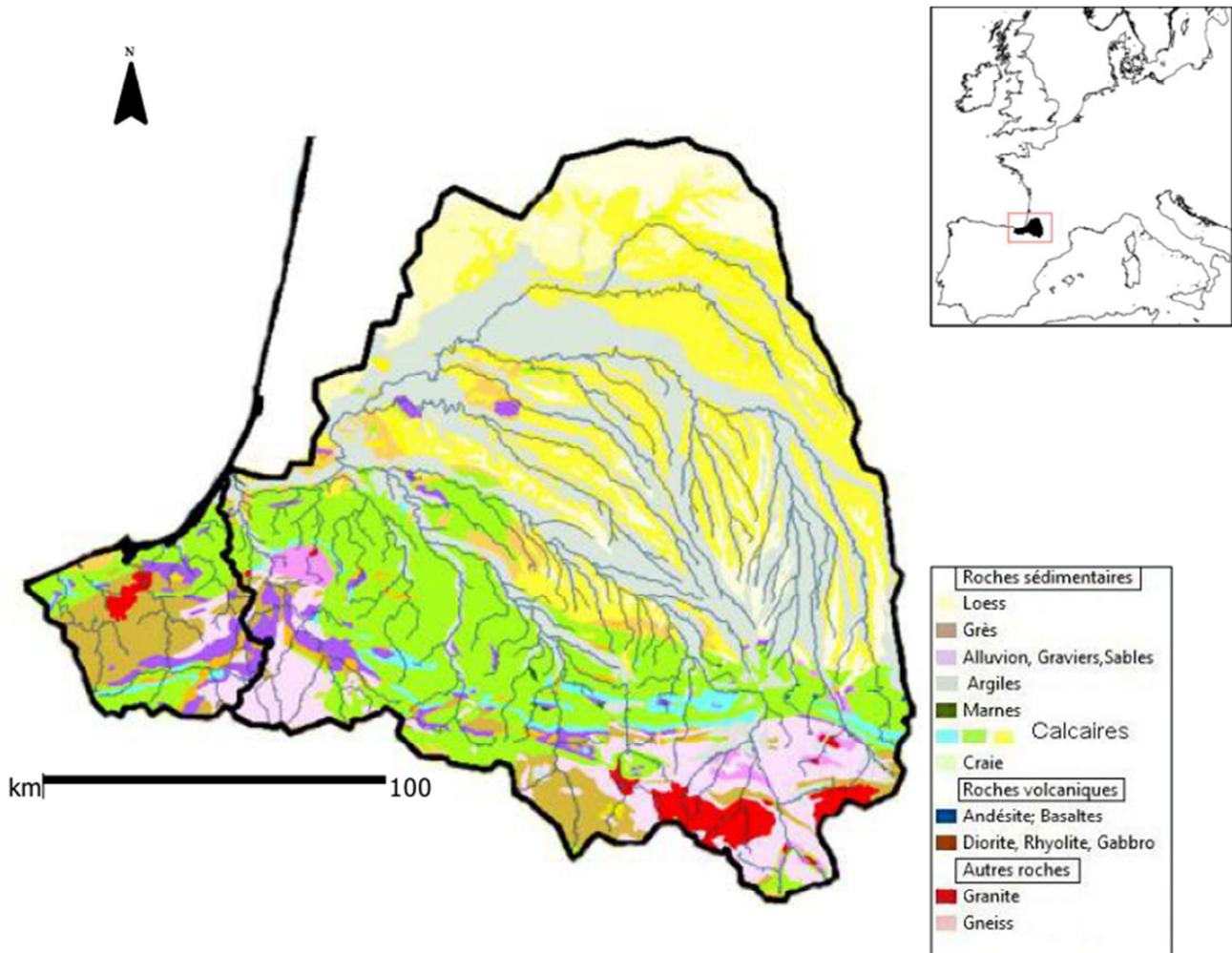


Figure 14: Carte géologique du bassin de l'Adour et des Petits fleuves côtiers espagnols au 1:50000ème.

La zone d'étude est divisée en sept régions géographiques distinctes. Tout d'abord, cinq subdivisions qui constituent le bassin de l'Adour (Figure 15): (1) Les Nives (les affluents du bassin les plus en aval), (2) l'Adour aval comprenant les affluents mineurs situés en aval tels que l' Ardanavy, l'Aran et la Bidouze, (3) le Gave d' Oloron, (4) le Gave de Pau, et (5) l'Adour amont comprenant les affluents situés le plus en amont de l'Adour. Deuxièmement, la zone d'étude se caractérise par la présence de fleuves côtiers situés au sud de l'Adour séparés en deux groupes distincts, le groupe " Petits fleuves côtiers français" (FCS) qui englobe les rivières Uhabia

, Antereneko Erreka, Untxin et la Nivelle, et encore plus au sud, en Espagne, les " Petits Fleuves Côtiers Espagnols " groupe (SCS) qui englobent les rivières Bidassoa et Urumea.

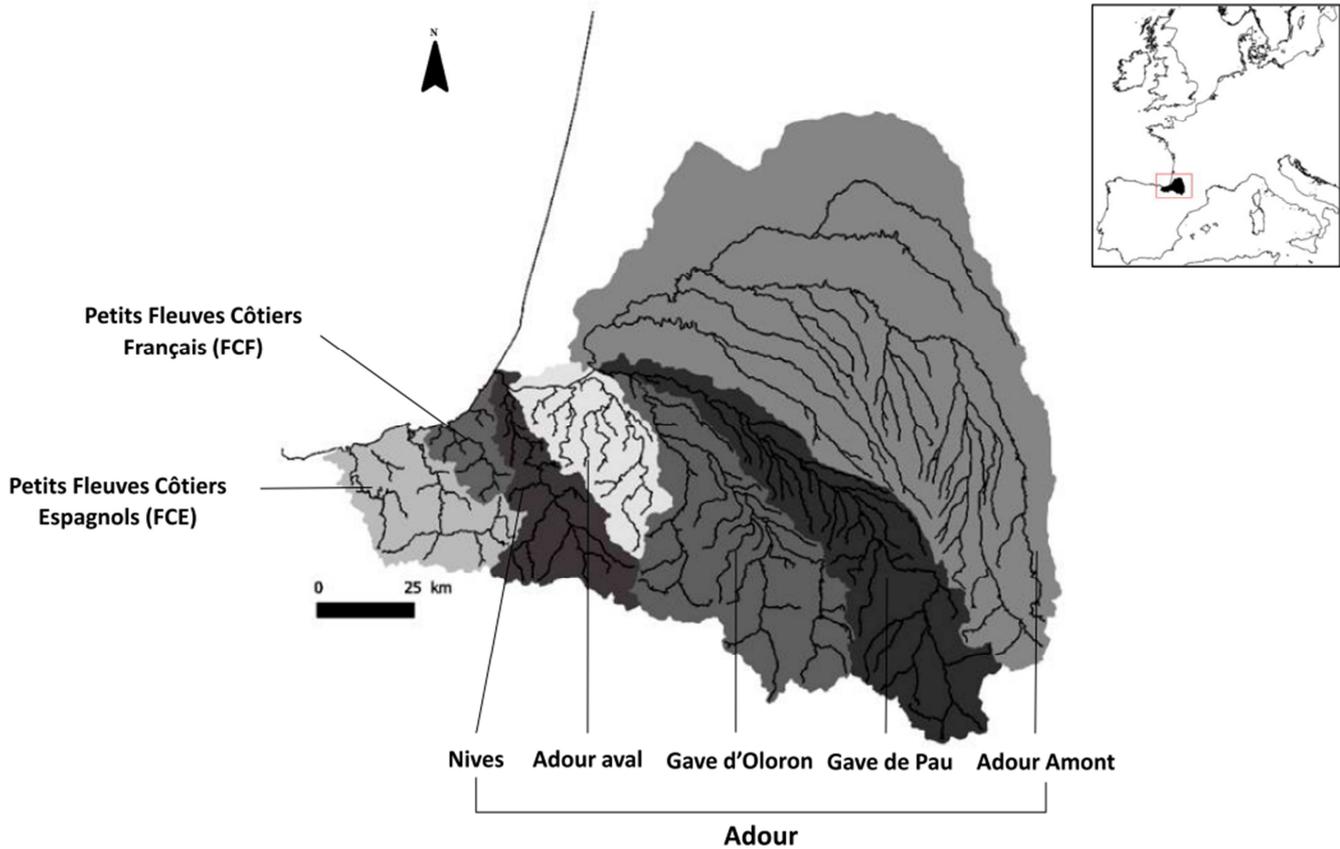


Figure 15: Carte des différentes subdivisions du bassin de l'Adour et des Petits fleuves côtiers espagnols

Ces différentes subdivisions qui constituent naturellement un hydrosystème complexe sont également impactées par l'action de l'homme. Ces cours d'eau sont fragmentés par la présence de barrières artificielles (barrages, moulins à eaux, seuils destinés à créer des plans d'eau pour l'irrigation, centrales hydroélectriques et dispositifs pour activités « récréationnelles ») qui sont d'ores et déjà des facteurs connus pour être des freins à la migration des salmonidés (montaison ou dévalaison) et à leur reproduction et donc au maintien des populations (Werth *et al.* 2014) (Figure 16). Plus particulièrement les Nives, le Gave d'Oloron, le Gave de Pau et la Nivelle connues pour être des axes prioritaires des migrateurs amphihalins sont caractérisés par la présence de barrages plus ou moins infranchissables à la migration des salmonidés.

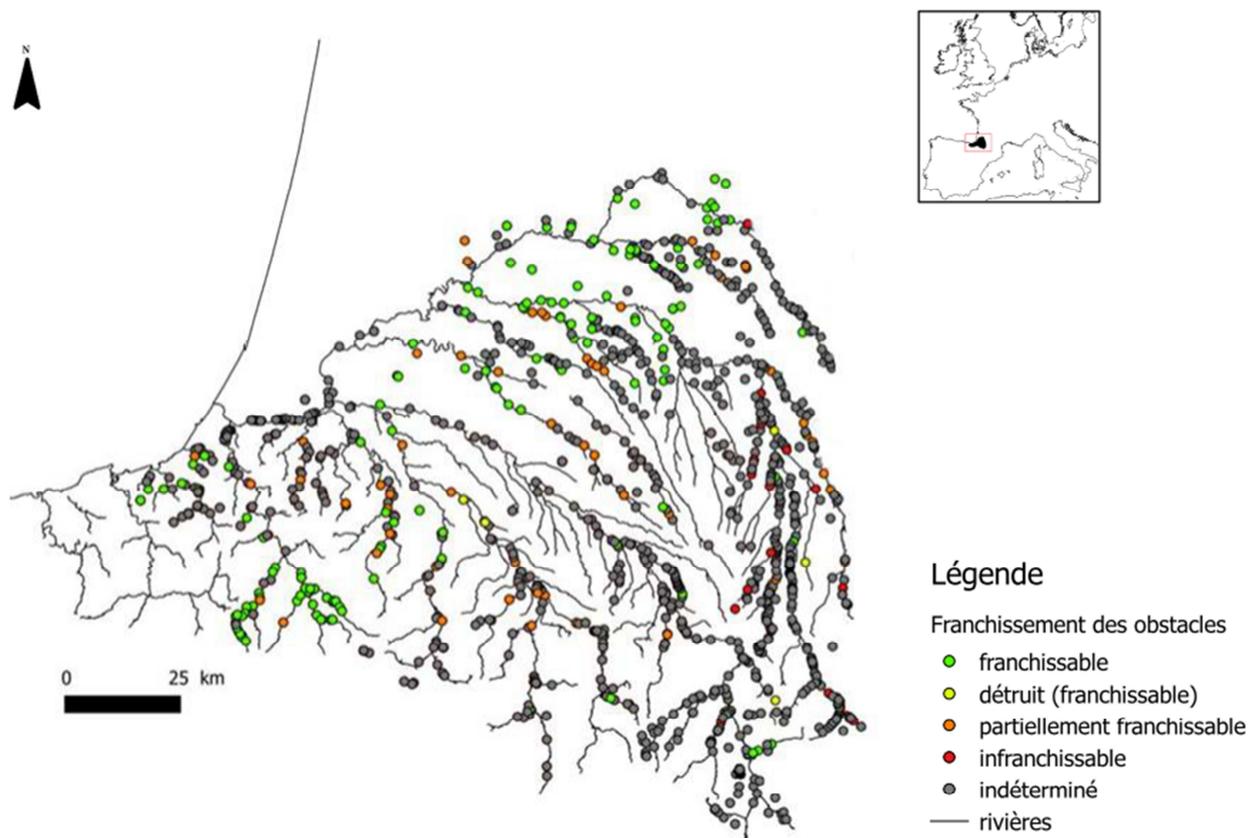


Figure 16 Obstacle à la migration des salmonidés sur le bassin de l'Adour et les Petits fleuves côtiers espagnols.

Outre ces barrages artificiels, ce site d'étude est également connu pour sa pêche artisanale qui occasionne une mortalité plus ou moins importante de population de poissons concernant le saumon atlantique, la truite de mer, la pibale localisée dans le bassin de l'Adour, et plus particulièrement dans l'estuaire de l'Adour et à l'embouchure des Gaves réunis. Cette pêche artisanale est dépendante du bon état des populations et de la pérennisation de celle-ci. Concernant la pêche de la truite de mer, interdite en zone maritime et mixte en 1980 (Prouzet & Sébastien 2009), celle-ci est autorisée en zone fluviale et utilise le filet maillant-dérivant, lors du retour de ces individus pour la reproduction (c'est-à-dire entre avril et décembre) (Adam *et al.* 2008; Michelet 2014). La pêche à la ligne des truites de mer, quant à elle, est anecdotique, bien que l'on puisse supposer que les grosses truites de rivières pêchées sur les Gaves puissent être en réalité des truites de mer. La pêche amateur aux engins et filets est quant à elle interdite (Adam *et al.* 2008).

En raison de cette exploitation, d'un contexte d'environnement changeant, et qui se dégrade par l'action de l'Homme, un déclin de certaines espèces dans le bassin de l'Adour a été noté. C'est notamment le cas pour le saumon atlantique, la lamproie et la civelle. Des mesures de gestion de populations ont été entreprises pour maintenir ou restaurer celles qui sont en déclin.

Pour étudier la franchissabilité des cours d'eau et estimer l'activité des poissons migrateurs (i.e. : remontée pour la reproduction), des dispositifs de contrôle à la migration ont été mis en place sur les bassins de l'Adour et de la Nivelle. Ces systèmes de capture sont utiles pour évaluer les mouvements effectués par les individus migrants et l'abondance des remontées de truites de mer. Ces contrôles du passage des poissons en migration s'effectuent sur les Bassins de la Nivelle, des Nives et du Gaves d'Oloron notamment par piégeage des poissons à leur remontée au niveau pièges à poisson permanents qui permettent de capturer, examiner des individus migrants durant leur retour en rivière pour la reproduction au niveau des dispositifs de franchissement ou stations de contrôle. , mais aussi par comptage vidéo.

Un bilan des contrôles à la migration est effectué chaque année pour les salmonidés (Table 1). A titre d'exemple sur le bassin de l'Adour, pour le Gave d'Oloron 4100 truites de mer ont été comptées à la station de piégeage sur la période de remontée des truites migratrices pour l'année 1999 et pour l'année 2007 on en comptabilisait 3028. En ce qui concerne les Nives ce sont 433 truites de mer qui ont été comptabilisées en 1999 et ce nombre s'élevait à 307 pour 2007.

	Nive			Gave d'Oloron		
	1HM	PHM	TRM	1HM	PHM	TRM
1996				2 166	884	2 000
1997				3 633	550	1 330
1998						
1999	72	68	433	2 850	1 064	4 100
2000	80	77	216	2 362	910	3 410
2001	108	39	90	2 208	686	1 794
2002	259	83	237	2 622	774	1 650
2003	67	191	268	2 396	2 834	3 000
2004	65	80	> 30	2 280	1 970	3 100
2005	269	297	90	5 500	3 700	5 000
2006	170	130	20	2 000	3 100	1 200
2007	230	110	316	3 560	1 390	3 028

Table 1: Evolution des stocks de saumon (1HM et PHM) et de truite de mer (TRM).

Pour assurer le maintien des populations et des reconquêtes d'axes de migration, des actions de gestion ont été entreprises par les autorités locales (Adam *et al.* 2008). Ces actions peuvent passer par du repeuplement des cours d'eau avec des juvéniles de truites issus de piscicultures. Les souches utilisées peuvent être des souches génétiquement proches de nos cours d'eau ou des souches étrangères. Cependant contrairement au saumon, aucun système de traçabilité n'a été mis en place par les piscicultures ou associations de pêche en charge du repeuplement

(Aurelle & Berrebi 1998; PLAGEPOMI 2008). Il est donc difficile d'établir l'historique de cette activité et son impact sur les populations naturelles.

Des transports de géniteurs ont également été mis en place sur le bassin du Gave de Pau pour les salmonidés, ces transports incluent des géniteurs de truite de mer de 1999 à 2001, en vue d'un rétablissement de l'accès aux frayères par les poissons migrateurs. Dans cette expérience, la capture de ceux-ci a été réalisée sur l'aval du Gave de Pau, au niveau de la passe à poisson de Puyoo. Des individus ont été transportés par camions et relâchés sur le site Saint-Pé-de-Bigorre, situé plus en amont sur Gave de Pau, à proximité des zones de reproduction les plus favorables (Barracou 2002, 2003).

Enfin un contrôle sur la pêche professionnelle a été mis en place pour réduire l'impact de la pêche sur le saumon, ce qui peut affecter également la remontée et la capture des truites de mer. La pêche professionnelle se déroule pendant la période de remontée des espèces migratrices, et particulièrement le saumon, mais des relèves exceptionnelles de filets en période estivale (1999 et 2001) et des relèves de filets exceptionnelles hebdomadaires (depuis 2002) sont imposées (Adam *et al.* 2008). Les relèves exceptionnelles en période estivale ont peu affecté le niveau des captures des truites de mer, qui ont lieu essentiellement en mai et juin. Les relèves exceptionnelles hebdomadaires, ont quant à elles, réduit la pression de pêche sur la truite de mer pendant la majeure partie de sa période de migration estuarienne.

III-2 MESURER LA DISPERSION

L'estimation de la dispersion (exprimée comme un taux ou une distance) et une meilleure compréhension de son rôle dans la connectivité entre population requièrent différentes connaissances sur les mouvements effectués par les animaux entre leur site de nourrissage et leur site de reproduction. Il est pour cela nécessaire de déterminer, directement ou indirectement, l'origine géographique d'un individu échantillonné sur un site particulier. Cela

reste une tâche problématique due à la complexité de ce phénomène et des techniques utilisées pour l'observation de la migration. Cependant des techniques dans les domaines de la biologie moléculaire ou biogéochimiques offrent la perspective de pouvoir identifier l'origine natale des individus et permettent ainsi de mieux caractériser et mieux quantifier la dispersion.

Traquer les mouvements d'un individu peut se faire par des approches directes, qui consistent à suivre l'individu à travers l'espace et le temps. Ces techniques d'observation directe de la dispersion utilisent des marqueurs extrinsèques (différenciation morphologique, Capture-Marquage-Recapture, radiopistage). Les méthodes indirectes quant à elles, infèrent l'origine géographique d'un individu en utilisant des marqueurs naturels, biologiquement intrinsèques ou des marqueurs biogéochimiques (marqueurs moléculaires tels les microsatellites ou SNP, marqueurs mitochondriaux, microchimie élémentaire ou isotopique). Plus précisément ces techniques d'assignation indirecte caractérisent la dispersion basée par la comparaison de patrons génétiques qui ont été engendrés par la dispersion, ou par la variation de marqueurs biogéochimiques caractéristiques d'un milieu qui vont varier chez un individu lors d'un changement d'environnement. Ces différentes méthodes mesurent la dispersion différemment, ce qui rend ces techniques complémentaires pour la description de la dispersion (Bossart & Pashley Prowell 1998; Whitlock & McCauley 1999; Lowe & Allendorf 2010). Les approches directes et les approches utilisant la biogéochimie vont précisément mesurer les mouvements ou caractériser les changements de milieux réalisés par les individus. Cependant ces deux techniques n'indiquent en aucun cas si cette dispersion est un mouvement sensu-stricto ou un mouvement suivi d'une reproduction. Les approches indirectes utilisant les marqueurs génétiques, au contraire, vont en plus de pouvoir estimer la dispersion comme un mouvement sensu-stricto, elles vont pouvoir mesurer le flux génique, c'est-à-dire la dispersion efficace, celle qui aura été suivie par une reproduction (Webster *et al.* 2002; Berry *et al.* 2004; Lowe & Allendorf 2010). Ce qui représente un avantage par rapport aux approches directes et aux approches utilisant la biogéochimie

III-2.1 Approches directes

Les approches directes d'observation de la dispersion comme le radiopistage ou les techniques de capture-marquage-recapture sont largement employées sur les vertébrés tels que les mammifères ou les oiseaux (Koenig *et al.* 1996; Nichols & Kaiser 1999; Bennetts *et al.* 2001). Ces méthodes utilisent l'observation des animaux que l'on peut identifier individuellement. Le marquage de l'animal peut être naturel comme une variation morphologique qui permet de détecter directement la migration lorsque les morphotypes s'agrègent sur le même aire de nourrissage ou de reproduction (Bennetts *et al.* 2001; Webster *et al.* 2002). Elle peut nécessiter une capture de l'animal qui est marqué par la suite (satellite- ou radiotéléométrie), la capture peut être évitée en recourant à la photographie et à l'identification de chaque individu par les marques naturelles (Nichols & Kaiser 1999; Bennetts *et al.* 2001). Ces différentes approches permettent seulement de traiter le mouvement de l'individu à travers le temps et l'espace (Kendall & Nichols 2004). Même s'il est nécessaire de déterminer la localisation de l'animal au moment de la capture pour suivre le mouvement après marquage, ce site identifié ne correspond pas forcément au site de naissance et donc à l'origine géographique de l'individu. Par ces approches, il est difficile de déterminer si le mouvement d'un individu est suivi d'une reproduction et donc d'établir l'importance de la dispersion de l'individu sur la connectivité entre populations, mais également de quantifier les flux géniques entre populations. Il est par exemple difficile de conclure que le site, au moment de la recapture de l'animal, correspond au site où il va s'installer définitivement et se reproduire. D'autre part, les probabilités de recapture ou relocalisation de l'animal sont faibles et diminuent rapidement avec la distance au lieu de capture ce qui biaise systématiquement l'estimation des distances de dispersion vers les plus faibles valeurs. Skrochowska (1969a) indique par exemple qu'après déversement de 20 729 juvéniles entre Novembre 1951 et Mars 1960 dans la rivière Rabba, seulement 3 164 individus ont été récupérés, ce qui correspond à un taux de recapture de seulement 15.26%. De même, l'étude de Bartel *et al.* (2010) montre qu'après avoir relâché 16 985 smolts de truite de mer

entre 1972 et 1977, seulement 1412 truites de mer et 284 smolts et post-smolts ont été récupérés, soit des taux de recapture de 8.3 et 1.7% respectivement.

Ces techniques sont également coûteuses et contraignantes à mettre en place car requièrent des conditions importantes comme d'être sûrs que le mouvement de l'animal ne dépasse pas l'aire de détection de la marque utilisée, de détecter la mort de l'individu ou l'arrêt de l'appareil ou de pouvoir récupérer la marque pour analyse. Ces marques sont également contraignantes en termes de poids ou de taille selon l'animal ciblé pour le marquage. C'est le cas par exemple pour les salmonidés pour qui ses méthodes directes sont difficiles à utiliser, car elles nécessitent la capture de l'animal, le marquage peut-être interne (œsophage) ou externe mais entraînant une blessure de l'animal ce qui le fragilise. De plus les marques peuvent être difficiles à récupérer dans le cas de la mort de l'animal ou de l'arrêt d'émission de la marque. De ce fait, de nombreux projets se sont tournés vers l'utilisation de la biologie moléculaire (génétique) ou de la biogéochimie dans le but de décrire et quantifier le mouvement de l'individu, mais aussi d'estimer les migrations d'individus à travers l'analyse du flux génique.

III-2.2 Approches indirectes : La génétique

L'utilisation des marqueurs moléculaires en qualité de marqueurs de la connectivité des populations pour déterminer les origines ou lien de parenté d'un individu à un groupe se réalise à l'aide d'analyses de parenté ou de tests d'assignation génétique (Berry et al. 2004 ; Manel et al. 2005 ; Lowe & Allendorf 2010). Ces tests spécifiques consistent à assigner ou exclure une population référence sur la base de géotypes multilocus comme possible origine des individus (Manel et al. 2005). Une fois l'origine des individus établie, il devient alors possible de relier l'individu à sa très récente histoire au sein d'une population, ou de mettre en évidence un mouvement qu'il a effectué. Cet éloignement de la population d'origine, effectué par l'individu lui-même ou par ses ancêtre peut être mis en évidence par la révélation d'une différence génétique entre son site de capture et l'assignation de l'individu au moment des tests.

Les analyses factorielles, et plus particulièrement l'Analyse Factorielle des correspondances multiples (AFCM) ou l'analyse en composante principale ACP, sont l'une des premières techniques utilisées pour assigner des individus à un groupe à partir de l'analyse de données génétiques (Mathieu *et al.* 1990; Jombart *et al.* 2010). La représentation des individus dans un espace en 3 dimensions factorielles qui permet ensuite de les réattribuer statistiquement à des groupes. Les individus sont vus spatialement comme un nuage de points dans un hyperespace qui a autant de dimensions qu'il y a d'allèles sur tous les différents locus. Ceci permet une analyse exploratoire pour mettre en évidence de structures dans la masse de données brutes. En effet des individus proches spatialement sont supposés proches génétiquement et sont définis comme des groupes qui selon l'échelle d'analyse peuvent correspondre à des populations ou des espèces. Ceci peut être réalisé par exemple, via l'outil Genetix version 4.05.2 (Belkhir *et al.* 2004) qui intègre comme possibilité de pouvoir réaliser des analyses factorielles par correspondance (AFC).

Le package AdeGenet permet également de réaliser des analyses multivariées comme les analyses en composantes principales (ACP) pour résumer la variabilité génétique dans un espace en 2 ou 3 dimensions (Lebart *et al.* 1979; Greenacre 1984). Par la suite de cette ACP, une analyse de co-inertie multiple (MCOA) peut être réalisée pour subdiviser le jeu de données en groupes génétiques (les populations) (Laloe *et al.* 2007). Cette analyse a l'avantage d'être comparable aux analyses de clusterings (assignation supervisée) que nous détaillerons ci-après, dans le sens où la discrimination tout comme l'assignation non supervisée crée des groupes génétiques basés sur la similarité des génotypes.

Ce genre d'analyses n'est pas sans inconvénient cependant car parfois l'analyse ne peut inclure un individu dans un seul groupe génétique identifié. Cette analyse peut également être limitée car les groupes identifiés peuvent ne pas correspondre à des populations réalistes. En effet leur constitution peut être fortement influencée par la méthode statistique utilisée pour l'analyse multivariée ou pour calculer la distance génétique entre populations.

Des méthodes d'assignation génétiques, basées sur des modèles de génétique des populations qui ont pour hypothèse l'équilibre de Hardy-Weinberg par rapport aux forces évolutives, ont été développées et largement utilisées depuis les vingt dernières années, parmi elles, la classification (assignation supervisée par une matrice génétique de référence) ou le clustering (assignation non supervisée) (Manel *et al.* 2005). C'est la quantité d'informations et les connaissances dont nous disposons sur l'origine des individus qui vont faire que l'utilisation d'une méthode sera plus appropriée qu'une autre. Ce choix sera également influencé par les questions biologiques que nous nous posons telles que :

-Quelle est l'origine d'un individu spécifique ?

-Quelle est la structuration de la diversité génétique des populations ?

- Quel est le patron de dispersion et des flux de gènes entre populations ?

Dans les méthodes de classification, les individus sont assignés à une catégorie prédéfinie, comme des populations de référence (Manel *et al.* 2005). Le principe est, comme son nom l'indique, de classer les individus en utilisant une analyse discriminante basée sur la matrice génétique de référence contenant les populations sources et de reclasser les individus dont l'origine est inconnue à une population source qui est la plus proche génétiquement et qui va donc obtenir le plus grand score d'appartenance. Plusieurs méthodes de calculs ont été développées pour réaliser cette classification (Paetkau *et al.* 1995, 2004; Rannala & Mountain 1997; Cornuet *et al.* 1999). Ces méthodes de calcul effectuent une comparaison entre le génotype de l'individu et les fréquences alléliques des sources génétiques potentielles, le taux d'appartenance du génotype à chacune des populations s'obtient généralement en calculant la probabilité ou le maximum de vraisemblance (Rannala & Mountain 1997; Paetkau *et al.* 2004). Elles supposent que toutes les populations sources ont été définies à l'avance, échantillonnées aléatoirement et ne s'écartent pas de l'équilibre de Hardy-Weinberg (Excoffier & Heckel 2006). En effet, elles n'essaieront pas de reconstruire des populations virtuelles (Excoffier & Heckel 2006). Ces méthodes de calcul sont regroupées dans l'un des logiciels utilisé par les généticiens

des populations pour la classification : le logiciel GeneClass 2.0 (Piry *et al.* 2004). Celui-ci effectue le classement des individus d'origines inconnues en procédant en deux étapes. D'abord, il calcule la probabilité d'observer chaque génotype identifié pour chaque population à partir des fréquences alléliques. Puis il assigne un individu à une population source en effectuant une comparaison de son génotype aux fréquences alléliques des sources génétiques potentielles (Rannala & Mountain 1997; Paetkau *et al.* 2004).

Les tests d'assignation peuvent également utiliser des tests d'exclusion comme méthode de calcul. Ceux-ci excluent donc ou pas, les populations de références comme potentielle source génétique d'un individu (Cornuet *et al.* 1999). Cette méthode de calcul peut aussi être utilisée pour vérifier que toutes les populations potentielles ont été échantillonnées parmi les populations de références. En effet dans le cas où toutes les populations sont exclues à titre d'origine pour un individu dont l'origine génétique est inconnue, alors celui-ci appartient à une population non échantillonnée.

Le logiciel ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007) est également un logiciel de classification, écrit plus spécifiquement dans le but d'estimer la composition génétique globale des stocks de pêches. Il utilise une matrice de référence génétique. Il peut néanmoins être utilisé pour assigner les individus d'origines inconnues à une population génétique source contenue dans la matrice de référence. Comme pour le logiciel GeneClass 2, la matrice de référence utilisée doit contenir toutes les populations génétiques sources potentielles pour pouvoir estimer la composition génétique globale ou assigner un individu. En aucun cas ONCOR ne crée de populations fictives. L'un des avantages de ce logiciel par rapport au logiciel GeneClass 2, c'est qu'il peut réaliser différents types de simulations pour évaluer la puissance de la matrice de référence et estimer la composition génétique globale ou assigner des individus à une population d'origine. Il utilise pour l'estimation de la composition génétique, la méthode de calcul de Rannala & Mountain (1997) ainsi qu'une méthode de maximum de vraisemblance (Millar 1987) pour calculer la probabilité de pouvoir observer chaque génotype identifié pour chaque population à partir des fréquences alléliques, puis d'estimer pour chaque population source la proportion qu'elle soit

contenue dans le pool génétique du groupe d'individus dont l'origine génétique est inconnue. Pour une analyse plus solide une méthode de bootstrapping peut être utilisée avec cependant un inconvénient celui d'obtenir une estimation globale éventuellement biaisée pour des populations sources génétiquement proches. Le logiciel ONCOR comme GeneClass 2, assigne un individu à une population d'origine contenue dans la matrice de référence, en effectuant une comparaison de son génotype aux fréquences alléliques des sources génétiques potentielles. Il prend en compte également l'estimation de la composition génétique globale, Il utilise donc pour réaliser cette assignation individuelle la méthode de calcul de Rannala & Mountain (1997), afin de réaliser cette comparaison et de calculer la probabilité d'appartenance d'un individu à chacune des populations de la matrice de référence.

La méthode de classification assigne automatiquement les individus à la population la plus probable, qui soit contenue dans la matrice de référence. C'est là son principal inconvénient. Il faut donc s'assurer d'avoir bien échantillonné et génotypé toutes les sources génétiques qui peuvent être l'origine génétique de nos individus. Mais il faut aussi être certains de pouvoir définir des populations de références sans connaissance de la structuration génétique, ce qui nécessite d'avoir une connaissance à priori des populations et de leur nombre.

Les méthodes de clusterings sont quant à elles plus complexes. Les catégories, en l'occurrence les populations, ne sont pas prédéfinies, et il n'y a pas de référence sur laquelle baser l'assignation. En fait ces méthodes utilisent les données génétiques à disposition pour créer la matrice de référence (Manel *et al.* 2005). Ainsi, en l'absence de population source, et afin d'aider à assigner les individus à leurs populations d'origines, ces méthodes vont prendre en compte la structuration génétique des données afin de constituer des groupes génétiques homogènes. Pour ce faire, elles se basent sur le déséquilibre de liaisons entre marqueurs génétiques et un écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg, induit par le mélange d'individus de sources génétiques différentes et discriminent les groupes génétiques proches. En effet l'amplitude du déséquilibre de liaison va dépendre des flux de gènes et de la distance génétique entre les groupes génétiques identifiés (Manel *et al.* 2005). Les méthodes de clusterings vont donc créer des

groupes d'individus au sein desquels le déséquilibre de liaison est le plus petit possible. Les groupes identifiés sont en général considérés comme des populations ou des pools génétiques. Dans ces méthodes de clustering, les individus sont assignés simultanément à la création des groupes génétiques identifiés.

Elles présentent donc un avantage par rapport aux méthodes de classification lorsque l'on ne dispose pas de matrice génétique de référence. Cependant tout comme les méthodes de classification, les méthodes de clusterings ont besoin d'avoir toute la diversité génétique échantillonnée pour déterminer la structure entre populations.

L'un des logiciels les plus utilisés pour déterminer le patron de la structuration génétique d'un jeu de données est le logiciel Structure version 2.3.4 (Pritchard *et al.* 2000).

Structure peut identifier des subdivisions dans l'ensemble des échantillons en détectant les déséquilibres de liaisons et les écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg induit par le mélange d'individus provenant de plusieurs sources génétiques identifiées et réalise des groupes d'individus. Ces groupes sont créés de façon à réduire au minimum le déséquilibre de liaison intra-groupe, ils sont alors considérés comme des populations ou groupes de populations. Les individus sont assignés aux différents groupes sur une analyse de maximum de vraisemblance. Il calcule et reporte également la distance génétique entre chaque subdivision génétique établie et la population ancestrale. De plus ce logiciel est capable de déterminer, une fois la structuration génétique établie, la présence de migrants ou la présence d'individus dont les ancêtres sont migrants (admixture analysis).

Le modèle implémenté dans Structure est un modèle hiérarchique bayésien qui suppose l'existence de K groupes génétiques hypothétiques dans un échantillon de N individus tous génotypés à x locus. Ces K groupes vont être caractérisés à chaque locus par un ensemble de fréquences alléliques. Pour déterminer le K optimal se rapprochant le plus de la réalité, il faut comparer la vraisemblance de chaque valeur de K et prendre le K qui a la meilleure

vraisemblance et qui est en accord avec les données génétiques et l'équilibre de Hardy-Weinberg au sein des groupes génétiques.

Pour décrire la structuration génétique plusieurs modèles sont utilisés comme le « modèle No Admixture », le modèle « Admixture », le modèle « Use Population information » et le modèle « Linkage ».

Le modèle « No Admixture », ou sans échange en français, admet que chaque individu ne fait partie que d'une seule des K populations identifiées et calcule la probabilité postérieure que les individus ont d'appartenir à chacune des populations.

Le modèle « Admixture », ou avec échange en français, considère lui, que chaque individu peut avoir pour origine plusieurs populations, résultant des échanges entre elles. Ainsi un individu peut être assigné à plusieurs populations, la probabilité d'appartenance de l'individu à chaque population correspondra alors à la proportion du génome provenant de chaque population. Ce modèle est donc très adapté pour étudier les événements récents d'une population (migration, reproduction d'individus de source génétique différente, introgression génétique).

Le modèle « Linkage », part du principe que le métissage peut créer des déséquilibres de liaison entre marqueurs qui montrent différentes fréquences alléliques dans les populations parents. Le résultat est que le patron du déséquilibre de liaison est dépendant de la dynamique des flux de gènes entre populations. Ainsi ce modèle est un pendant du modèle de métissage qui est adapté pour mieux prendre en compte le déséquilibre de liaison dû au métissage lui-même (Falush *et al.* 2003). Il traite pour cela la corrélation entre les marqueurs liés et le récent métissage dans les populations. Pour y parvenir, il prend en compte la distance chromosomique entre locus et estime l'origine génétique de chaque portion de chromosome. Ce modèle fonctionne plus efficacement et est adapté lorsque les locus sont donc liés physiquement. Il est également adapté pour étudier l'historique récent d'un individu dans une population, en détectant des événements de métissage plus anciens que l'accouplement entre parents, cela peut être un

métissage issu de la génération précédente (les grands-parents) ou encore de celle se trouvant au rang supérieur dans la généalogie (les arrière-grands-parents).

Le modèle « Use Population information », permet à l'utilisateur d'intégrer une information sur l'origine à priori des individus et donc de donner une information subjective sur l'appartenance d'un individu à une des k populations hypothétiques. Ce modèle se rapproche des méthodes de classification, puisqu'il nécessite une matrice de référence de données génétiques subdivisées en populations. Il a un intérêt dans le cas où l'on souhaite garder un groupe d'individus sans appartenance à une population en plus de la matrice de référence. Il permet donc d'assigner ces individus à une ou plusieurs populations en donnant une probabilité d'appartenance.

De plus, après une première description de la structure génétique des individus, il peut être pertinent de réaliser une seconde analyse en mettant une information sur l'origine des individus afin de constituer des populations en fonction de la première analyse. Il convient ensuite de faire tourner une seconde analyse avec cette information et les modèles de métissage ou d'absence de métissage pour tester la présence de migrants ou d'hybrides dans les populations identifiées.

Des modèles de fréquences alléliques existent et s'ajoutent aux autres modèles pour décrire la structuration des populations, entre autre le modèle de fréquence allélique corrélé et le modèle de fréquence allélique indépendant.

Le modèle de fréquence allélique indépendant part du postulat que la fréquence des allèles pour un certain nombre de marqueurs n'est pas supposée être corrélée entre les populations. Ce qui suppose que les fréquences alléliques sont assez différenciées entre des populations distinctes.

Le modèle de fréquence allélique corrélé admet quant à lui, que les populations relativement proches génétiquement présentent des fréquences alléliques très similaires (Falush *et al.* 2003) et que les allèles des différents groupes génétiques ont des fréquences corrélées dues au partage d'un ancêtre commun (Pritchard *et al.* 2000). Ce modèle est très utilisé car il est proche de la réalité. En effet, très souvent les populations étudiées sont proches génétiquement et partagent

bien un ancêtre commun. De ce fait les populations naturelles se différencient seulement par une différence dans leur fréquence allélique.

D'autres extensions ont été développées depuis le logiciel Structure qui implémente le modèle de base de STRUCTURE mais en ajoutant des méthodes statistiques plus efficaces pour maximiser la performance et le temps de calcul. Toutes visent à maximiser le calcul de la vraisemblance à partir d'algorithmes « Expectation-Maximisation » dans un environnement Bayésien (Fraley & Raftery 2006; Wu *et al.* 2006) ou non (Chen *et al.* 2006).

Avec l'essor du domaine de la génétique du paysage (Manel *et al.* 2003), des extensions de méthodes de clusterings ont été développées pour améliorer la détection de la structure des populations. Ces méthodes reprennent les modèles du logiciel STRUCTURE mais vont intégrer explicitement d'autres informations que l'information génétique, comme par exemple, des données géographiques, environnementales, mais aussi des données phénotypiques. Ces méthodes sont utiles lors d'une faible différenciation génétique des populations. En effet, rajouter les coordonnées géographiques ou des variables environnementales ou phénotypiques peut permettre de mieux résoudre la structuration des populations (Manel *et al.* 2003; Guillot *et al.* 2005). Elles permettent également de localiser les discontinuités génétiques dans l'espace et l'assignation des individus à l'une des populations. Les logiciels Geneland (Guillot 2005), BAPS (Corander *et al.* 2004) ou Pops (Jay *et al.* 2015) implémentent différentes méthodes spatiales.

D'autres logiciels utilisés en génétique des populations rendent possible quant à eux l'estimation des flux de gènes à l'échelle contemporaine ou historique. Ces flux de gènes entre populations peuvent être estimés par différentes méthodes indirectes (Hedgcock *et al.* 2003; Lowe & Allendorf 2010). Ces méthodes, dont les fondements théoriques sont anciens, ont vu leur application augmenter avec l'avènement de la réaction de polymérisation en chaîne

(PCR)(Guichoux *et al.* 2011) associée à la découverte de marqueurs génétiques neutres et très polymorphes (Manel *et al.* 2005), qui les rendent plus simples à mettre en œuvre et moins onéreuses.

Une méthode récente intégrée dans le logiciel BayesAss (Wilson & Rannala 2003) a été spécifiquement développée pour estimer le taux de migration à l'échelle contemporaine (sur les 2 dernières générations) sans faire le postulat d'un équilibre de Hardy-Weinberg utilisé par les tests d'assignation. Elle utilise une approche Bayésienne pour calculer les taux de migrations m , estimer le coefficient de consanguinité utilisé pour calculer le taux de migration et assigner les individus à une population. Comme toutes analyses bayésiennes, l'incorporation de « priors » ou à priori est possible, ce qui permet une analyse plus fine à l'échelle individuelle (Shoemaker *et al.* 1999). L'analyse bayésienne de ce logiciel commence dans un premier temps à déterminer les caractéristiques de chaque population en se basant sur les fréquences alléliques, puis estime dans un second temps la proportion d'allèles partagées entre les populations ce qui permet d'en déduire un taux de migration m (Wilson & Rannala 2003). Tout comme GeneClass ou OnCor, BayesAss assigne des individus à des populations prédéfinies dont les caractéristiques génétiques ont été déterminées, en faisant l'hypothèse que toutes les sources génétiques sont échantillonnées, même celles dont les individus migrants sont issus (Excoffier & Heckel 2006). Ce programme utilise ce genre de méthode d'assignation de génotypes pour déterminer les flux de gènes, qui peuvent être asymétriques, entre les groupes génétiques prédéterminés. Par principe, pour chaque source génétique, il estime si les individus sont des résidents de la population étudiée ou sont migrants. Pour cela le programme assume que des événements de migration ont eu lieu au sein des populations et que les individus migrants se sont reproduits avec la population locale (Excoffier & Heckel 2006).

Les méthodes de génétique indirectes mesurent également les flux de gènes M et la taille relative des populations ΘN_e ($4N_e\mu$) sur une longue échelle de temps par des différences

généétiques entre populations en utilisant la théorie de la coalescence et un modèle bayésien ou de maximum de vraisemblance (Beerli & Felsenstein 1999; Pannell & Charlesworth 2000). Le paramètre M décrit l'impact relatif de la migration et de la mutation à apporter de nouveaux allèles dans une population (Beerli 2008). La théorie de la coalescence a pour hypothèse que plus une population est grande moins les membres qui la constituent sont reliés les uns aux autres (Kuhner 2009). La théorie de la coalescence part donc du principe qu'il y a un gène ancêtre unique existant pour chaque locus malgré le phénomène de mutation, on peut regarder le processus de dérive en remontant le temps jusqu'à l'ancêtre commun d'un échantillon de gènes. Pour estimer la relation entre individus, et plus globalement entre populations, les analyses se basant sur la théorie de la coalescence vont simuler des arbres de coalescences possibles d'un échantillon de gènes d'une même espèce en remontant dans le passé jusqu'à remonter à l'ancêtre commun le plus récent des gènes. Il s'agit donc d'une reconstitution généalogique. Sur les arbres simulés, des modèles de mutation vont être appliqués et les états alléliques des gènes considérés vont être établis. Ceci permet donc de dissocier le processus de mutation (exemple la dérive génétique) du processus généalogique (Kuhner 2009). L'utilisation de ces analyses rend possible l'estimation de la taille historique des populations, et autres paramètres démographiques de celles-ci tels que le taux d'expansion, et ce, de manière plus réaliste qu'avec les indices démographiques utilisés en génétique des populations (i.e. F_{st}). Les premières analyses utilisant cette théorie de la coalescence ne pouvaient être utilisées qu'en considérant une seule population de taille constante, comme celles intégrées dans le programme BEAST (Drummond & Rambaut 2007). Puis elles ont évolué et peuvent inclure désormais des paramètres de croissance de populations, de subdivision des populations, de recombinaisons génétiques et sélections naturelles (Kuhner 2009).

Cette méthode est intégrée notamment dans le logiciel Migrate-n (Beerli 2008) ou le logiciel LAMARC (Kuhner 2006). Ces deux programmes assument la présence de multiples populations utilisant un modèle de population stable. Le nombre de populations n'est donc pas limité. Ils estiment Θ (i.e. taille de population * taux de mutation) et le taux de migration dans

chaque direction entre chaque paire de populations étudiées (Kuhner 2009). Le logiciel LAMARC (Kuhner 2006) assume l'idée que chaque population peut avoir des taux de croissance différents. Ce programme prend en compte les recombinaisons génétiques et en estime un taux de recombinaison globale.

L'inconvénient des analyses qui utilisent la théorie de la coalescence est le temps de calcul qui peut s'avérer être très long (1 jour à plusieurs semaines) car ces calculs sont basés sur des simulations de processus démographiques et mutationnels. Pour certains programmes le temps dépend du nombre de populations à analyser. L'avantage du programme Migrate-n est de pouvoir être lancé en parallèle sur plusieurs ordinateurs, ce qui réduit appréciablement le temps d'analyse.

III-2.3 Approches indirectes : La microchimie

Retracer le mouvement d'un individu peut se faire également en utilisant les marqueurs indirects que sont les marqueurs biogéochimiques (concentration d'éléments traces ou d'isotopes stables) présents dans les tissus d'un organisme. Ces marqueurs biogéochimiques sont très utiles car ils ne nécessitent pas systématiquement le marquage ou la capture de l'individu. C'est notamment le cas pour les oiseaux ou les poissons (ailes, écailles)(Ramsay *et al.* 2011; Rundel *et al.* 2013; Sturrock *et al.* 2014). Parfois, malgré tout, chez le poisson, la capture et la mort sont nécessaires pour récupérer le tissu contenant les éléments chimiques (Ramsay *et al.* 2011), comme pour les otolithes par exemple. Ces marqueurs présentent un autre avantage quant à leur utilisation qui est le fait d'être intégrés dans le temps. L'information temporelle est enregistrée ce qui permet de relier directement la variation des éléments à un site géographique et à un stade biologique donné. Les éléments traces, et les isotopes stables sont incorporés durant la phase de nutrition et le taux d'éléments incorporés varie selon la physiologie de l'animal, le changement de milieu ou de nourriture (Rubenstein & Hobson 2004; Veen 2013; Sturrock *et al.* 2014).

La plupart des éléments traces et isotopiques utilisés permettent d'étudier la connectivité entre populations. Pour caractériser les mouvements d'un animal et les différencier entre populations, il est nécessaire de les tracer. Les marqueurs biogéochimiques ont l'avantage de n'utiliser que peu d'individus. Mais ceux-ci vont avoir une signature qui sera représentative de la population entière. Une fois la signature chimique des populations connue, tous les individus de cette population peuvent être utilisés pour donner des informations sur le mouvement.

L'utilisation de ces éléments traces et isotopes permet également de relier les individus migrants à une population d'origine. Si l'on a caractérisé toutes les populations par leurs signatures biogéochimiques et constitué une matrice de référence de la structuration des populations, il est possible de réassigner des individus migrants à l'origine natale inconnue à leurs populations d'origines en comparant la signature géochimique des individus migrants avec celles, des populations connues.

