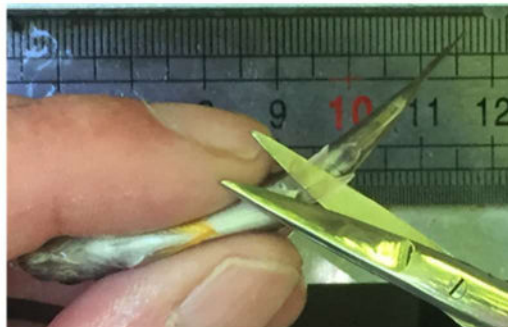


**CONNAITRE ET RESTAURER LES RÔLES DE DIFFUSION DES
 POCHEs DE BIODIVERSITÉ AU SEIN DE LA TRAME TURQUOISE
 SUR L'ENSEMBLE DU BASSIN VERSANT DE LA BIENNE**

*Approche multi-spécifique et prise en compte des besoins en habitats
 thermiques en lien avec le changement climatique*

Rapport final 1

VOLET BIODIVERSITE ICTHYOLOGIQUE



Référence à citer :

Caudron A., Dumoutier Q. 2024. Connaitre et restaurer les rôles de diffusion des poches de biodiversité au sein de la trame turquoise sur l'ensemble du bassin de la Bienne – Rapport final 1 Volet Biodiversité Ichtyologique. PNR Haut Jura, 65 pages.

SOMMAIRE

1.	Préambule commun aux cinq rapports.....	4
1.1	Présentation générale du bassin versant de la Bienne.....	4
1.2	Un bassin à fort potentiel de résilience.....	6
1.3	Objectifs globaux du projet.....	9
1.4	Une démarche méthodologique en 4 volets.....	10
1.5	Choix des 35 tronçons d'études au sein de la trame turquoise.....	11
2.	Méthodologie du volet biodiversité ichtyologique.....	14
2.1	Abondance des juvéniles 0+.....	14
2.2	Nombre de géniteurs efficaces.....	15
2.3	Recherche de truites natives Méditerranéennes.....	16
2.4	Diversité et indicateurs génétiques divers.....	18
2.5	Structuration génétique et flux de gènes en lien avec les ouvrages.....	18
3.	Résultats du volet biodiversité ichtyologique.....	20
3.1	Une importante population de truites natives méditerranéennes.....	21
3.2	Des « hotspots » de recrutement en 0+ et d'autres secteurs en déficit.....	25
3.3	Une viabilité des populations très variable sur le bassin entre la Bienne et les affluents ..	29
3.4	Des déviations inattendues par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg.....	33
3.5	Des effets « bottleneck » traduisant des perturbations démographiques récentes.....	34
3.6	Une structuration dominée par les divergences entre gènes natifs MED et introduits ATL domestique.....	36
3.7	Des flux de gènes réduits par un habitat trop fragmenté.....	39
3.7.1	Une très forte structuration des populations natives MED.....	39
3.7.2	Zoom sur les flux de gènes au niveau des obstacles.....	44
4.	synthèse des enjeux et zones prioritaires.....	55
4.1	Les principaux résultats et enjeux à considérer.....	55
4.2	La localisation de zones prioritaires.....	56
5.	Propositions d'actions.....	57
5.1	Actions prioritaires de rétablissement des flux de gènes.....	57
5.1.1	Sur la zone prioritaire haute Bienne en amont de Saint Claude.....	58
5.1.2	Sur la zone basse Bienne en aval du barrage d'Etable.....	59
5.2	Actions d'amélioration des connaissances.....	59
5.3	Actions de gestion halieutique et piscicole destinées à réduire les risques d'introgession des populations MED natives par les individus ATL introduits.....	62
6.	Références citées.....	64

1. PRÉAMBULE COMMUN AUX CINQ RAPPORTS

Le projet sur le rôle de diffusion des poches de biodiversité sur la Bienne a été mené entre 2021 et 2024. Il a généré une quantité importante de nouvelles données et informations qui sont destinées à être prises en compte dans les futures actions de conservation et de restauration mises en œuvre pour améliorer la résilience de la biodiversité sur le bassin de la Bienne.

Afin d'améliorer la compréhension et la diffusion des résultats obtenus, la totalité du travail réalisé dans ce projet a été séparée en 5 rapports thématiques correspondants aux différents volets d'étude, à savoir :

- Rapport 1 : rapport final du volet « biodiversité ichtyologique »
- Rapport 2 : rapport final du volet « biodiversité invertébrés aquatiques »
- Rapport 3 : rapport final du volet « biodiversité avifaune »
- Rapport 4 : rapport final du volet « cartographie thermique et caractérisation des habitats thermiques de la Bienne »
- Rapport 5 : Synthèse, priorisation et propositions d'actions

Un préambule présentant le contexte et la démarche méthodologique du projet dans sa globalité est repris dans chaque rapport.

1.1 Présentation générale du bassin versant de la Bienne

Le bassin versant de la Bienne d'une surface de 730 km² présente un réseau hydrographique de 422 km de cours d'eau dont environ 72 km pour le cours principal de la Bienne et 350 km pour les affluents. En complément de ce réseau de surface, le bassin se caractérise par une hydrologie souterraine soutenu en lien avec le réseau karstique du massif jurassien.

La Bienne prend sa source à 1100 m d'altitude sur la commune de Prémanon et conflue avec l'Ain au niveau du lac artificiel de Coiselet. En plus de la Bienne, on note 9 autres cours d'eau importants qui sont de l'amont vers l'aval : l'Evalude, le Pissevielle, le système Tacon-Grosdar-Flumen, le Lizon, le Longviry, l'Heria et le Merdanson (figure 1).

La Bienne ainsi que ces principaux affluents sont soumises à des pressions diverses qui impactent localement leur qualité. On peut noter, en premier lieu, les impacts en lien avec l'essor historique des activités industrielles (tournage sur bois, et surtout lunetterie) qui a bénéficié de l'utilisation de la force hydraulique. Ces activités ont engendré d'importantes modifications morphologiques des rivières (création de barrages, endiguement des berges et artificialisations des abords, dérivations des eaux), des pollutions d'origine industrielles (métaux et résidus divers, hydrocarbures) et des altérations de la qualité physico-chimiques de l'eau liés au développement démographique (assainissement). L'activité agricole liée à la production laitière et fromagères implantée sur les plateaux du bassin versant représente également une source de pollution non négligeable.

Au cours de ces 15 dernières années, plusieurs démarches territoriales entrepris par les acteurs de l'eau ont permis d'accentuer les efforts de restauration de la qualité des eaux et des habitats sur le bassin. Le dernier diagnostic du SDAGE (2016-2021) fait état sur les 41 masses d'eau du bassin d'une situation écologique globalement bonne à moyenne et d'une situation chimique bonne sur l'ensemble des cours d'eau (figure 2).

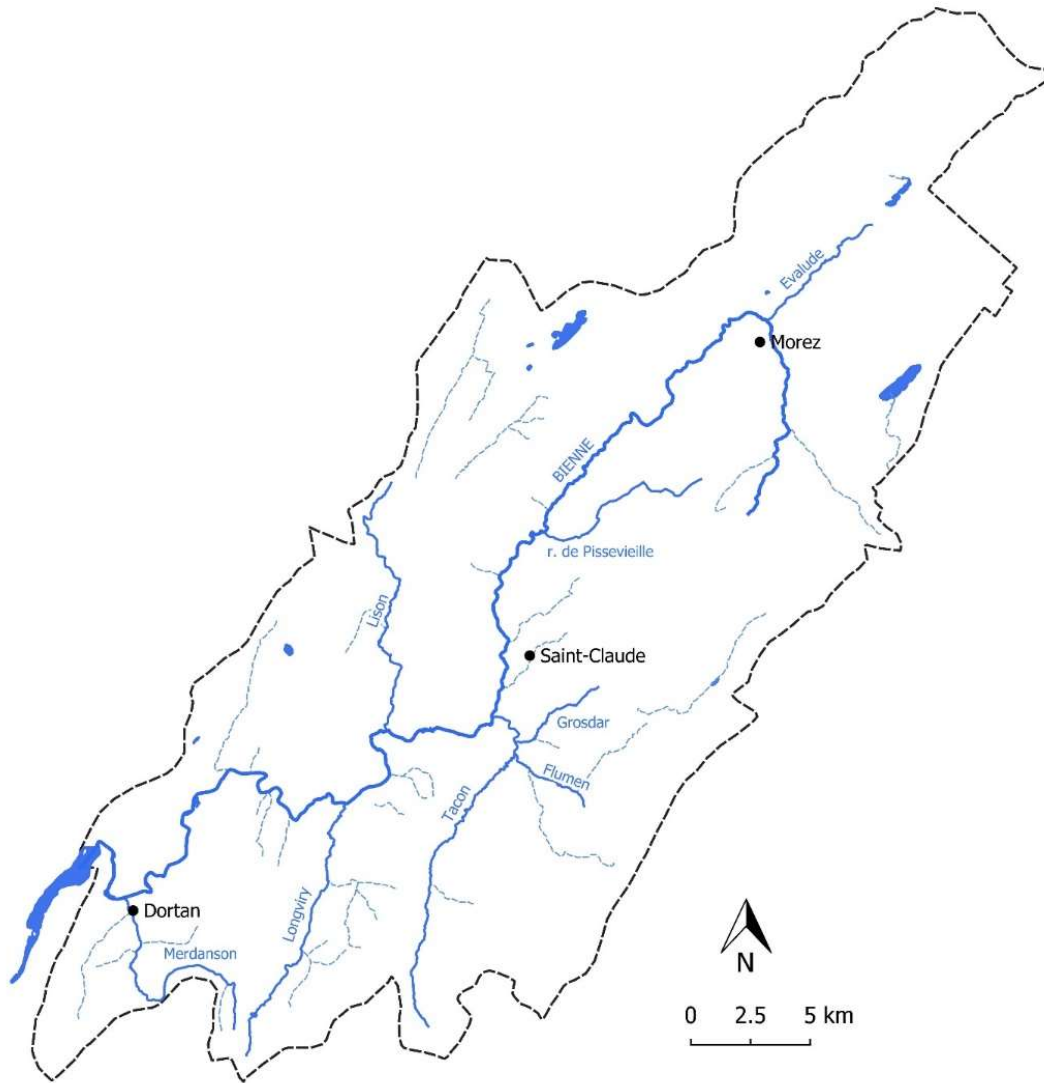


Figure 1 : Carte du réseau hydrographique principal du bassin de la Bienne.

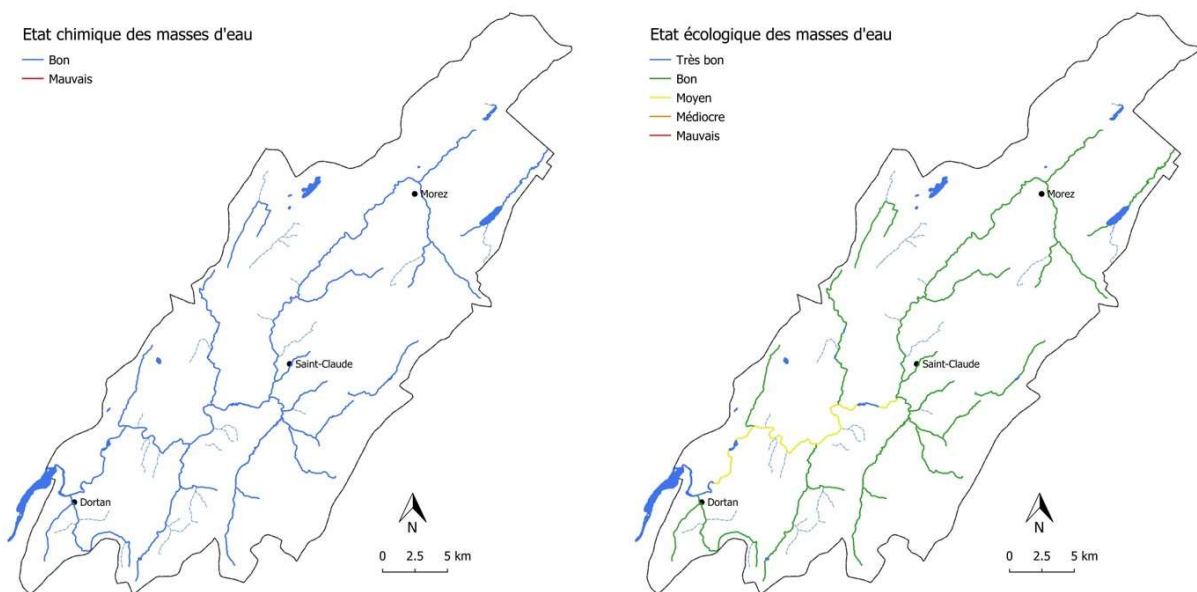


Figure 2 : Cartes des états chimique et écologique des masses d'eau du bassin de la Bienne.

Les principales sources de dégradations relevées aujourd'hui concernent les pollutions sédimentaires par les métaux lourds et les HAP liées au passé industriel et les altérations morphologiques et hydrologiques.

La carte des ouvrages transversaux recensés sur le bassin illustre les modifications morphologiques qu'ont subi les cours d'eau du bassin avec plus de 93 ouvrages artificiels (figure 3).

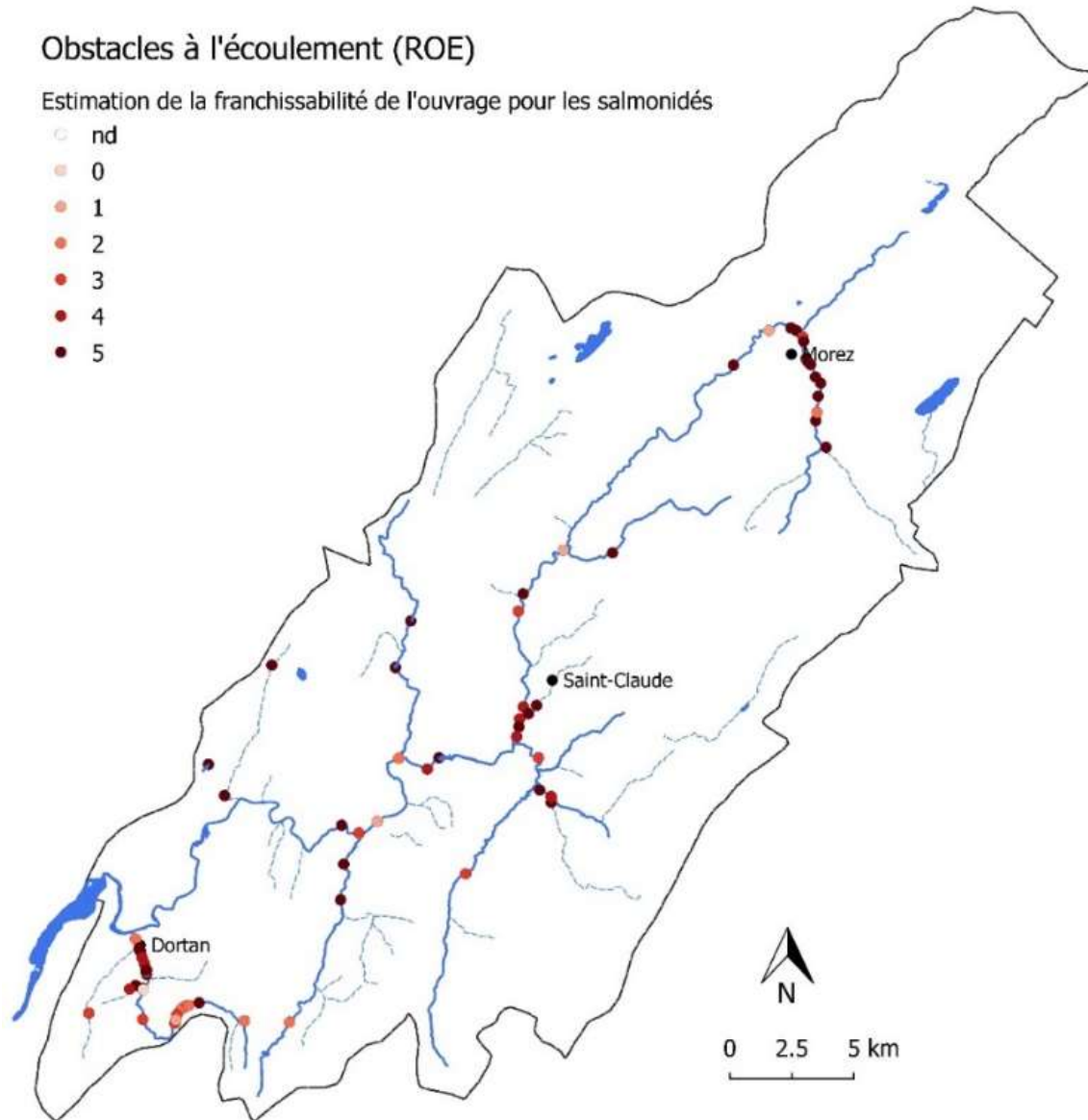


Figure 3 : Carte des ouvrages recensés dans le ROE et note de franchissabilité pour la truite.

1.2 Un bassin à fort potentiel de résilience

Le projet repose sur le constat que le bassin de la Bienne présente encore plusieurs atouts qui lui permettent d'avoir un fort potentiel de résilience et de restauration :

- A l'échelle du bassin, l'emprise anthropique reste encore limitée (figure 4) : l'occupation du sol est dominée à 75% par les forêts et les milieux semi-naturels, les terres agricoles représentent environ 18% et sont essentiellement localisées sur les plateaux, et enfin les zones urbanisées sont très minoritaires avec moins de 3% du bassin ;

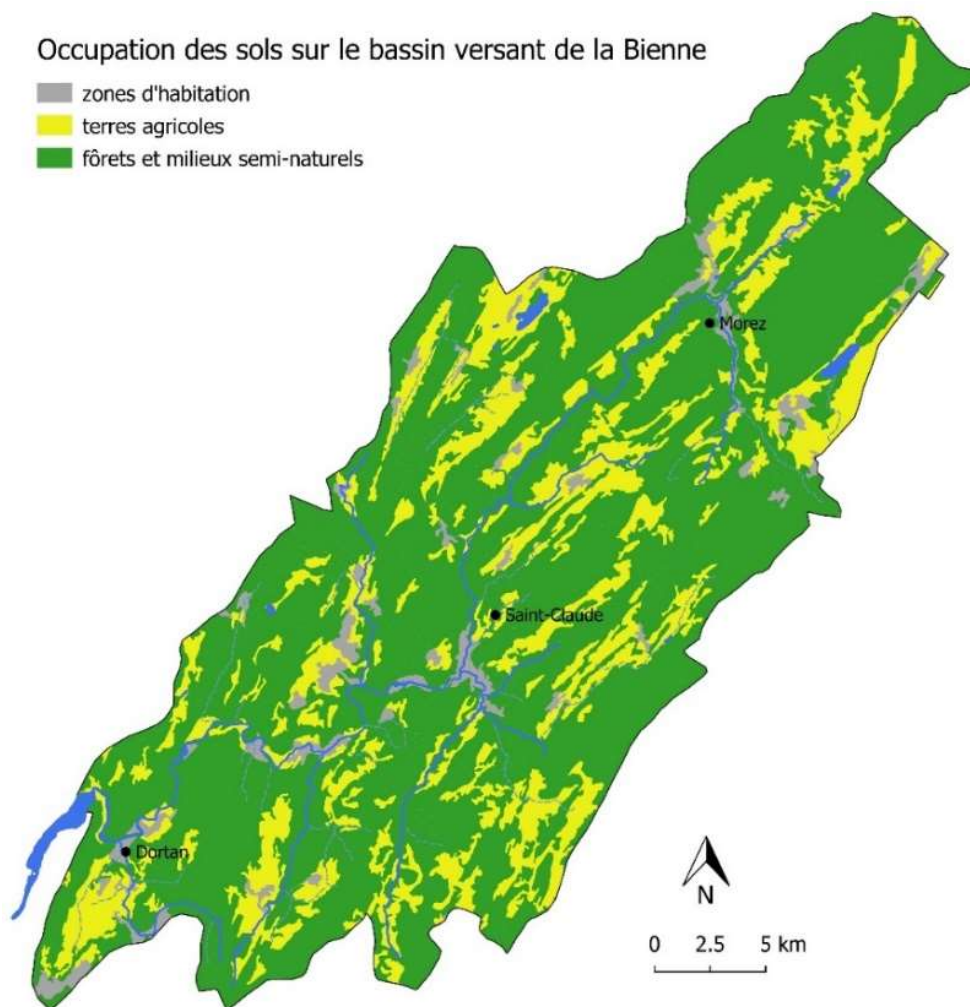


Figure 4 : Carte des occupations du sol par grandes catégories sur le bassin de la Bienne.

- La principale cause qui a légitimé à une époque les modifications morphologiques des rivières à savoir l'utilisation de la force hydraulique a des fins industrielles a aujourd'hui disparu ouvrant la voie à une possible résilience ;
- Les cours d'eau sur ce territoire présentent des capacités de résilience importantes en lien avec leurs caractéristiques géochimiques et hydrologiques qui en font des milieux très biogènes et présentant des dynamiques de restauration rapides ;
- Un acteur GEMAPI unique sur le bassin, le PNR du Haut-Jura qui développe sur ce bassin une politique ambitieuse de restauration des habitats pour améliorer la fonctionnalité des milieux.
- Une diversité de milieux et d'habitats aquatiques importante source d'une riche diversité biologique et des zones encore préservées sur différentes parties du bassin qui peuvent servir de puits de biodiversité pour accélérer la résilience des secteurs restaurés ;
- A l'échelle du bassin et de l'ensemble du réseau hydrographique, les inventaires disponibles font ressortir l'existence d'un patrimoine naturel important avec de forts enjeux de préservation et restauration de la biodiversité.

Tout d'abord, les ZNIEFFs qui identifient les secteurs d'intérêt écologique abritant une biodiversité patrimoniale sont très présents sur le bassin. **Environ 500 km² du territoire soit 68% de la surface du bassin sont inventoriés en ZNIEFF** dont 240 km² en type 1 et 320 km² en type 2 (figure 5).

Il est important de noter qu'une grande partie des cours d'eau sont inclus dans les ZNIEFFs dont notamment la Bienne au niveau de ses sources, puis sur un long linéaire entre Morez et la confluence avec le Tacon, ainsi que plusieurs affluents (figure 5). Il en est de même de la répartition des zones NATURA 2000 et en particulier des Zones Spéciales de Conservation à forts enjeux au niveau européen (figure 6).

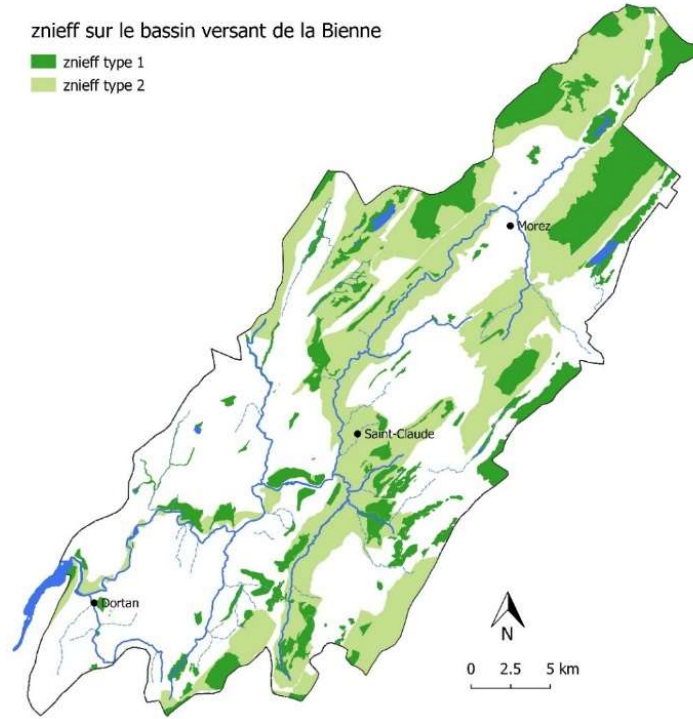


Figure 5 : Cartographies des ZNIEFF (type 1 et 2) sur le bassin de la Bienne.

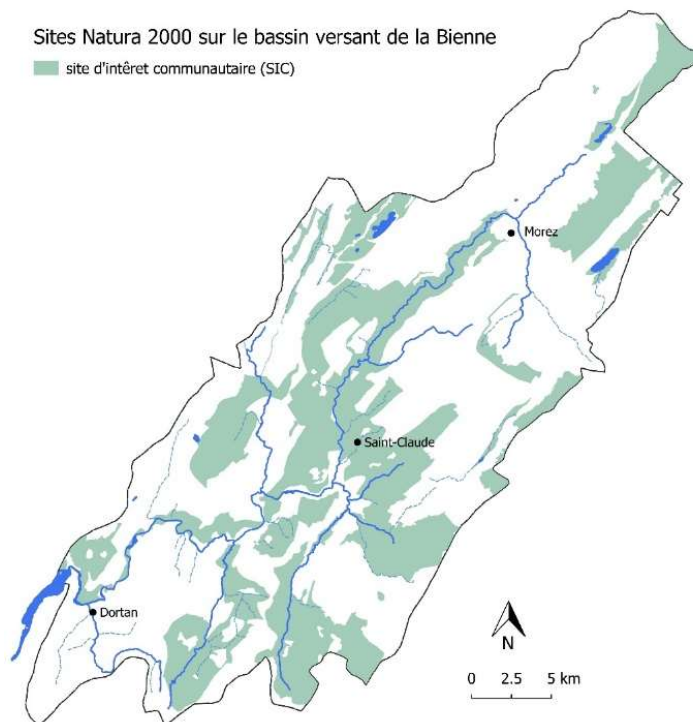


Figure 6 : Cartographies des Sites d'Importance Communautaire (SIC) inscrite au réseau NATURA 2000 (Zones Spéciales de Conservation) sur le bassin de la Bienne.

En ce qui concerne les réseaux écologiques (réservoirs biologiques et corridors), le bassin de la Bienne montre un potentiel important en termes de flux de biodiversité grâce à la présence de réservoirs de biodiversité conséquents et d'une diversité de milieux, ouverts, boisés aquatiques pouvant servir de corridors (figure 7). En particulier, sur le bassin, la majorité des cours d'eau et leurs abords a été identifiée comme trame bleue représentant donc un enjeu essentiel pour la restauration de la biodiversité aquatique. De même, une surface importante du bassin versant a été identifiée comme trame verte dont une grande partie jouxte les cours d'eau classés en réservoirs biologiques (figure 7).

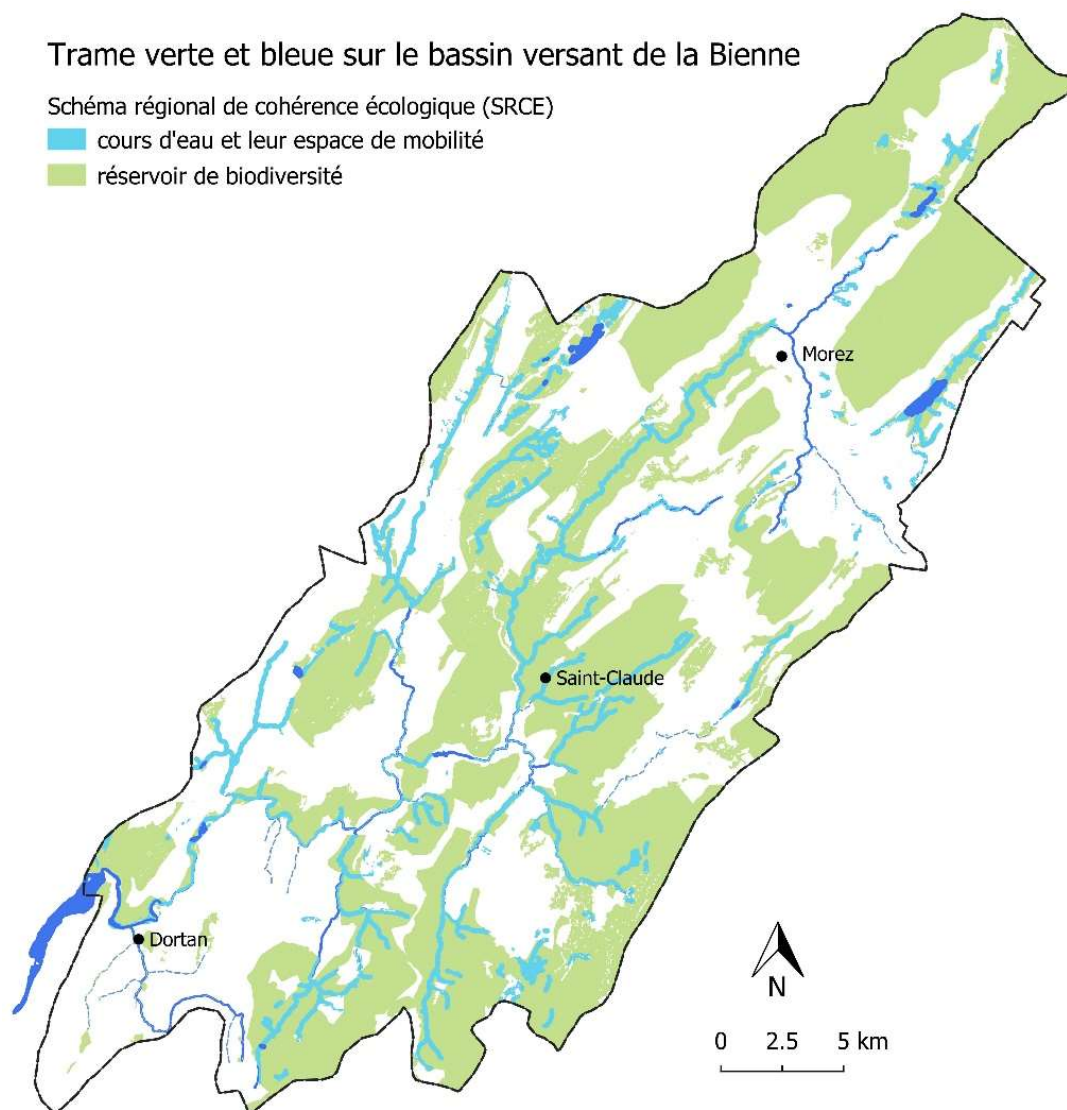


Figure 9 : Carte de la trame verte et bleue sur le bassin de la Bienne regroupant les réservoirs de biodiversité surfaciques et des cours d'eau inscrits au SRCE.

Ce fort potentiel de restauration fait du bassin de la Bienne un territoire à enjeux où la résilience des processus assurant la fonctionnalité des milieux aquatiques est encore possible afin d'avoir un impact positif sur la biodiversité associée.

1.3 Objectifs globaux du projet

Le projet a pour but de favoriser la résilience de la biodiversité sur le bassin de la Bienne par une approche originale de restauration des habitats en priorisant les actions qui favorisent le rôle de diffusion des poches de biodiversité existantes (notion de puit de biodiversité).

