



**CARACTERISATION GENETIQUE DES POPULATIONS
D'OMBRE COMMUN (*THYMALLUS THYMALLUS* L.)
DE SUISSE ET FRANCE TRANSFRONTALIERE**

**APPLICATIONS A LA CONSERVATION
ET A LA GESTION DE L'ESPECE**

AUTEURS

CATTANÉO F., WINKLER K., GRIMARDIAS D., PERSAT H., ET WEISS S.

Juillet 2011

Mentions légales

Mandant: Office fédéral de l'environnement (OFEV), division espèces, écosystèmes, paysages, CH-3003 Berne. L'OFEV est un office du Département de l'environnement, des transports, de l'énergie et de la communication (DETEC).

Mandataire: hepia, Haute école du paysage, d'ingénierie et d'architecture de Genève.

Auteurs: F. Cattaneo*, D. Grimardias*, St. Weiss**, K. Winkler** & H. Persat***

* *Hepia, Institut Terre-Nature-Environnement, Groupe Ecologie et Ingénierie des Systèmes Aquatiques (EISA), route de Presinge 150, 1254 Jussy (GE), Suisse*

** *Université Karl-Franzens, Institut de Zoologie, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Autriche*

*** *Université Lyon I, CNRS, UMR 5023-LEHNA, Lab. des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Bât. Forel, F-69622 Villeurbanne, France*

Accompagnement OFEV: D. Hefti

Remarque: La présente étude a été réalisée sur mandat de l'OFEV. Seul le mandataire porte la responsabilité de son contenu.

RÉSUMÉ

Le déclin des populations d'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) européennes est un phénomène général qui s'observe sur toute l'aire occidentale de distribution de l'espèce, notamment en Suisse où elle est considérée comme menacée. De nombreuses actions de repeuplement ont été mises en œuvre afin de soutenir ces populations, mais souvent sans résultats bien probants, ce qui soulève la question d'un éventuel manque de compatibilité génétique entre poissons locaux et introduits. La caractérisation génétique des populations locales est désormais une composante essentielle du processus de gestion et de conservation des espèces, notamment lorsque ces populations sont de petite taille et qu'elles présentent une distribution fragmentée au sein des réseaux hydriques. Cette étude a pour objectif de déterminer les structures génétiques intra- et inter-populations d'ombre à partir d'un échantillon constitué des principales populations de Suisse (issues des quatre grands bassins versants : Rhin, Rhône, Danube, et Pô) et de populations limitrophes en France et en Autriche.

Les résultats portant sur l'analyse de l'ADN génomique (10 loci microsatellites sur 1118 individus issus de 31 populations) mettent en évidence une grande variation allélique (de 19 à 54 allèles par locus), ainsi qu'une forte richesse moyenne par population (de 4.2 à 13.8 allèles par locus). La différenciation génétique entre populations est significative pour la quasi-totalité (456 cas sur 465) des comparaisons deux-à-deux, suggérant une forte structuration spatiale. Dans le bassin du Rhône, les populations du Doubs et de l'Ain diffèrent grandement de celles du bassin du Haut-Rhône lémanique. La population du Tessin, très divergente, est à l'évidence non native mais issue de l'acclimatation d'une lignée danubienne par alevinages. Celle de l'Inn amont quant à elle ne présente pas un profil danubien mais typiquement rhénan, traduisant également une acclimatation artificielle. Un arbre phylogénétique complété par des analyses factorielles des correspondances (AFC) sur les profils génotypiques des individus mettent en évidence une cohérence géographique intra-bassins, mais également des "anomalies" (Birse et canal de Werdenberg dans le bassin rhénan). L'analyse 'STRUCTURE' montre que 11 populations sur 31 présentent plus d'une unité génétique, avec ou sans mélange des individus (hybridation introgressive). Les deux populations inventoriées sur la Birse sont composées pour tout ou partie d'individus du

Doubs. Les populations fortement divergentes du Doubs et de l'Ain présentent une signature typique d'une colonisation ancienne du bassin rhodanien, alors que les populations du bassin lémanique et du Rhône franco-suisse sont très probablement issues, comme celles du reste de la suisse alémanique, d'une recolonisation postglaciaire à partir d'individus rhéna. L'analyse de l'ADN mitochondrial confirme les résultats obtenus par l'analyse microsatellite, montrant ainsi la congruence cytogénétique de la structure phylogéographique. Les unités biogéographiques originelles (grande lignées évolutives) sont bien discernables, attestant ainsi du caractère essentiellement natif de la plupart des populations. La préservation de telles unités est fondamentale en termes de conservation.

L'analyse de la contribution allélique totale (CTR), subdivisée en deux composantes, diversité et divergence, permet de hiérarchiser les populations selon ces critères et d'attribuer une priorité en termes de conservation. Pour le bassin du Rhône, abstraction faite des populations les plus distales plus diversifiées (Ain et Doubs), l'ensemble péri-lémanique est constitué d'une mosaïque de populations à forte affinité ayant néanmoins chacune un profil particulier : cela semble traduire une filiation commune mais avec un faible flux génique indiquant un isolement géographique ou écologique. Au sein du bassin rhéna, si on excepte le canal de Werdenberg qui montre clairement des signes de mélange avec du matériel allochtone autrichien, on trouve un solide noyau Rhin-Aar duquel se différencient les populations du sous-bassin neuchâtelois d'une part, et celles de la Linth, de la Thur et de la Sarner Aa, d'autre part, auxquelles semblent également se rapporter les populations implantées dans l'Inn supérieure.

Sur la base de l'ensemble de ces résultats, des recommandations de gestion sont proposées pour chaque bassin versant. Cette approche génétique apporte un éclairage complémentaire aux approches plus "écologiques" ayant permis de définir les populations d'importance nationale, et devrait aider à guider le gestionnaire vers des actions de gestion durable des populations.

Mots-clés : *Thymallus thymallus*, diversité génétique, ADNn et ADNmt, biogéographie, introgression, conservation, gestion des populations, repeuplement, Suisse

SOMMAIRE

1	INTRODUCTION	6
2	MATERIEL ET METHODES.....	8
2.1	ECHANTILLONNAGE.....	8
2.2	EXTRACTION DE L'ADN ET ANALYSES SSR	12
2.3	ANALYSES STATISTIQUES.....	14
2.3.1	ANALYSES INTER- ET INTRA- POPULATIONS.....	14
2.3.2	DETERMINATION DES POPULATIONS PRIORITAIRES EN TERMES DE CONSERVATION.....	16
2.4	ANALYSE DE L'ADN MITOCHONDRIAL (ADN_{MT}).....	17
3	RESULTATS ET DISCUSSION.....	18
3.1	ANALYSE SSR (MICROSATELLITES).....	18
3.2	STRUCTURES INTER- ET INTRA-POPULATIONNELLES	19
3.3	ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (AFC).....	22
3.4	ANALYSE "STRUCTURE".....	28
3.4.1	ANALYSE GLOBALE	28
3.4.2	ANALYSE INDIVIDUELLE DES POPULATIONS	33
3.5	DETERMINATION DES POPULATIONS PRIORITAIRES EN TERMES DE CONSERVATION.....	35
3.6	ANALYSE DE L'ADN MITOCHONDRIAL (ADN_{MT}).....	37
4	RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION	42
4.1	BASSIN DU RHIN.....	43
4.2	BASSIN DU RHONE	44
4.3	BASSIN DU PO.....	45
4.4	BASSIN DU DANUBE	46
5	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	47
6	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	51
7	ANNEXES	56

1 INTRODUCTION

L'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) est, en Suisse, l'une des principales espèces présentant un intérêt à la fois patrimonial et halieutique. Néanmoins, depuis une vingtaine d'années environ, de nombreuses populations sont en déclin ou présentent des signes de disfonctionnement (Guthruf 1996, Büttiker 2007). Ce constat s'observe également dans d'autres pays, notamment dans les parties septentrionale et occidentale de l'aire de distribution de l'espèce : France (Persat 1996), Autriche (Uiblein *et al.* 2001), Allemagne (Gum *et al.* 2009) ou Finlande (Koskinen *et al.* 2000).

Les causes à l'origine de ce déclin sont probablement multiples, et incluent la dégradation globale de l'habitat aquatique ainsi que sa fragmentation, le développement des ouvrages hydroélectriques et de la régulation des débits, la prédation croissante par les oiseaux piscivores (cormorans, harles), la compétition interspécifique potentielle avec des espèces introduites (comme la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*), ou encore le changement climatique (Uiblein *et al.* 2001, Weiss *et al.* 2001, Kirchhofer *et al.* 2002, Fischnetz 2004).

De fait, l'ombre est classé comme une espèce vulnérable par l'UICN ainsi que sur la liste rouge des poissons de Suisse (Kirchhofer *et al.* 2007), en statut menacé selon l'ordonnance relative à la loi fédérale suisse sur la pêche (OLFP ; RS 923.01), et bénéficie d'un statut de protection (annexe III) en Europe selon la convention de Berne.

L'Office Fédéral de l'Environnement a opéré un recensement des populations d'Ombre d'importance nationale, qui a fait l'objet d'une publication (Kirchhofer *et al.* 2002). Les auteurs ont relevé une soixantaine de populations. Cependant, peu de suivis sont actuellement réalisés, et l'évolution de ces populations soulève beaucoup d'incertitudes.

Afin d'accroître les stocks, de nombreuses opérations de repeuplement ont eu lieu, et ce depuis le début du siècle dernier. Ces pratiques ont été réalisées de façon empirique, sans stratégie particulière, et généralement sans information sur les potentialités du système à abriter ou non une population viable. En termes de gestion et de conservation, ces pratiques

peuvent s'avérer contre-productives si l'origine des poissons n'est pas prise en compte, et notamment s'il existe une différenciation génétique importante entre individus natifs et introduits (Largiader & Hefti 2002). En cas d'introgression (hybridation des individus introduits avec les natifs, et transmission de gènes), cela peut aboutir au phénomène de '*outbreeding depression*', résultant en une réduction de la '*fitness*' (degré d'adaptation) des individus des générations suivantes (Araki & Schmid 2010).

En effet, pendant des décennies, l'origine des poissons introduits importait peu, si bien qu'ont été mélangés des individus provenant de populations très éloignées (ex : Bavière, Autriche, Yougoslavie, ou Finlande), avec des histoires et des évolutions génétiques différentes. Les possibilités d'hybridation avec des individus natifs et d'introgression de gènes « exotiques » vont à l'encontre du maintien de pools génétiques distincts et intègres, composante pourtant fondamentale en biologie de la conservation (Waples 1991, Moritz 1994). Très souvent, les repeuplements conduisent à un appauvrissement génétique de la population naturelle, la rendant ainsi moins apte à répondre à des variations environnementales (Largiader & Hefti 2002). Les pressions sélectives s'opérant localement ont pu conduire au fil des générations à des phénomènes de divergence entre populations (Haugen & Vøllestad 2001), qui pourraient expliquer le faible succès d'implantation généralement observé lors de repeuplements avec des individus provenant d'autres bassins (mal-adaptation du génotype introduit aux conditions environnementales locales).

Dès lors, il paraît indispensable pour une gestion cohérente de cette espèce de connaître la structuration génétique des populations entre grands bassins versants (les lignées évolutives), mais également les divergences au sein même des bassins versants qui peuvent donner lieu à des options de gestion particulières.

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 ECHANTILLONNAGE

Une liste initiale de 45 populations à échantillonner (**Annexe 1**) a été établie en concertation avec l'OFEV et les services cantonaux. Celles-ci ont été sélectionnées parmi les populations d'ombre d'importance nationale (Kirchhoffer *et al.* 2002), et sur propositions des experts cantonaux d'après leur connaissance des populations locales. Nous avons veillé à ce que les quatre principaux bassins versants de Suisse (Rhin, Rhône, Danube, Pô) soient représentés.

Pour la plupart des sites (hormis pour les cantons de Genève, Vaud, et pour les sites français qui ont été échantillonnés par nos soins en collaboration avec les autorités locales), les services cantonaux ont procédé aux captures et aux échantillonnages, puis nous ont transmis le matériel génétique conditionné.

Le matériel biologique a été collecté selon 3 méthodes :

- par pêche électrique (**Photo 1**), en automne ou au printemps, pour les populations suffisamment importantes et dans les cours d'eau permettant cet échantillonnage (profondeur et largeur faibles à moyennes). La plupart des populations ont été échantillonnées selon cette méthode.



Photo 1 : Echantillonnage par pêche électrique par les services cantonaux de Genève et Vaud sur la Versoix

- par capture des alevins post-émurgents à l'épuisette le long des berges, courant mai ou début juin, lorsqu'ils colonisent des habitats très lenticules et peu profonds. Outre

le fait d'être relativement faciles à capturer, les 0+ présentent l'avantage d'être nés sur le site et donc sont issus d'une reproduction locale, au contraire des adultes dont on ne connaît pas forcément l'origine. Cinq populations (AIN, DOU, FOR, RHC, SAR) ont été échantillonnées de la sorte.

- par pêche à la ligne, lorsque la pêche à l'électricité ne peut s'appliquer (TES par exemple).

En grande majorité, les échantillons provenaient de poissons adultes (capturés par pêche électrique ou à la ligne). Ils étaient constitués de morceaux de nageoires de quelques mm², préservés dans de l'alcool isopropylique à 96 %, et conditionnés dans des tubes Eppendorf. Le reste des échantillons était constitué d'alevins post-émergents (capturés à l'épuisette le long des berges), préservés dans de l'alcool à 70 %.

Au final, nous avons pu collecter des échantillons pour 31 populations (détail en **Table 1**, représentation cartographique en **Figure 1**). Les raisons pour lesquelles les autres populations n'ont pu être échantillonnées incluent :

- une forte diminution de la taille de la population, désormais réduite à de trop faibles effectifs (Sitter, Glâne, Neirigue) ;
- des difficultés d'échantillonnage importantes, liées à la taille de la rivière (Aar) ;
- des faibles effectifs couplés à de mauvaises conditions environnementales au moment prévu de l'échantillonnage (par ex., canal de Leytron-Fully) ;
- un moratoire interdisant la capture de l'ombre (canton de Berne).

Le jeu de données a été complété par des échantillons externes, appelés échantillons de référence, en provenance de piscicultures autrichiennes, afin de potentiellement mettre en évidence un transfert de gènes depuis ces piscicultures jusqu'aux rivières de Suisse. Des échantillons des clades Nord (N_AI) et Sud (S_AI) des Alpes (Weiss *et al.* 2002), ainsi que de la rivière Lafnitz (LAF), ont également été intégrés.

Table 1 : Liste des 31 sites (populations) échantillonnés (+ 5 populations autrichiennes de référence) ainsi que leurs codes, par grand bassin versant. Les nombres d'individus analysés pour les microsatellites (SSR) et l'ADN mitochondrial (ADN_{mt}) sont mentionnés.

Cours d'eau - Site	Code pop.	N (SSR)	N (ADN _{mt})
Bassin du Rhin			
Aar - tronçon Aarau-Brugg	AAR1	16	2
Aar - Aarau	AAR2	21	5
Aar - tronçon Böttstein-Döttingen	AAR3	40	5
Aar - Thun (Schadau)	AAR4	40	8
Areuse	ARE	32	7
Birse - Liesberg*	BIR1	26	7
Birse - Zwingen*	BIR2	37	5
Limmat	LIM	20	-
Linth (canal)	LIN	40	14
Mentue	MEN	42	11
Orbe - vallée de Joux	ORB1	60	16
Orbe - Vallorbe (bassin de géniteurs)	ORB2	43	3
Orbe - Puitsoir amont Moulin, ROD	ORP	2	-
Rhin - Ellikon am Rhein	RHE	31	5
Rhin – tronçon Stein-Schaffhouse	RHI	45	3
Rhin – aval chutes du Rhin	REE	9	-
Rhin – tronçon Stein-Schaffhouse*	STR	31	-
	STE	5	2
Sarner Aa° - Sarnen	SAR	29	13
Talent - Charvornay	TAL	31	10
Thielle - Ependes	THI	4	4
Thur	THU	34	9
Werdenberger (canal ; Rhin)	WER	35	15
Sous-total Rhin		673	144
Bassin du Rhône			
Ain - Mollon°	AIN	43	15
Allondon	ALL	40	16
Doubs°	DOU		
- Ravine	DAR	5	5
- Gogniat	DGO	30	8
- Les Rosées	DLR	7	6
Menoge (Foron de Fillinge)°	FOR	41	6
Nant de Sion - Arenthon	NDS	41	12
Rhône - Chautagne°	RHC	40	11
Venoge - Moulin du Choc	VEN	29	16
Versoix	VER	43	13
Sous-total Rhône		319	108

Table 1 (suite)

Cours d'eau - Site	Code pop.	N (SSR)	N (ADNmt)
Bassin du Danube			
Inn - exutoire lac de Champfer	INL	45	3
Inn - Samedan	INN	40	4
Sous-total Danube		85	7
Bassin du Pô			
Tessin	TES	42	18
Sous-total bassin du Pô		42	18
Autriche (échantillons de référence)			
Lafnitz	LAF	14	<i>n. a.</i>
Alpes du nord (clade)	N_AI	29	<i>n. a.</i>
Alpes du sud (clade)	S_AI	19	<i>n. a.</i>
Stock de pisciculture 1	ZKO1	31	<i>n. a.</i>
Stock de pisciculture 2	ZKO2	32	<i>n. a.</i>
Sous-total Autriche		125	
Total (tous bassins + Autriche)		1244	277

n. a. : ne s'applique pas.