Cas particulier d'un marqueur biogéochimique : l'otolithe

Les études sur la structuration des populations de poissons et l'assignation des individus, analysent les éléments traces dans les otolithes considérés comme boîte noire des téléostéens. Les otolithes (« oto » oreille et « lithos » pierre) sont des pièces calcifiées en carbonate de calcium (CaCO_3) qui constituent une partie de l'oreille interne des téléostéens. L'oreille interne est, pour eux, une structure paire et symétrique localisée de chaque côté de la tête, près de l'encéphale moyen (Figure 17a)). Ils font partie du système sensoriel qui permet de détecter les ondes sonores et sont sensibles aux rotations ou aux accélérations linéaires et angulaires. L'oreille interne permet donc de positionner le poisson en fonction des variations de la gravité ou encore de l'accélération et est utilisée pour une autre fonction qui est l'audition (Popper & Fay 1993; Wright *et al.* 2002; Popper *et al.* 2005). Il y a trois types d'otolithes qui constituent l'oreille interne d'un poisson, la Sagitta, l'Astericus, le Lapillus. Ces trois types d'otolithes baignent dans l'endolymphe, et sont localisés dans trois sacs otiques (sacculé, utricule, lagena) qui contiennent une membrane sensorielle appelée maccula et qui stimule les kinocils de celle-ci (Figure 17 b),

(Wright *et al.* 2002)). Cette maccula est couverte elle-même par une membrane otolithique qui fixe l'otolithe (Figure 17b), (Wright *et al.* 2002)).

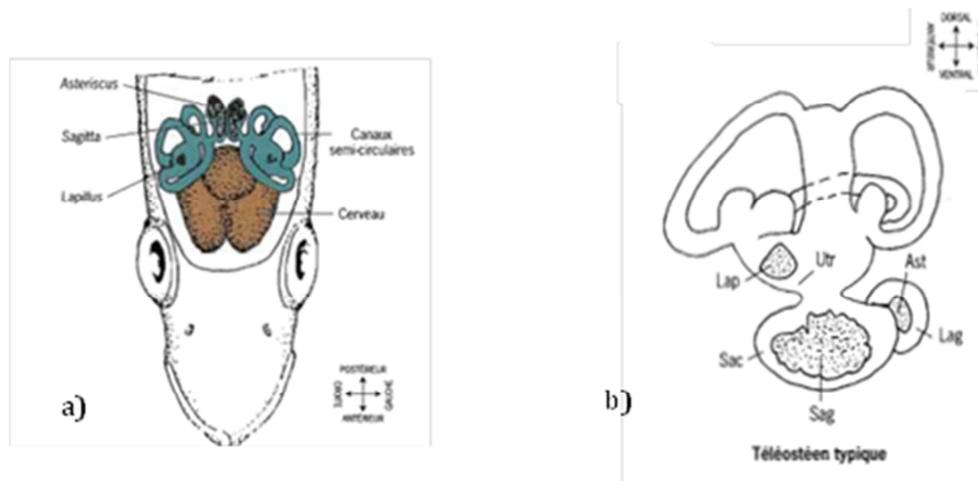


Figure 17 Schéma de l'emplacement des otolithes à l'intérieur de l'oreille interne d'un téléostéen. a) Vue dorsale de la structure de l'oreille interne; b) Position des otolithes dans les sacs otiques à l'intérieur du système de l'oreille interne. Ast : astericus , Lag : Lagena, Lap : Lapillus, Sac : Saccule, Sag : Saggita, Utr : Utricule (issu de Wright *et al.* (2002)).

Les trois types d'otolithes sont de tailles et de formes variables à l'échelle intra- et inter-espèces (Wright *et al.* 2002; Popper *et al.* 2005). C'est généralement la Saggita qui est la plus utilisée en otolithométrie à cause de sa grande taille. Les otolithes sont des structures qui possèdent sur leur face interne, un sillon appelé *sulcus acusticus* en contact avec la macula et sur la face externe la présence des stries de croissance (Figure 18, Figure 19) (Wright *et al.* 2002).

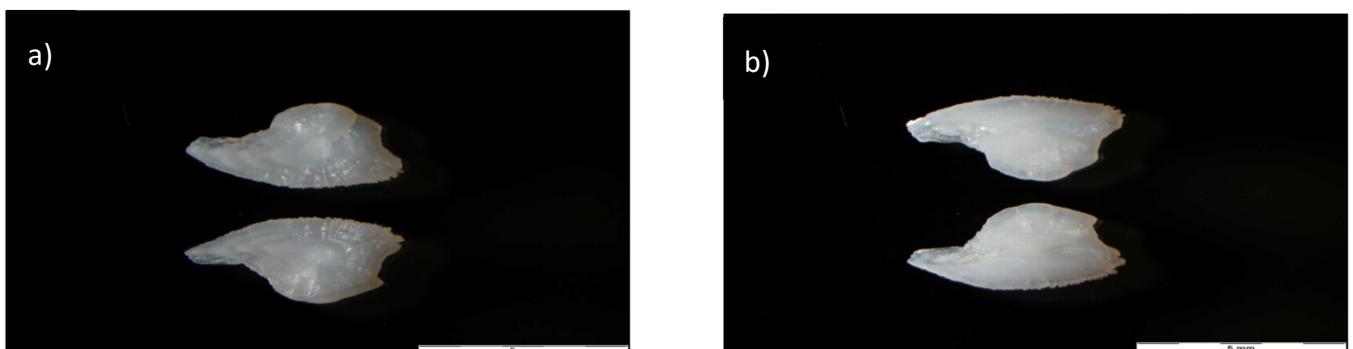


Figure 18 Sagitta de truite commune *S. trutta*. a) Face externe b) Face interne (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014).

Les otolithes croissent de manière concentrique sur un rythme journalier à annuel, de manière proportionnelle à la taille de l'individu (Wright *et al.* 2002). Cela permet de mieux appréhender les différentes phases de vie du poisson par l'estimation de l'âge et de la croissance de celui-ci. La croissance concentrique d'un otolithe s'effectue par accumulation de couches calciques et protéiques d'épaisseur variable sur toute la surface à partir du noyau central ou primordium créé au moment de l'ontogénèse (Campana & Neilson 1985). C'est l'alternance des couches calciques et protéiques qui donne cette structure concentrique des stries de croissance semblable aux cernes d'un arbre. Elles sont visibles en lumière transmise puisque celles-ci se distinguent en une alternance de bandes opaques et de bandes translucides (Figure 19). On peut les voir sur la face externe de l'otolithe (Wright *et al.* 2002).

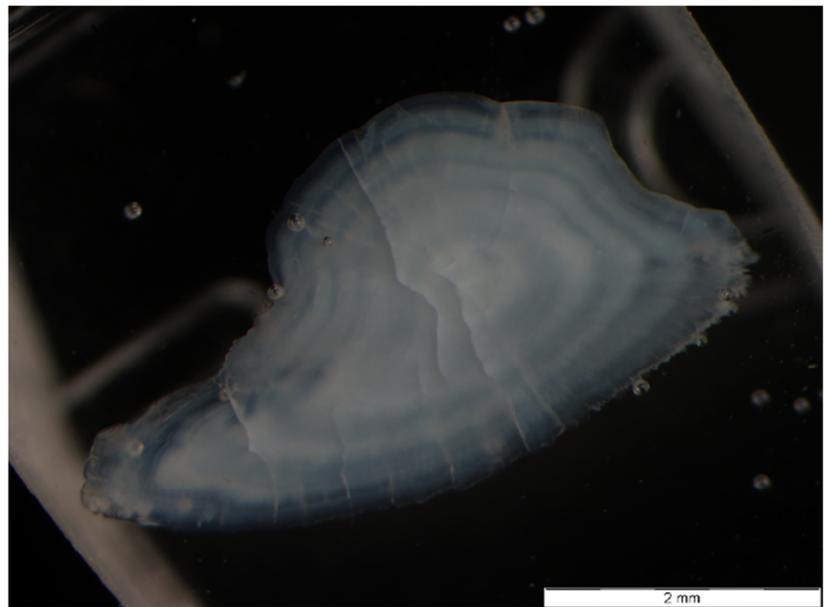


Figure 19 Sagitta de truite commune *S. trutta* après ponçage, observation des stries de croissance en lumière transmise (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014).

L'otolithe est constitué à 99% de cristaux de carbonate de calcium CaCO_3 (essentiellement sous forme d'aragonite) déposés de façon régulière sur une matrice organique (protéines). Durant la croissance de l'otolithe et la vie du poisson en plus des éléments minéraux majeurs (C et O) de la matrice carbonatée, l'otolithe va incorporer dans sa matrice des éléments minéraux mineurs (> 100 ppm : Na, Sr, K, S, N, Cl et P) ou à l'état de traces (< 100 ppm : Ba, Mg, Mn, Zn, Fe, Al, Pb, etc.) (Campana 1999; Wright *et al.* 2002). Les éléments mineurs et traces incorporés à l'otolithe peuvent provenir du milieu environnant dans lequel le poisson progresse (eaux douce et marine)

(Campana 1999; Wells 2003; Walther & Thorrold 2006) ou de l'alimentation (Kennedy *et al.* 2000; Solomon *et al.* 2006). Avant d'être incorporés ces éléments passent au travers des barrières branchiales ou intestinales par des mécanismes d'osmorégulation et sont transportés par le plasma sanguin jusqu'à l'endolymphe (Campana 1999; Allemand *et al.* 2007).

Du fait de l'intégration de ces divers éléments chimiques dans l'otolithe, cette pièce calcifiée est assimilée à la « boîte noire » des téléostéens. L'otolithe enregistre en effet les variations de ces éléments chimiques au cours du temps et marquent ainsi les différentes étapes de vie de l'individu (résorption du sac vitellin, émergence, changement de milieu). Ainsi il peut être utilisé dans de nombreuses applications scientifiques telles que, notamment, retracer l'historique de vie d'un individu, étudier la connectivité, discriminer des stocks, assigner un individu à sa population d'origine, ou être utilisé en complément d'autres marqueurs intrinsèques (tels que les marqueurs microsatellites).

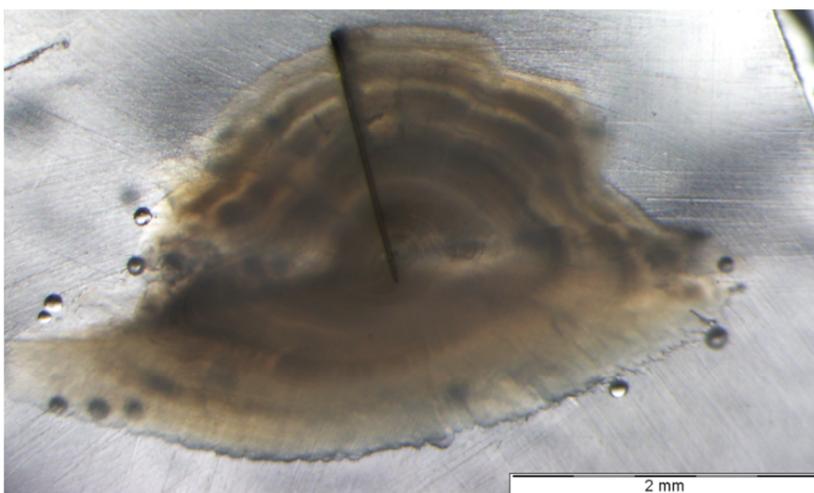
Ces otolithes sont utilisés majoritairement en tant que marqueur intrinsèque, par rapport à d'autres pièces calcifiées présentes chez les téléostéens comme les écailles, car les éléments qui y sont intégrés au cours de la vie du poisson sont inertes. Ils sont ainsi peu susceptibles d'être réutilisés par l'individu pour d'autres fonctions physiologiques telles que la métamorphose ou la reproduction (pas de résorption, ni de remaniement) (Campana & Neilson 1985). Ainsi, il est quasi impossible de perdre la variabilité temporelle et spatiale des ratios des éléments dans l'otolithe sauf en cas de stress extrême (Mugiya & Uchimura 1989).

Comme nous avons pu l'indiquer précédemment, les otolithes sont utilisés en otolithométrie pour identifier et tracer l'histoire migratoire d'un individu. Ceci est possible grâce à la modification du milieu et de leur disponibilité dans celui-ci. Cette histoire migratoire est souvent marquée par la variation de composition de la microchimie élémentaire et isotopique de l'otolithe. Par exemple dans le cas d'espèces partiellement anadromes, l'utilisation de la composition chimique élémentaire et isotopique permet de retracer leurs parcours migratoires (Walther & Limburg 2012). Par exemple, il est possible d'identifier les individus qui sont partis en

milieu marin par la variation du rapport élémentaire Sr:Ca qui est un indicateur indirect de la salinité du milieu (Secor *et al.* 1995; Bath *et al.* 2000; Volk *et al.* 2000), celui-ci est souvent corroboré par une valeur isotopique typique du milieu marin de 0,7092 (Kennedy *et al.* 1997; Holmden & Hudson 2003). La variation isotopique du Strontium ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$) dans l'otolithe est le reflet de la variation isotopique des cours d'eau (Kennedy *et al.* 2000, 2002). Ainsi ce marqueur permet, en complément de la variation de la composition élémentaire en strontium et en barium, de caractériser les différentes rivières traversées par un individu (Hobson 1999; Kennedy *et al.* 2002; Dorval *et al.* 2007). Ceci est possible puisque la précipitation des différents isotopes du strontium dans l'otolithe se fait sans fractionnement isotopique (Kennedy *et al.* 2000).

Les changements de signatures élémentaires et/ou isotopiques contenues dans l'otolithe permettent également de discriminer l'origine natale des individus (Hobson 1999; Barnett-Johnson *et al.* 2008; Walther *et al.* 2008; Martin *et al.* 2013a). Comme ils peuvent être dus au fait que les poissons analysés proviennent de populations différentes ils permettent donc de différencier les populations ou stocks de poissons (Thresher 1999; Campana *et al.* 2000; Campana & Thorrold 2001).

La composition élémentaire et isotopique permet également de différencier les formes anadromes et résidentes (Rieman *et al.* 1994; Godbout *et al.* 2010), mais aussi les individus sauvages des piscicultures (Zitek *et al.* 2010; Woodcock *et al.* 2011; Curtis *et al.* 2014).



Le mode opératoire visant à récupérer les ratios élémentaires et isotopiques, se fait par ablation laser de l'otolithe (Figure 20). Il permet de recueillir les éléments chimiques depuis le primordium jusqu'à la mort de l'individu (Figure 20).

Figure 20 Ablation laser d'un otolithe (© INRA ECOBIOP Séverine MASSON 2014)

Le laser est couplé d'une part à un spectromètre de masse quadripolaire afin de pouvoir analyser la composition élémentaire et à un spectromètre de masse multicollections d'autre part pour la composition isotopique (Figure 21). Les stratégies analytiques mise en œuvre dans le cadre de cette thèse sont les mêmes que celles détaillées dans la thèse de Jean Martin (2013) pour l'analyse élémentaire et isotopique.



Figure 21 Couplage laser et MC-ICP-MS (© C. Pécheyran- LCABIE)

Du point de vue statistique, deux types d'approches sont possibles pour réaliser la discrimination. Ces analyses statistiques dites discriminantes quelle que soit la question posée se basent sur les différences observées dans la composition élémentaire et isotopique induite par la physiologie et/ou l'environnement chez des poissons qui évoluent dans des milieux aux caractéristiques géochimiques contrastées pendant au moins une partie de leur vie (Campana 1999).

On peut, soit utiliser une méthode de clustering (MANOVA, clustering hiérarchique), qui permet la constitution de groupe d'individus dont les signatures chimiques individuelles sont identiques pour une même phase de vie (émergence, phase juvénile,...).

Une seconde alternative est de comparer les signatures géochimiques des individus à analyser, à une matrice de référence de composition géochimique des otolithes, en général des individus juvéniles provenant de site de fraies connus et dont la capacité de dispersion est limitée. Cette matrice géochimique sert, ainsi, de carte de fond des différentes populations existantes. Pour la comparaison, il suffit d'utiliser des analyses discriminantes telles que les analyses discriminantes

canoniques, les random Forest, ou les analyses Bayésiennes pour discriminer dans la matrice de références les différentes populations, puis d'assigner la composition géochimique de la phase juvénile des individus à analyser à l'une des populations établies à partir de la matrice de référence. Cette méthode, pour les analyses discriminantes et random forest, ne fonctionnent que si toutes les populations ont été échantillonnées, car aucune population fictive n'est créée. L'avantage du random forest par rapport à l'analyse discriminante est que la robustesse de l'analyse est calculée simultanément à l'analyse par une méthode de bootstrapping et non à posteriori comme la méthode de Jackknifing (Ulrich 2007; Amaratunga *et al.* 2008). L'un des désavantages de ce genre de méthode est qu'elle nécessite une matrice de référence possédant toutes les populations potentielles (Stephens *et al.* 2007).

La méthode Bayésienne quant à elle à l'avantage d'insérer des à priori que l'on a sur les données et des incertitudes concernant l'exactitude des données (Pellet & Masuda 2001; Ellison 2004; Munch & Clarke 2008; Smith *et al.* 2010).

Couplage génétique et microchimie

Le couplage de l'otolithométrie et de la génétique s'est développé récemment pour étudier et améliorer l'analyse de l'histoire de vie des individus. Ce type de couplage offre une meilleure précision d'analyse, à une échelle spatiale plus fine, pour permettre d'étudier l'origine natale des individus (génétique et géographique) (Barnett-Johnson *et al.* 2008; Smith *et al.* 2010), et/ou leur dispersion et migration à travers différents milieux pour connecter les populations (Barnett-Johnson *et al.* 2010; Perrier *et al.* 2011a; Hughes *et al.* 2014; Martin *et al.* 2015). L'utilisation de l'otolithométrie a permis d'améliorer et d'affiner certains résultats concernant l'origine natale et la structure des stocks de poissons (Miller *et al.* 2005; Barnett-Johnson *et al.* 2010; Higgins *et al.* 2010). Le couplage de ces méthodes a en effet montré pour le saumon, que la génétique permettait d'assigner les individus à une population génétique à l'échelle des bassins, tandis que la microchimie permet d'assigner plus précisément les individus à l'échelle d'une rivière ou d'un groupe de rivières (Barnett-Johnson *et al.* 2010; Perrier *et al.* 2011a). Cette résolution semble possible car la microchimie des otolithes permet d'identifier des événements particuliers qui se

sont produits au cours de la vie du poisson, alors que la divergence entre population détectée par les marqueurs génétiques demande une plus longue échelle de temps (Feyrer *et al.* 2007).

De plus le couplage de la génétique et de la microchimie des otolithes dans une analyse bayésienne permet d'insérer des à priori que l'on a sur les données (par la génétique par exemple), mais aussi de compléter les données issues de l'otolithométrie via la chimie de l'eau si celle-ci ne contient pas tous les stocks de poissons sources (Munch & Clarke 2008; Martin *et al.* 2015).

CHAPITRE IV :

STRUCTURE GÉNÉTIQUE SPATIALE DE LA TRUITE COMMUNE *SALMO TRUTTA* : IMPACT DE LA TRUITE DE MER



IV-1 CONTEXTE

La dispersion joue un rôle important dans la dynamique des populations et dans les processus de diversification génétique, elle revêt donc un caractère capital pour la survie des espèces au sein d'un environnement changeant (Bohonak 1999). En ce qui concerne les espèces de poissons, l'architecture complexe de leur habitat, la nécessité d'avoir de la nourriture et des sites de reproduction, instaurent le mouvement comme condition essentielle d'accomplissement de leur cycle de vie (Radinger & Wolter 2014). Aussi la compréhension de l'impact du mouvement notamment lors de la reproduction est fondamentale. De celle-ci va dépendre la prise de décisions destinées à la gestion et à la conservation des populations des poissons (Crandall *et al.* 2000; Ferguson 2004). Néanmoins, tracer le mouvement, et s'assurer de la reproduction de l'individu à l'issue de celui-ci s'avère compliquée puisque au moment de sa capture son origine natale demeure incertaine (Thorrold *et al.* 2001). C'est particulièrement vérifiable pour les espèces partiellement migratrices comme la truite commune qui par sa plasticité phénotypique peut se déplacer en mer et coloniser de nouveaux bassins. C'est pourquoi l'utilisation de l'outil génétique est un bon moyen de connaître le mouvement des truites de mer, et de mesurer l'impact de celles-ci sur les populations (Lowe & Allendorf 2010).

La truite commune, de part, sa diversité génétique, notamment dans le bassin de l'Adour est un bon sujet d'étude pour mieux appréhender l'impact du mouvement sur la dynamique des populations.

L'objectif de ce chapitre est donc de déterminer la structure génétique entre les populations des truites communes du fond du Golfe de Gascogne à l'aide de marqueurs microsatellites et d'étudier l'influence sur cette structure génétique de l'écotype truite de mer, ainsi que l'impact des repeuplements récents. Pour cela, les génotypes de juvéniles de truites communes nous servent de carte de fond génétique pour les populations de truite commune, ce qui permet

d'assigner les truites de mer à leurs origines natales. Mais cela nous permet également de quantifier et de dissocier le mouvement des truites de mer de la dispersion efficace.

La structure génétique des populations de truites communes est soumise à l'influence de facteurs intrinsèques à l'espèce, de facteurs historiques (période glaciaire et inter-glaciaires), de facteurs environnementaux, et d'activités anthropiques. Ces différents facteurs peuvent-être difficiles à distinguer, notamment lorsque les populations sont sujettes à des repeuplements avec des poissons allochtones.

Afin d'étudier l'influence des paramètres intrinsèques (plasticité phénotypique) et du repeuplement récent sur la structure génétique des populations de truites communes du fond du Golfe de Gascogne, nous avons échantillonné 806 juvéniles provenant de 101 sites de captures réparties sur 7 bassins sur plusieurs années et 615 truites de mer sur 7 passes à poissons sur 4 bassins échantillonnées de 2001 à 2013.

Parmi les populations étudiées, certaines étaient sujettes à des opérations de repeuplement utilisant des poissons autochtones ou allochtones et des transports de géniteurs.

Ces résultats peuvent avoir d'importantes implications pour la conservation et la gestion locale des populations de truites communes en mettant en évidence les principales unités génétiques présentes sur le fond du Golfe de Gascogne, et en montrant les effets des truites de mer et des activités anthropiques sur la diversité génétique au sein et entre les populations.

IV-2 ARTICLE

Disentangling immigration and gene flow between populations in the facultative migratory *Salmo trutta*

Séverine MASSON, Olivier LEPAIS, Aurélie MANICKI, Joëlle CHAT

Abstract

Gathering information on both individual movement and gene flow is rarely possible when studying dispersal among populations in fish species. It is however possible to assess both at a reasonable cost in *Salmo trutta* L. on the Atlantic coast of Europe where the facultative anadromous species is composed of discrete populations of brown trout residents occupying distinct river systems, but exchanging phenotypically distinguishable sea trout migrants. We performed two kinds of genetic analyses using individual microsatellite genotypes: the stock identification of sea trout entering each corridor and the estimates of effective dispersal through each corridor. We observed that individual movement (non-local individuals of each source population ranging from 4 to 35% of the sea trout run), never translates into effective dispersal except in one off our migratory corridors examined. The likely origin of this uniquely detected gene flow event is discussed in light of well documented migratory fish management actions undertaken in the past in the studied area.

KeyWords

Homing, straying, effective dispersal, brown trout, sea trout

Introduction

Dispersal has considerable impacts on both the dynamics and genetics of species and is of prime importance for species persistence and abundance in a spatially and temporally variable environment. Movement is particularly critical for fish species due to the contrasted and patchy habitats needed for spawning, feeding, rearing or sheltering, in order to complete their life cycle (Schlosser 1991). Freshwater fish sometimes have to move long distances within a river system to reach the specific habitats required for each stage of their life history (Jonsson & Jonsson 2011). In the case of anadromous fish, individual movement behaviour is even more complex and occurs over greater distances because they additionally include marine/freshwater migrations through a succession of fluvial, estuarine, coastal, and marine environments. In anadromous fish species, this results in population genetic differentiation levels intermediate between freshwater and marine fish species (Ward *et al.* 1994). Knowledge of individual movement of anadromous fish between all habitats is therefore a fundamental pre-requisite for addressing issues of fish conservation and management. Although gathering data on individual movement and effective dispersal is particularly difficult for fish biologists and ecologists, it is the only way to provide managers with appropriate information that will help them to adopt informed management or conservation strategies (Fausch *et al.* 2002).

Assessing dispersal in wild populations of anadromous fish is challenging because of the numerous habitats they occupy throughout their life cycle. In the facultative anadromous *Salmo trutta* Linnaeus, the anadromous form (called sea trout) is able to live in brackish or salt water while the resident form spends its entire life in a river. Sea trout migrates from freshwater to sea at an immature stage and returns to freshwater to spawn. As in any other salmonid species, the anadromous form is phenotypically distinct from the resident form by its silvery appearance, its body colour and punctuations, the transparency of its fins and, after time spent at sea, its greater size compared to the resident trout of the same age. Both migrant and resident forms are found along the Atlantic coast but sea trout are not as widespread. Sea trout is more common in the North than in the South, with the 42th parallel North considered as the present southern limit of

its distribution range (Antunes *et al.* 2006). Controlled-crosses between sea trout and resident trout produce viable and fertile progeny under experimental conditions (Skrochowska 1969a). This suggests that mating between the two forms is possible in natural populations too but it has been rarely observed (Campbell 1977; Goodwin *et al.* 2016) and the frequency at which it occurs is still largely unknown. Moreover, the absence of genetic differentiation found between sea trout and resident trout from the same stream suggests that they constitute a panmictic population (Hindar *et al.* 1991; Charles *et al.* 2006).

The marine phase is recognized as the part of brown trout life history with the largest knowledge gaps (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 1993). Information about marine sojourn of sea trout, for example the existence of migration routes or feeding areas (Quéméré *et al.* 2016), is scarce especially in the southern part of the sea trout distribution area. The distance covered by sea trout during its marine migration is variable but generally dramatically shorter than by *Salmo salar* Linnaeus. Sea trout move frequently between river, estuary, and sea habitats (Pemberton 1976; Etheridge *et al.* 2008; Jensen *et al.* 2012) and contrary to expectations, upstream movements are not always related to reproduction (Nall 1930; King *et al.* 2016). Most sea trout individuals stay in seawater nearby their natal river mouth (Skrochowska 1969b; Berg & Berg 1987) but may also move to non-natal estuaries (Degerman *et al.* 2012) and non-natal streams (Jensen *et al.* 2015). The propensity to visit non-natal streams during marine migration (straying) appears to be more common among sea trout individuals originating from small streams (Degerman *et al.* 2012) or among those that have not reached sexual maturity (Jensen *et al.* 2015). Long-distant marine migration has also been observed with a handful of individuals sampled several hundred kilometres away from their natal river (Balmain & Shearer 1956; Skrochowska 1969b; Pratten & Shearer 1983a; Euzenat *et al.* 1991). Northward marine migration has often been reported in Europe for sea trout individuals native from Bresle, France (Euzenat *et al.* 1991), Vistula, Poland (Skrochowska 1969b; Bartel *et al.* 2010), North Esk, Scotland (Pratten &

Shearer 1983b), Himleån, Sweden (Aldvén *et al.* 2015), Vardnes, Norway (Berg & Berg 1987). On the contrary, a dominant southward marine direction prevails for native sea trout individuals from Tweed, Scotland (Balmain & Shearer 1956). However, because direction is inferred from the recapture of tagged sea trout by trapping or fishing and because these two activities are not evenly distributed among rivers and along the coast, these trends should be considered with caution.

For *S. trutta* as for all facultative anadromous fishes, the anadromous form is the only way for resident wild populations occupying distinct river systems to exchange individuals and genes. Genetic exchange among wild populations of resident trout can only occur when immigrant fishes reproduce in a non-natal river system (effective dispersal). Irrespectively of the location of *S. trutta* populations along the Atlantic coast, smoltification and subsequent migration into marine waters do not occur before one-year of age (Richard & Baglinière 1990; Toledo *et al.* 1993). Consequently, when wild populations are separated by the ocean, a genetic exchange can only be mediated by sea trout effective dispersal, *i.e.* the movement and reproduction of non-local sea trout individuals from previous generations. On the contrary, genetic exchange between sites from the same river system can result from effective dispersal of either or both ecotypes. Striking examples of sea trout-mediated gene flow are found in case of invasion following human-mediated introductions *e.g.* (eg. Lecomte *et al.*, 2013) or recolonization of coastal rivers following recurrent local extinctions *e.g.* (e.g. Østergaard *et al.*, 2003). In long-established populations however, gene flow between river systems is far less common than gene flow within river system (Moran *et al.* 1995). Several factors contribute to restricting gene flow between populations occupying distinct river systems. First, high mortality rates are reported for sea trout during marine migration (Berg & Jonsson 1990; Aldvén *et al.* 2015). Second, homing behaviour is reported for sea trout during spawning migration, as first documented by Menzies (1919). Third, gene flow between river systems has been found to be negatively correlated to spatial distance between river mouths (Moran *et al.* 1995; Bouza *et al.* 1999). Fourth, by favouring native fish, local adaptation can

restrict gene flow at a spatial scale depending on the strength of the divergent selection between populations (Hansen 2002; Meier *et al.* 2011).

In rivers of the southwest of France, both *S. trutta* anadromous and resident forms are present. The anadromous form is abundant in the River Adour, which runs for more than 300 km from the Pyrenees to the inner Bay of Biscay and a few thousands of them are trapped every year. In that area, both forms are the target of fisheries. Recreational in-river angling of the resident form is common in the upper part of rivers and commercial net fishing of sea trout is authorised in the lowermost 40 km of the River Adour. In this context, monitoring of *S. trutta* populations and assessment of stock enhancement impacts are necessary to ensure sustainable management strategies are in place for fishing activities. The monitoring programme adopted for Adour and surrounding rivers includes both juvenile electrofishing surveys and the trapping of sea trout during their upstream migration.

In the present study, straying and effective dispersal were compared in rivers draining into the south-eastern corner of the Bay of Biscay. The key question we aimed to answer is whether and to what extent immigrant sea trout actually contributes to gene flow between populations. *S. trutta* populations in the region are genetically well differentiated among river systems (Cortey *et al.* 2009) and even within Adour (Aurelle & Berrebi 2001; Aurelle *et al.* 2002), providing a unique opportunity to track sea trout movements and to estimate non-local sea trout contribution to regional gene flow. Specifically, based on a microsatellite genetic baseline from an extensive sampling of both freshwater juvenile and sea trout fishes, we (1) quantified sea trout straying by calculating, for sea trout run from each corridor, the immigration rate from each population of origin and (2) estimated recent gene flow among each genetically distinct populations by considering juvenile individual's immigrant ancestry over the last few generations.

Juveniles (mostly 0+) are assumed to be representative of their sampling drainage because their young age hampered long distance movement within river system (Baglinière & Maisse

2002), and prevent them from migrating across salted water between river systems. At the opposite, sea trout fishes sampled during their upstream migration could originate either from the river they were sampled in or alternatively from another river of the same (intra-basin movement) or of another river system (inter-basin movement through the sea). Therefore, comparing the genetic composition of sea trout runs with the juvenile baseline sampled in the various river systems allows quantifying sea trout movement across the studied area, while inferring immigrant ancestry of juveniles up to two generations in the past allows quantifying recent effective dispersal.

Methods

Study area

The study area is located in southwest of France and comprises the large Adour river system. Together with several coastal streams located further South (Figure 22, Table S. 1). The study area is divided into eight non-overlapping geographic areas corresponding to either a single large or a group of geographically proximate small drainages. First, five areas were considered within the Adour basin: (1) Nives (the most downstream tributary drainage area), (2) Lower Adour including minor downstream tributaries such as Ardanavy, Aran, and Bidouze, (3) Gaved'Oloron, (4) GavedePau, and (5) Upper Adour including Adour and all its tributaries in its upstream end. Second, the coastal streams located south of Adour were aggregated in two distinct groups, the so-called "FrenchCoastal Streams" (FCS) group encompassing the rivers Uhabia, Antereneko Erreka, Untxin and Nivelle, and the "Spanish Coastal Streams" (SCS) group encompassing Bidasoa and Urumea. Immediately north of the Adour estuary, a few coastal rivers, which rarely house salmonids, were ignored. Finally, a tributary of the River Garonne, i.e. Neste d'Aure (corresponding to the letter f and the number 8, respectively in Figure 22 and Figure 23), was also sampled.

Water salinity in the coastal plume of the River Adour ranged between 30 and 35 g.l⁻¹ (Sharif *et al.* 2014). The marine water intrusion limit in Adour estuary is located about 12km from the

mouth. The confluence of Nive and Adour, 6 km upstream from the mouth, is thus under tidal influence and, in this area, water salinity cannot be considered as freshwater since it ranges from 3 to 30 g.l⁻¹ depending on both the depth and the tide (Goñi-Urriza *et al.* 2007).

There are four French salmonid migratory corridors widely known in the study area, the three major tributaries of Adour (Nive, Gave d'Oloron, and Gave de Pau) and, to a lesser extent, the Nivelle coastal stream. As other French rivers, Adour was affected by artificial migration barriers due to construction of dams for hydropower production or irrigation. The loss of connectivity in Adour River was at its maximum in the first half of the nineteenth century, resulting in a dramatic decline of anadromous salmonid populations. Since the 1980', however, habitat connectivity has been continuously improved. Accessibility of upstream spawning sites to salmonid fishes, albeit incomplete, is now operational in all four salmonid migratory corridors as detailed in Perrier *et al.* (2014). However, despite ongoing efforts, spawning of anadromous salmonids remains rare in the upper part of Gave de Pau. At the time of study, all four corridors except Gave de Pau were equipped with permanent fishtraps (Figure 22) in order to catch, count, phenotype and sample for scales ascending sea trout individuals during their upstream migration.

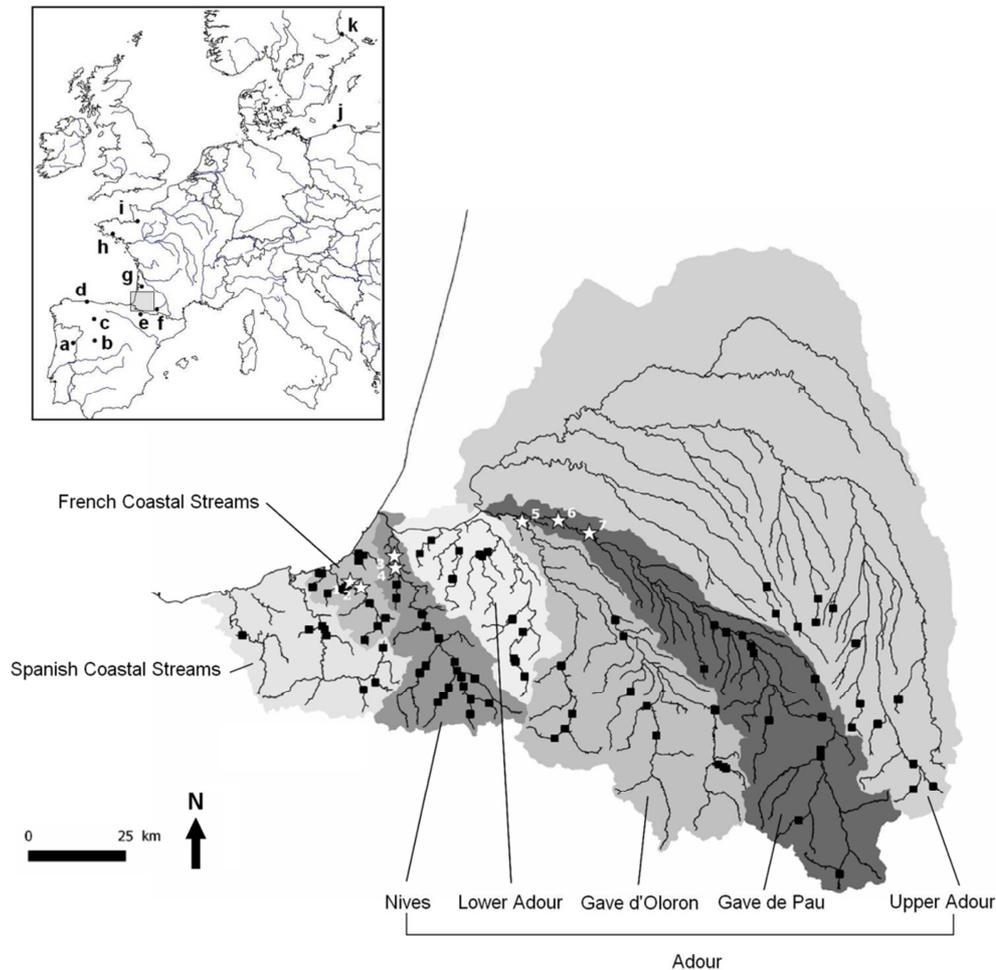


Figure 22 Map of the study area and its localization in Europe (inset) based on the French national hydro-geographical database (BD Carthage® IGN) and CCM2 data set (de Jager & Vogt 2010). Shaded areas refer to seven of the eight geographical units considered (Neste d'Aure from Garonne drainage not shown). Adour drainage was subdivided into (1) Nives, (2) Lower Adour, (3) Gave d'Oloron, (4) Gave de Pau, (5) Upper Adour. South of Adour flow the French coastal streams (rivers Uhobia, Antereneko, Untxin and Nivelle) and even farther the Spanish coastal streams (rivers Bidaxoa and Urumea). Symbols indicate location of sampling sites: Black squares represent electrofishing sites (juvenile sampling). White stars represent fish traps (sea trout sampling): (1) Uxondoa, (2) Olha, (3) Chopolo, (4) Halsou, (5) Sorde-l'Abbaye, (6) Puyoo, (7) Baigts. In the map inset: a (Agueda), b (Tormes), c (Esla), d (Narcea), e (Ebro), f (Neste d'Aure from Garonne), g (Leyre), h (Scorff and Blavet), i (Coesnon and Selune), j (Sluvia). k (Dalälven). Fig. 1 149x147mm (300 x 300 DPI)

Sample collection

Sampling of juvenile individuals was conducted by electrofishing throughout the study area from 2011 to 2014. To minimize the risk of any temporal bias, all eight study areas but SCS were visited at least twice in the four year period. Between 1 and 15 juveniles (body length <15 mm) were captured per sampling site, preferentially young-of-the-year (0+) or alternatively one-year-old (1+) individuals. A total of 101 sampling sites were visited over the entire study area with 806 juveniles monitored forage and sampled for tissue (Figure 22). For tissue collection, fish were anaesthetized and a small piece of fin was subsequently collected, preserved in 95% ethanol, and stored at 4°C until DNA extraction.

A total of 615 sea trout adults were sampled for scales in the study area throughout the upstream migration period. Of these, 457 were captured between 2010 and 2013 at permanent fishtraps set on Nive, Gaved'Oloron and Nivelle. As sea trout upstream migration was not monitored on Gave de Pau during the study period, historical sampling of scale tissue collected in 2002 was used for DNA typing of 148 sea trout adults, then caught at two hydroelectric downstream dams across Gave de Pau (Puyoo and Baigts). Puyoo sea trout which size was over 45cm were subsequently transferred to spawning grounds located approximately 100 km upstream in Gave de Pau (Saint-Pé-de-Bigorre) as a measure for conservation management (Barracou 2003).

For possible identification of origin of potentially long distance straying sea trout immigrants, juvenile and resident adult brown trout individuals from outside the study area were included in the baseline when conducting genetic assignment analyses. The Atlantic North outgroup was constituted of 65 tissue samples from French rivers: Leyre (corresponding to the letter g and number 9, respectively in Figure 22 and Figure 23), Blavet and Scorff (both corresponding to the letter h in Fig.1), Couesnon and Selune (both corresponding to the letter i in Fig.1), a Polish river: Slupia (corresponding to the letter j in Figure 22) and a Swedish river: Dalälven (corresponding to the letter k in Figure 22). The six last rivers were pooled into the single sample 10 in Figure 23.

The Atlantic South outgroup was constituted of 25 tissue samples from rivers of the Iberian Peninsula: Narcea flowing in the Cantabrian Sea (corresponding to the letter d in Figure 22) and Agueda, Tormes, and Esla belonging to Duero drainage (corresponding respectively to the letters a-c in Figure 22). These four last rivers were pooled into the single sample 6 in Figure 23. Additionally, as local hatcheries are potentially used for stocking rivers of the study area, more than 30 individuals from each of five different strains of domesticated brown trout reared in four local hatcheries were included. Finally, to potentially identify close relatives (sampling errors or hybrids) of the Atlantic brown trout in the samples, more than 20 conspecific individuals from the nearby Ebro's headwaters (river flowing into the Mediterranean basin, corresponding to the letter e and number 7, respectively in Figure 22 and Figure 23) and belonging to the Adriatic mitochondrial lineage (based on mitochondrial sequences from the D-loop, data not shown), as well as more than 20 congeneric individuals of Atlantic Salmon (*S. salar*, corresponding to sample number 11 in Figure 23) from the study area were considered.

Microsatellite typing

Total DNA was extracted using a salt-chloroform extraction protocol (Miller *et al.* 1988) or Dneasy Tissue Kit (Qiagen), respectively for fin and scale samples. All 1816 individuals were genotyped at 11 microsatellite markers using two highly multiplexed polymerase chain reaction (PCR) protocols. In addition, 144 randomly selected individuals (6% of the total number of individuals kept for statistical processing) were genotyped twice in order to estimate genotyping error rates. The first multiplex is a combination of nine loci: Ssa85 (O'Reilly *et al.* 1996), Str73INRA (Presa & Guyomard 1996), MST60 (Estoup *et al.* 1993), Ssa410Uos and Ssa408Uos (Cairney *et al.* 2000), SSOSL417 (Slettan *et al.* 1995), Str541 (Estoup *et al.* 2000), OmyFGT2TUF (Sakamoto *et al.* 1994), and SsaD71 (King *et al.* 2005). The second multiplex consists of two loci, SSOSL438 (Slettan *et al.* 1996) and Str543 (Presa & Guyomard 1996). Amplification reaction was performed in a 5µl final volume using 1X PCR Master Mix of

the Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen), 0.2 μ M of each reverse and fluorescent-labelled forward primer and approximately 25ng of templateDNA. The amplification protocol included an initial activation step of at 95°C/5min, followed by 30cycles of 95°C/30sec, 57°C/90sec, 72°C for 30sec, and a final elongation step at 60°C/30sec. Aliquots of each of the two multiplex PCRs were pooled and PCR products were subsequently separated by electrophoresis and detected by their fluorescence on an ABI Prism®3100-Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems) according to the manufacturer's instructions using Genescan 500 LIZ internal size standard (LifeTechnologies).

Alleles were scored using STRand software (Toonen & Hughes 2001). Allele sizes were then binned into discrete classes using MsatAllele package v 1.01 (Alberto 2009) for R software (R Development Coreteam 2009). The presence of null alleles or allele dropout was assessed using the program Micro-Checker version 2.2 (Van Oosterhout *et al.* 2004). Potential linkage disequilibrium and departure from Hardy-Weinberg equilibrium were estimated for each locus and sampled river in Genepop v 4.0 (Rousset 2008), accounting for multiple comparisons using Bonferroni correction (Rice 1989).

Sampling juveniles using electrofishing techniques may result in sampling individuals from the same family. As a result, high genetic relatedness between some individuals may strongly bias inferences about the underlying population genetic structure (Rodríguez-Ramilo & Wang 2012). To prevent such a bias, thefull-pedigree likelihood model implemented in Colony software version 2.0.5.3 (Jones & Wang 2010) was used to detect full sib individuals. Colony was set to account for a genotyping error of 0.01% for each type of error, assuming diploid species and polygamous mating for male and female. Four independent runs were performed using different random seed numbers and long length runs to check for consistent results. For each full-sib family detected, one individual was randomly selected and the others removed from subsequent analyses.

Data analyses

Estimation of genetic diversity and population differentiation parameters

Expected unbiased (H_n) (Nei 1978) and observed (H_o) heterozygosities were calculated using Genetix v4.05 (Belkhir et al.), together with the coefficient of inbreeding (F_{is}) for each locus in each geographical group (determined given Structure results, see below), with significance levels determined by 10000 randomizations of multilocus genotypes within groups. The program FSTAT v2.9.3 (Goudet 2001) was used to estimate allelic richness (A_r) using the rarefaction method (El Mousadik & Petit 1996; Kalinowski 2004) and pairwise F_{st} values (Weir & Cockerham 1984) between juvenile and sea trout groups and to test temporal stability of Nivelle sea trout runs. Statistical significance was tested by 10000 randomizing multilocus genotypes between pairs of populations.

Genetic clustering

The Bayesian clustering approach implemented in the program STRUCTURE version 2.3.4 (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003) were used to infer population genetic structure. All individual genotypes were analysed jointly to assess the number of clusters that best fit the genotypic data and estimate the probability that each individual belong to each of the detected genetic cluster. The geographical extent of the genetic clusters and the relationship between the different types of individuals sampled were then determined. The most-likely number of genetic clusters was determined following the hierarchical approach of Evanno, Regnaut, & Goudet (2005) in which a first analysis is performed on the entire data set to determine the most likely number of clusters explaining the higher hierarchical level using ΔK (Evanno et al. 2005) estimated with Structure Harvester version 0.6.92 (Earl 2012). A second round was then performed independently on individuals in each of the previously identified clusters and additional rounds of analysis were performed on subsets of the data set until no

further structure could be detected. For each analysis the Admixture ancestry and the Correlated allele frequencies models (Pritchard *et al.* 2000; Falush *et al.* 2003) were used with a burn-in period of 100000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations followed by 200000 MCMC repetitions. The number of clusters K was set from 1 to 12 with 20 independent runs for each K value. The overall optimal K was determined by summing all K values obtained at the lowest hierarchical level of the iterative analyses. A final run on the entire dataset was then performed with this overall optimal K, using a burn-in period of 500000 MCMC iterations followed by 1000000 MCMC repetitions, with three independent runs to check the congruence between results from the iterative procedure and the overall analysis.

Admixture analysis of sea trout

A genetic mixture analysis implemented in ONCOR software (Kalinowski *et al.* 2007) was used to identify the population of origin of sea trout sampled in the four migratory corridors considering all the samples collected except sea trout as a baseline reference. In a first step, the power and precision expected from the mixture analysis was evaluated by simulations using the '100%simulations' feature and across-validation method (Anderson *et al.* 2008) implemented in ONCOR v 1.0 (Kalinowski *et al.* 2007). The simulated sample size was set at 500 individuals and 10000 simulations were performed to assess assignment rate. A correct assignment greater than 90% indicates that baseline populations have been adequately delineated for assigning individuals (Smith *et al.* 2005). In a second step, the estimation of sea trout stock mixture proportions was performed using ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007) with 10000 bootstraps and 95% confidence intervals.

Estimation of recent migration rates

BayesAss program (Wilson & Rannala 2003) was used to estimate the recent migration rates (m) in the last two generations taking into account all wild and domestic samples collected throughout the study area except sea trout. A total of 10 independent runs using different seed numbers and consisting of a burn-in of 1000000 iterations followed by 10000000 recorded iterations were performed with the mixing parameters set respectively to 0.60, 0.95 and 0.30 for allele frequency, inbreeding and migration rate to obtain satisfactory acceptance rate (following BayesAss manual). For these 10 runs, none of the non-immigrant ratios were getting stuck at the 0.67 or 1 prior boundaries as recommended by (Faubet *et al.* 2007). The Bayesian deviance measure was used to determine the run which best fits the data. A final analysis was then performed using the same seed number as the best run and increasing the number of iterations to 30000000. Posterior mean migration rates and the Highest Posterior Density (HPD) intervals were calculated with the package R CODA (Plummer *et al.* 2006).

Results

Microsatellite analyses

A total of 1816 individuals were genotyped for 11 microsatellite markers. Locus SSOSL417 was removed from further analyses due to unspecific amplifications. Considering the ten remaining loci, 4% of genotypes had missing data, 5% at one locus and 0.6% at two loci. A total of 56 individuals (3%) that failed to amplify at more than three loci were excluded. For the remaining 1760 individuals, one randomly selected representative individual per full-sib family was kept for further analyses. Full sibs were detected neither within sea trout samples nor within Atlantic salmon samples. The final data set used for genetic analyses was thus composed of 1411 individuals belonging to independent full-sib families, e.g. 584 juveniles collected in the study area, 615 sea trout individuals, 119 domestic trout and 93 individuals from the so-called

outgroups. Based on the comparison of repeated genotyping of 114 (6%) individuals, allele dropout rate and other types of error rate ranged from 0 to 2% depending on the locus considered.