L'objectif final du projet est de définir un plan d'actions opérationnelles pour assurer une meilleure circulation biologique au sein de la trame bleue et de la trame turquoise à partir des poches (ou « hotspots ») de biodiversité encore présente sur le bassin de la Bienne.

Le travail réalisé a consisté à répondre aux différents objectifs suivants :

- Localiser sur l'ensemble du réseau hydrographique les poches de biodiversité présentant à la fois une forte richesse biologique et une bonne fonctionnalité écologique à partir d'espèces cibles de poissons, d'invertébrés aquatiques et d'oiseaux inféodés à la trame verte et bleue ;
- Identifier les points noirs ou points de blocage qui limitent la diffusion des individus et des espèces depuis ces poches de biodiversité vers les autres zones du bassin et notamment les milieux restaurés ou en cours de restauration (rupture de continuité, lacunes en corridors écologiques, qualité d'habitat insuffisante ou absence d'habitat favorable, artificialisation des berges, barrages structurants,...) ;
- Prendre en compte les besoins de continuité écologique au sein des différents habitats thermiques disponibles en lien avec le réchauffement climatique en caractérisant la distribution spatiale des refuges thermiques essentiels à la survie des individus et en identifiant les points de blocages qui limitent l'accès à ces refuges ;
- Proposer un plan d'actions pour lever les points de blocage identifiés et ainsi accroître la résilience des espèces cibles en augmentant les flux de biodiversité sur l'ensemble du territoire.

1.4 Une démarche méthodologique en 4 volets

Pour atteindre ces objectifs, le travail a développé une **approche multi-spécifique** ciblée sur trois compartiments biologiques représentant chacun un volet d'étude :

- **Les poissons** en s'intéressant à la truite commune qui représente les besoins des salmonidés ;
- **Les invertébrés aquatiques** avec une approche quantitative de la biodiversité présente et qualitative sur les espèces patrimoniales de plécoptères, éphémères et trichoptères ;
- **L'avifaune** avec deux espèces cibles concernés par les deux trames vertes et bleues : le cingle plongeur et le martin pêcheur.

L'échelle géographique du projet est l'ensemble du réseau hydrographique du bassin versant de la Bienne afin d'assurer une cohérence du point de vue des trames écologiques et du fonctionnement des poches de biodiversité en lien avec les espèces cibles.

Un 4^{ème} volet a consisté à réaliser une cartographie thermique de la Bienne en utilisant la technologie de l'infra-rouge thermique aéroporté (IRT-a) afin de décrire **les habitats thermiques** favorables pour les salmonidés et d'inventoriés les refuges thermiques.

Les méthodes mises en place doivent permettre de mettre en évidence les différences de répartition de cette biodiversité au sein du bassin aussi bien au niveau de la richesse spécifique que des abondances.

Notre démarche méthodologique s'est appuyée en premier lieu sur les données existantes en termes d'inventaires patrimoniaux et d'abondances pour mettre en œuvre les collectes de données complémentaires et nécessaires aux objectifs de ce projet.

En raison de l'importance du réseau hydrographique sur le bassin, les collectes d'informations complémentaires sur une sélection de **35 tronçons de cours d'eau différents**.

Les méthodologies développées avaient pour but de :




- Permettre de **collecter pour chaque volet les données de manière concomitante** sur les 35 tronçons sélectionnés
- Pouvoir être appliquées de manière **standardisée sur des largeurs de cours d'eau très différentes** (de quelques mètres pour la Bienne amont ou sur les affluents à plusieurs dizaines de mètres sur la Bienne aval) ;
- Dresser une **cartographie précise de la variabilité de la biodiversité** des compartiments et espèces ciblés ;
- Fournir des **indicateurs de la richesse biologique et des abondances** des compartiments biologiques étudiés.

1.5 Choix des 35 tronçons d'études au sein de la trame turquoise

Les 35 tronçons d'étude ont été choisis en concertation avec le PNR Haut Jura et ses partenaires techniques afin de s'assurer de la prise en compte de l'ensemble des connaissances disponibles auprès des experts. Un travail de synthèse cartographique des données existantes a servi de base pour visualiser les principaux tronçons à enjeux.

Afin d'intégrer dans le choix des tronçons la biodiversité présente au titre des trames vertes et bleues, un travail cartographique permettant de pré-identifier les zones à enjeux au sein de la trame turquoise a été mené en couplant les données relatives aux corridors milieux aquatiques, aux trames verts et bleues et aux réservoirs biologiques (figure 10).

Recoupement trame verte et trame bleue sur le bassin versant de la Bienne

-  linéaire de trame turquoise pré-identifiée
-  corridors milieux humides
-  réservoirs biologiques

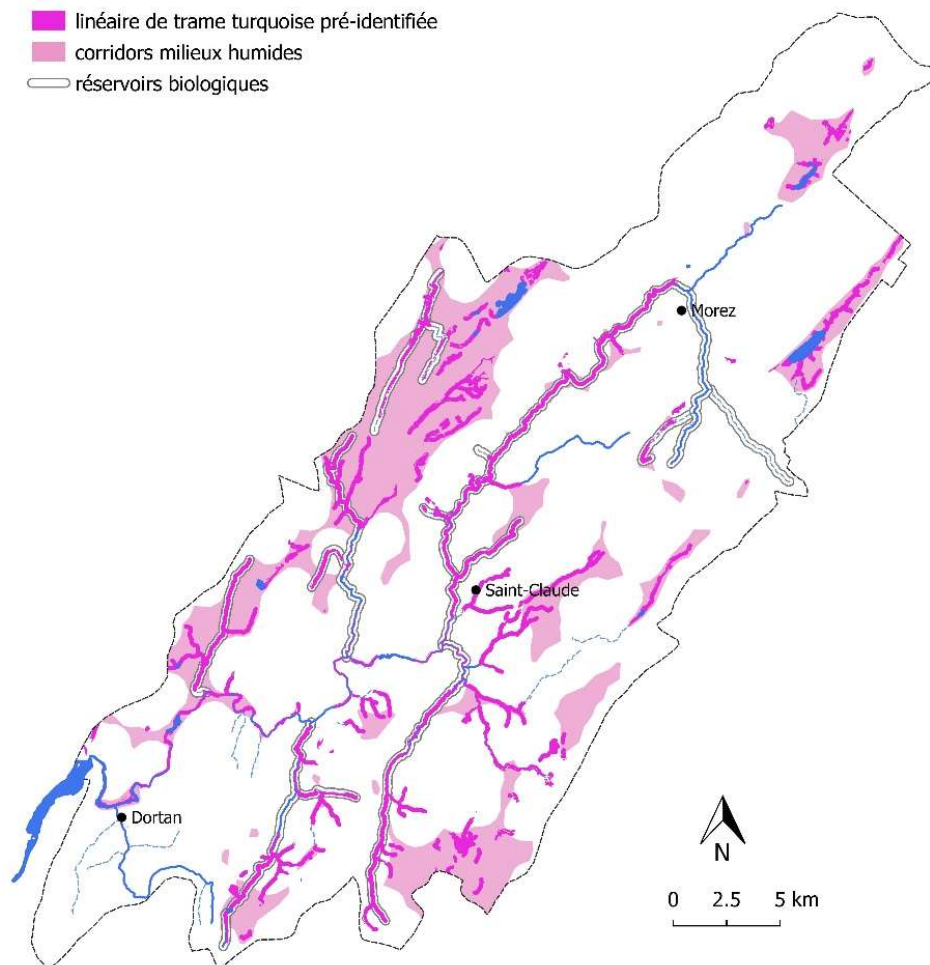


Figure 10 : Carte de pré-localisation des enjeux liés trame turquoise sur le bassin de la Bienne.

Au final, les 35 tronçons retenus intègrent les connaissances incluses dans la trame turquoise (trame bleue et trame verte), les ouvrages existants (données ROE), les travaux de restauration en cours ou en projet, les données piscicoles existantes, les avis d'experts (PNR, fédération de pêche et AAPPMA) (Figure 11). 16 tronçons se situent sur le cours principal de Bienne et 19 sur les affluents présentant des enjeux biodiversités (L'Evalude, le ruisseau de l'Abîme, le système Flumen-Tacon-Grosdar, le Lison, le Longvirv et son affluent le ruisseau de la Vulve, l'Héria et enfin le Merdanson)

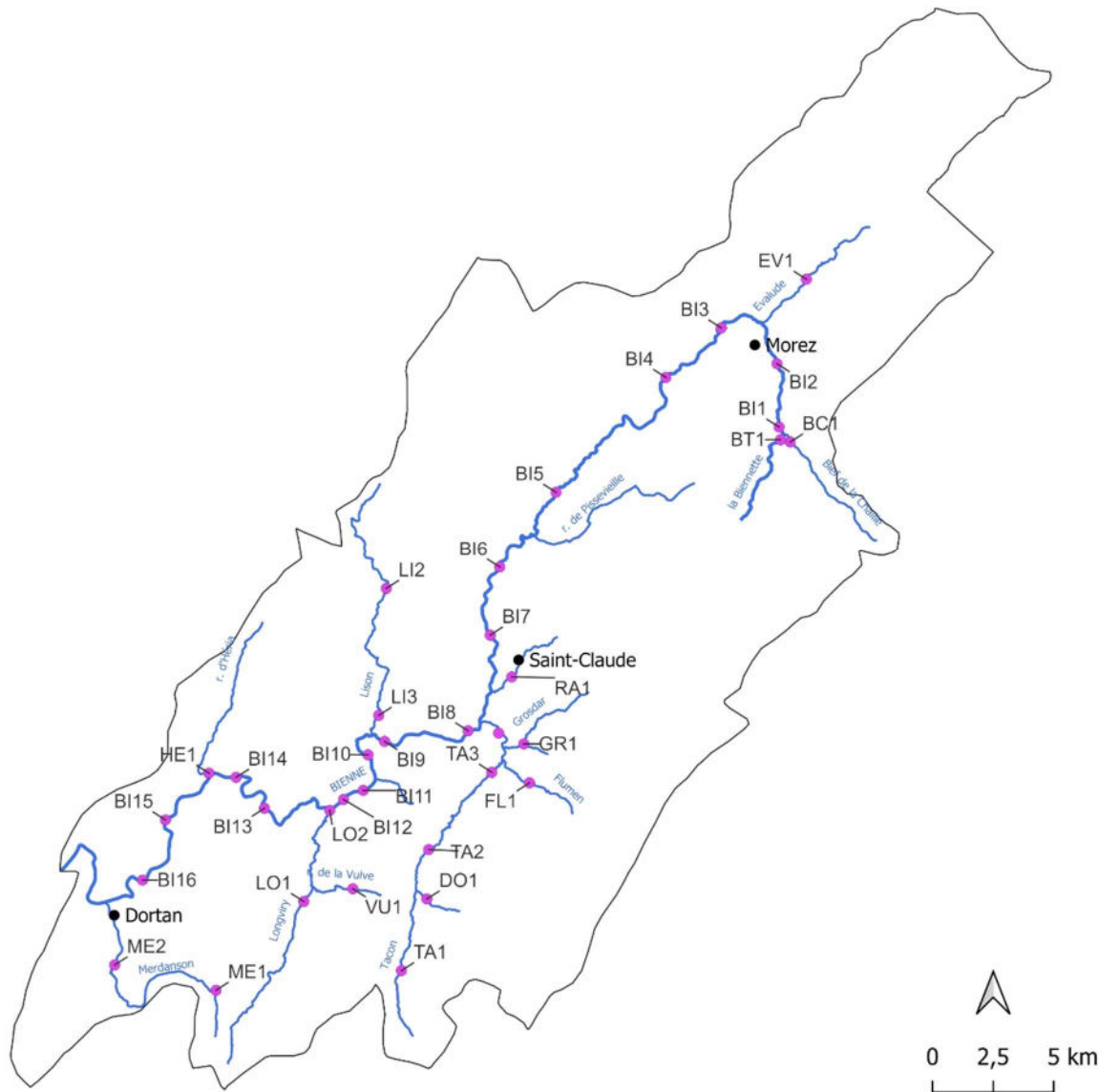


Figure 10 : Carte de localisation des 35 tronçons d'études retenus sur le bassin de la Bienne.

2. MÉTHODOLOGIE DU VOLET BIODIVERSITÉ ICHTYOLOGIQUE

Le volet sur la biodiversité ichthyologique a travaillé sur l'espèce cible truite commune (*Salmo trutta*) qui est une espèce patrimoniale présentant des enjeux écologiques et sociétaux importants. En outre, l'écologie et les exigences de cette espèce en termes de libre circulation, habitats physiques et habitats thermiques sont bien connues et sa distribution naturelle sur l'ensemble du bassin de la Bienne est pertinentes pour travailler sur la caractérisation des poches de biodiversité à l'échelle du bassin.

Le travail ayant pour but d'identifier les poches de biodiversité ichthyologique fonctionnelles pouvant servir de puits, la collecte de données s'est principalement focalisée sur deux indicateurs permettant d'obtenir des informations d'abondances relatives et de fonctionnalité : **l'abondance du stade juvénile de l'année (0+)** et **le nombre de reproducteurs efficaces (adultes géniteurs)**.

En effet, les 0+ et les reproducteurs représentent les stades les plus mobiles et les plus importants en termes de dynamique de population. Ils ont donc une importance cruciale pour la diffusion des populations et la colonisation de nouveaux milieux.

En outre, un travail plus poussé basé sur les outils de génétique des populations a permis d'obtenir des informations supplémentaires sur :

- la naturalité des individus de truite (souche native méditerranéenne versus souche introduite d'origine atlantique) ;
- la répartition de la diversité intra-spécifique sur le réseau étudié ;
- la structuration génétique et les flux de gènes observés en lien avec la présence des ouvrages.

2.1 Abondance des juvéniles 0+

Les abondances relatives des juvéniles de truite 0+ ont été étudiées sur les 35 tronçons par pêche électrique. Une approche spécifiquement adaptée aux enjeux et à la diversité des milieux rencontrés a été développée en s'inspirant de la méthode des Indices d'Abondance Truites (IAT) (Roussel et al. 2004).

La méthode a consisté à échantillonner uniquement les habitats favorables aux juvéniles 0+ (faciès de radier). Sur chaque tronçon, l'effort de pêche a représenté 40 traits d'anodes par radier et au moins deux radiers différents ont été prospectés afin de répartir l'échantillonnages sur un linéaire représentatif du tronçon étudié. Ainsi, un total de 80 à 120 traits d'anodes a été réalisé sur chaque tronçon. Un trait d'anode représente environ 2.5 à 3 mètres de linéaire (figures 11 et 12).

La totalité des 35 tronçons a pu être pêchée à l'électricité dans un délai suffisamment restreint pour être comparable, du 6 au 21 juillet 2022 soit 11 jours effectifs par une équipe de 5 personnes. Le matériel de pêche électrique utilisé était un moteur EFKO portatif FEG 1700 (1700W).

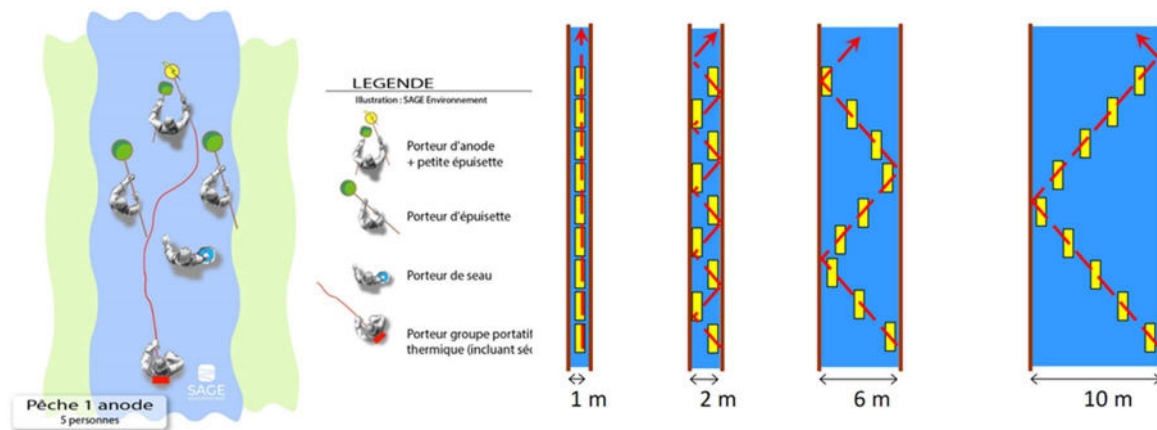


Figure 11 : schéma de principe présentant le positionnement de l'équipe de pêche et la localisation des traits d'anode (jaune) selon la largeur du cours d'eau (Source :SAGE Environnement).



Figure 12 : photos illustrant l'action de pêche sur un radier favorable aux 0+ et l'installation de la biométrie en « mode mobile » en berge (Source :SCIMABIO Interface).

Le stade 0+ est un indicateur particulièrement pertinent pour les objectifs de notre projet :

- les juvéniles jouent un rôle majeur sur l'ensemble de la dynamique des populations et notamment en termes de diffusion pour coloniser de nouveaux habitats favorables ;
- il informe sur l'état du recrutement naturel et donc sur la capacité du milieu à satisfaire la fonction de reproduction ;
- il s'agit du stade montrant le plus de variabilité d'abondance en raison de sa sensibilité particulière à la qualité du milieu et du rôle intégrateur qu'il joue au cours des 6 premiers mois de vie ;

2.2 Nombre de géniteurs efficaces

Le **nombre de géniteurs efficaces** est un indicateur issu des outils de génétique des populations qui s'est développé progressivement en suivant les progrès des méthodes de biologie moléculaire et de statistique.

Il est largement utilisé en biologie de la conservation pour étudier la viabilité des populations car il intègre des paramètres de biologie évolutive (Araki et al. 2007), informe sur la capacité de résilience

des populations (Frankham 2005, Oserov et al. 2014) et peut être utile comme indice précoce de perturbation (Oserov et al. 2014).

Des études récentes ont permis de préciser les méthodes à appliquer pour une utilisation plus opérationnelle sur les salmonidés (Ackerman et al. 2017, Lepais 2017, Bacles et al. 2018).

Le principe consiste à estimer, grâce à une analyse génétique des 0+, la quantité de géniteurs (appelée géniteurs efficaces) qui est à l'origine de l'échantillon étudiée. Elle apporte ainsi des informations à la fois quantitative (nombre d'adultes qui ont eu une descendance viable) et qualitative sur la fonctionnalité de la population.

Sur chaque tronçon, des prélèvements individualisés de morceaux de nageoires pelviennes ont été réalisés en recherchant un objectif de 50 individus échantillonnés par tronçon. Les échantillons ont été prélevés lors de la biométrie au moment des pêches électriques d'abondance et stockés dans des tubes eppendorf rempli d'éthanol à 96°.

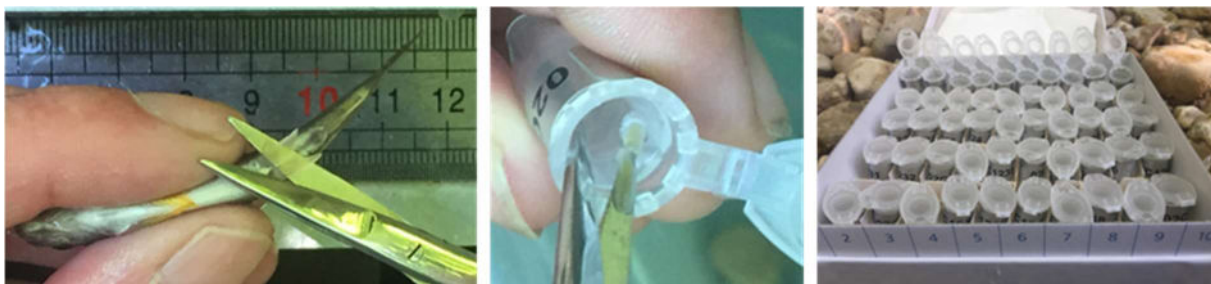


Figure 13 : photos illustrant le prélèvement d'un morceau de nageoire pelvienne sur un 0+ et son stockage en tube eppendorf (Source : SCIMABIO Interface).

Au total 1630 juvéniles de truite 0+ ont pu être échantillonnés.

L'ADN de chaque échantillon a été extrait puis chaque individu a été génotypé au niveau de 192 marqueurs Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs ; Saint-Pé et al. 2019).

A partir des génotypages individuels, le nombre de reproducteurs efficaces (Nb) c'est-à-dire qui ont effectivement participé à la reproduction de l'année a été estimé sur chaque tronçon. L'estimation du nombre de reproducteurs efficaces et son intervalle de confiance à 95% a été réalisée à partir du logiciel Colony (Jones et Wang, 2010), selon la méthode de reconstitution génétique des fratries au sein de l'échantillon de juvéniles de l'année proposé par Lepais (2017).

2.3 Recherche de truites natives Méditerranéennes

Les marqueurs SNPs sont des marqueurs génétiques dont la variation concerne un seul nucléotide, ils sont bi-alléliques, c'est-à-dire que pour un SNP donné, un individu peut avoir deux allèles. Comme tous marqueurs génétiques pouvant varier d'un individu à l'autre, ils permettent de mesurer diverses métriques génétiques caractéristiques de la population, comme la diversité génétique au sein d'un groupe d'individus, la différenciation entre populations etc...

Parmi ce jeu de SNPs, **sept marqueurs diagnostiques** (Str541INRA, OMM1105, OMM1154, OMM1164, OMM1443, OMM1172-indel, Str591INRA) ont été utilisés pour évaluer l'origine génétique des individus et des populations (Guyomard, données non publiées). Ces marqueurs sont dits diagnostiques car la présence d'un nucléotide peut être rattachés sans ambiguïtés à la lignée atlantique domestique (non native) ou à la lignée méditerranéenne (native) (tableau 1). Par exemple, pour le marqueur OMM1105, le nucléotide « G » correspond à la lignée génétique atlantique, alors que le nucléotide « T » correspond à la lignée génétique méditerranéenne.

Marqueur	Allèle ATL	Allèle MED
Str541INRA	-	T
Str591INRA	T	C
OMM1172-indel	TCCCTCCTCCTCATGCTTTCTTCTCCTCTTATTCTATCTCTCTC	-
OMM1105	G	T
OMM1154	G	T
OMM1164	C	A
OMM1443	C	T

Tableau 1 : Caractéristiques des marqueurs SNP diagnostique utilisés pour discriminer les allèles issus de la lignée native méditerranéenne et ceux issus de la lignée introduite atlantique domestique. (Guyomard, données non publiées).

Pour chaque tronçon étudié, le **pourcentage d'allèles atlantiques** dans l'échantillon a été calculé comme suit :

$$\% \text{ ATL} = \frac{\text{Nb d'allèles atlantiques observés à chaque marqueur}}{\text{Nb total d'allèles observés dans l'échantillon}} \times 100$$

A partir des taux d'allèles ATL, les tronçons ont été catégorisés en 5 statuts comme suit :

- ≤ 10% : population MED native pure ou quasi-pure
- 11-25% : population faiblement introgressée
- 26-50% : population introgressée
- 51-99% : population fortement introgressée
- 100% : population ATL d'origine domestique pure

Si des individus purs ATL sont présents dans les échantillons et que ces échantillons présentent un déséquilibre Hardy-Weinberg, **le taux d'introgression dans la population est recalculé** en retirant les individus purs ATL de l'échantillon.

Le génotype de chaque individu a ensuite été caractérisé par un **indice d'hybridation** compris entre 0 et 1 calculé à partir du nombre d'allèles atlantiques observé sur les 7 marqueurs. Ainsi par exemple, l'indice 0 correspond à un individu méditerranéen pur alors que l'indice 1 correspond à un individu atlantique domestique pur. Cet indice permet de renseigner sur le degré d'hybridation des différents individus au sein du tronçon étudié (figure 14).

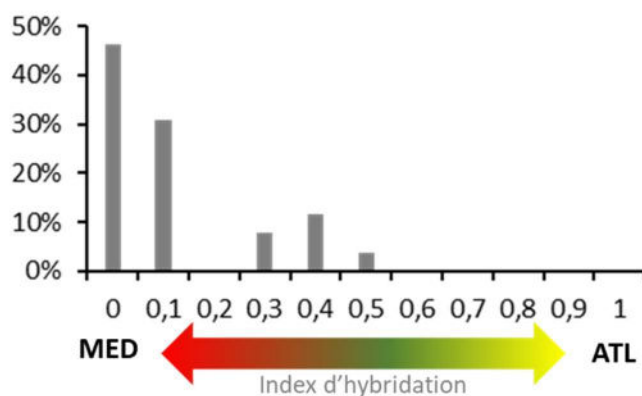


Figure 14 : Exemple de répartition des index d'hybridation individuels au sein d'une population avec purs MED=0, purs ATL = 1 et les individus présentant divers degrés d'hybridation (index 0,1 à 0,9).

2.4 Diversité et indicateurs génétiques divers

Les déviations par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg et les déséquilibres de liaisons entre locus ont été recherchés sur chaque tronçon à l'aide du logiciel GENEPOP (Rousset, 2008).

La diversité génétique au sein de chaque échantillon a été étudiée à l'aide des paramètres suivants, en utilisant le Package R « adegenet » (Jombart et al. 2008) :

- **La richesse allélique (Ar)** qui correspond au nombre total d'allèles divisé par le nombre de loci ;
- **L'hétérozygotie attendue (Hs) et observée (Ho)** qui indique la proportion d'individus hétérozygotes à laquelle on s'attend dans une population panmictique (He) et observée dans l'échantillon (Ho) ;
- **L'indice de fixation Fis** (Wright, 1969) qui varie de -1 à +1 et renseigne sur le déficit en hétérozygote dans un échantillon, en comparant l'hétérozygotie attendue (que l'on aurait dans le cas d'une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg) et l'hétérozygotie observée. Un Fis de 0 indique une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg, une valeur positive traduit un déficit en hétérozygotes alors qu'une valeur négative indique un excès en hétérozygotes.

La possibilité d'une récente réduction brutale de la population (sous 3 à 4 générations) traduisant une forte mortalité a été recherchée à l'aide du logiciel BOTTLENECK 1.2. (Piry et al., 1999) en utilisant le modèle IAM (infinite alleles model).

2.5 Structuration génétique et flux de gènes en lien avec les ouvrages

La différenciation génétique entre tronçons et la structuration génétique au sein du bassin a été étudiée par 3 approches :

- Une analyse discriminante sur composantes principales (**DAPC**, Jombart et al. 2010) qui permet de visualiser comment les populations peuvent être séparées selon les génotypes : elle représente les populations sur des axes le long desquels la variance interpopulation est la plus grande et la variance intrapopulation est la plus faible.
- Les distances génétiques (**Dc**) de Cavalli-Sforza et Edwards (1967) calculées pour chaque pair d'échantillons ont été utilisées pour construire un dendrogramme (arbre phylogénique). Pour ce faire, nous avons utilisé le package R « poppr » pour calculer les fréquences alléliques puis générer les Dc et les dendrogrammes. La robustesse des branches a été testée par bootstrap en réalisant 1000 répliquats, et le dendrogramme final a aussi été généré par le package «poppr».
- La structure génétique a été étudiée par une méthode dite de « clustering » avec le logiciel STRUCTURE v2.3.4 (Prichard et al. 2000). Cette méthode regroupe les individus en différents groupes génétiques homogènes (appelés clusters) sur la base de leur génotype sans connaître leur appartenance à l'échantillon d'origine. L'analyse a consisté à rechercher le nombre le plus probable de clusters selon la procédure décrite par Evanno et al. (2005) avec l'utilitaire STRUCTURE HARVESTER (Earl et vonHoldt, 2012).

Une première analyse large échelle a été conduite en intégrant les 35 tronçons pour renseigner sur les grands facteurs qui structurent la diversité génétique au sein de l'ensemble du bassin.

Ensuite, des recherches plus ciblées sur certains sous-bassins ont été effectuées pour étudier plus finement les flux de gènes entre plusieurs tronçons de rivières en lien avec la présence des ouvrages sur le bassin.

Les études de structuration par DAPC et STRUCTURE ont été conduites sous la forme d'analyses hiérarchiques c'est-à-dire en retirant progressivement du jeu de données le ou les échantillons présentant le plus de divergences génétiques afin de pouvoir mettre en évidence des sous-structurations plus fines.

3. RÉSULTATS DU VOLET BIODIVERSITÉ ICTHYOLOGIQUE

Dans la suite du texte, pour faciliter la visualisation des résultats sur l'ensemble des tronçons étudiés et pour permettre une meilleure interprétation linéarisée des informations, le réseau hydrographique a été schématisé sous la forme d'un plan rectiligne (figure 15).

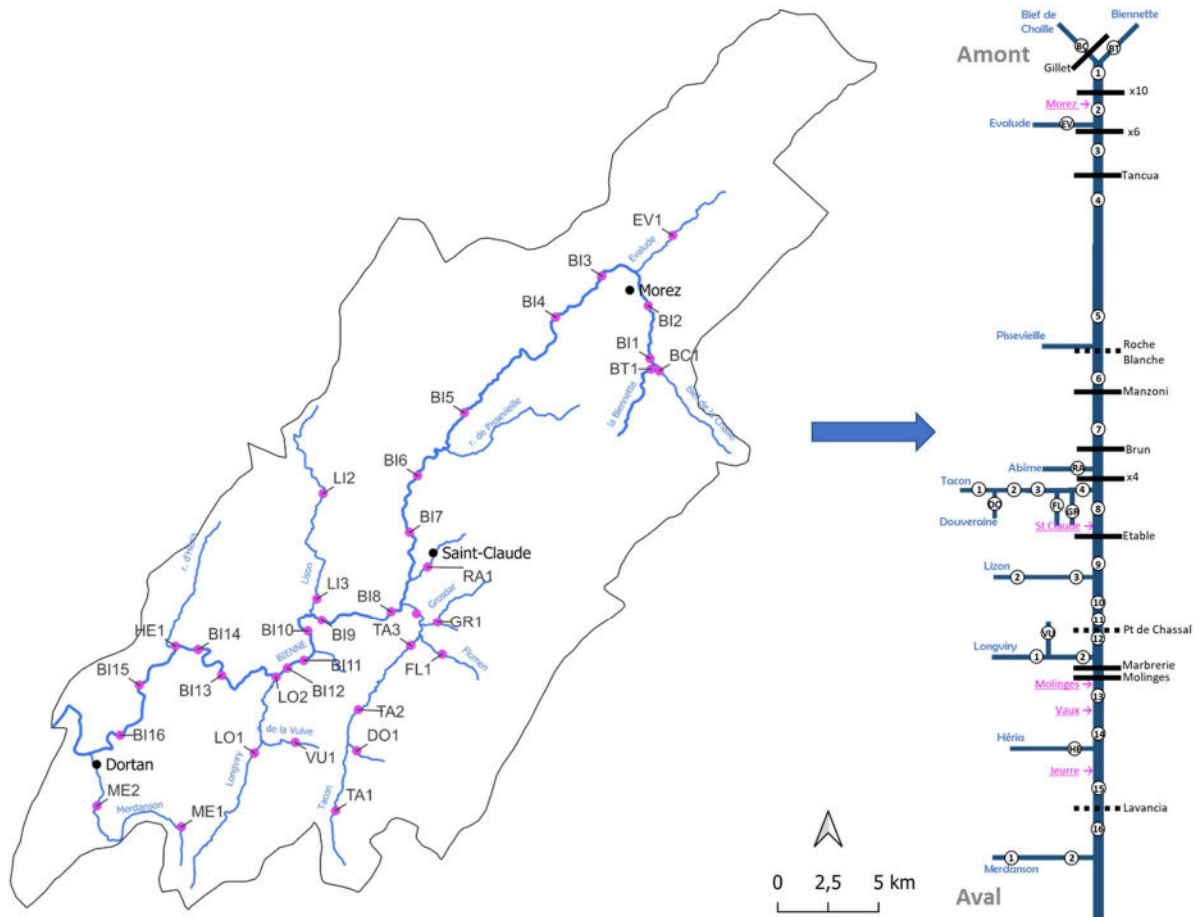


Figure 15 : Schématisation du réseau hydrographique de la Bienne pour faciliter la présentation des résultats.