* : population complémentaire issu de Vonlanthen et Salzburger (2011)

° : échantillon constitué d'alevins post-émergents

2.2 EXTRACTION DE L'ADN ET ANALYSES SSR¹

L'ADN génomique de 1119 individus issus des 31 sites d'échantillonnage (populations) a été extrait à l'acétate d'ammonium concentré selon le protocole de Miller *et al.* (1988) modifié. La variation allélique a été recherchée pour 12 loci microsatellites (*Thy1*, *Thy54*, *Thy62*, *Tth447*, *Tar101*, *Tar104*, *Tar106*, *Tth213*, *Tth305*, *Tth446*, *Tth414*, *Tth445*). Quatre loci di-nucléotides et 8 loci tétra-nucléotides ont été combinés dans deux réactions PCR de 6 loci chacune. Chaque mélange de 10 µl était constitué de 10-100 ng d'ADN, de 0.2 µM de chaque amorce, de 5 µl 2x Type-it Multiplex PCR Master Mix (QUIAGEN) et d'eau. Les procédures pour la PCR étaient conformes aux recommandations du constructeur, et sont disponibles auprès des auteurs sur demande.

Le nombre d'allèles par locus (AN), et les taux d'hétérozygotie observée (H_0) et attendue (H_E) ont été calculés à l'aide du logiciel GENETIX 4.05 (Belkhir *et al.* 1996-2004). La richesse allélique par locus (AR) et les écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg (F_{IS} par population) ont été calculés en utilisant FSSTAT version 2.9.3.2 (Goudet 2001). Le logiciel MicroChecker (van Oosterhout *et al.* 2004) a été utilisé pour vérifier la présence potentielle d'allèles nuls. Le déséquilibre de liaison (LD) à l'échelle de la population a été testé en utilisant FSSTAT avec 6600 permutations. La signification statistique des tests a été évaluée après correction des probabilités par la méthode de Bonferroni.

La structure génétique des populations a été analysée à différents niveaux afin de mettre en évidence la variabilité de la façon la plus optimale. Ainsi, les analyses ont porté sur le jeu de données dans son ensemble, mais également sur des sous-ensembles plus restreints correspondant à l'échelle des bassins versants, en particulier le Rhône et le Rhin (voir **Table 1**). Les populations des bassins du Danube (INN, INL) et du Po (TES) ont été considérées à part : en raison de leur nombre insuffisant, la variabilité intra-bassin n'a pu être analysée.

¹ SSR : 'Simple Sequence Repeats', ou microsatellites

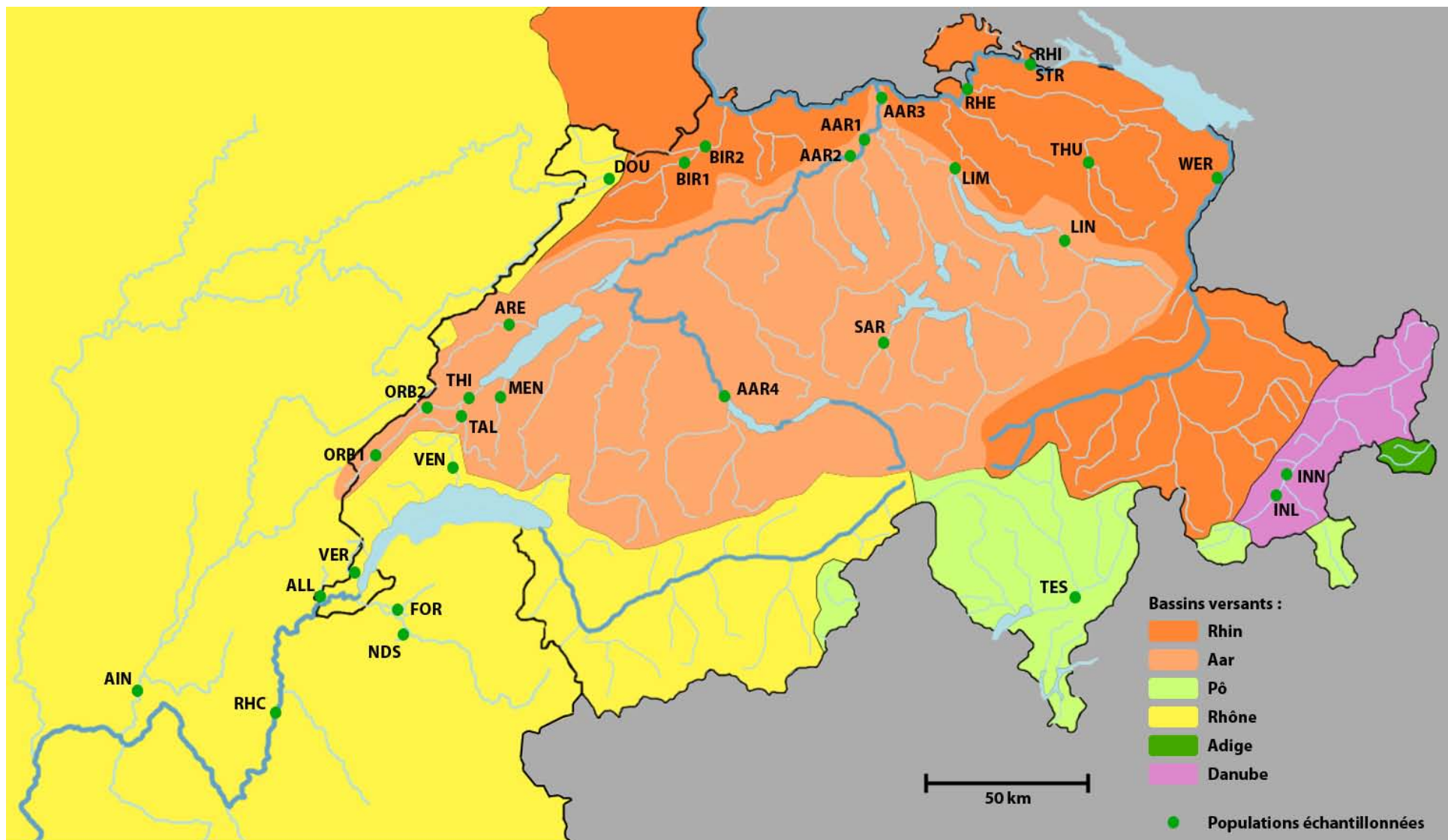


Figure 1 : Localisation géographique des sites échantillonnés en Suisse et en France, par grand bassin versant. Les codes associés aux sites sont décrits en **Table 1**.

2.3 ANALYSES STATISTIQUES

2.3.1 ANALYSES INTER- ET INTRA- POPULATIONS

Le degré de différenciation entre les 31 populations a été quantifié par F_{ST} et R_{ST} , calculés par FSSTAT GenAlEx 6.4 (Peakall & Smouse 2006).

Les relations génétiques entre toutes les populations péri-alpines, puis au sein de l'ensemble Rhin-Haut-Rhône (cf. **Table 1**) ont été évaluées successivement en générant les deux arbres phylogénétiques correspondant à l'aide du programme POPULATIONS 1.2.30 (Langella 2002). Ces arbres ont été construits par la méthode du '*Neighbor-Joining*', et sont basés sur le '*model-free shared allele distances*' (distance des allèles partagées, D_{AS}). Cette distance est recommandée pour des populations fortement apparentées, ainsi que pour l'analyse des microsatellites de l'ADN nucléaire d'une manière générale (Nei *et al.* 1983, Takezaki and Nei 1996). Le support accordé aux nœuds a été estimé par ré-échantillonnage ('*bootstrap*') des loci, avec 1000 répliquats. Un premier arbre a été construit sur la totalité du jeu de données (incluant les populations autrichiennes de référence), afin d'avoir une vision d'ensemble de la structuration des populations. L'analyse a ensuite été affinée en retirant les populations les plus divergentes (populations de références, plus TES, DOU, AIN, et BIR1).

Une analyse factorielle des correspondances (AFC ; selon les recommandations de She *et al.* (1987) dans GENETIX 4.05) a été réalisée afin de représenter graphiquement les relations génétiques entre individus. Les deux premiers axes ont été conservés. Un code couleur permet de visualiser l'appartenance de chaque individu à sa population d'origine. Ce type d'analyse multivariée étant néanmoins fortement influencé par la présence d'*'outliers*' (individus atypiques, présentant des valeurs extrêmes), et générant en premier lieu les composantes expliquant la plus forte proportion de variance des données, nous avons réitéré des AFC sur les 4 jeux de données suivants afin de mieux explorer leurs structures :

- a) l'ensemble des 31 populations, auxquelles s'ajoutent cinq populations autrichiennes de référence représentant les clades Alpes du Nord et Alpes du Sud (N_AI, S_AI,

respectivement), la rivière Lafnitz (LAF, Est de l'Autriche), ainsi que deux populations de géniteurs issues de la plus importante pisciculture d'ombre d'Autriche (ZKO1, ZKO2) ;

- b) 26 populations du jeu de données global, après avoir retiré les plus divergentes (BIR1, BIR2, AIN, DOU, et TES) ;
- c) 18 populations du bassin du Rhin ;
- d) 8 populations du bassin du Rhône, auxquelles ont été ajoutées BIR1 et BIR2 du bassin rhénan, qui sont supposées avoir subi des repeuplements d'individus provenant du Doubs (Dr. P. Vonlanthen, *communication personnelle*) ;
- e) 6 populations du bassin rhodanien, en retirant DOU et AIN qui sont les plus divergentes.

La structure génétique des populations a également été explorée par une approche Bayésienne de classification, réalisée à l'aide de STRUCTURE ver. 2.3.3. (Pritchard *et al.* 2000). Cette approche définit « K » sous-populations (« clusters », classes), en assignant les individus à des groupes en équilibre de Hardy-Weinberg, sans information *a priori* sur leur appartenance à une population. Nous avons réalisé une analyse hiérarchique, c'est-à-dire que les itérations ultérieures ont été effectuées sur des données partielles, où les individus des classes supposées avaient été retirés (Vähä & Primmer 2006). Par conséquent, les analyses ont été conduites sur 3 jeux de données :

- a) l'ensemble des populations ($N = 28$) des deux principaux bassins, le Rhin et le Rhône ;
- b) les populations du bassin du Rhin ($N = 18$; en excluant la Birse BIR1 & BIR2), et séparément, celles du bassin du Rhône ($N = 8$) ;
- c) les populations des deux principaux groupes au sein du bassin du Rhin.

Enfin, nous avons vérifié s'il existait une structure intra-population en effectuant l'analyse STRUCTURE pour chacune des populations prise individuellement. Cette analyse apporte un complément d'information aux tests de déséquilibre de liaison réalisés à l'échelle de la population.

Pour chacune des analyses STRUCTURE ci-dessus, nous avons utilisé un modèle de mélange supposant l'indépendance des fréquences alléliques avec un '*burn-in*' de 50'000 suivi de

100'000 itérations. En fixant K au nombre maximal de populations présentes dans le jeu de données considéré (par ex., $K = 28$ pour les deux principaux bassins versants), trois simulations MCMC (*Markov Chain Monte-Carlo*) ont été lancées. Nous avons évalué la valeur la plus probable de K en utilisant le taux de changement de second-ordre $L''(K)$ selon Evanno *et al.* (2005) à l'aide de l'application en ligne '*Structure Harvester*'². Pour l'évaluation individuelle des populations, nous avons fixé $K = 3$, en conservant les mêmes conditions que décrites ci-dessus pour les simulations MCMC.

2.3.2 DETERMINATION DES POPULATIONS PRIORITAIRES EN TERMES DE CONSERVATION

Afin de déterminer un statut de conservation relatif pour chaque population, nous avons utilisé l'approche décrite dans Petit *et al.* (1998) à l'aide de CONTRIB ver. 2.01 (Petit *et al.* 2006). Celle-ci a récemment été utilisée sur les populations d'ombre de Scandinavie (Swatdipong *et al.* 2009). Le but est d'évaluer l'architecture allélique des populations en termes de diversité et de différenciation relativement aux autres populations, et d'attribuer une priorité de conservation en fonction des degrés à la fois de diversité et de divergence. Ainsi, les populations qui présentent les plus fortes contributions relatives à la richesse allélique totale (CTR) à la fois en termes de diversité et de divergence, se voient attribuer la plus forte priorité de conservation à l'échelle de la région. Une nouvelle fois, les mesures étant relatives, nous avons conduit ces analyses sur différents jeu de données. Par exemple, la CTR a été une première fois calculée sur l'ensemble du jeu de données, puis TES et THI ont été exclues. TES a été retirée suite à un problème d'amplification d'un locus, mais surtout parce qu'elle apparaît clairement comme étant d'origine non-native, ce qui aurait biaisé la divergence relative des populations natives. THI a été exclue car la taille de l'échantillon était trop faible. Une seconde analyse a été conduite sur le bassin du Rhin seul, puis une troisième sur le bassin du Rhône seul. Ces analyses nécessitent l'estimation d'une valeur initiale de richesse allélique, qui a du être calculée par raréfaction (à l'aide de FSTAT) : nous avons utilisé une valeur de 29 pour le jeu de données complet et pour le bassin du Rhin, et 15 pour le bassin du Rhône.

² http://taylor0.biology.ucla.edu/struc_harvest

2.4 ANALYSE DE L'ADN MITOCHONDRIAL (ADN_{MT})

La région de contrôle de l'ADN mitochondrial (ADN_{mt}) a été amplifiée par PCR avec les amorces LRBT-25 et LRBT-1195, initialement publiées par Uiblein *et al.* (2001), avec les conditions décrites dans Froufe *et al.* (2005). Alors que la totalité de la région de contrôle avait initialement été ciblée (soit environ 1082 paires de bases), nous avons rencontré des difficultés d'amplification dans la deuxième partie (côté 3') à cause d'une séquence répétée impliquant 82 paires de bases. Afin d'outrepasser ce problème, nous avons adapté la stratégie d'amplification utilisée en démarrant la réaction par la première moitié (côté 5') de la région de contrôle avec les amorces LRBT-25 et INT-5' (5'- ATA TAA GAG AAC GCC CGG CT - 3'), puis amplifié la seconde moitié (côté 3') avec une amorce nouvellement conçue (CRint3F; 5' - GAA ACC ACT CAC TGA AAG CCG - 3') et HN20 (5'- GTG TTA TGC TTT AGT TAA GC - 3') (Bernatchez & Danzmann 1993). Dans certains cas, la PCR a généré trois produits différents : un premier impliquant LRBT-25 et INT-5', un second impliquant les nouvelles amorces CRint3F et CRI_int1R (5' - ACT TCC TGG TTT AGG GGT TTG AC - 3'), et un troisième utilisant INT-3' (5'- TCC TTG TTT TCC TGT CAA ACC - 3') et CRII_int2R (5' - TGA GTT TCC TTG GGG GTG TG - 3'). Cette difficulté a déjà été mentionnée pour plusieurs autres salmonidés (par exemple pour les genres *Coregonus sp.* et *Hucho sp.*), ainsi que pour *Thymallus* (Weiss *et al.* 2002, Gum *et al.* 2005). Les populations présentant un nombre inconnu de cette répétition de 82 paires de bases sont essentiellement issues du bassin du Rhin suisse.

Les fragments d'ADN ont été purifiés à l'aide d'ExoSAP-IT et séquencés (BigDye, ABI PRISM 3130xl capillary genotyper). Les séquences d'ADN_{mt} ont été éditées, combinées, et alignées avec 62 haplotypes publiés (Weiss *et al.* 2002, Gum *et al.* 2005) à l'aide de MEGA 5.6.1 (Tamura *et al.* 2007). La liaison potentielle entre les allèles microsatellites et l'ADN_{mt} a été testée en utilisant FSTAT, en opérant un recodage des haplotypes uniques en variables muettes. Les relations phylogénétiques entre haplotypes ont été évaluées par le maximum de vraisemblance tel qu'implémenté dans RAxML 7.0.4 (Stamatakis *et al.* 2006). La pertinence des noeuds de la topologie ainsi construite a été évaluée par *bootstrap* (1000 répliqués).