Genetic diversity patterns

Among the 10 remaining loci, no null allele was detected using Micro-Checker. There was no significant linkage disequilibrium within river after correcting for multiple comparisons. Thus, all loci were considered to be genetically independent. Significant inbreeding coefficients (F_{IS}) were found for most studied groups (Table 2), indicating departure from Hardy-Weinberg equilibrium due to heterozygote deficiency. This departure is likely due to a Wahlund effect as each geographical region considered included individuals collected in different river systems, as for SCS and FCS, or in different tributaries of the same river system, as for the Adour drainage (see below). The allelic richness ranged from 3.94 to 8.34 (Table 2) and gene diversity from 0.50 to 0.74 (Table 2) across groups.

Samples	N	n	Na	Ar	Ho	H.n.b.	Fis	Fis 95% CI
<u>Juveniles</u>								
SCS	70	51	90	5.86	0.58	0.60	0.03	(-0.01 - 0.07)
FCS	112	77	85	5.53	0.56	0.61	0.08	(0.05 - 0.11)
Nives (Adour)	175	131	108	5.73	0.54	0.62	0.12	(0.07 - 0.14)
Lower Adour (Adour)	74	46	88	5.53	0.49	0.62	0.20	(0.16 - 0.23)
Gave d'Oloron (Adour)	102	78	88	5.42	0.58	0.62	0.07	(0.02 - 0.07)
Gave de Pau (Adour)	94	78	89	5.74	0.56	0.64	0.13	(0.09 - 0.13)
Upper Adour (Adour)	147	97	100	5.71	0.53	0.63	0.15	(0.11 - 0.20)
Neste d'Aure (Garonne)	32	27	72	5.60	0.55	0.59	0.05	(0.02 - 0.12)
<u>Sea trout</u>								
Nivelle (FCS)	110	110	119	6.37	0.57	0.62	0.10	(0.06 - 0.11)
Nives (Adour)	55	55	93	5.96	0.54	0.60	0.07	(0.04 - 0.10)
Gave d'Oloron (Adour)	302	302	106	5.43	0.62	0.62	0.00	(-0.02 - 0.01)
Gave de Pau (Adour)	148	148	102	5.69	0.59	0.62	0.04	(0.03 - 0.05)
<u>Hatcheries</u>								
Hatchery 1	32	20	61	5.43	0.59	0.64	0.08	(-0.03 - 0.08)
Hatchery 2	31	28	69	5.66	0.67	0.64	0.00	(-0.11 - -0.01)
Hatchery 3	32	25	60	5.0	0.51	0.59	0.13	(0.06 - 0.14)
Hatchery 4	32	21	45	3.94	0.54	0.50	-0.05	(-0.15 - -0.07)
Hatchery 5	31	25	55	4.54	0.57	0.57	0.01	(-0.06 - 0.03)
<u>Outgroup</u>								
Atlantic South	25	13	50	5.08	0.48	0.62	0.30	(0.02 - 0.29)
Atlantic North	65	46	149	8.34	0.54	0.74	0.26	(0.22 - 0.30)
Mediterranean (Ebro)	22	12	51	5.52	0.41	0.56	0.29	(0.03 - 0.37)
Salmon	23	23	94	7.79	0.68	0.74	0.10	(-0.03 - 0.11)

N: sample size, n: number of individuals after sibling removal, Na: number of alleles, Ar: allelic richness, Ho: observed heterozygosity, H.n.b: unbiased expected heterozygosity, Fis: inbreeding coefficient and 95% confidence interval (CI) estimated by 10.000 bootstraps of the individuals within populations. Significant values are represented in bold

Table 2 Mean genetic diversity indices estimated at ten microsatellite loci for *S. trutta* and *S. salar* following a hierarchical sampling in the Bay of Biscay (Figure 22).

Genetic differentiation among groups was significant after correcting for multiple comparisons, with a global F_{st} of 0.08 [0.05-0.15] (mean and 95% confidence interval) and pairwise F_{st} values ranging from 0.004 to 0.183 (Table 3). This indicates complex population genetic structure (Table 3). Within the study area, while genetic differentiations between the juveniles from the Southern region (FCS or SCS) and those from the Northern regions (Nives, Lower Adour, Gave d'Oloron, Gave de Pau, Upper Adour, or Neste d'Aure samples) were relatively high (mean: 0.112, min-max: 0.048 - 0.183), differentiations between groups in the Southern region amount to 0.069 and ranged from 0.014 to 0.108 (mean: 0.050) in the Northern region (Table 3). Surprisingly, sea trout groups between Northern and Southern regions showed the same low level of genetic differentiation (mean: 0.054; min-max: 0.008-0.087) as juvenile groups within Northern and Southern regions (Table 3). When comparing entering sea trout with the resident juveniles sampled upstream, genetic differentiation was very low, but still statistically significant (mean: 0.016, min-max: 0.004-0.028; underlined in Table 3).

	Juveniles							Sea trout				
	Coastal Streams		Adour					Garonne	Coastal streams		Adour	
	SCS	FCS	Nives	Lower Adour	Gave d'Oloron	Gave de Pau	Upper Adour	Neste d'Aure	Nivelle (FCS)	Nives	Gave d'Oloron	
Juveniles - FCS	0.069											
Juveniles - Nives	0.048	0.072										
Juveniles - Lower Adour	0.076	0.091	0.040									
Juveniles - Gave d'Oloron	0.113	0.115	0.041	0.042								
Juveniles - Gave de Pau	0.122	0.125	0.050	0.053	0.014							
Juveniles - Upper Adour	0.118	0.128	0.050	0.051	0.018	0.014						
Juveniles - Neste d'Aure	0.183	0.152	0.108	0.106	0.057	0.046	0.052					
Sea trout - Nivelle (FCS)	0.023	<u>0.026</u>	0.037	0.049	0.081	0.088	0.089	0.140				
Sea trout - Nives	0.023	0.040	<u>0.028</u>	0.046	0.078	0.087	0.091	0.145	0.008			
Sea trout - Gave d'Oloron	0.095	0.099	0.038	0.043	<u>0.004</u>	0.015	0.023	0.060	0.067	0.067		
Sea trout - Gave de Pau	0.116	0.123	0.052	0.056	0.015	<u>0.007</u>	0.017	0.040	0.087	0.089	0.011	

All *Fst* values are highly significant (p value < 0.001). Values underlined indicate comparison between juvenile and sea trout samples collected in the same drainage.

Table 3 Pairwise genetic differentiations (*Fst*) between brown trout samples.

Genetic clustering

Genetic assignment of individual multilocus genotypes in STRUCTURE using the iterative hierarchical delta K approach (Evanno *et al.* 2005) suggested K=11 as the optimal number of clusters (Figure 23; Figure S. 1). Except for Lower and Upper Adour, each juvenile group is characterized by a specific dominant genetic cluster (Figure 23a). The geographical distribution of, and the genetic relationships between, the genetic clusters strictly follow the hierarchy of the river network (Figure 22, Figure 23a and Figure 23e). The most genetically divergent clusters are cluster I (grey), comprising *S.salar* individuals, followed by cluster II (red), corresponding to samples collected in the headwaters of the River Ebro flowing into the Mediterranean basin (Figure 23a and Figure 23e). Interestingly, genetic cluster II is also present in Gave de Marcadau, located in the headwaters of Gave de Pau, a place expected to be occupied by the Atlantic mitochondrial lineage (Bernatchez 2001). All other less divergent clusters represent the Atlantic lineage (Figure 23a and Figure 23e). The two closely related clusters III (light blue) and IV (dark blue) correspond to the southernmost groups, respectively SCS and FCS. The two closely related clusters V (purple) and VI (dark purple), correspond to Nives and Lower Adour samples. The three very genetically similar clusters VII, VIII, and IX, colored in green and sharing a common branch of the tree, characterized the upper part of the Adour drainage (encompassing Gave d'Oloron, Gave de Pau and Upper Adour). Cluster X (orange) regroups all juveniles from the Neste d'Aure, a river that belongs to the Garonne drainage. Clusters X and XI (yellow) are mostly found in the wild populations of the North of the Atlantic coast. Cluster XI, and to a far lesser extent cluster X, are also present in the domestic strains hosted in hatcheries 2 to 5 whereas hatchery 1 is almost entirely composed of cluster II. Cluster XI and, to some extent, cluster X and II are also scarcely found in natural populations across the study area (Figure 23a).

Comparing the genotypes of the sea trout individuals caught at a fish trap with those of the juvenile samples electrofished upstream of the fish trap reveals two contrasting situations. In both Gave d'Oloron and Gave de Pau, most of the sea trout individuals cannot be genetically distinguished from the resident juveniles (Figure 23a, Figure 23b). In contrast, in Nivelles (FCS) as

well as in Nives, a lot of sea trout individuals entering the drainage are genetically different from the resident juveniles living in the drainage. A significant proportion of their genetic signal corresponds to cluster III typical of the Iberic Peninsula, either from SCS or even further south (Figure 23a, Figure 23b). This is not due to an atypical sampling year since the composition of the entering sea trout appears to be stable over a three year period in the case of Nivelles sea trout (Figure S. 2, Table S. 2).

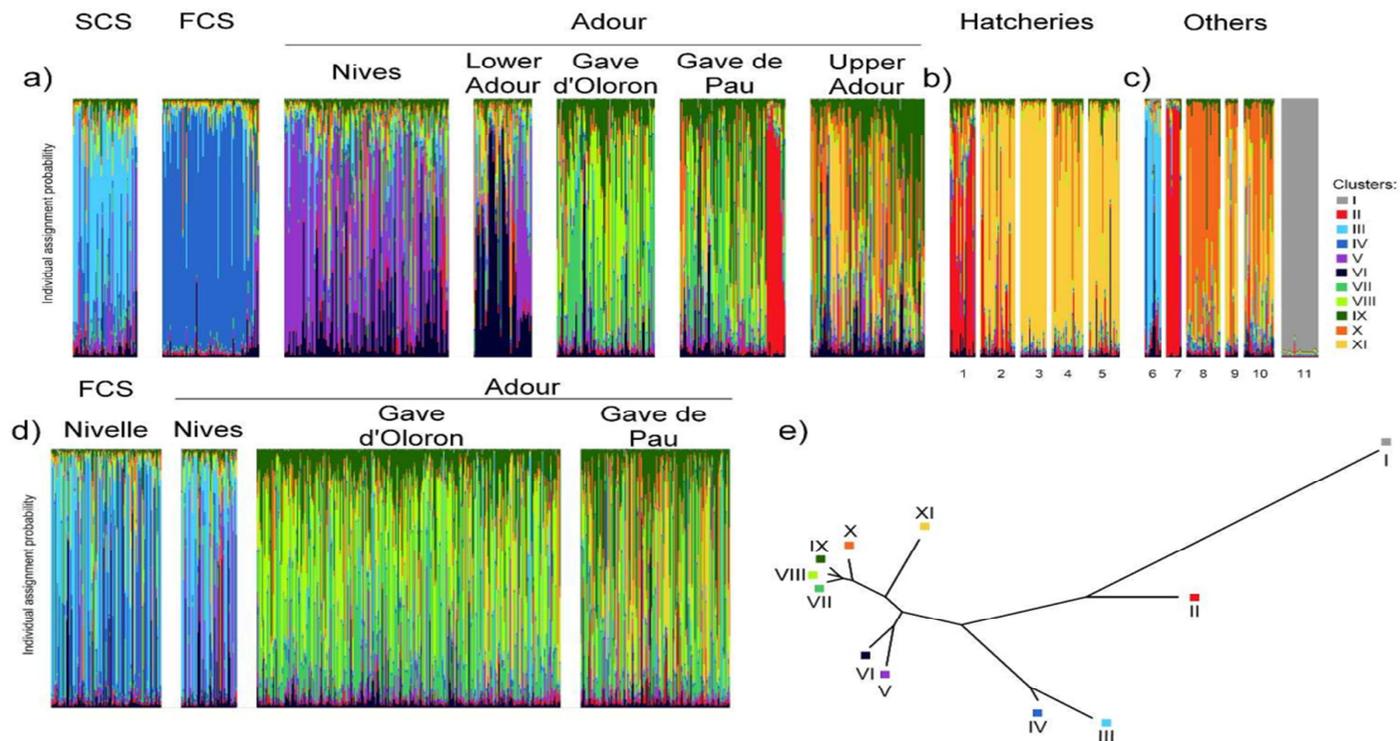


Figure 23 Bayesian *STRUCTURE* analysis showing the distribution of eleven genetic clusters detected with no a priori partitioning among streams. Each individual is represented by a vertical line divided into eleven colored segments proportional to its affiliation to the corresponding genetic cluster. a) Juveniles from the study area. b) Hatcheries including Caunterets “Wild strain” (1), Caunterets “Cheptel strain” (2), Peillen (3), Lees-Athas (4) and Viviers de Sarrance (5). c) Others: samples from rivers of the South of the Atlantic coast(6), one headwater of the Ebro river in the Mediterranean basin (7), the River Neste d’Aure (8), the River Leyre (9), some rivers of the North of the Atlantic coast (10), and Atlantic salmon (11). Correspondence between letters in Fig. 1 and numbers in Fig. 2: 6=a+b+c+d, 7=e, 8=f, 9=g, 10=h+i+j+k. d) Sea trout samples caught in the four migratory corridors of the study area. e) Neighbour joining genetic tree computed based on the net nucleotide distance between the eleven genetic clusters estimated by *Structure*. Juveniles were ranked according to the drainage where they were caught, from downstream (left side) to upstream (right side) with respect to the dendritic network. Sea trout individuals were ranked according to the date of their catch in the fish trap. Fig. 2 575x388mm (300 x 300 DPI)

Genetic composition of sea trout runs

As revealed by simulations and cross-validation methods implemented in ONCOR, most groups were sufficiently differentiated to confidently identify the origin of immigrant sea trout fishes (assignment rate higher than 90%). The assignment rate was slightly lower in the case of Gave d'Oloron (88%) and Gave de Pau (85%), possibly due to the fact that their trout populations are genetically related (see above), and even lower (80%) for hatchery 1 (Table S. 3), indicating that non-assignment to those source populations should be considered with caution. Genetic assignment in ONCOR estimates that about half of the sea trout individuals sampled return to their natal drainage (Table 4). The proportion of local sea trout over the period studied reached 40% in Nivelle (FCS), 56% in Nives, 58% in Gave de Pau and up to 70% in Gave d'Oloron (Table 4). Thus, a significant proportion of sea trout individuals that move upstream into a river originated from another population. About one third of the sea trout entering Nivelle and Nives originated from Spain (Table 4). Two-way movements of sea trout were found, between Nivelle and Nives (rates close to 10%) and between Gave d'Oloron and Gave de Pau (rates close to 20%). Finally, sporadic unidirectional sea trout movements were detected, i.e. in Nivelle with about 12% of the sea trout individuals originating from Gave d'Oloron and in Gave de Pau with about 9% of the sea trout individuals each originating from Upper Adour and hatcheries 2 to 5 (Table 4).

Sea trout Migratory corridor	N	Source populations									
		Coastal streams		Adour			Garonne	Hatcheries			
		SCS	FCS	Nives	Lower Adour	Gave d'Oloron	Gave de Pau	Upper Adour	Neste d'Aure	Hatchery 1	Hatcheries 2-5
Nivelle (FCS)	110	0.30 (0.15-0.39)	<u>0.40</u> (0.30-0.55)	0.10 (0.03-0.20)	0.03 (0.00-0.08)	0.11 (0.03-0.18)	0.01 (0.00-0.09)	0.01 (0.00-0.06)	0.00 (0.00-0.00)	0.00 (0.00-0.00)	0.02 (0.00-0.06)
Nives (Adour)	55	0.35 (0.10-0.48)	0.10 (0.01-0.31)	<u>0.50</u> (0.35-0.68)	0.00 (0.00-0.06)	0.00 (0.00-0.04)	0.00 (0.00-0.04)	0.03 (0.00-0.11)	0.00 (0.00-0.00)	0.02 (0.00-0.05)	0.00 (0.00-0.05)
Gave d'Oloron (Adour)	302	0.03 (0.00-0.05)	0.00 (0.00-0.03)	0.04 (0.01-0.11)	0.00 (0.00-0.03)	<u>0.70</u> (0.46-0.78)	0.19 (0.07-0.37)	0.02 (0.00-0.10)	0.00 (0.00-0.02)	0.00 (0.00-0.00)	0.01 (0.00-0.04)
Gave de Pau (Adour)	148	0.00 (0.00-0.04)	0.02 (0.00-0.05)	0.01 (0.00-0.07)	0.00 (0.00-0.02)	0.19 (0.10-0.36)	<u>0.56</u> (0.31-0.63)	0.11 (0.04-0.26)	0.02 (0.00-0.06)	0.00 (0.00-0.03)	0.09 (0.04-0.15)

N: Sample size

Table 4 Sea trout mixture proportions (95% IC in parentheses) estimated by ONCOR software using juveniles and hatcheries as reference samples. Hatcheries 2 to 5 were pooled due to their genetic similarity. Proportions of sea trout migrating upstream of their natal river are underlined.

Estimated rates of recent migration among groups

Recent migration rates estimated in BAYESASS were consistently and surprisingly low among geographic groups in light of the significant proportion of sea trout individual movement detected among streams (Table 5), suggesting that straying sea trout do not actively take part in reproduction. Statistically significant asymmetrical migration rates were detected from Gave d'Oloron into Gavede Pau (migration rate of 0.19 with the highest posterior density [0.14-0.25]), from Gave de Pau into hatchery 1 (migration rate of 0.13 [0.03-0.24]), from FCS into SCS (migration rate of 0.11 [0.04-0.18]) and from Hatcheries 2-5 to Upper Adour (migration rate of 0.05 [0.02-0.08]). Surprisingly, apart from the two Gaves, no significant migration was found between the tributaries of the large River Adour although they share the same estuary and the same lower mainstem.

Migration into		Migration from									
		Coastal streams		Adour				Garonne	Hatcheries		
		SCS	FCS	Nives	Lower Adour	Gave d'Oloron	Gave de Pau	Upper Adour	Neste of Aure	Hatchery 1	Hatcheries 2-5
Coastal streams	SCS	0.81	0.11	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
		(0.74-0.89)	(0.04-0.18)	(0.00-0.06)	(0.00-0.04)	(0.00-0.03)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)
Adour	FCS	0.01	0.95	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
		(0.00-0.2)	(0.92-0.98)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.02)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.02)
Adour	Nives	0.01	0.00	0.93	0.00	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
		(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.89-0.97)	(0.00-0.01)	(0.00-0.06)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)
Adour	Lower Adour	0.01	0.01	0.01	0.89	0.02	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01
		(0.00-0.02)	(0.00-0.03)	(0.00-0.04)	(0.84-0.94)	(0.00-0.05)	(0.00-0.02)	(0.00-0.06)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.03)
Adour	Gave d'Oloron	0.01	0.01	0.01	0.01	0.93	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
		(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.03)	(0.00-0.02)	(0.89-0.96)	(0.00-0.03)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.02)	(0.00-0.03)
Adour	Gave de Pau	0.01	0.00	0.02	0.01	0.19	0.70	0.02	0.00	0.03	0.02
		(0.00-0.02)	(0.00-0.01)	(0.00-0.04)	(0.00-0.02)	(0.14-0.25)	(0.67-0.73)	(0.00-0.04)	(0.00-0.01)	(0.00-0.06)	(0.00-0.05)
Adour	Upper Adour	0.00	0.01	0.01	0.00	0.02	0.07	0.84	0.00	0.00	0.05
		(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)	(0.00-0.01)	(0.00-0.04)	(0.00-0.15)	(0.76-0.93)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.02-0.08)
Garonne	Neste d'Aure	0.01	0.01	0.01	0.01	0.05	0.03	0.02	0.80	0.01	0.03
		(0.00-0.03)	(0.00-0.03)	(0.00-0.04)	(0.00-0.04)	(0.00-0.12)	(0.00-0.11)	(0.00-0.07)	(0.69-0.89)	(0.00-0.03)	(0.00-0.07)
Hatcheries	Hatchery 1	0.01	0.01	0.03	0.01	0.02	0.13	0.02	0.01	0.74	0.02
		(0.00-0.03)	(0.00-0.04)	(0.00-0.07)	(0.00-0.04)	(0.00-0.04)	(0.03-0.24)	(0.00-0.05)	(0.00-0.04)	(0.67-0.82)	(0.00-0.05)
Hatcheries	Hatcheries 2-5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	0.00	0.02	0.93
		(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.02)	(0.00-0.04)	(0.00-0.02)	(0.00-0.01)	(0.00-0.04)	(0.90-0.96)

Table 5 Recent migration rates (m) estimated between brown trout samples and their highest posterior density (in brackets) using the program BayesAss. Source populations are listed in the column header (Migration from) and receiving populations are listed in the row headings in the first column (Migration into). Values in diagonal (in grey) refer to non-migration rates and other values on both sides of diagonal refer to migration rates. When significant, migration rates between rivers are indicated in bold. Hatcheries 2 to 5 were pooled due to their genetic similarity.

Discussion

This present study was designed to address the relationship between migrant entry (exchange of individuals) and gene flow (exchange of genes) between populations in the particular case of the facultative anadromous *S. trutta*. This question has received little attention until recently, likely due to the low levels of genetic differentiation generally observed among adjacent populations at local and regional scales.

Fine scale population genetic structure of brown trout

The present study reveals a clear genetic structuring pattern of brown trout populations living in the rivers draining into the south-eastern corner of the Bay of Biscay, corroborating previous findings (Aurelle & Berrebi 2001; Aurelle *et al.* 2002). Indeed genetic clusters are distributed following the geography of the studied river systems with an overall good correspondence between genetic distances between clusters and their respective location. One possible explanation is that landscape characteristics impact profoundly genetic structure of brown trout populations. First, gene exchange between populations occupying distinct river systems is carried by sea trout individuals only. Second the dendritic shape of the freshwater habitat may constraint gene exchange between streams within each river system.

While oceans act as a dispersal barrier for resident brown trout populations, the barrier might have operated at a different location in the past depending on historical sea levels. Significant genetic differentiation was detected between brown trout populations of the coastal streams of Northern Spain and those of Southern France while both groups show higher genetic differentiation with brown trout populations located further North in the large River Adour. This hierarchical genetic structure might reflect ancient events, such as post-glacial colonization from distinct Atlantic glacial refuge (Weiss *et al.* 2000), or ancient landscape features, such as the presence of distinct paleovalleys draining westward (Bourillet *et al.* 2006), these hypotheses

being not mutually exclusive. The rivers of the studied area could have been partitioned with the southernmost rivers (e.g. Nivelle and Bidasoa) likely draining into a Basco-Cantabric paleovalley while easternmost drainages (e.g. Upper Adour and the two Gaves) possibly flowing into an Aquitaine paleovalley presently known as Gironde (Bourillet *et al.* 2006). These paleovalleys are currently flooded following the rise of sea level after the last glaciation about 18,000 years ago. The presence of brown trout species in the present day Adour drainage being attested as early as Magdalenian (Costamagno & Laroulandie 2004), about 18,000-14,000 BP (Langlais *et al.* 2012), it is thus possible that the genetic structure of trout populations of the Bay of Biscay has been shaped by the climatic and geographical conditions existing at that time.

In contrast to the coastal streams, the dendritic shape of the large River Adour network may have a profound impact on within-drainage population genetic structure. Divisions between Adour tributary subpopulations are discrete rather than gradual as if the lower part of Adour acts as a barrier to gene flow for trout populations occupying distinct tributaries. Such a barrier is more obvious in the lowermost part. The lower part of the River Adour is currently under tidal influence and is therefore periodically flooded with marine water up to approximately 15-20 km inland (Goñi-Urriza *et al.* 2007; Sharif *et al.* 2014). The River Nive meeting the River Adour at only 6 km from the coastline, such tidal influence could have contributed to isolate the Nives population and possibly some other populations occupying lower tributaries from those of the rest of the Adour drainage. Alternatively, the course of the River Adour has changed several times in the distant past and, as recently as five centuries ago, it has been artificially diverted south to create its present-day estuary in Bayonne (Girault de Saint-Fargeau 1995). Genetic structuring of present trout populations of the Adour drainage are then possibly influenced by ancient river courses.

The general pattern of population genetic structure is less clear at a more local scale. In the headwaters, populations from Gave de Marcadau (in the Gave de Pau area) and Bidouze (in the Lower Adour area) genetically differ from those sampled elsewhere in the tributary drainage,

while they cluster genetically with those of the neighboring drainage, River Ebro (Mediterranean basin) and River Nive, respectively. In both cases, a natural river capture explanation fits well to the local geological context since dissolution of soluble rocks, presence of underground drainage systems and occurrence of karstic resurgences have been documented (Dubois & Dainat 1963; Vanara *et al.* 1997). A less likely explanation would be historical human-mediated translocation of fish from one brook of the Ebro headwaters (Mediterranean basin) to an adjacent one from the Gave de Pau headwaters (Atlantic basin). This hypothesis is supported by archaeological evidence of human settlements associated with pastoral activities at high altitudes in the Pyrenees Mountains as early as 3000BC (Mazier *et al.* 2009; Le Couédic 2010).

Anthropogenic activities such as stocking practices seem to have contributed less to shaping the regional genetic structure of brown trout than landscape features. Four of the five domestic strains possibly used for stocking in the study area were found to be closely related to each other (belonging to the same genetic cluster) but different from natural populations enabling tracking of their alleles in the wild. Throughout the study area, the genetic signal of the domestic strains (Hatcheries 2-5) is sporadically found in both freshwater and sea trout samples throughout the River Adour, but with varying degrees of intensity. The most impacted region is undoubtedly the Upper Adour, and the least ones the coastal streams.

Even though a small diffuse background signal of domestic strains is found in all streams, genetic structuring of natural populations is sufficiently strong that it is possible to delineate freshwater population boundaries accurately enough to assign genetically sea trout individuals to their population of origin (90% of correct assignation based on simulations in ONCOR) and therefore to track individual movement in sea trout. This context offers an unprecedented opportunity to assess straying and homing behaviour of sea trout during their upstream migration at a relatively fine spatial scale and estimate gene flow resulting from straying sea trout movement between source and sink populations.

Varying degree of straying for sea trout fishes entering migratory corridors

We found that the most common trend observed among sea trout individuals during their upstream migration is site fidelity. It must be noted that no genotype was observed twice among the sea trout individuals sampled preventing bias in estimation of genetic composition of sea trout runs due to potential multiple recaptures. However, site fidelity among sea trout runs varies depending on the river examined. The entry of non-local sea trout appears more frequent into small rivers than into large ones, as first noted by Degerman *et al.* (2012), and their proportion decreases as distance from the coastline increases, as recently noted by King *et al.* (2016). Spain is a major source of emigration, particularly for Nivelle (estimated rate of 30% with 95% CI [0.15-0.39]) and Nives (35% with 95% CI [0.10-0.48]). This indicates that some sea trout individuals originating from Spanish rivers undertook a northward sea migration possibly following the northward direction of the marine currents observed in that area (Gaudin 2006).

The River Adour is the only drainage where sea trout movements between tributaries could be assessed since brown trout subpopulations were clearly genetically delineated there. The highest estimated proportions of straying (19% with 95% CI [0.10-0.36] and 19% with 95% CI [0.07-0.37]) were observed between Gave d'Oloron and Gave de Pau both ways but with less confidence given the weak genetic differentiation of the two Gaves. In all other cases, straying movement did not exceed 11% and generally involved neighbouring tributaries.

Sea trout of domestic origin (Hatcheries 2-5) was detected only in Gave de Pau (9% of total movement), confirming that the eastern part of the Adour drainage is the most impacted by domestic trout releases.

No detectable gene flow following the entry of non-local sea trout except in one case

A statistically significant recent migration rate was found in only one instance of our migration runs surveyed. Indeed, the average migration rate from Gave d'Oloron into Gave de Pau reached

0.19 (95% CI [0.14-0.25]), indicating that between 14% and 25% of each generation of trout that reproduce in Gave de Pau originated from Gave d'Oloron over the last two generations. Such genetic exchange could be the result of sea trout effective dispersal (immigration movement followed by local reproduction) since immigration of sea trout individuals from Gave d'Oloron into Gave de Pau was estimated at 19% in the OncoR analysis. It is however very unlikely that such gene flow arose in that corridor simply through the effective dispersal of straying sea trout, while Gave de Pau represents the longest migratory corridor for sea trout and access of sea trout to several of its tributaries (and their spawning grounds) is still impossible due to the presence of impassable dams. The same holds true for the resident trout. It is much more likely that such genetic exchange was the result of human-mediated translocation in the area considering the well documented translocation of 140 large (>45cm long) sea trout individuals by road between 1999 and 2002 in Gave de Pau (Barracou 2003). (Lohmann *et al.* 2008) hypothesize that salmonid individuals that stray are possibly those unable to navigate back to natal sites, having not correctly imprinted on the chemical cues and magnetic fields associated with their natal site or incapable of using such information to return. This hypothesis remains to be confirmed but if true, road transportation may have disoriented sea trout so that the non-local fraction of the transported sea trout were further unable to navigate back to their natal drainage and subsequently reproduced in Gave de Pau drainage.

Similarly, the significant migration rate detected from French coastal streams into SCS (38 individuals being sampled in Bidasoa out of a total of 51) could also be attributed to fish management practices. Many dams exist on the lower part of Bidasoa, which severely constrain fish movement and probably prevent most sea trout from reaching the upper part of that drainage (Gosset *et al.* 2006), but stocking operations could explain the detected gene flow. In the 1970's, Bidasoa was extensively restocked after major accidental pollution (Anon 1991a), initially with trout of French origin (Anon 1991b) but these stockings took place too early to be detected in our analysis. More recently in the early 2000s, the Government of Navarra adopted a supportive breeding program for salmonids in Bidasoa using a broodstock

consisting of adults captured at Bidasoa's fishtraps, as described for Atlantic salmon in Leunda et al. (2013). As sea trout from French coastal streams were possibly caught in the Bidasoa's fishtrap and included in the broodstock, the detected gene flow might result from this stocking programme.

Strikingly, while straying movement was detected in high proportions throughout the study area (especially in Nivelle and Nives), no genetic exchange that cannot be attributed to human-mediated translocation was detected, suggesting that straying sea trout are not sexually mature, do not successfully reproduce, or, if they do so, their fitness is unexpectedly low. The former hypothesis would be in line with recent findings in North Atlantic showing that straying sea trout are more likely young and sexually immature (Jensen *et al.* 2015). Sea trout scale reading will possibly contribute to better understand straying behaviour in our river system. In the end, what Ferguson (2006) suspected is here confirmed: "effective straying [...], even at the level of tributaries within rivers, is very limited, otherwise these differences among adjacent rivers would not exist."

Low levels of genetic introgression resulting from management practices

Deliberate releases of hatchery-reared *S. trutta* have been common practice for several decades throughout France (e.g. Aurelle *et al.* 2002). Unfortunately, such management practices have not been recorded in a systematic, transparent, and tractable manner, so that it is difficult today to disentangle the effects of the factors contributing to the presence/absence of alleles from domestic strains in wild populations. However, results from this study suggest that there is little, if any, use of wild local spawners in the present-day breeding schemes of hatcheries 2-5. The genetic introgression rates from domestic stock confirm that Upper Adour population is the most impacted by stocking (rate of recent migration from hatcheries estimated in BAYESASS of 0.05 with 95% CI [0.02-0.08]). By contrast, Hatchery 1 was created with wild spawners from Gave de Marcadau and nearby one or two decades ago to provide fish stock to recreational anglers in the

Pyrenees National Park. Based on supportive breeding schemes, broodstock supply and hatchery 1 -reared fish releases are restricted to the uppermost areas of the Gave de Pau drainage presently occupied by trout populations of Mediterranean origin. The BAYESASS estimate of recent migration rate of 0.13 from the wild (Gave dePau) to the domestic strain is consistent with both the historical and ecological context in which the hatchery was created. However, unexpectedly, no recent migration was detected in the opposite direction seemingly excluding a potential impact of stocking practice from hatchery 1 into upper Gave de Pau. A more detailed sampling of the Gave de Pau populations would be needed to accurately qualify and quantify gene flow between the upper part of Gave de Pau and hatchery 1.

Conclusion

Homing and straying, although mutually exclusive at an individual level, are two behaviours often invoked to explain sea trout movements between marine and freshwater habitats at a population level. Biologists and managers interested in salmonids, and specifically brown trout, are often puzzled by the diversity of migratory behaviours exhibited by sea trout at both individual and population levels. Taking advantage of a regional favourable context for tracking both sea trout movements and gene dispersal between adjacent resident trout populations, this study demonstrates that straying is common although variable among sea trout populations, but that sea trout effective dispersal is very rare under natural conditions. This finding resolves the above-mentioned apparent contradictions between authors, most of them estimating dispersal simply by assessing sea trout movements.

Acknowledgements

The authors declare that they have no conflict of interest. Funding for this research was provided by the French National Agency for Water and Aquatic Environments (ONEMA) and the Conseil

Département des Pyrénées Atlantiques. S.Masson also received a Ph.D.student ship from the French Ministry of High Education and Research. Thanks are due to those at INRA UMR ECOBIOP who helped with fieldwork: François Gueraud, Jacques Rives, Frédéric Lange, Emmanuel Huchet, Pascale Coste, Jean-Christophe Aymes and to Sonia Cherkaoui with labwork. Many people contributed to this study by collecting trout samples including, ONEMA, French Federations and local Associations of Angling (departments 40, 64, 65), INRA UE 1036 U3E, Parc Naturel des Landes de Gascogne, Parc National des Pyrénées, ECOGEA, fishfarms, Gestion Ambiental de Navarra but also river owners and local volunteers. They are all grate fully acknowledged, as well as MIGRADOUR who provided sea trout scales, and Javier Alvarez Orzanco, Paulino Martinez, Eva Garcia-Vazquez, Johann Dannewitz, Anna Was who sent samples from abroad. We are very grateful to Cecile Bacles for helpful comment and advice that greatly improved the manuscript.

IV-3 DISCUSSION

Le but de cette étude était d'étudier la structuration génétique des populations de truites communes dans le bassin de l'Adour, dans les petits fleuves côtiers espagnols et la Neste d'Aure. Il vise également à mieux comprendre le rôle de l'écotype truite de mer dans la dynamique des populations. Une structuration génétique claire a été mise en évidence et correspond à la structuration du système hydrographique. Elle est donc divisée en huit clusters génétiques. Ceci corrobore les résultats précédents obtenus dans cette même aire géographique laquelle présente une importante diversité génétique des populations de truites communes (Aurelle & Berrebi 2001; Aurelle *et al.* 2002), mais aussi de saumon atlantique (Perrier *et al.* 2014). Ces possibles différenciations entre les populations des bassins de l'Adour, semblent être expliquées par des processus géologiques locaux.

Cette forte diversité génétique structurée peut s'expliquer par différents processus comme la dérive génétique, la dispersion, ainsi que des événements historiques d'origine naturelle ou anthropique (Slatkin 1987; Lenormand 2002; Coltman 2005). Son maintien semble quant à lui dû au fort comportement de homing qui empêche tout mélange entre populations, comportement bien connu chez les salmonidés (McDowall 2001) et notamment chez la truite commune (Ruzzante *et al.* 2004; Vøllestad *et al.* 2012). De plus, bien que des mouvements de truites de mer aient été détectés dans les Nives et la Nivelle en provenance des petits fleuves côtiers espagnols, ces mouvements ne semblent pas résulter en une reproduction puisqu'une absence de flux de gènes entre populations est observée. Ceci est assez étonnant au vu de la présence de flux de gènes en sens inverse de la Nivelle vers les petits fleuves côtiers espagnols, et pose donc la question de la participation de ces truites de mer à la reproduction. D'autant que nous ne savons pas si le flux de gènes détecté est issu d'un mouvement de truites de mer ou d'actions anthropiques puisque les truites de mer des Petits fleuves côtiers espagnols n'ont pas été échantillonnées et n'ont donc pas été inclus dans l'analyse. Pour répondre en partie à cette question, il serait donc intéressant de pouvoir inclure les truites de mer des petits fleuves côtiers espagnols dans l'analyse.

Il semble donc que les truites de mer vagabondent dans nos bassins. Ce type de comportement a du reste été retrouvé dans d'autres populations de truites communes. Cette absence de flux de gènes de la part des truites de mer provenant d'Espagne peut s'expliquer par le fait que celles-ci n'étaient pas dans les conditions exigées pour la reproduction. Cependant ceci reste à l'état d'hypothèse à ce jour et nécessiterait soit de vérifier l'état reproducteur des truites de mer au moment de leur retour de migration aux niveaux des passes-pièges, soit de procéder à une lecture scalimétrique sur des truites de mer de deux ans et plus présentes dans nos cours d'eau, afin de connaître l'âge auquel on observe les premières marques de fraie. Cette lecture peut par la suite inférer l'état reproducteur des truites de mer venant d'Espagne.

Ce comportement de non-reproduction des individus migrants due à une condition de maturation non atteinte est connu parmi les poissons migrateurs, tel que les salmonidés, et n'est pas aussi rare qu'on le pense (Rideout & Tomkiewicz 2011). Par exemple Ruzzante *et al.* (2004) dans son étude de la structuration génétique de populations de truite commune dans le système Limfjord au Danemark, indique que la structuration génétique observée dans ce système est expliquée par un fort comportement de homing et une faible présence de truite de mer provenant de rivières voisines qui ne se reproduisent pas dans ce système.

Une autre explication qui semble être la plus vraisemblable est qu'il existe une sélection à l'encontre des migrants comme, par exemple, le fait que les individus migrants se reproduisent mais que leur descendance ne soit pas viable (Hendry 2004). Nosil *et al.* (2005) indique que la sélection contre les migrants passe par des isolements pré- ou post-reproduction qui peuvent amener à une « non-viabilité des immigrants », comme une mort prématurée des individus immigrants, une descendance non viable car moins adaptée localement. Landergren & Vallin (1998) montre par exemple qu'un changement de concentration de salinité dans l'environnement peut affecter la survie des descendants de truites de mer migrantes. Néanmoins dans l'expérience menée dans l'article de Gauthey *et al.* (2016) réalisé en milieu contrôlé, dans le Lapitxurie (dispositif semi-naturel), situé dans les Pyrénées Atlantiques, l'introduction simultanée de truites de rivière du Bastan (France) et de truites de rivière Urumea (Espagne) qui ont pu se

reproduire, la descendance a été réputée viable. Ceci rend l'hypothèse de sélection contre les migrants peu probable dans notre contexte d'étude. Néanmoins pour le vérifier nous pourrions procéder à une expérience similaire en utilisant cette fois-ci des truites de mer.

Concernant l'impact anthropique, le repeuplement semble ne pas jouer sur la structuration des populations, sauf pour les populations de l'Adour amont qui semblent être faiblement introgressées par des allèles domestiques. Ce faible impact à court terme est connu comme l'a révélé Fergusson (2006) expliquant que dans la plupart des cas de repeuplement appliqué aux populations de truite commune, en prenant en compte l'historique des repeuplements, les populations sont faiblement introgressées par les gènes domestiques détectés dans les populations sauvages ou à une faible fréquence (<5%). Ce faible impact du repeuplement dans les populations de truite commune dans le Bassin de l'Adour corrobore de précédentes études réalisées en France et dans cette même région de l'ouest des Pyrénées atlantiques (Aurelle & Berrebi 1998, 2001). L'étude de Poteaux *et al.* (2001) réalisée en France, qui utilise comme marqueurs, des allozymes, l'ADN mitochondrial et les microsatellites montre des taux d'introgression variables dans les populations de truite commune, qui, bien que faibles s'étendent de 19 à 43%. Concernant la lignée atlantique, l'étude d'Aurelle *et al.* (2002) dans l'ouest des Pyrénées atlantiques françaises, qui utilise les allozymes et les microsatellites pour marqueurs, montre de faibles taux d'introgression des gènes domestiques dans les populations sauvages compris entre de 5 et 8%. Ceci est corroboré par Garcia-Marin *et al.* (1999) qui met en évidence pour les populations de truites communes de la lignée atlantique en Espagne, qu'en moyenne 11.4% d'allèles domestiques seulement (dans le cas de l'étude l'allèle LDH-C*90 allele) est présent dans les populations sauvages, ce qui semble suggérer aux auteurs que la plupart des repeuplements effectués sont infructueux. Cette étude précise néanmoins que le taux et le succès d'introgression varie en fonction des rivières entre 0 et 100. En Espagne toujours, dans le bassin du Duero, Almodovar *et al.* (2001), souligne que la moyenne d'introgression estimée varie entre 0 et 22% entre populations (moyenne de 3%), montrant le faible succès de l'activité de repeuplement dans les populations sauvages. Cette faible contribution du repeuplement est

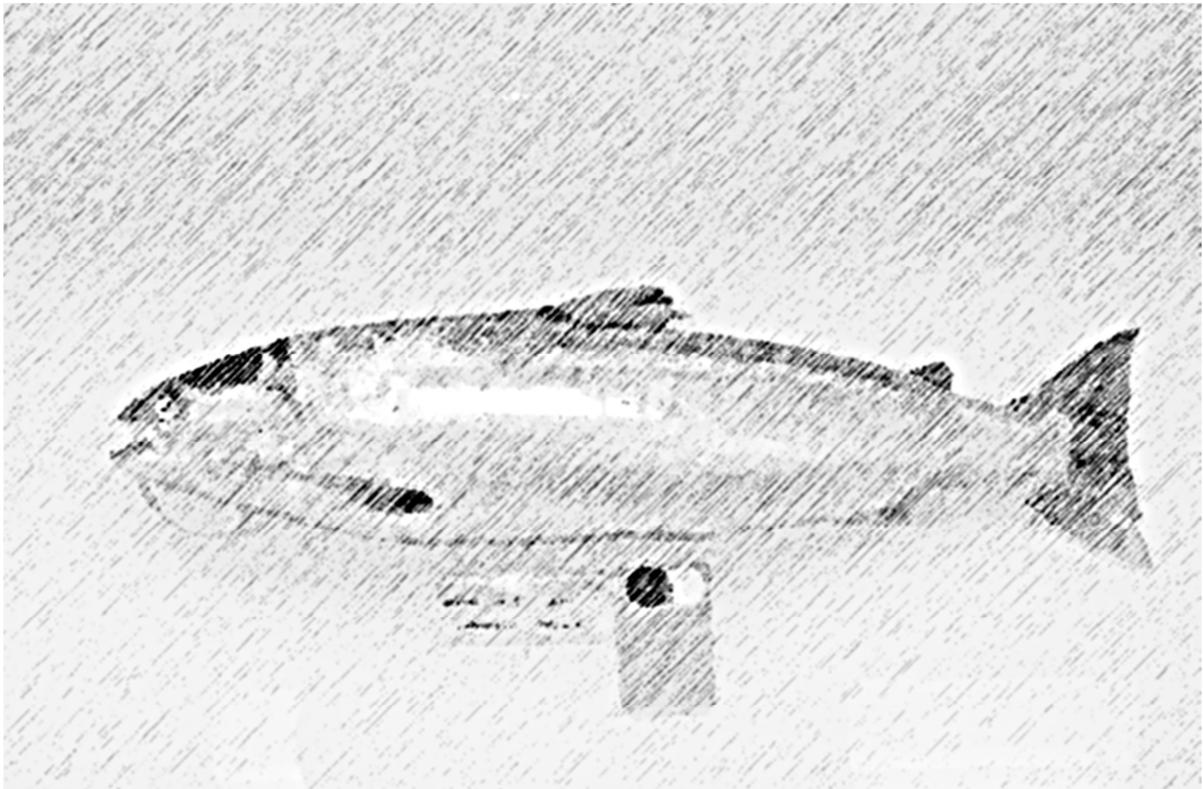
également démontrée pour les populations de truite de la lignée atlantique au Portugal (Antunes *et al.* 2001) Ces résultats sont également retrouvés pour la lignée méditerranéenne en utilisant des allozymes pour marqueurs. Les taux d'introgression vont de 0 à 70% avec une reproduction apparente des individus méditerranéens sauvages et domestiques (Barbat-Leterrier *et al.* 1989; Berrebi *et al.* 2000). Ce faible impact du repeuplement sur les populations sauvages peut s'expliquer notamment par une faible survie des descendants hybrides sauvages et domestiques.

Une autre activité anthropique a par contre des impacts à long terme, identifiés par la présence de flux de gènes qui ne semblent pas pouvoir s'expliquer par des mouvements naturels. Il s'agit du transport de truites de mer de l'aval vers l'amont d'un bassin qui se réalise dans le Gave de Pau (Barracou 2002, 2003).

Ces résultats ont une importance pour améliorer la gestion et la conservation des populations, en aidant les gestionnaires dans leur prise de décision, notamment sur la délimitation d'unité de gestion qui peuvent se baser sur la structuration génétique des populations (Ferguson 2004).

CHAPITRE V :

CONTRIBUTION DES POPULATIONS DE TRUITES COMMUNES AU STOCK DE TRUITES DE MER PÊCHÉES PROFESSIONNELLEMENT / INFLUENCE DES PÊCHERIES SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS



V-1 CONTEXTE

Dans le domaine de l'écologie halieutique, identifier les habitats favorables à la croissance des poissons, à leur survie et au succès de la reproduction, est un enjeu majeur en particulier pour les espèces en danger ainsi que celles impactées par les activités de pêches. L'objectif de cette étude était d'utiliser des méthodes d'assignations indirectes génétiques et microchimiques des otolithes pour discriminer les origines possibles des truites de mer capturées par la pêche professionnelle dans l'estuaire de l'Adour, et ainsi pouvoir identifier les populations de truite commune qui contribuent fortement à la production de truite de mer et sont donc impactées par la pêche professionnelle. Cela peut permettre d'établir de potentielles unités de gestion, en regard à la pêche professionnelle, qui pourront servir de base à l'élaboration de plans de gestion et de conservation.

Les investigations réalisées sur des poissons migrateurs comme la grande alose (*Alosa alosa*) ou le saumon atlantique (*Salmo salar*) ont montré que la résolution spatiale de l'origine natale via l'outil génétique est plutôt de l'ordre du bassin versant ou régionale (Alexandrino et al., 2006 ; Perrier, 2010 ; Jolly et al., 2012 ; Martin et al., 2015) sur la façade atlantique française. Nous venons de démontrer dans le chapitre précédent (IV) qu'en ce qui concerne la truite de mer c'est aussi le cas mais qu'il est possible de distinguer grâce à la génétique une population Nives d'une population Gaves à l'intérieur du bassin de l'Adour. L'approche génétique n'est cependant pas assez performante pour permettre une différenciation robuste des truites de mer originaires des deux axes Gave d'Oloron et Gave de Pau qui sont très proches génétiquement. Pourtant, ces deux Gaves constituent des corridors majeurs de remontées des truites de mer (>80% des truites de mer, Migradour, <http://www.migradour.com/>). Les comptages vidéo des truites de mer réalisés depuis 2011 sur ces deux Gaves (source Migradour) semblent indiquer que le Gave d'Oloron est un site privilégié de remontée de cette espèce. Le Gave de Pau se trouve être nettement plus fragmenté par des barrages à l'aval de la station de comptage (Artix)

par rapport au Gave d'Oloron (Navarrenx) et peu de choses sont connues sur la contribution des deux Gaves au stock de truites de mer peuplant le bassin de l'Adour. D'autre part, les poissons capturés au moment de leurs remontées dans la zone estuarienne peuvent être issus d'une plus grande diversité de poissons que celles échantillonnées au niveau des passes à poissons situées beaucoup plus en amont dans le réseau hydrographique des Gaves. La pêche professionnelle peut par conséquent échantillonner une diversité plus large que celle issue de ces deux Gaves.