3.1 Une importante population de truites natives méditerranéennes

Résultats à retenir :

- ➊ Présence d'une population native méditerranéenne (MED) majeure sur 3/4 du cours principal (environ 49 km sur 64 km étudiés).
- ➋ Cette population native colonise également l'aval des affluents accessibles (Héria, Longviry, Tacon, Grosdar).
- ➌ Par contre, le linéaire amont de la Bienne et les affluents non connectifs à la Bienne sont colonisés par des populations fortement introgressées composées majoritairement d'individus non natifs d'origine atlantique (ATL) issus des introductions.
- ➍ Les repeuplements massifs réalisés dans le passé avec des truites non natives ATL non pas laissés une grosse empreinte génétique sur la population MED du cours principal de la Bienne.
- ➎ La population MED identifiée reste encore actuellement très préservée avec un taux de gènes natifs et un nombre de poissons purs MED très élevés ce qui suggère les flux de gènes ATL par dévalaison d'individus ATL de l'amont de la Bienne et des affluents restent faibles.

Un enjeu de conservation prioritaire :

La population native MED de la Bienne représente (avec celle de l'Ain) une des plus importantes et des plus pures populations natives identifiées aujourd'hui sur le bassin du Rhône, ce qui représente un patrimoine singulier avec un enjeu fort de conservation.

La biodiversité ichtyologique représentée par cette population native est unique et doit être conservée par des actions fortes pour garantir sa résilience et sa diffusion sur le bassin.

La diversité intra-spécifique qui la compose est unique car elle intègre des processus de biologie évolutive qui confère à la population une capacité d'adaptation lui permettant de se maintenir face aux conditions changeantes du milieu (hydrologie, température), aux pressions (pollutions, maladies, infections), et un potentiel de résistance face aux flux de gènes ATL.

Tout d'abord les taux d'introgression (pourcentage d'allèles ATL non natifs dans l'échantillon) sont faibles (<25%) sur les 12 tronçons les plus en aval de la Bienne (Bi5 à Bi16) soit entre Roche Blanche en amont et Coiselet en aval et sur l'aval des 3 affluents en connexion avec la Bienne sur ce linéaire à savoir le Tacon, le Longviry et l'Heria (figure 16).

En outre, les taux d'introgression sont également faibles sur plusieurs tronçons du système Tacon, comme sur le Grosdar, le Flumen, la Douveraine et le Tacon jusqu'au tronçon TA3 (lieu-dit Le Maréchet) (figure 16).

Par contre, le linéaire amont de la Bienne à partir du tronçon Bi4 (lieu-dit Lézat) ainsi que les autres tronçons situés sur les affluents abritent des populations de truites fortement introgressées par les gènes non-natifs ATL introduits par les repeuplements passés (figure 16).

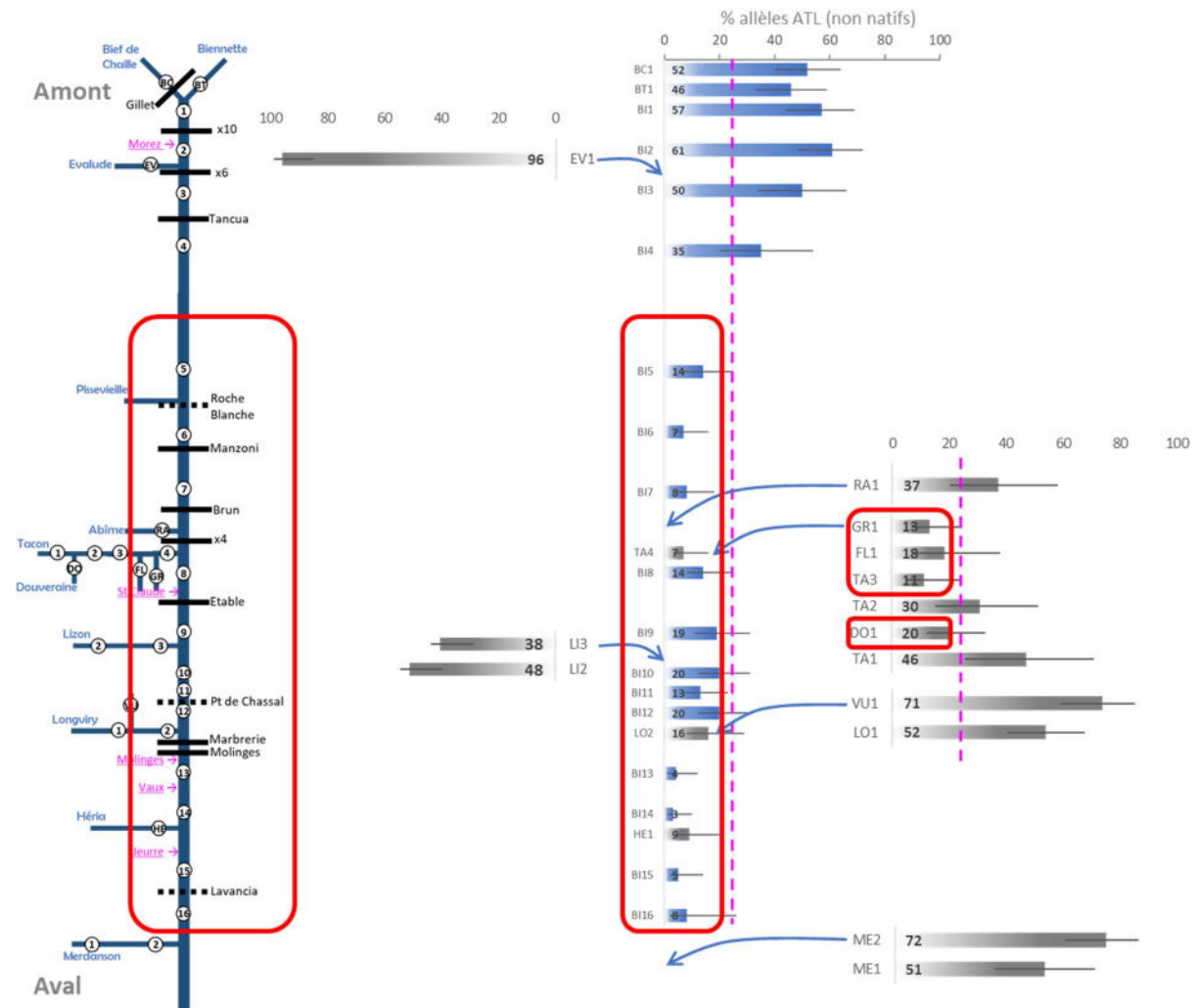


Figure 16 : Taux d'allèles ATL obtenus sur les 35 tronçons étudiés. En bleu, les résultats sur la Bienne et en gris sur les affluents. Les encadrés rouges délimitent les tronçons abritant des populations MED natifs d'intérêt.

Les indices d'hybridation individuels confirment la répartition des populations natives décrite précédemment et montrent le niveau de naturalité exceptionnel de la population MED identifiée avec sur plusieurs tronçons des taux très élevés de poissons purs MED ou très faiblement hybridés (<10%) (figure 17).

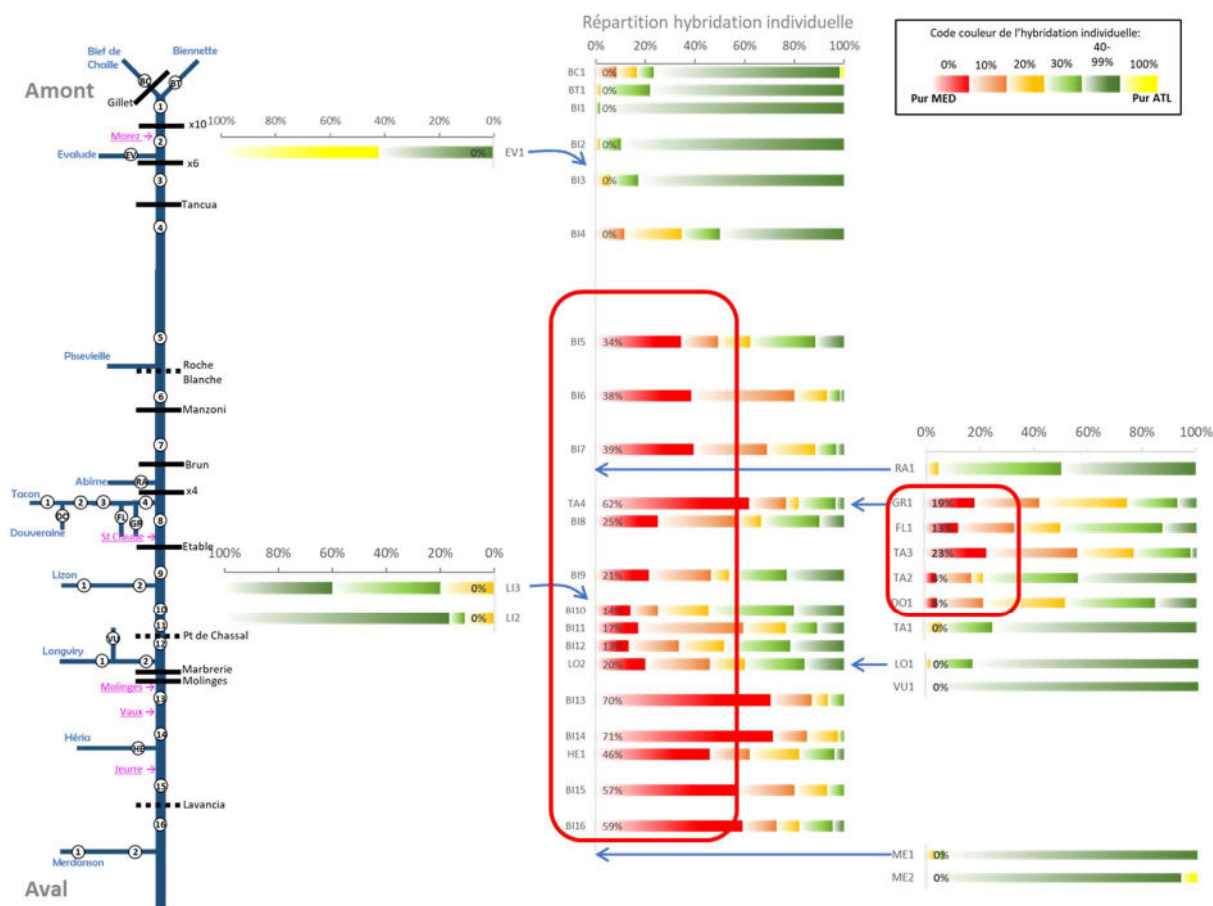


Figure 17 : Répartition des indices d'hybridation individuels sur les 35 tronçons étudiés. Les encadrés rouges délimitent les tronçons abritant encore des individus purs natifs MED.

La linéarisation des résultats met en évidence la présence de :

- ➊ Nombreuses « Poches » de diffusion de biodiversité truite native majoritairement réparties sur le cours de la Bienne et le système du Tacon avec un total de 12 secteurs sur la Bienne et 7 sur des affluents dont 8 abritent des populations considérées comme « pures MED » (figure 18).
- ➋ Plusieurs « Poches » de diffusion de truite non native principalement situées sur la Bienne amont (6 tronçons) et les affluents (10 tronçons) qui continuent à représenter un risque de flux de gènes non natifs ATL pouvant altérer la biodiversité native MED (figure 18).

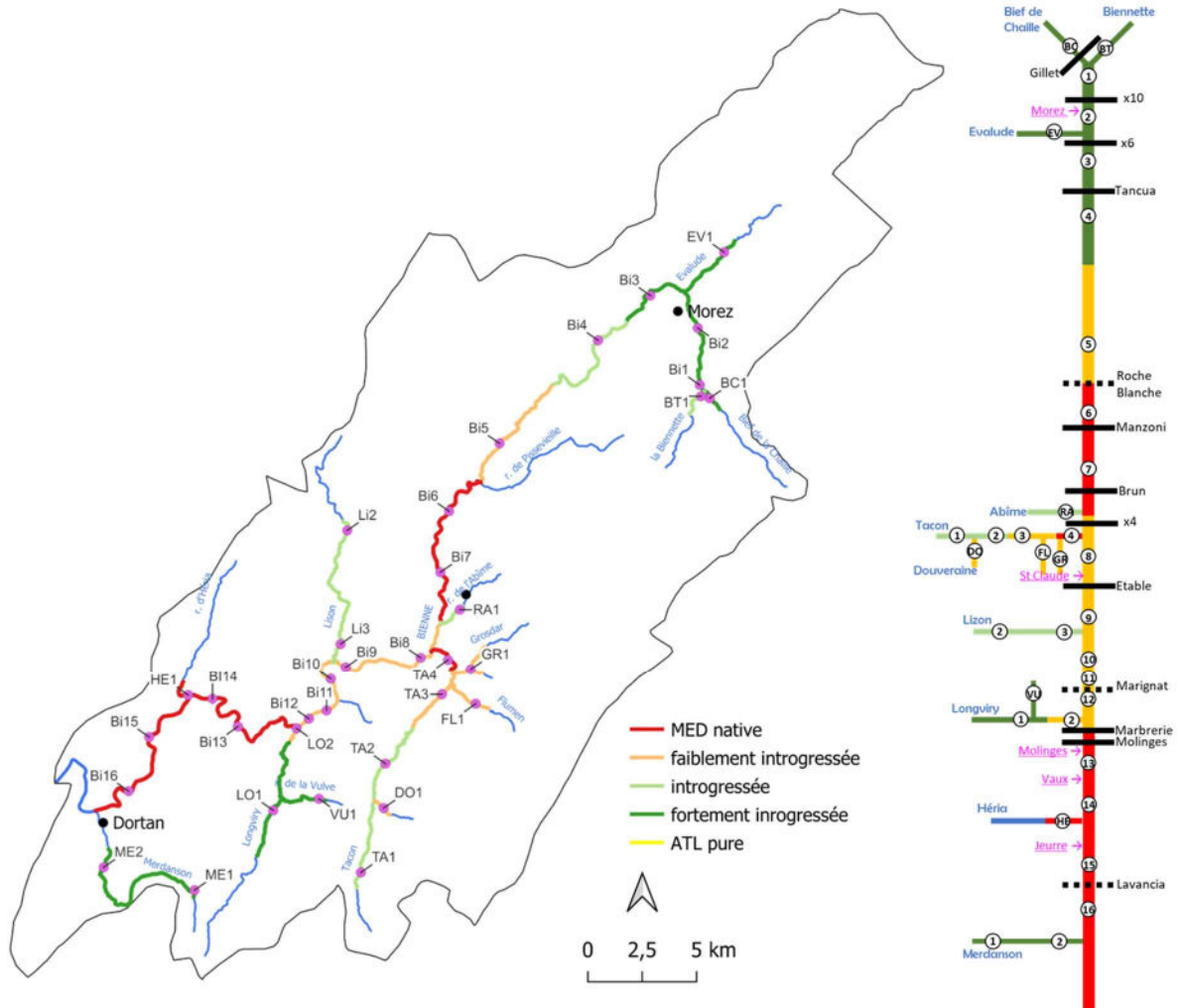


Figure 18 : Linéarisation des résultats d'introgession et d'hybridation sur le réseau étudié permettant d'identifier les tronçons représentant des poches de diffusion de la biodiversité truite native.

3.2 Des « hotspots » de recrutement en 0+ et d'autres secteurs en déficit

Résultats à retenir :

- Le recrutement en 0+ sur les 35 tronçons est très variable puisque les abondances en juvéniles 0+ peuvent varier d'un facteur 1 à 47.
- On identifie des tronçons à fort recrutement qui représentent un potentiel de diffusion intéressant principalement sur la Bienne et l'aval des affluents connectifs : Heria, Longviry, Tacon.
- Sur tous les autres affluents, les recrutements en 0+ sont faibles à très faibles ce qui limite leur potentiel de diffusion.
- Les tronçons étudiés sur le secteur Chassal-TCC Etable montrent tous un déficit de recrutement en 0+ par rapport aux autres tronçons de la Bienne.

Enjeux de conservation prioritaires :

Les tronçons abritant des populations MED pures ou quasi-pures et présentant également des forts recrutements en 0+ doivent être conservés pour leur rôle de diffusion de la biodiversité native sur le bassin versant.

Une attention particulière doit être portée sur un secteur atypique localisé sur la Bienne amont à Morez abritant une population ATL non native avec un fort recrutement en 0+ qui peut représenter une potentielle source de diffusion de gènes non natifs sur le reste de la Bienne.

Au total, sur les 35 tronçons, il a été réalisé 2760 traits d'anode qui ont permis de capturer 3286 juvéniles 0+ dans une gamme de taille allant de 20 à 109 mm (tableau 2).

Code	Tronçon/cours d'eau	classe de taille en mm								
		20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109
DO1	Douvraïne	3	48	75	23					
LI2	Lison Amt		4	4						
RA1	Rui Abime		1	13	7	1				
FL1	Flumen		4	10	10					
GR1	Grosdar		4	7	48	1				
ME1	Merdanson Amt			8	14	5				
VU1	Vulvaz		5	42	72	11	2			
TA1	Tacon Amt				6					
LO1	Longviry Amt			15	85	31	1			
LO2	Longviry Avl			12	124	90	22	1		
BC1	Bief de Chailles			7	27	41	1			
HE1	Héria Avl			5	81	107	8			
BI8	Bienne St Claude Avl			1	42	79	7			
BT1	Biennette				10	38	7			
TA2	Tacon Médian			1	8	14				
BI2	Bienne Morez		2	15	60	172	122	4		
BI1	Bienne Amt Morez				12	51	20			
BI13	Bienne Vaux Amt				27	76	32	4		
ME2	Merdanson Avl			4	13	46	33	1	1	
TA4	Tacon Avl				15	152	145	30	4	
EV1	Evalude			4	12	13	13	3		
BI3	Bienne Avl Morez			1	11	16	35	3		
BI5	Bienne Gorges			1	10	17	35	14		
BI6	Bienne Champs Bienne			1	2	25	78	17		
BI11	Bienne Chassal Amt				5	25	30	4		
BI14	Bienne Vaux Avl				1	29	60	9		
BI7	Bienne Amt St Claude				1	25	36	15		
BI9	Bienne TCC Amt				4	20	26	5		
BI12	Bienne Chassal Avl					28	36	15	1	
BI16	Bienne DiLena					7	11	4		
BI10	Bienne TCC Avl				10	11	31	14	3	
TA3	Tacon Maréchet					7	29	10	2	
BI15	Bienne Amt Lavancia					11	55	45	5	1
BI4	Bienne Amt Lézat			5	4	2	5			
LI3	Lison Avl				2		3			

Tableau 2 : Répartition des juvéniles de truite 0+ capturés par classe de taille pour chacun des 35 tronçons étudiés. En rouge, les 3 tronçons montrant des effectifs très faibles.

Les résultats d'abondances en 0+ sont très variables sur les 35 secteurs étudiés et montrent des valeurs allant de 1 à 47 individus par 10 traits d'anode (figure 19 et 20). Les distributions d'abondances absolues obtenues sur les 35 tronçons ont été utilisées pour définir des classes d'abondance relative afin de comparer les résultats par rapport à un standard sur l'ensemble du bassin (figure 19).

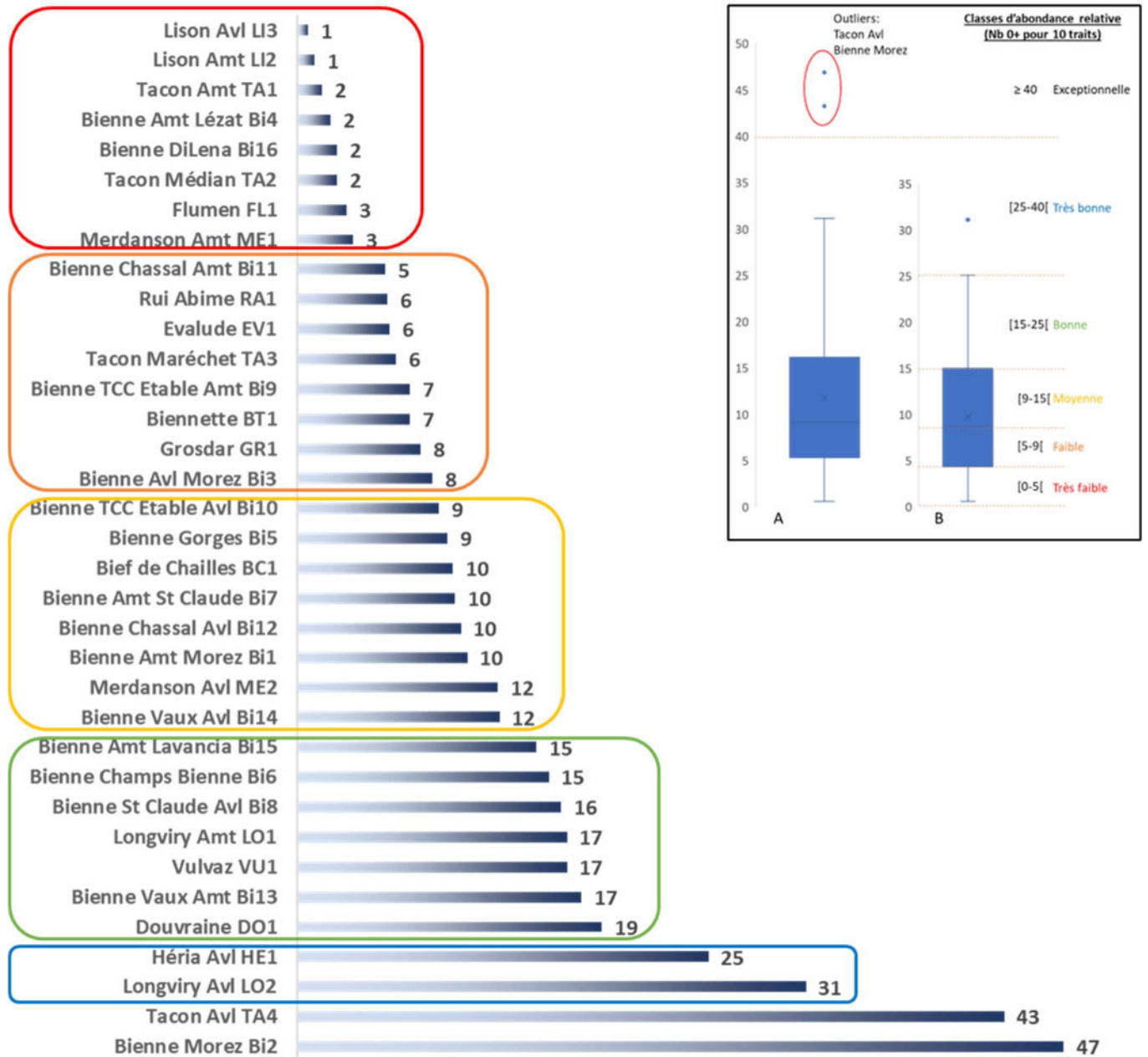


Figure 19 : Abondances de 0+ en nombre d'individus par 10 traits d'anodes rangées par ordre croissant sur les 35 tronçons étudiés et classées par classes d'abondance relative. En encadré, les box-plot de répartition des abondances sur les 35 tronçons (A) et après retrait des deux outliers (B) qui ont permis de définir les classes d'abondance relative.

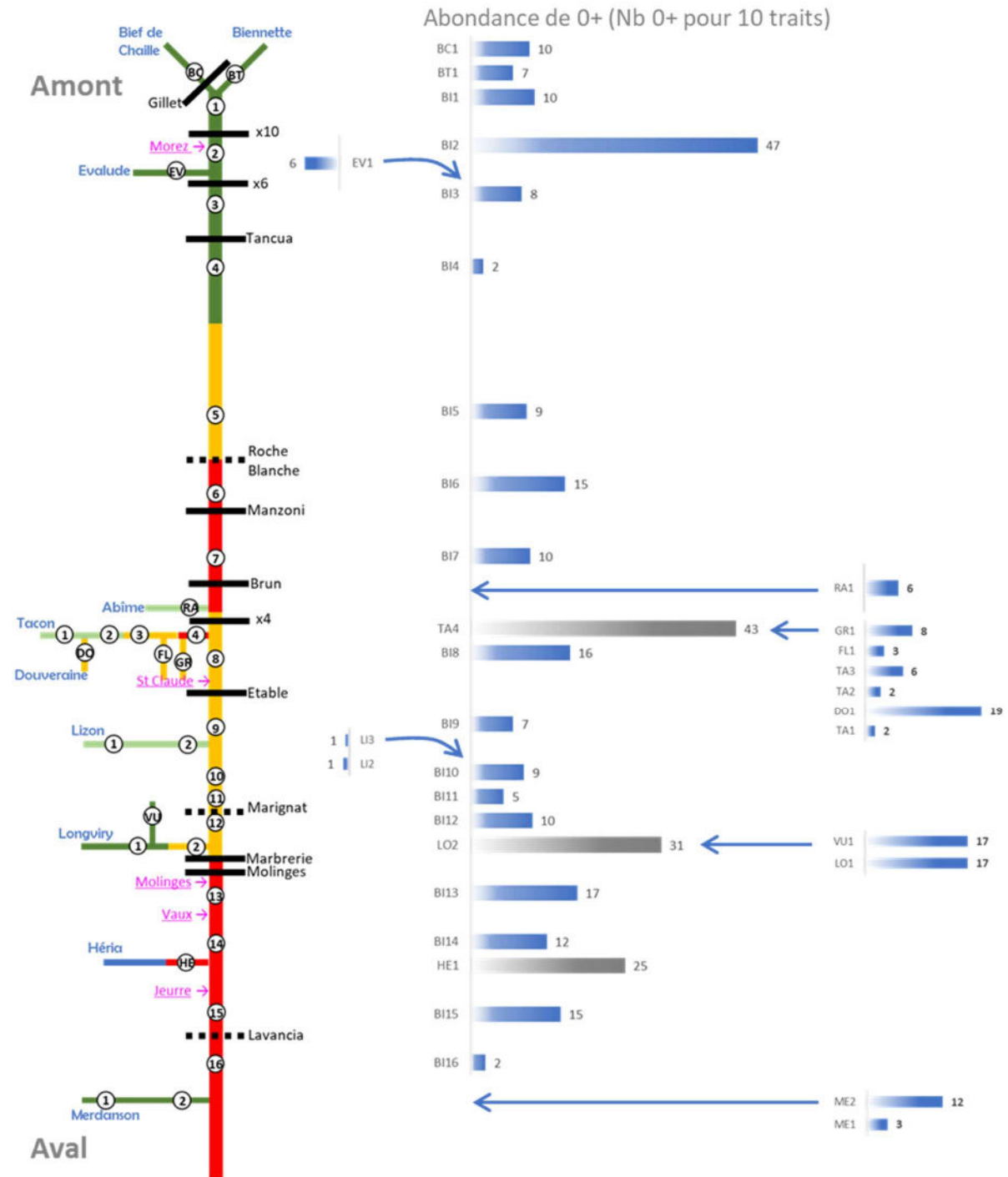


Figure 20 : Répartition spatiale des abondances de 0+ (en nombre d'individus par 10 traits d'anodes) obtenues sur les 35 tronçons en lien avec la linéarisation des populations natives et non natives. En bleu, les résultats sur la Bienne et en gris sur les affluents.

Par rapport aux objectifs du projet d'identifier les poches de diffusion de la biodiversité et les facteurs de blocage de cette diffusion, la diversité des situations rencontrées peut être regroupée en 3 principales catégories (figure 21) :

- Les secteurs abritant des populations ATL non natives et une abondance élevée en 0+ qui représentent des sources de diffusion d'une biodiversité non-native pouvant réduire la capacité de résilience de la biodiversité native sur le bassin. La zone principale identifiée se situe sur la Bienne à l'amont de Morez. Puis deux zones sur des affluents ont été identifiées, sur le Longvirv amont et son affluent le ruisseau de la Vulve et sur l'aval du Merdanson.

- Les secteurs abritant des populations MED natives et une abondance élevée en 0+ qui représentent des poches de diffusion potentielles d'individus pouvant coloniser le reste du bassin. Deux grandes zones ont été identifiées sur le cours principal de la Bienne : de Roche Blanche au barrage d'Etable incluant la partie aval du Tacon et le secteur allant de Marignat à Jeurre incluant l'aval du Longviry et de l'Heria. Et enfin, une zone isolée sur le Douveraine, affluent du Tacon amont.
- Les secteurs abritant des populations MED natives et une faible abondance en 0+ qui présente une biodiversité ichtyologique importante mais une capacité de diffusion faible qu'il convient de restaurer. Trois zones ont été identifiées : le système Tacon-Grosdar-Flumen, le secteur de la Bienne entre le barrage d'Etable et Chassal (seuil de Marignat) et le secteur de la Bienne en aval du barrage de Lavancia.