3 RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 ANALYSE SSR (MICROSATELLITES)

Une forte variation allélique a été observée, allant de 19 (*Thy1*) à 54 (*Tth445*) allèles par locus génétique. La diversité allélique moyenne par population (**Annexe 2**) varie de 4.2 allèles pour la Thielle (THI) à 13.8 pour l'Areuse (ARE).

Les taux d'hétérozygotie observée et attendue varient respectivement de 0.505 à 0.714, et de 0.506 à 0.755 (**Annexe 2**). Quatre loci présentent un écart significatif à l'équilibre de Hardy-Weinberg (EHW) dans au moins deux populations, alors que *Tth305* et *Tth414* dévient significativement de cet équilibre dans la majorité des populations (**Annexe 2**). Sur l'ensemble des loci, 16 populations (AAR3, AAR4, BIR2, INN, LIN, MEN, ORB1, ORB2, RHC, RHE, RHI, STR, TAL, THU, VER et WER) présentent un écart significatif à l'EHW, avec des valeurs de F_{IS} positives, indiquant un déficit d'hétérozygotes. Un tel déficit est généralement causé soit 1) par un appariement non-aléatoire des géniteurs, ou 2) par la présence d'allèles nuls à certains loci.

Les résultats issus de MicroChecker confirment la présence d'allèles nuls aux loci *Tth305* et *Tth414* dans quasiment toutes les populations. Lorsqu'on retire ces deux loci de l'analyse, seules cinq populations présentent encore un écart significatif à l'EHW (BIR2, ORB1, RHI, STR, WER). Par conséquent, dans la majorité des cas, il est probable que les écarts à l'EHW observés à l'échelle de la population soient davantage liés à la présence d'allèles nuls plutôt qu'à un réel phénomène biologique. Pour ces 5 populations qui présentent un déséquilibre malgré le retrait de ces deux loci, celui-ci pourrait être expliqué par un effet Wahlund (sous-structure au sein de la population).

L'analyse du déséquilibre de liaison (*LD*) à l'échelle de la population a révélé un nombre variable de comparaisons significatives (sur un total de 66), allant d'une paire de locus pour FOR, INL et INN, deux paires de locus pour MEN, 6 paires de locus pour THU, VEN et ORB1, 10 paires pour BIR2 et enfin 16 paires pour ORB2. Ces signes de déséquilibre gamétique, en

particulier pour ces dernières populations (BIR2 et ORB2), correspondent à des déviations à l'équilibre de Hardy-Weinberg ainsi qu'à des groupes génotypiques multiples dans l'analyse STRUCTURE des populations individuelles.

Tous ces résultats sont convergents, et suggèrent qu'il existe au moins deux unités génétiques au sein de ces populations. Nous pouvons supposer que, dans la plupart des cas, cela résulte de repeuplements avec du matériel exogène à ces populations.

3.2 STRUCTURES INTER- ET INTRA-POPULATIONNELLES

Quasiment toutes les comparaisons 2 à 2 entre populations ont mis en évidence une différenciation significative (**Annexe 3**). Les valeurs de F_{ST} varient de moins de 0.01 lorsque plusieurs sites ont été échantillonnés sur la même rivière (par ex., AAR1-4) ou entre AAR et STR, ce qui n'indique pas de différenciation, à 0.37 (par ex. entre DOU et FOR), ce qui indique une très forte différenciation (**Annexe 3**). La plupart des comparaisons impliquant le Doubs (DOU) ont montré de fortes valeurs de F_{ST} , reflétant une divergence significative de cette population avec toutes les autres échantillonnées. Les valeurs de R_{ST} sont généralement plus élevées que celles de F_{ST} pour les populations fortement divergentes (par ex., 0.64 pour INL *versus* TES), ce qui reflète davantage l'influence des mutations par rapport à la dérive dans de telles comparaisons. Les valeurs de R_{ST} étaient globalement très élevées pour l'ensemble des comparaisons impliquant le Tessin (TES), dont l'origine génétique est très probablement exogène (voir ci-dessous).

Les relations génétiques entre populations basées sur les données de microsatellites sont présentées en **Figure 2A et 2B**. Les analyses ont été réalisées pour l'ensemble du jeu de données (incluant les populations autrichiennes de référence), de manière à avoir une vue globale de la structuration tous bassins confondus, puis en retirant les populations les plus divergentes que sont le Tessin (TES), l'Ain (AIN), le Doubs (DOU), et la Birse (BIR1) ainsi que les références autrichiennes afin d'accroître la résolution d'analyse et mieux mettre en évidence les différences entre populations plus « typiques » (et probablement natives) de Suisse. L'arbre phylogénétique retranscrit globalement une organisation géographique par

grand bassin versant : Rhin (auquel s'apparente la composante lémanique), Rhône aval, et Danube (**Figure 2A**), avec cependant quelques « anomalies », telles les populations de l'Inn qui se trouvent étroitement associées aux populations rhénanes, ou celles de la Birse, associées à celle du Doubs. Il convient de noter la distance importante entre les deux populations de la Birse (BIR1 et BIR2), même si celles-ci se regroupent avec une très forte certitude. Cela résulte du fait que les deux sites ont été rempoissonnés avec des individus non-natifs de la même origine, comme souligné par Vonlanthen & Salzburger (2011), mais que la population BIR2 semble avoir conservé quelques représentants d'une autre lignée (cf. analyse STRUCTURE).

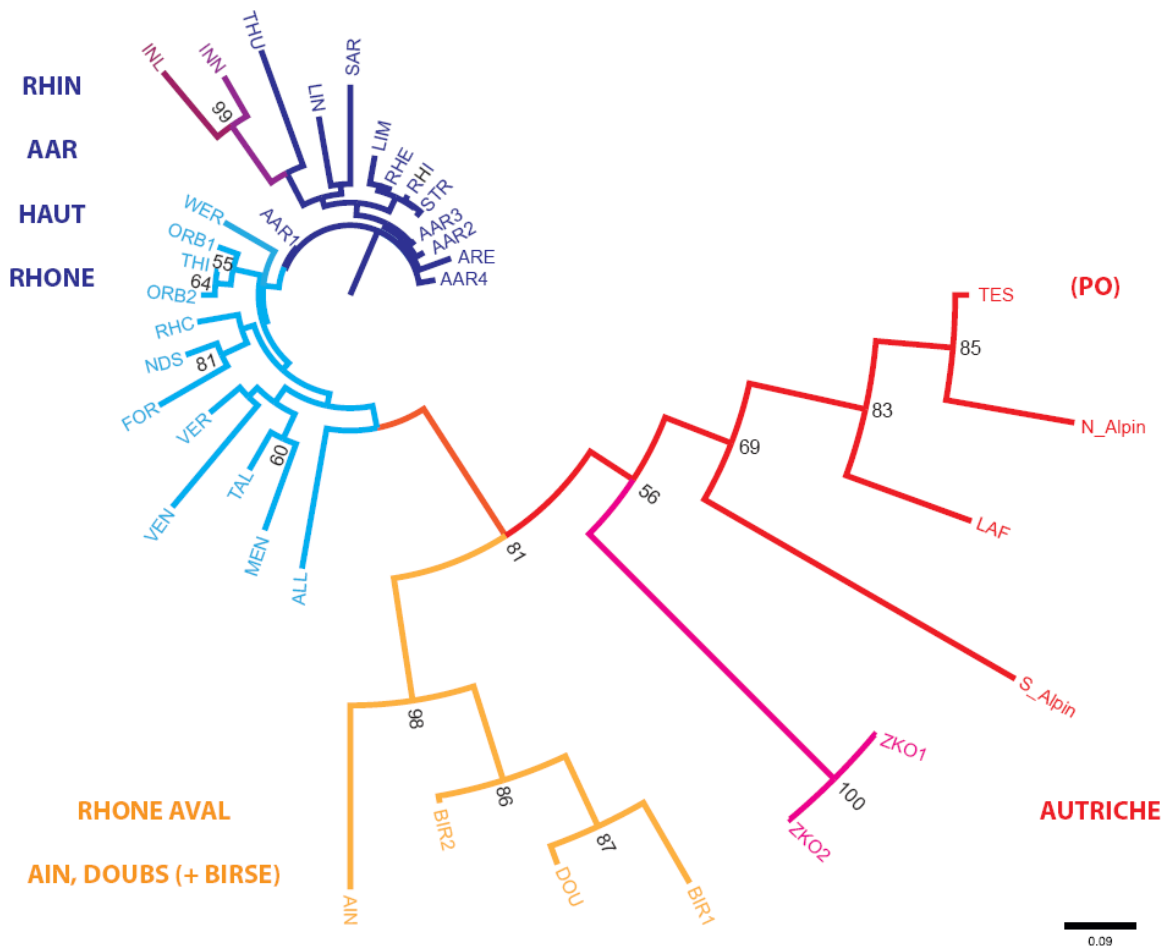
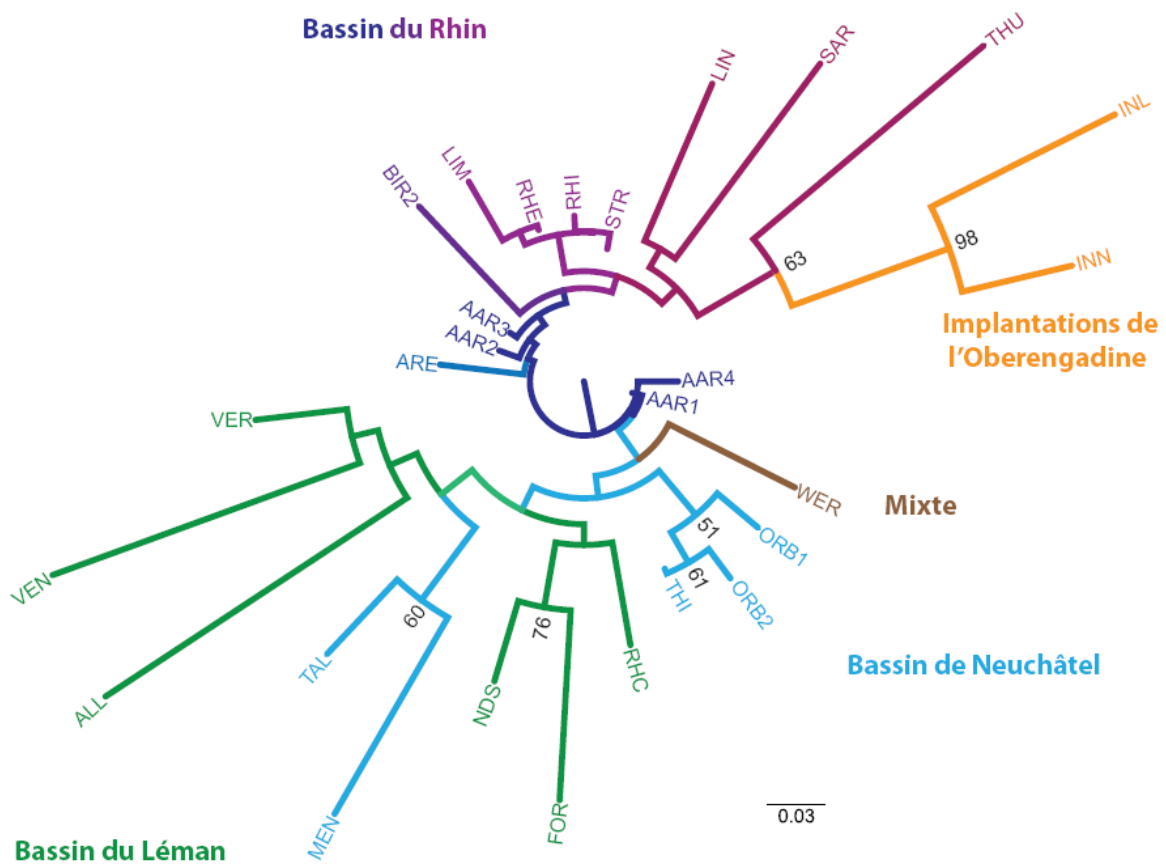


Figure 2A : Arbre phylogénétique des populations basé sur la distance des allèles partagés (D_{AS}) de 10 loci microsatellites pour l'ensemble des populations, incluant celles de référence. Les valeurs de support des nœuds sont des pourcentages (> 50 %) après 1000 ré-échantillonnage ('bootstrap') des loci. Abréviations définies en **Table 1**.

Les populations de l'Ain (AIN) et du Doubs (DOU), bien qu'étant très divergentes l'une de l'autre, sont regroupées dans la même branche avec un très fort support (évaluée par 'bootstrap') par comparaison aux autres sites du bassin du Rhône.

L'analyse sur le sous-ensemble rhéno-lémanique permet de mieux apprécier l'organisation locale (**Figure 2B**).



Autour d'un tronc commun constitué des populations de l'Aar et du Rhin, les populations se différencient selon deux branches principales, l'une relative aux populations plutôt "orientales" (LIN, SAR, THU, INN, INL), l'autre plutôt aux populations méridionales (bassins de Neuchâtel et du Léman). L'origine rhénane orientale des implantations de l'Oberengadine (INL et INN) ne fait aucun doute. Il convient de remarquer le positionnement de la population de la Limmat (LIM), sous-bassin de l'Aar, qui se regroupe avec celles du sous-bassin du Rhin (RHE, STR et RHI). La population de la Birse aval (BIR2) a été ici débarrassée de ses représentants dubistes afin que l'on puisse mieux apprécier le positionnement de ses représentants rhénans : ces derniers se placent en intermédiaire entre les blocs Rhin et Aar, mais avec une originalité certaine. Côté méridional, la structure ne semble guère respecter la ligne de partage des eaux puisque la Mentue et le Talent afficheraient un profil plutôt lémanique, mais la longueur des branches de l'ensemble indique un plus fort degré de différenciation locale, ce qui peut induire des rapprochements plus numériques que réels.

3.3 ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (AFC)

Une première AFC des génotypes des individus a porté sur l'ensemble des populations considérées (Suisse, France et Autriche ; **Figure 3**).

Les résultats sont présentés de façon globale pour les deux premiers axes factoriels F1 et F2 (projection de l'ensemble des populations dans le plan factoriel, **Figure 3**), et de façon détaillée par population (chaque population est projetée individuellement dans le plan factoriel de manière à faciliter la lecture) sur les plans factoriels F1 x F2, F1 x F3 et F3 x F4 (**Annexe 4A, B, C**).

Sur la **Figure 3A**, cinq groupes de génotypes s'individualisent dans le plan F1 x F2 :

- 1) l'ensemble noté 1 (points jaunes brillants et rouges en coordonnées positives de l'axe F2, en haut de la carte factorielle) représente deux stocks de pisciculture (ZKO1 & ZKO2) issus du plus important producteur d'ombre en Autriche ;

- 2) le clade "sud des Alpes" (notée 2, coordonnées F1 et F2 négatives) se singularise dans le quadrant inférieur gauche de la carte factorielle ;
- 3) un troisième groupe (noté 3) composé des individus appartenant à la lignée génétique "nord des Alpes" (sur la base de l'ADN_{mt}) ainsi qu'à ceux de la rivière Lafnitz (sous-bassin de la rivière Raab, qui se jette elle-même très à l'est dans le Danube en territoire Hongrois), s'individualise avec des coordonnées F2 négatives. Là, il est intéressant de noter que les individus provenant du Tessin (TES) se positionnent dans ce groupe, ce qui pourrait confirmer l'origine autrichienne de ces génotypes, et non Adriatique comme ils devraient l'être s'ils étaient natifs ;
- 4) un ensemble (noté 4) composé des populations du Doubs (DOU), de l'Ain (AIN), et de la Birse (BIR1 & BIR2) ;
- 5) un dernier groupe (noté 5) est constitué principalement des populations du bassin du Rhin, ainsi que des populations rhodaniennes autres que AIN et DOU. Il est intéressant de remarquer que certains individus de la population WER se situent en position intermédiaire entre les échantillons provenant de Suisse et ceux issus des piscicultures autrichiennes ou de la lignée « Nord des Alpes » (**Annexe 4A**). Il est très probable que ces génotypes soient originaires de ces sources là, voire éventuellement d'hybrides F1 entre des souches importées et d'origine.

La **Figure 3B** focalise sur le groupe 5 (les autres populations ont été retirées du jeu de données), qui rassemble la plupart des populations de Suisse et de Savoie. On peut noter que la variation sur l'axe F2 résulte surtout de quelques individus issus des populations ARE et WER. Comme déjà pressenti, ces génotypes sont probablement d'origine étrangère. Une meilleure résolution peut être atteinte en filtrant davantage les données, notamment en supprimant les génotypes étrangers ou « anormaux », afin « d'éclater » au maximum l'inertie du jeu de données des populations natives.