Dans ce contexte, il apparaissait important d'acquérir des informations sur l'origine des truites de mer de retour dans le bassin de l'Adour à une échelle spatiale plus fine (affluents ou groupes d'affluents). La microchimie des otolithes permet, dans certaines conditions, d'affiner l'assignation pouvant aller jusqu'à l'échelle de la rivière pour des poissons comme le saumon et l'aloise (Barnett-Johnson et al., 2010 ; Martin et al., 2013 ; Martin et al., 2015). En ce qui concerne les truites de mer cela n'a pour l'instant pas été vérifié, pour ce faire, il est indispensable que les affluents et sous-bassins soient caractérisés par des compositions géochimiques suffisamment contrastées en éléments incorporés dans les otolithes en relation avec la chimie de l'eau (Sr :Ca, Ba :Ca, $^{87}\text{Sr} : ^{86}\text{Sr}$) (Tabouret et al., 2010 ; Martin et al., 2013 et références associées). Cette composition est très dépendante des substratums géologiques traversés. Aussi, il n'est pas rare de trouver des affluents de bassins ou sous-bassins différents caractérisés par des chimies similaires (Barnett-Johnson et al., 2010 ; Martin et al., 2013). Récemment, il a été proposé de combiner une approche génétique et microchimique pour palier en partie à ces difficultés (Barnett-Johnson et al., 2010 ; Martin et al., 2015).

Génétique et microchimie des otolithes peuvent être complémentaires et peuvent donc nous permettre de discriminer la rivière où ont émergé des poissons aux caractéristiques génétiques différentes. C'est un point important pour mesurer les effets des pratiques de gestion et renseigner sur les éventuels processus de sélection locale.

Dans cette étude, nous avons par conséquent couplé des analyses génétiques et des analyses microchimiques d'otolithes sur des truites de mer adultes collectées par la pêche professionnelle dans l'estuaire de l'Adour et les Gaves réunis (Gave d'Oloron + Gave de Pau).

Ces résultats peuvent par ailleurs apporter des éclaircissements aux gestionnaires dans la mesure où ils contribuent à évaluer le poids des pêcheries sur les différentes populations génétiques de truites communes.

V-2 ARTICLE

V-2.1 Introduction

Dans le domaine de l'écologie et de la conservation en milieu halieutique, et plus particulièrement pour les espèces partiellement migratrices largement exploitées, la détermination de la structuration des populations, l'identification des habitats favorables à la croissance des poissons ainsi qu'à leur survie et au succès de leur reproduction sont des enjeux majeurs. Il en est de même de l'estimation de la contribution des populations aux stocks de pêche professionnelle, qui permet d'évaluer l'impact de cette activité sur les populations. Tous ces indicateurs sont primordiaux dans la gestion et la conservation des espèces en danger ou de celles impactées par les activités de pêches (Ryman & Utter 1986; Carvalho & Hauser 1994; Molony *et al.* 2003). Ils permettraient une meilleure compréhension de l'impact de la pêche sur les espèces exploitées et favoriseraient l'identification d'unités de gestion biologique. Celles-ci doivent tenir compte de l'importance de la structure génétique et de la diversité dans la persistance ou la reconstruction des populations, mais également de l'effort de pêche sur les populations.

Dans le cas des salmonidés comme le saumon atlantique (*Salmo salar*) ou la truite commune (*Salmo trutta L.*), les gestionnaires rencontrent des difficultés à différencier les stocks exploités par la pêche. Ceci est lié au fait que ces espèces sont largement répandues et que leur

exploitation peut se produire à différentes échelles de temps et d'espace (par les pêcheurs en rivière, ou par la pêche au filet en estuaire, près des côtes) en raison d'un cycle de vie complexe. La truite commune, *Salmo trutta L.*, est une espèce considérée comme une importante ressource économique dans de nombreuses régions dans le monde (Europe, Asie du nord-ouest et Afrique du nord). Les populations de truites communes partiellement anadromes sont caractérisées par la présence de deux écotypes (Klemetsen *et al.* 2003) : les truites de rivières qui restent résidentes en eau douce durant tout leur cycle de vie, et les truites de mer qui migrent vers la mer pour se nourrir avant de retourner en rivière pour frayer. Ces deux écotypes présentent peu de différences génétiques et semblent donc s'entrecroiser (Hindar *et al.* 1991). Si l'écotype résident se reproduit obligatoirement dans son aire natale, l'écotype marin a le choix de se reproduire soit dans son aire natale, soit dans un autre bassin. Ce comportement reproducteur de l'écotype truite de mer est également connu pour d'autres salmonidés (Klemetsen *et al.* 2003). Ce comportement semble contribuer au maintien de la forte structuration génétique observée à l'échelle des bassins ou à plus fine échelle comme cela a été décrit dans le chapitre IV.

Bien que la truite de mer ne soit pas considérée en danger d'extinction (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013), celle-ci, et en particulier sa diversité génétique, est impactée comme pour d'autres salmonidés par des contraintes d'origines naturelles ou anthropiques telles que la pêche. Par exemple, l'exploitation ou la capture accidentelle de l'espèce en mer, en estuaire ou en rivière est considérée comme un facteur limitatif du nombre de reproducteurs sur les sites de fraie (Cooke & Cowx 2006; Lewin *et al.* 2006). C'est pourquoi les pêches professionnelles et récréatives sont désormais strictement contrôlées. Diverses mesures ont été mises en place comme la limitation du nombre d'individus capturés ou l'application d'une date limite d'autorisation de pêche (Pinkerton 1994). Pour améliorer la gestion de l'exploitation commerciale ou sportive de l'espèce et pour conserver cette ressource, il est nécessaire également de quantifier le taux de mortalité qui découle de ces

activités et d'identifier la contribution des populations de truites communes au stock de pêche professionnelle (International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea 2013).

Historiquement, pour identifier les populations d'origine des individus capturés, les méthodes de marquage direct étaient souvent utilisées. L'une des limites de cet outil demeure en la faible probabilité de capturer une nouvelle fois un animal marqué. Des méthodes indirectes utilisant des marqueurs naturels biologiquement intrinsèques ou des marqueurs biogéochimiques (marqueurs moléculaires, microchimie élémentaire ou isotopique) ont ainsi été utilisées, notamment pour les poissons (Tabouret *et al.* 2010; McKeown *et al.* 2015).

Les marqueurs génétiques, notamment les microsatellites, ont été utilisés dans l'identification des stocks (GSI), à différentes échelles spatiales allant de l'échelle la plus fine (bassin) à l'échelle la plus globale (échelle continentale) (Griffiths *et al.* 2010). Nous avons vu dans le chapitre IV que cet outil a été mis en œuvre dans le bassin hydrogéographique de l'Adour, avec pour but de caractériser la structuration génétique de la truite commune et l'impact de la truite de mer et du

repeuplement contemporain sur le fonctionnement des populations. Nous avons mis en évidence une différenciation génétique de populations de truites de mer à l'échelle des bassins en sept principaux groupes génétiques : les petits fleuves côtiers espagnols, les petits fleuves côtiers français, les Nives, l'Adour aval, le Gave

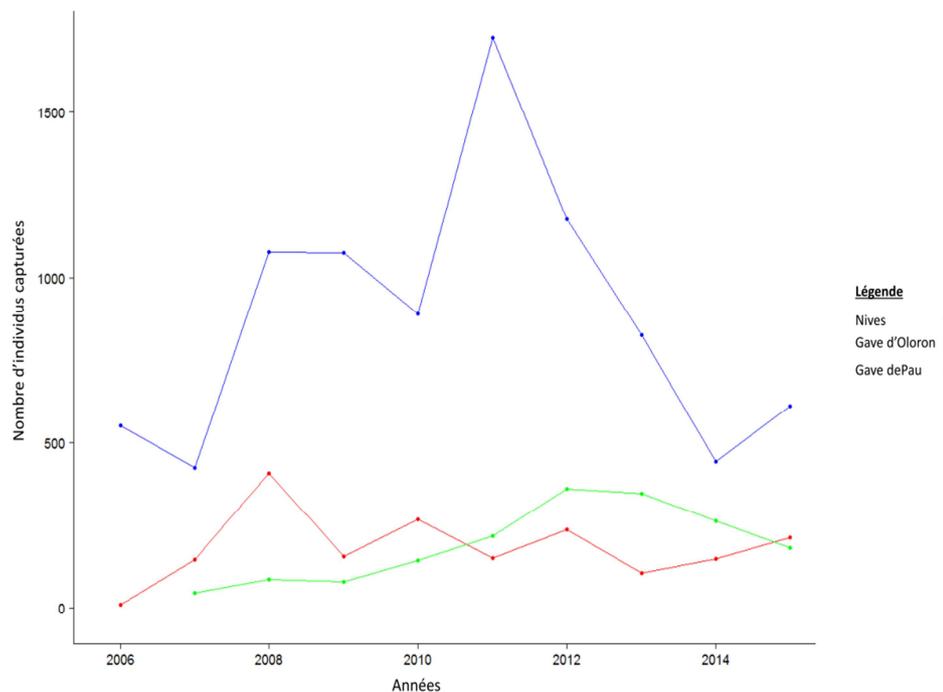


Figure 24 Données de montaison aux passes pièges des truites de mer de l'année 2006 à 2015 1 -

d'Oloron, le Gave de Pau, l'Adour amont. Les Gaves d'Oloron et de Pau sont malheureusement peu différenciés génétiquement. La faible différenciation génétique entre eux avait également été montrée pour le saumon atlantique (Perrier *et al.*, 2014). En outre, nous avons souligné qu'au-delà de la différenciation de ces groupes génétiques, des échanges sans reproduction évidente existent entre les petits fleuves côtiers espagnols, les petits fleuves côtiers français et les Nives. Cependant, les Gaves d'Oloron et de Pau et dans une moindre mesure les Nives et la Nivelle, sont considérés comme les principaux corridors de migration des salmonidés et plus particulièrement de la truite de mer. En effet les données de montaison fournies par Migradour (Figure 24) montrent que 0 à 27% de truites de mer, selon les années, remontent dans les Nives, 4 à 92% remontent dans le Gave d'Oloron) et de 6 à 44 % de truites de mer remontent dans le Gave de Pau. Ces axes hydrologiques sont également connus pour être des bassins hydrogéographiques où s'effectue la pêche professionnelle de la truite de mer dans l'estuaire de l'Adour et dans les Gaves réunis.

Pour étudier l'impact de l'exploitation de la truite de mer, et déterminer les populations sources du stock de pêche professionnelle, il était cependant essentiel de pouvoir discriminer les populations à une échelle plus fine que celle obtenue via l'outil génétique et de mieux comprendre le rôle des Gaves d'Oloron et de Pau dans la dynamique du stock de pêche Sud-Aquitain.

Aussi, afin de tenter de différencier les Gaves, un autre marqueur naturel a été utilisé, l'otolithe, pour compléter et affiner la structuration détectée par la génétique. L'otolithe est une concrétion calcaire qui croît de manière concentrique et qui incorpore tout le long de sa vie des éléments chimiques caractéristiques des milieux traversés. Grâce à cet outil, il est possible d'identifier l'origine géographique natale d'un poisson (Cook *et al.* 2007; Sturrock *et al.* 2012; Turner *et al.* 2015) à condition que des contrastes chimiques existent entre les différents habitats. A l'échelle du bassin de l'Adour, cette approche géochimique via les otolithes a été développée pour le saumon atlantique par Martin *et al.* (2013). Ces auteurs ont pu démontrer

qu'il existait des différences suffisamment marquées dans la composition chimique des eaux entre différents affluents colonisés par le saumon. Cela a permis d'identifier l'origine natale et plus précisément la rivière de développement des individus de façon relativement fiable. En particulier, il apparaît que les signatures géochimiques des Gaves d'Oloron et de Pau sont à priori parfaitement discriminées permettant même d'aller jusqu'à l'identification propre de certains affluents du Gave d'Oloron, en particulier l'Ossau, l'Aspe et le Saison.

Dans ce travail, nous avons dans un premier temps vérifié que de telles différences étaient également présentes dans les otolithes de truites sur quelques individus juvéniles et adultes sédentaires afin d'évaluer le potentiel des otolithes pour améliorer et affiner la résolution spatiale de l'origine natale des truites de mer colonisant le bassin de l'Adour. Pour identifier la diversité du stock de truite de mer de pêche professionnelle nous avons tenté d'assigner ces individus à leur origine natale en utilisant l'information génétique et des éléments microchimiques $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr^{86}/Ca et $\text{Sr}^{86}/\text{Ba}^{138}$. Il s'agira tout d'abord de caractériser la variation génétique des individus truites de mer et de les assigner à une origine natale à l'échelle du bassin, en particulier séparer celles originaires du bassin des Nives de celles issues des Gaves. L'utilisation de la génétique qui permet de séparer les truites originaires de ces deux entités (Gaves, Nives) nous permet de nous affranchir de problèmes liés à des signatures géochimiques similaires entre affluents des Nives et des Gaves. Sur ces deux sous-populations, on utilisera ensuite la microchimie des otolithes des truites de mer pour les assigner à l'échelle de la rivière ou d'un groupe de rivières à l'intérieur de chaque sous-bassin. Même si la différenciation génétique entre les Gaves de Pau et d'Oloron est faible et donc l'assignation génétique à priori peu robuste (Chapitre IV), le modèle de réassignation propose un de ces deux Gaves pour chaque individu de cette sous-population. Dans la mesure où le contraste géochimique ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca et Sr/Ba) entre les affluents du bassin du Gave d'Oloron et le Gave de Pau est suffisant pour les différencier avec une bonne précision, nous comparerons les attributions faites par la génétique avec celles de la microchimie des otolithes afin d'estimer la fiabilité de l'assignation génétique stricte. Enfin pour évaluer l'impact potentiel de la pêche professionnelle sur les populations

sauvages de truites communes, nous avons comparé la largeur et la longueur fourche des individus capturés par pêche professionnelle, à celles d'individus capturés dans les bassins de la Nive et de la Nivelle au niveau de stations de contrôle.

La présente étude, va donc utiliser des matrices de référence génétique et microchimique, pour améliorer et affiner la résolution spatiale de la structure des populations de truites de mer collectées par la pêche professionnelle dans le bassin de l'Adour. Le but est d'assigner ces truites de mer à leurs populations d'origine, au minimum en différenciant les sous-bassins du Gave de Pau et du Gave d'Oloron, tout en espérant une assignation la plus fine possible (échelle de la rivière si possible). Les résultats obtenus seront examinés pour évaluer si la pêche professionnelle a un impact sur les populations de truite commune, afin de pouvoir améliorer les actions de gestion et de conservation de l'espèce.

V-2.2 Matériel et méthodes

Site d'étude

Dans cette partie, notre zone d'étude comprend le bassin hydro-géographique de l'Adour qui est subdivisé en cinq sous-bassins, (1) Les Nives, (2) L'Adour aval comprenant les affluents tels que l' Ardanavy, l'Aran et la Bidouze, (3) le Gave d'Oloron qui comprend les affluents tels que le Gave d'Ossau ,le Gave d'Aspe, le Lourdios, le Saison et les Verts (4) le Gave de Pau, et (5) l'Adour amont dont les affluents constituent l'extrémité amont de l'Adour(Figure 25). Cette zone d'étude comprend également d'autres régions géographiques (6) le groupe des « Petits fleuves côtiers français » (FCF), (7) le groupe des " Petits fleuves côtiers espagnols " groupe (FCE) (Figure 25). Nous avons examiné exclusivement les trois sous-bassins majoritairement colonisés par la truite, Gave de Pau, Gave d'Oloron et Nives.

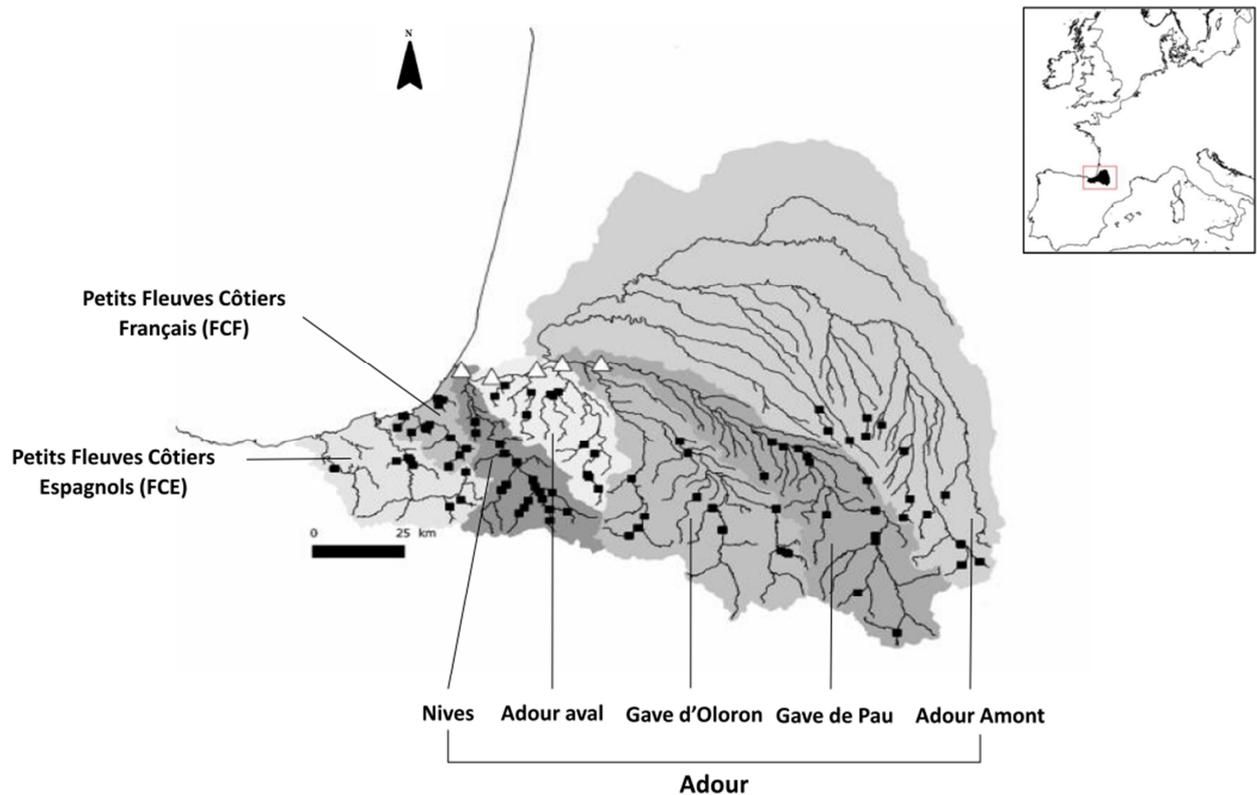


Figure 25 Carte du site d'étude et de sa localisation en Europe (encadré) modifié à partir de Masson et al. (2016). Les aires grisées font référence aux sept unités géographiques considérées. Le bassin hydrogéographique de l'Adour est subdivisé en (1) bassin des Nives, (2) Adour aval, (3) Gave d'Oloron, (4) Gave de Pau, (5) Adour Amont. Au sud de ce bassin nous trouvons les Petits Fleuves Côtiers Français (les rivières Uhabia, Antereneko Erreka, Untxin et Nivelles) et les petits fleuves côtiers espagnols (les rivières Bidassoa et Urumea). Les symboles indiquent la localisation des sites d'échantillonnages pour les échantillons utilisés en génétique. Les carrés noirs représentent les sites de pêche électrique (échantillonnage des juvéniles). Les triangles blancs représentent la localisation de l'aire de la pêche professionnelle s'étendant de l'Estuaire de l'Adour aux Gaves réunis.

Le bassin hydrogéographique de l'Adour, situé dans la partie occidentale de la chaîne des Pyrénées, est caractérisé par une grande diversité de substratums géologiques. Certaines rivières traversent plusieurs entités géologiques alors que d'autres drainent des secteurs plus homogènes. Il existe en particulier un gradient sud-nord pour certaines rivières telles que le

Gavede Pau, l'Ouzom, le Gave d'Ossau et le Gave d'Aspe qui présentent un substratum primaire ancien en tête de bassin (substratums granitiques et séries sédimentaires de l'ère primaire) relayé par des chaînons calcaires du jurassique et crétacé plus à l'aval. Plus à l'ouest, on trouve exclusivement des rivières dont le substratum est à composante calcaire jurassique-crétacé (Lourdios, Saison, des Verts), alors que le bassin des Nives est constitué d'affluents traversant des substratums géologiques relativement variés.

Populations étudiées

Afin de mener à bien les assignations à une origine natale, il était nécessaire de disposer de bases de références génétiques et microchimiques comprenant les différents affluents dans lesquels les truites de mer étaient susceptibles d'être nées. Pour ce qui est de la base génétique, elle reprend celle utilisée dans le chapitre IV. Celle-ci a été complétée par d'autres individus juvéniles extérieurs à l'aire d'étude, provenant du Nord de la Côte Atlantique (la Dordogne, la Charente, la Garonne) (Table 6). A ces échantillons ont été adjoints également environ 30 individus reproducteurs de souches domestiques de truite commune issus de deux piscicultures extérieures à l'aire d'étude et localisées dans le bassin de la Garonne (piscicultures Delataillade et Bellet), qui peuvent être utilisées pour le repeuplement et impacter les populations sauvages (Table 6).

Pour la microchimie, compte tenu des investigations préalablement réalisées sur le saumon, nous avons collecté quand cela a été possible quelques individus juvéniles qui ont été complétés par des individus adultes sédentaires récupérés via la pêche amateur.

Les truites juvéniles ou sédentaires adultes sont en majorité issus des mêmes sites d'échantillonnages que celles répertoriées dans la thèse de Jean Martin (2013) pour le saumon

atlantique (Figure 26). Quelques échantillons des rivières Bastan et Aldudes ont été rajoutés dans le bassin des Nives .

Les prélèvements de juvéniles de truites ont été réalisés lors de pêches électriques dans le cadre de la mise en œuvre du Réseau SAUMON 2009, 2010, 2011 sur les sous-bassins des Gaves d'Oloron et de Pau et des Nives par MIGRADOUR, l'ONEMA et les fédérations départementales de pêches 64 et 65 (Figure 26). Il a été prélevé un nombre limité de juvéniles dans chaque rivière (2 à 5). Dans le bassin des Nives, les prélèvements effectués à l'automne faisaient suite à une grosse crue dévastatrice entraînant une baisse notable des effectifs. De ce fait, seuls 1 à 2 individus ont été prélevés.

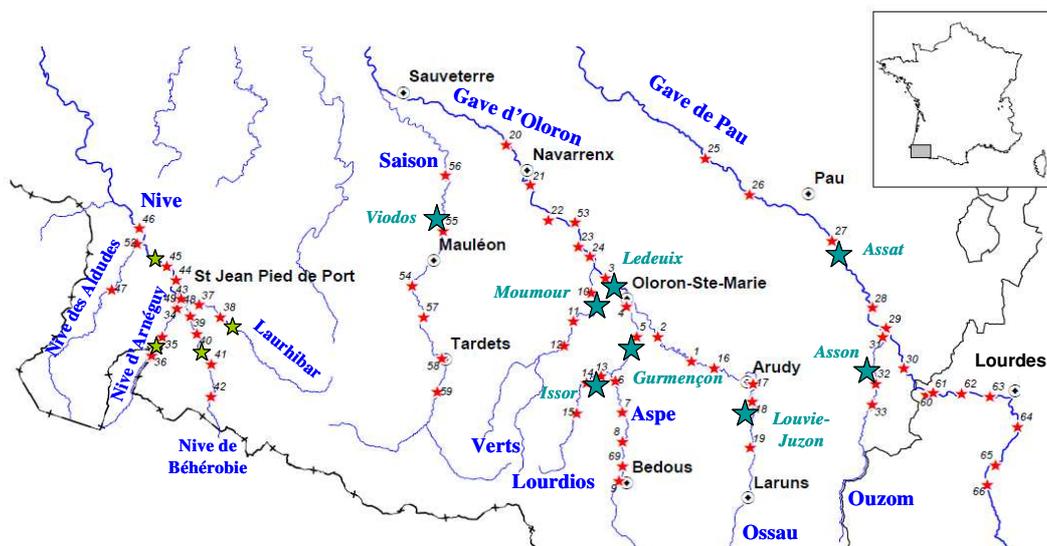


Figure 26 Sites d'échantillonnage des eaux avec suivi mensuel entre septembre 2009 et septembre 2011 (Nives uniquement en Septembre 2011), et des juvéniles de saumon Atlantique et/ou truites fario. Carte issue de Martin (2013).

Pour l'échantillonnage des truites de mer adultes, nous avons réalisé les analyses génétiques et microchimiques sur 107 truites de mer capturées par pêche professionnelle dans l'estuaire Adour (N= 72) et les Gaves réunis (N=35) durant les années 2013, 2014, 2015 (Figure 25, Table 6).

Analyses génétiques

Echantillons

Un bout de nageoire a été collecté sur les individus juvéniles ajoutés à la base de données. Ce morceau de tissu a été extrait et conservé dans les mêmes conditions que dans le chapitre IV.

Pour les truites de mer les analyses génétiques ont été réalisées à partir de tissus mous et conservés dans de l'éthanol à 95% et conservé à -4°C jusqu'à extraction de l'ADN.

Analyses moléculaires

L'ADN a été extrait en utilisant le protocole d'extraction au sel-chloroforme (Miller *et al.* 1988) ou par le Dneasy Tissue Kit (Qiagen), respectivement pour les échantillons de nageoires et de tissus. Tous les individus ont été génotypés sur 11 marqueurs microsatellites utilisant la réaction de polymérisation en chaîne (PCRs) utilisant le protocole standardisé présenté dans le chapitre IV du présent manuscrit. Les produits PCR fluorescents ont été séparés par électrophorèse et détectés grâce à leur fluorescence avec le séquenceur ABI Prism® 3100-Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems) en utilisant, conformément aux instructions du fournisseur, le marqueur de taille Genescan 500 LIZ internal size standard (Applied Biosystems). Les allèles ont été analysés en utilisant le logiciel STRand (Toonen & Hughes 2001). Les tailles d'allèles ont été classées en utilisant le package MsatAllele package v 1.01 (Alberto 2009) du programme R (R Development Core team 2009). Les individus avec des génotypes incomplets ont été ré-analysés, jusqu'à ce que la base de données génétique brute soit complète. Après cette nouvelle analyse, si des individus avec moins de huit loci microsatellites génotypés avec réussite sont encore présents dans la base de données, ceux-ci sont éliminés des analyses suivantes.

Analyses de données

Identification et suppression des individus pleins frères

Les techniques de pêches électriques visant à capturer des juvéniles peuvent parfois capturer des individus issus d'une même fratrie. Lors des analyses de structuration génétique une forte

relation de parenté entre individus peut être détectée et apporter un fort biais sur l'inférence de la structure génétique des populations (Rodríguez-Ramilo & Wang 2012), par conséquent nous avons utilisé les modèles de maximum de vraisemblance implémentés dans le programme Colony version 2.0.5.3 (Jones & Wang 2010) pour détecter les individus pleins frères. Colony a été paramétré de la même manière que dans le chapitre IV et tient compte du taux d'erreurs de génotypage de 0.01% pour chaque type d'erreur. De même, le principe analytique et les règles de décisions pour l'identification et la suppression d'individus dans les familles de pleins frères détectées sont les mêmes que celles présentées dans le Chapitre IV.

Estimation de la composition des stocks de truite de mer à l'échelle populationnelle et individuelle

Le logiciel ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007), qui utilise une approche de maximum de vraisemblance, a été utilisé pour attester de la puissance et de la précision de la matrice de référence génétique à assigner des individus à leur origine natale.

Concernant la partie simulation la puissance et la précision a été mesurée par deux méthodes différentes utilisées avant l'analyse de l'estimation des stocks (« 100% des simulations et « simulation réaliste d'un mélange de populations »), et une pour l'assignation individuelle.

Dans une première étape, une simulation d'un mélange de poissons originaires d'une seule population de la matrice de référence (i.e. 100% d'un seul échantillon) a été utilisée pour estimer la puissance et la précision de la matrice de référence génétique en utilisant la fonction «100% des simulations» et une méthode de validation croisée (Anderson *et al.* 2008) implémentée dans ONCOR v1.0 (Kalinowski *et al.* 2007). La taille de l'échantillon simulé a été fixée à 500 individus et 10000 simulations ont été réalisées pour évaluer le taux d'assignation. Une affectation correcte supérieure à 90% indique que les populations intégrées à la matrice de référence sont assez différenciées pour assigner les individus (*e.g.* comme démontré par Smith *et al.* 2005)(Table 7).

Dans une deuxième étape, une simulation d'un mélange de poissons originaires de plusieurs populations crée à partir de la matrice de référence a été utilisée aussi, afin de confirmer l'estimation de la précision de l'assignation de la matrice de référence. Dans cette analyse, chaque simulation comprend les 19 populations de la matrice de référence, chaque population de la matrice de référence contribuant à 5% du mélange global de l'échantillon simulé (Table 7). Ceci permet de tester la puissance et la précision d'assignation de la matrice de référence utilisant des stocks de poissons plus complexes et plus diversifiés. Cette analyse est en principe considérée comme un bon indicateur de la précision de la matrice de référence pour l'assignation (Beacham *et al.* 2010; Griffiths *et al.* 2010). La taille de l'échantillon simulé a été fixée à 1900 individus (100 individus simulés pour chaque population de la matrice de référence) et 100 simulations ont été réalisées pour évaluer le taux d'assignation.

Dans une troisième étape, l'estimation de la composition génétique des stocks de truites de mer des pêches professionnelles à l'échelle globale (ou populationnelle) pour l'estuaire Adour et les Gaves réunis a été réalisée en utilisant ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007) avec 10 000 bootstraps et un intervalle de confiance de 95%.

Une dernière étape, a consisté à assigner séparément chaque individu truite de mer des pêches professionnelles de l'Estuaire Adour et des Gaves réunis en utilisant l'analyse individuelle de ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007). Auparavant un test d'exclusion, ou « The leave one out test » en anglais, a été réalisé pour évaluer si les poissons de la matrice constituée étaient assignés correctement à leur population d'origine ou non. Ce test est réalisé en enlevant des individus des populations de la matrice de référence (un à la fois) et en estimant par la suite leur origine. Par la suite ONCOR estime et enregistre la part de chaque population correctement assignée et la part qui n'est pas correctement assignée.

Analyse microchimique élémentaire et isotopique

Extraction et préparation des otolithes de juvéniles et de truite de mer

L'extraction des otolithes des juvéniles et des truites de mer a été réalisée à l'aide de pinces en plastique et en porcelaine. Les otolithes ont été rincés avec de l'eau MilliQ, séchés à température ambiante sous hotte à flux laminaire puis stockés dans des micro-tubes propres. Par la suite, un otolithe par individu a été inclus dans de la résine EPOXY de type Araldite 2020 (Escil, France). Cette résine est utilisée car elle ne contient qu'à l'état de traces les éléments ciblés par l'analyse multi-élémentaire. Les blocs de résines contenant l'otolithe ont été réduits en taille à l'aide d'une polisseuse (Escil, France) avant de poncer dans l'otolithe dans le plan sagittal jusqu'au primordium à l'aide d'une gamme de disques de papiers silice abrasifs dont la puissance d'abrasion varie de 1200 à 4000. Ce ponçage permet de mettre en évidence les différentes stries de croissance. Pour finir, la surface d'analyse a été polie à l'aide de poudre de diamant (1µM). Finalement les otolithes ont été rincés avec de l'eau ultrapure et séchés avant d'être stockés dans des tubes Eppendoff.

Analyse multi élémentaire et isotopique des otolithes par ablation laser femto-seconde (couplage LA-ICP-MS et LA-MC-ICP-MS)

Analyse élémentaire des otolithes par ablation laser couplée à un ICP-MS

Les otolithes préparés selon le plan sagittal ont été analysés par couplage ablation laser femto-seconde (Laf) avec un spectromètre de masse quadripolaire pour le Sr et le Ba (ICP-MS) et multicollections (MC-ICP-MS) pour le $^{87}\text{Sr} : ^{86}\text{Sr}$ au laboratoire LCABIE (université de PAU). L'Ablation laser consiste en une extraction de matière sous forme d'aérosol sous l'impulsion d'une grande quantité d'énergie lumineuse fournie par le laser, et focalisée à la surface de l'otolithe. Ces particules mises en suspension sont emportées par un gaz comme de l'Argon (Ar) et/ou de l'Hélium en continu durant l'ablation, ce qui permet l'analyse directe de micro-échantillons solides, sans mise en solution au préalable (Figure 27). Cela permet donc d'éviter la contamination des échantillons. Ce type d'analyse avec un confinement de l'ablation sur une

petite surface donne accès à une très bonne résolution spatiale de la distribution des éléments chimiques mesurés (Günther *et al.* 1999).

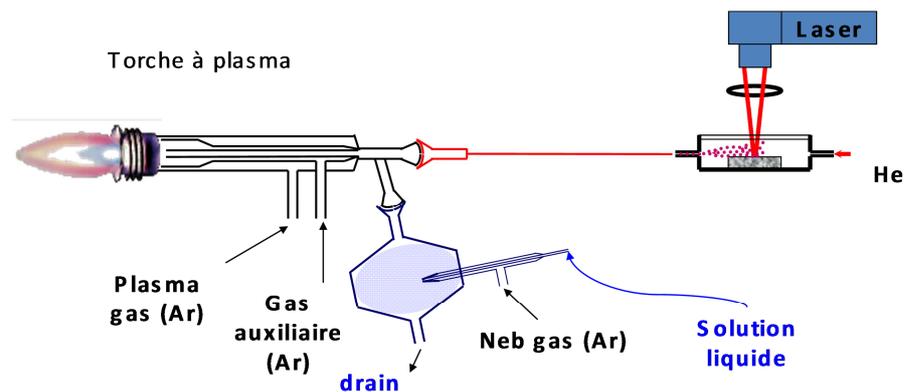


Figure 27 Schéma du couplage ablation laser spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICP-MS) issu de (Martin 2013).

L'ICP-MS a été couplé à un laser femto-second (Alfamet, Novalase, France) qui présente une source lumineuse de type IR (1030nm) et peut fonctionner à haute cadence de tir (<10 000Hz). Ce laser femto-second présente également une platine mobile selon deux axes (X,Y). Cette mobilité de la plateforme contenant l'échantillon permet d'accéder à une multitude de stratégies d'ablation et de les adapter en fonction du solide et de la problématique ciblée. Les détails de l'approche analytique sont disponibles dans la thèse de Jean Martin (2013)

Compte tenu de la forme en 3D de l'otolithe, la stratégie d'ablation choisie est aussi la même que celle mise en œuvre par Martin (2013). Elle a cherché à tenir compte de l'épaisseur (en profondeur) des couches de croissance de façon à obtenir un signal élémentaire le plus proche possible de celle d'une strie individuelle. Une stratégie d'ablation 2D scan a été adoptée, elle se matérialise par un transect linéaire dont la largeur est conditionnée par un mouvement en « N » du faisceau à la surface de l'otolithe. Les profils élémentaires continus de chaque otolithe ont donc été obtenus grâce à des transects linéaires de 30µm de largeur allant de 200µm avant le

centre de l'otolithe jusqu'à son bord. Cette largeur d'ablation assure une quantité d'échantillons suffisamment importante pour obtenir une bonne sensibilité et stabilité. La vitesse de l'échantillon sur la platine est de $5 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Le Ca est choisi comme standard interne pour éviter des variations liées à des changements dans la quantité de matériel ablaté. Il permet ainsi de réaliser une normalisation de l'ensemble des résultats en éliminant des variations liées à des modifications de la quantité de matériel ablaté au cours du temps.

Le laser est couplé à un ICP-MS de type Elan DRC II (Perkin Elmer). L'analyse est réalisée en plasma humide grâce à une connexion en Y permettant le mélange du gaz d'Hélium contenant le matériel ablaté avec une solution d' HNO_3 (J.T. Baker, Ultrex) à 1% contenant elle du Rhodium ($1\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) pour corriger une possible dérive du signal au cours du temps. L'aérosol humide ainsi produit, induit moins de perturbations dans le plasma lors de l'arrivée de l'aérosol généré par le laser (effet tampon).

Afin de quantifier les concentrations des différents éléments d'intérêts (Sr, Ba, Ca, Mn, Mg) une calibration externe a été réalisée en utilisant des matériaux certifiés pour les éléments concernés. Les matériaux certifiés utilisés sont un CRM d'otolithe (Certified Reference Material NIES n°22, National Institute for Environmental Studies, Japon), un carbonate (FEBS1 National research council Canada, Ottawa) et deux verres certifiés provenant du National Institute of Standards and Technology (USA): le NIST 610, et le NIST612. Tous ces matériaux de références ont été analysés dans les mêmes conditions d'ablations.

Analyse des rapports $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ par ablation laser couplée à un MC-ICP-MS

Suite à l'analyse élémentaire, les mêmes otolithes ont été utilisés pour mesurer les ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Pour cela, avec un laser femto seconde (Nexeya SA, Canejan, France) un transect de

100 à 150µm de large superposé à celui de l'élémentaire a été réalisé. Ce transect n'a pas enlevé de matière plus en profondeur sur l'otolithe par rapport au transect élémentaire précédant, mais a essentiellement ablaté de la matière de part et d'autre de celui-ci. Le gaz Hélium (flux de gaz de 0.68l.min⁻¹) contenant le matériel ablaté a été mélangé à un aérosol humide Zr à 100µg.l⁻¹ (HNO₃ 2%) par la combinaison d'un nébuliseur pneumatique (200µl.min⁻¹ micro-concentrique) et d'une chambre cyclonique et introduit dans le MC-ICP-MS.

Le choix des isotopes, les corrections des interférences et du biais de masse ainsi que la configuration des détecteurs ont été décrits précédemment (Martin, 2013).

Afin de valider la justesse du rapport ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr mesuré dans les otolithes de truites, nous avons utilisé un matériau de référence certifié NIES22 obtenu à partir d'otolithes d'une espèce de poisson marin « *Lutjanus sebae* » (Certified Reference Material NIES n°22, National Institute for Environmental Studies, Japon). Des pastilles de CRM 22 ont été ablatées tous les 6 échantillons pour vérifier la reproductibilité des mesures. Au bilan, les mesures du CRM 22 provenant de la même stratégie d'ablation que celle utilisée pour les otolithes, ont conduit à une valeur moyenne du rapport ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr de 0.70926 ±0.00013, 2 SD. Cette valeur est en accord avec celle du rapport isotopique de l'eau de mer (Allègre *et al.* 2010) et celle mesurée pendant trois ans par Martin (2013) par la même stratégie d'ablation, 0.70927±0.00011.

Pour finir, le ratio ⁸⁷Sr /⁸⁶Sr dans les pastilles de NIES22 a été utilisé comme un standard interne et a été mesuré tous les 10 échantillons comme une vérification externe de la reproductibilité.

Discrimination de l'origine natale des truites de mer pêchées professionnellement utilisant les éléments ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr, Sr⁸⁶/Ca et Sr⁸⁶/Ba¹³⁸ et une analyse discriminante par Random Forest

Les truites de mer (*Salmo trutta L.*) assignées par la génétique à des bassins spécifiques (Gaves, Nives) ont été par la suite assignées à une origine natale rivière ou groupe de rivières en utilisant

les éléments $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca et Sr/Ba et une approche de discrimination hiérarchique appelée forêts d'arbres décisionnels ou Random Forest utilisant le package randomforest v 4.6-12 (Liaw & Wiener 2002) du programme R (R Development Core team 2009). Cette assignation par random forest a été réalisée séparément pour les deux groupes génétiques Gaves et Nives. L'analyse par random forest a reclassé les individus références du bassin concerné par l'utilisation des éléments $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca et Sr/Ba et la création de 50 000 arbres. Cette première analyse a permis d'établir une matrice de confusion pour vérifier le taux de mauvaise reclassification des individus juvéniles et sédentaires et estimer le taux d'erreur d'assignation. Pour baisser ce taux de mauvaise reclassification et améliorer le taux d'erreur estimée et pour obtenir un seuil d'erreur d'assignation inférieur à 10%, certaines rivières ont été regroupées selon leur ratio en éléments chimiques et leur localisation géographique. C'est le cas des rivières Aldudes et Esterenguibel dans le bassin des Nives que l'on ne parvenait pas à différencier. C'est aussi le cas des rivières Oloron, Lourdios, Saison, Aspe, Verts dans le bassin du Gave d'Oloron qu'il nous était impossible de différencier. La deuxième étape a consisté en partant de cette pré-analyse à prédire l'origine natale des individus truites de mer en calculant une probabilité d'appartenance des individus à chacune des rivières ou groupes de rivières du bassin concerné.

Corrélation entre longueur fourche, largeur et origine génétique- Impact de la pêche professionnelle sur les populations sauvages

La diversité présente dans le stock de pêche professionnelle, outre l'abondance, peut s'expliquer par la longueur et la largeur des individus qui jouent un rôle au moment de la capture. En effet la pêche professionnelle, utilisant un filet maillant dérivant, ne sélectionne de fait, que les individus dont la taille est supérieure à celle de la maille du filet. On peut donc supposer que certaines truites du fait de leur largeur peuvent échapper aux mailles du filet.

La longueur fourche des truites de mer capturées sur l'estuaire Adour et les Gaves réunis par la pêche professionnelle a été mesurée après capture. Des photos de ces individus sur un plan

latéral ont été prises avec présence d'une échelle comme référence. Ceci a permis de mesurer la largeur des individus, à l'endroit le plus large du corps situé avant la nageoire dorsale, utilisant le logiciel Image J v 1.6.0_24 (Schneider *et al.* 2012) et en définissant l'échelle de mesure grâce à l'échelle de référence présente sur la photo. Ce même procédé a été utilisé pour mesurer la largeur d'individus truites de mer capturés sur les passes à poissons des Nives (années 2014 et 2015) et de la Nivelles (année 2014) à partir d'une collection de photos d'archive fournis par l'APPMA Nivelles côte Basque. Celles-ci n'ayant pas d'échelle de référence, nous avons utilisé pour définir l'échelle de mesure, la longueur fourche des individus comme mesure de référence puisqu'elles avaient été mesurées et référencées lors de la capture des individus.

La longueur fourche des truites de mer, capturées sur les passes à poissons et utilisées pour les analyses génétiques du Chapitre IV, a été mesurée et référencée au moment de la capture. La largeur de ces individus ne put être mesurée en l'absence de photo pour ceux-ci le site de capture et l'origine natale sont connus par analyse génétique. L'origine natale des individus fut identifiée via une assignation individuelle utilisant le logiciel ONCOR (Kalinowski *et al.* 2007), le même paramétrage et la matrice génétique de référence utilisés dans ce chapitre V et expliqués dans les sections précédentes. Ainsi seul la longueur fourche de ces individus est disponible pour analyse.

Une corrélation entre la largeur et la longueur fourche des individus selon leur bassin de capture a été vérifiée (Table S. 4). Pour cela, un modèle linéaire a été réalisé. Celui-ci intègre uniquement les truites de mer dont on a mesuré la longueur fourche et la largeur à partir des prises de vue, et celles capturées par la pêche professionnelle. La linéarité de la relation, l'homogénéité de la variance et la normalité de la distribution de la variable ont été vérifiées grâce aux résultats de l'analyse du modèle linéaire. Une anova sur le modèle linéaire a été effectuée pour identifier les facteurs dont la réponse est significative.

Un autre modèle linéaire a été réalisé, pour voir la relation entre la longueur fourche, le bassin d'origine et le site de capture (Table S. 5). Ce second modèle intègre uniquement les truites de

mer du Chapitre IV dont on a mesuré la longueur fourche, et celles capturées par la pêche professionnelle. La linéarité de la relation, l'homogénéité de la variance et la normalité de la distribution de la variable ont été vérifiées grâce aux résultats de l'analyse du modèle linéaire. Une anova sur le modèle linéaire a été effectuée pour identifier les facteurs dont la réponse est significative. Toutes ces analyses ont été réalisées avec le programme R (R Development Core team 2014).

La gamme de longueur fourche des truites de mer utilisées dans le chapitre IV, a été intégrée et comparée à la corrélation entre la largeur et la longueur fourche des individus (Figure 30). Ces gammes ont été différenciées selon l'origine génétique des individus sans prendre en compte le site de capture.

V-2.3 Résultats

L'analyse de stock de données simulées est considérée comme l'une des étapes permettant d'évaluer l'efficacité de la matrice de référence de données génétiques. L'hypothèse que l'on souhaite vérifier en utilisant des simulations est que les échantillons de la matrice de référence sont représentatifs des populations présentes dans les stocks de pêche. L'analyse d'un stock de pêche simulé à partir de la matrice de référence avec le logiciel ONCOR a montré que l'estimation de la composition du stock de données simulée à l'échelle populationnelle ou individuelle était moins précise quand on traitait les échantillons à l'échelle des rivières (données non montrées). Par contre lorsque l'on regroupe ces échantillons pour réaliser l'analyse à l'échelle des bassins l'efficacité de l'assignation à l'échelle populationnelle et individuelle est plus importante (Table 7).

En effet en utilisant des simulations et des méthodes de cross-validation implémentées dans le logiciel ONCOR, nous avons trouvé que la plupart des populations présentes dans la matrice de référence étaient suffisamment différenciées pour identifier avec certitude l'origine des individus

à l'échelle de l'assignation globale (ou populationnelle) et à l'échelle individuelle (taux d'assignation supérieur à 90% pour les deux types d'assignation). Le taux d'assignation est légèrement plus faible dans le cas du Gave d'Oloron (80.5% à l'échelle globale et 60.7% à l'échelle individuelle) et du Gave de Pau (84% à l'échelle globale et 64.7% à l'échelle individuelle), ceci est possiblement dû au fait que les populations sont génétiquement proches comme nous avons pu le montrer dans le Chapitre IV. Ces taux d'assignations globales et individuelles sont également égaux ou inférieurs à 80% pour certaines populations échantillonnées dans le bassin de la Garonne ou dans les piscicultures (Table 7). Ceci indique que l'assignation ou non des individus à ces populations doit être considérée avec beaucoup de précaution.