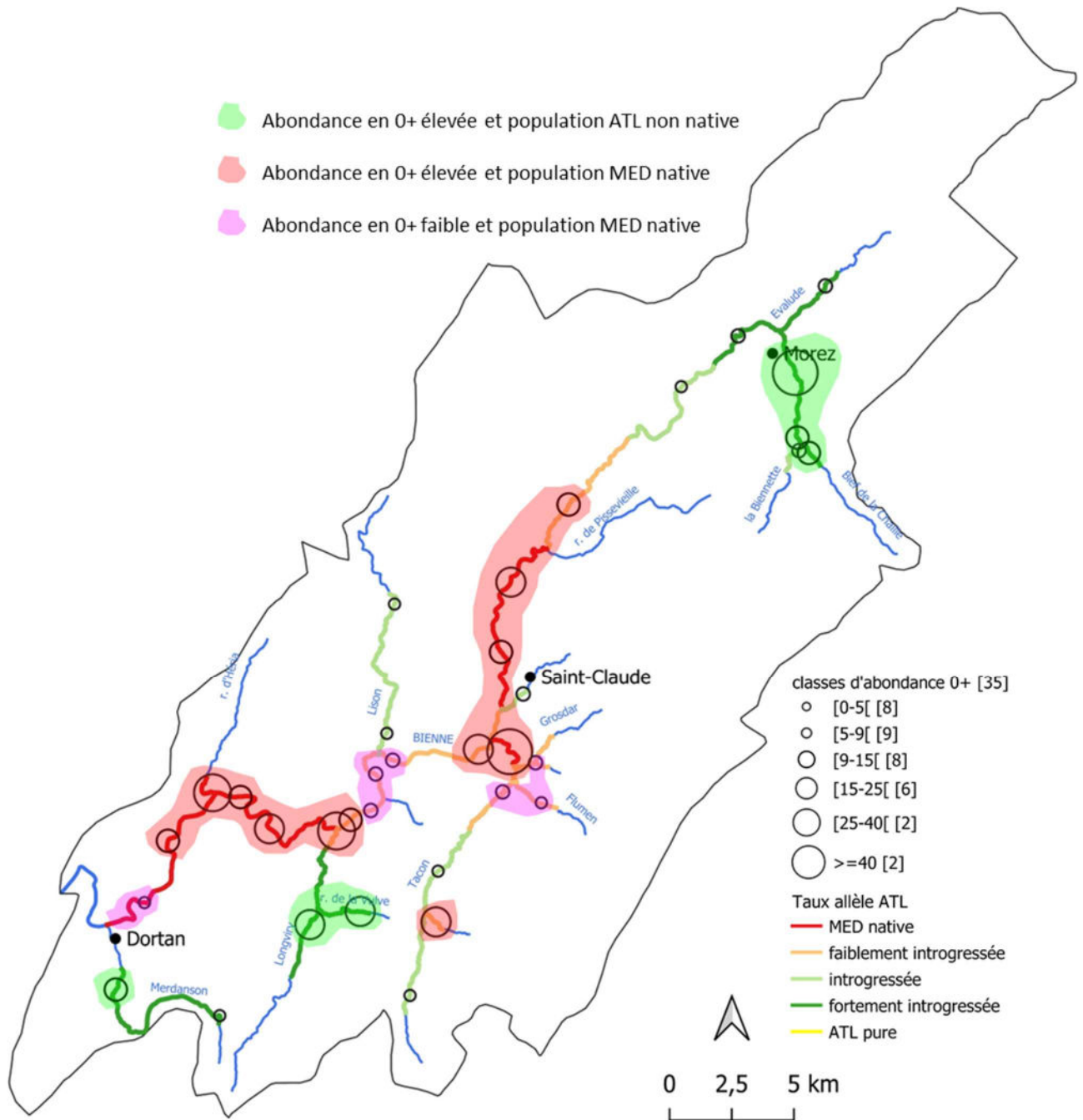


Figure 21 : Abondances de 0+ (classe de nombres d'individus par 10 traits d'anodes) obtenues sur les 35 tronçons en lien avec la linéarisation des populations natives et non natives. Localisation des poches de diffusion des truites natives MED (en rouge), des truites ATL non-native (en vert) et des populations MED présentant un déficit de recrutement en 0+ (violet).

3.3 Une viabilité des populations très variable sur le bassin entre la Bienne et les affluents

Résultats à retenir :

- Les nombres de géniteurs efficaces (Nb) estimés sont très variables sur les 35 tronçons étudiés montrant une forte variabilité de la viabilité des populations sur le bassin.
- La majorité des populations ATL sur les affluents et la Bienne amont montre une viabilité critique à médiocre.
- A contrario, les populations natives MED de la Bienne montrent majoritairement une viabilité bonne à correcte.
- Sur le cours principal de la Bienne, deux tronçons abritant des populations natives MED présentent un faible nombre de géniteurs efficaces : le tronçon Bi6 entre Roche Blanche et le barrage Manzoni et le tronçon Bi16 en aval du barrage de Lavancia.
- Sur les affluents, trois tronçons abritant des populations natives MED présentent un faible nombre de géniteurs efficaces : le Tacon à l'aval du pré St-Sauveur (TA4), le Longviry aval (LO2) et l'Héria aval (HE1).

Enjeux de conservation prioritaires :

Les résultats convergent vers la nécessité de prioriser la conservation des populations natives MED qui montrent globalement des nombres de géniteurs efficaces plus élevés que les populations non natives ATL et donc une meilleure viabilité sur le long terme. Ce critère de fonctionnalité permet de maintenir une capacité de résilience de ces populations à l'échelle du bassin.

Au total 1630 truites 0+ ont été échantillonnées et analysées génétiquement. Seuls 3 tronçons ont présenté des effectifs trop faibles pour pouvoir donner une estimation fiable du nombre de géniteurs efficaces (figure 22).

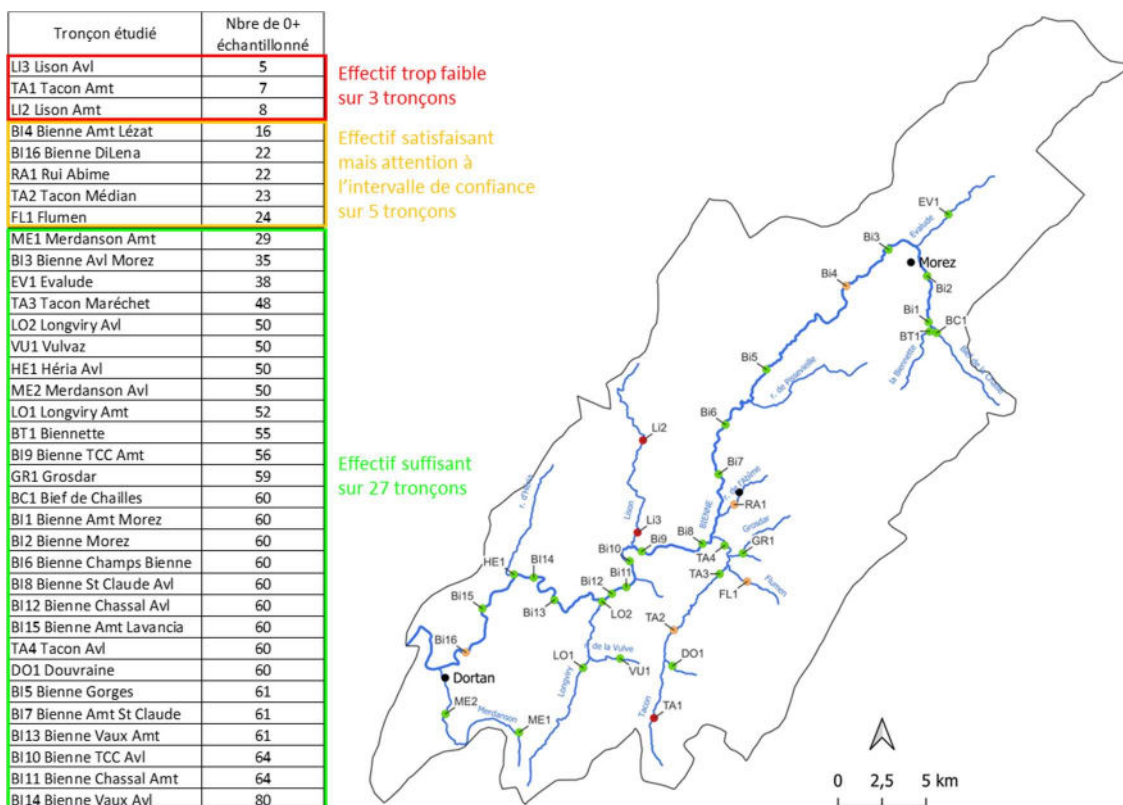


Figure 22 : Répartition par tronçon des effectifs de 0+ échantillonnés et analysés génétiquement pour estimer le nombre de géniteurs efficaces (Nb).

La majorité des populations ATL situées sur les affluents et sur la Bienne amont montre des valeurs estimées de Nb critiques à médiocres (figure 23). Seuls les tronçons Bi3, Bi4 sur la Bienne amont et ME2 sur le Merdanson aval dérogent à cette règle.

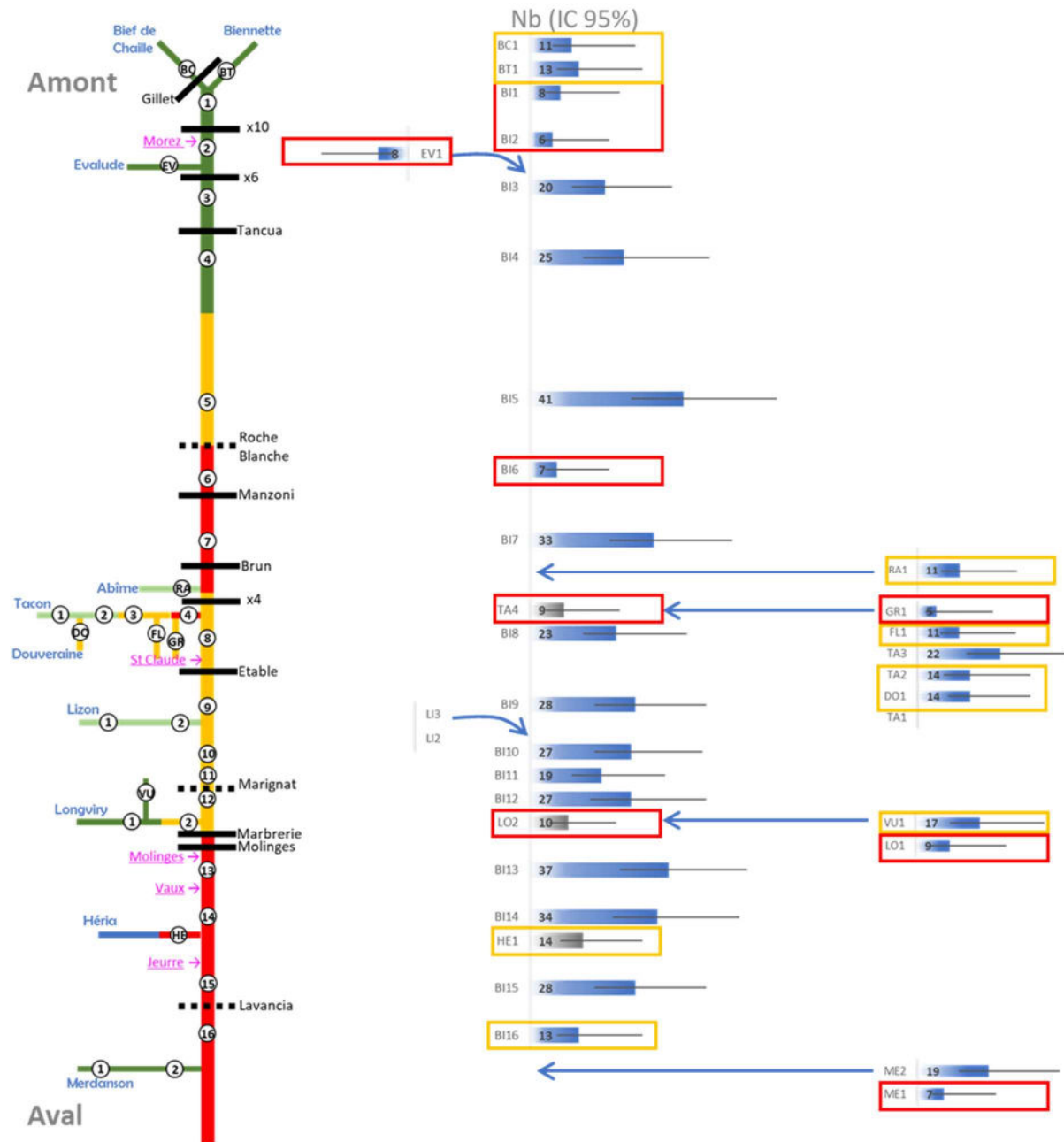


Figure 23 : Estimation des nombres de géniteurs efficaces (Nb) et leurs intervalles de confiance à 95% avec un focus sur les tronçons présentant un Nb critique (encadré rouge) et médiocre (encadré orange).

La majorité des tronçons abritant des populations native MED montre également des nombres de géniteurs efficaces parmi les plus élevés traduisant une bonne viabilité de ces populations (figure 24).

Sur le cours principal de la Bienne, seuls les tronçons Bi6 entre les barrages de Roche blanche et Manzoni et Bi16 à l’aval du barrage de Lavancia présentent des estimations de géniteurs efficaces faibles. Sur les affluents on trouve une situation similaire sur l’aval du Longviry et de l’Héria, sur le Tacon aval et ses 3 affluents Grosdar, Flumen et Douveraine (figure 24).

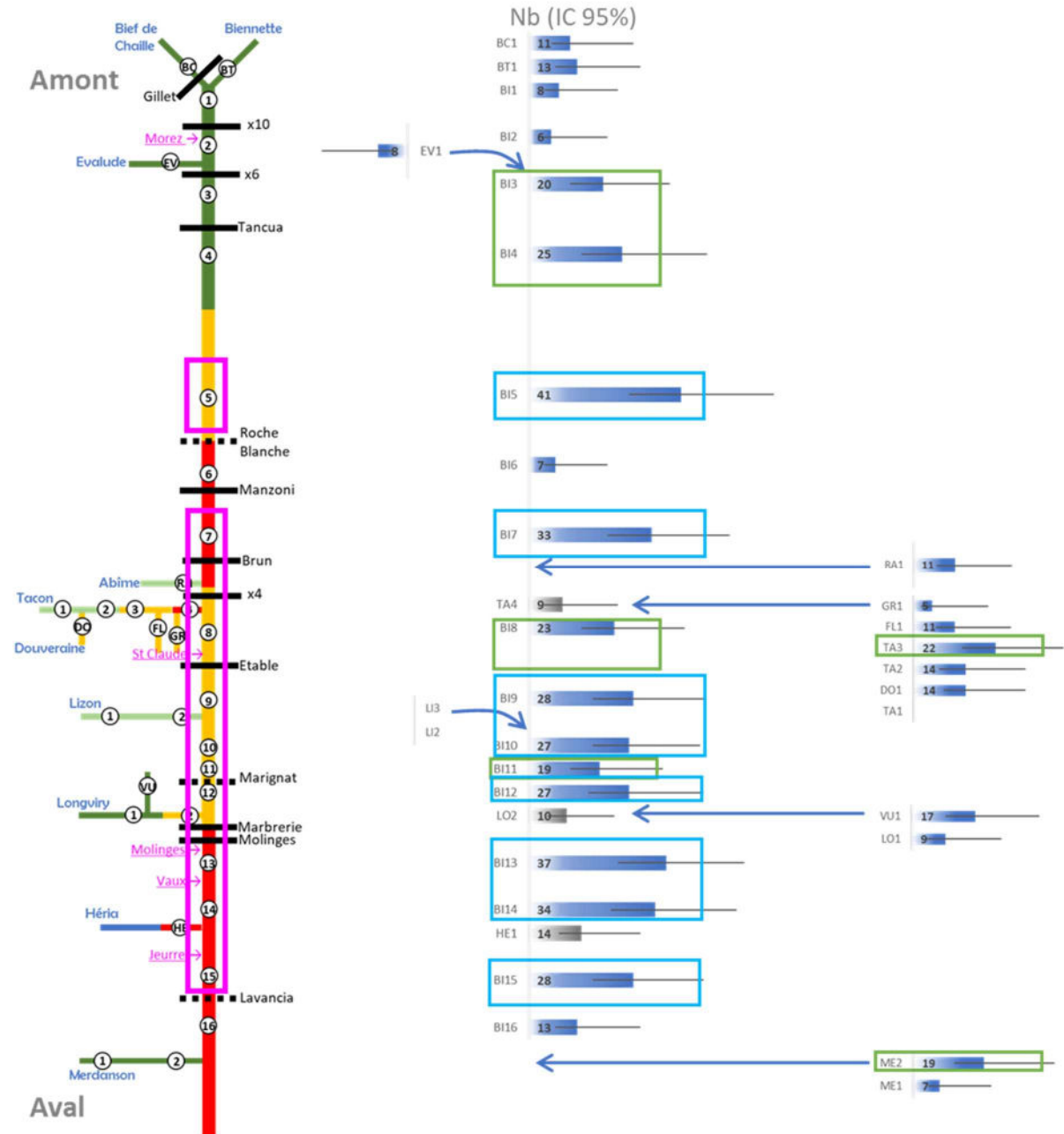


Figure 24 : Estimation des nombres de géniteurs efficaces (Nb) et leurs intervalles de confiance à 95% avec un focus sur les tronçons présentant une viabilité correcte (encadré vert) à bonne (encadré bleu). L'encadré violet sur la figure de gauche permet de localiser le linéaire de la Bienne présentant des populations natives MED considérée comme viable.

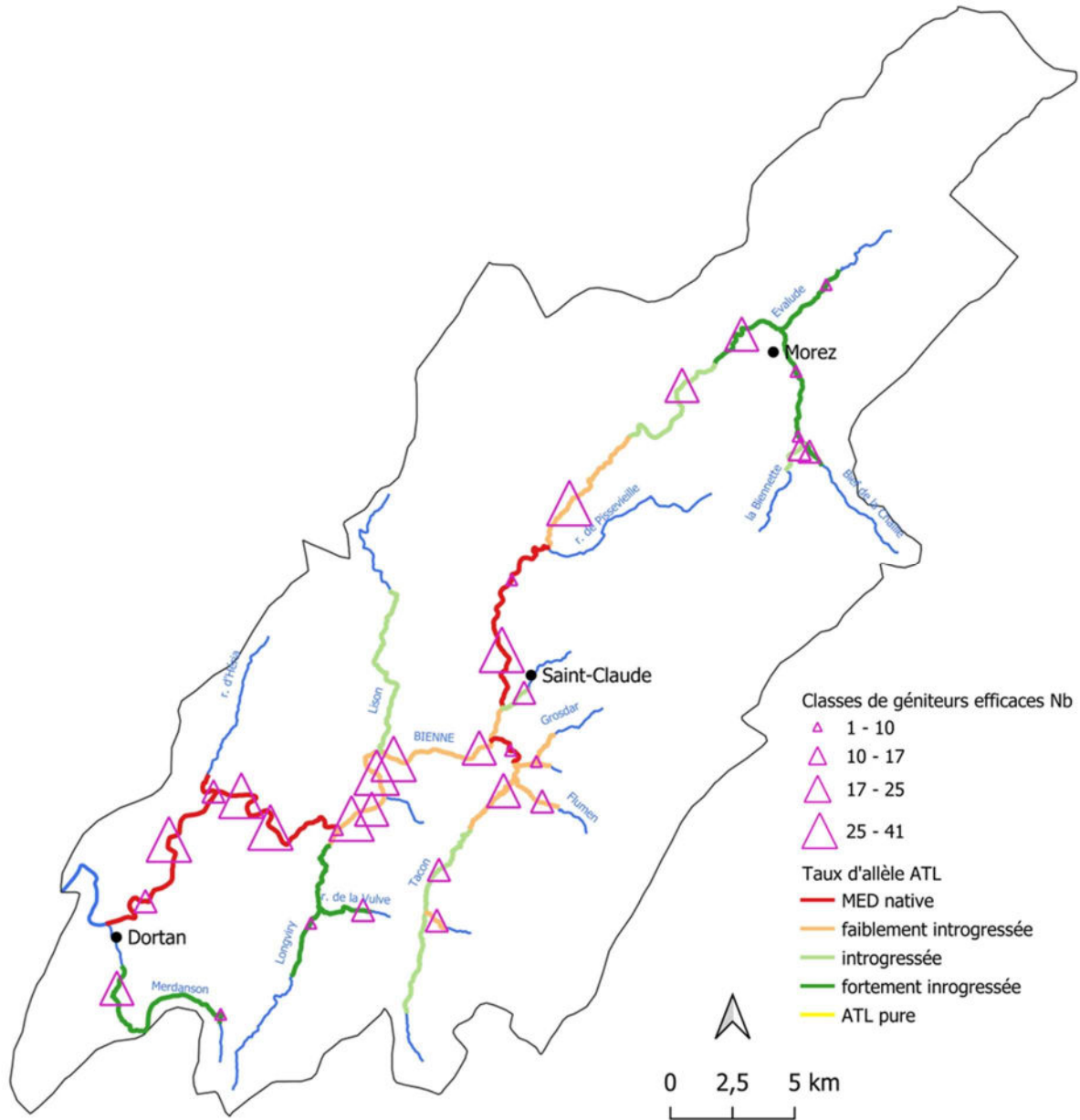


Figure 25 : Carte des classes de géniteurs efficaces (Nb) couplée à la linéarisation des taux d'allèles ATL.

3.4 Des déviations inattendues par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg

Résultats à retenir :

- ➊ Dix tronçons sur 35 soit 29% montrent une déviation par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg. Ce taux est bien plus élevé que celui attendu simplement par le hasard (p-value de 5% = maximum 1 à 2 tronçons en déviation).
- ➋ Les déviations Hardy-Weinberg observées sont certainement induites par des processus démographiques ou écologiques qui entraînent une situation de contact récents (mélange) entre individus génétiquement différents.
- ➌ Les valeurs de Fis (indice de fixation ou de consanguinité) fortement négatives traduisent un excès anormal d'hétérozygote caractéristique d'échantillons composés d'individus issues de population génétiquement différentes.
- ➍ Huit tronçons sur les 10 concernés sont situés sur l'extrême amont de la Bienne ou des affluents et concernent des populations non natives ATL.
- ➎ Sur le tronçon Bi6 situé entre les barrages de Roche Blanche et Manzoni, la déviation peut être causée par l'isolement de la population et le faible nombre de géniteurs (Nb de géniteurs efficaces estimé à 7, soit critique).
- ➏ Sur le tronçon GR1 situé à l'amont du Grosdar, la déviation obtenue peut être provoquée par un nouveau flux d'individus venant de l'aval suite aux travaux de restauration de la continuité écologique réalisés quelques mois avant l'échantillonnage.

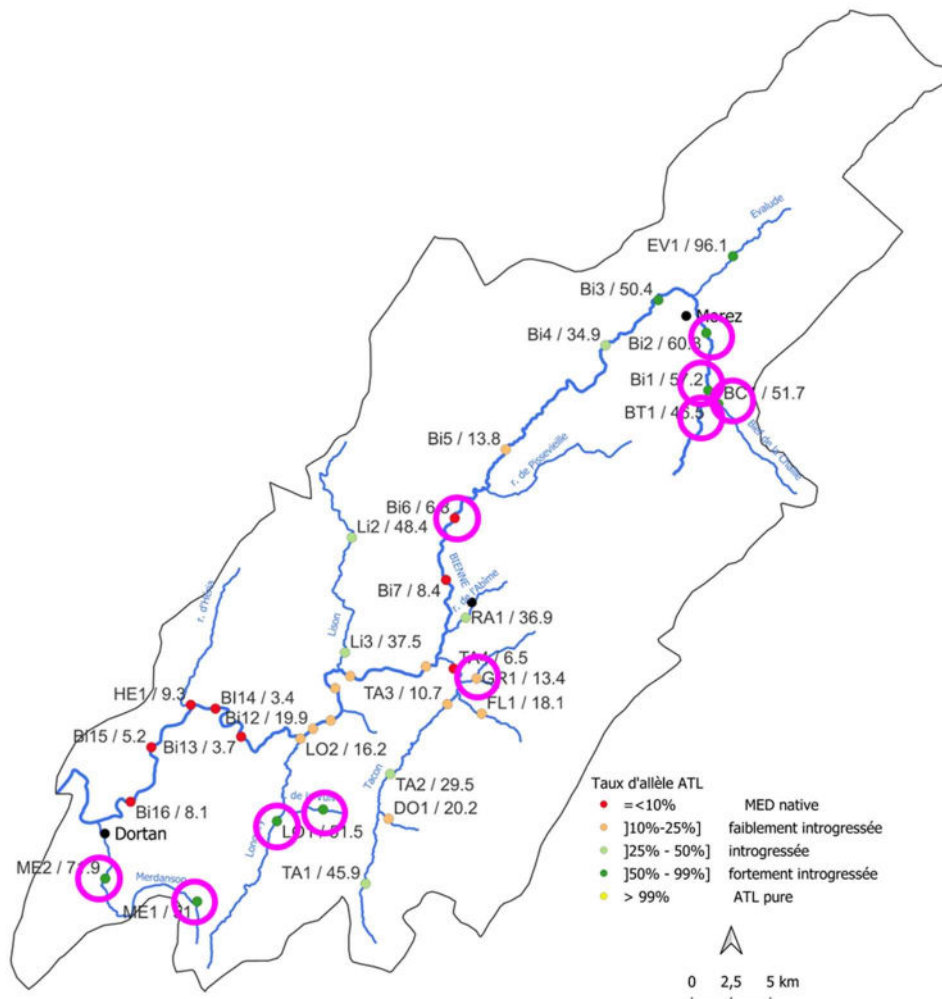


Figure 26 : Carte présentant les dix tronçons en déviation par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg et les taux d'allèles ATL.

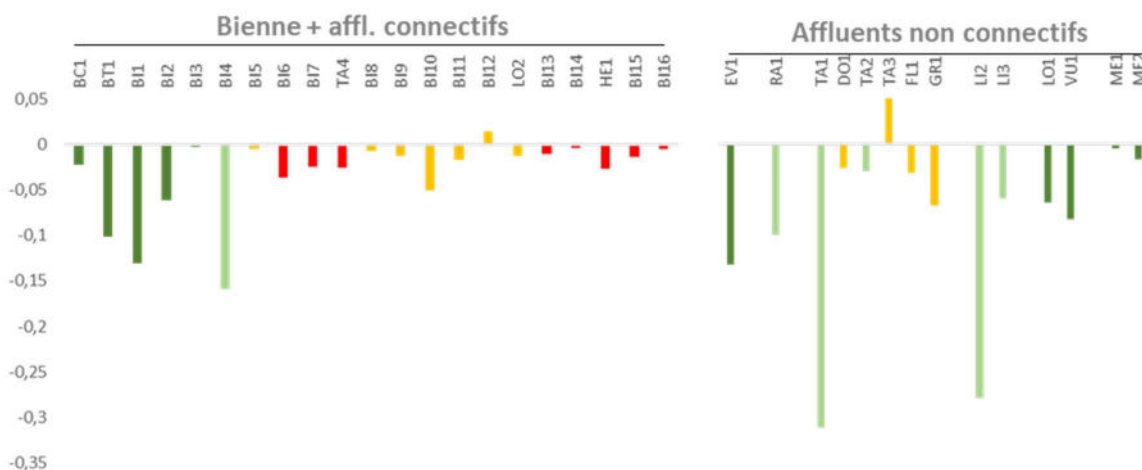


Figure 27 : Valeurs des indices de fixation (Fis) obtenues sur les 35 tronçons étudiés. Les couleurs des barres verticales correspondent aux taux d'allèles ATL du tronçon (voir code couleur figure 26).

3.5 Des effets « bottleneck » traduisant des perturbations démographiques récentes

Résultats à retenir :

- ➊ Les richesses alléliques observées sont relativement faibles en particulier sur les populations natives MED.
- ➋ Le gradient amont-aval de la richesse allélique est anormal puisque la diversité génétique des populations diminue vers l'aval.
- ➌ Ces résultats indiquent une absence ou quasi-absence de flux de gènes par dévalaison d'individus des affluents vers la Bienne.
- ➍ Sur la Bienne, les tests d'effet bottleneck sont significatifs sur tous les tronçons amont de Roche Blanche, sur St-Claude, dans le TCC d'Étable et entre les barrages de Marbrerie et de Marnat.
- ➎ Sur les affluents, les tests d'effet bottleneck sont significatifs sur tous les tronçons sauf sur le Tacon médian (TA3).
- ➏ Ces résultats suggèrent des épisodes récents (3 à 4 générations) ou réguliers de perturbations démographiques dans ces populations.

La distribution des richesses alléliques (A_r) sur le linéaire de la Bienne montre une richesse plus élevée sur les tronçons amont abritant des populations non natives ATL que sur les tronçons plus en aval occupés par les populations natives MED. Une première baisse de la richesse allélique est observée entre Bi4, tronçon fortement introgressé par des gènes ATL et Bi5, premier tronçon amont où débute la colonisation de la population native MED (figure 28).

Une deuxième baisse de la richesse allélique intervient au niveau de Molinges en aval des barrages de Marbrerie et Molinges (figure 28).

Normalement dans les populations de truites, la diversité génétique augmente toujours progressivement le long du linéaire de l'amont vers l'aval car les populations s'enrichissent de flux de gènes provenant de dévalaison d'individus depuis l'amont du cours principal et depuis les affluents. Dans le cas de la Bienne, le gradient amont aval de diversité génétique est inversée et donc anormal d'autant plus que les richesses alléliques sont plus élevées également sur les affluents (figure 28).