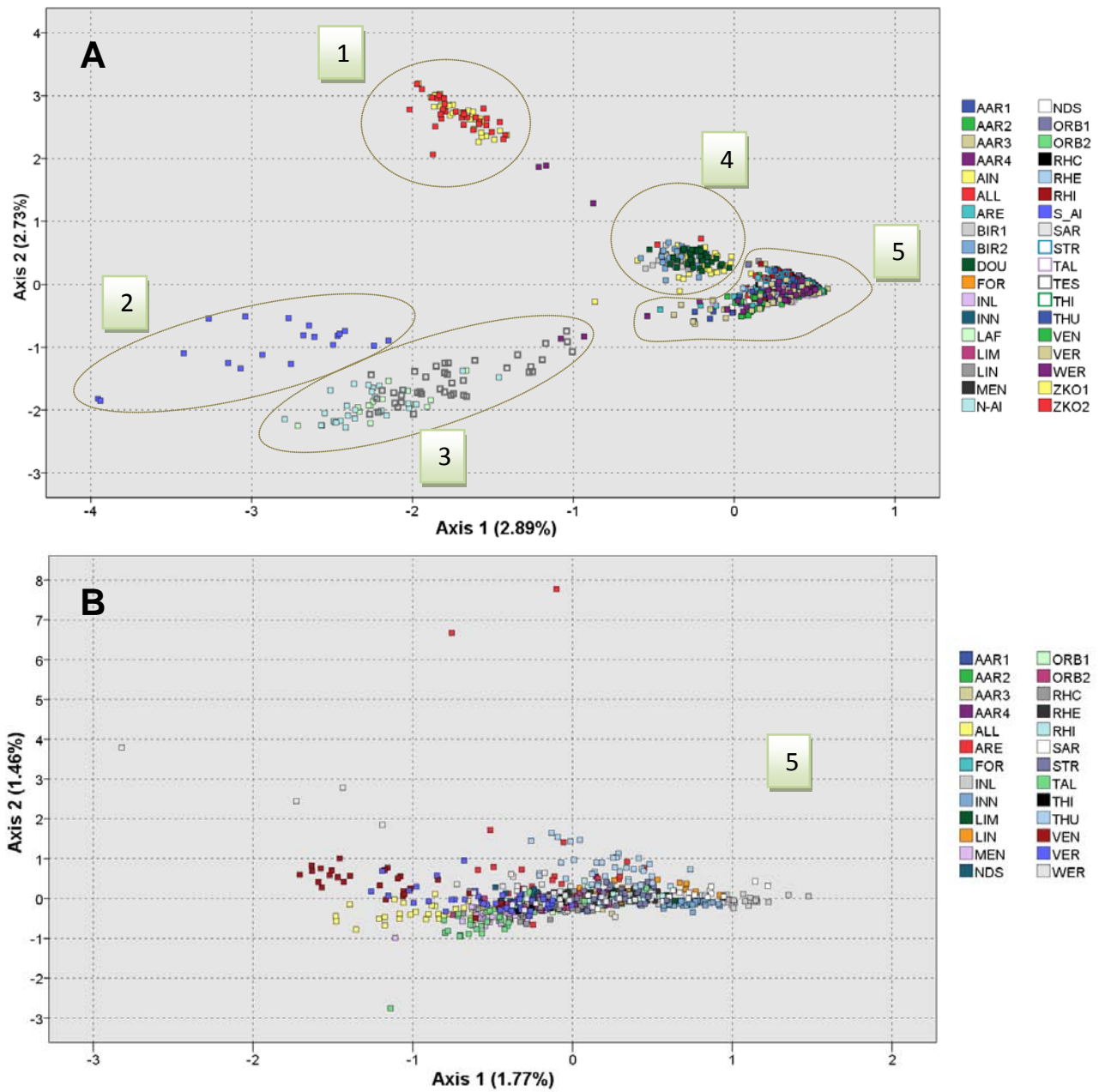


Figure 3 : Représentation des individus (profil génotypique d'après 10 loci microsatellites) dans le plan factoriel $F1 \times F2$ de l'AFC, pour **A)** les 31 populations suisses et françaises, auxquelles s'ajoutent les 5 populations autrichiennes de référence (cf. **Table 1**), et **B)** 26 populations suisses et françaises (groupe 5), après retrait des plus divergentes (AIN, BIR1 & BIR2, DOU, and TES). L'appartenance des individus à une population est symbolisée par un code couleur.

Cette analyse est présentée en **Figure 4A** et **B**. La **Figure 4A** montre les génotypes rhénans, en excluant les deux populations de la Birse (BIR1 & BIR2). On peut voir que la divergence des populations de la Thur (THU) et à un moindre degré de l'Areuse (ARE), en bas à gauche, de la Sarner Aa (SAR), en haut à gauche, ainsi que de la Mentue (MEN) et du Talent (TAL), sur la droite, reflète la forme de l'arbre phylogénétique des populations (**Figure 2A**). Cependant, nous pouvons remarquer que certains individus s'écartent de ce regroupement, ce qui une fois de plus suggère l'influence de repeuplements (cf. **Annexe 4A**).

La **Figure 4B** représente les génotypes rhodaniens, avec une nouvelle fois une différenciation très nette entre d'une part l'Ain (AIN) et le Doubs (DOU), et d'autre part, l'ensemble des autres populations du bassin du Rhône. De façon surprenante, les échantillons des deux sites de la Birse (BIR1 & BIR2) sont quasiment indiscernables des échantillons du Doubs (DOU). Cela se vérifie pour tous les individus de la population BIR1, alors que pour la population BIR2 (en violet sur la figure), quelques individus sont dispersés et se rapprochent des populations du bassin rhodanien franco-suisse (cf. **Annexe 4B**, graphe F1xF3), dont nous avons déjà vu la forte affinité rhénane. Cette observation soulève la question de savoir si cette population de la Birse (BIR2) inclut des individus dont l'origine provient d'autres sous-bassins du Rhône, ou bien si, par chance, quelques génotypes natifs sont également présents. Pour une analyse plus détaillée des populations de la Birse, le lecteur peut se référer à Vonlanthen & Salzburger (2011). Afin d'éclater encore davantage le nuage de points des échantillons du bassin du haut Rhône, les populations de l'Ain (AIN), du Doubs (DOU), et de la Birse (BIR1 & BIR2) ont été retirées du jeu de données, et une nouvelle AFC a été réalisée sur les populations restantes (**Figure 5**). Cette analyse révèle que chaque population se singularise des autres - nous pouvons dire que chacune "a sa propre identité" malgré un recouvrement souvent assez fort.

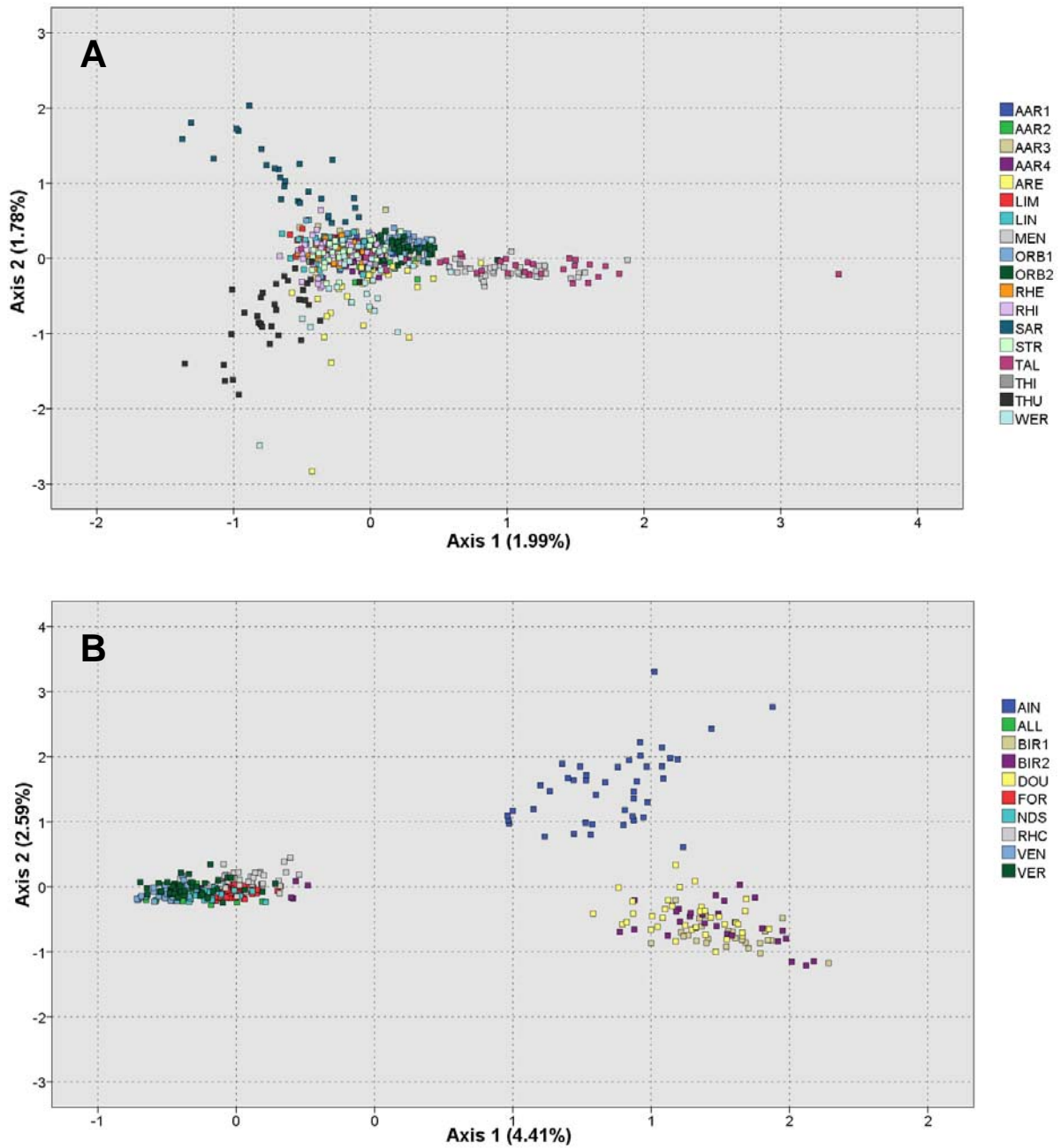


Figure 4 : Représentation des individus (profil génotypique d'après les 10 loci microsatellites) dans le plan factoriel F1x2 de l'AFC, pour : **A)** 18 populations du bassin du Rhin (à l'exclusion de la Birse (BIR1 et BIR2) ; **B)** 8 populations du bassin du Rhône incluant BIR1 et BIR2 du bassin rhénan. L'appartenance des individus à une population est symbolisée par un code couleur. Les abréviations sont celles utilisées en **Table 1**.

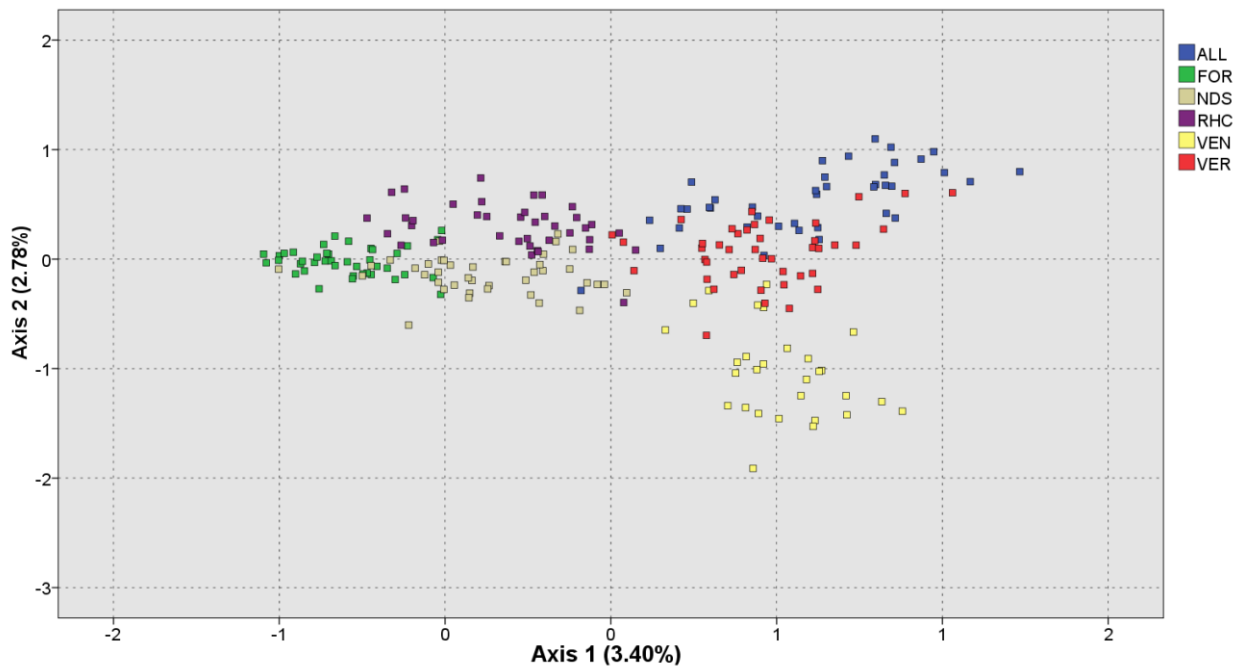


Figure 5 : Représentation des individus (profil génotypique d'après les 10 loci microsatellites) dans le plan factoriel F1xF2 de l'AFC, pour 6 populations du bassin du Rhône. L'appartenance des individus à une population est symbolisée par un code couleur. Les abréviations sont celles utilisées en **Table 1**.

3.4 ANALYSE "STRUCTURE"

3.4.1 ANALYSE GLOBALE

L'analyse globale avec "STRUCTURE" met en évidence que la partition la plus probable du jeu de données (K) est de 2 unités de populations. Cette partition traduit la très forte divergence entre les populations de l'Ain (AIN) et du Doubs (DOU) d'une part, et un ensemble constitué de toutes les autres populations (à l'exception du Tessin TES et des populations autrichiennes, qui ont été retirées du jeu de données) d'autre part.

Dans une seconde étape, une analyse comparable a été conduite par grand bassin versant. Pour le bassin du Rhin, l'analyse STRUCTURE définit deux groupes, identiques à ceux résultant de l'arbre phylogénétique de la

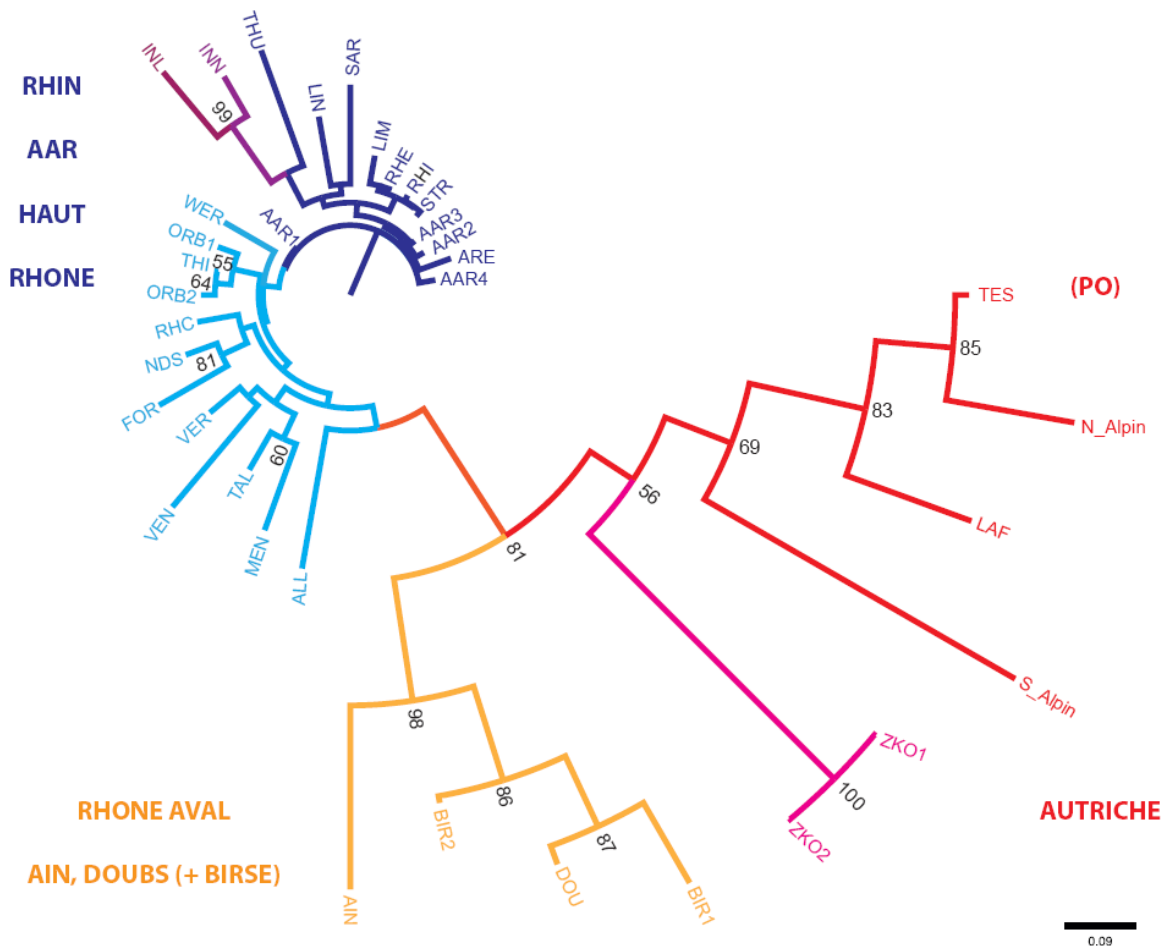


Figure 2 (mais sans les échantillons de la Birse). Ces groupes ne correspondent pas aux sous-bassins du Rhin et de l'Aar (**Figure 6**). Une analyse complémentaire a donc été réalisée pour chacun de ces groupes séparément.