Matrice	Echantillons	N	n
Génétique	<u>Juveniles</u>		
	Petits Fleuves côtiers		
	Espagnol	70	51
	Petits Fleuves côtiers		
	Français	112	77
	Nives (Adour)	175	131
	Adour aval (Adour)	74	46
	Gave d'Oloron (Adour)	102	78
	Gave de Pau (Adour)	94	78
	Adour amont(Adour)	147	97
	Garonne	93	78
	<u>Hatcheries</u>		
	Pisciculture 1	32	20
	Pisciculture 2	31	28
	Pisciculture 3	32	25
	Pisciculture 4	32	21
	Pisciculture 5	31	25
	Pisciculture 6	26	23
	Pisciculture 7	29	21
	<u>Outgroup</u>		
Atlantic Sud	25	13	
Atlantic Nord	263	148	
Méditerranée (Ebre)	22	12	
Saumon	23	23	
Microchimie	<u>Juveniles</u>		
	<u>Nives</u>		
	Nives des Aldudes	5	/
	Esterenguibel	7	/
	Nive	8	/
	Bastan	3	/
	<u>Gave d'Oloron</u>		/
	Gave d'Oloron	6	/
	Saison	8	/
	Vert	5	/
	Lourdios	3	/
	Gave d'Aspe	6	/
	Gave d'Ossau	5	/
<u>Gave de Pau</u>	9	/	
Génétique et microchimie	<u>Truite de mer</u>		
	Estuaire Adour	72	72
	Gave réunis	35	35

Table 6 Effectifs des individus de truites communes (juvéniles et truite de mer) pour les analyses génétiques et microchimiques, N=taille des échantillons, n=tailles des échantillons après suppression des individus frères pour la Génétique

	Exactitude			Precision				Assignment Individuelle	
	Estimation à l'échelle populationnelle			Estimation à l'échelle populationnelle				Estimation à l'échelle populationnelle	
	Moyennes	Erreur standard	95% IC	Proportion	Moyennes	Erreur standard	95% IC	Proportion des individus correctement assignés à la POPULATION (%)	
FCE	0.96	0.01	(0.94, 0.98)	0.05	0.05	0.00	(0.04, 0.05)	85.4	
FCF	0.99	0.00	(0.98, 1.00)	0.05	0.05	0.00	(0.05, 0.06)	93.3	
	Nives	0.99	0.01	(0.97, 0.99)	0.05	0.06	0.00	(0.05, 0.07)	84.7
	Adour aval	0.93	0.01	(0.90, 0.96)	0.05	0.04	0.00	(0.04, 0.05)	79.9
Adour	Gave d'Oloron	0.85	0.02	(0.80, 0.89)	0.05	0.05	0.00	(0.04, 0.05)	60.7
	Gave de Pau	0.84	0.02	(0.80, 0.88)	0.05	0.08	0.01	(0.07, 0.09)	64.7
	Adour Amont	0.91	0.02	(0.88, 0.94)	0.05	0.09	0.01	(0.08, 0.10)	75.1
	GâtMort	0.57	0.02	(0.53, 0.62)	0.05	0.02	0.00	(0.02, 0.03)	46.4
	Arize	0.90	0.02	(0.87, 0.93)	0.05	0.04	0.00	(0.04, 0.05)	77.7
Garonne	Neste d' Aure	0.91	0.02	(0.88, 0.94)	0.05	0.05	0.00	(0.04, 0.05)	75.1
	Ciron	0.16	0.02	(0.12, 0.20)	0.05	0.01	0.00	(0.01, 0.02)	10.3
	Garonne	0.48	0.03	(0.42, 0.53)	0.05	0.06	0.00	(0.05, 0.07)	33.8
Nord		0.99	0.00	(0.99, 1.00)	0.05	0.06	0.00	(0.05, 0.06)	94.8
	Pisciculture sauvage	0.81	0.02	(0.77, 0.85)	0.05	0.04	0.00	(0.03, 0.04)	65.1
Piscicultures	Piscicultures 1	0.96	0.01	(0.94, 0.98)	0.05	0.06	0.00	(0.05, 0.06)	83.2
	Piscicultures 2	0.64	0.02	(0.58, 0.69)	0.05	0.08	0.02	(0.06, 0.09)	55.2
	Piscicultures 3	0.94	0.01	(0.91, 0.97)	0.05	0.05	0.00	(0.05, 0.06)	81.2
Méditerranée		0.99	0.00	(0.99, 1.00)	0.05	0.05	0.00	(0.05, 0.05)	98.6
Saumon		1	0.00	(1.00, 1.00)	0.05	0.05	0.00	(0.05, 0.05)	100

Table 7 Estimation de l'exactitude moyenne et de la précision de la composition d'un stock d'une population simulée, ainsi que le pourcentage d'assignation correct des individus simulés à une population spécifique, utilisant le logiciel ONCOR avec la Moyenne de prédiction, l'erreur standard et l'intervalle de confiance à 95%. Individus et stocks simulés utilisant des échantillons de juvéniles, de piscicultures et groupes extérieurs.

A l'échelle globale en utilisant le logiciel ONCOR, l'assignation via l'approche génétique des truites de mer capturées par la pêche professionnelle dans le bassin de l'Adour (N=107), montre que pour celles pêchées dans l'Estuaire Adour (N=72) 65% proviendraient du Gave d'Oloron 25%

du Gave de Pau et 10% des Nives (Table 8). La contribution d'autres sources génétiques extra-Adour à ce stock de truites de mer demeure quasiment inexistante dans l'échantillon de truites de mer étudié.

Les truites de mer pêchées dans les Gaves réunis (N=35), c'est-à-dire en amont de la confluence avec les Nives, présentent une plus faible diversité génétique. Les truites de mer proviennent en très large majorité du Gave d'Oloron (97%) (Table 8). Les 3% restant sont en effet issus de la source génétique Nives.

L'assignation individuelle des truites de mer pour les deux sites de capture corrobore les résultats à l'échelle globale (). En effet la vaste majorité des truites de mer capturées dans les deux sites sont assignées au Gave d'Oloron. Sur 107 truites de mer, 78 sont assignées au Gave d'Oloron avec une probabilité comprise entre 70 et 100% et 4 avec probabilité comprise entre 50 et 70% (Figure 28).

Dans une moindre mesure les truites de mer de ces deux sites de captures sont assignées au Gave de Pau et aux Nives. Sur 107 truites de mer, 14 sont assignées au Gave de Pau et 9 aux Nives avec une probabilité comprise entre 60 et 90% et 2 truites de mer sont assignées au Gave de Pau une probabilité comprise entre 50 et 60% (Figure 28).

Truite de mer		Populations sources											
Stock professionnelle	N	Assignment	Petits Fleuves côtiers			Adour			Garonne	Nord	Pisciculture		
			Espagnols	Français	Nives	Adour aval	Gave d'Oloron	Gave de Pau	Adour Amont			Pisciculture sauvage	Pisc 1-3
Estuaire Adour	72	Global	0.00 (0.00, 0.01)	0.00 (0.00, 0.04)	<u>0.10</u> (0.02, 0.21)	0.00 (0.00, 0.03)	<u>0.65</u> (0.44, 0.77)	<u>0.25</u> (0.09, 0.42)	0.00 (0.00, 0.09)	0.00 (0.00, 0.04)	0.00 (0.00, 0.00)	0.00 (0.00, 0.02)	0.00 (0.00, 0.00)
Gaves réunis	35	Global	0.00 (0.00, 0.04)	0.00 (0.00, 0.00)	0.03 (0.00, 0.14)	0.00 (0.00, 0.08)	<u>0.97</u> (0.48, 0.99)	0.00 (0.00, 0.45)	0.00 (0.00, 0.14)	0.00 (0.00, 0.05)	0.01 (0.00, 0.00)	0.00 (0.00, 0.00)	0.00 (0.00, 0.00)

Table 8 Estimation de la composition génétique globale du stock de pêche professionnelle de truites de mer utilisant des échantillons de juvéniles, de piscicultures et groupes extérieurs comme source génétique et le logiciel ONCOR. Les origines probables des stocks de truites de mer sont surlignées. N=Effectif d'individus

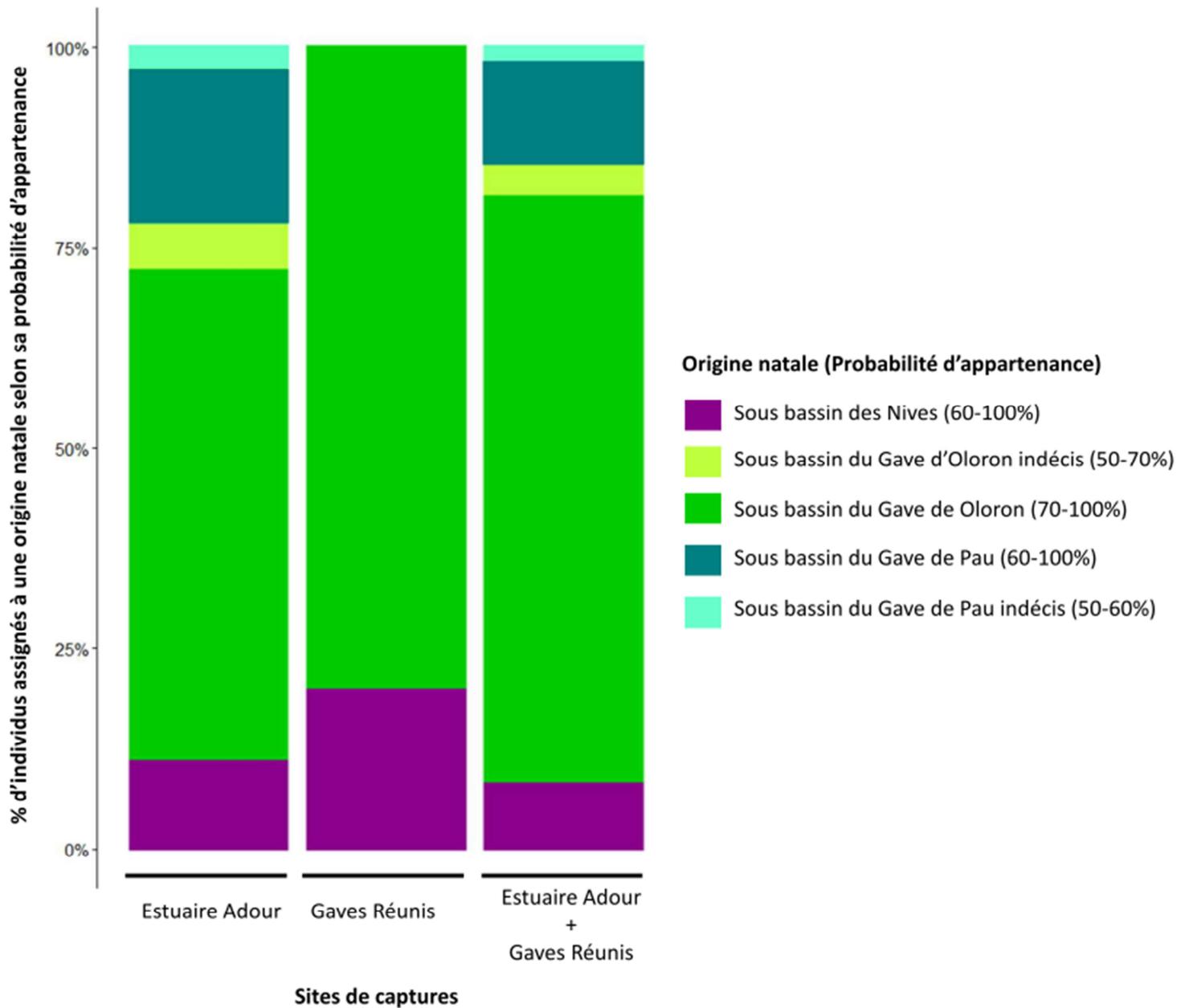


Figure 28 Pourcentage d'individus truites de mer assignés génétiquement à une origine natale selon sa probabilité d'appartenance dans l'Estuaire Adour, les Gaves réunis et les deux sites de Captures couplés, utilisant l'analyse individuelle du logiciel ONCOR et la matrice génétique de référence. Chaque site de capture est représenté par une ligne verticale et divisé en 5 segments colorés selon l'origine natale et sa probabilité d'appartenance. La taille d'un segment est proportionnelle à la proportion d'individus d'appartenir à l'origine natale correspondant au segment.

L'analyse des données de microchimie des otolithes ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca et Sr/Ba) par Random forest pour les truites assignées par la génétique au bassin des Nives suggère qu'il est possible de discriminer un groupe de deux rivières (Aldudes + Estérenquibel), la grande Nive et le Bastan. Des taux d'erreurs de 0, 13% et 33% sont observés pour le groupe de rivières Aldudes-Esterenguibel, Nives et Bastan respectivement. Ceci permet donc d'estimer un taux d'erreur d'assignation moyen à 8% dans le bassin des Nives.

Dans le cas des Gaves, l'approche Random Forest, à partir des données des otolithes, a permis de distinguer le Gave d'Oloron et la majorité de ces affluents du Gave de Pau. Par contre, la microchimie ne permet de différencier que le Gave d'Ossau dans le bassin du Gave d'Oloron, les autres affluents Saison, Aspe, Verts et Lourdios étant indifférenciés du Gave d'Oloron. Les taux d'erreurs de reclassification sont relativement faibles et vont de l'ordre de 0% pour le regroupement de rivières Oloron-Aspe-Lourdios-Saison-Verts, 20% pour la rivière Ossau et 11% pour le Gave de Pau. Ainsi l'analyse par random forest estime un taux d'erreur d'assignation moyen à 5.13%.

Le dendrogramme issu de l'analyse Random Forest montre que celle-ci via l'utilisation des éléments $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca et Sr/Ba arrive à assigner à fine échelle les truites de mer assignées génétiquement au bassin des Nives, à 2 rivières (Nive et Bastan) et à un groupe de rivière (Aldudes-Esterenguibel) (Figure 29a) et c)). Sur 8 truites de mer capturées dans l'Estuaire Adour et assignées génétiquement au bassin des Nives, 4 sont assignées aux groupes Aldudes-Esterenguibel avec une probabilité supérieure à 64%, 1 au Bastan (probabilité de 88%), 3 à la grande Nive avec une probabilité d'assignation supérieure à 80% et enfin 1 reste indifférenciée bassin des Nives en raison d'une assignation indéfinie entre Aldudes-Esterenguibel (52%) et grande Nive (48%). La seule truite de mer collectée dans les Gaves réunis et génétiquement estampillée bassin des Nives est quant à elle assignée à la grande Nive avec une probabilité de l'ordre de 82% (Figure 29c)).

Parmi les 64 truites de mer capturées dans l'estuaire et les 34 truites collectées dans les Gaves réunis, toutes assignées aux Gaves par l'approche génétique (N=98), la microchimie des otolithes permet d'assigner 91 truites de mer au sous-bassin du Gave d'Oloron et 7 au Gave de Pau, soit 93% et 7% des truites de mers étudiées. Il faut toutefois signaler que 5 et 4 truites sont assignées de manière indécise (probabilité <70%) respectivement au Gave d'Oloron et de Pau (Figure 29a, Table 9). En ce qui concerne la distribution dans l'estuaire et les Gaves Réunis, on observe une proportion plus faible de truites de mer Gave de Pau dans les Gaves réunis (3%) que dans l'estuaire (8%) bien que la contribution Nives diminue de l'estuaire aux Gaves réunis (Table 9). Cette observation avait déjà été faite par l'approche génétique. Il faut cependant rester prudent sur la contribution du Gave de Pau car la probabilité d'attribution via la microchimie reste partagée (47% à 60%) pour 4 individus sur les 7 attribués au Gave de Pau (Table 9).

Il ressort néanmoins très clairement que le Gave d'Oloron contribue très largement au stock de truites de mer du bassin de l'Adour, 80% dans l'estuaire contre 94% dans les Gaves réunis (Table 9). Parmi les truites originaires du Gave d'Oloron, la microchimie permet également d'indiquer que 60-80% proviennent du Gave d'Oloron lui-même ou de ces affluents Aspe, Lourdios, Verts et Saison alors que le Gave d'Ossau fournirait 5-15% des truites de mer (Figure 29c).

Sur les 107 individus capturés dans les deux sites, le Gave d'Oloron se voit assigner 78 individus par la génétique et 87 par la microchimie (Table 9). Les 8 individus représentant l'écart, on en fait été assignés par la génétique au Gave de Pau (Table 9). Il en découle que par rapport à la génétique, la microchimie des otolithes suggère une contribution du Gave de Pau beaucoup plus modérée, 7% contre 15% (Figure 29c et Table 9), et cela en prenant en compte les poissons à attribution indécise. Si l'on écarte ces derniers, la contribution Gave de Pau serait encore plus faible, 3% contre 13% par la génétique (Figure 29c et Table 9). La génétique semble donc surestimer la part des truites de mer issues du Gave de Pau. En raison de la proximité des signatures génétiques des deux Gaves cette approche n'est donc pas en mesure de différencier les deux Gaves de façon relativement précise. Toutefois, la microchimie des otolithes confirme le

pois important du stock Gave d'Oloron dans les retours de truites de mer dans le bassin de l'Adour.

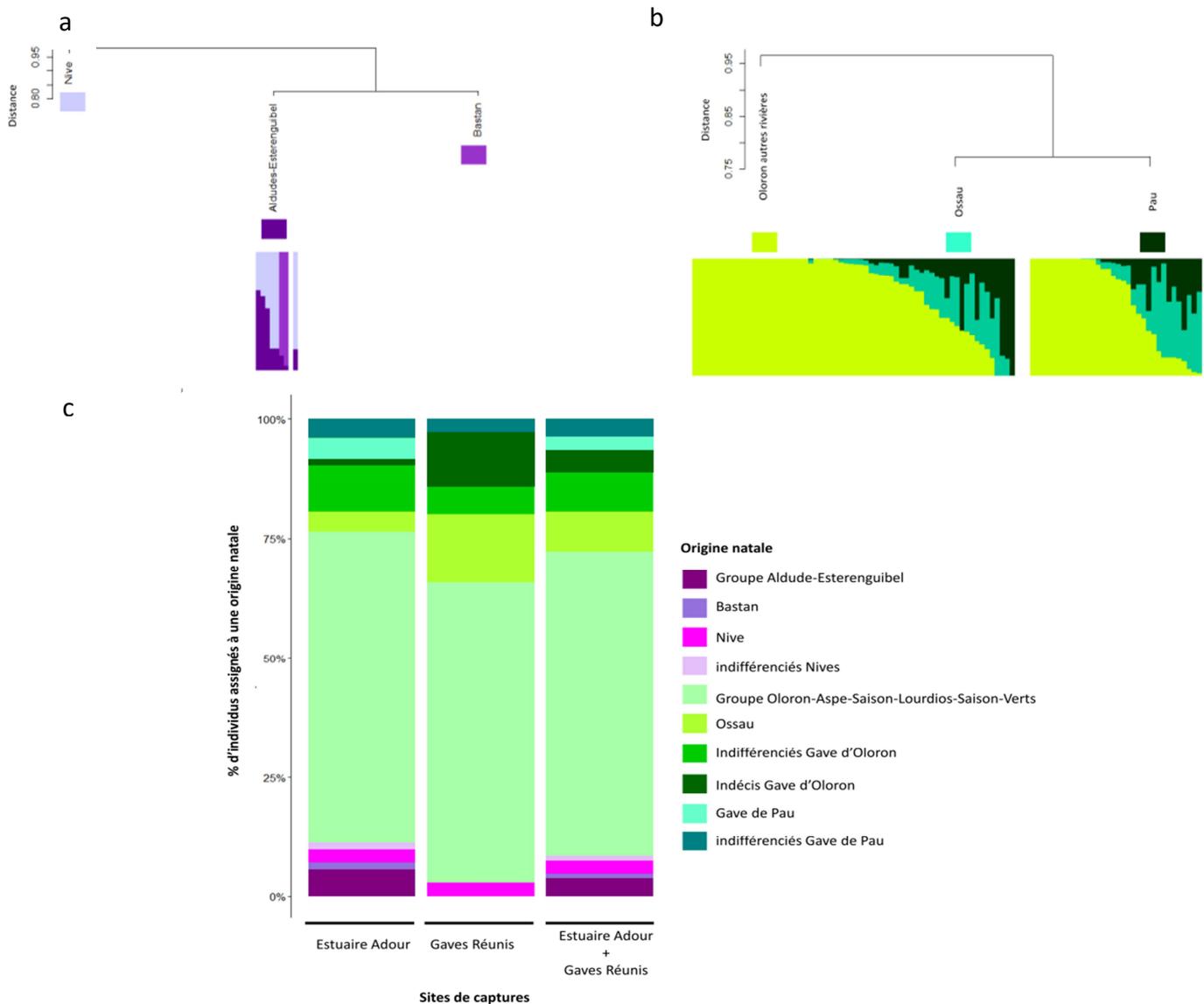


Figure 29 Dendrogramme et histogramme résultant des analyses Random forest sur les truites de mer pêchées professionnellement dans l'Estuaire Adour et les Gaves réunis assignées aux rivières ou groupe de rivières a) du bassin des Nives et b) des Gaves, utilisant les valeurs 87Sr/86Sr, Sr86/Ca, Sr86/Ba138. Chaque individu, assigné génétiquement au bassin des Nives ou des Gaves, est représenté par une ligne verticale et divisé en 3 segments colorés proportionnels à leur affiliation à chaque rivière ou groupe de rivières du bassin des Nives ou des Gaves. Les truites de mer ont été classées selon le lieu de capture. c) Pourcentage d'individus assignés à une origine natale dans l'estuaire Adour, les Gaves réunis, et les deux sites de captures couplés. Chaque site de capture est représenté par une ligne verticale et divisé en 9 segments colorés selon l'origine natale. La taille d'un segment est proportionnelle à la proportion d'individus d'appartenir à l'origine natale correspondant au segment.

Site de Capture	Taille d'échantillonnage	Assignation utilisant les données génétiques					Assignation utilisant les données élémentaires et microchimique				
		Sous-bassin des Nives	Sous-bassin du Gave d'Oloron	Sous-bassin du Gave d'Oloron Indécis	Sous-bassin du Gave de Pau Indécis	Sous-bassin du Gave de Pau	Sous-bassin des Nives	Sous-bassin du Gave d'Oloron	Sous-bassin du Gave d'Oloron Indécis	Sous-bassin du Gave de Pau Indécis	Sous-bassin du Gave de Pau
Estuaire Adour+ Gaves réunis	107	9 (8%)	78 (73%)	4 (4%)	2 (2%)	14 (13%)	9 (8%)	86 (81%)	5 (12%)	4 (4%)	3 (3%)
Estuaire Adour	72	8 (11%)	44 (61%)	4 (6%)	2 (3%)	14 (19%)	8 (11%)	57 (79%)	1 (1%)	3 (4%)	3 (4%)
Gaves réunis	35	1 (3%)	34 (97%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (3%)	29 (83%)	4 (11%)	1 (3%)	0 (0%)

Table 9 Assignation individuelle des truites de mer à une origine natale utilisant les données génétiques et les données élémentaires et isotopiques. On a représenté pour chaque origine natale : le nombre d'individus assignés et la proportion d'individus assignés correspondant en pourcentage (indiqué entre parenthèse).

Pour identifier les impacts potentiels des biais de capture de la pêche professionnelle sur les populations sauvages, nous avons vérifié la relation qui existe entre la largeur, la longueur fourche et son origine géographique. Nous constatons, qu'une différence existe selon le site de capture. Nous pouvons relier le site de capture à l'origine géographique des individus au vu du comportement de retour sur le site de naissance pour les truites de mer. Ainsi, les truites de mer pêchées professionnellement dans les Gaves sont plus grandes et plus larges que celles capturées au niveau des passes à poissons dans la Nivelle (p -value<0.1) et significativement dans les Nives (p -value<0.001) (Figure 30, Table S. 4).

Si on regarde la gamme des longueurs fourches, nous constatons également des différences selon l'origine natale des individus, sachant que les individus originaires des Gaves auront tendance à être plus grands que les truites des Petits fleuves côtiers espagnols et français, ainsi que des Nives (globalement la p -value est inférieur à 0.05) (Figure 30, Table S. 5). D'après la corrélation positive entre la longueur fourche et la largeur, nous pouvons supposer que cette même tendance sera également présente pour le caractère largeur (Figure 30) et que les

individus originaires des Gaves seront plus larges que les truites de mer provenant des petits fleuves côtiers espagnols et français.

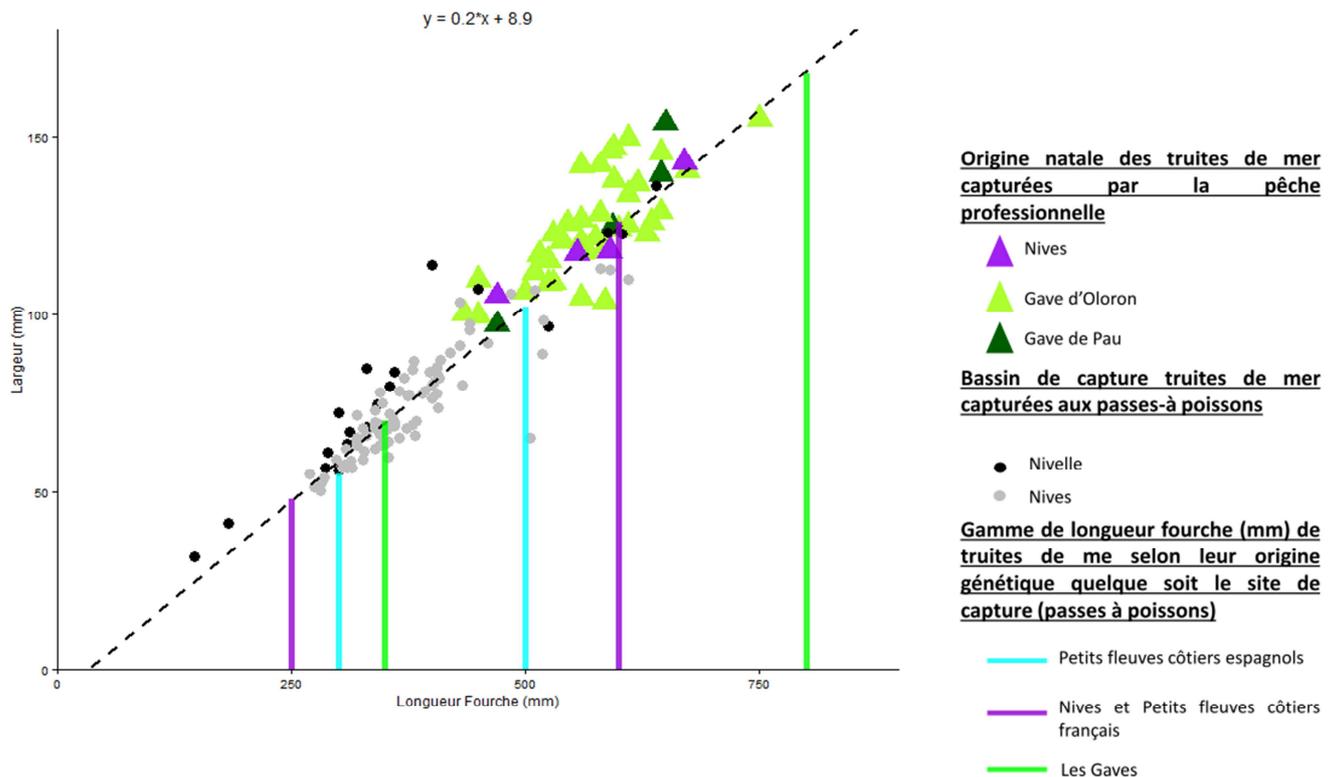


Figure 30 Relation entre la largeur et la longueur fourche des truites de mers capturées par pêche professionnelle sur l'Estuaire Adour et les Gaves réunis et assignées à leur origine natale, ou piégées au niveau des passes à poissons et dont on ne connaît pas l'origine natale. Correspondance de la gamme des longueurs fourches des truites de mer capturées aux passes à poissons utilisées dans le Chapitre IV et dont la couleur (bleu, violet et vert : une couleur = une gamme de longueurs fourche) correspond à leur origine natale quel que soit le site de capture.

V-2.4 Discussion

Utilité de l'utilisation couplée de la génétique et de la microchimie

La recherche de caractères biologiques pouvant tracer et enregistrer les mouvements d'un individu, tels les marqueurs intrinsèques, a fait l'objet d'une recherche soutenue et d'un constant effort dans la littérature sur la gestion des stocks de pêche (Marques *et al.* 2006;

Abaunza *et al.* 2008; Lester & MacKenzie 2009; Perrier *et al.* 2011a; Martin *et al.* 2015; McKeown *et al.* 2015). Ces caractères biologiques sont divers et leur échelle de résolution diffère d'un marqueur à l'autre et en fonction de l'espèce étudiée. Beaucoup d'études de stocks sur les salmonidés, et d'autres ressources halieutiques ont dans un premier temps, utilisé un seul type de marqueur intrinsèque pour déterminer l'origine des stocks, comme les otolithes (Campana 1999; Gillanders 2005), les différences génétiques (Beacham *et al.* 2010; Griffiths *et al.* 2010; Ensing *et al.* 2013; Swatdipong *et al.* 2013).

En génétique, par exemple, les marqueurs ont été utilisés, en tant qu'outils de gestion pour identifier l'origine génétique des individus dans des stocks de pêche (Manel *et al.* 2005; Cooke & Cowx 2006; Guthrie *et al.* 2012, 2014). La meilleure échelle de résolution de l'assignation utilisée dans ces études de composition des stocks est une échelle de résolution large (échelle de la région, ou du bassin) comme on peut le montrer de nombreuses études sur le saumon. Celles-ci ont mis en évidence le fait que les taux d'erreurs d'assignation étaient beaucoup plus importants à l'échelle de la rivière ou du site de pêche qu'en regroupant les rivières ou en faisant l'analyse à l'échelle des bassins (Barnett-Johnson *et al.* 2010; Beacham *et al.* 2010; Griffiths *et al.* 2010; Ensing *et al.* 2013; Perrier *et al.* 2014). Par exemple Griffiths *et al.* (2010), montre qu'en groupant les populations d'une même rivière, il augmente les effectifs de la matrice de référence par population, ce qui lui permet d'atteindre le seuil critique (ou taille minimale des échantillons à avoir) de 40 à 75 individus par groupe identifié (Beacham *et al.* 2010), et obtient donc une meilleure assignation à cette échelle. On peut supposer que cette taille minimale d'échantillons permet d'avoir assez de variabilité pour assigner les individus. La taille des échantillons peut varier en fonction de la différenciation génétique observée. Néanmoins il n'a pas regroupé les populations d'une même région car cela peut éventuellement entraîner un biais dans la mesure en raison d'une variation des fréquences alléliques de la matrice de référence et d'un déséquilibre de Hardy-Weinberg.

De même nos analyses révèlent que l'échelle de résolution de l'assignation génétique est large. Elles corroborent à ce titre les résultats des études citées ci-dessus et en particulier celle de

Griffiths *et al.* (2010). En effet, la génétique ne nous a pas permis d'assigner les truites de mer à une échelle plus fine que le bassin d'origine. Les taux d'assignation obtenus sont plus élevés à cette échelle car nous avons groupé, nous aussi, les individus d'un même bassin pour effectuer l'analyse et donc atteindre le seuil des 40 à 75 individus par population de la matrice de référence. Dans notre cas ; nous montrons également que même à l'échelle du bassin, la génétique est, ou semble parfois être, limitée dans sa capacité à assigner les individus à leur origine natale, car certains bassins ayant des flux de gènes importants ne sont pas assez différenciés génétiquement. C'est ce que montrent nos analyses de simulation dans lesquelles le pouvoir d'assignation au Gave d'Oloron et au Gave de Pau par la matrice de référence était de l'ordre de 80% à l'échelle globale et à 60% à l'échelle individuelle.

En vue d'améliorer les outils de gestion, des études plus récentes ont cherché à intégrer de multiples marqueurs biologiques pour fournir l'origine natale des individus et traquer leurs mouvements. Par ailleurs, des méthodes statistiques de discrimination différentes comme l'analyse discriminante linéaire, canonique ou quadratique, le random forest ou encore les modèles bayésiens ont été utilisées, afin d'améliorer et d'affiner le pouvoir discriminatif de ces marqueurs et leur résolution. Il est notamment possible de coupler la microchimie à d'autres données telles que la génétique par exemple. Il convient de noter que les quelques études qui ont utilisé l'information génétique et microchimique des otolithes sur les mêmes individus, ont montré que la discrimination de l'origine natale par la microchimie était bien meilleure lorsqu'on la couplait à d'autres données et approches de discrimination. C'est notamment le cas chez le saumon, l'aloise, et autres poissons où le couplage génétique et microchimique de l'otolithe a permis d'assigner les individus à leur origine natale à l'échelle du bassin, voire de la rivière avec de plus ou moins grands effectifs de populations références, lesquelles ne contenaient pas toujours, l'ensemble de la diversité présente dans le stock de pêche (Barnett-Johnson *et al.* 2008, 2010; Perrier *et al.* 2011a; Martin *et al.* 2015). Barnett-Johnson *et al.* (2010) en utilisant une méthode hiérarchique comprenant de l'information génétique et de la microchimie des otolithes, est parvenu dans un premier temps à assigner par la génétique des saumons adultes

(*Oncorhynchus tshawytsca*) à une échelle large au groupe UCR Su/F situé dans le bassin versant de la Moyenne et Haute Colombie. Puis, dans un second temps en effectuant une analyse microchimique de ce groupe identifié, ces auteurs sont parvenus à assigner ces saumons à cinq rivières natales et à des piscicultures comprises dans la population UCR Su/F. Cette étude a montré que le couplage des deux outils, permet une assignation plus fine des individus à leur site natal que l'utilisation des deux techniques de manière isolée. Martin *et al.* (2015) en utilisant une méthode bayésienne couplant génétique et microchimie des otolithes (laquelle a l'avantage dans son modèle d'intégrer une incertitude), et en ajoutant à une matrice de référence juvénile, la composition de l'eau, a pu prédire les valeurs de microchimie des otolithes pour des rivières pour lesquelles, il n'avait pas réussi à échantillonner des juvéniles de référence. De manière indirecte, cette méthode lui a permis de compléter sa base de référence, et d'être plus exhaustif et à même d'assigner les individus à leur rivière d'origine. En l'espèce, notre étude sur la truite commune (*Salmo trutta*), de même que celle de Barnett-Johnson *et al.* (2010) sur des saumons (*Oncorhynchus tshawytsca*) montrent que l'utilisation successive de la génétique et de la microchimie des otolithes permet d'assigner les individus à leur origine natale de manière plus précise à l'échelle des rivières, qu'en utilisant la génétique ou la microchimie seules.

Par ailleurs, le couplage génétique-microchimie permet de s'affranchir de la probabilité d'avoir dans une même analyse microchimique, des rivières appartenant à deux bassins distincts qui possèdent une même signature géochimique ce qui rendrait l'assignation microchimique plus difficile. Dans ce cas la génétique conduit à déterminer le bassin d'origine pour chaque individu et la microchimie quant à elle, permet la détermination de la rivière ou du groupe de rivières dans le bassin d'origine, ce qui représente un intérêt certain.

Des études précédentes sur le saumon atlantique ont montré l'utilité des éléments microchimiques $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Sr/Ca, Sr/Ba pour différencier l'habitat natal des individus adultes à une échelle locale (Martin *et al.* 2013a; b). La complexité et la richesse géologique du bassin hydrographique de l'Adour permet aux éléments microchimiques d'être assez différenciés entre rivières et bassins pour pouvoir les discriminer de manière statistique, comme les articles de

(Martin *et al.* 2013a). Martin *et al.* (2013b, 2015) ont pu le mettre en évidence pour le saumon atlantique ou encore l'aloise. En choisissant d'analyser séparément les individus du bassin des Nives et des Gaves par la génétique, puis de réaliser une analyse discriminante utilisant la microchimie sur ces groupes, nous avons évité d'assigner des individus des Nives à certaines rivières des Gaves géochimiquement proches. Ainsi, notre assignation a été plus précise. Cette approche nous a permis d'assigner dans le bassin des Nives les truites de mer assignées génétiquement à ce bassin aux rivières du Bastan, de la Nive et du groupe de rivières Aldude-Esterenguibel. De même dans le bassin des Gaves, nous avons pu assigner les truites de mer affectées par la génétique à ce bassin, au Gave de Pau (7%), au Gave d'Ossau (8%) et au groupe de rivières Oloron-Aspe-Verts-Lourdios-Saison (85%). Bien que le Gave d'Ossau soit un affluent important du Gave d'Oloron, sa contribution (9%) apparaît relativement faible comparée au Gave d'Oloron et à ses autres affluents situés rive gauche (Aspe, Lourdios, Verts, Saison) (91%).

De façon surprenante, dans le cas de la truite la microchimie des otolithes n'a pas permis d'aboutir à une résolution aussi fine que pour le saumon dans le même bassin où elle permettait la différenciation entre elles des rivières comme le Gave d'Aspe, les Saison/Verts, le Lourdios et le Gave d'Oloron (Martin *et al.*, 2013a, b). Ceci peut avoir plusieurs origines, premièrement notre base de référence n'est pas aussi robuste que pour le saumon (moins d'individus, peu de juvéniles), deuxièmement, les truites bougent plus que les saumons lors de leur stade de développement juvénile, et enfin, l'incorporation des éléments pourrait être différente entre les deux espèces et plus complexe dans le cas des truites.

L'étude couplée de ces deux approches, a également permis d'estimer le succès d'assignation en génétique à partir de la comparaison entre analyse génétique et microchimique. Dans notre étude la microchimie des otolithes suggère, que la majorité des truites de mer a été correctement assignée au Gave d'Oloron pour leur origine natale. Ainsi, sur les 82 truites de mer assignées par la génétique au Gave d'Oloron seulement deux pourraient en fait être originaire du Gave de Pau, même si le taux d'assignation de ces dernières au Gave de Pau reste indéterminé (47-53%). Cependant, il n'en va pas de même pour les 16 truites de mer dont l'origine via la

généétique serait le Gave de Pau. En effet, la microchimie des otolithes attribue l'origine Gave de Pau avec une forte probabilité (>90%) seulement à 3 de ces truites et avec une probabilité plus mitigée à 2 (47-60%). Au total cela représente 11-15 truites ayant une assignation divergente entre génétique et microchimie soit 10-14%. Ces derniers résultats suggèrent donc que l'approche génétique ne permet pas de discriminer de façon fiable les truites originaires du Gave de Pau car dans 69-81% des cas, l'assignation génétique attribue une origine Gave de Pau au lieu du Gave d'Oloron. Quant au reste des individus truites de mer (10%) de ces sites de capture, ils ont été assignés au bassin des Nives. Les simulations réalisées au préalable pour estimer la puissance et la précision de la matrice génétique de référence à assigner et qui ont montré que l'assignation aux deux Gaves était moins précise du fait qu'il s'agit de bassins génétiquement proches comportant d'importants flux de gènes, nous imposent de prendre l'assignation des individus truite de mer au Gave d'Oloron et Gave de Pau avec beaucoup de précaution. Ceci est corroboré par les résultats donnés par la microchimie. Ces résultats déjà rencontrés pour le saumon atlantique par (Griffiths *et al.* 2010; Perrier *et al.* 2014) montrent que les populations du sud de la France sont proches génétiquement et plus particulièrement les populations du Gave de Pau et du Gave d'Oloron.

Cette estimation et le couplage des deux méthodes, nous ont permis de montrer que l'on pouvait avoir confiance en l'assignation génétique des individus dans ces bassins à cette échelle notamment si on devait l'utiliser comme un outil d'assignation de routine.

Gave d'Oloron principal contributeur en truites de mer du stock de pêche professionnelle.

Dans le cas de notre étude, l'outil couplé génétique et microchimique a permis d'identifier et de confirmer des hypothèses faites par des gestionnaires locaux et instituer le Gave d'Oloron comme principal contributeur en truites de mer du stock de pêche professionnelle, ce qui est en adéquation avec les bases de données de montaison (Migradour) dans les différents sous-bassins. Ces données indiquent que selon les années, 70 à 90% des individus truites de mer

remontent dans le Gave d'Oloron pour se reproduire, celui-ci est par conséquent considéré comme un important corridor de migration pour la truite de mer.

Dans le chapitre IV, nous avons mis en évidence la présence de truites de mer provenant des petits fleuves côtiers français et espagnols dans le Bassin des Nives. On s'attendait à retrouver quelques individus originaires de ce bassin et de ces petits fleuves dans le stock de l'Estuaire Adour mais cela n'a pas été le cas. Ceci peut s'expliquer par l'analyse des données de Migradour qui montre que, bien que la Nivelle et les Nives soient considérées comme des couloirs de migration de la truite de mer, l'abondance relative de celles qui remontent dans le bassin est très faible (moins de 25%) par rapport au Gaves. Ainsi, si on a une abondance moindre d'individus dans les Nives, il semble normal d'en retrouver peu dans les stocks de pêches de truites de mer puisqu'ils sont représentatifs de la présence naturelle des truites de mer des Nives. Une autre explication possible de ce phénomène, est la possibilité que certaines truites de mer durant leur remontée en rivière puissent échapper aux mailles du filet des pêcheurs professionnels. Nous avons en effet montré par la comparaison de la longueur fourche et la largeur des truites de mer capturées par la pêche professionnelle essentiellement originaire du Gave d'Oloron, et celles capturées au niveau de passes à poissons dans le bassin des Nives et de la Nivelle, que des différences de tailles s'observent. Les truites capturées dans le bassin des Nives et des Petits Fleuves Côtiers Français (la Nivelle) sont moins larges et moins longues que les truites de mer pêchées par la pêche professionnelle dans les Gaves ce qui peut expliquer que l'on ne retrouve pas d'individus originaires de ces bassins dans le stock pêché.

De plus, ce résultat ne semble pas seulement être un effet du site de capture, mais également une différence entre l'origine génétique et géographique des individus, puisque les truites de mer utilisées dans le chapitre IV et assignées génétiquement aux petits fleuves côtiers espagnols et français ou au Nives, sont plus petites que celles originaires des Gaves. Bien que ne possédant pas la largeur des truites de mer du Chapitre IV, nous supposons que cette tendance se retrouve également pour ce caractère. Cette différence de taille entre deux populations peut trouver une explication dans le fait que les populations de la Nive, ou des petits fleuves côtiers sont plus

proches de l'embouchure de l'Estuaire Adour, que celle des Gaves qui ont donc une plus longue distance à parcourir. Ceci a du reste, déjà été constaté par (Degerman *et al.* 2012) pour des truites de mer originaires de la mer Baltique, pour lesquelles cette étude a observé que les individus proches de l'embouchure de l'estuaire étaient plus petites que les truites de mer dont la distance à l'embouchure était plus importante.

De plus le plus faible pourcentage de truites originaires des Nives dans les Gaves Réunis par rapport à l'estuaire peut paraître logique en présence d'une prépondérance d'un comportement de homing (confluence Nives située à l'aval des Gaves réunis). Par contre, ce qui paraît un peu plus surprenant c'est l'absence de truites issues du Gave de Pau, compte tenu du fait que la confluence Gave de Pau/Gave d'Oloron est localisée en amont des Gaves réunis. Ceci est peut être dû à un plus faible effectif (N=35) et/ou à une fiabilité limitée dans l'assignation entre les deux Gaves par l'approche génétique (Chapitre IV).

Conclusion

L'étude présentée ici constitue un bon exemple de démonstration de l'utilité de l'utilisation couplée de la microchimie de l'otolithe et de la génétique pour établir une identité pour la truite commune, à une échelle étendue (i.e. Bassin des Nives et des Gaves) et à plus fine échelle (i.e. origine natale : rivière ou groupe de rivières).

Notre approche qui intègre génétique et microchimie, nous permet de répondre à des questions sur l'écologie de la truite commune et sur son fonctionnement. Au travers d'elle nous pouvons montrer en quoi son application ou celle d'études du même genre, présentent un intérêt en termes de gestion à l'échelle régionale. L'assignation génétique à l'échelle des bassins étant validée par la microchimie, celle-ci peut être utilisée plus facilement pour la gestion de la pêche professionnelle car elle ne demande que l'échantillonnage d'un morceau de tissu, le poisson reste ainsi propre à la vente. Au contraire la microchimie exige soit le prélèvement de la tête de

l'individu pour récupérer les otolithes, soit l'ouverture de celle-ci pour les récupérer, ce qui rend la commercialisation plus difficile. La génétique a donc de ce fait un impact économique modéré. La gestion des stocks dispose là d'un outil pratique et avantageux qui pourra être utilisé par les gestionnaires de manière plus fréquente pour l'identification des stocks de pêche. L'outil microchimie pourra venir compléter et préciser l'assignation donnée par l'outil génétique. Les gestionnaires pourraient réserver cette solution contraignante pour les pêcheurs professionnels, afin de leur communiquer une assignation plus précise sur un stock particulier.

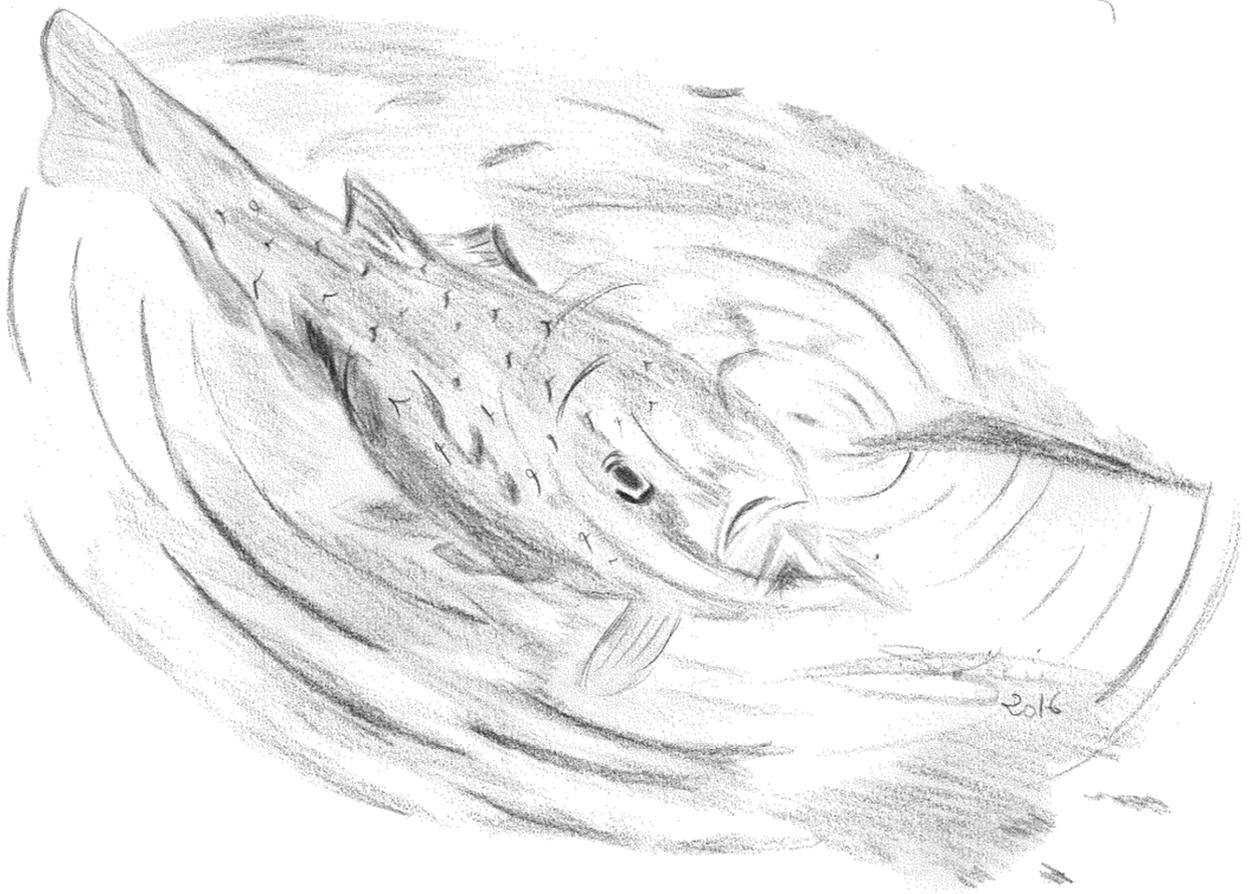
L'identification des stocks et la connaissance de l'impact de la pêche professionnelle reste un enjeu majeur pour la gestion et de la conservation d'espèces exploitées. Dans ce contexte, notre étude montre que l'utilisation couplée de la génétique et de la microchimie est un outil qui peut et doit venir en appui aux décisions des gestionnaires.

L'outil génétique pour l'identification des stocks permet de donner des résultats rapides et fiables pouvant être utilisés pour la prise de décision de la gestion des pêches professionnelle, la microchimie peut quant à elle venir en complément de la génétique si nécessaire pour une gestion à plus fine échelle.

Grâce à l'utilisation plus large et mieux valorisée des outils ci-dessus de même qu'à la faveur de l'émergence de nouvelles technologies et de l'évolution de celles déjà existantes nous espérons parvenir à une meilleure compréhension de l'écologie de la truite de mer et autres salmonidés à large et fine échelle, qui participerait à l'amélioration de la gestion des populations sauvages et au développement d'une pêche durable et raisonnée.

CHAPITRE VI :

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES



Les espèces partiellement migratrices, telles que la truite commune ont une réelle importance économique et sont la cible de la pêche professionnelle. Cette espèce et sa diversité génétique sont soumises à des facteurs anthropiques et environnementaux qui peuvent affecter le fonctionnement des populations. Mieux comprendre la biologie de la truite commune et l'impact des facteurs cités ci-dessus sur les populations est donc d'une grande importance pour la prise de décisions dans le cadre de la gestion des populations et des stocks de pêches. L'objectif de cette thèse était d'une part de mieux connaître la structure génétique des populations de truite commune dans le bassin hydrogéographique de l'Adour réputé pour sa pêche professionnelle de la truite de mer, et d'autre part d'approfondir les connaissances sur le processus de dispersion, ainsi que l'impact des individus migrants sur le fonctionnement des populations, afin de donner des pistes pour l'amélioration de la gestion des stocks de pêches et la conservation des populations sauvages.