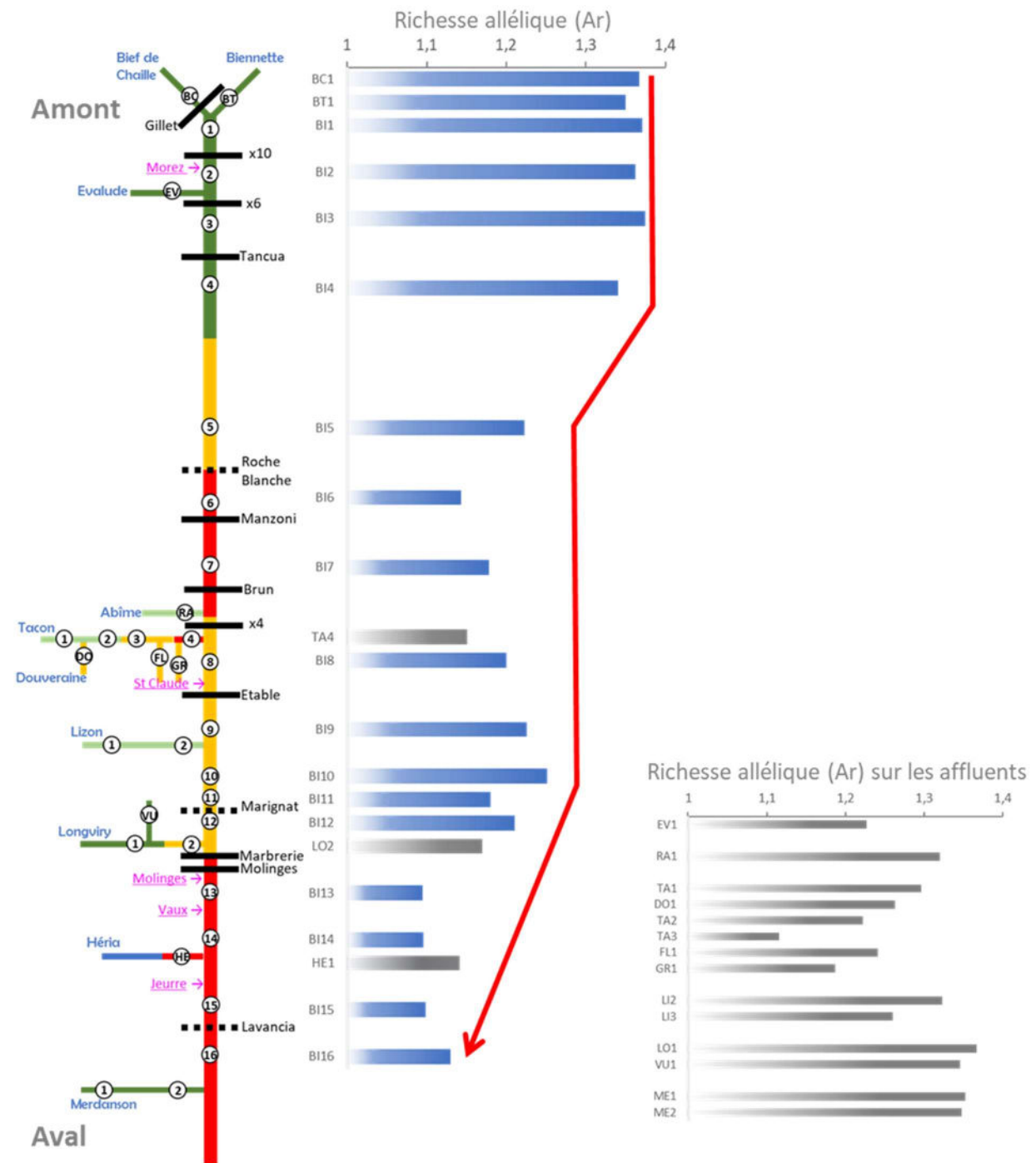


Figure 28 : Richesse allélique moyenne (Ar) obtenue sur les 35 tronçons étudiés en lien avec la linéarisation des populations natives et non natives. En bleu, les résultats sur la Bienne et en gris sur les affluents.

L'existence d'un taux de déviations par rapport à l'équilibre Hardy-Weinberg trop élevé et d'une répartition spatiale anormale de la diversité génétique a conduit à réaliser des investigations supplémentaires pour permettre de formuler des hypothèses expliquant ces situations.

Ainsi, des tests ont été conduits pour détecter un potentiel effet bottleneck sur les populations échantillonnées causé par une chute brutale et récente (au cours des 3 à 4 dernières génétiques soit ces 10 à 12 dernières années) des effectifs de géniteurs. Les résultats suggèrent l'existence d'un effet bottleneck sur 23 des 35 tronçons étudiés. En particulier, tous les tronçons situés sur les affluents, sauf TA3 sur le Tacon, présentent des tests significatifs. Sur le cours principal de la Bienne et les parties des

affluents en connexion avec le cours principal (Tacon aval, Longvirv aval et Héria aval), 10 tronçons sur 21 montrent des tests significatifs (figure 29).

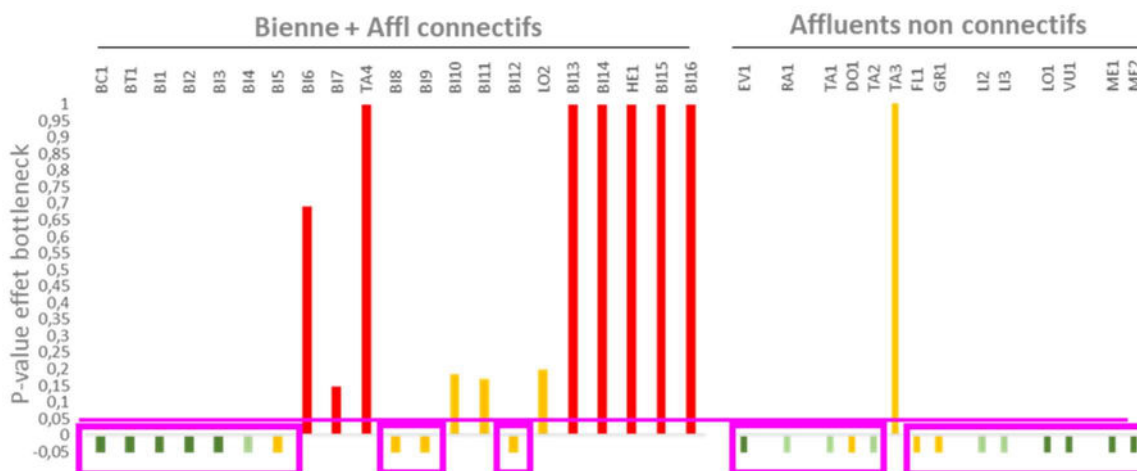


Figure 29 : Valeurs des P-values obtenues par l'analyse sous le logiciel BOTTLENECK sur les 35 tronçons étudiés. Les valeurs négatives encadrées en violet suggèrent un effet bottleneck. Les couleurs des barres verticales correspondent aux taux d'allèles ATL du tronçon (voir code couleur figure 26).

3.6 Une structuration dominée par les divergences entre gènes natifs MED et introduits ATL domestique

Une première analyse de structuration génétique a été réalisée à l'échelle du bassin versant avec la totalité des 35 tronçons. Les résultats indiquent que la diversité génétique observée s'explique majoritairement par la forte différenciation entre les deux origines MED native et ATL non-native. Les DAPC révèle que la majorité de la variance génétique est expliquée par l'axe 1 qui montre une répartition des tronçons en fonction d'un gradient d'introgression (figure 30).

La structuration génétique est donc largement dominée par ces deux origines génétiques différentes comme le montre :

- l'arbre phylogénétique sur lequel les tronçons se regroupent préférentiellement en fonction de leur taux d'allèles ATL (figure 31) ;
- l'analyse sous STRUCTURE qui indique une forte structuration en deux clusters génétiques correspondants aux deux origines MED native et ATL introduite (figure 32 et tableau 3).

Ces résultats sont classiques sur une aire d'études abritant à la fois des individus MED natifs et des individus ATL introduit ou fortement hybridés. La structuration à l'échelle du bassin largement dominée par la différence génétique entre les deux origines MED native et ATL introduite a tendance à masquer l'existence d'autres structurations. On devine uniquement, à cette échelle globale, une première différenciation des deux tronçons Bi5 et Bi7 et de Me2 qui se séparent du reste des échantillons (figure 30).

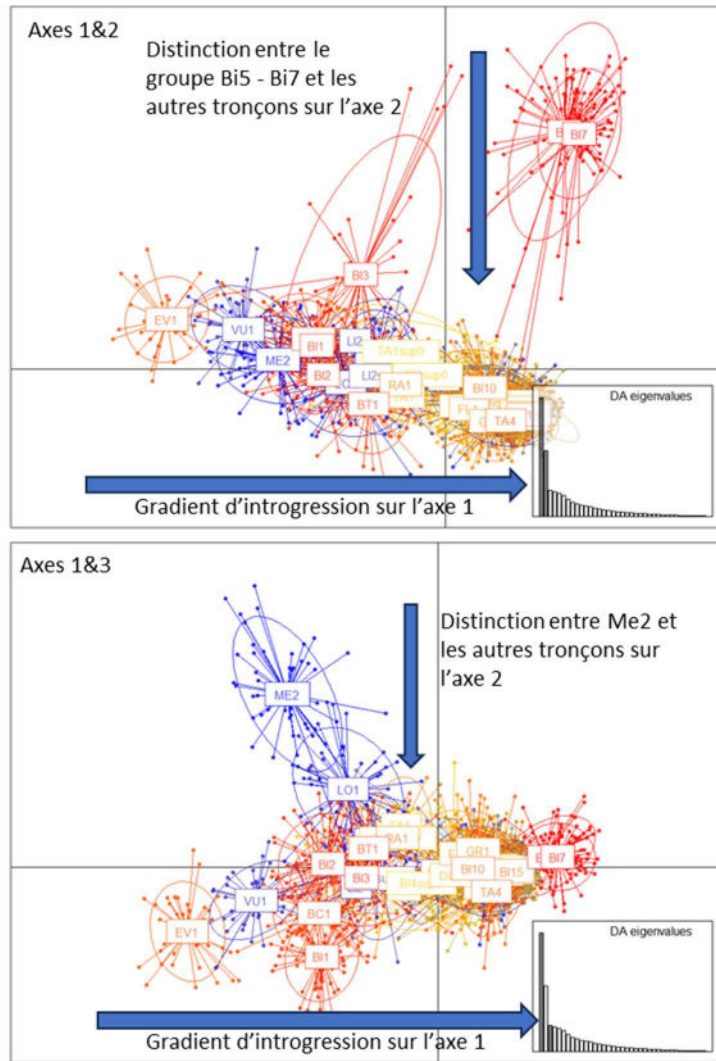


Figure 30 : Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC) réalisée avec les 35 tronçons.

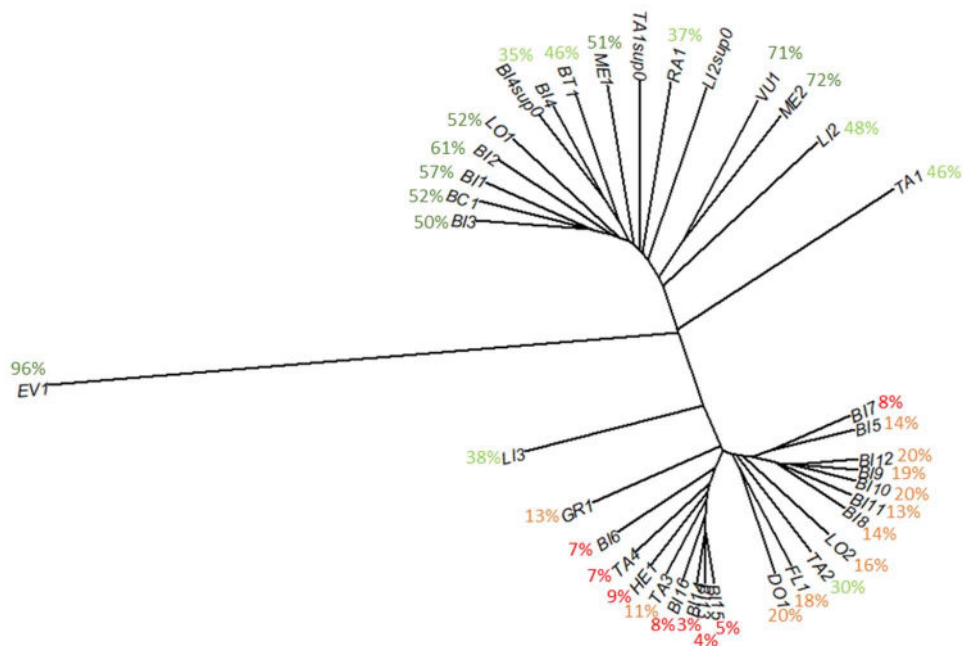


Figure 31 : Arbre des distances génétiques entre les tronçons étudiés. Le pourcentage correspond aux taux d'allèles ATL. La longueur des branches est proportionnelle à la distance génétique

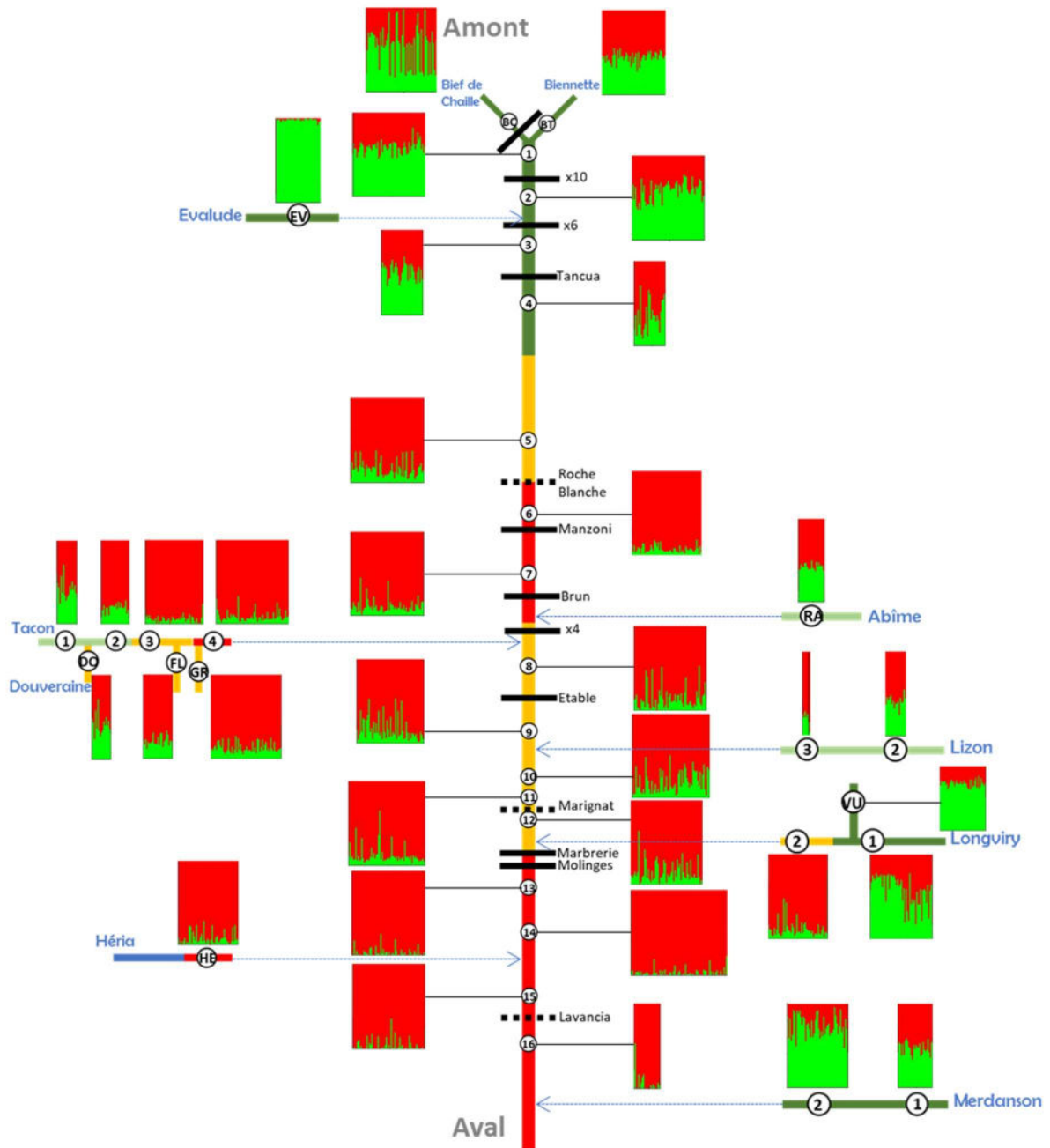


Figure 32 : Appartenance des individus de chaque tronçon aux deux premiers clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Le cluster rouge s'apparente à la lignée native MED alors que le cluster vert correspond à la lignée introduite ATL. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters.

Tronçons	Cluster		Effectif total
	1 (MED)	2 (ATL)	
BC1	45%	55%	60
BT1	55%	45%	55
BI1	41%	59%	60
BI2	41%	59%	60
EV1	2%	98%	38
BI3	48%	52%	35
BI4	65%	36%	26
BI5	84%	16%	61
BI6	92%	8%	60
BI7	89%	11%	61
RA1	57%	43%	22
TA4	91%	9%	60
GR1	86%	14%	59
FL1	79%	22%	24
TA3	94%	6%	48
TA2	81%	19%	23
DO1	76%	24%	60
TA1	58%	42%	16
BI8	85%	15%	60
BI9	83%	17%	56
LI3	75%	26%	5
LI2	58%	42%	18
BI10	80%	20%	64
BI11	88%	12%	64
BI12	85%	15%	60
LO2	88%	12%	50
LO1	41%	59%	52
VU1	27%	73%	50
BI13	97%	3%	61
BI14	97%	3%	80
HE1	92%	8%	50
BI15	96%	4%	60
BI16	93%	7%	22
ME2	26%	74%	50
ME1	53%	47%	29

Tableau 3 : Pourcentage d'appartenance de chaque tronçon aux deux clusters MED natif (rouge) et ATL introduit (vert) obtenu par l'analyse sous STRUCTURE. En gras, les 19 tronçons MED conservés pour les analyses suivantes.

3.7 Des flux de gènes réduits par un habitat trop fragmenté

3.7.1 Une très forte structuration des populations natives MED

Afin de pouvoir révéler la structuration au sein des populations d'origine MED native, une analyse a été réalisée en supprimant du jeu de données les 16 tronçons abritant des individus ATL ou majoritairement hybridés. Seuls 16 tronçons, représentant 1060 individus, abritant les populations MED les moins introgressées ont été conservés pour l'analyse (tableau 3).

Les résultats mettent en évidence des différenciations génétiques significatives suggérant des flux de gènes réduits entre les tronçons.

Tout d'abord, le dendrogramme construit à partir des distances génétiques révèle très peu de regroupement de plusieurs tronçons et montre au contraire une situation d'isolement pour plusieurs tronçons (Gr1, Bi6, Ta4, He1, Ta3, Bi11, Bi8, LO2). On observe uniquement un regroupement logique de trois tronçons contigus Bi14, Bi13 et Bi15 situés sur la basse Bienne et un autre regroupement de trois tronçons proches Bi9, Bi10 et Bi12. Les regroupements et isolements observés peuvent être considérés comme statistiquement robustes au vu des valeurs de bootstrap obtenues (figure 33).

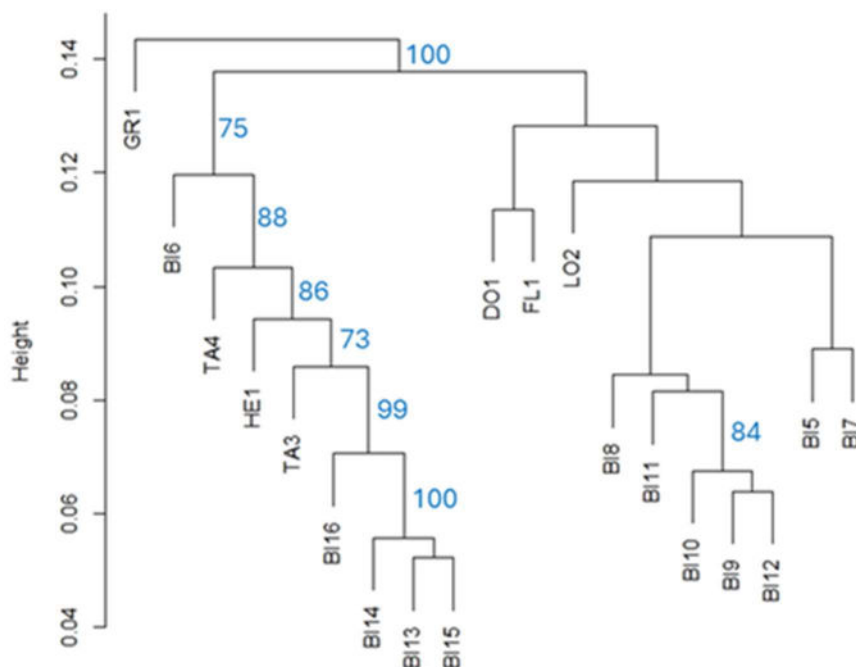


Figure 33 : Dendrogramme obtenu à partir des distances génétiques pour les 19 tronçons MED étudiés. En bleu : les valeurs de bootstrap obtenues (seules les valeurs >70 sont considérées).

Ensuite, la DAPC globale avec les 19 tronçons MED ne permet pas de distinguer des regroupements de tronçons en fonction de leur proximité génétique. L'essentiel de la variance génétique dans cette première DAPC s'explique par le regroupement de deux tronçons Bi5 et Bi7 qui se séparent très nettement du reste des échantillons (figure 34-1).

Afin de révéler les différenciations génétiques, une analyse hiérarchique a été nécessaire pour permettre d'isoler progressivement à chaque étape les tronçons qui se distinguent du groupe formé par l'ensemble des tronçons restants (figure 34). Hiérarchiquement les tronçons qui se distinguent sont dans l'ordre : 1) la Bienne amont Roche Blanche (Bi5) et aval du barrage de Manzoni, 2) le Grosdar, la Douveraine et le Flumen, 3) la Bienne entre Roche Blanche et Manzoni Bi6 et l'aval du Longviry (LO2), 4) le Tacon aval (Ta4) et la Bienne à St Claude (Bi8). La DAPC finale permet de distinguer deux groupements distinguant les tronçons situés en amont et en aval des barrages de Molinges et Marbrerie.

Ces résultats confirment ceux observés sur le dendrogramme et vont dans le sens d'un très faible flux de gènes entre la majorité des tronçons. La population de truites MED de la Bienne présente un isolement génétique notamment sur les linéaires de rivière inter-barrage sur la Bienne et sur les affluents déconnectés du cours principal.

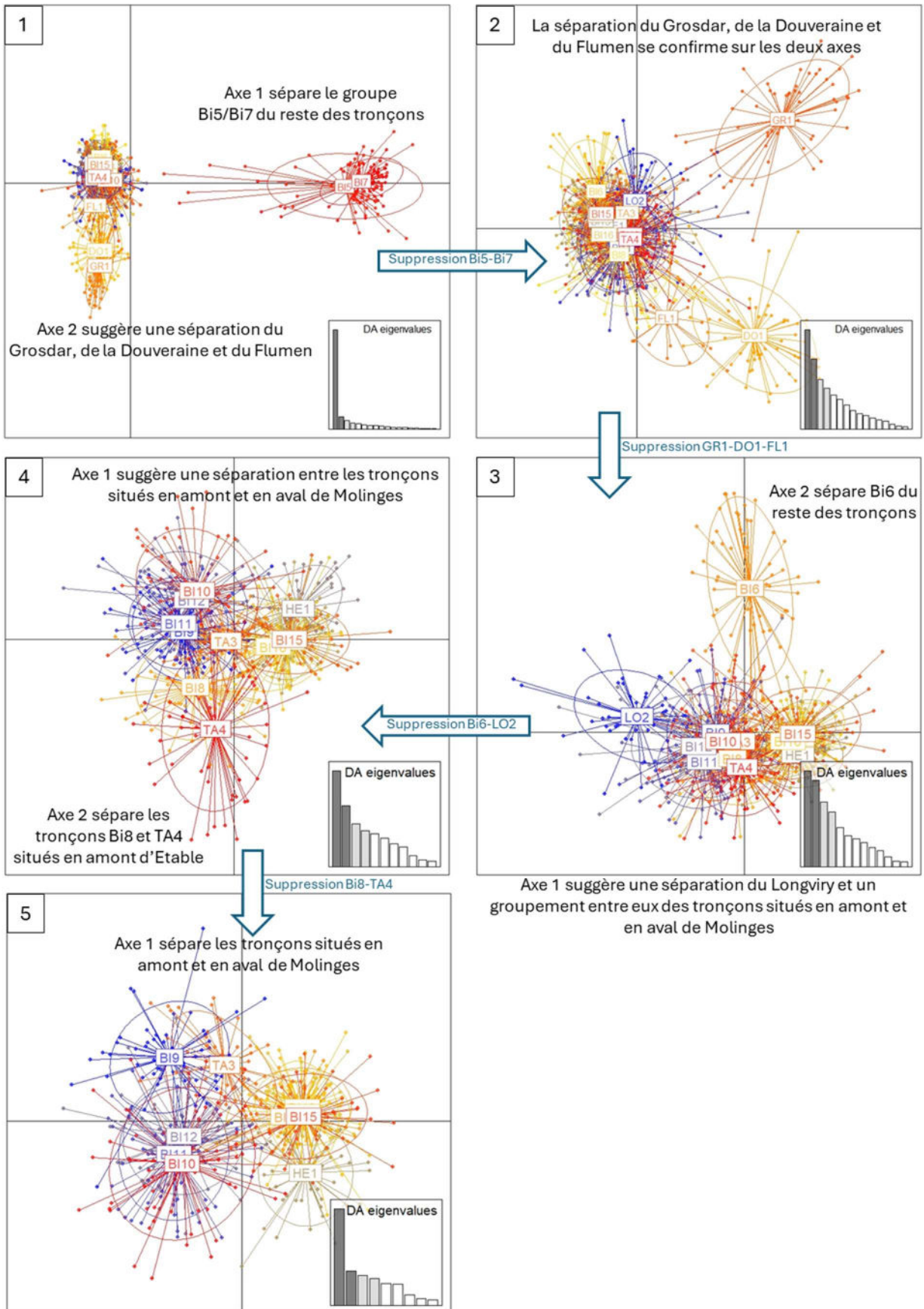


Figure 34 : Analyse hiérarchique par DAPC en 5 étapes à partir des 19 tronçons MED étudiés.

Enfin, la recherche de structuration par clustering aboutit à un nombre de cluster génétique élevé, K=17 par rapport au nombre de tronçon (19). Ce résultat révèle donc une très forte structuration génétique reflétant des flux de gènes faibles entre des tronçons qui s'isolent génétiquement. La répartition géographique des clusters est fortement influencée par la présence des ouvrages qui constituent des obstacles à la migration (figure 35).

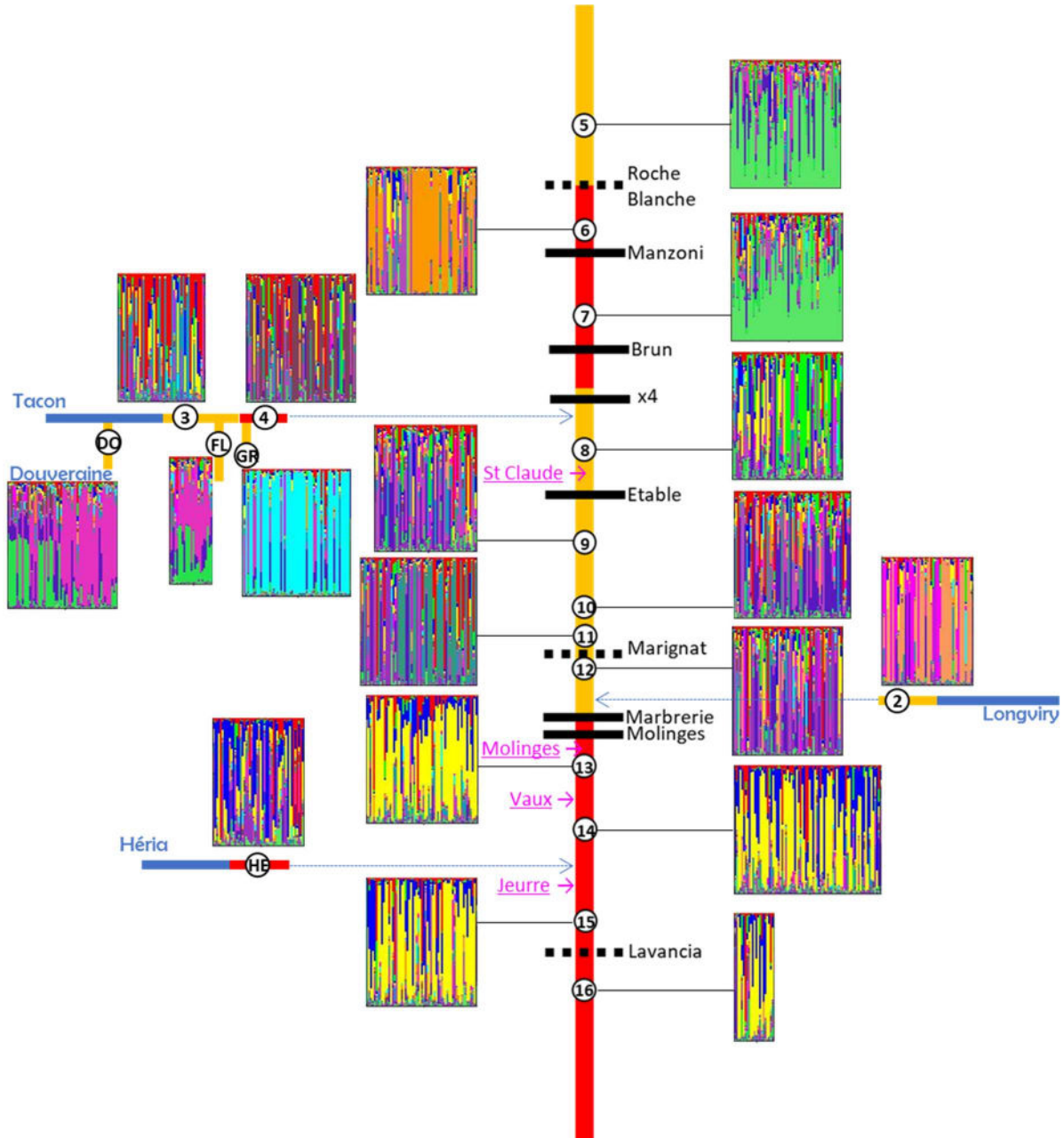


Figure 35 : Appartenance des individus de chaque tronçon aux 17 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters.

L'analyse de la répartition spatiale des clusters apporte les informations suivantes (figure 35, tableau 4) :

- Les individus des 4 tronçons aval de la Bienne et de l'Héria (Bi13, 14, 15, 16 et HE) se regroupent au sein des deux mêmes clusters, jaune (cluster 8, tableau 4) et bleu (cluster 11, tableau 4). Le cluster bleu est cependant plus représenté sur l'Héria. Cette situation illustre l'existence de flux de gènes et donc de mouvement d'individus sur l'ensemble de ce linéaire de la Bienne d'environ 14km sans obstacles allant de la carrière Di Lena à l'aval au barrage de

Molinges à l'amont. Il semble que sur ce linéaire le barrage de Lavancia équipé d'une passe à poissons n'entrave pas fortement les flux de gènes.