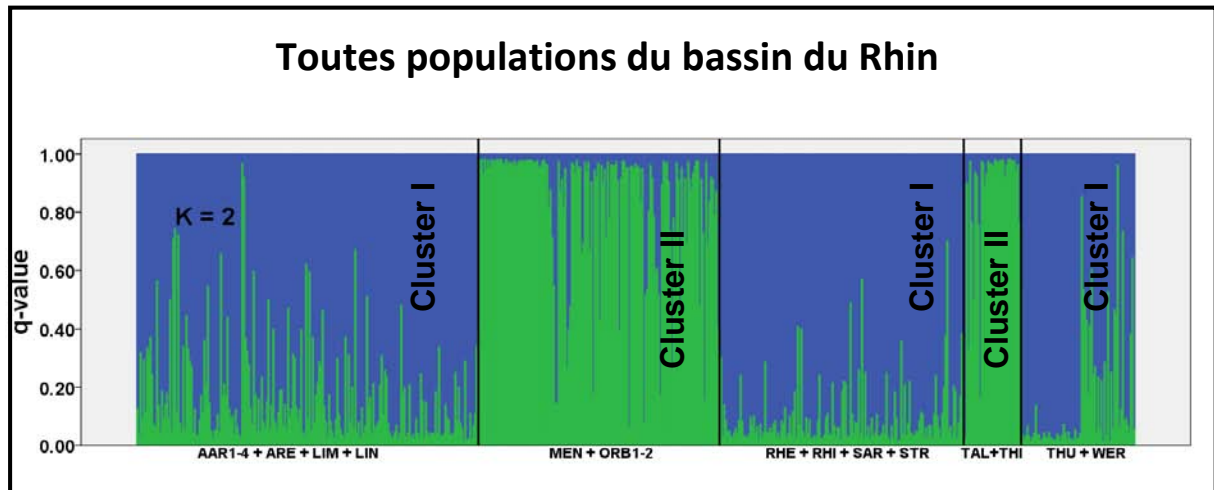


Figure 6 : Analyse STRUCTURE de 18 populations du bassin du Rhin.

Pour le premier groupe, nous avons artificiellement augmenté les valeurs de K à 4, puis 8, et finalement 13, ce qui correspond au nombre total de populations dans ce sous-échantillon du jeu de données : ceci permet d'évaluer la divergence relative de chaque population ainsi que les possibilités d'auto-assignation des individus à ces populations (**Figure 7**).

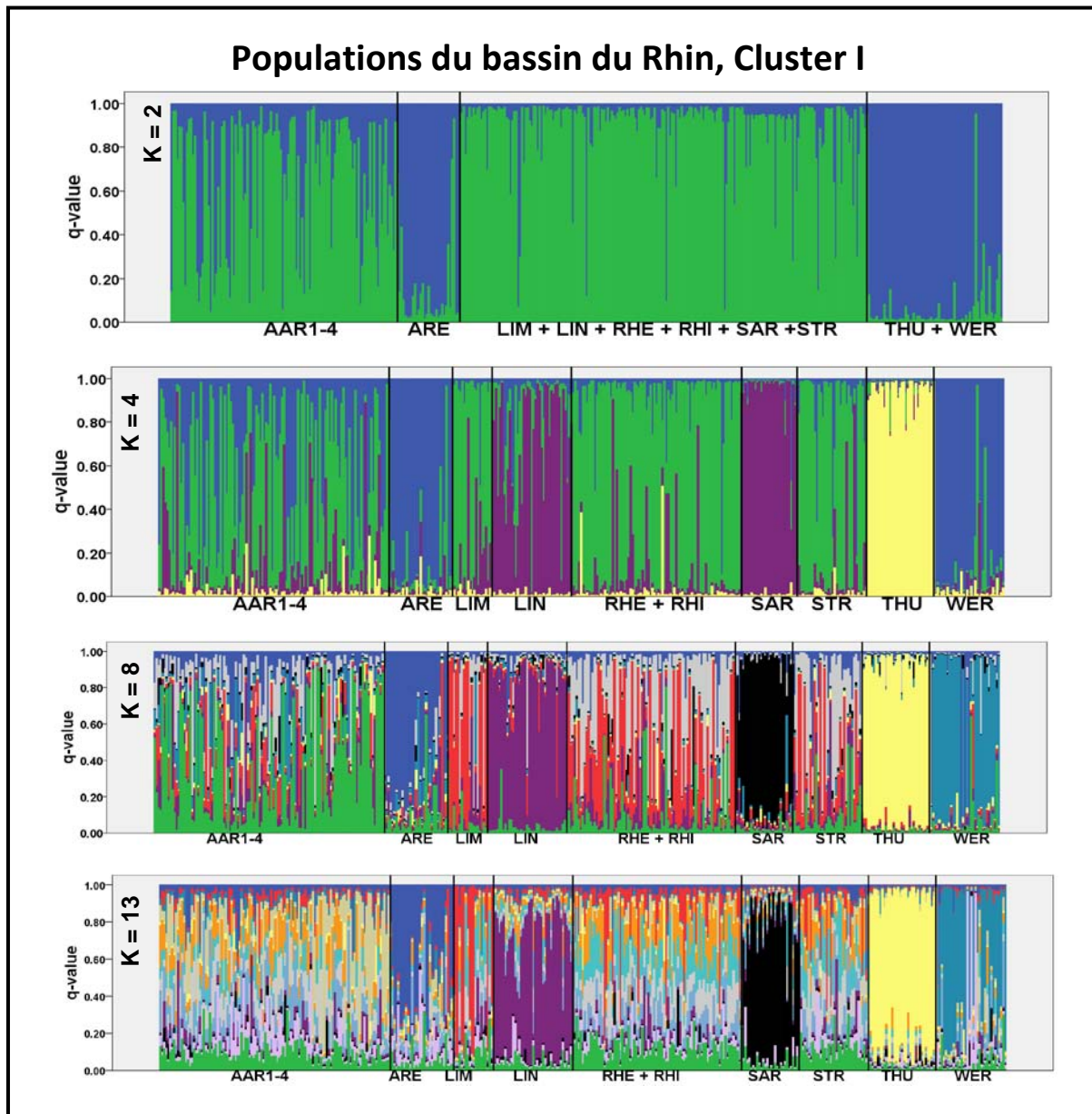


Figure 7: Analyse STRUCTURE de 13 populations rhénanes (Cluster I de la **Figure 6**), montrant la structuration des génotypes pour des valeurs additionnelles de K de 4, 8, et 13, cette dernière correspondant au nombre total de populations dans le jeu de données. Notons que l'analyse n'accorde pas nécessairement de crédit statistique à la distinction de ces groupes.

En fixant $K = 4$, par exemple, les populations de la Sarner Aa (SAR, en violet) et de la Thur (THU, en jaune) peuvent être facilement différenciées, et présentent chacune une grande homogénéité, ce qui sous-entend une très bonne auto-assignation de chaque poisson pris individuellement à ces populations. Lorsqu'on fixe $K = 8$, seules les populations du canal de

Werdenber (WER) et du canal de la Linth (LIN) se distinguent de façon claire en plus des deux populations précédentes (SAR & THU). Cependant, elles n'apparaissent pas comme des populations complètement homogènes : chacune présente un certain nombre de génotypes n'appartenant pas au pool génétique natif, ce qui laisse suggérer des hybridations. Au delà de $K = 6$ environ, aucune autre distinction supplémentaire ne peut être faite parmi ces populations, et par conséquent il ne devient plus possible d'assigner statistiquement des génotypes individuels à une des populations avec un degré de confiance suffisant.

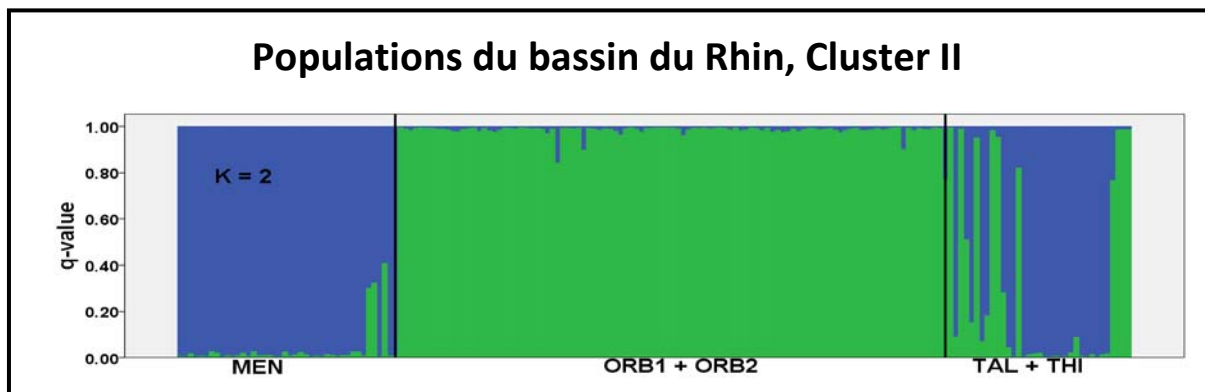


Figure 8 : Analyse STRUCTURE de 5 populations rhénanes (Cluster II de la **Figure 6**). Nb. : les couleurs (verte et bleue) n'ont pas de signification entre chaque analyse (Fig. 6, 7 & 8), mais seulement au sein d'une même analyse.

Pour le second groupe, la population de la Mentue (MEN) se distingue facilement des populations de l'Orbe (ORB1 & ORB2), mais le Talent (TAL) et la Thielle (THI), en étant probablement un mélange des deux précédentes, ne peuvent pas être distinguées à ce niveau de résolution (**Figure 8**).

A l'inverse, la même analyse conduite pour le bassin du Rhône permet une bonne distinction des populations jusqu'à $K = 8$, qui est le nombre effectif de sites d'échantillonnage inclus dans le jeu de données (**Figure 9**). Cependant, pour $K = 8$, les génotypes de l'Ain (AIN) et du Doubs (DOU) ne sont toujours pas distingués l'un de l'autre, alors qu'un autre génotype (de couleur noire sur la figure) apparaît dans plusieurs populations, et notamment dans la Venoge (VEN), sans toutefois correspondre à un des huit sites échantillonnés.

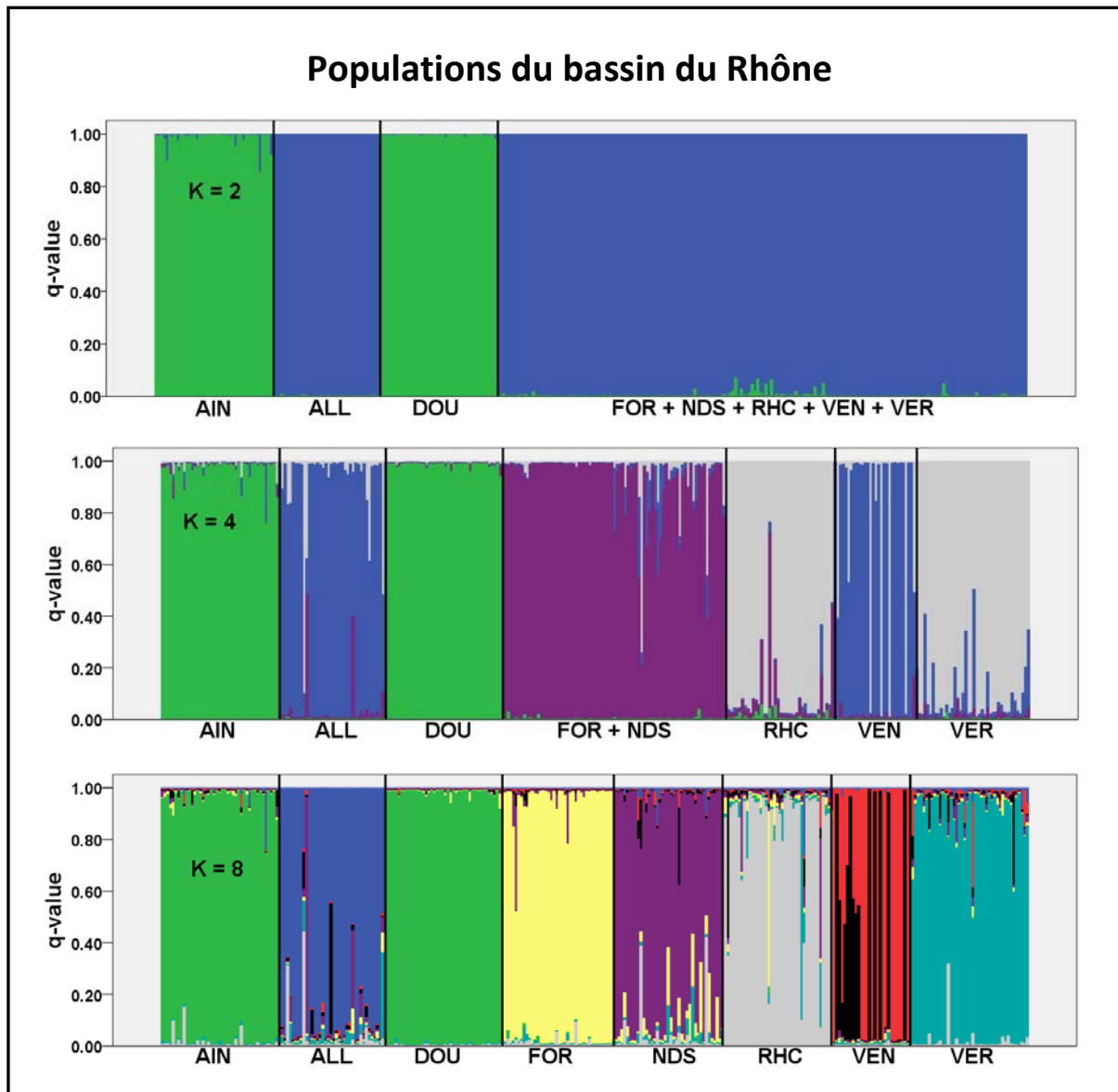


Figure 9 : Analyse STRUCTURE des populations du bassin du Rhône. Comme pour l'analyse précédente (Rhin), les valeurs de K jusqu'à 8 (nombre de populations) sont considérées. En revanche, à l'inverse du bassin du Rhin, chaque population est visuellement bien distinguée des autres (il n'y a pas nécessairement de validité statistique à cette discrimination). Cependant, un certain nombre de génotypes ne sont pas assignés à leur population d'origine.

3.4.2 ANALYSE INDIVIDUELLE DES POPULATIONS

L'analyse STRUCTURE a mis en évidence que 11 populations sur 31 présentaient plus d'une unité génétique dans l'échantillon (BIR2, LIM, MEN, ORB1, ORB2, TAL, TES, THU, VEN, VER, et WER ; **Figure 10**).