Cette thèse a voulu répondre à cette problématique au travers de trois questions :

- 1 – Quel est le niveau de structuration génétique des populations inféodées aux rivières du bassin hydrographique de l'Adour et des Petits Fleuves Côtiers adjacents ?
- 2- Quelle est l'influence de l'écotype truite de mer sur le fonctionnement des populations ? Influence-t-il les flux de gènes entre populations ?
- 3- Quelles sont les influences de certaines activités humaines (repeuplement, transport de reproducteurs et pêche professionnelle) et de certains facteurs environnementaux (capture de rivière, géologie) sur cette structuration ?

Par notre travail et les résultats qui en découlent, nous avons pu répondre à ces interrogations en montrant :

-Une distribution spatiale de la diversité génétique des populations de truites communes en accord avec le réseau hydrographique du bassin hydrographique de l'Adour et des petits fleuves côtiers adjacents permettant d'identifier sept principaux groupes génétiques (Petits fleuves côtiers espagnols et français, les Nives, l'Adour aval, le Gave d'Oloron ; le Gave de Pau, l'Adour Amont et la Neste d'Aure).

- La faible connexion entre populations par les flux de gènes, due à un mouvement de retour sur le site de naissance de la plupart des truites de mer et le mouvement directionnel de truites de mer migratrices venant d'Espagne entrant dans nos bassins sans avoir d'impact sur les flux de gènes ;

-La faible influence du repeuplement contemporain sur les populations de truites communes sauvages.

-L'influence de certaines activités humaines sur la structuration des populations à savoir l'introduction et le transport d'individus géniteurs en amont de bassin ou le filtre effectué sur la taille des individus capturés par la pêche professionnelle ;

-L'existence de populations distinctes génétiquement et phénotypiquement (longueur fourche et largeur) inféodées au bassin de l'Adour, plus particulièrement les Nives et les Gaves.

DISTRIBUTION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

La conservation et la gestion d'espèces sauvages, et plus particulièrement celles qui sont menacées, passent par une meilleure compréhension de l'écologie de l'espèce, de son fonctionnement, et de sa distribution spatiale (Crandall *et al.* 2000). Mieux comprendre le fonctionnement des populations, c'est mieux comprendre le rôle des individus migrants dans la dynamique des populations. Pour ce faire ne connaissant pas le milieu d'origine de l'individu migrant, il est nécessaire de connaître la structure génétique des populations en place pour assigner les individus migrants et analyser leur déplacement (Thorrold *et al.* 2001). La

génétique des populations utilisant des marqueurs intrinsèques, permet de déterminer la structuration des populations ou groupes de populations (Lowe & Allendorf 2010).

Dans le cadre de ce travail, nous avons identifié 10 principaux groupes génétiques (chapitre IV) distincts en accord avec le réseau hydrographique, dont sept appartiennent à la lignée atlantique : les petits fleuves côtiers espagnols et français, la Nive, l'Adour aval, le Gave d'Oloron, le Gave de Pau, l'Adour amont (Chapitre IV et V). Les populations inféodées aux Gaves sont proches génétiquement. Rappelons que le Gave de Pau fait l'objet de transports de géniteurs entre l'aval et l'amont, ce qui peut expliquer que ces sous-bassins soient génétiquement peu différenciés (Chapitre IV et V). Par contre les Gaves et l'Adour amont se différencient génétiquement des Nives qui appartient pourtant au même bassin (Chapitre IV et V). Ces résultats sont en accord avec les résultats de Perrier (2010) sur le saumon atlantique (*Salmo salar*) en France qui montre que les populations proches géographiquement sont également proches génétiquement. C'est le cas en particulier des populations de saumon atlantique des Gaves qui ne se différencient pas génétiquement, mais qui sont génétiquement différents des Nives (Perrier *et al.* 2014). On retrouve ces résultats dans d'autres études utilisant des marqueurs allozymiques et microsatellites réalisés sur les populations de truite commune des Bassins de l'Adour, Nivelle et Untxin montrant que le bassin de l'Adour se distinguait des deux autres bassins génétiquement proches (Berrebi 1997; Aurelle & Berrebi 2001). La structuration génétique forte des populations de truite commune indique que les flux de gènes sont limités entre populations, sauf pour certaines populations en amont de l'Adour, c'est-à-dire les Gaves d'Oloron et de Pau, ainsi que l'Adour amont qui sont peu différenciées malgré la présence d'obstacles à l'écoulement (Chapitre IV et V).

IMPACT DE LA TRUITE DE MER SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS

Les flux de gènes (dispersion efficace) sont l'un des facteurs les plus importants qui joue un rôle moteur dans l'évolution des populations structurées. La plasticité phénotypique de la truite commune, se traduisant par l'existence de deux écotypes (la truite résidente et la truite de mer),

influence le mécanisme de dispersion et ainsi les flux de gènes et permet de connecter des populations géographiquement isolées. Elle influence donc la différenciation des populations (Chapman *et al.* 2011, 2012; Caballero *et al.* 2013). En effet la truite de mer par sa capacité à disperser en milieu marin peut connecter des bassins isolés. On peut donc s'attendre à observer une diversité commune entre les populations connectées. Notre travail montre cependant une structuration génétique importante avec une différenciation génétique qui est en accord avec le réseau hydrographique (Chapitre IV). De plus il met en exergue que le comportement le plus prépondérant chez la truite de mer est un comportement de homing, c'est-à-dire un retour sur le site de naissance pour la reproduction, ce qui explique la différenciation génétique observée (Chapitre IV). Ce comportement de homing ou de fidélité au site de naissance est un comportement fréquemment retrouvé chez les salmonidés (Hansen *et al.* 1993; Stewart *et al.* 2003; Liu *et al.* 2012; Grist *et al.* 2014). Il peut être expliqué par une imprégnation olfactive du site de naissance ou de la fratrie au stade juvénile (Stabell 1984; Höjesjö *et al.* 1998; Gardiner *et al.* 2015), mais aussi par une migration dirigée par le géomagnétisme, connue pour d'autres salmonidés, tels que le saumon atlantique (Lohmann *et al.* 2008; Putman *et al.* 2013, 2014a; b). D'autre part notre étude met en évidence que des truites de mer migrant entre nos bassins, plus particulièrement dans les Petits Fleuves côtiers français et les Nives, sont originaires des Petits Fleuves côtiers espagnols (Chapitre IV). Cependant nous avons montré que ces mouvements ne résultaient pas en flux de gènes. Ceci pose la question de la participation de ces truites de mer à la reproduction d'autant qu'un flux de gènes en sens inverse est détecté des petits fleuves côtiers français vers les Nives. On ne peut cependant pas le relier à un mouvement de truites de mer puisque nous n'avons pas échantillonné les truites de mer des petits fleuves côtiers espagnols et des Nives. Ce genre de mouvement entre bassins ou rivières proches qui existe dans la nature et rapporté dans la littérature (Moran *et al.* 1995; Perrier *et al.* 2011b; Degerman *et al.* 2012). Cette absence de flux de gènes peut-être expliquée par le phénomène de sélection contre les migrants qui peut se traduire par une descendance non viable ou une non reproduction de ces truites de mer migrantes (Tobler *et al.* 2009; Plath *et al.* 2010). Néanmoins, l'hypothèse de sélection contre les migrants semble peu probable pour les populations que nous étudions de

truite commune. En effet, une expérimentation en milieu contrôlé semi-naturel le Lapitxuri (France), a été effectuée, en plaçant deux populations de truites communes provenant de la rivière du Bastan (France) et de la rivière Urumea (Espagne). Elle a montré que la descendance de ces deux populations était viable (Gauthey *et al.* 2016).

Notre étude montre également quelques mouvements et flux de gènes entre les populations de notre site d'étude, particulièrement entre le Gave d'Oloron et le Gave de Pau, qui peuvent s'expliquer par la proximité géographique des deux bassins, mais aussi par des actions anthropiques de transport de géniteurs.

En perspective à ce travail, il serait intéressant d'échantillonner des individus truites de mer au niveau des Petits Fleuves côtiers espagnols afin de vérifier si les flux de gènes détectés pour ce bassin et provenant de la Nivelle et des Nives, sont bien d'origine naturelle ou dus à des actions anthropiques comme du repeuplement ou du transport de géniteurs. Pour approfondir l'aspect de l'impact des truites de mer sur le fonctionnement des populations, il serait intéressant également de pouvoir vérifier en milieu expérimental semi-naturel comme le Lapitxuri qui est localisé à la frontière espagnole et utilise de l'eau de la Nivelle, que les croisements entre truite de mer espagnole et truite de mer des Nives ou de la Nivelle se réalise bien et que la descendance est viable. Concernant l'aspect de la maturation sexuelle des truites de mer, il faudrait vérifier leur état reproducteur durant leur remontée en rivière pour la reproduction, au niveau des stations de contrôle. Pour les échantillons déjà en notre possession et dont nous avons pu récupérer les écailles, il nous serait possible pour celles âgées de deux ans et plus de déterminer l'âge auquel on observe les premières marques de fraie, selon le site de capture, et ainsi pouvoir en déduire l'âge moyen pour une première reproduction.

INFLUENCE ENVIRONNEMENTALE SUR LA DIFFÉRENCIATION DES POPULATIONS

La différenciation des populations étudiées (chapitre IV) peut être expliquée par des facteurs environnementaux tels que la distance géographique ou la microchimie du milieu. Il a été

montré, en effet dans le Chapitre IV que les distances génétiques entre les populations de truites communes identifiées étaient bien corrélées au réseau hydrographique. Ceci est vérifié lorsque l'on procède à un test d'isolement par la distance tel que le test de Mantel ($R^2=0.66$).

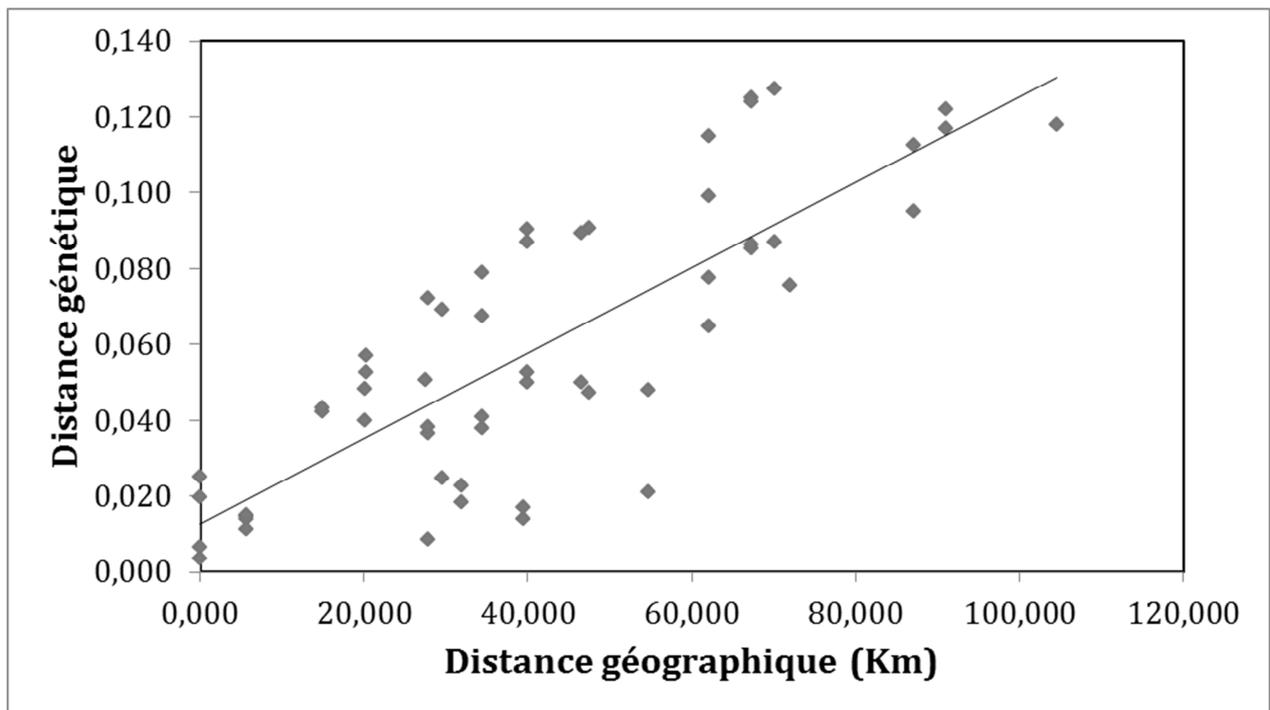


Figure 31 Corrélation entre distances génétiques et distances géographiques, $R^2=0,66$, p-value du test de Mantel = 0 ;01.

L'approche génétique et microchimique (Chapitre V) et la forte structuration des populations observées (Chapitre IV) indiquent une influence possible d'un paramètre environnemental sur la différenciation entre les populations : la nature du substratum géologique. Celui-ci pourrait avoir un lien avec la reconnaissance du site natal (la rivière) et donc favoriser le retour vers celui-ci pour la reproduction et la différenciation locale (Stabell 1984; Keefer & Caudill 2014). Cette hypothèse semble probable au vu de la richesse géologique du bassin de l'Adour (Chapitre II). Des articles utilisant de la génétique et génomique du paysage montrent que ces paramètres environnementaux sont parfois des paramètres qui agissent de manière plus significative à la différenciation des populations que le facteur distance géographique (Vincent *et al.* 2013; Wang & Bradburd 2014; Manthey & Moyle 2015).

Pour autant les hypothèses d'une différenciation génétique par la géographie telles que la distance côtière ou la longueur des rivières ne peuvent être écartées. En effet la littérature tend à montrer que le premier facteur environnemental, la distance côtière, est un paramètre utilisé dans la littérature pour expliquer les patrons de différenciation chez le saumon atlantique et la truite commune (Dionne *et al.* 2008; Degerman *et al.* 2012; Stelkens *et al.* 2012a) La longueur de la rivière est le second paramètre qui peut expliquer la distance génétique entre les populations et la différence phénotypique observée entre individus. La longueur de la rivière a été suggérée dans d'autres études comme un facteur influençant la diversité génétique à l'intérieur des rivières, avec notamment un appauvrissement de la diversité lorsque la longueur de celle-ci est importante, la présence d'un gradient aval- amont d'appauvrissement de la diversité peut être observée (Bohlin *et al.* 2001; Primmer *et al.* 2006; Olsen *et al.* 2010; Kanno *et al.* 2011; Stelkens *et al.* 2012a).

En perspective, une analyse plus précise de l'influence de facteurs environnementaux tels que la nature du substratum géologique, mais aussi de la distance côtière, de la longueur ou largeur de la rivière, pourrait permettre d'étudier plus finement la différenciation génétique entre des populations proches génétiquement et géographiquement, et pourrait également permettre de trancher si la différenciation observée est due à un isolement par la distance ou due à un isolement par l'environnement. Ces paramètres pourraient être à l'origine de la différenciation génétique importante entre les populations des Gaves et des autres populations des Nives, de la Nivelle et des petits fleuves côtiers espagnols. Pour les réaliser et justifier que le retour aux sites de naissances de nos truites de mer, était dû à ces facteurs environnementaux, un nouvel échantillonnage de truites de mer ou d'individus juvéniles (dont l'échantillonnage est plus aisée) sur les sites de fraies sera nécessaire et pourrait sans doute apporter des réponses.

N'oublions pas que d'autres processus de dynamique et d'évolution des rivières peuvent être à l'origine de la différenciation des populations, comme les captures de rivières. Des populations en amont de l'Adour aval sont proches génétiquement des populations des Nives, de même, des populations de l'amont du Gave de Pau sont proches génétiquement des populations de l'Ebre.

Ceci peut être expliqué par une capture de rivière (Chapitre IV). Cette hypothèse se justifie dans un contexte géologique local expliqué par Dubois & Dainat (1963) et Vanara *et al.* (1997). Néanmoins l'hypothèse d'une influence anthropique, telle que des introductions accidentelles ou en vue de repeuplement peut contribuer à ce phénomène, et ne peut être écartée bien que difficile à retracer. En perspective à ce travail, pouvoir tracer l'historique des activités anthropiques passées serait appréciable mais reste difficile à mettre en place au vue de la difficulté à retrouver des documents historiques ou des données préhistoriques.

DIFFÉRENCIATION ET ADAPTATION DES POPULATIONS A LA RIVIÈRE DES SOUS-BASSINS DES NIVES ET DES GAVES DANS LE BASSIN DE L'ADOUR

Le phénomène d'adaptation locale chez le saumon atlantique et la truite commune a été mis en évidence par de nombreuses études (Gandon *et al.* 1996; Fraser *et al.* 2011; Meier *et al.* 2011; Stelkens *et al.* 2012b). Ces adaptations locales peuvent être mises en évidence par des différences de tailles, des différences dans la structure d'âge des poissons adultes qui pourraient être le reflet d'une difficulté de ces individus reproducteurs à migrer et à atteindre les sites de fraies et de reproduction (Dionne *et al.* 2008). Cette difficulté pour migrer et avoir accès aux sites de reproductions peut avoir pour origine la complexité d'un système hydrographique dendritique avec des différences dans la longueur des rivières, des différences de pente et de débit, mais aussi être due à des obstacles à l'écoulement d'origines naturelles ou anthropiques.

Les sites de fraies propices pour la truite commune sur notre zone d'étude, bien que n'étant pas restreints à l'amont des bassins, sont parfois assez éloignés de l'estuaire, comme dans le cas des Gaves, mais aussi très fractionnés par la présence de barrages, comme dans le cas des Nives et des Gaves. Du point de vue phénotypique, les truites capturées dans les rivières des Gaves sont des individus de grande taille (Chapitre V). Dans le cas des rivières des petits fleuves côtiers français et des Nives, les truites de mer capturées sont des individus de plus petites tailles que les individus des Gaves (Chapitre V). Malgré ces différences phénotypiques, tous ces individus, remontent en rivière pour la reproduction entre le mois de mars et le mois d'août (printemps et

été), avec des pics de remontée de truites de mer qui se différencient peu entre bassins. Les populations (truites de mer adultes) des Gaves apparaissent très différenciées génétiquement des autres populations des Nives et des petits fleuves côtiers français avec un F_{st} allant de 0.06 à 0.09 entre chacun des Gaves et les Nives ou les Petits fleuves côtiers français, alors que le F_{st} entre les deux Gaves est égal à 0.01, de même le F_{st} entre les Nives et les petits fleuves côtiers français est égal à 0.01 (Chapitre IV). Ceci est surprenant puisque les distances géographiques entre les Nives et le Gave d'Oloron semblent être de même ordre qu'entre le Gave d'Oloron et le Gave de Pau. Enfin peu d'individus migrants issus d'autres populations ont été identifiés dans les Gaves d'Oloron et de Pau, tandis que pour les Nives des individus venant des petits fleuves côtiers français et espagnols sont retrouvés mais ne semblent pas avoir d'impact sur la reproduction et les flux de gènes (Chapitre IV). Ces résultats suggèrent une adaptation des populations de truites communes des Gaves d'Oloron et de Pau aux caractéristiques et aux contraintes physiques de la rivière et à la difficulté à franchir les obstacles à la migration pour atteindre les zones de frayères. Ils suggèrent également des flux réduits d'individus et de gènes entre les populations des Gaves et les autres populations des Nives et des petits fleuves côtiers français accentuant l'originalité de cette différenciation génétique entre les populations des Nives et des Gaves.

Le site du bassin hydrographique de l'Adour représente un site particulièrement intéressant pour étudier le phénomène d'adaptation locale chez la truite commune. Une même analyse de la structuration des populations utilisant des marqueurs neutres mais aussi des marqueurs sélectionnés permettrait également de mieux déterminer le phénomène d'adaptation locale et de prédire les effets sur la population des changements globaux sur les populations.

EFFET DU REPEULEMENT ET DES IMPACTS ANTHROPIQUES SUR LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Utilisation d'échantillons génétiques de Pisciculture récents-effets du repeuplement

En vue de maintenir et d'améliorer les stocks de poissons pour la pêche récréative en constant développement, une pratique du repeuplement a été mise en place. Les résultats issus du Chapitre IV mettent en exergue un faible impact des déversements de poissons de pisciculture dans le bassin de l'Adour et des petits fleuves côtiers adjacents, à l'exception des sous-bassins des Gaves de Pau et de l'Adour amont. On peut observer pour ces sous-bassins une faible introgression des populations en place. Ces observations du faible impact du repeuplement à l'échelle contemporaine sont montrées relativement couramment pour les salmonidés et en particulier la truite commune (Aurelle & Berrebi 1998; Aurelle *et al.* 2002; Ruzzante *et al.* 2004).

Néanmoins la structure génétique des populations de truite commune mise en évidence peut avoir été influencée par l'activité de repeuplement à long terme par un effet cumulatif ou par de potentielles réductions d'effectifs d'individus dans les populations sauvages qui ont permis l'installation d'individus déversés. Pour le prouver une étude utilisant des échantillons anciens, si ils existent, et récents de ces populations et des souches de pisciculture pourrait être réalisée. En effet ce phénomène ne doit pas être sous-estimé, puisque certaines études tendent à montrer que le repeuplement peut avoir plus d'impact à l'échelle historique sur la structuration des populations qu'à l'échelle contemporaine (Hansen 2002; Izquierdo *et al.* 2006).

Impact de la gestion locale (transport de géniteurs) sur la différenciation des populations

D'autres actions de gestion des populations ont été mises en œuvre pour soutenir et maintenir les populations en place, notamment pour atténuer l'impact des obstacles d'origine anthropique à la migration. Cependant, ceux-ci peuvent modifier la structuration des populations en place en favorisant les flux de gènes par la connexion de populations géographiquement isolées. Cela peut être l'introduction d'individus dans des rivières d'origine génétique proche, ou le transport d'individus migrateurs de l'aval vers l'amont d'un bassin comme effectué dans le bassin de l'Adour sur le Gave de Pau, ou dans les Petits fleuves côtiers espagnols sur la rivière Bidasoa. En

effet nos résultats montrent la présence de flux de gènes directionnels, des Petits Fleuves Côtiers Français vers les petits Fleuves Côtiers Espagnols et du Gave d'Oloron vers le Gave de Pau. Ces flux de gènes ne correspondent pas forcément aux mouvements observés des truites de mer capturées qui sont dirigées des Petits Fleuves Côtiers Espagnols vers les Petits Fleuves Côtiers Français et les Nives et un mouvement bidirectionnel entre les Gaves d'Oloron et de Pau (Chapitre IV). Ceci tend à montrer que ces flux de gènes ne sont pas d'origine naturelle et sont dus à des actions anthropiques (Chapitre IV). Ces effets sont plus difficiles à mettre en évidence que l'impact du repeuplement. En effet, ces actions anthropiques (transport de géniteurs) utilisent des individus de populations génétiquement proches, ce qui pourrait conduire à considérer ces flux de gènes comme étant un phénomène naturel. Cette hypothèse est néanmoins remise en cause par la connaissance des actions de gestion locale (transport de reproducteurs) et grâce à une bonne compréhension de l'écologie de l'espèce (Barracou 2002, 2003; Leunda *et al.* 2013). Des études ont montré que des introductions d'adultes dans des rivières pour la reproduction étaient réalisées chez les salmonidés, cependant ces études montraient que le taux de succès reproducteur était plus faible pour des adultes issus de piscicultures que des adultes sauvages dont l'origine génétique était proche des populations de la rivière d'introduction (Leider *et al.* 1990; Anderson *et al.* 2013).

Contribution de chaque population identifiée aux stocks de pêches professionnelles -utilisation de la génétique et de la microchimie des otolithes

Les analyses génétiques sont très utilisées pour la gestion et la conservation des espèces, afin d'identifier l'origine des individus et mesurer la contribution de chaque bassin aux stocks de pêches professionnelles et des captures accidentelles en mer de salmonidés (Anderson *et al.* 2008; Guthrie *et al.* 2012; Ensing *et al.* 2013). Cependant, à une échelle géographique restreinte où les populations sont pour certaines difficiles à différencier génétiquement, l'assignation est difficile et la confiance dans le résultat de cette assignation est faible. Des méthodes de marquage des individus avec des marqueurs extrinsèques ou à l'aide d'autres marqueurs

biologiques intrinsèques (otolithes, parasites), couplées à la génétique peuvent permettre de différencier de façon fiable et de manière plus précise l'origine de ces individus.

Le couplage d'analyse génétique et de microchimie des otolithes est une méthode originale de plus en plus utilisée dans la littérature scientifique pour déterminer l'origine des poissons. Dans cette thèse, ce couplage, nous a permis de déterminer que la plupart des truites de mer capturées par la pêche professionnelle dans l'estuaire Adour et les Gaves réunis provenait du Gave d'Oloron (de manière prépondérante avec une assignation importante au groupe Oloron-Aspe-Verts-Lourdios-Saison et dans une moindre mesure au Gave d'Ossau) et dans une moindre mesure au Gave de Pau (Chapitre V). Ce couplage nous permet de confirmer la fiabilité de l'assignation génétique, qui peut être utilisée par les gestionnaires pour des décisions rapides. Elle montre également qu'utiliser la microchimie sur des individus déjà assignés génétiquement au bassin permet de différencier les populations très proches génétiquement (Gave d'Oloron et de Pau) et de différencier certains affluents du Gave d'Oloron avec un grand pourcentage de réassignation (réassignation de plus de 90% des individus à leur rivière ou groupe de rivières natales) alors que l'utilisation de l'outil génétique ne le permet pas puisque sa puissance d'assignation est forte à l'échelle des bassins. Cependant, malgré la précision de l'outil microchimique pour l'assignation qui est complémentaire de la génétique, l'analyse des otolithes est invasive et nécessite de tuer les individus collectés. De plus, le coût des analyses microchimiques par ablation laser est élevé par rapport à l'outil génétique dont les coûts d'analyses diminuent avec les nouvelles méthodes de séquençage.

Pour poursuivre ce travail, il devient nécessaire de pouvoir disposer d'un plus grand nombre d'échantillons d'otolithes de juvéniles de truites communes provenant des différentes rivières du bassin de l'Adour et des Petits Fleuves Côtiers Français. Ceci permettrait alors d'avoir, comme pour la génétique, un fond de carte de la structuration microchimique des rivières et de pouvoir différencier les rivières proches microchimiquement dont l'analyse par random forest sera d'autant plus fiable et plus puissante que l'on rajoutera des individus. Nous espérons que cela, permettra d'assigner encore plus finement l'origine des truites de mer capturées par la pêche

professionnelle à l'échelle d'une rivière. Une autre alternative, plus facile à mettre en œuvre, car ne nécessitant pas la mort des individus, serait d'utiliser une analyse bayésienne couplant génétique et microchimie, en rajoutant des individus juvéniles, et en exploitant une base eau plus complète. Ceci permettrait d'assigner les truites de mer à des populations pour lesquelles nous n'aurons pas forcément de juvéniles pour caractériser chimiquement la rivière. Cette analyse permettrait également de mettre un a priori (i.e pas toutes les sources génétiques échantillonnées), qui dans notre cas utilisera la génétique, pour réaliser ces groupes et assigner les individus à des populations pour lesquelles on ne dispose pas de la source génétique ou microchimique.

Un autre travail en perspective à celui-ci, et qui pourrait être utile pour décrire les stocks de pêche professionnelle serait de préciser l'origine maternelle des truites de mer capturées. Les truites de mer qui composent les stocks de pêche professionnelle, ont-elles pour origine maternelle des truites anadromes ou résidentes ? Cette question est importante dans le cas de la gestion des populations, pour mieux comprendre l'écologie de l'espèce et pourquoi les deux écotypes anadromes et résidents se maintiennent évolutivement. Cette étude pourrait utiliser les mêmes éléments microchimiques que ceux utilisés dans le chapitre V, cependant les truites de mer contrairement aux saumons se nourrissent dans la rivière avant leur reproduction, les ratios chimiques de ces éléments peuvent être amoindris ou biaisés par la chimie de la rivière et leur alimentation. Il serait donc intéressant de coupler ces éléments microchimiques avec d'autres ratios microchimiques élémentaires ou isotopiques qui vont varier en fonction du type nourriture prise par la mère avant reproduction (si elle se nourrit en mer ou en rivière), cela permettra d'avoir une meilleure distinction sur l'origine (marine ou eau douce) du contenu du sac vitellin constitué par la truite capturée, s'il est obtenu grâce à l'alimentation d'une mère anadrome ou résidente (Kalish 1990; Miller & Kent 2009; Zimmerman *et al.* 2009).

IMPACT DE LA PÊCHE SUR LES POPULATIONS

L'exploitation des poissons, et particulièrement des salmonidés, peut affecter l'âge et la taille des individus à maturation (Hutchings & Lorimer 2004; Olsen *et al.* 2004; Hutchings 2005). La sélection des individus par la pêche peut s'opposer ou intensifier l'action de la sélection naturelle sur les populations sauvages, affectant la survie des individus, en modifiant les caractéristiques des populations en place (Carlson & Quinn 2008). Notre étude montre que les individus capturés par pêche professionnelle sont des individus de grande taille et larges, originaires du Gave d'Oloron et en moindre mesure du Gave de Pau (Chapitre V). La pêche professionnelle ne sélectionne pas les petits individus (longueur fourche de 200 à 400mm) qui en majorité sont originaires des Nives et des petites Fleuves Côtiers Français (Chapitre V). Ainsi on voit que la pêche professionnelle, sélectionne préférentiellement les individus de grande taille et peut donc modifier la structuration de la population en sélectionnant les individus par leur taille au sein des populations et en particulier celles de l'Adour. Cette modification de la structuration des populations soumise à la pêche professionnelle n'est pour l'instant pas un phénomène observé puisque les truites de mer capturées aux passes-pièges sur les bassins du Gave d'Oloron et du Gave de Pau (utilisées dans le Chapitre IV) ont la même gamme de taille que les individus capturés par la pêche professionnelle (la longueur fourche allant de (500 à 800mm) (Chapitre V).

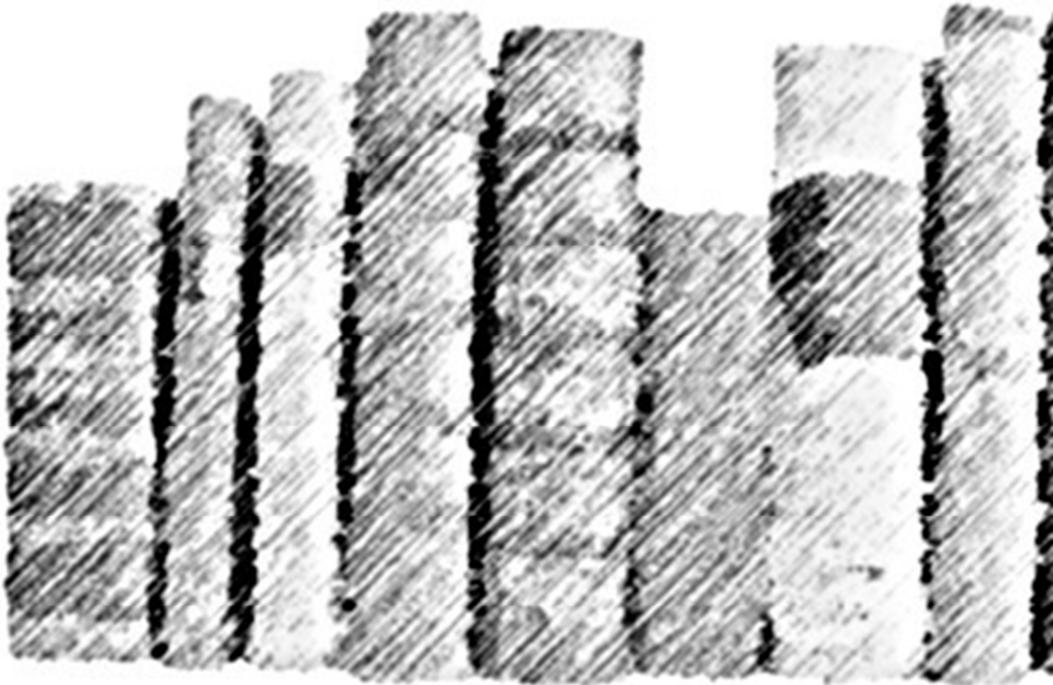
CONCLUSION

Au plan scientifique, cette étude est la première permettant d'avoir une vision fine des caractéristiques et de la structure génétique des populations de truites communes du bassin de l'Adour et des petits fleuves côtiers adjacents. Par ailleurs, elle apporte d'importants éléments de compréhension de la structure génétique des populations de truites communes en identifiant dix groupes génétiques correspondant aux bassins hydrographiques et en faisant ressortir l'originalité génétique de ces populations pour étudier le phénomène de dispersion. Elle a su mettre en évidence une structuration génétique forte des populations de juvéniles, expliquée en partie par le comportement de homing prépondérant chez les truites de mer. Elle nous a amené à mieux comprendre l'écologie et le fonctionnement des populations de truites communes et en particulier le rôle des truites de mer dans le fonctionnement des populations. Elle a permis de découvrir que des populations du bassin de l'Adour ont des caractéristiques phénotypiques et génétiques différentes qui sont vraisemblablement la conséquence d'une adaptation de la population à des conditions locales particulières des rivières, ou à des obstacles aux échanges entre populations. Ce travail met également en lumière l'impact anthropique (transport de géniteurs) sur la structure génétique des populations en montrant que ce type d'opérations influence la connectivité entre populations.

Au plan appliqué, les résultats de ce travail ont d'importantes implications pour la gestion des populations de truites communes et en particulier des truites de mer. En premier lieu, cette étude montre une fois de plus l'intérêt du suivi régulier des populations de truite commune et particulièrement de l'écotype truite de mer, mais également du recueil chronique de données sur le long terme avec stockage d'échantillons de tissus tels que des écailles ou des fragments de nageoires qui peuvent être utilisés dans de nombreuses études à posteriori. Une meilleure gestion de la truite commune et de l'écotype truite de mer, passe par une gestion localisée et personnalisée de chacune des populations génétiques identifiées (ce qui est actuellement réalisé

pour la plupart de ces populations du bassin de l'Adour par les autorités locales). Ceci permettra notamment d'utiliser le repeuplement avec précaution et de n'utiliser que des juvéniles issus de populations natives et du même groupe génétique mais aussi de maintenir un bon état des populations sauvages. Une meilleure gestion des populations naturelles passe également par une surveillance de l'impact de la pêche professionnelle et une surveillance accrue des populations qu'elle cible (ici le Gave d'Oloron et le Gave de Pau). Cette gestion permettra notamment de minimiser la sélection des individus par la taille comme le pratique la pêche professionnelle, mais aussi d'identifier des moyens pour que cette pêche ait le moins d'impact possible sur les géniteurs et les populations sauvages en place, en mettant par exemple en place un quota d'individus à capturer pour telle ou telle gamme de taille.

BIBLIOGRAPHIE



- Abauza P, Murta AG, Campbell N *et al.* (2008) Stock identity of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea: Integrating the results from different stock identification approaches. *Fisheries Research*, **89**, 196–209.
- Acolas ML (2008) Déterminisme des tactiques de vie chez la truite commune *Salmo trutta*: influence maternelles et environnementales sur le comportement migratoire des juvéniles.
- Adam G, Barracou D, Ben khemis P *et al.* (2008) *PLAGEPOMI-Plan de gestion des individus migrants-Adour et Cours d'eau côtiers*. Aquitaine, FRANCE.
- Alberto F (2009) MsatAllele_1.0: An R package to visualize the binning of microsatellite alleles. *The Journal of heredity*, **100**, 394–7.
- Aldvén D, Hedger R, Økland F, Rivinoja P, Höjesjö J (2015) Migration speed, routes, and mortality rates of anadromous brown trout *Salmo trutta* during outward migration through a complex coastal habitat. *Marine Ecology Progress Series*, **541**, 151–163.
- Allègre CJ, Louvat P, Gaillardet J *et al.* (2010) The fundamental role of island arc weathering in the oceanic Sr isotope budget. *Earth and Planetary Science Letters*, **292**, 51–56.
- Allemand D, Mayer-Gostan N, de Pontual H, Boeuf G, Payan P (2007) Fish Otolith Calcification in Relation to Endolymph Chemistry. In: *Handbook of Biomineralization*, pp. 291–308. Wiley-VCH Verlag GmbH, Weinheim, Germany.
- Almodóvar A, Nicola GG (2004) Angling impact on conservation of Spanish stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology*, **11**, 173–182.
- Almodóvar A, Nicola GG, Elvira B, García-Marín J-L (2006) Introgression variability among Iberian brown trout Evolutionary Significant Units: The influence of local management and environmental features. *Freshwater Biology*, **51**, 1175–1187.
- Almodóvar A, Suárez J, Nicoso GG, Nuevo M (2001) Genetic introgression between wild and stocked brown trout in the Douro River basin, Spain. *Journal of Fish Biology*, **59**, 68–74.
- Altizer S, Davis AK (2010) Populations of monarch butterflies with different migratory behaviors show divergence in wing morphology. *Evolution*, **64**, 1018–1028.
- Amaratunga D, Cabrera J, Lee Y-S (2008) Enriched random forests. *Bioinformatics*, **24**, 2010–4.

- Anderson JH, Faulds PL, Atlas WI, Quinn TP (2013) Reproductive success of captively bred and naturally spawned Chinook salmon colonizing newly accessible habitat. *Evolutionary Applications*, **6**, 165–179.
- Anderson EC, Waples RS, Kalinowski ST (2008) An improved method for predicting the accuracy of genetic stock identification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 1475–1486.
- Anon (1991a) L'établissement piscicole "Saint François d'Assise" Oronoz-Mugaire. In: *ARPE-IFE (ed.) Truite commune pyrénéenne : Génétique et repeuplement. Journée Technique Internationale . Recueil des interventions et conclusions.*, pp. 103–106. Oronoz (Navarre).
- Anon (1991b) Politiques de repeuplement en Navarre. In: *ARPE-IFE (ed.) Truite commune pyrénéenne : Génétique et repeuplement. Journée Technique Internationale. Recueil des interventions et conclusions.*, pp. 181–182. Oronoz (Navarre).
- Antunes A, Faria R, Johnson WE, Guyomard R, Alexandrino P (2006) Life on the edge: the long-term persistence and contrasting spatial genetic structure of distinct brown trout life histories at their ecological limits. *The Journal of heredity*, **97**, 193–205.
- Antunes A, Faria R, Weiss S, Alexandrino P (2001) Complex evolutionary history in the brown trout : Insights on the recognition of conservation units. *Conservation Genetics*, **2**, 337–347.
- Antunes A, Templeton AR, Guyomard R, Alexandrino P (2002) The role of nuclear genes in intraspecific evolutionary inference: genealogy of the transferrin gene in the brown trout. *Molecular biology and evolution*, **19**, 1272–87.
- Apostolidis AP, Madeira M, Hansen MM, Machordom A (2008) Genetic structure and demographic history of brown trout (*Salmo trutta*) populations from the southern Balkans. *Freshwater Biology*, **53**, 1555–1566.
- Apostolidis AP, Triantaphyllidis C, Kouvatsi A, Economidis PS (1997) Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography among *Salmo trutta* L. (Greek brown trout) populations. *Molecular ecology*, **6**, 531–42.
- Araguas RM, Sanz N, Pla C, García-Marín J-L (2004) Breakdown of the brown trout evolutionary history due to hybridization between native and cultivated fish. *Journal of Fish Biology*, **65**, 28–37.
- Armstrong JD, Kemp PS, Kennedy GJA, Ladle M, Milner NJ (2003) Streams, Habitat requirements of Atlantic salmon and Brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, **62**, 143–170.
- Aurelle D, Berrebi P (1998) Microsatellite markers and management of brown trout *Salmo trutta fario* populations in southwestern France. *Genetics Selection Evolution*, **30**, S75.

- Aurelle D, Berrebi P (2001) Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta*, L.) populations from south-western France: data from mitochondrial control region variability. *Molecular ecology*, **10**, 1551–61.
- Aurelle D, Cattaneo-Berrebi G, Berrebi P (2002) Natural and artificial secondary contact in brown trout (*Salmo trutta*, L.) in the French western Pyrenees assessed by allozymes and microsatellites. *Heredity*, **89**, 171–83.
- Ayllon F, Moran P, Garcia-Vazquez E (2006) Maintenance of a small anadromous subpopulation of brown trout (*Salmo trutta* L.) by straying. *Freshwater Biology*, **51**, 351–358.
- Bagenal TB (1969) The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, **1**, 167–182.
- Baglinière J (1999) The brown trout (*Salmo trutta*): its origin, distribution and economic and scientific significance. In: *Biology and ecology of the brown and sea trout.*, pp. 1–12. Springer, London.
- Baglinière J, Buttiker B, Champigneulle A *et al.* (1991) *La truite biologie et écologie*. Edition Quae, France.
- Baglinière J, Maise G (2002) The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the Scorff River, Brittany: a synthesis of studies from 1972 to 1997. *Productions Animales*, **15**, 319–331.
- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, **22**, 1117–1129.
- Ball JN (1953) The Spawning Behaviour of Brown Trout and Salmon. *The British Journal Of Animal Behavior*, 103–114.
- Balmain KH, Shearer WM (1956) Records of salmon and sea trout caught at sea. *HM Stationery Office.*, 3–12.
- Barbat-Leterrier A, Guyomard R, Krieg F (1989) Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Aquatic Living Resources*, **2**, 215–223.
- Bardakci F, Degerli N, Ozdemir O, Basibuyuk HH (2006) Phylogeography of the Turkish brown trout *Salmo trutta* L.: mitochondrial DNA PCR RFLP variation. *Journal of Fish Biology*, **68**, 36–55.
- Barlaup BT, Gabrielsen SE, Skoglund H, Wiers T (2008) Addition of spawning gravel—a means to restore spawning habitat of atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and Anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers. *River Research and Applications*, **24**, 543–550.
- Barnett-Johnson R, Pearson TE, Ramos FC, Grimes CB, MacFarlane RB (2008) Tracking natal origins using isotopes, otoliths and landscape geology. *Limnology and Oceanography*, **53**, 1633–1642.

- Barnett-Johnson R, Teel DJ, Casillas E (2010) Genetic and otolith isotopic markers identify salmon populations in the Columbia River at broad and fine geographic scales. *Environmental Biology of Fishes*, **89**, 533–546.
- Barracou D (2002) *Soutien des stocks Transferts de géniteurs saumons et truites de mer sur le gave de Pau 2001*. Pyrénées Atlantique.
- Barracou D (2003) *Soutien des stocks Transferts de géniteurs saumons et truites de mer sur le gave de Pau 2002*. Feance.
- Bartel R, Pachur M, Bernás R (2010) Distribution, migrations, and growth of tagged sea trout released into the Vistula River. *Archives of Polish Fisheries*, **18**, 225–237.
- Bath GE, Thorrold SR, Jones CM *et al.* (2000) Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **64**, 1705–1714.
- Beacham TD, McIntosh B, Wallace C (2010) A comparison of stock and individual identification for sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in British Columbia provided by microsatellites and single nucleotide polymorphism. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **67**, 1274–1290.
- Beaudou D, Baril D, Roché B *et al.* (1995) Recolonisation d'un cours d'eau Corse dévasté: Contribution des truites sauvages et domestiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **337/338/33**, 259–266.
- Bednarek AT (2001) Undamming rivers: A review of the ecological impacts of dam removal. *Environmental Management*, **27**, 803–814.
- Beerli P (2008) Migrate-n, version 2.4.
- Beerli P, Felsenstein J (1999) Maximum-likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics*, **152**, 763–773.
- Bekkevold D, Hansen MM, Mensberg K-LD (2004) Genetic detection of sex-specific dispersal in historical and contemporary populations of anadromous brown trout *Salmo trutta*. *Molecular ecology*, **13**, 1707–12.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, Windows TM software for population genetics. *Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)*.
- Bennetts RE, Nichols JD, Lebreton JD *et al.* (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. In: *Dispersal*, pp. 3–17.

- Berg OK, Berg M (1987) Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in northern Norway. *Journal of Fish Biology*, **31**, 113–121.
- Berg OK, Berg M (1989) The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes*, **24**, 23–32.
- Berg OK, Jonsson B (1990) Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Environmental Biology of Fishes*, **29**, 145–154.
- Berg OK, Thronæs E, Bremset G (1998) Energetics and survival of virgin and repeat spawning brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 47–53.
- 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.
- Bernatchez L, Guyomard R, Bonhomme F (1992) DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular ecology*, **1**, 161–173.
- Berrebi P (1997) *Biodiversité génétique des truites Fario des bassins de l'Adour, la Nivelle et l'Untxin marqueurs allozymiques*. France.
- Berrebi P, Poteaux C, Fissier M, Cattaneo-Berrebi G (2000) Stocking impact and allozyme diversity in brown trout from Mediterranean southern France. *Journal of Fish Biology*, **56**, 949–960.
- Berry O, Tocher MD, Sarre SD (2004) Can assignment tests measure dispersal? *Molecular Ecology*, **13**, 551–561.
- Bohlin T, Dellefors C, Faremo U (1993) Optimal Time and Size for Smolt Migration in Wild Sea Trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 224–232.
- Bohlin T, Dellefors C, Faremo U (1997) Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. *Oceanographic Literature Review*, **44**, 60 p.
- Bohlin T, Pettersson J, Degerman E (2001) Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: Evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 112–121.
- Bohonak AJ (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 21–45.
- Bossart JL, Pashley Prowell D (1998) Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons

- and new directions. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 202–206.
- Bourlillet JF, Zaragosi S, Mulder T (2006) The French Atlantic margin and deep-sea submarine systems. *Geo-Marine Letters*, **26**, 311–315.
- Bourret V, O'Reilly PT, Carr JW, Berg PR, Bernatchez L (2011) Temporal change in genetic integrity suggests loss of local adaptation in a wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) population following introgression by farmed escapees. *Heredity*, **106**, 500–10.
- Bouza C, Arias J, Castro J, Sánchez L, Martínez P (1999) Genetic structure of brown trout, *Salmo trutta* L., at the southern limit of the distribution range of the anadromous form. *Molecular Ecology*, **8**, 1991–2001.
- Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205–225.
- Bracis C, Anderson JJ (2012) An investigation of the geomagnetic imprinting hypothesis for salmon. *Fisheries Oceanography*, **21**, 170–181.
- Brännäs E, Jonsson S, Lundqvist H (2003) Influence of food abundance on individual behaviour strategy and growth rate in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 684–691.
- Brodersen J, Chapman BB, Nilsson PA, Skov C, Hansson LA (2014) Fixed and Flexible : Coexistence of Obligate and Facultative Migratory Strategies in a Freshwater Fish. *PloS one*, **9**, 1–7.
- Burridge CP, Craw D, Waters JM (2006) River Capture , Range Expansion , and Cladogenesis : the Genetic Signature of Freshwater Vicariance. , **60**, 1038–1049.
- Burridge CP, Craw D, Waters JM (2007) An empirical test of freshwater vicariance via river capture. *Molecular Ecology*, **16**, 1883–1895.
- Byrne CJ, Poole R, Dillane M, Rogan G, Whelan KF (2004) Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta* L.) smolt migration in the Burrishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research*, **66**, 85–94.
- Caballero P, Morán P, Marco-Rius F (2013) A review of the genetic and ecological basis of phenotypic plasticity in brown trout. *Trout: From Physiology to Conservation*, 1–18.
- Cairney M, Taggart JB, Hoyheim B (2000) Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in other salmonids. *Molecular Ecology*, **9**, 2175–2178.

- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, **188**, 263–297.
- Campana SE, Chouinard GA, Hanson JM, Fréchet A, Bratley J (2000) Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research*, **46**, 343–357.
- Campana SE, Neilson D (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1014–1032.
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 30–38.
- Campbell JS (1977) Spawning characteristics of brown trout and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *Journal of Fish Biology*, **11**, 217–229.
- Carlson SM, Quinn TP (2008) Ten years of varying lake level and selection on size-at-maturity in sockeye salmon. *Ecology*, **88**, 2620–2629.
- Carlsson JEL, Nilsson JÅ (2000) Population genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) within a northern boreal forest stream. *Hereditas*, **132**, 173–181.
- Carvalho GR, Hauser L (1994) Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**, 326–350.
- Caudron A, Champigneulle A, Largiadèr CR, Launey S, Guyomard R (2009) Stocking of native Mediterranean brown trout (*Salmo trutta*) into French tributaries of Lake Geneva does not contribute to lake-migratory spawners. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 585–593.
- Champigneulle A, Cachera S (2003) Evaluation of large-scale stocking of early stages of brown trout, *Salmo trutta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fisheries Management and Ecology*, **10**, 79–85.
- Chapman BB, Brönmark C, Nilsson JÅ, Hansson LA (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, **120**, 1764–1775.
- Chapman BB, Hulthén K, Brodersen J *et al.* (2012) Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of fish biology*, **81**, 456–78.
- Charles K, Guyomard R, Hoyheim B, Ombredane D, Baglinière J (2005) Lack of genetic differentiation between anadromous and resident sympatric brown trout (*Salmo trutta*) in a Normandy population. *Aquatic Living*

Resources, **18**, 65–69.

Charles K, Roussel J-MM, Lebel JM, Baglinière JL, Ombredane D (2006) Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): Insights obtained from stable isotope analysis. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 255–263.

Chen C, Forbes F, François O (2006) FASTSTRUCT: Model-based clustering made faster. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 980–983.

Clark RW, Brown WS, Stechert R, Zamudio KR (2008) Integrating individual behaviour and landscape genetics: The population structure of timber rattlesnake hibernacula. *Molecular Ecology*, **17**, 719–730.

Coltman DW (2005) Evolutionary genetics: differentiation by dispersal. *Nature*, **433**, 23–24.

Cook BD, Bunn SE, Hughes JM (2007) Molecular genetic and stable isotope signatures reveal complementary patterns of population connectivity in the regionally vulnerable southern pygmy perch (*Nannoperca australis*). *Biological Conservation*, **138**, 60–72.

Cooke SJ, Cowx IG (2004) The Role of Recreational Fishing in Global Fish Crises. *BioScience*, **54**, 857–859.

Cooke SJ, Cowx IG (2006) Contrasting recreational and commercial fishing: Searching for common issues to promote unified conservation of fisheries resources and aquatic environments. *Biological Conservation*, **128**, 93–108.

Corander J, Waldmann P, Marttinen P, Sillanpää MJ (2004) BAPS 2: Enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. *Bioinformatics*, **20**, 2363–2369.

Cornuet JM, Piry S, Luikart G, Estoup A, Solignac M (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude population as origins of individuals. *Genetics*, **153**, 1989–2000.

Cortey M, Vera M, Pla C, García-Marín J-L (2009) Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 904–917.

Costamagno S, Laroulandie V (2004) L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique : un inventaire taphonomique et archéologique. In: J.D. J.-P. Brugal (ed.) *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Actes des XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire, Antibes France, 23-25 octobre 2003.*, pp. 403–416. APDCA, Antibes.

Le Couédic M (2010) Les pratiques pastorales d'altitude dans une perspective troupeaux et territoires pastoraux pyrénéens dans la longue durée . University Francois-Rabelais.

- Courtenay SC, Quinn TP, Dupuis HMC, Groot C, Larkin P a. (1997) Factors affecting the recognition of population-specific odours by juvenile coho salmon *. *Journal of Fish Biology*, **50**, 1042–1060.
- Courtenay SC, Quinn TP, Dupuis HMC, Groot C, Larkin PA (2001) Discrimination of family-specific odours by juvenile coho salmon: roles of learning and odour concentration. *Journal of Fish Biology*, **58**, 107–125.
- Cowx IG, Gerdeaux D (2004) The effects of fisheries management practises on freshwater ecosystems. *Fisheries Management and Ecology*, **11**, 145–151.
- Crandall KA, Bininda-emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Science*, **15**, 290–295.
- Crespi BJ, Fulton MJ (2004) Molecular systematics of Salmonidae: Combined nuclear data yields a robust phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**, 658–79.
- Crête-Lafrenière A, Weir LK, Bernatchez L (2012) Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling. *PLoS one*, **7**, e46662.
- Crisp DT (1989) Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations. *Freshwater Biology*, **21**, 21–33.
- Crisp DT (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, **323**, 201–221.
- Cross TF, Mills CPR, De Courcy Williams M (1992) An intensive study of allozyme variation in freshwater resident and anadromous trout, *Salmo trutta* L., in western Ireland*. *Journal of Fish Biology*, **40**, 25–32.
- Cucherousset J, Ombredane D, Charles K, Marchand F, Baglinière J (2005) A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 1600–1610.
- Cuinat R (1971) Ecologie et repeuplement des cours d'eau à truites. *Bulletin français de pisciculture*, **240**, 71–106.
- Curtis JM, Stunz GW, Overath RD, Vega RR (2014) Otolith chemistry can discriminate signatures of hatchery-reared and wild spotted seatrout. *Fisheries Research*, **153**, 31–40.
- Darimont CT, Carlson SM, Kinnison MT *et al.* (2009) Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 952–954.
- Davaine P, Guerri O, Caraguel JM (1997) Introduction de salmonidés en milieu vierge (îles Kerguelen, subantarique):

- enjeux, résultats, perspectives. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344/345**, 93–110.
- Davidson JG, Daverdin M, Sjørnsen AD *et al.* (2014) Does reduced feeding prior to release improve the marine migration of hatchery brown trout *Salmo trutta* smolts? *Journal of Fish Biology*, **85**, 1992–2002.
- DeBose JL, Nevitt GA (2008) The use of Odors at Different Spatial Scales: Comparing Birds with Fish. *Journal of Chemical Ecology*, **34**, 867–881.
- Degerman E, Leonardsson K, Lundqvist H (2012) Coastal migrations, temporary use of neighbouring rivers, and growth of sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. *ICES Journal of Marine Science*, **69**, 971–980.
- Dieckmann U, O'Hara B, Weisser W *et al.* (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 88–90.
- Dieperink C, Bak BD, Pedersen LF, Pedersen MI, Pedersen S (2002) Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology*, **61**, 848–852.
- Dieperink C, Pedersen S, Pedersen MI (2001) Estuarine predation on radiotagged wild and domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. *Ecology of Freshwater Fish*, **10**, 177–183.
- Dingle H (2006) Animal migration: is there a common migratory syndrome? *Journal of Ornithology*, **147**, 212–220.
- Dionne M, Caron F, Dodson JJ, Bernatchez L (2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: The interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular ecology*, **17**, 2382–96.
- Dockx C, Browner LP, Wassenaar LI, Hobson KA (2004) Do north american monarch butterflies travel to Cuba? Stable isotope and chemical tracer techniques. *Ecological Applications*, **14**, 1106–1114.
- Dodson JJ, Aubin-Horth N, Thériault V, Páez DJ (2013) The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews*, **88**, 602–25.
- Dorval E, Jones CM, Hannigan R, Montfrans J Van (2007) Relating otolith chemistry to surface water chemistry in a coastal plain estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 411–424.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, **7**, 214.
- Dubois P, Dainat D (1963) Le réseau de l'aven du Marboré (Pyrénées Centrales). *Spelunca*, **3**, 4–12.

- Duftner N, Weiss S, Medgyesy N, Sturmbauer C (2003) Enhanced phylogeographic information about Austrian brown trout populations derived from complete mitochondrial control region sequences. *Journal of Fish Biology*, **62**, 427–435.
- Durrant CJ, Stevens JR, Hogstrand C, Bury NR (2011) The effect of metal pollution on the population genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) residing in the River Hayle, Cornwall, UK. *Environmental Pollution*, **159**, 3595–3603.
- Earl DA (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation genetics resources*, **4**, 359–361.
- Einum S, Fleming IA (1999) Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**, 2095.
- Einum S, Fleming IA (2001) Implications of Stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **75**, 56–70.
- Elliott JM (1973) The food of Brown Trout and Rainbow Trout (*Salmo trutta* and *S.gairdneri*) in Relation to the Abundance of Drifting Invertebrates in a Mountain Stream. *Oecologia*, **12**, 329-.
- Elliott JM (1989) Wild brown trout *Salmo trutta*: an important national and international resource. *Freshwater Biology*, **21**, 1–5.
- Elliott JM (2000) Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *Journal of Fish Biology*, **56**, 938–948.
- Ellison AM (2004) Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, **7**, 509–520.
- Ensing D, Crozier WW, Boylan P, O'Maoiléidigh N, McGinnity P (2013) An analysis of genetic stock identification on a small geographical scale using microsatellite markers, and its application in the management of a mixed-stock fishery for Atlantic salmon *Salmo salar* in Ireland. *Journal of Fish Biology*, **82**, 2080–2094.
- Estoup A, Largiadèr CR, Cornuet JM *et al.* (2000) Juxtaposed microsatellite systems as diagnostic markers for admixture: An empirical evaluation with brown trout (*Salmo trutta*) as model organism. *Molecular Ecology*, **9**, 1873–1886.
- Estoup A, Presa P, Krieg F, Vaiman D, Guyomard R (1993) (CT)_n and (GT)_n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity*, **71**, 488–496.

- Etheridge EC, Harrod C, Bean C, Adams CE (2008) Continuous variation in the pattern of marine v. freshwater foraging in brown trout *Salmo trutta* L. from Loch Lomond, Scotland. *Journal of Fish Biology*, **73**, 44–53.
- Euzenat G, Fournel F, Richard A, Fagard JL (1991) La Truite De Mer En Normandie/Picardie. In: *La truite biologie et écologie*, pp. 183–213. INRA, Paris.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611–2620.
- Evans DM, Mee DM, Clarke DRK (1995) Mesh selection in a sea trout, *Salmo trutta* L., commercial seine net fishery. *Fisheries Management and Ecology*, **2**, 103–111.
- Excoffier L, Heckel G (2006) Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nature reviews. Genetics*, **7**, 745–758.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567–1587.
- Faubet P, Waples RS, Gaggiotti OE (2007) Evaluating the performance of a multilocus Bayesian method for the estimation of migration rates. *Molecular Ecology*, **16**, 1149–1166.
- Fausch KD, Torgerson CE, Baxter C V., Li HW (2002) Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. A continuous view of the river is needed to understand how processes interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. *BioScience*, **52**, 483–498.
- Ferguson A (1989) Genetic differences among trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology*, **21**, 35–46.
- Ferguson MM (1990) The genetic impact of introduced fishes on native species. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 1053–1057.
- Ferguson MM (1994) The role of molecular genetic markers in the management of cultured fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**, 351–373.
- Ferguson A (2004) The importance of identifying conservation units: Brown trout and pollan biodiversity in Ireland. *Biology and Environment*, **104**, 33–41.
- Ferguson A (2006) Genetics of Sea Trout, with Particular Reference to Britain and Ireland. *Sea Trout: Biology, Conservation and Management*, 157–182.

- Ferguson A (2007) *Genetic impacts of stocking on indigenous brown trout populations*. Environment Agency.
- Feyrer F, Hobbs JA, Baerwald M *et al.* (2007) Otolith Microchemistry Provides Information Complementary to Microsatellite DNA for a Migratory Fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, **136**, 469–476.
- Fjeldstad HP, Barlaup BT, Stickler M, Gabrielsen SE, Alfredsen K (2012) Removal of weirs and the influence on physical habitat for salmonids in a norwegian river. *River Research and Applications*, **28**, 753–763.
- Fleming IA (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**, 349–416.
- Footo A, Vijay N, Avila-Arcos M *et al.* (2016) Genome-culture coevolution promotes rapid divergence in the killer whale. *Nature Communications*, **7**, 1–48.
- Fraley C, Raftery A (2006) MCLUST version 3: an R package for normal mixture modeling and model-based clustering. *WASHINGTON UNIV SEATTLE DEPT OF STATISTICS*.
- Frankham R (1995) Conservation Genetics. *Annual Review of Genetics*, **29**, 305–327.
- Frankham R (2003) Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 22–29.
- Frankham R (2005) Genetics and extinction. *Biological Conservation*, **126**, 131–140.
- Fraser DJ, Cook AM, Eddington JD, Bentzen P, Hutchings JA (2008) Mixed evidence for reduced local adaptation in wild salmon resulting from interbreeding with escaped farmed salmon: complexities in hybrid fitness. *Evolutionary Applications*, **1**, 501–512.
- Fraser DJ, Hansen MM, Østergaard S *et al.* (2007) Comparative estimation of effective population sizes and temporal gene flow in two contrasting population systems. *Molecular Ecology*, **16**, 3866–3889.
- Fraser DJ, Lippe C, Bernatchez L (2004) Consequences of unequal population size, asymmetric gene flow and sex-biased dispersal on population structure in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology*, **13**, 67–80.
- Fraser DJ, Weir LK, Bernatchez L, Hansen MM, Taylor EB (2011) Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity*, **106**, 404–420.
- Friesen VL, González JA, Cruz-Delgado F (2006) Population genetic structure and conservation of the Galápagos petrel (*Pterodroma phaeopygia*). *Conservation Genetics*, **7**, 105–115.
- Fudickar AM, Schmidt A, Hau M, Quetting M, Partecke J (2013) Female-biased obligate strategies in a partially

- migratory population. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 863–871.
- Gaidet N, Lecomte P (2013) Benefits of migration in a partially-migratory tropical ungulate. *BMC ecology*, **13**, 36.
- Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y, Olivieri I (1996) Local Adaptation and Gene-for-Gene Coevolution in a Metapopulations Model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **1373**, 1003–1009.
- García-Marín J-L, Jorde PE, Ryman N, Utter FM, Pla C (1991) Management implications of genetic differentiation between native and hatchery populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. *Aquaculture*, **95**, 235–249.
- García-Marín J-L, Sanz N, Pla C (1999a) Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecology of Freshwater Fish*, **8**, 151–158.
- García-Marín J-L, Utter FM, Pla C (1999b) Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants. *Heredity*, **82**, 46–56.
- García De Leániz C (2008) Weir removal in salmonid streams: Implications, challenges and practicalities. *Hydrobiologia*, **609**, 83–96.
- Gardiner JM, Whitney NM, Hueter RE (2015) Smells like home: The role of Olfactory Cues in the Homing of Blacktip Sharks, *Carcharhinus limbatus*. *Integrative and Comparative Biology*, **55**, 485–506.
- Gargan PG, Tully O, Poole WR (2003) Relationship between sea lice infestation, sea lice production and sea trout survival in Ireland. *Salmon at the edge*, **10**, 119–135.
- Gaudin M (2006) Processus et enregistrements sédimentaires dans les canyons sous-marins Bourcart et de Capbreton durant le dernier cycle climatique. University of Bordeaux.
- Gauthey Z, Hendry AP, Elozegi A, Tentelier C, Labonne J (2016) The context dependence of assortative mating: a demonstration with conspecific salmonid populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **29**, 1827–1835.
- Gillanders BM (2005) Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish. *Aquatic Living Resources*, **18**, 291–300.
- Girault de Saint-Fargeau A (1995) *Bayonne et son histoire: Les Editions du Bastion. Réédition du Dictionnaire géographique, historique, industriel et commercial de toutes les communes de la France, 1844.*
- Godbout L, Trudel M, Irvine JR *et al.* (2010) Sulfur isotopes in otoliths allow discrimination of anadromous and non-anadromous ecotypes of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Environmental Biology of Fishes*, **89**, 521–532.

- Goñi-Urriza MS, Point D, Amouroux D *et al.* (2007) Bacterial community structure along the Adour estuary (French Atlantic coast): Influence of salinity gradient versus metal contamination. *Aquatic Microbial Ecology*, **49**, 47–56.
- Goodwin JCA, Andrew King R, Iwan Jones J, Ibbotson A, Stevens JR (2016) A small number of anadromous females drive reproduction in a brown trout (*Salmo trutta*) population in an English chalk stream. *Freshwater Biology*, **61**, 1075–1089.
- Gosset C, Rives J, Labonne J (2006) Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 247–254.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9. 3).
- Goulson D, Kaden JC, Lepais O, Lye GC, Darvill B (2011) Population structure, dispersal and colonization history of the garden bumblebee *Bombus hortorum* in the Western Isles of Scotland. *Conservation Genetics*, **12**, 867–879.
- Gouyon P-H, Henry J-P (1999) *Précis de génétique des populations: cours, exercices et problèmes résolus*. Dunod.
- Graham CT, Harrod C (2009) Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1143–1205.
- Grant J, Kvingedal E, Einum S (2011) Intracohort and intercohort spatial density dependence in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **68**, 115–121.
- Greenacre M (1984) *Theory and Applications of Correspondence Analysis* (HB Jovanovich, Ed.). Academic Press, United States.
- Greenwood PJ, Harvey PH, Perrins CM (1978) Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature*, **271**, 52–54.
- Grey J (2001) Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish*, **10**, 168–176.
- Griffiths AM, Koizumi I, Bright D, Stevens JR (2009) A case of isolation by distance and short-term temporal stability of population structure in brown trout (*Salmo trutta*) within the River Dart, southwest England. *Evolutionary Applications*, **2**, 537–554.
- Griffiths AM, Machado-Schiaffino G, Dillane E *et al.* (2010) Genetic stock identification of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in the southern part of the European range. *BMC genetics*, **11**, 31.

- Grist H, Daunt F, Wanless S *et al.* (2014) Site Fidelity and Individual Variation in Winter Location in Partially Migratory European Shags. *PLoS one*, **9**, 1–14.
- Gross MR (1998) One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 131–144.
- Guichoux E, Lagache L, Wagner S *et al.* (2011) Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 591–611.
- Guillot G (2005) GENELAND : a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 712–715.
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson JF (2005) A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics*, **170**, 1261–1280.
- Günther D, Jackson SE, Longerich HP (1999) Laser ablation and arc/spark solid sample introduction into inductively coupled plasma mass spectrometers. *Spectrochimica acta, Part B: Atomic spectroscopy*, **54**, 381–409.
- Guthrie CM, Nguyen HT, Guyon JR (2012) Genetic Stock Composition Analysis of Chinook Salmon Bycatch Samples from the 2010 Bering Sea Trawl Fisheries. *NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC*, **232**, 22.
- Guthrie CM, Nguyen HT, Guyon JR (2014) Genetic Stock Composition Analysis of Chinook Salmon Bycatch Samples from the 2012 Bering Sea and Gulf of Alaska Trawl Fisheries. *NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC*, **270**, 33.
- Hall CJ, Jordaan A, Frisk MG (2011) The historic influence of dams on diadromous fish habitat with a focus on river herring and hydrologic longitudinal connectivity. *Landscape Ecology*, **26**, 95–107.
- Hamilton KE, Ferguson A, Taggart JB *et al.* (1989) Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: Ldh-5 as a phylogeographic marker locus. *Journal of fish biology*, **35**, 651–664.
- Hänfling B, Brandl R (1998) Genetic differentiation of the bullhead *Cottus gobio* L. across watersheds in Central Europe: evidence for two taxa. *Heredity*, **80**, 110–117.
- Hansen MM (2002) Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (*Salmo trutta*) populations: An approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Molecular Ecology*, **11**, 1003–1015.
- Hansen MM, Fraser DJ, Meier K, Mensberg K-LD (2009) Sixty years of anthropogenic pressure: A spatio-temporal genetic analysis of brown trout populations subject to stocking and population declines. *Molecular Ecology*,

18, 2549–2562.

Hansen LP, Jonsson N, Jonsson B (1993) Oceanic migration in homing atlantic salmon. *Animal Behaviour*, **45**, 927–941.

Hansen MM, Limborg MT, Ferchaud A-L, Pujolar J-M (2014) The effects of Medieval dams on genetic divergence and demographic history in brown trout populations. *BMC evolutionary biology*, **14**, 122.

Hansen MM, Loeschcke V (1994) Effects of releasing hatchery-reared brown trout to wild trout populations. *Conservation Genetics*, **68**, 273–289.

Hansen MM, Mensberg K-LD (1996) Founder effects and genetic population structure of brown trout (*salmo trutta*) in a danish river system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 2229–2237.

Hansen MM, Mensberg K-LD (1998) Genetic differentiation and relationship between genetic and geographical distance in Danish sea trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Heredity*, **81**, 493–508.

Hansen MM, Ruzzante DE, Nielsen EE, Bekkevold D, Mensberg K-LD (2002) Long-term effective population sizes , temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology*, **11**, 2523–2535.

Hansen MM, Ruzzante DE, Nielsen EE, Mensberg K-LD (2000) Microsatellite and mitochondrial DNA polymorphism reveals life-history dependent interbreeding between hatchery and wild brown trout (*Salmo trutta* L.). *Molecular Ecology*, **9**, 583–594.

Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41–49.

Hanski I, Ovaskainen O (2003) Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, **64**, 119–127.

Hansson L (1991) Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 89–103.

Hari R., Livingstone DM, Siber R, Burkhardt-Holm P, Guttinger H (2006) Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, **12**, 10–26.

Harris G, Milner NJ (2008) Sea trout biology, conservation and management. In: *Proceedings of the First International Sea Trout Symposium, Cardiff* (eds Harris G, Milner N), p. . John Wiley & Sons.

- Hatase H, Omuta K, Tsukamoto K (2013) A mechanism that maintains alternative life histories in a loggerhead sea turtle population. *Ecology*, **94**, 2583–2594.
- Hatton-Ellis M, Hay DW, Walkert AF, Northcott SJ (2004) Sea Lice *Lepeophtheirus salmonis* Infestations of Post-Smolt Sea Trout in Loch Shiel, Wester Ross, 1999–2003. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (ed Milner GH and N), pp. 372–376. blackwell publishing, Cardiff.
- Hecht BC, Campbell NR, Holecek DE, Narum SR (2013) Genome-wide association reveals genetic basis for the propensity to migrate in wild populations of rainbow and steelhead trout. *Molecular Ecology*, **22**, 3061–3076.
- Hecht BC, Thrower FP, Hale MC, Miller MR, Nichols KM (2012) Genetic architecture of migration-related traits in rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*. *G3 Genes Genomes Genetics*, **2**, 1113–1127.
- Hedgecock D, Barber PH, Edmands S (2003) Genetic Approaches to Measuring Connectivity. *Oceanography*, **20**, 70–79.
- Hendry AP (2004) Selection against migrants contributes to the rapid evolution of ecologically dependent reproductive isolation. *Evolutionary Ecology Research*, **6**, 1219–1236.
- Hendry AP, Bohlin T, Jonsson B, Berg OK (2004a) To sea or not to sea? Anadromy Versus Non-Anadromy in Salmonids. In: *Evolution illuminated* (eds Hendry AP, Stearns SC), pp. 92–125. Oxford University Press, New York.
- Hendry AP, Castic V, Kinnison T. M, Quinn TP (2004b) The evolution of philopatry and dispersal: homing versus straying in salmonids. In: *Evolution illuminated: Salmon and their relatives*, pp. 52–91.
- Hendry AP, Stearns SC (2004) *Evolution Illuminated-Salmon and their relatives* (AP Hendry, SC Stearns, Eds.). Oxford University Press, New York.
- Henriksen A, Lien L, Rosseland BO, Traaen TS, Sevaldrud IS (1989) Lake acidification in Norway: present and predicted fish status. *Ambio*, 314–321.
- Higgins RM, Danilowicz BS, Balbuena JA *et al.* (2010) Multi-disciplinary fingerprints reveal the harvest location of cod *Gadus morhua* in the Northeast Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **404**, 197–206.
- Hindar K, Jonsson B, Ryman N, Ståhl G (1991) Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous Brown Trout, *Salmo trutta* L. *Heredity*, **66**, 83–91.
- Hitt NP, Frissell CA (2004) A case study of surrogate species in aquatic conservation planning. *Aquatic Conservation*:

Marine and Freshwater Ecosystems, **14**, 625–633.

Hobson KA (1999) International Association for Ecology Tracing Origins and Migration of Wildlife Using Stable Isotopes : A Review. *Oecologia*, **120**, 314–326.

Höjesjö J, Johnsson JLI, Petersson E, Järvi T (1998) The Importance of Being Familiar: Individual Recognition and Social Behavior in Sea Trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology*, **9**, 445–451.

Holmden C, Hudson JD (2003) $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and Sr/Ca Investigation of Jurassic mollusks from Scotland: Implications for paleosalinities and the Sr/Ca ratio of seawater. *Geological Society of America Bulletin*, **115**, 1249–1264.

Horreo JL, Martinez JL, Ayllon F *et al.* (2011) Impact of habitat fragmentation on the genetics of populations in dendritic landscapes. *Freshwater Biology*, **56**, 2567–2579.

Hughes JM, Schmidt DJ, Finn DS (2009) Genes in Streams: Using DNA to Understand the Movement of Freshwater Fauna and Their Riverine Habitat. *BioScience*, **59**, 573–583.

Hughes JM, Schmidt DJ, Macdonald JJ, Huey J a., Crook D a. (2014) Low interbasin connectivity in a facultatively diadromous fish: Evidence from genetics and otolith chemistry. *Molecular Ecology*, **23**, 1000–1013.

Hutchings JA (2005) Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 824–832.

Hutchings JA, Lorimer D (2004) The cod that got away Jump-start for a neutron star. *Nature*, **428**.

Hynes RA, Ferguson A, McCann MA (1996) Variation in mitochondrial DNA and post-glacial colonization of north western Europe by brown trout. *Journal of fish biology*, **48**, 54–67.

Ims RA, Andreassen HP (2005) Density-dependent dispersal and spatial population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 913–918.

Ims RA, Henden JA, Killengreen ST (2008) Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 79–86.

International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea (1993) *Report of the Working Group on Methods of Fish Stock Assessment*. Copenhagen.

International Council for the Exploration of the Sea Working Group on Methods of Fish Stock Assessments and International Council for the Exploration of the Sea (2013) *Report of the Workshop on Sea Trout*. Copenhagen.

- Izquierdo JI, Castillo AGF, Ayllon F, de la Hoz J, Garcia-Vazquez E (2006) Stock Transfers in Spanish Brown Trout Populations: A Long-term Assessment. *Environmental Biology of Fishes*, **75**, 153–157.
- Jacob A, Nusslé S, Britschgi A *et al.* (2007) Male dominance linked to size and age, but not to “good genes” in brown trout (*Salmo trutta*). *BMC evolutionary biology*, **7**, 207.
- Jay F, François O, Durand EY, Blum MGB (2015) **POPS** : A Software for Prediction of Population Genetic Structure Using Latent Regression Models. *Journal of Statistical Software*, **68**.
- Jensen AJ, Diserud OH, Finstad B *et al.* (2015) Between-watershed movements of two anadromous salmonids in the Arctic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **72**, 855–863.
- Jensen AJ, Finstad B, Fiske P *et al.* (2012) Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**, 711–723.
- Jepsen N, Aarestrup K, Økland F, Rasmussen G (1998) Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. In: *Advances in Invertebrates and Fish Telemetry* (eds Lagardère J-P, Anras M-LB, Claireaux G), pp. 347–353. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Jepsen N, Holthe E, Økland F (2006) Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. *Fisheries Management and Ecology*, **13**, 341–343.
- Johannesson K, Panova M, Kempainen P *et al.* (2010) Repeated evolution of reproductive isolation in a marine snail: unveiling mechanisms of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **365**, 1735–1747.
- Johnson ML, Gaines MS (1990) Evolution of dispersal - theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **21**, 449–480.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC genetics*, **11**, 94.
- Jones OR, Wang J (2010) COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 551–555.
- Jonsson N, Jonsson B (1999) Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology*, **55**, 767–783.

- Jonsson B, Jonsson N (2009) A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, **75**, 2381–2447.
- Jonsson BB, Jonsson N (2011) Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout. In: *Fish and Fisheries Series*, pp. 1–708. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Jonsson B, L'Abée-Lund JH (1993) Latitudinal clines in life-history variable of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, **43**, 1–16.
- Kaitala A, Kaitala V, Lundberg P (1993) A theory of partial migration. *The American Naturalist*, **142**, 59–81.
- Kalinowski ST (2004) Genetic polymorphism and mixed-stock fisheries analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 1075–1082.
- Kalinowski ST, Manlove KR, Taper ML (2007) ONCOR: a computer program for genetic stock identification. *Department of Ecology, Montana State University, Bozeman MT*, **59717**.
- Kalish JM (1990) Use of Otolith Microchemistry to Distinguish the Progeny of Sympatric Anadromous and Non-anadromous Salmonids. *Fishery Bulletin*, **88**, 657–666.
- Kallio-Nyberg I, Saloniemi I, Jutila E, Saura A (2007) Effects of marine conditions, fishing, and smolt traits on the survival of tagged, hatchery-reared sea trout (*Salmo trutta trutta*) in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 1183–1198.
- Kanno Y, Vokoun JC, Letcher BH (2011) Fine-scale population structure and riverscape genetics of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) distributed continuously along headwater channel networks. *Molecular Ecology*, **20**, 3711–3729.
- Keefer ML, Caudill CC (2014) Homing and straying by anadromous salmonids: A review of mechanisms and rates. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **24**, 333–368.
- Kendall WL, Nichols JD (2004) On the Estimation of Dispersal and Movement of Birds. *The Condor*, **106**, 720.
- Kennedy BP, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2000) Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 2280–2292.
- Kennedy BP, Folt CL, Blum JD, Chamberlain CP (1997) Natural isotope markers in salmon. *Nature*, **62**, 766–767.

- Kennedy BP, Klaue A, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2002) Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 925–929.
- Killeen J, McLay HA, Johnston IA (1999) Development in *Salmo trutta* at different temperatures, with a quantitative scoring method for intraspecific comparisons. *Journal of Fish Biology*, **55**, 382–404.
- King TL, Eackles MS, Letcher BH (2005) Microsatellite DNA markers for the study of Atlantic salmon (*Salmo salar*) kinship, population structure, and mixed-fishery analyses. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 130–132.
- King RA, Hillman R, Elsmere P, Stockley B (2016) Investigating patterns of straying and mixed stock exploitation of sea trout, *Salmo trutta*, in rivers sharing an estuary in south-west England. *Fisheries Management and Ecology*, **23**, 376–389.
- Klemetsen A, P-a A, Jb D *et al.* (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 01–59.
- Knutsen J (2001) Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology*, **59**, 533–543.
- Knutsen H, Knutsen JA, Jorde PE (2001) Genetic evidence for mixed origin of recolonized sea trout populations. *Heredity*, **87**, 207–214.
- Koenig WD, Van Vuren D, Hooge PN (1996) Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 514–517.
- Krieg F, Guyomard R (1985) Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Genetics Selection Evolution*, **17**, 225–242.
- Krueger CC, May B (1987) Stock Identification of Naturalized Brown Trout in Lake Superior Tributaries: Differentiation Based on Allozyme Data. *Transactions of the American Fisheries Society*, **116**, 785–794.
- Kuhner MK (2006) LAMARC 2.0: Maximum likelihood and Bayesian estimation of population parameters. *Bioinformatics*, **22**, 768–770.
- Kuhner MK (2009) Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 86–93.
- Labonne J, Vignon M, Prévost E *et al.* (2013) Invasion dynamics of a fish-free landscape by brown trout (*Salmo trutta*). *PLoS one*, **8**, e71052.

- Lahti K, Laurila A, Enberg K, Piironen J (2001) Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Animal Behaviour*, **62**, 935–944.
- Laloe D, Jombart T, Dufour AB, Moazami-Goudarzi K (2007) Consensus genetic structuring and typological value of markers using multiple co-inertia analysis. *Genetics Selection Evolution*, **39**, 545–567.
- Landergren P, Vallin L (1998) Spawning of sea trout, *Salmo trutta* L., in brackish waters - Lost effort or successful strategy? *Fisheries Research*, **35**, 229–236.
- Langlais M, Costamagno S, Laroulandie V *et al.* (2012) The evolution of Magdalenian societies in South-West France between 18,000 and 14,000 calBP: Changing environments, changing tool kits. *Quaternary International*, **272**, 138–149.
- Launey S, Brunet G, Guyomard R, Davaine P (2010) Role of introduction history and landscape in the range expansion of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Kerguelen Islands. *The Journal of heredity*, **101**, 270–83.
- Lebart L, Morineau A, Tabard N (1979) Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. *Population*, **1**, 223.
- Lecomte F, Beall E, Chat J, Davaine P, Gaudin P (2013) The complete history of salmonid introductions in the Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Polar Biology*, **36**, 457–475.
- Léger L (1932) Les sociétés de pêche et le repeuplement des cours d'eau. *Bulletin français de pisciculture*, **44**, 231–237.
- Leider SA, Hulett PL, Loch JJ, Chilcote MW (1990) Electrophoretic comparison of the reproductive success of naturally spawning transplanted and wild steelhead trout through the returning adult stage. *Aquaculture*, **88**, 239–252.
- Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 183–189.
- Lester RJG, MacKenzie K (2009) The use and abuse of parasites as stock markers for fish. *Fisheries Research*, **97**, 1–2.
- Leunda PM, Ardaiz J, Russell IC, Toms S, Hillman R (2013) Homing and straying of Atlantic Salmon in the Bidasoa River: Report Of an unusual stray from Great Britain to the Iberian Peninsula. *Fisheries Management and Ecology*, **20**, 460–463.
- Lewin W-C, Arlinghaus R, Mehner T (2006) *Documented and Potential Biological Impacts of Recreational Fishing: Insights for Management and Conservation*.

- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and Regression by randomForest. *R news*, **2**, 18–22.
- Linde AR, Arribas P, Sanchez-Galan S, Garcia-Vazquez E (1996) Eel (*Anguilla anguilla*) and brown trout (*Salmo trutta*) target species to assess the biological impact of trace metal pollution in freshwater ecosystems. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, **31**, 297–302.
- Linde AR, Sanchez-Galan S, Izquierdo JI *et al.* (1998) Brown trout as biomonitor of heavy metal pollution: Effect of age on the reliability of the assessment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **40**, 120–125.
- Liu Y, Keller I, Heckel G (2012) Breeding site fidelity and winter admixture in a long-distance migrant, the tufted duck (*Aythya fuligula*). *Heredity*, **109**, 108–116.
- Lobón-Cerviá J (2003) Spatiotemporal Dynamics of Brown Trout Production in a Cantabrian Stream: Effects of Density and Habitat Quality. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**, 621–637.
- Lobón-cerviá J, Rincón P a. (2004) Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos*, **105**, 641–646.
- Lobón-Cerviá J, Utrilla CG, Rincón P a., Amezcua F (1997) Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology*, **38**, 277–288.
- Lohmann KJ, Putman NF, Lohmann CM (2008) Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19096–19101.
- Lowe WH, Allendorf FW (2010) What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular ecology*, **19**, 3038–51.
- Lundberg P (1988) The evolution of partial migration in Birds. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 172–175.
- MacKenzie K, Longshaw M, Begg GS, Mcvicar AH (1998) Sea lice (Copepoda : Caligidae) on wild sea trout (*Salmo trutta* L.) in Scotland. *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 151–162.
- Macqueen DJ, Johnston IA (2014) A well-constrained estimate for the timing of the salmonid whole genome duplication reveals major decoupling from species diversification. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **281**, 20132881.
- Maisse G, Baglinière J (1999) Biology of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in French rivers. In: *Biology and Ecology of*

the Brown and Sea Trout (eds Baglinière JL, Maise G), pp. 15–35. Springer, London.

Maki-Petäys A, Muotka T, Huusko A, Tikkanen P, Kreivi P (1997) Seasonal changes in habitat use and preference by juvenile brown trout *Salmo trutta* in a northern boreal river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 520–530.

Malard F, Tockner K, Dole-Olivier MJ, Ward J V. (2002) A landscape perspective of surface-subsurface hydrological exchanges in river corridors. *Freshwater Biology*, **47**, 621–640.

Malcolm IA, Godfrey J, Youngson AF (2010) Review of migratory routes and behaviour of Atlantic salmon, sea trout and European eel in Scotland's coastal environment: implications for the development of marine renewables. *Scottish Marine and Freshwater Science*, **1**, 1–72.

Manel S, Gaggiotti OE, Waples RS (2005) Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 136–42.

Manel S, Holderegger R (2013) ten years of landscapes genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **1709**, 1–8.

Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 189–197.

Manthey JD, Moyle RG (2015) Isolation by environment in White-breasted Nuthatches (*Sitta carolinensis*) of the Madrean Archipelago sky islands: a landscape genomics approach. *Molecular Ecology*, **24**, 3628–3638.

Marmulla G (2001) *Dams, fish and fisheries Opportunities, challenges and conflict resolution*. Food & Agriculture Org.

Marques JF, Teixeira CM, Cabral HN (2006) Differentiation of commercially important flatfish populations along the Portuguese coast: Evidence from morphology and parasitology. *Fisheries Research*, **81**, 293–305.

Martin J (2013) Développement de la microchimie élémentaire et isotopique ($^{87}\text{Sr} : ^{86}\text{Sr}$) des otolithes de saumon Atlantique : évaluation du potentiel pour un appui à la gestion piscicole dans le bassin de l' Adour
Remerciements. Université de Pau et des Pays de l'Adour.

Martin J, Bareille G, Berail S *et al.* (2013a) Persistence of a southern Atlantic salmon population : diversity of natal origins from otolith elemental and Sr isotopic signatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **197**, 182–197.

Martin J, Bareille G, Berail S *et al.* (2013b) Spatial and temporal variations in otolith chemistry and relationships with water chemistry: A useful tool to distinguish Atlantic salmon *Salmo salar* parr from different natal streams.

Journal of fish biology, **82**, 1556–81.

Martin J, Rougemont Q, Drouineau H *et al.* (2015) Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **1003**, 1–13.

Martínez P, Arias J, Castro J, Sanchez L (1993) Differential stocking incidence in brown trout (*Salmo trutta*) populations from Northwestern Spain. *Aquaculture*, **114**, 203–216.

Martínez A, Garza JC, Pearse DE (2011) A Microsatellite Genome Screen Identifies Chromosomal Regions under Differential Selection in Steelhead and Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **140**, 829–842.

Mathieu E, Autem M, Roux M, Bonhomme F (1990) Épreuves De Validation Dans L'Analyse De Structures Génétiques Multivariées : Comment Tester L'Équilibre Panmictique ? *Revue de Statistique Appliquée*, **38**, 47–66.

Mazier F, Galop D, Gaillard MJ *et al.* (2009) Multidisciplinary approach to reconstructing local pastoral activities: an example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque). *The Holocene*, **19**, 171–188.

McDowall RM (2001) Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish and Fisheries*, **2**, 78–85.

McGinnity P, Prodöhl P, Ferguson A *et al.* (2003) Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 2443–50.

McKeown NJ, Arkhipkin AI, Shaw PW (2015) Integrating genetic and otolith microchemistry data to understand population structure in the Patagonian Hoki (*Macrurus magellanicus*). *Fisheries Research*, **164**, 1–7.

McKeown NJ, Hynes RA, Duguid RA, Ferguson A, Prodöhl PA (2010) Phylogeographic structure of brown trout *Salmo trutta* in Britain and Ireland: Glacial refugia, postglacial colonization and origins of sympatric populations. *Journal of Fish Biology*, **76**, 319–347.

Mcveigh HP, Davidson WS (1991) A salmonid phylogeny inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Journal of Fish Biology*, **39**, 277–282.

Meier K, Hansen MM, Bekkevold D, Skaala Ø, Mensberg K-LD (2011) An assessment of the spatial scale of local adaptation in brown trout (*Salmo trutta* L.): footprints of selection at microsatellite DNA loci. *Heredity*, **106**, 488–499.

- Menzies WJM (1919) *Sea trout of the river Forth*.
- Michelet N (2014) *Projet de règlement prévoyant une interdiction de la pêche au filet dérivant Cas des pêcheries maritimes estuariennes françaises des façades Atlantique, Manche et Mer du Nord*. France.
- Millar RB (1987) Maximum Likelihood Estimation of Mixed Stock Fishery Composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44**, 583–590.
- Miller JA, Banks MA, Gomez-Uchida D, Shanks AL (2005) A comparison of population structure in black rockfish as determined with otolith microchemistry and microsatellite DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 2189–2198.
- Miller SA, Dykes DD, Polesky HF (1988) A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research*, **16**, 1215.
- Miller JA, Kent AJR (2009) The determination of maternal run time in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) based on Sr/Ca and $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ within otolith cores. *Fisheries Research*, **95**, 373–378.
- Miller MP, Mullins TD, Parrish Jr JW *et al.* (2012) Variation in Migratory Behavior Influences Regional Genetic Diversity and Structure among American Kestrel Populations (*Falco sparverius*) in North America. *Journal of Heredity*, **103**, 503–514.
- Molony BW, Lenanton R, Jackson GD, Norriss J (2003) Stock enhancement as a fisheries management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **13**, 409–432.
- Morán P (1991) Failure of a stocking policy, of hatchery reared brown trout, *Salmo trutta* L., in Asturias, Spain, detected using LDH-5 as a genetic marker. *Journal of Fish Biology*, **39**, 117–121.
- Moran P, Pendas AAM, Morán P *et al.* (1995) Estimates of gene flow among neighbouring populations of brown trout. *Journal of Fish Biology*, **46**, 593–602.
- Moura AE, Natoli A, Rogan E, Hoelzel AR (2013) Atypical panmixia in a European dolphin species (*Delphinus delphis*): implications for the evolution of diversity across oceanic boundaries. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 63–75.
- El Mousadik A, Petit RJ (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and applied genetics*, **92**, 832–839.
- Mugiya Y, Uchimura T (1989) Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*.

Journal of fish biology, **35**, 813–818.

Munch SB, Clarke LM (2008) A Bayesian approach to identifying mixtures from otolith chemistry data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 2742–2751.

Mysterud A, Loe LE, Zimmermann B, Bischof R, Meisingset E (2011) Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence ? *Oikos*, **120**, 1817–1825.

Nall GH (1930) *The life of the sea trout*. Seeley Service.

Narum SR, Zandt JS, Graves D, Sharp WR (2008) Influence of landscape on resident and anadromous life history types of *Oncorhynchus mykiss*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 1013–1023.

Natoli A (2004) Molecular ecology of Bottlenose (*Tursiops* sp.) and Common (*Delphinus* sp.) dolphins. Durham University.

Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**, 583–590.

Nichols JD, Kaiser A (1999) Quantitative studies of bird movement: a methodological review. *Bird Study*, **46**, S289–S298.

Niksirat H, Abdoli A (2009) On the status of the critically endangered Caspian Brown trout, *Salmo trutta caspius*, during recent decades in the southern Caspian sea basin. *Zoology in the Middle East*, **46**, 55–60.

Nislund I (1993) Migratory behaviour of brown trout, *Salmo trutta* L.: importance of genetic and environmental influences. *Ecology of Freshwater Fish*, **2**, 51–57.

Normandeau E, Hutchings JA, Fraser DJ, Bernatchez L (2009) Population-specific gene expression responses to hybridization between farm and wild Atlantic salmon. *Evolutionary Applications*, **2**, 489–503.

Nosil P, Vines TH, Funk DJ (2005) Immigrants From Divergent Habitats. *Evolution; international journal of organic evolution*, **59**, 705–719.

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

Oakley TH, Phillips RB (1999) Phylogeny of salmonine fishes based on growth hormone introns: Atlantic (*Salmo*) and

- Pacific (*Oncorhynchus*) salmon are not sister taxa. *Molecular phylogenetics and evolution*, **11**, 381–93.
- Økland F, Jonsson B, Jensen AJ, Hansen LP (1993) *Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon?*
- Olsen JB, Beacham TD, Wetklo M *et al.* (2010) The influence of hydrology and waterway distance on population structure of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* in a large river. *Journal of Fish Biology*, **76**, 1128–1148.
- Olsen EM, Heino M, Lilly GR *et al.* (2004) Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, **428**, 932–5.
- Olsen EM, Knutsen H, Simonsen JH, Jonsson B, Knutsen JA (2006) Seasonal variation in marine growth of sea trout, *Salmo trutta*, in coastal Skagerrak. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 446–452.
- Olsson IC, Greenberg LA, Bergman E, Wysujack K (2006) Environmentally induced migration: The importance of food. *Ecology Letters*, **9**, 645–51.
- Olsvik PA, Gundersen P, Andersen RA, Zachariassen KE (2001) Metal accumulation and metallothionein in brown trout, *Salmo trutta*, from two Norwegian rivers differently contaminated with Cd, Cu and Zn. *Comparative biochemistry and physiology*, **128**, 189–201.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535–538.
- Østergaard S, Hansen MM, Loeschcke V, Nielsen EE (2003) Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations inhabiting an unstable environment. *Molecular Ecology*, **12**, 3123–3135.
- Ozerov MY, Veselov AE, Lumme J, Primmer CR, Moran P (2012) “Riverscape” genetics: river characteristics influence the genetic structure and diversity of anadromous and freshwater Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in northwest Russia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**, 1947–1958.
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*, **4**, 347–354.
- Paetkau D, Slade R, Burdens M, Estoup A (2004) Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology*, **13**, 55–65.

- Palstra FP, O'Connell MF, Ruzzante DE (2007) Population structure and gene flow reversals in Atlantic salmon (*Salmo salar*) over contemporary and long-term temporal scales: Effects of population size and life history. *Molecular Ecology*, **16**, 4504–4522.
- Pannell JR, Charlesworth B (2000) Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **355**, 1851–64.
- Peel AJ, Sargan DR, Baker KS *et al.* (2013) Continent-wide panmixia of an African fruit bat facilitates transmission of potentially zoonotic viruses. *Nature Communications*, **4**, 2770.
- Pellet J, Geiger HJ (2009) *Sampling considerations for estimating geographic origins of Chinook salmon bycatch in the Bering Sea pollock fishery*. Alaska Department of Fish and Game Division of Sport Fish, Research and Technical Services, Alaska.
- Pellet J, Masuda M (2001) Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters. *Fishery Bulletin*, **99**, 151–167.
- Pemberton R (1976) Sea trout in North Argyll sea lochs: II. diet. *Journal of Fish Biology*, **9**, 195–208.
- Perrier C (2010) Structure génétique des populations de saumon Atlantique en France. Doctoral dissertation, Caen.
- Perrier C, Daverat F, Evanno G, Pécheyran C (2011a) Coupling genetic and otolith trace element analyses to identify river-born fish with hatchery pedigrees in stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **68**, 977–987.
- Perrier C, Le Gentil J, Ravigne V, Gaudin P, Salvado J-C (2014) Origins and genetic diversity among Atlantic salmon recolonizing upstream areas of a large South European river following restoration of connectivity and stocking. *Conservation Genetics*, **15**, 1095–1109.
- Perrier C, Guyomard R, Baglinière J, Evanno G (2011b) Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: Environmental factors vs. anthropogenic influences. *Molecular Ecology*, **20**, 4231–4245.
- Persat H, Eppe R (1997) Alevinage, pollution et cloisonnement de l'espace fluvial dans les structures génétiques des populations de poisson : l'ombre commun, *Thymallus thymallus*, dans le Rhône au niveau de la Savoie. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 287–299.
- Pinkerton EW (1994) Local Fisheries Co-management: A Review of International Experiences and Their Implications for Salmon Management in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 2363–

2378.

Piry S, Alapetite A, Cornuet JM *et al.* (2004) GENECLASS2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, **95**, 536–539.

PLAGEPOMI (2008) *Plan de gestion des poissons migrateurs Adour et cours d'eau côtiers*.

Plath M, Riesch R, Oranth A *et al.* (2010) Complementary effect of natural and sexual selection against immigrants maintains differentiation between locally adapted fish. *The Science of Nature – Naturwissenschaften*, **97**, 769–774.

Plummer M, Best N, Cowles K, Vines K (2006) CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News*, **6**, 7–11.

Popper AN, Fay RR (1993) Sound detection and processing by fish: Critical review and major research questions. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 14–38.

Popper AN, Ramcharitar J, Campana SE (2005) Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research*, **56**, 497–504.

Poteaux C, Beaudou D, Berrebi P (1998) Temporal variations of genetic introgression in stocked brown trout populations. *Journal of Fish Biology*, **53**, 701–713.

Poteaux C, Berrebi P, Bonhomme F (2001) Allozymes, mtDNA and microsatellites study introgression in a stocked trout population in France. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **10**, 281–292.