- ➊ Les individus du tronçon Bi12 situés à l'amont des deux barrages de Molinges et de Marbrerie, sont assignés à des clusters différents des individus situés en aval de ces obstacles. Ce constat indique que ces deux barrages forment bien des barrières à la migration des truites réduisant fortement les flux de gènes.
- ➋ Les individus des 4 tronçons de la Bienne situés entre l'amont du barrage de Marbrerie à l'aval du barrage d'Etable (Bi9, 10, 11, 12) partagent les mêmes clusters. Ceci illustre l'existence d'un flux de gènes et donc de mouvement de truites sur ce linéaire de la Bienne d'environ 6.5km. Le barrage de Marignat (pont de Chassal) équipé d'une passe à poissons en rive gauche semble permettre la migration des poissons mais semble quand même limiter leurs mouvements et ainsi les flux de gènes de l'aval vers l'amont. En effet, si on retrouve les mêmes clusters génétiques de part et d'autre de cet obstacle, cependant la répartition des clusters au sein des individus (génotype) est sensiblement différente entre les tronçons Bi12 et Bi11 situés respectivement en aval et en amont immédiat de l'obstacle.
- ➌ Les individus du tronçon Bi 8 situé à St Claude entre le barrage d'Etable et les obstacles dans St-Claude sont majoritairement assignés (27%) à un cluster spécifique à ce tronçon (cluster 7, tableau 4). La partie restante des génotypes montre un faible pourcentage d'appartenance aux différents clusters présents en aval du barrage d'Etable (clusters 8, 2, 17 et 11). Ce résultat indique l'existence encore d'un certain pool de gènes communs entre les différents tronçons entre St-Claude et Di-Léna mais que les répartitions de ces gènes ont progressivement divergés suite à la réduction des flux de gènes provoqués par les ouvrages.
- ➍ On observe une forte divergence génétique entre le tronçon Bi7 et le tronçon Bi8 sur la Bienne. Ces deux échantillons ne sont séparés que d'un linéaire d'environ 3km mais sur lequel se situe 5 ouvrages qui réduisent les possibilités de migration des poissons. Ainsi, les individus du tronçon Bi7 montre une appartenance majoritaire (57%) au cluster 12 et une appartenance très minoritaire aux clusters situés plus en aval.
- ➎ Les individus du tronçon Bi6, situé à Champ Bienne entre les barrages Manzoni et de Roche Blanche, montrent une assignation majoritaire (53%) à un cluster unique (cluster 14) qui est spécifique à ce tronçon. La population limitée à un linéaire de 3km entre les deux barrages montre un isolement génétique fort avec les tronçons situés en amont Bi5 et en aval Bi7. Les tronçons Bi6 et Bi7 présentent une appartenance majoritaire au même cluster (cluster 12) suggérant un certain flux de gènes entre ces deux tronçons. Par contre, les résultats indiquent que le tronçon Bi6 ne bénéficie pas de ce flux de gènes. Cet isolement génétique observé sur le tronçon Bi6 peut s'expliquer par une abondance de géniteurs faible sur cette zone comparativement aux tronçons adjacents, comme le montre les estimations de géniteurs efficaces obtenus (7 sur Bi6, contre 41 sur Bi5 et 33 sur Bi7) couplé à un habitat peu qualitatif (majorité de radiers avec hauteur d'eau faible à bas débit).
- ➏ Le Longviry aval (LO2), bien que connectif avec le tronçon Bi12 sur la Bienne montre un isolement génétique. Les individus montrent majoritairement (49%) une appartenance à un cluster uniquement représenté sur ce tronçon (cluster 5). Ils montrent peu d'appartenance à des clusters communs avec les individus du tronçon Bi12. La position géographique de la confluence du Longviry avec la Bienne localisée à l'extrême aval du tronçon Bi12, immédiatement à l'amont du barrage Marbrerie, ne facilite pas la migration des géniteurs présent sur le tronçon Bi12 dans la Bienne qui devraient dévaler le cours principal jusqu'au barrage Marbrerie pour trouver l'accès à cet affluent. Cet affluent frayère devrait être davantage attractif pour les géniteurs venant de l'aval afin d'engendrer des flux de gènes avec eux mais ceux-ci sont bloqués par les barrages de Molinges et Marbrerie.

- Sur le bassin versant du Tacon, les individus montrent peu d'assignation à des clusters similaires. Seuls le Flumen (FL1) et la Douveraine (DO1), malgré leur éloignement géographique, partagent deux clusters en commun (clusters 3 et 9) qu'on ne retrouve pas sur les autres tronçons. Il est possible que des transferts d'individus entre ces deux cours d'eau aient été réalisés. Par contre, les individus des tronçons TA4 et TA3 sur le Tacon montrent peu de similitude et appartiennent majoritairement à des clusters différents alors qu'ils ne sont éloignés que de 3 km. Les individus du Grosdar (GR1) montrent un isolement génétique important puisque la quasi-totalité des individus sont assignés à un cluster unique spécifique à ce tronçon (cluster 10). Ce tronçon sur le Grosdar, est situé à environ 1km de la confluence avec le Tacon en amont de plusieurs seuils qui ont fait l'objet de travaux de restauration de la continuité écologique au cours de l'année 2022. Les échantillons ayant été réalisés seulement quelques mois après les travaux, les résultats illustre l'isolement génétique provoqué par l'absence de flux de gènes sur plusieurs générations avant 2022.

Tronçons	Cluster																	Effectif total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
BI5	3%	14%	2%	1%	2%	2%	3%	2%	4%	1%	2%	57%	1%	1%	3%	1%	3%	61
BI6	1%	1%	1%	2%	2%	3%	1%	6%	1%	1%	3%	4%	2%	53%	3%	2%	15%	60
BI7	4%	5%	1%	1%	1%	3%	4%	4%	2%	1%	3%	57%	2%	3%	3%	2%	4%	61
BI8	3%	11%	2%	2%	4%	3%	27%	13%	3%	2%	8%	3%	3%	1%	2%	2%	11%	60
TA4	13%	4%	1%	44%	2%	6%	5%	4%	1%	1%	5%	2%	2%	1%	1%	3%	6%	60
TA3	28%	0%	1%	2%	1%	25%	3%	8%	3%	2%	14%	1%	4%	1%	1%	2%	4%	48
GR1	2%	5%	1%	1%	2%	2%	1%	1%	7%	69%	1%	1%	1%	1%	4%	0%	2%	59
FL1	4%	7%	6%	2%	3%	1%	1%	2%	57%	2%	2%	1%	1%	2%	3%	1%	3%	24
DO1	2%	4%	28%	1%	1%	1%	1%	1%	45%	1%	1%	1%	1%	1%	10%	1%	1%	60
BI9	8%	20%	3%	3%	3%	10%	5%	5%	5%	2%	7%	2%	4%	1%	3%	2%	18%	56
BI10	13%	26%	2%	1%	4%	3%	3%	4%	3%	3%	5%	2%	2%	5%	4%	8%	12%	64
BI11	12%	8%	2%	2%	3%	4%	2%	2%	2%	1%	3%	1%	16%	2%	1%	35%	5%	64
BI12	9%	15%	2%	2%	11%	4%	3%	7%	2%	2%	5%	2%	21%	2%	3%	3%	9%	60
LO2	2%	5%	1%	1%	49%	2%	2%	7%	1%	1%	9%	1%	3%	1%	1%	14%	1%	50
BI13	8%	2%	1%	1%	1%	3%	2%	57%	2%	2%	13%	1%	1%	1%	2%	2%	2%	61
BI14	7%	1%	1%	2%	1%	2%	1%	46%	2%	1%	25%	2%	1%	1%	3%	2%	2%	80
HE1	12%	2%	1%	1%	1%	1%	1%	19%	1%	1%	27%	2%	3%	2%	25%	2%	1%	50
BI15	5%	2%	1%	1%	2%	2%	2%	51%	2%	1%	20%	1%	1%	2%	2%	1%	4%	60
BI16	8%	6%	4%	2%	1%	1%	3%	43%	2%	0%	19%	1%	1%	1%	4%	2%	3%	22

Tableau 4 : Pourcentage d'appartenance des 19 tronçons MED aux 17 clusters différents identifiés par l'analyse sous STRUCTURE.

3.7.2 Zoom sur les flux de gènes au niveau des obstacles

3.7.2.1 BARRAGE DE LAVANCIA

Les résultats vont dans le sens de l'existence d'un flux de gène et donc de mouvements de poissons de part et d'autre du barrage de Lavancia qui est équipé d'une passe à poissons en rive droite. En effet la structuration la plus probable repose sur 3 clusters génétiques avec une répartition plutôt comparable des génotypes sur les 4 tronçons. L'analyse de la structuration génétique ne permet donc pas de mettre en évidence actuellement un isolement reproducteur (effet barrière) lié à la présence du barrage de Lavancia. Un cluster (cluster 2 : vert figure 36) est cependant nettement plus présent sur le tronçon aval du barrage que sur les 3 tronçons amont. Cette situation actuelle nécessite cependant d'être surveillée car elle peut évoluer sous l'influence de nouvelles pressions sur les populations.

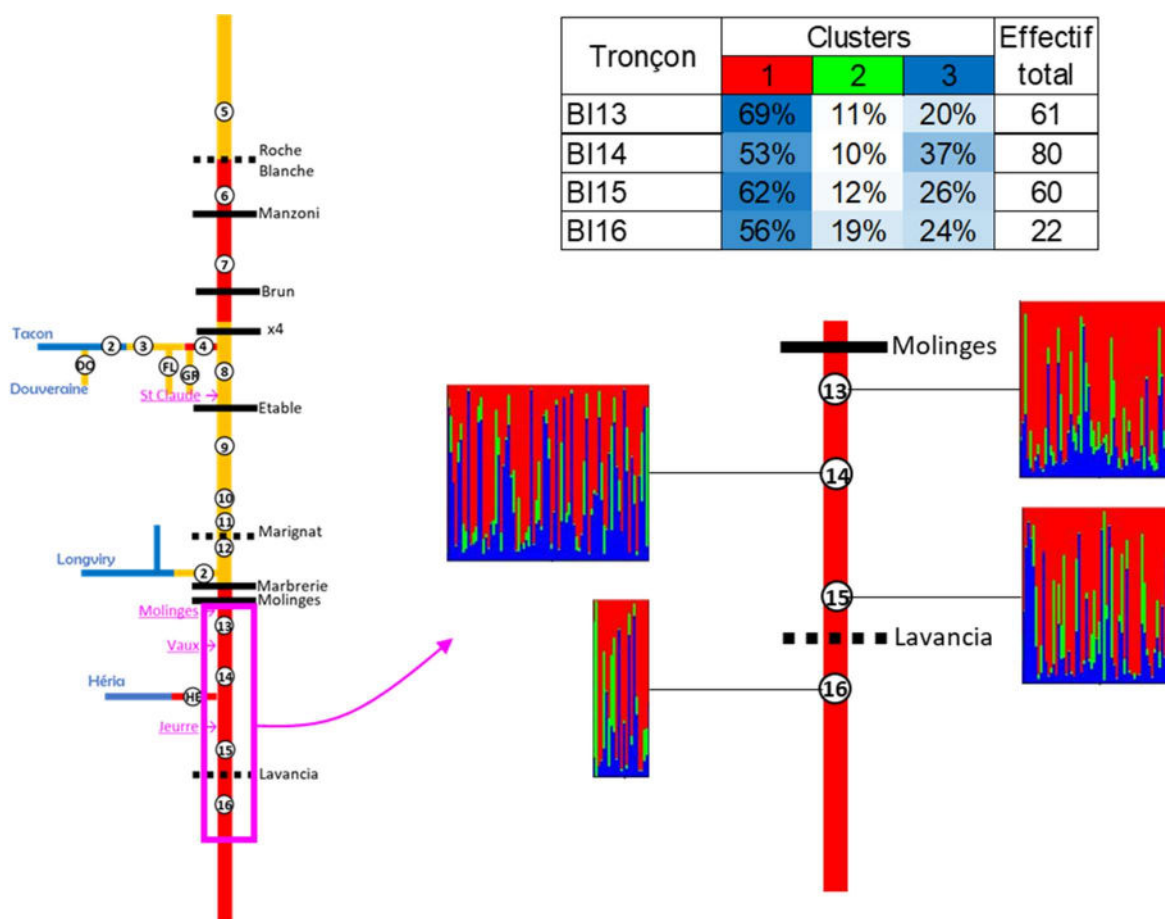


Figure 36 : Recherche d'une structuration génétique au niveau du barrage de Lavancia. Appartenance des individus aux 3 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 3 clusters sont présentés dans le tableau.

3.7.2.2 BARRAGES MOLINGES ET MARBRERIE

La succession des deux barrages de Molinges (construction en 1830) et Marbrerie (construction en 1860) entraîne un isolement génétique très net entre les tronçons amont et aval. Ce résultat illustre l'effet barrière que provoquent ces ouvrages en limitant fortement les mouvements de poissons.

L'analyse par DAPC montre clairement la structuration avec une forte proximité génétique entre les deux tronçons aval du barrage de Molinges (Bi13 et 14) et au contraire une distinction très nette entre le tronçon Bi13 (aval barrages) et les tronçons Bi12 et LO2 (amont barrages) (figure 37). Par soucis de comparaison, la figure 37 présente également la DAPC obtenue au niveau du barrage de Lavancia qui ne montre pas d'effet barrière.

L'analyse par clustering sous STRUCTURE montre une répartition des clusters très influencée par les barrages. Les individus situés en aval des barrages et ceux situés en amont sont assignés à des clusters génétiques différents (figure 38).

Les données ne permettent pas de différencier entre eux les effets de chacun des deux barrages. Les truites situées sur le linéaire entre ces ouvrages, distant de seulement 1 km, n'ont pas été échantillonnées.

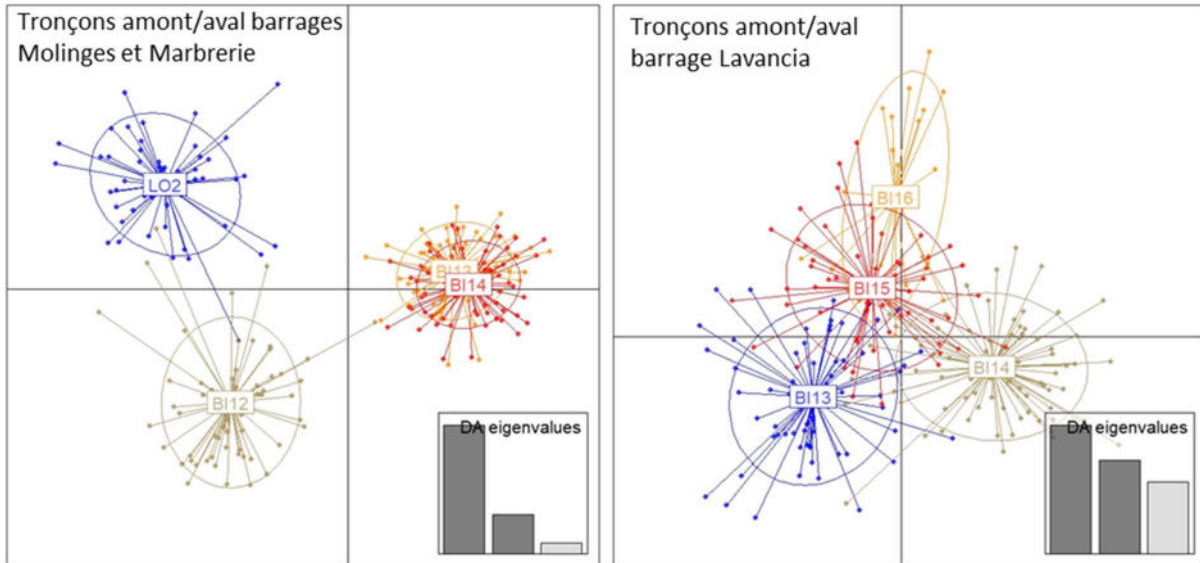


Figure 37 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des barrages de Molinges et Marbrerie et du barrage de Lavancia par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

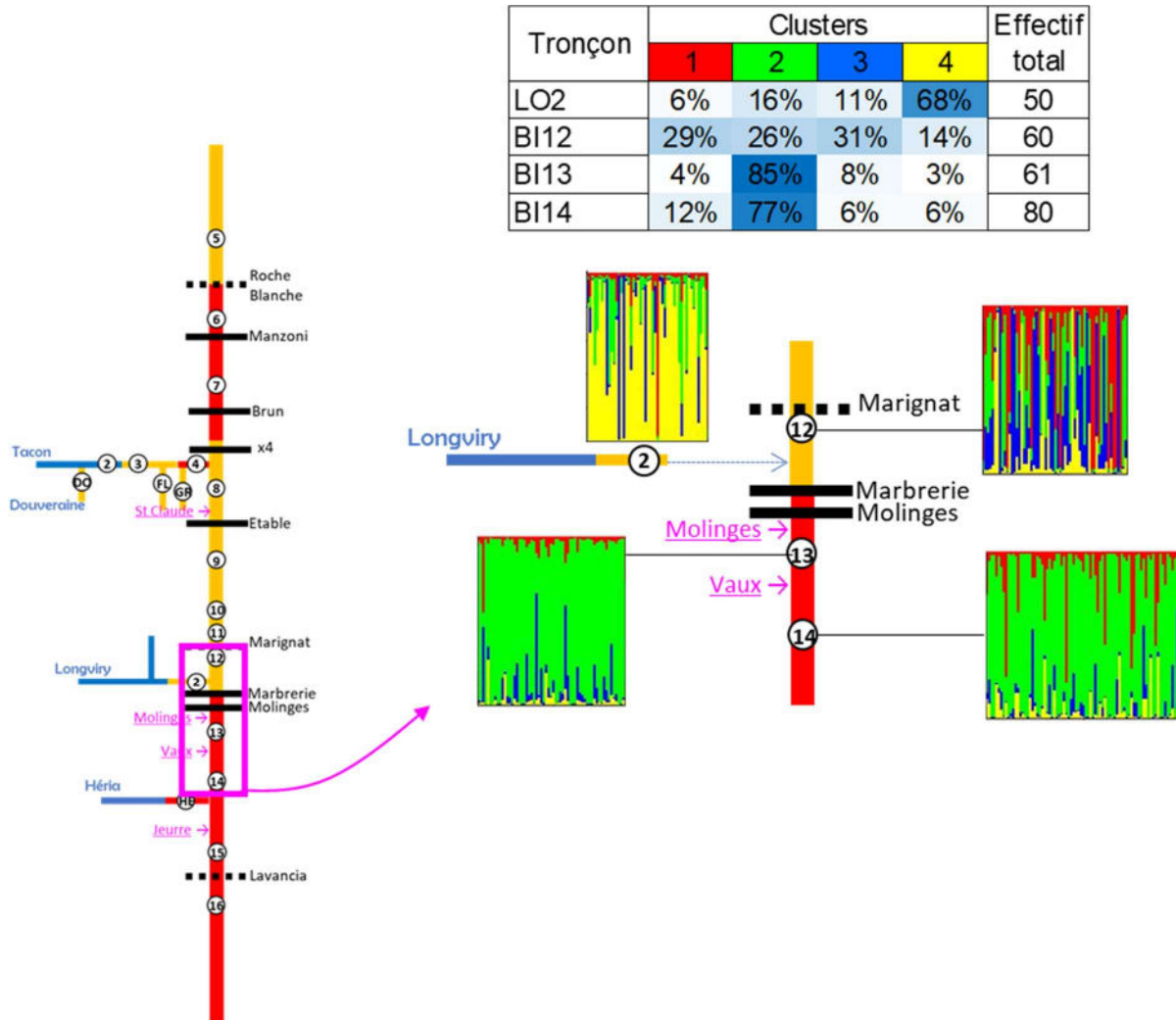


Figure 38 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des barrages de Molinges et Marbrerie. Appartenance des individus aux 4 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 4 clusters sont présentés dans le tableau.

3.7.2.3 BARRAGE DE MARIGNAT

Les résultats obtenus mettent en évidence la présence d'un flux de gènes au niveau du barrage de Marignat qui est équipé d'une passe à poissons en rive gauche.

La structuration génétique la plus probable en 3 clusters montre que les individus situés en amont et en aval du barrage partagent globalement les mêmes clusters. Des mouvements de poissons semblent donc exister sur ce linéaire. La fréquence des génotypes montre quelques divergences entre les tronçons, notamment le tronçon Bi11 qui montre plus d'individus assignés au cluster 1 (rouge, figure 39) que les autres tronçons.

La DAPC illustre également l'absence d'isolement reproducteur entre les 4 tronçons qui partagent clairement des génotypes communs mais l'axe 2 a tendance à séparer le tronçon Bi12 (aval barrage) du tronçon Bi11 (amont barrage) alors que les échantillonnages sont distants de seulement 500 mètres (figure 40).

Même si un flux d'individus existe permettant de maintenir un flux de gènes, il est cependant possible qu'il soit faible et limité à quelques individus par génération.

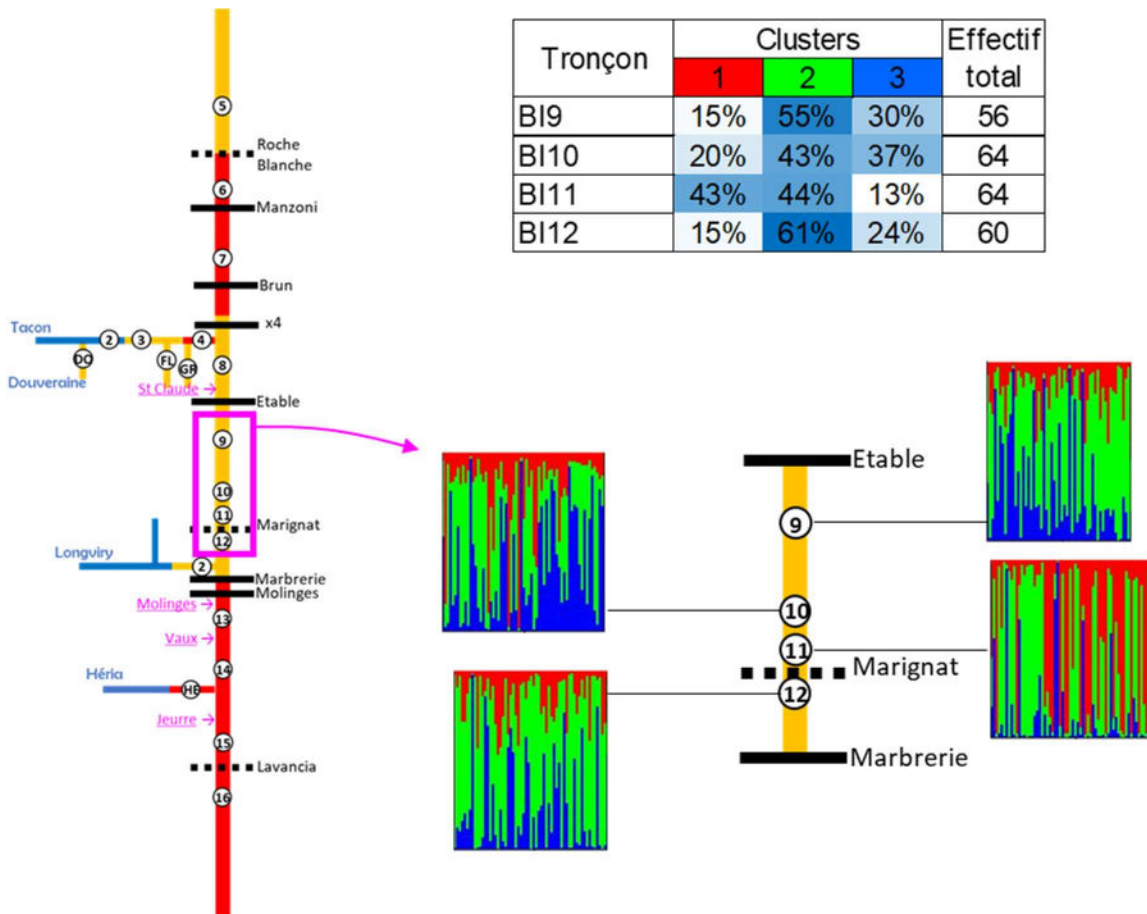


Figure 39 : Recherche d'une structuration génétique au niveau du barrage de Marignat. Appartenance des individus aux 3 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 3 clusters sont présentés dans le tableau.

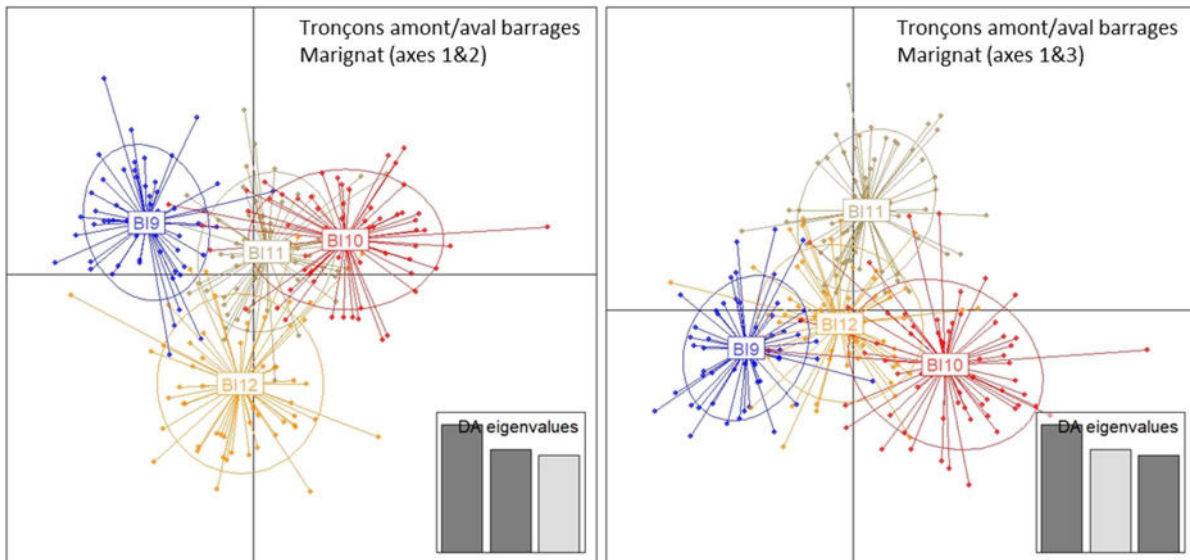


Figure 40 : Recherche d'une structuration génétique au niveau du barrage de Marignat par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

3.7.2.4 BARRAGE D'ETABLE

Le barrage d'Etable (construit en 1930) influence nettement la structuration génétique de la population en provoquant un isolement entre les individus situés en amont et en aval de l'ouvrage. On note cependant la présence d'un nombre réduit de géotypes communs entre l'amont et l'aval du barrage sans pouvoir trancher sur leur origine. Il peut s'agir d'un reliquat de gènes en commun qui étaient partagés avant la construction du barrage et qui persistent dans les deux populations, celles-ci étant séparées depuis environ 30 générations. Ou des flux de gènes limités seraient entretenus par quelques individus de l'amont qui arriveraient à franchir l'ouvrage par dévalaison. Cette hypothèse pourrait être testée par une étude du comportement migratoire par marquage.

La DAPC sépare sur l'axe 1 et 3 les deux tronçons situés en amont, Bi8 et TA4, et les deux tronçons situés en aval, Bi9 et Bi10, mais avec quelques individus qui se rapprochent (figure 41). Les individus du cours principal à St-Claude (Bi8) et ceux de l'aval du Tacon (TA4) présente une légère différenciation mais les résultats montrent également clairement un flux de gènes entre ces deux tronçons (Bi8 et TA4) qui se regroupent sur l'axe 1 et 3.

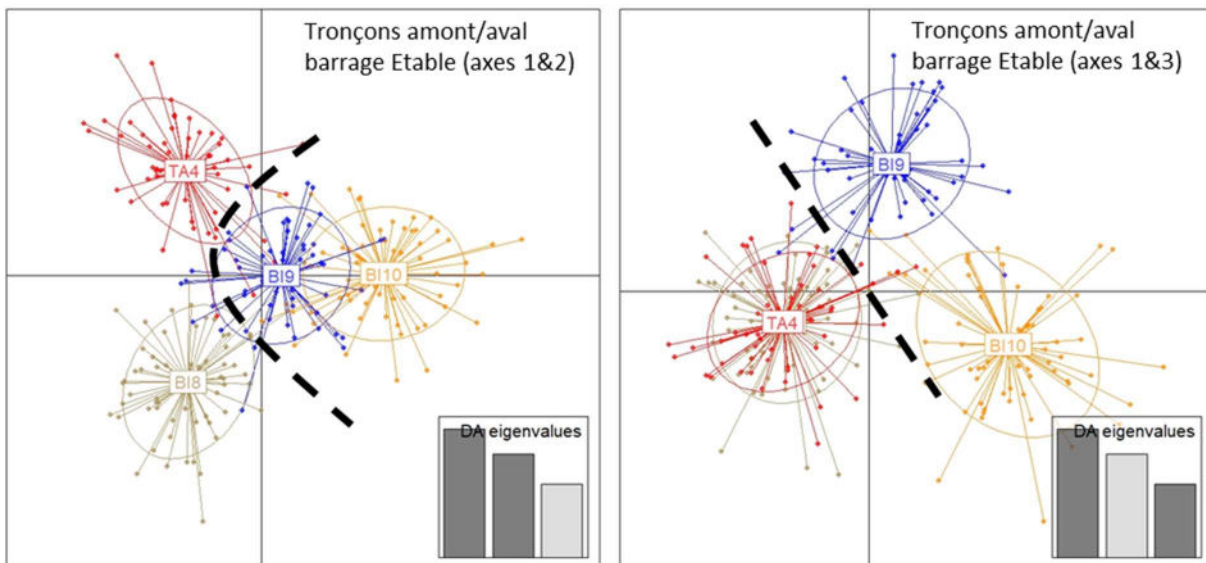


Figure 41 : Recherche d'une structuration génétique au niveau du barrage d'Etable par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

La structuration la plus probable montre 4 clusters génétiques. Le cluster 1 majoritaire (rouge, figure 42) est présent sur les 4 tronçons avec cependant des fréquences relativement variables. Par contre, le cluster 4 fortement représenté sur Bi8 est très peu présent sur les deux tronçons aval du barrage et inversement le cluster 3 est majoritairement présent sur les tronçons aval et peu fréquent sur le tronçon amont.