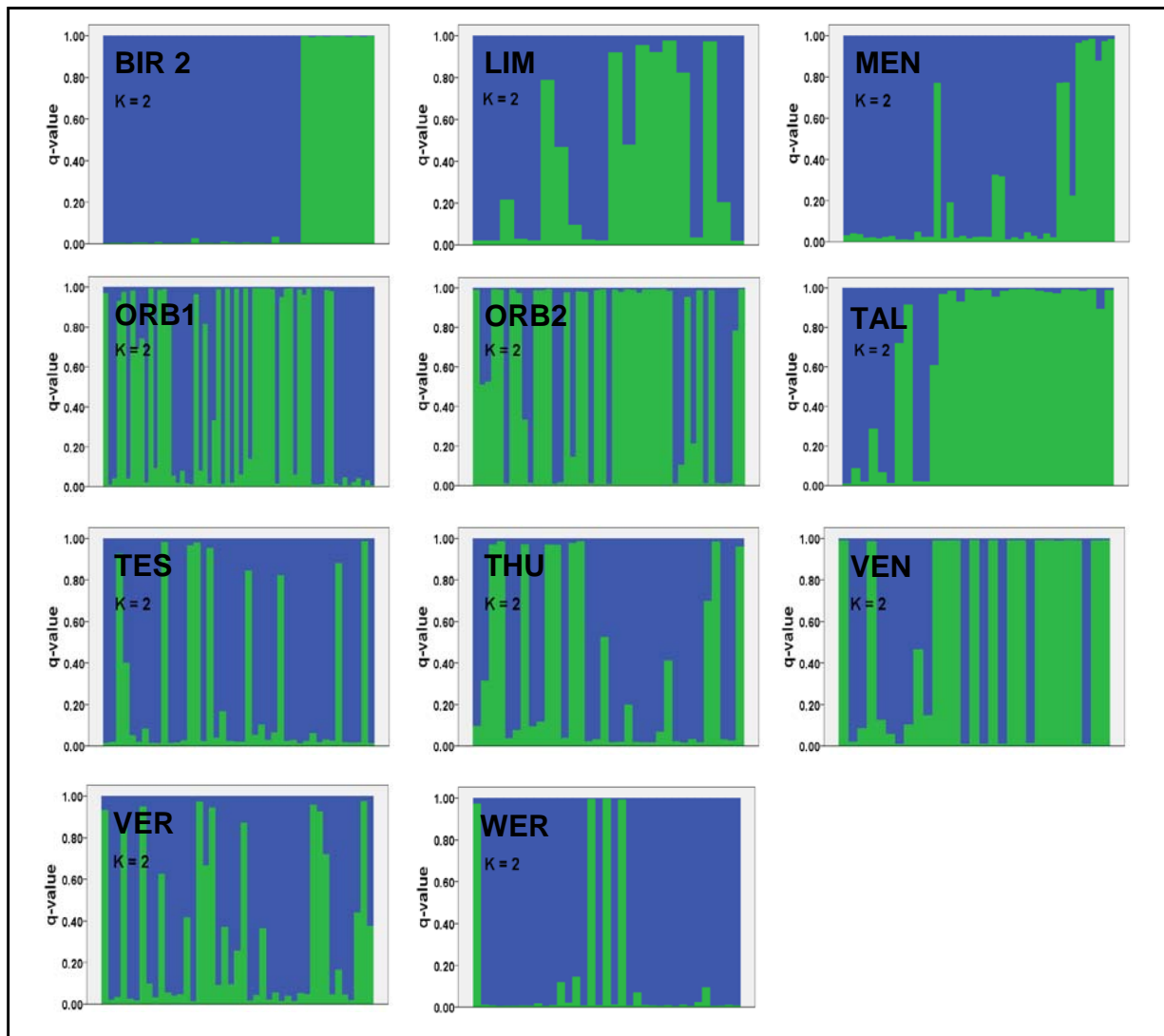


Figure 10 : Analyse *STRUCTURE* individuelle des populations présentant plus d'une unité génétique. Les populations de la Thur (THU), de la Versoix (VER) et de la Limmatt (LIM) présentent des signes importants d'hybridation ou d'introgression (nombreuses valeurs-Q intermédiaires). Nb. : les couleurs verte et bleue sont relatives à chaque population, elles ne suggèrent aucunement une relation entre les populations.

Dans le cas de la Birse (BIR2), ceci reflète l'introduction d'individus provenant du DOU au milieu d'individus typiquement rhénans. Il est cependant intéressant de noter que l'échantillon BIR1 ne présente pas de sous-structure, alors qu'il résulte également de repeuplements à partir d'individus du Doubs. *A priori*, cet échantillon ne contient que des génotypes DOU et par conséquent, il n'y a pas de structure interne décelable parmi ces individus.

Pour la Limmat (LIM), le stock aurait presque complètement disparu en 2003, et le tronçon de rivière a depuis été repeuplé chaque année avec des individus du Rhin (Dachsen et Stein), mais aussi (en 2004) avec des individus en provenance de la pisciculture de Werdenberg (canton SG) dont l'origine est inconnue (Rhin, Danube ? ; Dr. Andreas Hertig, Département Nature et Paysage, canton de Zürich, *communication personnelle*).

Concernant la population du canal de Werdenberg (WER), il est clair qu'un certain nombre d'individus est d'origine étrangère, comme cela transparaissait sur les cartes factorielles de l'AFC. Ce résultat confirme ceux récemment obtenus par Vonlanthen *et al.* (2010).

Le Tessin (TES) a quant à lui subi de nombreux repeuplements entre 1980 et 1996 avec des individus provenant de piscicultures autrichiennes (Patocchi & Polli 2003), dont les génotypes sont bien présents dans la population actuelle, mais la population apparaît toujours composée de deux lignées non encore bien mélangées.

La Venoge (VEN) a subi de nombreux repeuplements. Les poissons étaient originaires d'Autriche, de l'Aar (Thoune) et du Rhin (Schaffhouse) (B. Büttiker, ex-inspecteur de la pêche, canton VD, *communication personnelle*, dans Kirchhofer *et al.* 2002). La sous-structure observée dans la population reflète cette histoire, avec deux génotypes bien différenciés, et quelques individus présentant des signes d'introgession.

3.5 DÉTERMINATION DES POPULATIONS PRIORITAIRES EN TERMES DE CONSERVATION

La **Figure 11A** présente le résultat de l'analyse CONTRIB effectuée sur 29 populations. Il apparaît que les populations de l'Ain (AIN) et du Doubs (DOU) ressortent comme étant à la fois exceptionnellement diversifiées **et** divergentes relativement à l'ensemble des autres populations (n'incluant pas TES, INN et INL). Alors que d'autres populations présentent une diversité supérieure à la moyenne, aucune ne présente une divergence au-dessus de la moyenne. De plus, les populations "diversifiées" sont pour la plupart celles qui présentent des signes d'introgression de gènes exotiques.

La **Figure 11B** montre les résultats de cette analyse pour le bassin du Rhin, à l'exception de BIR1 & BIR2 qui ont été retirées. Aucune des populations du bassin rhénan apparaît comme étant exceptionnellement diversifiée et divergente. Bien que les populations de l'Areuse (ARE) et du canal de Werdenberg (WER) aient des valeurs de diversité et de divergence supérieures à la moyenne, la population WER présente des signes forts d'introgression avec des gènes allochtones, et par conséquent ces statistiques ne reflètent pas un élément positif dans une perspective de conservation.

La **Figure 11C** montre les résultats de cette analyse pour le bassin du Rhône, et met en évidence la particularité de l'Ain (AIN), qui apparaît nettement comme la population la plus diversifiée et divergente du bassin, bien même davantage que le Doubs (DOU). La population de l'Allondon (ALL), tout comme le Doubs et l'Ain, possède des valeurs au dessus de la moyenne pour les deux métriques contribuant à la richesse allélique (diversité et divergence), et par conséquent présente un intérêt certain en termes de conservation.

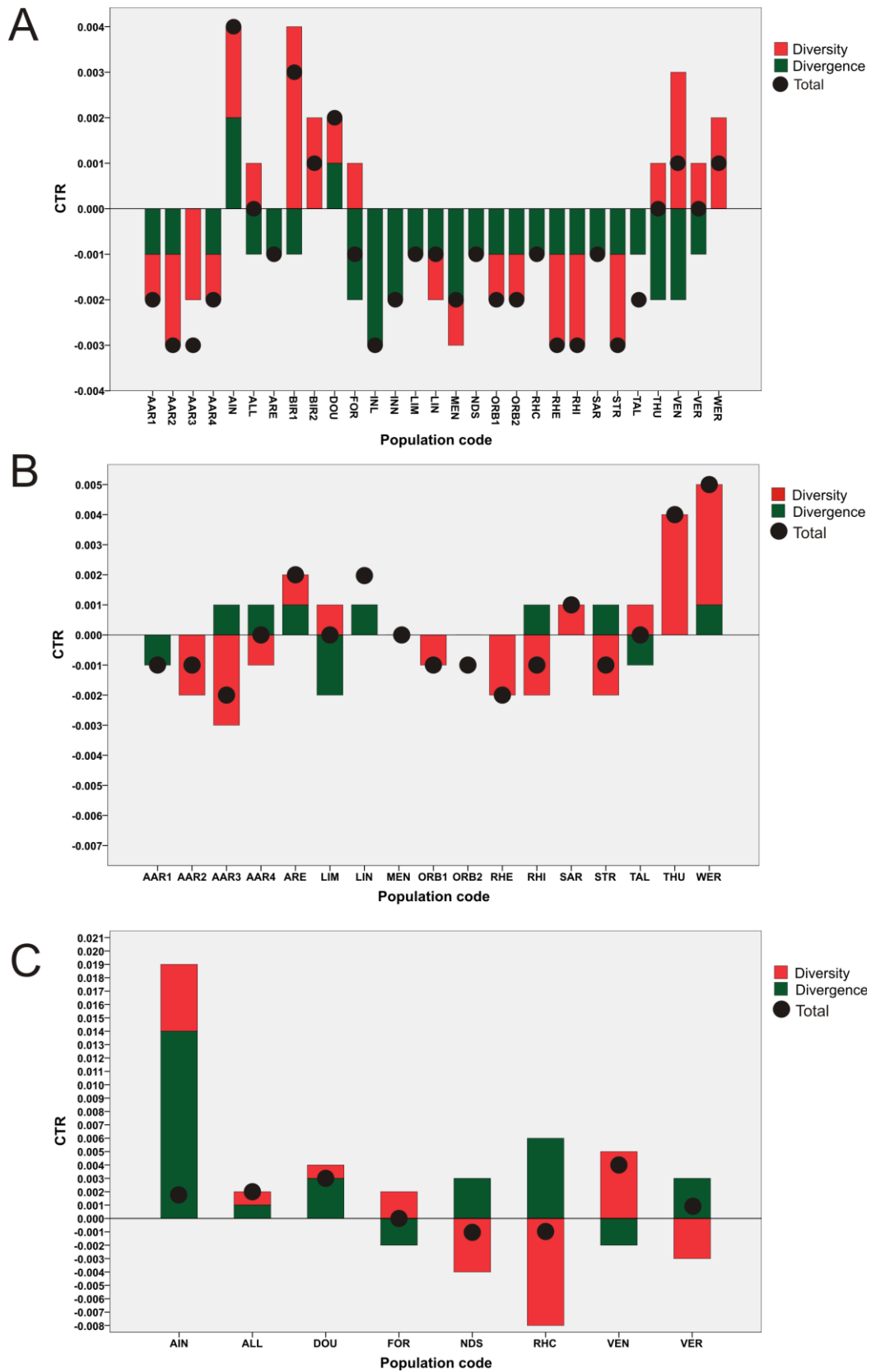


Figure 11 : Contribution à la richesse allélique totale (CTR) subdivisée en une composante de diversité et une composante de divergence. Les résultats sont présentés pour : **A)** 29 populations, **B)** 17 populations rhénanes, et **C)** 8 populations rhodaniennes.

3.6 ANALYSE DE L'ADN MITOCHONDRIAL (ADN_{MT})

Pour l'analyse de la région de contrôle de l'ADN_{mt}, un total de 1082 paires de bases a été aligné sur 277 individus (**Table 1**). Vingt-huit haplotypes uniques ont été trouvés, parmi lesquels 9 (*At6*, *At14*, *At15*, *Da1*, *Da4*, *Da7*, *Da11*, *Rh2*, *Rh7*) ont déjà été décrits dans Weiss *et al.* (2002), et 19 sont nouveaux (**Table 2**). Les haplotypes les plus communs sont *At15* (29.7 %) et *At14* (29.0 %), qui ont été trouvés dans la majorité des populations (**Table 2**). Quasiment toutes les populations présentent des haplotypes multiples, les fréquences les plus élevées (5 haplotypes) étant relevées dans les populations du Nant de Sion (NDS), du Tessin (TES) et du canal de Werdenberg (WER). A l'opposé, les populations de l'Areuse (ARE), de l'Inn (INL), du canal de la Linth (LIN), de la Mentue (MEN) et de l'Orbe (ORB2) ne présentent qu'un seul haplotype pour l'ensemble de la région de contrôle. Le nombre d'individus (par population) inclus dans cette analyse est variable d'une population à l'autre, notamment en raison de la présence d'un fragment répété de 82 paires de bases dans la deuxième moitié de la région de contrôle qui n'a pas permis l'amplification par PCR ainsi que le séquençage d'un certain nombre d'échantillons. Néanmoins, nous avons pu séquencer la totalité de la région de contrôle pour des individus représentatifs de chaque population, excepté pour la Limmat (LIM). Des analyses partielles de la région de contrôle (860 paires de bases sur $N = 400$ individus) ont révélé que l'haplotype de certains individus issus de populations du bassin du Rhin (AAR1-4, ARE, LIM, ORB2, RHI, RHE and STR) correspond à un haplotype spécifique (*At26*) mentionné pour la première fois par Gum *et al.* (2005) et comprenant un nombre variable de fragments répétés de 82 paires de bases. Par conséquent, une origine commune de ces haplotypes contenant ce fragment répété peut être supposée.

Table 2: Haplotypes observés sur l'ensemble de la Région de Contrôle de l'ADN mitochondrial dans 31 populations suisses et limitrophes. Les codes correspondent aux haplotypes déjà décrits par Weiss et al. (2002) et Gum et al. (2005), plus 19 nouveaux codés de Ht1 à Ht19. Les haplotypes en rouge n'ont été rencontrés que sur le versant rhodanien, ceux en bleu sont danubiens mais se retrouvent dans le Tessin et parfois ailleurs. Les populations typiquement rhénanes sont surlignées en jaune, celles typiquement lémaniques en rose, celles typiquement rhodaniennes, y compris la Birse, en bleu, et celle typiquement danubienne (implantée dans le Tessin) en vert.

Haplotype	AAR1	AAR2	AAR3	AAR4	AIN	ALL	ARE	BIR1	BIR2	DOU	FOR	INL	INN	LIM	LIN	MEN	NDS	ORB1	ORB2	RHC	RHE	RHI	SAR	STR	TAL	TES	THI	THU	VEN	VER	WER	N	
Ad2
Ad3
Ad4
Ad5
Ad6
At1
At2
At3
At4
At5
At6
At7
At8
At9
At10
At11
At12
At13
At14	.	1	3	4	.	8	5	.	1	14	.	2	3	.	7	1	.	5	1	1	2	2	8	.	3	10	81		
At15	1	3	1	1	.	5	7	11	.	13	3	2	.	1	2	.	6	.	2	.	15	9	1	83		
At16
At17
At18
At19
At20
At21
At22
At23
At24
At25
At26
Da1	9
Da2
Da3
Da4	1	3
Da5
Da6
Da7	1
Da8
Da9
Da10
Da11	2	1	7
Da12
Da13
Da14
Da15
Da16

Table 2 (suite) :

Haplotype	AAR1	AAR2	AAR3	AAR4	AIN	ALL	ARE	BIR1	BIR2	DOU	FOR	INL	INN	LIM	LIN	MEN	NDS	ORB1	ORB2	RHC	RHE	RHI	SAR	STR	TAL	TES	THI	THU	VEN	VER	WER	N
Da17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Da24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh2	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
Rh3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rh7	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Ht2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2
Ht4	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	8
Ht5	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Ht6	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Ht7	-	-	-	-	-	-	-	3	2	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
Ht8	-	-	-	-	-	-	-	4	3	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13
Ht9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Ht10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Ht11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Ht12	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Ht13	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ht17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Ht18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	3	-	-	1	-	-	-	4
Ht19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
ATR*	1	2	3	7	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	5	-	4	4	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	48
Total	3	7	8	15	15	16	9	7	5	21	6	3	4	8	14	11	12	16	8	11	9	7	13	14	10	18	4	9	16	13	15	327

ATR* : Représente une séquence de 826 paires de bases, qui correspond à l'haplotype AT26 (Genbanknr.AY841359.1, Gum et al. 2005) ou à une mutation divergente de AT26. Ces haplotypes contiennent une séquence répétée de 82 paires de bases sur la terminaison 3' de la région de contrôle, ce qui empêche le séquençage complet.