Pratten DJ, Shearer WM (1983a) Sea Trout of the North Esk. *Aquaculture Research*, **14**, 49–65.

Pratten DJ, Shearer WM (1983b) The Migrations of North Esk Sea Trout. *Aquaculture Research*, **14**, 99–113.

Presa P, Guyomard R (1996) Conservation of microsatellites in three species of salmonids. *Journal of Fish Biology*, **49**, 1326–1329.

Primmer CR, Veselov AJ, Zubchenko A *et al.* (2006) Isolation by distance within a river system: genetic population structuring of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in tributaries of the Varzuga River in northwest Russia. *Molecular Ecology*, **15**, 653–666.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, **155**, 945–959.

- Prouzet P, Sébastien L (2009) *L'Adour: tout un art de vivre et la transmission des savoirs*. Versailles.
- Pulg U, Barlaup BT, Sternecker K, Trepl L, Unfer G (2013) RESTORATION OF SPAWNING HABITATS OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA*) IN A REGULATED CHALK STREAM. *River Research and Applications*, **29**, 172–182.
- Putman NF, Jenkins ES, Michielsens CGJ, Noakes DLG (2014a) Geomagnetic imprinting predicts spatio-temporal variation in homing migration of pink and sockeye salmon. *Journal of The Royal Society Interface*, **11**, 1–10.
- Putman NF, Lohmann KJ, Putman EM *et al.* (2013) Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in Pacific salmon. *Current Biology*, **23**, 312–316.
- Putman NF, Scanlan MM, Billman EJ *et al.* (2014b) An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon. *Current Biology*, **24**, 446–450.
- Quémeré E, Baglinière JL, Roussel JM *et al.* (2016) Seascape and its effect on migratory life-history strategy influences gene flow among coastal brown trout (*Salmo trutta*) populations in the English Channel. *Journal of Biogeography*, **43**, 498–509.
- Quinn TP, Vøllestad LA, Peterson J, Gallucci V (2004) Influences of Freshwater and Marine Growth on the Egg Size – Egg Number Tradeoff in Coho and Chinook Salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133**, 55–65.
- Radinger J, Wolter C (2014) Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries*, **15**, 456–473.
- Ramsay AL, Milner NJ, Hughes RN, McCarthy ID, Campana SE (2011) Comparison of the performance of scale and otolith microchemistry as fisheries research tools in a small upland catchment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **68**, 823–833.
- Rannala B, Mountain JL (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 9197–9201.
- Resources B, Peacock MM, Smith AT, Resources B (1997) The effect of habitat fragmentation on dispersal patterns, mating behavior, and genetic variation in a pika (*Ochotona princeps*) metapopulation. *Oecologia*, **112**, 524–533.
- Rhodes HM, Closs GP, Townsend CR (2007) Stream ecosystem health outcomes of providing information to farmers and adoption of best management practices. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1106–1115.
- Rice WR (1989) Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223–225.

- Richard A, Baglinière J (1990) Description and Interpretation of Sea-Trout (*Salmo-Trutta* L) Scales from 2 Rivers in Lower-Normandy - The Rivers Orne and Touques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **319**, 239–257.
- Rideout RM, Tomkiewicz J (2011) Skipped spawning in fishes: more common than you might think. *Marine and Coastal Fisheries*, **3**, 176–189.
- Rieman BE, Myers DL, Nielsen RL (1994) Use of Otolith Microchemistry To Discriminate Oncorhynchus-Nerka of Resident and Anadromous Origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 68–77.
- Rikardsen AH, Diserud OH, Elliott JM *et al.* (2007) The marine temperature and depth preferences of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and sea trout (*Salmo trutta*), as recorded by data storage tags. *Fisheries Oceanography*, **16**, 436–447.
- Roderick GK (1996) GEOGRAPHIC STRUCTURE OF INSECT POPULATIONS : Gene Flow , Phylogeography , and Their Uses. *Annual Reviews Entomology*, **41**, 325–352.
- Rodríguez-Ramilo ST, Wang J (2012) The effect of close relatives on unsupervised Bayesian clustering algorithms in population genetic structure analysis. *Molecular Ecology Resources*, **12**, 873–884.
- Rosales-Nanduca H, Gerrodette T, Urbán-R. J, Cárdenas-Hinojosa G, Medrano-González L (2011) Macroecology of marine mammal species in the mexican pacific ocean: Diversity and distribution. *Marine Ecology Progress Series*, **431**, 281–291.
- Rousset F (2008) GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, **8**, 103–106.
- Rubenstein DR, Hobson KA (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 256–263.
- Rundel CW, Wunder MB, Alvarado AH *et al.* (2013) Novel statistical methods for integrating genetic and stable isotope data to infer individual-level migratory connectivity. *Molecular ecology*, **22**, 4163–76.
- Ruzzante DE, Hansen MM, Meldrup D (2001) Distribution of individual inbreeding coefficients, relatedness and influence of stocking on native anadromous brown trout (*Salmo*). *Molecular Ecology*, **10**, 2107–2128.
- Ruzzante DE, Hansen MM, Meldrup D, Ebert KM (2004) Stocking impact and migration pattern in an anadromous brown trout (*Salmo trutta*) complex: Where have all the stocked spawning sea trout gone? *Molecular Ecology*,

13, 1433–1445.

Ryman N, Utter F (1986) *Population genetics and fishery management*. Washington Seagrant Program (Reprinted 2009 by the Blackburn Press, Caldwell, NJ).

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

Schlösser J (1991) Stream Fish Ecology: A Landscape Perspective. *BioScience*, **41**, 704–712.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671–675.

Schreiber A, Diefenbach G (2005) Population genetics of the European trout (*Salmo trutta* L.) migration system in the river Rhine: recolonisation by sea trout. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 1–13.

Scott D, Irvine JR (2000) Competitive exclusion of brown trout *Salmo trutta* L., by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, in lake tributaries, New Zealand. *Fisheries Management and Ecology*, **7**, 225–237.

Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM (1995) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **192**, 15–33.

Selkoe KA, Scribner KT, Galindo HM (2015) Waterscape Genetics – Applications of Landscape Genetics to Rivers, Lakes, and Seas. In: *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, pp. 220–246. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.

Sella M (1930) Distribution and Migrations of the Tuna (*Thunnus thymus* L .) studied by the Method of hooks , and other observations .'). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **24**, 446–466.

Sharif A, Monperrus M, Tessier E *et al.* (2014) Fate of mercury species in the coastal plume of the Adour River estuary (Bay of Biscay, SW France). *Science of the Total Environment*, **496**, 701–713.

Shoemaker JS, Painter IS, Weir BS (1999) Bayesian statistics in genetics: A guide for the uninitiated. *Trends in Genetics*, **15**, 354–358.

Skaala Ø, Naevdal G (1989) Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout , *Salmo trutta* , within watercourses. *Journal of fish biology*, **34**, 597–605.

Skov C, Brodersen J, Nilsson PA, Hansson LA, Brönmark C (2008) Inter- and size-specific patterns of fish seasonal

- migration between a shallow lake and its streams. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 406–415.
- Skrochowska S (1969a) Migrations of the sea-trout (*Salmo trutta* L.) brown trout (*Salmo trutta* M. fario L.) and their crosses I. Problem, methods and results of tagging. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **16**, 125–140.
- Skrochowska S (1969b) Migrations of the sea-trout (*Salmo trutta* L.) brown trout (*Salmo trutta* M. fario L.) and their crosses III. Migrations to, in and from the sea. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **16**, 149–180.
- Slatkin M (1987) Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. *Science*, **236**, 787–793.
- Slettan A, Olsaker I, Lie Ø (1995) Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the SSOSL25, SSOSL311, SSOSL417 loci. *Animal genetics*, **26**, 281–282.
- Slettan A, Olsaker I, Lie O (1996) Polymorphic Atlantic salmon, *Salmo salar* L., microsatellites at the SSOSL438, SSOSL439 and SSOSL444 loci. *Animal Genetics*, **27**, 57–58.
- Smith SJ, Campana SE, Chen Y, Smith SJ, Campana SE (2010) Integrated stock mixture analysis for continuous and categorical data, with application to genetic–otolith combinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **67**, 1533–1548.
- Smith CT, Templin WD, Seeb JE, Seeb LW (2005) Single Nucleotide Polymorphisms Provide Rapid and Accurate Estimates of the Proportions of U.S. and Canadian Chinook Salmon Caught in Yukon River Fisheries. *North American Journal of Fisheries Management*, **25**, 944–953.
- Solomon CT, Weber PK, Cech JJ *et al.* (2006) Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 79–89.
- Sønstebo JH, Borgstrøm R, Heun M (2007) Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) from the Hardangervidda mountain plateau (Norway) analyzed by microsatellite DNA: A basis for conservation guidelines. *Conservation Genetics*, **8**, 33–44.
- Stabell OB (1984) Homing and Olfaction in Salmonids: a Critical Review With Special Reference To the Atlantic Salmon. *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**, 333–388.
- Stelkens RB, Jaffuel G, Escher M, Wedekind C (2012a) Genetic and phenotypic population divergence on a microgeographic scale in brown trout. *Molecular Ecology*, **21**, 2896–2915.
- Stelkens RB, Pompini M, Wedekind C (2012b) Testing for local adaptation in brown trout using reciprocal transplants. *BMC evolutionary biology*, **12**, 247.

- Stephens PA, Buskirk SW, Martinez del Rio C (2007) Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 192–197.
- Stewart IJ, Quinn TP, Bentzen P (2003) Evidence for fine-scale natal homing among island beach spawning sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Environmental Biology of Fishes*, **67**, 77–85.
- Sturrock AM, Trueman CN, Darnaude AM, Hunter E (2012) Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *Journal of fish biology*, **81**, 766–95.
- Sturrock AM, Trueman CN, Milton JA *et al.* (2014) Physiological influences can outweigh environmental signals in otolith microchemistry research. *Marine Ecology Progress Series*, **500**, 245–264.
- Suárez J, Bautista JM, Almodóvar A, Machordom A (2001) Evolution of the mitochondrial control region in Palaearctic brown trout (*Salmo trutta*) populations: The biogeographical role of the Iberian Peninsula. *Heredity*, **87**, 198–206.
- Swatdipong A, Vasemägi A, Niva T, Koljonen M-L, Primmer CR (2013) Genetic mixed-stock analysis of lake-run brown trout *Salmo trutta* fishery catches in the Inari Basin, northern Finland: implications for conservation and management. *Journal of fish biology*, **83**, 598–617.
- Syrjänen J, Valkeajärvi P (2010) Gillnet fishing drives lake-migrating brown trout to near extinction in the Lake Päijänne region, Finland. *Fisheries Management and Ecology*, **17**, 199–208.
- Tabouret H, Bareille G, Claverie F *et al.* (2010) Simultaneous use of strontium:calcium and barium:calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research*, **70**, 35–45.
- Tallman RF, Healey MC (1994) Homing, Straying, and Gene flow among Seasonally separated Populations of Chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 577–588.
- Taylor EB (1991) A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, **98**, 185–207.
- Taylor EB, Stamford MD, Baxter JS (2003) Population subdivision in westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) at the northern periphery of its range: Evolutionary inferences and conservation implications. *Molecular Ecology*, **12**, 2609–2622.
- Theodorou K, Couvet D (2004) Introduction of captive breeders to the wild: Harmful or beneficial? *Conservation*

Genetics, **5**, 1–12.

Thorpe JE (1994) Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo*. *Aquaculture and Fisheries Management*, **25**, 77–87.

Thorrold SR, Latkoczy C, Swart PK, Jones CM (2001) Natal Homing in a Marine Fish Metapopulation. *Science*, **291**, 297–299.

Thresher RE (1999) Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research*, **43**, 165–2004.

Tobler M, Riesch R, Schulz-Mirbach T, Plath M (2009) Natural and sexual selection against immigrants maintains differentiation among micro-allopatric populations. *Journal of evolutionary biology*, **22**, 2298–304.

Toledo MDM, Lemaire AL, Baglinière J, Brana F (1993) Caractéristiques biologiques de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) au Nord de l'Espagne, dans deux rivières des Asturies. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **330**, 295–306.

Toonen RJ, Hughes SS (2001) Increased Throughput for Fragment Analysis on an ABI PRISM® 377 Automated Sequencer Using a Membrane Comb and STRand Software. *BioTechniques*, **31**, 1320–1324.

Turner SM, Limburg KE, Palkovacs EP (2015) Can different combinations of natural tags identify river herring natal origin at different levels of stock structure? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **72**, 845–854.

Turrill WB (1946) the Ecotype Concept: a Consideration With Appreciation and Criticism, Especially Of Recent Trends. *New Phytologist*, **45**, 34–43.

Ulrich W (2007) *Statistical advices for biologists*.

Vanara N, Maire R, Lacroix J (1997) The carbonated palaeosurface of the Arbailles' massif (Pyrennes-Atlantiques): An example of Neogene hydrographic network dried up by uplift and karstification. *Bulletin De La Societe Geologique De France*, **168**, 255–265.

Veen T (2013) Unravelling migratory connections: the next level. *Molecular ecology*, **22**, 4144–6.

Vehanen T, Huusko A, Hokki R (2009) Competition between hatchery-raised and wild brown trout *Salmo trutta* in enclosures - Do hatchery releases have negative effects on wild populations? *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 261–268.

- Vincent B, Dionne M, Kent MP, Lien S, Bernatchez L (2013) Landscape genomics in atlantic salmon (*salmo salar*): Searching for gene-environment interactions driving local adaptation. *Evolution*, **67**, 3469–3487.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human Domination of Earth ' s Ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.
- Volk EC, Blakley A, Schroder SL, Kuehner SM (2000) Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids : Using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters. *Fisheries Research*, **46**, 251–266.
- Vøllestad LA, Serbezov D, Bass A *et al.* (2012) Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark – recapture , pedigree reconstruction , and population genetics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**, 1513–1524.
- Walkert AF (2006) The Rapid Establishment of a Resident Brown Trout Population from Sea Trout Progeny Stocked in a Fishless Stream. In: *Sea trout: Biology, conservation and management* (ed Milner GH and N), pp. 389–400. Blackwell Publishing, Cardiff.
- Walther BD, Limburg KE (2012) The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations. *Journal of fish biology*, **81**, 796–825.
- Walther BD, Thorrold SR (2006) Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish. *Marine Ecology Progress Series*, **311**, 125–130.
- Walther BD, Thorrold SR, Olney JE (2008) Geochemical Signatures in Otoliths Record Natal Origins of American Shad. *Transactions of the American Fisheries Society*, **137**, 57–69.
- Wang IJ, Bradburd GS (2014) Isolation by environment. *Molecular Ecology*, **23**, 5649–5662.
- Ward RD, Woodwark M, Skibinski DOF (1994) A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*, **44**, 213–232.
- Waters JM, Craw D, Youngson J (2001) Genes Meet Geology : Fish Phylogeographic Pattern Reflects Ancient , Rather Than Modern , Drainage Connections. *Evolution*, **55**, 1844–1851.
- Waters JM, Wallis GP (2000) Across the Southern Alps by river capture? Freshwater sh phylogeography in South Island, New Zealand. *Molecular Ecology*, **9**, 1577–1582.
- Weber ED, Fausch KD (2003) Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology

- and evidence for competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 1018–1036.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT (2002) Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 76–83.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution*, **38**, 1358–1370.
- Weiss S, Antunes A, Schlötterer C, Alexandrino P (2000) Mitochondrial haplotype diversity among Portuguese brown trout *Salmo trutta* L. populations: Relevance to the post-Pleistocene recolonization of northern Europe. *Molecular Ecology*, **9**, 691–698.
- Weiss S, Schlötterer C, Waidbacher H, Jungwirth M (2001) Haplotype (mtDNA) diversity of brown trout *Salmo trutta* in tributaries of the Austrian Danube: Massive introgression of Atlantic basin fish - By man or nature? *Molecular Ecology*, **10**, 1241–1246.
- Weiss S, Schmutz S (1999) Response of resident brown trout, *Salmo trutta* L., and rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), to the stocking of hatchery-reared brown trout. *Fisheries Management and Ecology*, **6**, 365–375.
- Wells BK (2003) Relationships between Water , Otolith , and Scale Chemistries of Westslope Cutthroat Trout from the Coeur d ' Alene River , Idaho : The Potential Application of Hard-Part Chemistry to Describe Movements in Freshwater. *Transactions of the american fisheries society*, **132**, 409–424.
- Werth S, Schödl M, Scheidegger C (2014) Dams and canyons disrupt gene flow among populations of a threatened riparian plant. *Freshwater Biology*, **59**, 2502–2515.
- Westerberg H (1984) The orientation of fish and the vertical stratification at fine-and micro-structure scales. In: *Mechanisms of Migration in Fishes* (ed NATO Conference Series), pp. 179–203. Springer US, Cambridge.
- White KS, Barten NL, Crouse S, Crouse J (2014) Benefits of migration in relation to nutritional condition and predation risk in a partially migratory moose population. *Ecology*, **95**, 225–237.
- Whitlock MC, McCauley DE (1999) Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal to $1/(4Nm + 1)$. *Heredity*, **82**, 117–125.
- Wilson GA, Rannala B (2003) Bayesian Inference of Recent Migration Rates Using Multilocus Genotypes. *Genetics*, **1191**, 1177–1191.

- Woodcock SH, Gillanders BM, Munro AR *et al.* (2011) Using enriched stable isotopes of barium and magnesium to batch mark otoliths of larval golden perch (*Macquaria ambigua*, Richardson). *Ecology of Freshwater Fish*, **20**, 157–165.
- Wright PJ, Panfili J, Morales-Nin B, Geffen AJ (2002) Otolithes. In: *Manuel de Sclérochronologie des poissons*. (eds J. DPHP, H. T, P.J. W), pp. 31–57. IRD-IFREMER, France.
- Wu B, Liu N, Zhao H (2006) PSMIX: an R package for population structure inference via maximum likelihood method. *BMC bioinformatics*, **7**, 317.
- Wysujack K, Greenberg LA, Bergman E, Olsson IC (2009) The role of the environment in partial migration: Food availability affects the adoption of a migratory tactic in brown trout *Salmo trutta*. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 52–59.
- Youngson AF, Jordan WC, Verspoor E *et al.* (2003) Management of salmonid fisheries in the British Isles: towards a practical approach based on population genetics. *Fisheries Research*, **62**, 193–209.
- Zaugg WS, Wagner HH (1973) Gill atpase activity related to parr-smolt transformation and migration in steelhead trout (*Salmo gairdneri*): Influence of photoperiod and temperature. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **45**, 955–965.
- Zimmerman CE, Edwards GW, Perry K (2009) Maternal Origin and Migratory History of Steelhead and Rainbow Trout Captured in Rivers of the Central Valley, California. *Transactions of the American Fisheries Society*, **138**, 280–291.
- Zitek A, Sturm M, Waidbacher H, Prohaska T (2010) Discrimination of wild and hatchery trout by natural chronological patterns of elements and isotopes in otoliths using LA-ICP-MS. *Fisheries Management and Ecology*, **17**, 435–445.

ANNEXE



Annexe : tables et figures supplémentaires du chapitre II correspondant à l' Article soumis et accepté dans la revue « Ecology of Freshwater Fish Disentangling immigration and gene flow between populations in the facultative migratory *Salmo trutta* ».

Samples	GeographicArea	Drainage	Subdrainage	River	Site	n	Latitude	Longitude
Juveniles	SCS	Bidasoa		Amaiur	S102	4	N43°12'50.0"	W001°28'56.6"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Beartzun	S100	5	N43°07'55.0"	W001°29'58.5"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Caleras	S107	10	N43°14'55.3"	W001°40'11.6"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Ezkurra	S101	5	N43°06'43.6"	W001°32'10.2"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Muga	S106	5	N43°15'24.8"	W001°40'44.5"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Onin	S105	6	N43°14'46.7"	W001°43'08.9"
Juveniles	SCS	Bidasoa		Tximista	S108	3	N43°14'04.9"	W001°39'43.4"
Juveniles	SCS	Urumea		Urruzuno	S93	13	N43°13'24.9"	W001°55'45.7"
Juveniles	FCS	Nivelle		Arrayoko Erreka	S54	2	N43°21'04.3"	W001°36'48.0"
Juveniles	FCS	Nivelle		Galardiko	S117	2	N43°20'52.1"	W001°37'14.9"
Juveniles	FCS	Nivelle		Insola (Dorea)	S52	8	N43°20'03.5"	W001°40'03.5"
Juveniles	FCS	Nivelle		Julian Borda	S31	8	N43°16'59.9"	W001°28'46.9"
Juveniles	FCS	Nivelle		Lizarrieta	S159	6	N43°16'55.4"	W001°35'18.3"
Juveniles	FCS	Nivelle		Nivelle	S99	5	N43°13'48.3"	W001°32'27.3"
Juveniles	FCS	Nivelle		Nivelle	S98	6	N43°15'52.1"	W001°30'11.3"
Juveniles	FCS	Nivelle		Opalazio	S29	3	N43°16'55.4"	W001°35'18.3"
Juveniles	FCS	Nivelle		Trois Fontaines	S32	2	N43°20'36.3"	W001°36'59.9"
Juveniles	FCS	Nivelle		Trois Fontaines	S32	6	N43°20'36.3"	W001°36'59.9"
Juveniles	FCS	Nivelle		Uskain	S53	2	N43°21'23.6"	W001°36'21.1"
Juveniles	FCS	Uhabia		Alhorgako Erreka	S57	1	N43°25'45.1"	W001°33'38.2"
Juveniles	FCS	Uhabia		Uhabia	S137	3	N43°25'57.9"	W001°34'36.0"
Juveniles	FCS	Uhabia		Zirikolatzeko Erreka	S56	5	N43°24'54.5"	W001°34'29.7"
Juveniles	FCS	Untxin		Untxin	S97	2	N43°22'50.3"	W001°41'22.3"
Juveniles	FCS	Untxin		Untxin	S51	11	N43°20'52.6"	W001°42'57.4"
Juveniles	Nives(Adour)	Adour	Nives	Artselaya	S37	4	N43°17'50.4"	W001°21'56.2"
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Bastan	S12	9	N 43°16'09.1"	W 001°20'59.7"

Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Esterenguibel	S12	7	N 43°05'46.7"	W 001°08'08.6"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Latsa	S59	5	N 43°21'11.8"	W 001°27'00.4"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Latsa	S60	7	N 43°19'53.2"	W 001°26'54.4"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Latsa	S58	3	N 43°21'53.6"	W 001°26'59.9"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Laurhibar	S86	12	N 43°09'11.4"	W 001°11'10.9"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Laurhibar	S13	2	N 43°10'13.1"	W 001°14'38.2"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive	S9	4	N 43°14'34.0"	W 001°18'27.6"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive	S10	7	N 43°11'24.8"	W 001°15'08.0"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive	S11	6	N 43°14'34.1"	W 001°18'27.9"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive d'Arnéguy	S12	7	N 43°05'30.9"	W 001°17'57.6"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive d'Arnéguy	S12	3	N 43°07'44.1"	W 001°16'05.7"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive d'Arnéguy	S12	5	N 43°06'33.3"	W 001°16'54.7"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive de Béhérobie	S85	9	N 43°04'06.8"	W 001°11'40.5"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive de Béhérobie	S84	11	N 43°06'11.4"	W 001°11'45.1"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive de Béhérobie	S82	6	N 43°09'18.1"	W 001°13'45.6"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive de Béhérobie	S83	3	N 43°08'02.9"	W 001°13'12.1"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive des Aldudes	S12	10	N 43°09'36.5"	W 001°21'38.0"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive des Aldudes	S11	4	N 43°10'36.8"	W 001°20'37.5"	
Juveniles	Nives (Adour)	Adour	Nives	Nive des Aldudes	S12	7	N 43°10'37.7"	W 001°20'36.7"	
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Ardan	Ardanabie	S1	1	N 43°26'26.1"	W 001°22'56.2"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Ardan	Ardanavy	S61	1	N 43°28'21.5"	W 001°20'53.4"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Aran	Aran	S62	1	N 43°27'07.1"	W 001°15'28.9"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Aran	Aran	S2	14	N 43°23'08.1"	W 001°16'25.4"

Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Bidouze	S10	2	N 43°12'20.9"	W 001°03'59.0"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Bidouze	S69	7	N 43°11'54.3"	W 001°03'38.3"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Bidouze	S70	4	N 43°09'52.5"	W 001°01'44.6"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Haranbeltzko	S92	5	N 43°16'05.7"	W 001°02'28.7"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Hestape	S91	6	N 43°17'47.6"	W 001°04'36.6"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Lihoury	S65	2	N 43°26'29.9"	W 001°10'58.9"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Arberoue	S66	5	N 43°26'45.2"	W 001°11'31.2"
Juveniles	Lower	Adour	Adour	Bidou	Lihoury	S64	3	N 43°27'10.5"	W 001°10'00.1"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave d'Aspe	S4	10	N 43°02'21.9"	W 000°36'15.6"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave de Larrau	S11	9	N 43°02'44.2"	W 000°53'36.0"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave de Larrau	S11	7	N 43°01'20.3"	W 000°55'25.4"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave d'Oloron (Adour)	S21	3	N 43°18'22.2"	W 000°45'04.3"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave d'Oloron (Adour)	S20	3	N 43°16'12.0"	W 000°43'22.8"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Gave d'Ossau	S28	8	N 43°06'18.9"	W 000°25'17.5"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Lourdios	S3	8	N 43°06'27.0"	W 000°38'21.8"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Saison	S23	6	N 43°11'36.6"	W 000°54'53.1"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Saison	S26	1	N 43°02'55.4"	W 000°53'08.0"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Saison	S27	3	N 43°04'53.1"	W 000°52'18.8"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Valentin	S14	4	N 42°58'41.1"	W 000°24'18.5"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Valentin	S14	2	N 42°58'09.3"	W 000°22'46.0"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Valentin	S14	3	N 42°58'21.9"	W 000°23'16.8"
Juveniles	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Vert	S7	11	N 43°08'23.8"	W 000°41'30.0"
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Adour	Gave	Bayse	S11	5	N 43°12'06.2"	W 000°27'45.2"

Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Gavarnie	S11	4	N 42°43'49.3"	W 000°00'29.5"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S12	13	N 43°05'59.4"	W 000°04'56.9"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S43	3	N 43°14'38.4"	W 000°18'27.6"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S13	3	N 43°18'16.7"	W 000°26'09.8"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S42	1	N 43°16'58.1"	W 000°20'43.7"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S19	5	N 43°14'38.4"	W 000°18'27.6"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S14	5	N 43°01'20.5"	W 000°04'57.4"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S15	7	N 43°00'23.6"	W 000°04'56.3"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave de Pau	S17	5	N 43°15'33.0"	W 000°18'57.1"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Gave du Marcadau	S45	11	N 42°51'08.0"	W 000°08'34.8"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Nez	S13	10	N 43°17'21.9"	W 000°23'50.1"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Ousse	S13	6	N 43°11'19.9"	W 000°06'36.4"	
Juveniles	Gave de Pau (Adour)	Adour	Gave	Ouzom	S35	6	N 43°05'13.0"	W 000°15'00.9"	
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Lées	Le Grand Lées	S11	5	N 43°19'18.4"	W 000°06'52.8"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Arros	Arrêt-darré	S11	6	N 43°08'48.2"	E 000°09'18.0"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Luy de	Luy de France	S76	6	N 43°20'18.0"	W 000°14'37.6"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Luy de	Souye	S74	8	N 43°24'06.8"	W 000°16'28.1"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Adour	S48	9	N 43°27'37.3"	W 000°02'57.3"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Adour	S80	8	N 42°59'49.1"	E 000°12'32.8"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Adour	S49	8	N 43°13'53.7"	W 000°05'19.4"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Adour de Gripp	S81	8	N 42°56'09.3"	E 000°12'43.7"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Adour de Payolle	S79	9	N 42°56'43.8"	E 000°16'25.8"
Juveniles	Upper	Adour	Adour		Echez	S10	5	N 43°04'39.3"	E 000°00'45.5"

Juveniles	Upper	Adour	Adour	Gabas	S89	3	N 43°18'33.4"	W 000°10'14.7"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Lées	S90	5	N 43°22'37.0"	W 000°06'39.9"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Louet	S13	1	N 43°21'19.5"	W 000°03'41.3"
Juveniles	Upper	Adour	Adour	Oussouet	S11	10	N 43°05'16.3"	E 000°05'36.4"
Juveniles	Neste	d'Aure	Garonne	Neste d'Aure	S77	15	N 42°52'10.5"	E 000°20'52.4"
Juveniles	Neste	d'Aure	Garonne	Neste d'Aure	S78	12	N 42°48'21.6"	E 000°18'27.3"
Sea trout	Nivelle (FCS)		Nivelle	Nivell	Olh	13	N 43°20'40.6"	W 001°32'56.4"
Sea trout	Nivelle (FCS)		Nivelle	Nivell	Uxo	97	N 43°21'40.7"	W 001°35'12.5"
Sea trout	Nives (Adour)		Adour	Nives	Cho	42	N 43°23'27.4"	W 001°26'45.2"
Sea trout	Nives (Adour)		Adour	Nives	Hal	13	N 43°22'28.1"	W 001°25'37.7"
Sea trout	Gave	d'Oloron	Adour	Gave	Sor	302	N 43°31'43.0"	W 001°03'20.6"
Sea trout	Gave de Pau (Adour)		Adour	Gave	Bai	101	N 43°30'35.7"	W 000°50'30.0"
Sea trout	Gave de Pau (Adour)		Adour	Gave	Puy	47	N 43°31'07.6"	W 000°54'36.9"
Hatcheries	Hatchery 1		Adour	Gave	Cau	20	N 42°52'31.2"	W 000°06'31.9"
Hatcheries	Hatchery 2		Adour	Gave	Cau	28	N 42°52'31.2"	W 000°06'31.9"
Hatcheries	Hatchery 3		Adour	Gave	Peill	25	N 43°03'36.2"	W 000°51'22.8"
Hatcheries	Hatchery 4		Adour	Gave	Lee	21	N 42°57'57.9"	W 000°36'51.4"
Hatcheries	Hatchery 5		Adour	Gave	Vivi	25	N 43°03'31.9"	W 000°35'53.4"
Outgroup	Atlantic South		Narcea	Narcea*		2	N 43°33'35.7"	W 005°55'09.7"
Outgroup	Atlantic South		Duero	Esla		5	N 42°32'52.8"	W 005°18'22.5"
Outgroup	Atlantic South		Duero	Agueda		2	N 40°55'07.2"	W 007°05'51.7"
Outgroup	Atlantic South		Duero	Tormes		4	N 40°58'06.6"	W 005°28'31.2"
Outgroup	Atlantic North		Leyre	ruisseau de la Calette	S73	3	N 44°31'14.9"	W 000°46'03.9"

Outgroup	Atlantic North	Leyre		ruisseau de la	S72	3	N 44°31'31.8"	W 000°48'08.6"
Outgroup	Atlantic North	Leyre		ruisseau du Bouron	S71	4	N 44°27'48.4"	W 000°45'08.9"
Outgroup	Atlantic North	Blavet		Blavet*		5	N 47°45'31.3"	W 003°18'28.1"
Outgroup	Atlantic North	Scorff		Scorff*		6	N 47°46'15.0"	W 003°22'07.3"
Outgroup	Atlantic North	Couesnon		Couesnon*		5	N 48°37'53.0"	W 001°30'33.8"
Outgroup	Atlantic North	Selune		Oir*		14	N 48°37'48.6"	W 001°17'37.3"
Outgroup	Atlantic North	Slupia		Slupia*		3	N 54°35'03.7"	E 016°51'13.3"
Outgroup	Atlantic North	Dalälven		Dalälven*		3	N 60°33'45.8"	E 017°26'23.2"
Outgroup	Mediterranean	Ebro	Ebre	Egurguy	S88	6	N 43°01'32.0"	W 001°08'31.3"
Outgroup	Mediterranean	Ebro	Ebre	Iratiko Erreka	S87	6	N 43°02'37.1"	W 001°04'18.6"
Outgroup	<i>Salmo salar</i>	various				23		
Total						1413		

Table S. 1 Location and site identification for each sampled population. n corresponds to the number of individuals after sibling removal. Geographic coordinates are in degrees, minutes, seconds (WGS84, Greenwich meridian). For all the outgroup samples but two (Duero and Leyre), the coordinates correspond to their river mouth rather than the exact position of the sampling area (indicated by an asterisk).

	2010	2011	2012	2013
2010		NS	NS	*
2011	-0.0031		NS	NS
2012	0.0051	0.0022		NS
2013	0.0312	0.0193	0.0233	

All F_{st} values are non-significant but one (p value<0.001). NS: non-significant.

Table S. 2. Pairwise genetic differentiation (F_{st}) between the four (2010, 2011, 2012, 2013) sea trout samples collected in Nivelle.

Samples	Estimated mixture proportion		
	p	SD	95%CI
SCS	0.96	0.01	(0.95,0.99)
FCS	0.99	0.00	(0.98,1.00)
Adour-Nives	0.99	0.01	(0.97,0.99)
Adour-Lower Adour	0.93	0.01	(0.90,0.96)
Adour-Gave d'Oloron	0.88	0.02	(0.84,0.92)
Adour-Gave de Pau	0.85	0.02	(0.80,0.89)
Adour-Upper Adour	0.92	0.02	(0.88,0.95)
Adour-Neste d'Aure	0.93	0.01	(0.91,0.96)
Hatchery1	0.80	0.02	(0.76,0.84)
Hatcheries2-5	0.99	0.01	(0.97,0.10)

Table S. 3 Accuracy of genetic stock identification with ONCOR by simulating 500 genotypes from each sample of the baseline (juvenile and hatchery samples). p: Average value across 10,000 simulations, SD: standard deviation of 10,000 simulations, 95% CI: 95% confidence interval. In bold, average estimated mixture proportion greater than 90%.

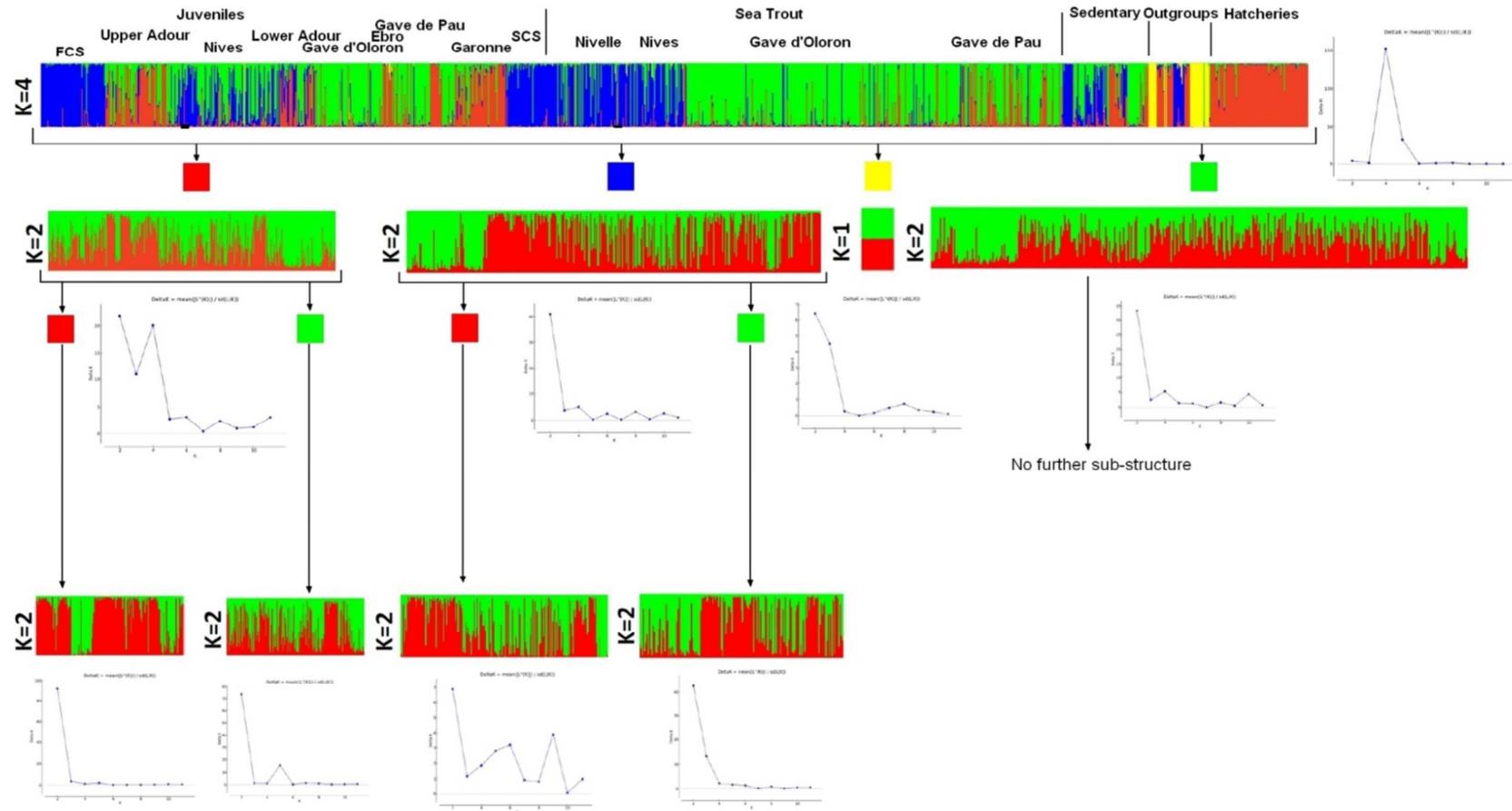


Figure S. 1 Hierarchical STRUCTURE results to obtain eleven genetic clusters as optimal K cluster and the Delta K graphic from Structure Harvester obtain for each hierarchy. Each individual is represented by a vertical line divided into several colored segments proportional to its affiliations in the corresponding genetic cluster for all hierarchical clusters. At this stage, 103 sedentary individuals (age>1+) from the study area have been included in this analysis but were included in subsequent analyses.

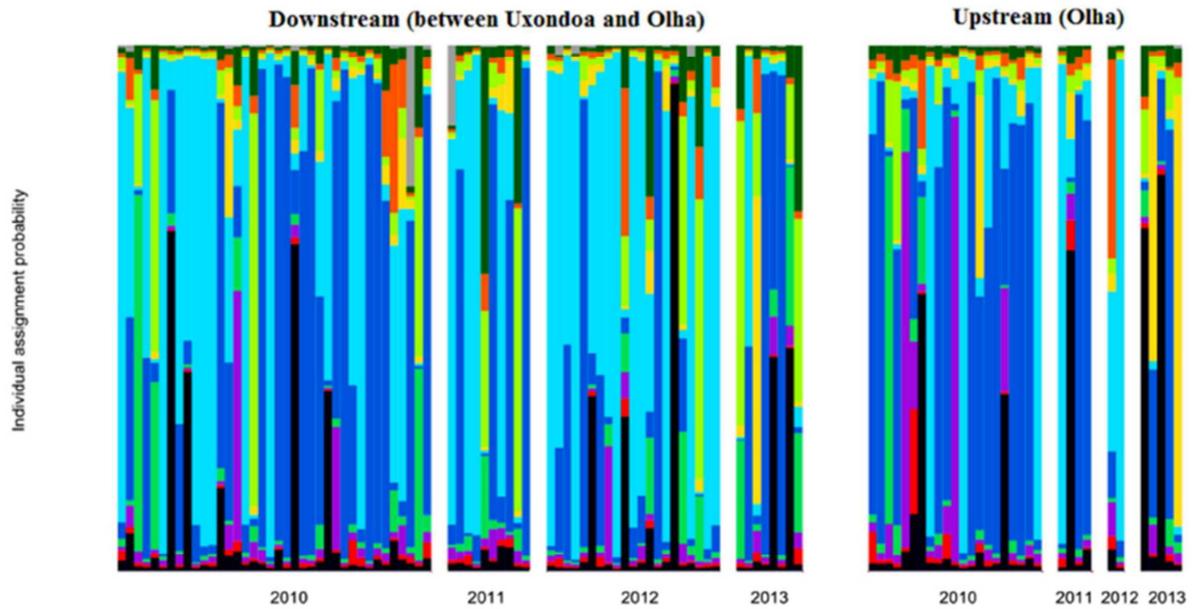


Figure S. 2. STRUCTURE results ($K=11$) for sea trout samples caught in Nivelles (FCS) drainage. Sea trout individuals are grouped according to the sampling site (two distinct fishtraps) and ordered according to the year and the date of their catch in each fish trap. Each individual is represented by a vertical line divided into eleven colored segments proportional to its affiliations.

Annexe II: table supplémentaire du chapitre V correspondant à l' Article « Contribution des populations de truites communes au stock de truites de mer pêchées professionnellement ».

	Estimation	Erreur standard	t value	Pr(> t)
Intercept	13.685	5.035	2.718	0.007 **
LF	0.195	0.009	22.852	< 2e-16 ***
<u>Bassin de capture</u>				
Gaves Réunis	-3.569	3.326	-1.073	0.285
Nivelle	-5.215	2.797	-1.864	0.064 .
Nives	-12.699	2.294	-5.537	1.43e-07 ***

***P<0.001, **P<0.001,*P<0.05 .P<0,1

Table S. 4 Résultats du modèle à effet mixte pour illustrer la relation entre la largeur, la longueur fourche (LF), le bassin de capture, le type de capture.

	Estimation	Erreur standard	t value	Pr(> t)
Intercept	435.2675	15.5733	27.950	< 2e-16 ***
<u>Bassin de capture</u>				
Gaves Réunis	-0.7894	26.574	-0.030	0.97631
Nivelle	-76.234	14.888	-5.121	4.17e-07 ***
Nives	-51.921	16.355	-3.175	0.00158 **
Oloron	-8.393	11.248	-0.746	0.45583
Pau	12.267	12.984	0.945	0.34519
<u>Origine natale (bassin)</u>				
Petits fleuves côtiers français	4.667	12.528	0.372	0.70966
Nives	76.395	12.947	5.901	6.20e-09 ***
Oloron	148.379	12.063	12.301	< 2e-16 ***
Pau	139.381	13.451	10.362	< 2e-16 ***

***P<0.001, **P<0.001,*P<0.05, .P<0,1

Table S. 5 Résultats du modèle à effet mixte pour illustrer la relation entre la longueur fourche, le bassin de capture et l'origine natale.

RESUME

La dispersion, caractérisée par les mouvements d'individus dans l'espace et dans le temps, conduit à la production d'un flux de gènes et permet la connectivité des populations. Comprendre les facteurs qui façonnent les flux de gènes et la structuration des populations est d'une importance capitale pour améliorer les pratiques de gestion et de conservation des espèces. Celles caractérisées par une anadromie facultative, telles que la truite commune (*Salmo trutta* L.), sont des modèles de choix pour étudier le rôle de la diversité écotypique et comportementale, sous l'effet des activités anthropiques, sur le fonctionnement des populations. En utilisant la génétique des populations cette thèse se propose donc d'analyser la structuration des populations de la truite commune dans le fond du Golfe de Gascogne mais également de déterminer l'influence combinée de la dispersion de la truite de mer, de son comportement reproducteur et des activités anthropiques (repeuplements, transport de reproducteur) sur leur fonctionnement. Cette thèse aborde également la contribution des populations de truites communes (via leur origine natale) au stock de truites de mer capturées par la pêche professionnelle, sur le même site d'étude, en couplant de la génétique des populations et de la microchimie des otolithes. Nos résultats montrent une structuration génétique forte des populations de truite commune avec la présence de sept populations distinctes dans le bassin de l'Adour. Ceci semble être en partie expliqué par un comportement marqué de fidélité au site de naissance des truites de mer, couplé à un mouvement directionnel de celles-ci du sud (Espagne) vers le nord qui ne semble pas résulter en une dispersion efficace (i.e. mouvement suivi d'une reproduction). En outre, les repeuplements récents, semblent impacter faiblement la structuration génétique des populations sauvages. Certains flux de gènes détectés localement semblent être dus à d'autres activités anthropiques, telles que le transport de reproducteurs. Les truites de mer capturées par la pêche professionnelle proviennent majoritairement de la population du Gave d'Oloron et peu des populations des Nives et du Gave de Pau. La raison pourrait se trouver en premier lieu dans le fait que le Gave de Pau est fortement impacté par la présence de barrières à la migration et en second lieu dans les différences phénotypiques (taille plus petite) présentées par les truites de mer des Nives, par rapport à celle des Gaves. Ceci suggère donc une différenciation de cette population et peut expliquer que la pêche professionnelle les capture dans une moindre proportion.

Cette thèse a d'autre part pu démontrer les difficultés dans l'assignation d'une origine natale via la génétique lorsque les signatures génétiques sont relativement proches. Elle confirme l'utilité d'un couplage génétique des populations - microchimie des otolithes pour assigner des individus à leur origine natale à une échelle plus fine que le bassin.

Les résultats obtenus au cours des trois années de thèse ont permis la détermination de populations génétiquement distinctes dont l'une contribue très largement à l'activité de pêche professionnelle. Ces populations peuvent être considérées comme de potentielles unités de gestion qui pourront servir de base à l'élaboration de plans de gestion et de conservation. La meilleure compréhension de la biologie et du fonctionnement de la truite commune, et de l'impact des activités anthropiques sur la structuration des populations, acquise lors de cette thèse, pourra également permettre d'améliorer la prise de décisions des gestionnaires locaux pour la conservation et la gestion des populations de truites communes.

Mots clefs : marqueurs microsatellites, microchimie, otolithe, repeuplement, transport de reproducteurs, pêche professionnelle, structure génétique, assignation, homing, dispersion efficace, vagabondage, flux de gènes, *Salmo trutta*.

SUMMARY

Dispersal, characterized by the movements of individuals in space and time leading to gene flows, allows populations to connect. Understanding factors shaping gene flow and population structure is vital to improve management and conservation practices of species. Those characterized by a partial anadromy, such as brown trout (*Salmo trutta* L.), are models of choice to study the role of ecotypic and behavioral diversity, under anthropic activities on population functioning. By using population genetics, this thesis proposes to analyse population structure of brown trout in the Bay of Biscay, but also to determine the combined influence of sea trout dispersal, its reproductive behavior, and anthropic activities (stocking, transport of spawners) on their functioning. This thesis also addresses the contribution of brown trout populations (natal origin) on sea trout stock captured by professional fisheries, on the same study site, by coupling population genetics and otolith microchemistry. Results show a strong hierarchical structure of Brown trout population with seven distinct populations detected in Adour basin. This seems to be explained by a high site fidelity movement of sea trout together with a directional movement of sea trout from South (Spain) to North. This directional movement did not result into effective dispersal (i.e. movement followed by reproduction). Furthermore, a limited contemporary impact of stocking on genetic structure of wild population is observed. A few cases of inter-population gene flow detected seems to be explained by wild population management, particularly transport of spawners. The majority of sea trout captured by professional fisheries come from Gave d'Oloron and few from Nives and Gave de Pau. The reason is that Gave de Pau is impacted by migration barriers. And also that sea trout from Nives have phenotypic differences (smaller length) from sea trout originated from Gaves. This suggests a differentiation of this population and can be explained that professional fisheries capture them in smaller proportion.

On the other hand, this thesis has shown the difficulties to assign natal origin by using genetics when populations are closed genetically. This confirms the usefulness to coupling population genetics and otolith microchemistry together to assign individuals to their natal origin at a finer scale than basin.

Results obtained during these three years of thesis have made it possible the determination of distinct populations one of which contribute in majority of professional fisheries activities. These populations can be considered like potential management units (MUs) which could serve as basis in the elaboration of conservation and management plans. The better understanding of brown trout biology and functioning, and the impact of anthropic activities on population structure, obtained in this thesis, can also improve the decision-making of local managers for brown trout population conservation and management.

Key words: microsatellite markers, microchemistry, otolith, stocking, transport of spawners, professional fisheries, genetic structure, assignment, homing, effective dispersal, vagrancy, gene flow, *Salmo trutta*.

ECOLE DOCTORALE :
Ecole doctorale 211-Sciences exactes et leurs applications

LABORATOIRE :
UMR 1224 Ecobiop INRA/UPPA

SEVERINE MASSON