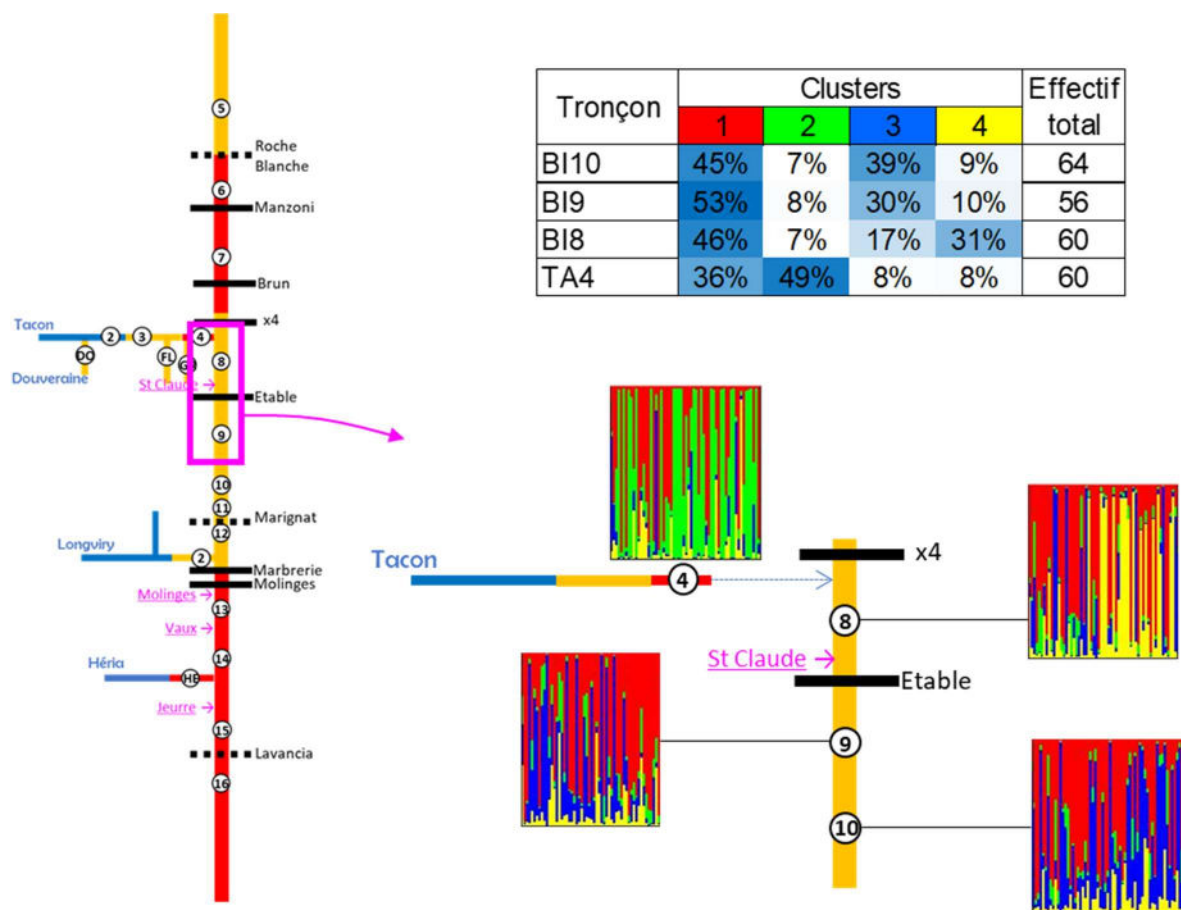


Figure 42 : Recherche d'une structuration génétique au niveau du barrage d'Etable. Appartenance des individus aux 4 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 4 clusters sont présentés dans le tableau.

3.7.2.5 LES OBSTACLES DE ST-CLAUDE À ROCHE BLANCHE

Le linéaire de la Biene compris entre les tronçons Bi8 à St Claude et Bi5 à l'amont de Roche Blanche représente environ 10km de rivière qui sont fragmentés par 7 ouvrages. Cette fragmentation influence fortement la structuration génétique de la population de truites.

La DAPC montre un fort isolement génétique des individus situés sur le tronçon Bi6 qui représente un linéaire de seulement 1km de rivière entre deux barrages (figure 43). Les résultats ne permettent de révéler de flux de gènes entre le tronçon Bi6 et ces deux tronçons adjacents, Bi5 en amont du barrage de Roche Blanche, pourtant équipé d'une passe à poissons, et Bi7 en aval du barrage de Manzoni.

Le tronçon Bi8 s'isole également des 3 autres tronçons et en particulier du tronçon Bi7 situé à seulement 2 km à l'amont. Aucun flux de gènes n'est mis en évidence de part et d'autre des obstacles qui séparent ces deux tronçons.

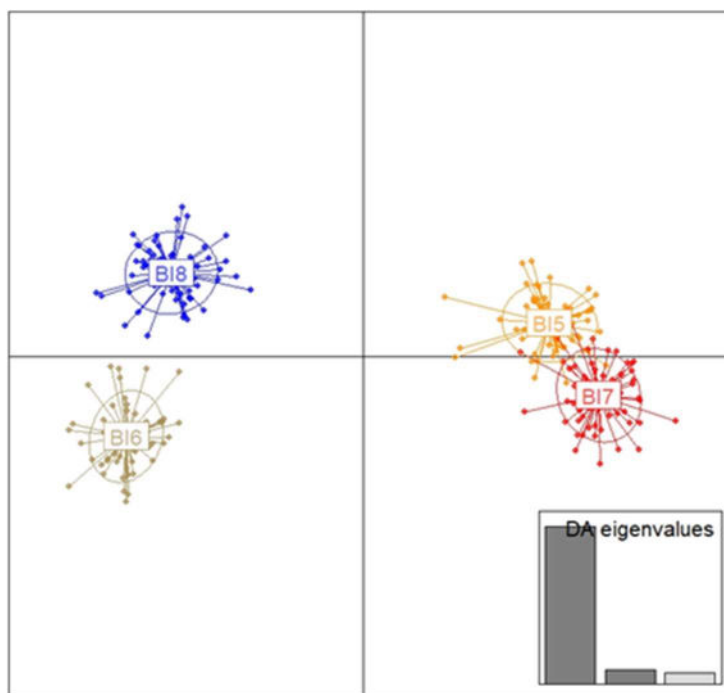


Figure 43 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des obstacles entre St Claude et Roche Blanche par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

La structuration génétique la plus probable consiste en 5 clusters. La répartition des individus au sein des clusters confirme l'isolement des tronçons Bi8 et Bi6 qui sont majoritairement représentés par un seul cluster, cluster 1 pour Bi8 et cluster 5 pour Bi6 (figure 44).

Les individus des tronçons Bi5 et Bi7 montrent des génotypes très proches avec une appartenance majoritaire aux deux mêmes clusters, clusters 2 et 3. Ces résultats mettent en évidence un flux de gènes et donc des mouvements d'individus, certainement par dévalaison, entre le tronçon amont Bi5 et le tronçon aval Bi7. Il semble que ce flux d'individus ne profite pas au tronçon intermédiaire Bi6. La diversité des habitats sur ce tronçon court situé entre deux obstacles est peut-être trop limitée pour être attractive aux individus dévalants.

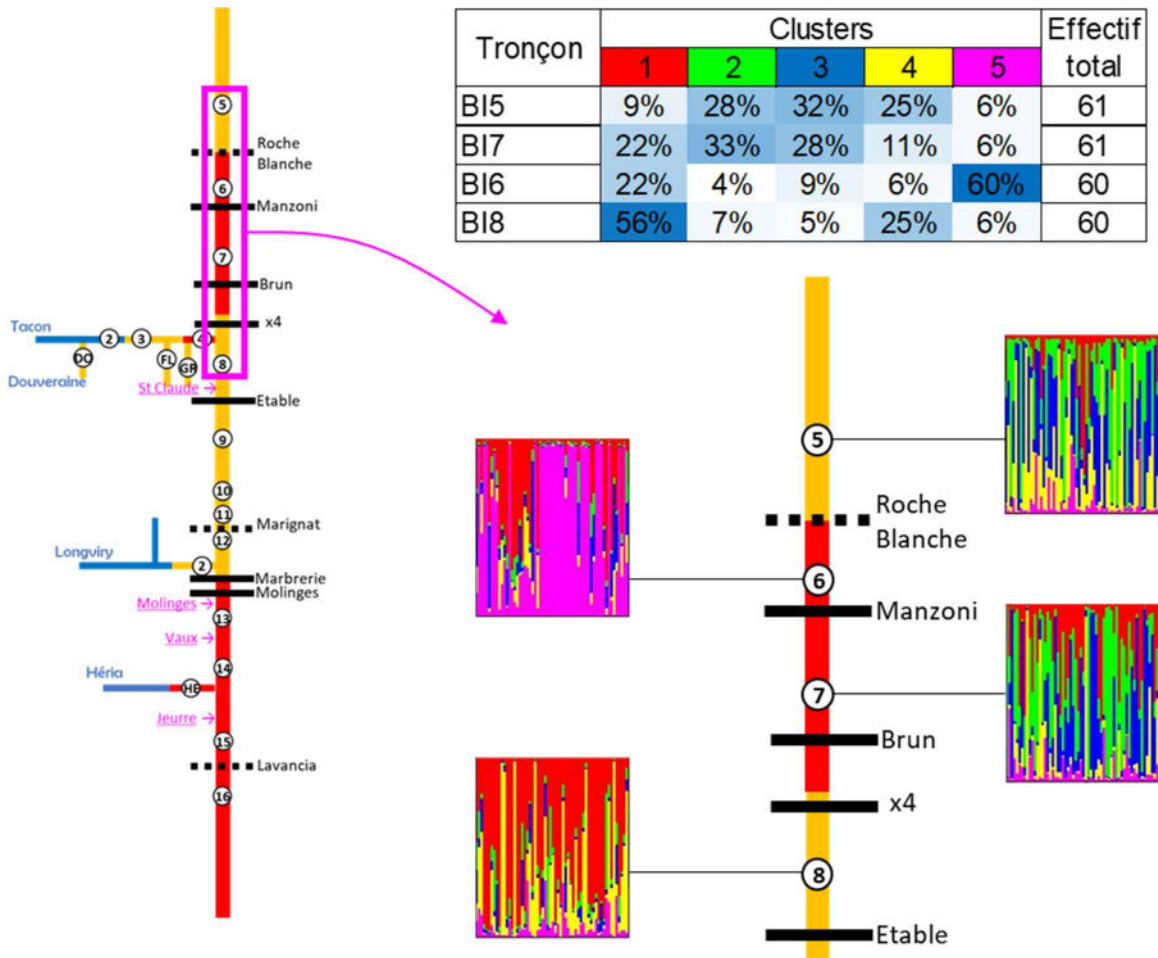


Figure 44 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des obstacles entre St Claude et Roche Blanche. Appartenance des individus aux 5 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 5 clusters sont présentés dans le tableau.

3.7.2.6 LES OBSTACLES ENTRE TANCUA ET LA BIENNETTE

Le linéaire sur la Bienne localisé entre le tronçon Bi4 et les tronçons BC et BT, situés sur les deux ruisseaux formant la Bienne, le Bief de Chaille et la Biennette, représente environ 10km de rivière qui sont fortement fragmentés par environ 18 ouvrages (barrages et seuils). La diversité génétique est fortement structurée en lien avec cette fragmentation qui réduit les mouvements d'individus et donc les flux de gènes.

Les analyses par DAPC montrent globalement une séparation entre les différents tronçons sauf pour Bi3 et Bi4 qui se regroupent (figure 45 axe 1&2). On devine une certaine convergence entre Bi1, Bi2 et Bi3 (figure 45 axe 1&3) qui indique qu'un flux de gène semble existant mais limité entre ces tronçons adjacents localisés sur un linéaire de seulement quelques centaines de mètres et fragmenté par de nombreux ouvrages.

L'analyse par clustering fournit une structuration la plus probable en 4 clusters génétiques avec globalement une répartition des clusters différentes entre les tronçons (figure 46) qui confirme l'effet barrière provoquée par la fragmentation. On remarque nettement l'isolement génétique des individus situés sur le tronçon Bi2 dans Morez isolés sur un linéaire inter-ouvrage de seulement 400 mètres. Les appartenances aux clusters montrent des différences importantes entre les stations qui se succèdent (Bi4 et Bi3 ; Bi3 et Bi2 ; Bi2 et Bi1 ; Bi1 et BT ; Bi1 et BC) et qui sont pourtant très proches géographiquement. Sur ce linéaire, chacun des obstacles contribue à provoquer un isolement

génétique et le nombre important d'ouvrages successifs provoque en plus un effet barrière cumulé qui réduit fortement les flux de gènes.

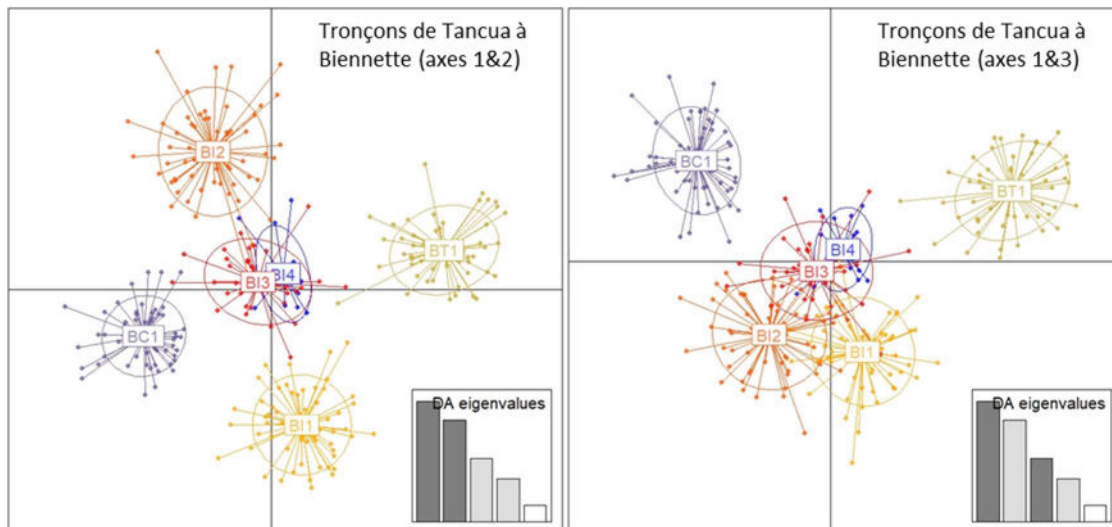


Figure 45 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des obstacles entre l'aval de Tancua et les source de la Bienne par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

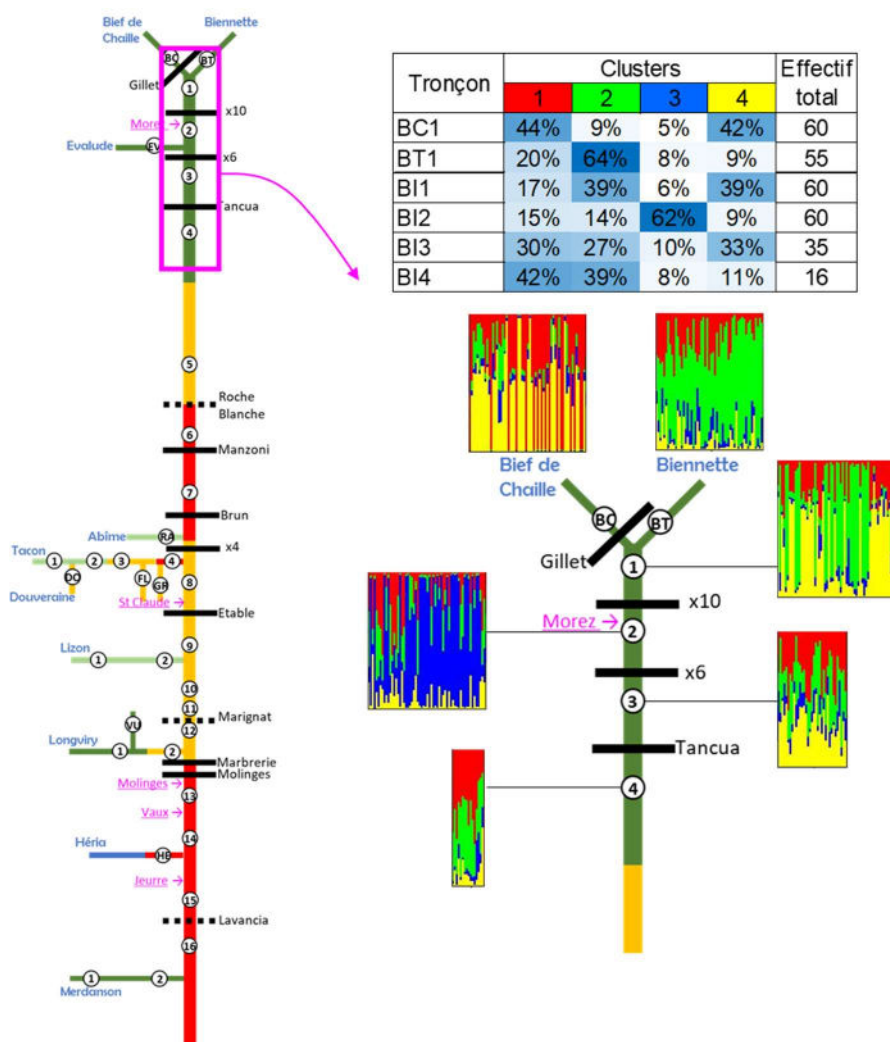


Figure 46 : Recherche d'une structuration génétique au niveau des obstacles entre l'aval de Tancua et les sources de la Bienne. Appartenance des individus aux 4 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux 4 clusters sont présentés dans le tableau.

3.7.2.7 LE SYSTÈME DU TACON

Sur les 5 tronçons situés sur le Tacon et ses affluents abritant une population MED, les analyses mettent en évidence une forte structuration génétique.

Les DAPC séparent clairement les tronçons entre eux, seuls les tronçons adjacents TA3 et TA4 montrent des similitudes au niveau des génotypes. Le Flumen et la Douveraine montrent un certain rapprochement inattendu au vu de leur éloignement géographique (figure 47).

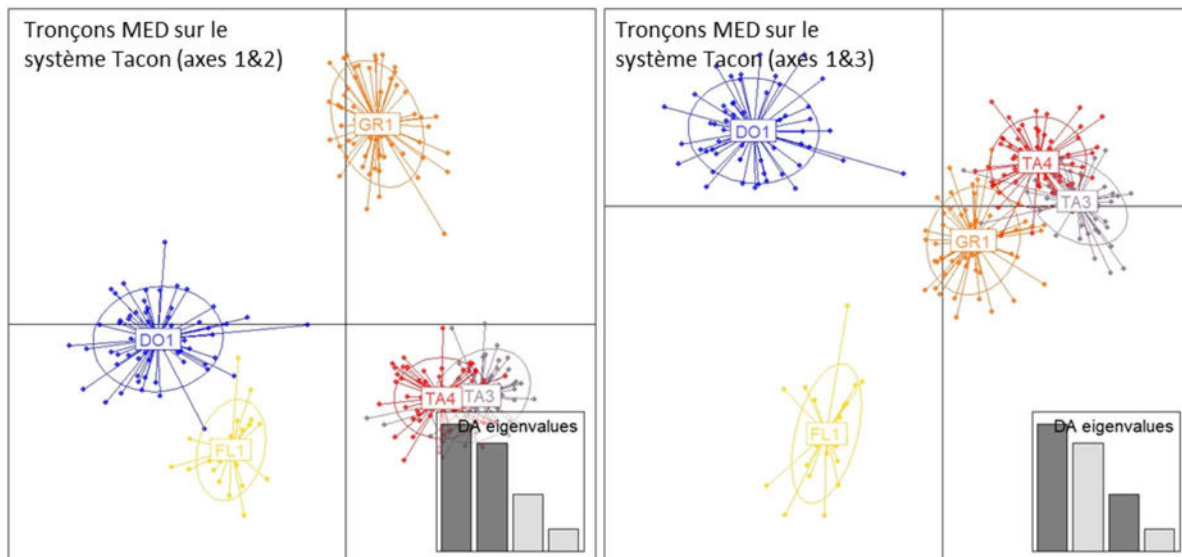


Figure 47 : Recherche d'une structuration génétique sur les tronçons du Tacon par Analyse Discriminante des Composantes Principales (DAPC).

L'analyse par clustering aboutit à des probabilités équivalentes pour une structuration en 4 ou 5 clusters. Les résultats illustrent donc le fort isolement génétique entre les individus des différents tronçons. Le Flumen et la Douveraine montrent des individus assignés au même cluster (cluster 4, jaune, figure 48) ce qui pourrait s'expliquer par un transfert d'individus entre ces deux sites.

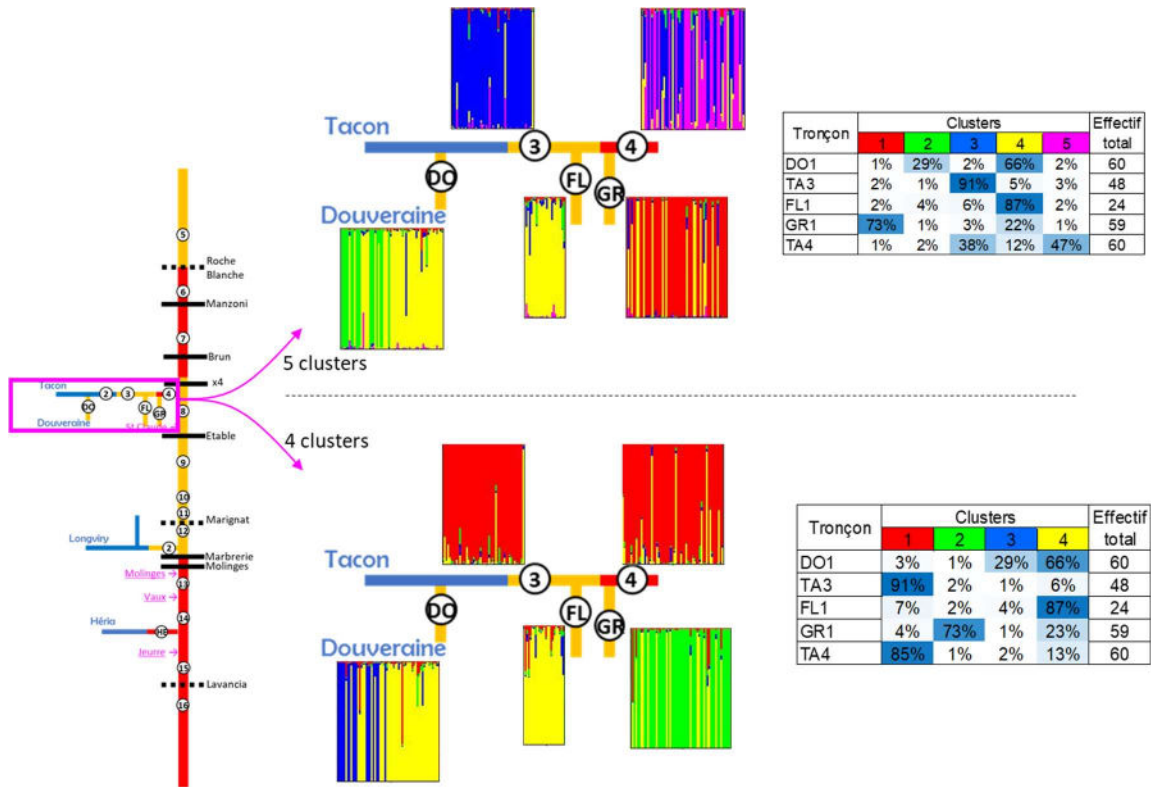


Figure 48 : Recherche d'une structuration génétique sur les tronçons du Tacon. Appartenance des individus aux 4 et 5 clusters génétiques proposés par l'analyse sous STRUCTURE. Chaque couleur représente un cluster différent. Les barres verticales colorées représentent les probabilités de chaque individu d'être membre des clusters. Les pourcentages d'appartenance des tronçons aux clusters sont présentés dans les tableaux.

4. SYNTHÈSE DES ENJEUX ET ZONES PRIORITAIRES

4.1 Les principaux résultats et enjeux à considérer

Résultats obtenus	Enjeux et réflexions à intégrer dans les actions
<p>Une importante population de truites natives méditerranéennes colonise les $\frac{3}{4}$ du cours principal de la Bienne. Cette population autochtone fait partie de la lignée évolutive qui a colonisé progressivement l'ensemble du bassin rhodanien après les dernières glaciations (-10000 à -15000 ans)</p>	<p>Représente un enjeu prioritaire de conservation d'une biodiversité native devenue rare sur le bassin rhodanien.</p> <p>Cette population, encore persistante aujourd'hui, a été capable depuis plusieurs milliers d'années de résister à de nombreux changements et diverses pressions (pollutions, aménagements, crues, maladies, variations climatiques naturelles, repeuplements massifs, ...). Elle représente donc un fort potentiel adaptatif et de résilience à mettre en avant dans le cadre des réservoirs biologiques et des actions de diffusion de la biodiversité.</p>
<p>L'ensemble des indicateurs converge pour indiquer que la fonctionnalité de la population de truite repose exclusivement sur le cours principal de la Bienne.</p> <p>A part l'aval du Tacon, les affluents jouent un rôle actuellement négligeable dans le maintien de la population native.</p>	<p>Pour maintenir et augmenter la capacité de diffusion et de résilience de la population de truites natives, les actions de conservation et de restauration doivent prioritairement se focaliser sur le cours principal de la Bienne.</p>
<p>Les 10km amont de la Bienne et la majorité des affluents sont colonisés par des populations de truites non natives d'origine atlantique domestique qui ont été introduites par le biais des repeuplements.</p>	<p>Il s'agit d'une biodiversité non native introduite dont les individus représentent un risque d'introgression du pool de gènes natifs méditerranéen par des gènes allochtones atlantique.</p> <p>Des mesures de gestion halieutique intégrant les connaissances actuelles en modélisation et biologie évolutive doivent être entreprises pour limiter les risques d'introgression génétique de la population native.</p>
<p>La diversité génétique est fortement structurée par la présence de plusieurs obstacles sur le cours principal qui réduisent les flux de gènes et isolent les populations (barrages de Molinges, Marbrerie, Marignat, Etable, Brun, Manzoni, Roche Blanche et autres seuils).</p>	<p>L'isolation génétique en différentes populations réduit les possibilités de diffusion et de résilience de la biodiversité trutticole à l'échelle du bassin. Un travail conséquent doit être entrepris pour réduire la fragmentation du cours principal et restaurer les continuités piscicoles.</p> <p>Des études sur les mouvements potentiels de poissons au niveau des barrages de Marignat (Pont de Chassal) et d'Etable doivent permettre de mieux cerner les besoins.</p>

4.2 La localisation de zones prioritaires

La compilation des différentes analyses réalisées et des différents indicateurs utilisés (individus natifs, recrutement en juvéniles, nombre de géniteurs efficaces, viabilité et robustesse de la population) a permis de définir les zones primordiales sur lesquelles des actions doivent être menées en priorité pour favoriser la diffusion de la biodiversité truite et ainsi améliorer les capacités de résilience des populations (figure 49).

De manière assez logique, les zones prioritaires se localisent principalement sur la Bienne puisque c'est sur le cours principal que reposent essentiellement les capacités de diffusion et de résilience de la biodiversité ichtyologique identifiée (figure 49). Le système du Tacon dans la continuité du linéaire isolé de la Bienne à saint Claude est également important.

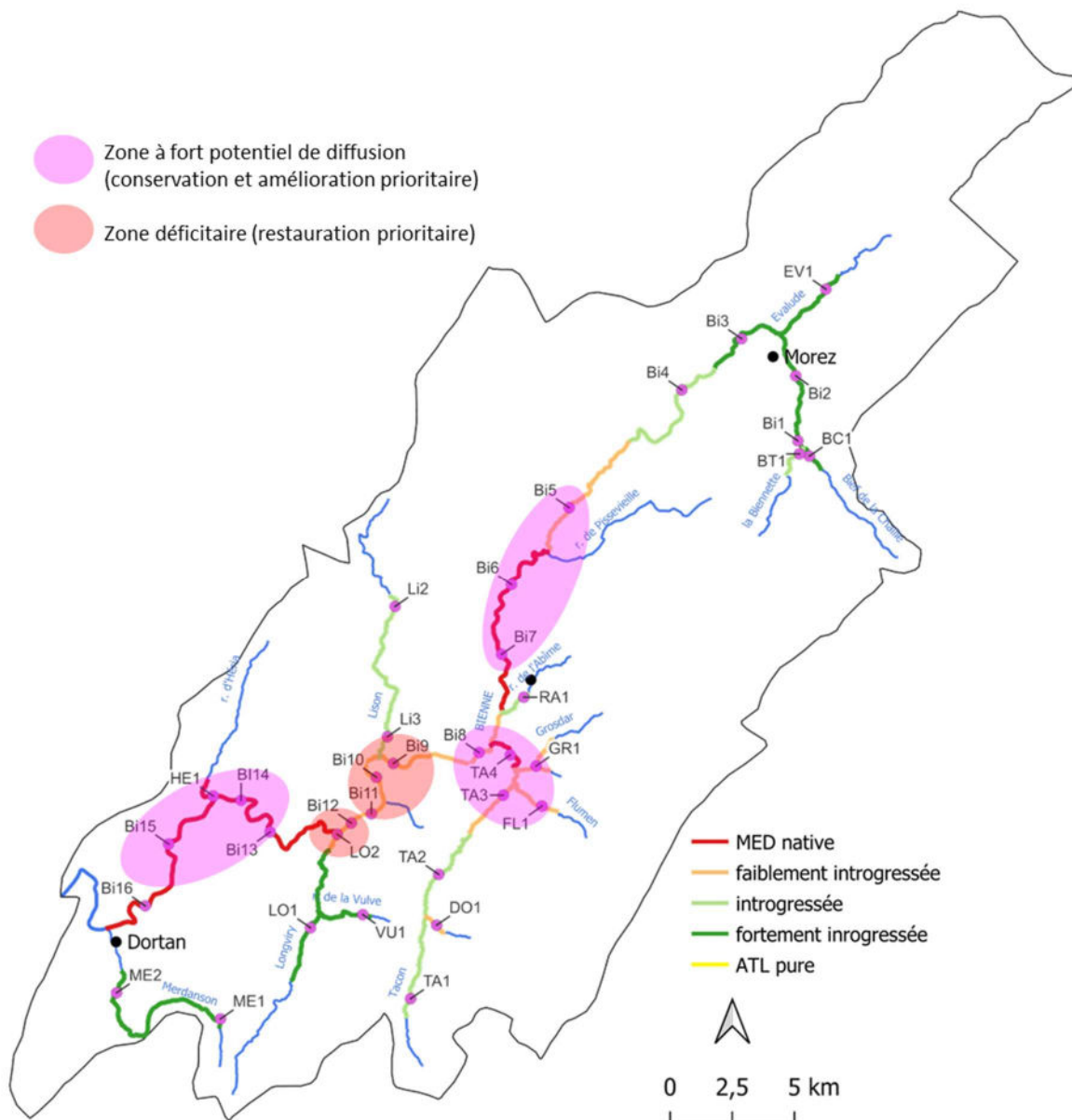


Figure 49 : Localisation des zones d'amélioration et de restauration prioritaires obtenues suite aux croisements des résultats

Trois zones ont été identifiées comme présentant un fort potentiel de diffusion de la biodiversité trutticole sur lesquelles des actions sont nécessaires pour permettre à ces zones de jouer leur rôle de diffusion :

- Le linéaire de la Bienne situé entre les barrages de Lavancia et de Molinges ainsi que la partie connective de l'Héria qui concerne 4 tronçons d'études (Bi15, Bi14, Bi13 et HE1).
- La zone concernée par la Bienne entre le barrage d'Etable et le premier obstacle infranchissable (Barrage Sésame) à l'amont immédiat de St-Claude (tronçon Bi8) et l'aval du Tacon ainsi que le Flumen et le Grosdar (TA4, TA3, FL1 et GR1).
- La zone sur la Bienne comprise entre le barrage Brun et l'amont de Roche Blanche concernée par les tronçons d'étude Bi7, Bi6 et Bi5.