Le phylogramme issu de l'analyse de tous les haplotypes (c.à.d. ceux déjà publiés, plus les nouveaux ; $N = 82$, en incluant les groupes externes), basé sur la méthode du maximum de vraisemblance, a mis en évidence une structure en clades (**Figure 12**) similaire à celle présentée dans Weiss *et al.* (2002). L'arbre comprend 6 clades plus ou moins soutenus. Le clade principal, regroupant les haplotypes d'Europe centrale ("mixed central Europe"), contient également tous les nouveaux haplotypes trouvés dans cette étude, à l'exception de *Ht19*, trouvé dans le canal de Werdenberg, qui se regroupe avec les haplotypes issus de Scandinavie. D'autres haplotypes déjà connus (Weiss *et al.* 2002) trouvés dans cette étude étaient principalement associés au clade "mixed central Europe" (*At14*, *At15*, *Rh2*, *Rh7*), ainsi qu'au bassin du Danube (*Da1*, *Da4*, *Da7*, *Da11*) et à la Scandinavie (*At6*). Au sein du clade "mixed central Europe", les haplotypes de Suisse se regroupent en deux sous-classes, séparées par un minimum de 7 événements de mutations (réseau non présenté ici). Ces sous-classes correspondent globalement aux bassins du Rhône et du Rhin. Le bassin de l'Aar, de même que les populations de l'Inn (INL et INN) font néanmoins exception à cette tendance générale, puisqu'ils présentent des haplotypes associés à ces deux principaux clades. Pour ces deux dernières populations, le repeuplement est très probablement à l'origine de cette diversité des haplotypes. Un test du déséquilibre de liaison (*LD*) pour l'ADN_{mt} et les données de microsatellites a mis en évidence un lien significatif entre l'haplotype de l'ADN_{mt} et les loci des microsatellites pour chaque comparaison deux à deux, ce qui suggère une congruence cyto-nucléaire de la structure phylogéographique (sur la base de 277 individus parmi les 661 échantillonnés).

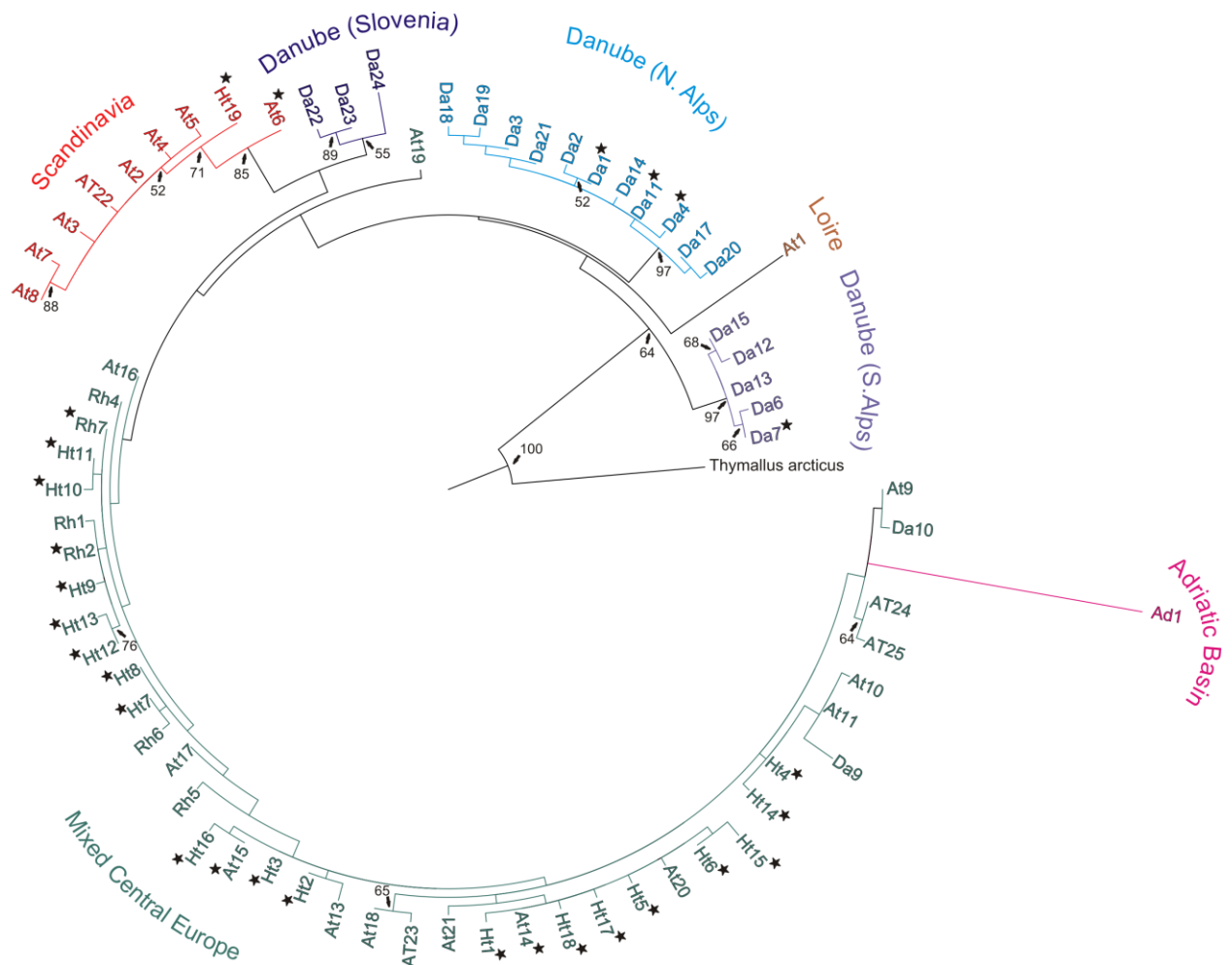


Figure 12 : Arbre phylogénétique (maximum de vraisemblance) des haplotypes basé sur le séquençage la région de contrôle mitochondriale complète. L'arbre inclut les haplotypes (N = 62) de Weiss et al. (2002) et Gum et al. (2005), ainsi que ceux trouvés dans notre étude (N = 19). Le support des nœuds est évalué à partir de 1000 répliquats par ré-échantillonnage ('bootstrap') et les valeurs > 50 % sont présentées. La distribution géographique des principaux clades selon Weiss et al. (2002) est présentée. Les haplotypes observés dans cette étude sont marqués d'un astérisque, les haplotypes nouveaux étant codés de Ht1 à Ht19. *T. arcticus* est utilisé comme groupe externe.

4 RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION

Notre vision de la gestion des ressources salmonicoles sur la base d'informations génétiques repose sur un principe de base relativement simple, que l'on pourrait résumer par : "ne pas nuire". En accord avec ce principe, les pratiques s'appuyant sur l'élevage, le repeuplement ou la translocation d'individus ne sont pas considérées comme prioritaires par rapport à la préservation ou à l'amélioration de l'habitat, ainsi qu'au suivi des populations.

En règle générale, nous pensons qu'il est préférable de faire preuve de patience et ainsi attendre qu'un système récupère des effets de perturbations environnementales, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique, afin qu'une colonisation ou une résilience naturelle puisse s'opérer, plutôt que d'avoir recours à un repeuplement artificiel. Cela se justifie par le fait qu'il existe toujours une incertitude dans les pratiques basées sur l'élevage et le repeuplement, allant de l'inefficacité des mesures jusqu'aux divers risques associés au phénomène d'introgession génétique (Largiadèr & Hefti 2002) : en effet, nous soutenons l'hypothèse qu'une population ayant naturellement récupéré d'une perturbation devrait présenter la meilleure adaptation possible aux conditions environnementales spécifiques au site, et qu'une introgession ne peut que diminuer cette capacité adaptative. Une récente revue de 266 articles analysant différentes pratiques de repeuplement montre clairement que des effets délétères sont observés sur la *fitness* des individus ainsi que sur la diversité génétique des populations repeuplées (Araki & Schmid 2010).

Les principes généraux de repeuplement à des fins de conservation voudraient qu'en priorité les poissons utilisés pour la reproduction proviennent eux-mêmes de la population-cible (*'supportive breeding'*), ou d'une population la plus proche possible écologiquement. Les stades les plus précoces possible devraient être utilisés afin que les survivants aient une plus grande probabilité de répondre aux pressions environnementales du milieu naturel. Il est également important de veiller à ce que le recours à la pisciculture soit le plus bref possible. Il a été montré (sur *Oncorhynchus mykiss*) que le simple fait d'élever en pisciculture (même en utilisant des géniteurs sauvages de la rivière) était responsable d'une diminution de 40 % par génération de la *'fitness'* (en l'occurrence ici le succès reproducteur) des individus

relâchés (Araki 2008), ce qui suggère des conséquences néfastes à long terme sur la dynamique de la population.

En suivant ces principes de base et en supposant que dans beaucoup de situations des opérations de repeuplement seront préconisées ou effectuées, nous pouvons développer les implications potentielles de nos résultats génétiques en termes de décisions de gestion. Ces recommandations sont données avec un bref résumé des conclusions importantes au niveau des bassins principaux.

4.1 BASSIN DU RHIN

Au total, 673 individus issus de 20 populations d'ombre du bassin du Rhin ont été analysés. Parmi celles-ci, nous avons considéré que les deux populations examinées dans la Birse avaient une origine (Doubs) complètement étrangère au bassin, et par conséquent nous les avons retirées du jeu de données. Parmi les 18 populations restantes, deux grands groupes génotypiques peuvent être identifiés.

Le premier groupe - le plus important - comprend jusqu'à 8 unités significatives, que nous recommandons de gérer séparément. Celles-ci comprennent : 1) AAR 1-4 ; 2) RHE – RHI – STR ; 3) LIN ; 4) SAR ; 5) THU ; 6) WER ; 7) ARE ; 8) LIM. Les deux premiers groupes semblent représenter des unités génétiques naturelles. Il est même possible que le groupe RHE - RHI - STR soit le seul groupe génétique naturel dans le sous-bassin du Rhin (au contraire de l'Aar), du moins parmi ceux génotypés. Par conséquent, une forte priorité de conservation devrait lui être accordée. Toutes les autres populations du sous-bassin du Rhin présentent des signes importants de mélange. La population de la Limmat (LIM) se positionne relativement près de ce groupe, mais se trouve dans le sous-bassin de l'Aar, lui-même dans le bassin du Rhin. Cette population présente des signes de mélange de gènes de sources multiples, et par conséquent son positionnement à proximité du groupe du sous-bassin du Rhin n'est probablement pas naturel : cette population ne devrait donc pas être gérée avec celles du groupe RHE - RHI - STR.

Les populations ARE, LIN, SAR et THU semblent diverger significativement des autres populations du sous-bassin de l'Aar et ne montrent pas de signes de mélange avec des souches étrangères. Ces populations devraient être prioritaires en termes de conservation, et être gérées individuellement. La Sarner Aa (SAR), malgré de nombreux repeuplements entre 1960 environ et 2002 (issus pour la plupart de piscicultures privées des cantons de Thurgovie et Schaffhouse ; Alain Schmutz, Ministère de l'Agriculture et de l'Environnement, canton OB, *communication personnelle*), présente une belle homogénéité. Les populations THU et WER ne devraient pas être utilisées comme sources de repeuplement pour d'autres rivières.

Le second groupe génétique du bassin du Rhin comprend : 1) ORB1 et 2, THI (seulement 4 individus); 2) MEN ; et 3) TAL. Aucune de ces populations ne devrait être utilisée pour le repeuplement dans d'autres rivières. Il semble que les populations de l'Orbe (ORB) et de la Thielle (THI) soient suffisamment similaires pour être considérées comme une unité de gestion, bien qu'il faille être attentif au fait que l'échantillon de la Thielle (THI) ne comporte que 4 individus. Ce résultat serait à confirmer sur un échantillon plus important.

Ces recommandations ne constituent aucunement une incitation au repeuplement, d'autant que ce dernier devrait être réalisé avec la plus grande prudence. Il faut aussi garder à l'esprit qu'en plus de ces connaissances génétiques, d'autres considérations entrent en compte dans le choix et la constitution d'un stock de reproducteurs, comme par exemple l'abondance des géniteurs.

4.2 BASSIN DU RHÔNE

Au total, 319 individus issus de 8 populations du bassin du Rhône ont été analysés. Chacune de ces 8 populations est suffisamment distincte des autres sur le plan génétique pour pouvoir être considérée comme une unité de gestion à part entière, et par conséquent les 8 populations devraient être gérées séparément. En particulier, les populations de la rivière d'Ain (AIN) et du Doubs (DOU) sont à la fois très différentes des autres et très diversifiées génétiquement : elles devraient être prioritaires en termes de conservation. Les

populations de la Venoge (VEN) et de la Versoix (VER) présentent différents génotypes, clairement étrangers au bassin du Rhône, et sur cette base elles ne devraient pas servir de populations sources pour repeupler d'autres rivières. La population de l'Allondon (ALL), qui apparaît comme importante en termes de conservation (richesse allélique totale élevée, avec des valeurs de diversité et de divergence au dessus de la moyenne), présente également une vulnérabilité aux diverses perturbations de par son fort cloisonnement au sein de l'axe rhodanien franco-suisse (connectivité probablement très limitée avec d'autres populations à cause de la fragmentation liée aux ouvrages hydroélectriques). Pour les populations rhodaniennes transfrontalières, notamment l'Allondon et la Versoix, il apparaît primordial qu'une concertation s'établisse entre gestionnaires de part et d'autre de la frontière, et que celle-ci donne lieu à des actions cohérentes et coordonnées de gestion.

Un travail complémentaire sur le bassin du Rhône français est en cours, ce qui permettra prochainement de faire des comparaisons et d'intégrer ces informations avec celles déjà récoltées sur le Rhône suisse dans le cadre de cette présente étude. Les résultats préliminaires montrent que les populations rhodaniennes, qu'elles soient suisses ou françaises, sont bien plus différenciées entre elles que les populations du bassin du Rhin, par exemple.

4.3 BASSIN DU PÔ

Sur le bassin du Pô, nous avons considéré que les 42 individus échantillonnés provenaient d'un seul site (la rivière Tessin), bien que ceux-ci aient été capturés en différents points le long du linéaire. Il apparaît clairement que cette population est d'origine étrangère, et qu'elle est très probablement issue d'individus du Danube autrichien suite aux nombreux repeuplements effectués entre 1980 et 1996, confirmant ainsi les résultats de Patocchi & Polli (2003).

Cependant, une population "pure" du bassin du Pô a récemment été identifiée dans le sous-bassin de l'Adige (Dr. Andreas Meraner, IASMA Research and Innovation Centre, San Michele, Italie, *communication personnelle*). Par conséquent, nos recommandations pour la

gestion de cette population sont très pragmatiques. Si la population est abondante, elle devrait être considérée comme une unité et gérée comme une entité génétique propre, fût-elle d'origine étrangère. En revanche, si la population est affaiblie, un repeuplement de soutien pourrait s'avérer utile, auquel cas il serait nécessaire de prendre contact avec le Dr. Meraner afin d'évaluer la disponibilité de matériel issu du bassin de l'Adige, ce qui permettrait une reconstitution du stock avec la souche autochtone.

4.4 BASSIN DU DANUBE

Seuls deux sites d'échantillonnage ont été analysés sur le bassin du Danube (85 individus). Ces deux sites sont considérés comme ne faisant pas partie de la distribution naturelle de l'ombre dans l'Inn suisse (ils sont situés "au-dessus" de la limite de distribution naturelle), ce qui est confirmé par les données génétiques qui les associent au bassin du Rhin. Par conséquent, en termes de gestion, la situation est comparable à celle décrite ci-dessus pour le bassin du Pô suisse. Des informations génétiques complémentaires issues de sites localisés plus en aval dans le bassin de l'Inn suisse seraient d'une grande utilité pour mieux orienter les gestionnaires dans leurs décisions.

5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Cette étude fait suite à des travaux antérieurs qui avaient déjà pour objectif de caractériser génétiquement les populations d'ombre de Suisse (Eppe et Persat 1999). Par rapport à cette dernière étude, nous avons étendu l'échantillonnage de 14 à 27 populations helvétiques (plus quatre de France voisine), ce qui en fait l'analyse la plus complète à ce jour. De plus, les techniques moléculaires ayant énormément progressé durant la dernière décennie (notamment par le développement des marqueurs microsatellites), nous pouvons apporter une résolution d'analyse bien plus fine que ce qu'autorisait auparavant l'électrophorèse des protéines enzymatiques.