Deux zones ont été identifiées comme déficitaires en termes de biodiversité pour la truite sur lesquelles des actions sont nécessaires pour lever les facteurs de perturbations et restaurer leur capacité d'accueil afin de créer de nouvelles poches de diffusions interconnectées :

- Le linéaire isolé entre le barrage de Molinges et le barrage de Marignat qui inclut les tronçons d'études Bi12 et LO2.
- Le linéaire isolé entre le barrage de Marignat et le barrage d'Etable concerné par les tronçons d'études Bi11, Bi10 et Bi9.

5. PROPOSITIONS D' ACTIONS

5.1 Actions prioritaires de rétablissement des flux de gènes

Au vu des résultats obtenus, afin d'assurer la diffusion de la biodiversité truite native et de garantir la capacité de résilience de la population, les actions prioritaires à mettre en œuvre concernent le rétablissement de la continuité piscicole.

En effet, le principal facteur limitant aujourd'hui le bon fonctionnement de la population de truites natives et les potentialités de diffusion est le fractionnement du linéaire de la Bienne par les ouvrages. Pour rappel, plus de 30 ouvrages sont recensés sur le cours principal de la Bienne.

La structuration génétique de la population de truites native sur la Bienne et le système aval du Tacon est essentiellement expliqué par la présence des ouvrages. Ces ouvrages ont donc une incidence importante sur le fonctionnement de la population en isolant les individus.

Les résultats indiquent clairement que ce fractionnement de la Bienne a fortement réduit les flux de gènes et a provoqué des situations extrêmes d'isolement génétique qui se traduisent par des dérives génétiques sur plusieurs linéaires inter-ouvrages. De même, le fractionnement contraint les individus à vivre sur des faibles linéaires de rivière qui sont insuffisants en termes d'habitats et d'aire de vie pour garantir leur pérennité.

Deux zones prioritaires d'action ont été définies (figure 50) en lien avec la localisation des poches de diffusion prioritaires identifiées précédemment (rappel figure 49) :

- Une zone concernant le linéaire colonisé par la population MED native en amont de Saint Claude depuis le barrage d'Etable jusque l'amont du barrage de Roche Blanche.
- Une zone dite basse Bienne qui concerne le linéaire colonisé par la population MED native en aval du barrage d'Etable.

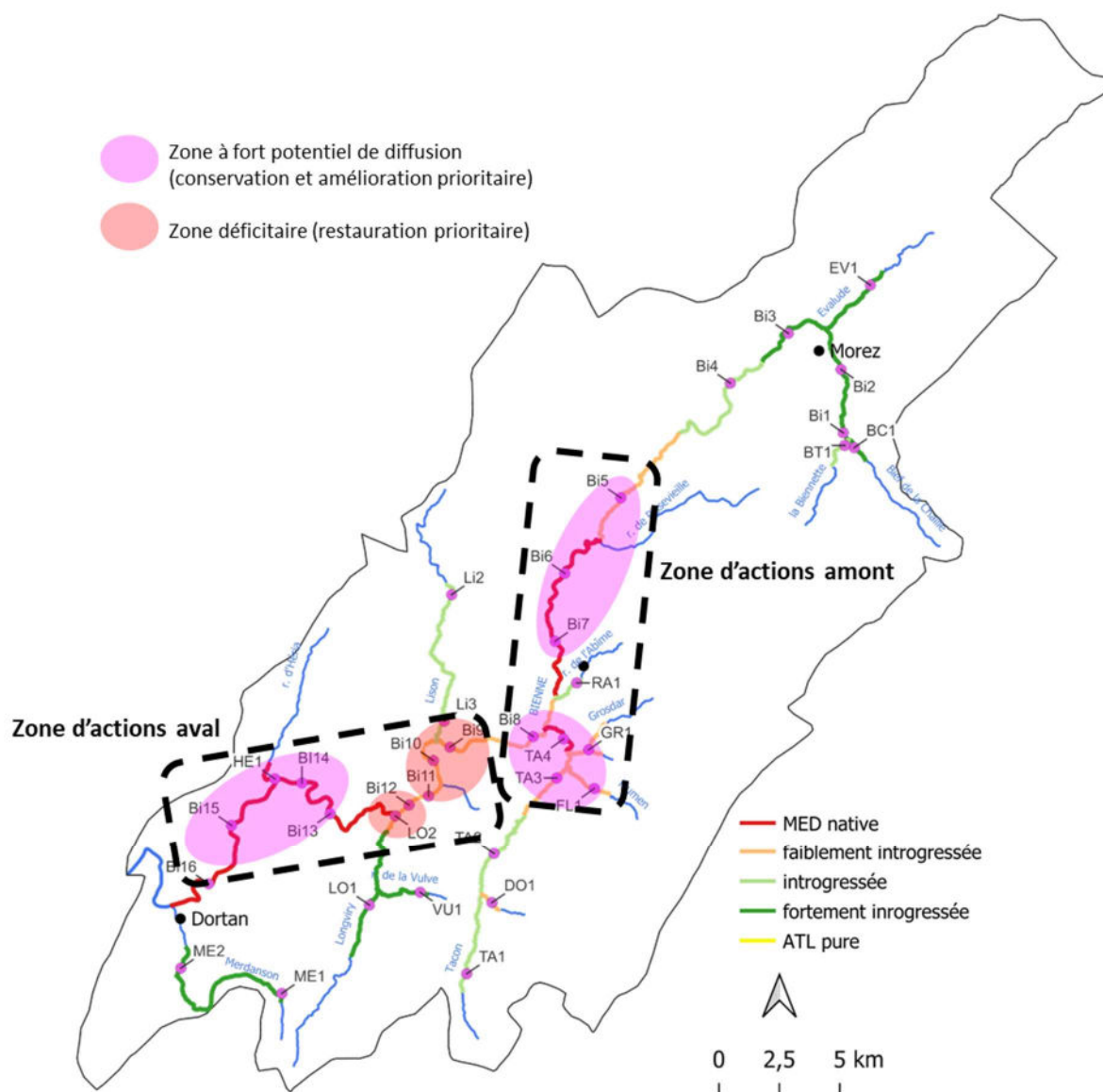


Figure 50 : Localisation des deux zones amont et aval du barrage d'Etable sur lesquelles les actions de rétablissements de la continuité piscicole sont hautement prioritaires.

5.1.1 Sur la zone prioritaire haute Bienne en amont de Saint Claude

Sur cette zone, les actions ont pour objectif de rétablir les flux de gènes et donc les mouvements de poissons au sein du système Tacon-Bienne et entre les tronçons Bi8 et Bi5 sur la Bienne. Il s'agira :

- **D'assurer la migration piscicole dans les deux sens, montaison et dévalaison, au niveau du barrage du Martinet (ROE 9822) sur le Flumen.** Actuellement seuls les 300 mètres aval du cours du Flumen sont connectifs avec le Tacon, le rétablissement de la continuité piscicole au droit de cet ouvrage reconnectera les individus du Flumen amont à ceux du Tacon et augmentera d'environ 2,5 km l'aire de vie de cette population en direction du Flumen.
- **D'assurer la transparence piscicole des 5 ouvrages situés sur la Bienne entre la confluence du Tacon et le tronçon Bi7 :** de l'aval vers l'amont, le barrage Sésame (ROE 46675), le barrage Miflex (ROE 12028), le radier du pont central (ROE 77304), le barrage Olivier (ROE 7531), le barrage Brun (ROE 9130). La présence de ces 5 ouvrages successifs sur un linéaire de 900 m de

rivière provoque un effet barrière très nette qui isole totalement les individus et limite l'aire de vie de la population. Actuellement les individus de la Bienne sur Saint-Claude à l'amont du barrage d'Etable sont restreint à un linéaire de seulement 4km dont la moitié est occupée par la retenue qui ne constitue pas un habitat favorable. Le décloisonnement de ces 4 ouvrages ouvrira plus de 5km de rivière supplémentaire en termes d'aire de vie.

- **D'assurer la montaison piscicole au niveau du barrage Manzoni (dit Manzoni amont) (ROE 17151).** Cette action doit permettre de décloisonner génétiquement les individus situés sur le linéaire amont du barrage qui sont isolés sur un linéaire de seulement 2 km.

5.1.2 Sur la zone basse Bienne en aval du barrage d'Etable

Sur cette zone les actions ont pour objectif de rétablir les flux de gènes et donc les mouvements de poissons sur l'ensemble du linéaire concerné dans le but de reconnecter la zone à fort potentiel de diffusion (14km aval de la Bienne du tronçons Bi 16 à Bi13) aux deux zones déficitaires situées en amont (zone incluant LO2 / Bi12 et zone incluant Bi11, Bi10 et Bi9). Il s'agira :

- **D'assurer la transparence piscicole, en particulier à la montaison, de deux ouvrages successifs situés à seulement 1km l'un de l'autre : le barrage de Molingues (ROE 8479) et le barrage Marbrerie (ROE 8477).** La mise en transparence de ces deux ouvrages représente un enjeu hautement prioritaire en raison de leur impact important sur les flux de gènes et du gain biologique attendu grâce à la reconnexion d'une poche à fort potentiel de diffusion (aval) avec deux zones d'accueil (amont) actuellement déficitaires en termes de diffusion. En outre, cette action redonnera un accès direct des zones de reproduction du Longviry aux géniteurs de l'aval. Enfin, cette reconnexion permettra à la population de disposer d'une aire de vie importante représentant un linéaire accessible d'environ 22 km sur la Bienne.

5.2 Actions d'amélioration des connaissances

Quatre actions d'améliorations des connaissances sur le fonctionnement de la population MED native sont proposées :

- **Identifier l'aire de vie ou home range nécessaire pour satisfaire aux exigences écologiques d'une population sur la Bienne.**

Les résultats indiquent que les populations de truites disposant d'un linéaire non fragmenté par des ouvrages de plusieurs kilomètres de rivière ne présentent pas de structuration génétique naturelle C'est le cas par exemple des 14 km aval de la Bienne entre les tronçons Bi16 et Bi13 et des 7 km entre les tronçons Bi12 et Bi9. A contrario dès que des ouvrages fractionnent le linéaire en petits tronçons de quelques centaines de mètres ou km, une structuration génétique importante est observée. Ceci suggère que les individus sur la Bienne ont besoin d'un linéaire de rivière libre relativement important qui constitue une aire de vie (ou home range) nécessaire pour garantir une bonne fonctionnalité de la population.

Cette aire de vie minimale est un critère essentiel à prendre en compte pour mieux assurer la pérennité et la résilience des populations natives. Elle correspond à un linéaire de rivière sur lequel les individus peuvent circuler sans entrave pour leur permettre d'accéder aux différents habitats nécessaires et adaptés aux différents stades de vie, à des refuges hydrauliques pour se protéger lors des crues importantes et à des refuges thermiques pour faire face aux élévations de températures de l'eau lors des étiages estivaux.

Evidemment l'aire de vie peut varier entre rivières et d'un milieu à l'autre sur une même rivière en fonction de la distribution et de la diversité des habitats.

Actuellement, nous n'avons pas de connaissance précise sur les besoins de mobilité des truites sur la Bienne et sur les aires de vie optimales à mettre en place pour garantir le bon fonctionnement des populations.

Il pourrait être envisager une étude par télémétrie pour décrire les mouvements des truites sur le secteur basse Bienne (aval d'Etable) et sur le secteur haute Bienne (amont Saint Claude) afin d'identifier les besoins nécessaires des populations en termes de mobilité. Les résultats permettraient de choisir des scénarios d'actions ayant le plus d'efficacité en termes de décloisonnement des populations.

- **Evaluer le niveau de « transparence » piscicole du barrage de Marignat et quantifier les flux de montaison au niveau de la passe à poissons.**

Le linéaire connecté de la Bienne c'est-à-dire sans ouvrage situé en aval du barrage de Marignat n'est de seulement 800 m, ce qui est une distance insuffisante pour garantir la diversité des habitats nécessaire aux différents stades de vie des poissons. Ainsi, les poissons situés en aval de ce barrage se trouvent isolés entre deux ouvrages au sein d'un habitat limité et sont donc dépendant des conditions de franchissabilité de ces ouvrages.

Ainsi, pour des raisons génétique (maintien des flux de gènes pour éviter la régression en cours de la diversité génétique) et écologique (accès à des habitats nécessaires en amont), il est primordial que le barrage de Marignat réduise au maximum son impact sur la migration de montaison. Dans cet objectif, le dispositif de montaison dont il est équipé, à savoir une passe à poissons en rive gauche, doit assurer une transparence piscicole la plus optimale possible.

Les résultats génétiques obtenus révèlent l'existence de flux de gènes entre l'amont et l'aval de l'ouvrage mais montrent également une différenciation non négligeable dans la répartition des géotypes de part et d'autre de l'ouvrage. Ces données suggèrent donc un flux de gène présent mais limité entre les échantillons étudiés.

Une étude des conditions de franchissabilité de ce barrage par marquage individuel et de quantification du flux de poissons par vidéo-comptage permettrait de mieux caractériser l'efficacité réelle de la passe à poissons actuelle et de proposer d'éventuelles solutions pour améliorer la transparence de cet ouvrage.

Ce barrage présente une configuration particulière puisqu'il est bâti en deux parties indépendantes à la faveur d'un affleurement rocheux présent au milieu du lit. Le barrage rive gauche sur lequel est implanté la passe à poissons est situé 50 m en amont du barrage rive droite où est localisée la restitution de l'usine hydro-électrique. Cette configuration avec deux barrages décalés et une restitution du courant turbiné située sur la rive opposée à la passe à poissons peut limiter l'attractivité de la passe à poissons et réduire ainsi son efficacité.

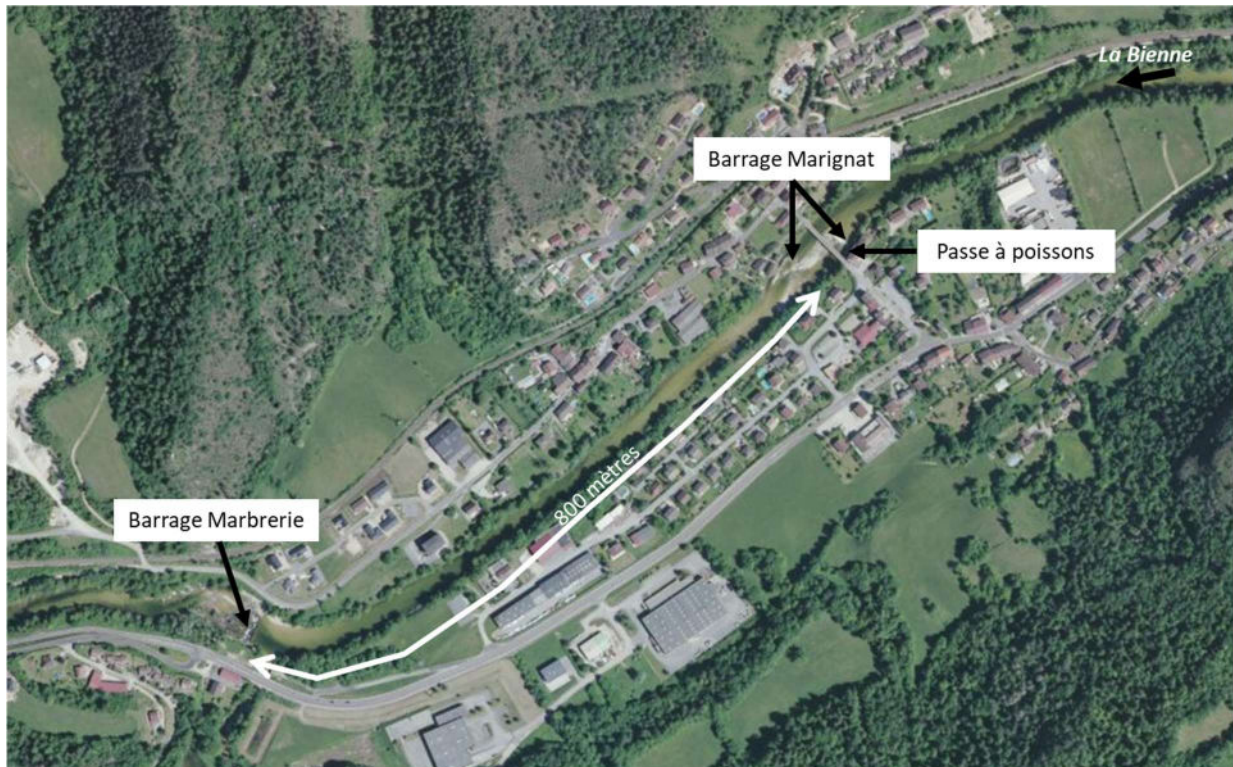


Figure 51 : Vue aérienne du contexte géographique du barrage de Marignat.

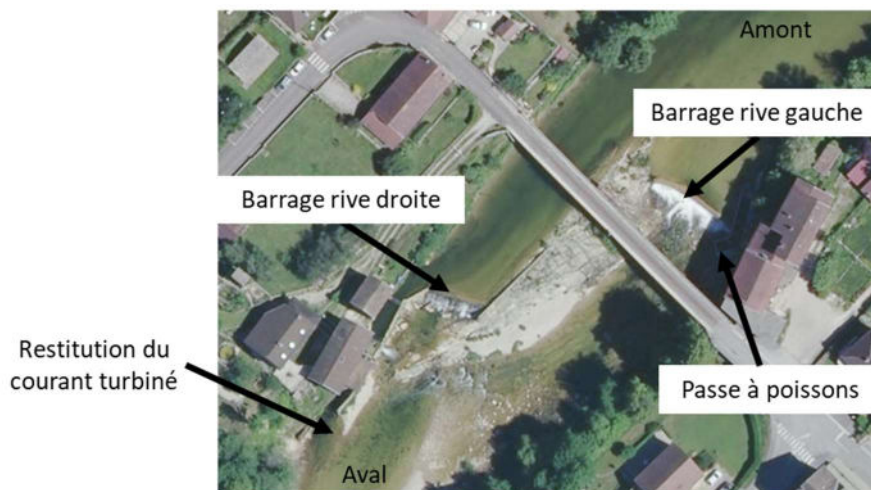


Figure 52 : Vue aérienne précise de l'ouvrage de Marignat avec ces deux barrages décalés, la localisation de l'entrée de la passe à poissons et de la restitution des eaux turbinées.

- **Evaluer les possibilités de dévalaison piscicole au droit du barrage d'Etable.**

Le barrage d'Etable, n'étant pas équipé d'un ouvrage de franchissement, il représente un obstacle totalement infranchissable dans le sens de la montaison. Les résultats génétiques confirment bien que le barrage d'Etable influence fortement la structuration génétique en provoquant un isolement des populations en amont et en aval de l'ouvrage (figures 34, 35 et 42). Cependant, il apparaît que certains individus situés de part et d'autre du barrage présentent des proportions comparables d'appartenance à un même cluster génétique. Ce résultat peut être dû soit à la persistance dans chacune des populations de gènes communs qui étaient présent dans la population avant la construction du

barrage, soit à l'existence d'une dévalaison de quelques individus qui arriveraient à franchir le barrage de l'amont vers l'aval.

Afin d'éclaircir ce point, il est possible de réaliser une étude par marquage et suivi télémétrique pour évaluer les possibilités de dévalaison piscicole au niveau de l'ouvrage d'Etable.

- **Quantifier les flux de poissons en montaison au niveau de la passe à poissons de Lavancia.**

Les résultats ont montré l'existence de flux de gènes au niveau du barrage de Lavancia qui est équipé d'une passe à poissons en rive gauche. Cependant, les individus échantillonnés en aval du barrage présentent des génotypes légèrement différents (un cluster génétique plus fréquent) pouvant faire penser à un début d'isolement génétique. Afin de s'assurer de la pérennité des flux de gènes, un suivi de l'utilisation de la passe à poissons par vidéo-comptage ou marquage individuel par RFID pourrait être mis en place.

5.3 Actions de gestion halieutique et piscicole destinées à réduire les risques d'introgession des populations MED natives par les individus ATL introduits

La population de truites MED natives présente sur la majorité de la Bienne est encore aujourd'hui faiblement introgressée par les gènes ATL domestiques introduits par le biais des repeuplements passés. Ces résultats soulignent que les individus introduits et leurs descendants d'origine ATL domestique se sont peu mélangés (reproduits) avec les individus natifs déjà présents. Ce constat indique l'existence d'un isolement reproducteur entre les deux lignées ATL et MED soutenu par des mécanismes évolutifs. Pour rappel, ces deux lignées ont évolué séparément depuis près d'1 million d'années.

Récemment, des études ont montré l'existence d'un isolement post-zygotiques qui se concrétise par une survie différentielle des génotypes ATL et MED en fonction de la température de l'eau au cours du développement embryo-larvaire (Folio et al. 2021, 2024). Ce mécanisme sélectif contrôle largement la dynamique d'introgession des populations MED par les gènes ATL.

Cependant, avec l'élévation potentielle des températures d'eau dans un futur proche en lien avec le réchauffement climatique, il n'est pas exclu que ce mécanisme évolutif, à l'avantage de la souche MED jusqu'à aujourd'hui, devienne moins performant et qu'une dynamique positive d'introgession se mette en place. Dans ce contexte, les populations ATL fonctionnelles présentes sur l'amont de la Bienne et la quasi-majorité des affluents constituent un risque non négligeable d'introgession pour les populations MED natives.

Afin de conserver la diversité intra-spécifique native, des mesures de gestion d'ordre halieutique et piscicole peuvent être envisagées pour réduire progressivement la présence et l'abondance des populations ATL introduites et ensuite favoriser une recolonisation de ces habitats par la population MED native. Voici quelques exemples d'actions potentielles à réfléchir avec les collectivités piscicoles compétentes sur le bassin (FDAAPPMA et AAPPMA) :

- Lors de la réalisation de pêches électriques de sauvetage (sécheresse ou travaux) voire d'inventaire sur les populations ATL, il serait judicieux d'éviter de remettre à l'eau les individus sur le bassin de la Bienne mais plutôt privilégier des relâchés en plan d'eau clos destiné à la pêche récréative.
- La réglementation pêche prévoit aujourd'hui des mesures de protection qui s'appliquent de manière non différenciée entre les deux lignées qu'elle soit native ou introduite. Or, dans un contexte de conservation de la biodiversité intra-spécifique native, il n'y a pas d'intérêt à appliquer une réglementation pêche qui protège des populations non natives introduites. Au contraire, l'exploitation par la pêche à la ligne des populations ATL pourrait être une mesure de conservation efficace. Ainsi, sur des linéaires clairement définis uniquement colonisés par

des populations ATL introduites, la levée provisoire de certaines mesures de la réglementation pêche, comme la taille limite de capture, la limitation du nombre de capture et les périodes de pêche, pourrait être testée dans le but de réduire fortement l'abondance des individus ATL.

- Sur des faibles linéaires et sur certains affluents des pêches électriques d'enlèvement peuvent être réalisés en complément des autres stratégies. Des opérations similaires ont déjà été réalisées en Haute Savoie et en Savoie (Caudron et al. 2011 ; FDPMA 73 2023 com pers.).
- Après la suppression ou une réduction suffisante d'une population ATL sur un linéaire ciblé, un scénario de recolonisation peut être mis en place par le biais de transferts d'individus MED natifs, ceci afin d'étendre progressivement le linéaire de rivières colonisé par la population MED native sur le bassin de la Bienne. Tous ces nouveaux milieux colonisés sur l'amont et les affluents seront autant de poches potentielles de diffusion qui viendront renforcer la capacité de résilience globale de la population à l'échelle du bassin.

Afin d'orienter les gestionnaires vers les actions les plus efficaces, les différentes actions et les scénarios de gestion peuvent préalablement être testés à l'aide du modèle MEDITERRANEA qui est un outil d'aide à la décision co-développé avec l'INRAE UMR ECOBIOP destiné à intégrer les mécanismes évolutifs entre souche ATL et MED dans la gestion des populations (figure 53) (Folio et al. 2024).

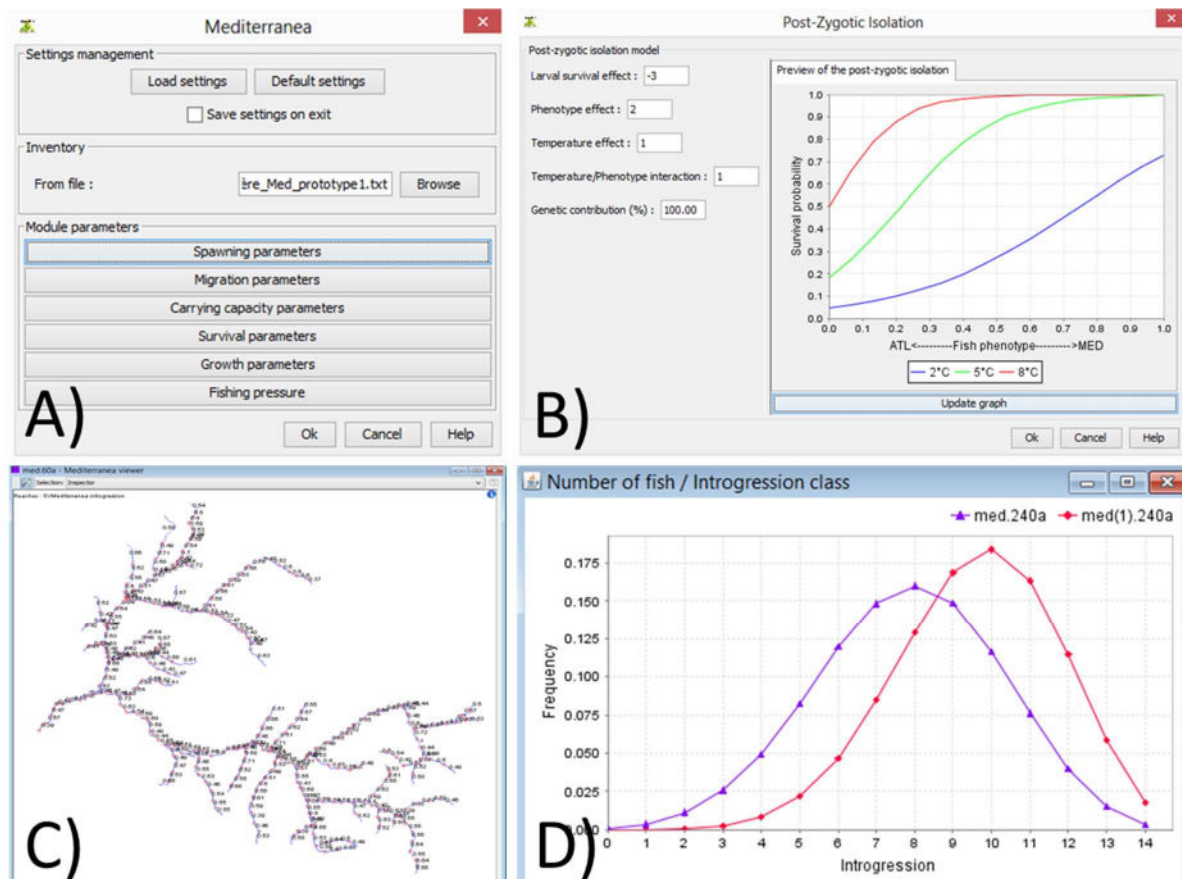


Figure 53 : aperçu de différents éléments d'interface du modèle MEDITERRANEA. A) choix du paramétrage initial, B) sélection de scénarios pour la survie des jeunes poissons en fonction de leur phénotype et de la température, C) cartographie du bassin versant simulé, D) résultats montrant la distribution de l'introgression suivant deux scénarios de gestion différents.

6. RÉFÉRENCES CITÉES

- Ackerman, M. W., Hand, B. K., Waples, R. K., Luikart, G., Waples, R. S., Steele, C. A., & Campbell, M. R. 2017. Effective number of breeders from sibship reconstruction: empirical evaluations using hatchery steelhead. *Evolutionary applications*, 10(2), 146-160.
- Araki, H., Waples, R. S., Ardren, W. R., Cooper, B., & Blouin, M. S. 2007. Effective population size of steelhead trout: influence of variance in reproductive success, hatchery programs, and genetic compensation between life-history forms. *Molecular Ecology*, 16(5), 953-966.
- Bacles, C. F., Bouchard, C., Lange, F., Manicki, A., Tentelier, C., & Lepais, O. 2018. Estimating the effective number of breeders from single parr samples for conservation monitoring of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, 92(3), 699-726.
- Caudron, A., & Champigneulle, A. 2011. Multiple electrofishing as a mitigate tool for removing nonnative Atlantic brown trout (*Salmo trutta* L.) threatening a native Mediterranean brown trout population. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 575-583
- Cavalli-Sforza, L. L., & Edwards, A. W. 1967. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *American journal of human genetics*, 19(3.1), 233.
- Earl, D. A. 2012. BM vonHoldt. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method, *Conserv. Genet. Resour*, 4(2), 359-361.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Folio, D. M., Gil, J., Caudron, A., & Labonne, J. 2021. Genotype-by-environment interactions drive the maintenance of genetic variation in a *Salmo trutta* L. hybrid zone. *Evolutionary Applications*, 14(11), 2698-2711.
- Folio, D. M., Caudron, A., Vigier L., Oddou Muratorio S. & Labonne, J. 2024. Using eco-evolutionary models to improve management of introgression in brown trout 4. *Ecology of Freshwater Fish*, in press.
- Frankham, R. 2005. Stress and adaptation in conservation genetics. *Journal of evolutionary biology*, 18(4), 750-755.
- Jombart, T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24, 1403-1405.
- 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, O. R., & Wang, J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular ecology resources*, 10(3), 551-555.
- Lepais O. 2017. Estimation du nombre de reproducteurs efficaces: un nouvel indicateur de l'état des populations. Rapport final AFB-INRA 2016-2018, 42p.
- Ozerov, M., Jürgenstein, T., Aykanat, T., & Vasemägi, A. 2015. Use of sibling relationship reconstruction to complement traditional monitoring in fisheries management and conservation of brown trout. *Conservation Biology*, 29(4), 1164-1175.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Piry, S., Luikart, G., & Cornuet, J. M. 1999. BOTTLENECK: a program for detecting recent effective population size reductions from allele data frequencies. *Journal of Heredity*, 90(4), 502-503.
- Rousset, F. 2008. *GenePop'007: A complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux*. *Mol. Ecol. Resour.*, 8, 103-106.

- Roussel J-M., Huteau D., Richard A., Gallet O. 2004. Mise au point et validation d'une méthode simple pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en cours d'eau. Rapport de fin de contrat, convention Inra/DIREN. 19 p.
- Saint-Pé, K., Leitwein, M., Tissot, L., Poulet, N., Guinand, B., Berrebi, P., Marselli, G., Lascaux, JM., Gagnaire, PA., & Blanchet, S. 2019. Development of a large SNPs resource and a low-density SNP array for brown trout (*Salmo trutta*) population genetics. *BMC Genomics*, 20, 582.
- Wright, S. 1969. Evolution and the Genetics of Populations. VOL 2. The Theory of Gene Frequencies. University of Chicago Press, Chicago