Un premier résultat important que montre cette étude est la préservation des unités biogéographiques originelles, avec, d'une manière générale, un regroupement cohérent des différentes populations pour les deux principaux bassins versants que sont le Rhin et le Rhône. On peut donc dire que la plupart des populations d'ombre de Suisse sont natives. Cet élément est important, puisqu'il est admis que la préservation de l'originalité des lignées évolutives est le fondement même des stratégies de conservation (Waples 1991, Moritz 1994), dont le but ultime est de préserver la capacité adaptative de l'espèce. Cependant, si ces '*Evolutionarily Significant Units*' (ESUs, Moritz 1994) ou grandes lignées évolutives sont primordiales en termes de conservation, elles ne sont pas nécessairement suffisantes en termes de gestion des populations plus localement. Par conséquent, au sein même des ces ESUs, une gestion adaptée propre à la structuration génétique de l'espèce est indispensable (*cf.* partie 4).

Les populations des bassins du Rhin et du Rhône se distinguent nettement. En particulier, les populations de l'Ain et du Doubs apparaissent comme un couple très homogène (*cf.* analyse STRUCTURE, **Figure 9**) au sein du bassin du Rhône, alors que les populations du bassin lémanique et du Rhône franco-suisse (Venoge, Versoix, Allondon, Nant de Sion, Menoge), ainsi que celle du Rhône en Chautagne, présentent beaucoup plus d'affinités avec les populations rhénanes (*cf.* **Figure 3**). Ainsi, l'hypothèse d'une présence naturelle de la lignée

rhénane dans le bassin lémanique semble se confirmer pour l'ombre. Ceci pourrait s'expliquer par une recolonisation postglaciaire de l'espèce, qui aurait gagné les cours d'eau lémaniques par la mise en connexion avec le haut bassin rhénan lors du retrait du glacier würmien du Rhône (après le maximum glaciaire d'il y a environ 20'000 ans). Cette hypothèse a déjà été évoquée pour différentes espèces sténothermes froides, notamment pour la truite (*Salmo trutta* L.; Largiadèr & Scholl 1996) et le chabot (*Cottus gobio* L.; Vonlanthen *et al.* 2007).

Pour les bassins du Pô et du Danube, si les populations se différencient aisément des autres, elles n'en sont pas pour autant natives. La population du Tessin découle très certainement d'individus issus du Danube autrichien (Patocchi & Polli 2003), et les populations de l'Inn supérieure présentent des caractéristiques rhénanes. Ces « anomalies » trouvent leur origine dans des pratiques de repeuplement. Des investigations supplémentaires seraient intéressantes afin de vérifier la présence de lignées natives, notamment la lignée danubienne qui pourrait persister dans l'Inn inférieure. La fragmentation par les ouvrages hydroélectriques a pu limiter le phénomène d'introgression par l'amont, comme semble l'indiquer une sensible différence entre les deux populations de l'Inn analysées, pourtant voisines de quelques kilomètres à peine. La présence de la lignée adriatique est peu probable sur le Tessin en amont du lac Majeur, ainsi que dans les affluents suisses du lac, mais semble persister dans le bassin de l'Adige (Dr. A. Meraner, *communication personnelle*).

Cette étude montre également que les populations d'ombre de Suisse et de France voisine, en plus d'une variabilité spatiale (ou inter-populationnelle) significative, présentent une forte variabilité intra-populationnelle (taux d'hétérozygotie élevé). Le nombre d'allèles par locus et la richesse allélique moyenne des populations sont également élevés (même si cela peut résulter en partie d'alevinages) ce qui suggère localement un bon potentiel adaptatif. La variabilité spatiale entre populations est plus forte dans le bassin du Rhône que dans celui du Rhin. Il serait intéressant désormais de rechercher les causes pouvant expliquer cette variabilité, ainsi que de mieux quantifier les flux géniques potentiels entre ces populations. En effet, il est possible que cette structuration résulte d'une adaptation particulière de chaque population à son contexte local, mais aussi que celle-ci soit amplifiée par les activités anthropiques, notamment la construction de barrages hydroélectriques ou autres seuils

(Persat & Eppe 1997). La forte différenciation observée entre populations du bassin lémanique, par exemple, pourrait résulter d'une sélection particulière d'allèles par l'environnement local (il existe notamment une forte variabilité des régimes thermiques et hydrologiques entre les différents cours d'eau abritant des populations d'ombre), mais aussi de la forte fragmentation du milieu qui réduit probablement les flux géniques (une expérimentation de suivi des déplacements par télémétrie est en cours sur l'Arve franco-genevoise).

Hormis les populations non natives « entièrement reconstituées » (cas de l'Inn), environ 1/3 des populations analysées (soit 11 sur 31) présentent plus d'une unité génétique en leur sein, reflétant ainsi les nombreux repeuplements. Néanmoins, la réponse des populations locales est variable, allant d'une absence totale de mélange des génotypes (cas de la Brise, BIR2) à une hybridation faible (cas de la Mentue, du canal de Werdenberg) à forte (cas de la Versoix ou de la Limmat) entre individus supposés natifs et introduits. Le phénomène d'hybridation peut avoir des conséquences négatives pour la population, notamment en réduisant le '*fitness*' (ou succès reproducteur) des individus, parfois même après plusieurs générations (Wu & Palopoli 1994, Araki & Schmid 2010). Ce phénomène, connu sous le nom de '*outbreeding depression*', peut s'expliquer soit par la perte de l'effet synergique des complexes de gènes co-adaptés (Dobzhansky 1970), soit par la création de phénotypes intermédiaires moins bien adaptés aux conditions environnementales locales. Il est généralement supposé que 1) l'effet négatif de l'hybridation est d'autant plus sensible que la distance génétique entre individus locaux et introduits est grande, et que 2) la résistance d'une population à la pression introgressive est d'autant plus forte que cette population est en bonne santé. Partant de ces hypothèses, il serait intéressant d'approfondir les raisons pouvant expliquer les différents degrés d'introgression observés au sein des populations de cette étude. Par exemple, au sein du bassin lémanique, des repeuplements effectués jusqu'au milieu des années 1990 sur l'Allondon, la Versoix, et l'Arve genevoise montraient des efficacités très différentes (M. Dimitri Jaquet, technicien Pêche, Direction Générale Nature et Paysage, canton GE, *communication personnelle*). De plus, des analyses complémentaires (en cours) devraient nous éclairer sur la pertinence de certaines pratiques de repeuplement, par exemple le lâcher dans l'Allondon (notamment en janvier 2010) mais aussi dans la Versoix (entre 1998 et 2005) d'individus issus de la pisciculture de Chazey-Bons

(Dpt. de l'Ain, France), qui pourraient de prime abord être très éloignés des génotypes locaux.

Enfin, ce travail apporte une information supplémentaire par rapport aux critères retenus pour déterminer les populations d'ombre d'importance nationale (Kirchhofer *et al.* 2002). La caractérisation génétique de ces populations a permis une hiérarchisation de celles-ci en termes de priorité de conservation, sur la base de leur diversité allélique et de leur divergence relative. Il est maintenant important de coupler ces informations génétiques avec des informations démographiques notamment, et d'avoir une meilleure vision de la dynamique de ces populations. En particulier la taille de ces populations (nombre de géniteurs) est un critère important en termes de gestion et de conservation. Les populations présentant à la fois une taille réduite, et une forte richesse allélique et divergence, sont *a priori* celles présentant le plus de « risque », et sur lesquels les efforts de conservation devraient être les plus importants.

6 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Araki, H. 2008. Hatchery stocking for restoring wild populations: a genetic evaluation of the reproductive success of hatchery fish vs. wild fish. In: *Tsukamoto K., Kawamura T., Takeushi T., Beard Jr T.D. and Kaiser M.J., Fisheries for global welfare and environment, 5th World Fisheries congress 2008*, pp. 153-167.
- Araki, H. and Schmid, C. 2010. Is hatchery stocking a help or a harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, **308**: S2-S11.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N., and Bonhomme F. 1996–2004. *GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*, Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Bernatchez, L and Danzmann G. 1993. Congruence in control-region sequence and restriction-site variation in mitochondrial DNA of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). *Molecular Biology and Evolution*, **10**: 1002-1014.
- Büttiker, B. 2007. L'ombre commun dans le canton de Vaud. Situation en 2007, Centre de conservation de la faune et de la nature, St-Sulpice.
- Dobzhansky, T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press, New York, NY.
- Eppe, R., et Persat, H. 1999. Différentiation génétique entre les populations d'ombre de rivière (*Thymallus thymallus*) des bassins versants de la Suisse. ESA CNRS 5023 - Univ. Lyon I, rapport pour l'OFEFP, n° 310.97.33: pp 22.
- Evanno, G., Regnaut, S., and Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611-2620.
- Fischnetz. 2004. Sur la trace du déclin piscicole. Rapport succinct, EAWAG/OFEFP, Dübendorf, Bern.
- Froufe, E., Knizhin, I., and Weiss, S. 2005. Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes, with inferences on control region constraints and broad-scale Eurasian phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **34**: 106-117.

- Goudet, J. M. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3), <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html> (updated from Goudet 1995).
- Gross, R., Kühn, R., Baars, M., Schröder, W., Stein, H., and Rottmann, O. 2001. Genetic differentiation of European grayling populations across the Main, Danube and Elbe drainages in Bavaria. *Journal of Fish Biology*, **58**: 264–280.
- Gum, B., Gross, R., and Geist, J. 2009. Conservation genetics and management implications for European grayling, *Thymallus thymallus*: synthesis of phylogeography and population genetics. *Fisheries Management and Ecology*, **16**: 37-51.
- Gum, B., Gross, R., and Kuehn, R. 2005. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of European grayling (*Thymallus thymallus*): evidence for secondary contact zones in central Europe. *Molecular Ecology*, **14**: 1707-1725.
- Guthruf, J. 1996. Populationsdynamik und Habitatwahl der Äsche (*Thymallus thymallus* L.) in drei verschiedenen Gewässern des schweizerischen Mittellandes, ETH, Zurich.
- Hardy, O.J., Charbonnel, N., Freville, H., Heuertz, M. 2003. Microsatellite Allele Sizes: A Simple Test to Assess Their Significance on Genetic Differentiation. *Genetics*, **163**: 1467-1482.
- Haugen, T.O., and Vøllestad, L.A. 2001. A century of life-history evolution in grayling. *Genetica*, **112-113**: 475-491.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M., and Guthruf, J. 2002. Populations d'ombres d'importance nationale. *L'environnement pratique, Informations concernant la pêche n°70*, OFEFP, Berne: pp 37.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M., and Zaugg, B. 2007. Liste rouge poissons et cyclostomes - Liste rouge des espèces menacées en Suisse, Office fédéral de l'environnement, Berne, et Centre Suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel: pp. 64.
- Koskinen, M.T., Ranta, E., Piironen, J., Veselov, A., Titov, S., Haugen, T.O., Nilsson, J., Carlstein, M., and Primmer, C.R. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses. *Molecular Ecology*, **9**: 1609-1624.
- Langella, O. 2002. Population genetic software, POPULATIONS 1.2.30. <http://bioinformatics.org/~tryphon/populations>.

- Largiadèr, C.R., and Hefti, D. 2002. Principes génétiques de conservation et de gestion piscicoles. *L'environnement pratique, Informations concernant la pêche* n°73, OFEFP, Berne: pp 116.
- Largiadèr, C.R., and Scholl, A. 1996. Genetic introgression between native and introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) populations in the Rhône river basin. *Molecular Ecology*, **5**: 417-426.
- Miller, S.A., Dykes, D.D., and Polesky H.F. 1988. A simple salting out procedure from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research*, **16**: 1215.
- Moritz, C. 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 373-375.
- Nei, M., Tajima, F., and Tateno, Y. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution*, **19**: 153-170.
- Patocchi, A. and Polli, B. 2003. Studio sulla genetica delle popolazioni di temolo ticinesi. *Rapporto finale*: pp 15.
- Peakall, R., and Smouse, P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**: 288-295.
- Persat, H. 1996. Threatened populations and conservation of the European grayling *Thymallus thymallus* (L., 1758). In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Edited by A. Kirchhofer and D. Hefti. Birkhäuser Verlag, Basel: pp 233-247.
- Persat, H. and Eppe, R. 1997. Alevinage, pollution et cloisonnement de l'espace fluvial dans les structures génétiques des populations de poisson : l'ombre commun, *Thymallus thymallus*, dans le Rhône au niveau de la Savoie. *Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344/345**: 287-299.
- Petit, R. 2006. Contrib V.1.02.
- Petit, R.J., El Mousadik, A., and Pons, O. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, **12**: 12844-12855.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., and Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**: 945-959.
- She, J.X., Autem, M., Kotulas, N., Pasteur, N., and Bonhomme, F. 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleosts, Soleidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **32**: 357-371.

- Sušnik, S., Snoj, A., and Dovč, P. 1999a. Microsatellites in grayling (*Thymallus thymallus*): comparison of two geographically remote populations from the Danubian and Adriatic river basin in Slovenia. *Molecular Ecology*, **8**: 1756–1758.
- Sušnik, S., Snoj, A., and Dovč, P. 1999b. A new set of microsatellite markers for grayling: BFRO014, BFRO015, BFRO016, BFRO017 and BFRO018. *Animal Genetics*, **30**: 478.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, **22**: 2688-2690.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Koskinen, M.T., Piironen, J., and Primmer, C.R. 2009. Unanticipated population structure of European grayling in its northern distribution: implications for conservation prioritization. *Frontiers in Zoology*, **6**:6.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., and Kumar, S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software Version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* **24**: 1596-1599.
- Takezaki, N, and Nei, M. 1996, Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*, **144**: 389-399.
- Uiblein, F., Jagsch, A., Honsig-Erlenburg, W., and Weiss, S. 2001. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters. *Journal of Fish Biology* **59**(sA): 223-247.
- Vähä, J.P., and Primmer, C.R. 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different number of loci. *Molecular Ecology*, **15**: 63-72.
- van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., and Shipley P. 2004. Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**: 535-538.
- Vonlanthen, P., and Salzburger, W. 2011. Populationsgenetischen Untersuchungen der Äsche in der Birs. *Bericht im Auftrag die Kantonaler Fischereiverband Baselland (KFVBL)*: pp 14.
- Vonlanthen, P., Excoffier, L., Bittner, D., Persat, H., Neuenschwander, S., and Largiadèr, C.R. 2007. Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings in Central Europe by the bullhead (*Cottus gobio* L.). *Molecular Ecology*, **16**: 4572-4584.
- Vonlanthen, P., Marbach, Y., and Seehausen, O. 2010. Genetische Differenzierung der Äschen im Kanton St. Gallen. *Rapport EAWAG, Amt für Natur, Jagd und Fischerei*: 17 pp.
- Waples, R.S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of "species" under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review*, **53**: 11-22.

- Weiss, S., Persat, H., Eppe, R., Schlötterer, C., and Uiblein, F. 2002. Complex patterns of colonization and refugia revealed for European grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region. *Molecular Ecology*, **11**: 1393-1407.
- Weiss, S, Uiblein, F, and Jagsch, A. 2001. Conservation of salmonid fishes in Austria: current status and future strategies, in *Freshwater Fish Conservation: options for the future*. Edited by Collares-Pereira, M.J., Coelho, M.M., and Cowx, I.G., Oxford, Fishing News Books, Blackwell Science: pp 233–47.
- Winkler, K.A. and Weiss, S. 2008. Eighteen new tetranucleotide microsatellite DNA markers for *Coregonus lavaretus* cloned from an alpine lake population, *Molecular Ecology Resources*, **8**: 1055-1058.
- Wu, C.I. and Palopoli, M.F. 1994. Genetics of postmating reproductive isolation in animals. *Annual Review of Genetics*, **28**: 283-308.

7 ANNEXES

Annexe 1 : Liste initiale des populations retenues pour l'échantillonnage, après concertation avec les services cantonaux.

n°	Cours d'eau	Localisation	Canton	BV	sous-BV
1	Inn	Oberengadiner Talseen (Auslauf Lej da Champfèr)	GR	Donau	Inn
2	Inn	Oberengadiner (Celerina bzw. Samedan)	GR	Donau	Inn
3	Inn	Unterengadiner (unterhalb Ardez)	GR	Donau	Inn
4	Inn	Unterengadiner (wandernde Population Ardez - Oberengadin)	GR	Donau	Inn
5	Ticino	Amont Bellinzona	TI	Pô	Pô
6	Moesa		GR/TI	Pô	Tessin
7	Aare	Interlaken	BE	Rhin	Aar
8	Aare	Thun	BE	Rhin	Aar
9	Aare	Thun - Bern	BE	Rhin	Aar
10	Aare	Lac de Bienna - Wohlensee (y compris Sarine)	BE	Rhin	Aar
11	Aare	Bannwil - Wynau	BE	Rhin	Aar
12	Aare	Wynau - Ruppoldingen	BE/AG/SO	Rhin	Aar
13	Aare	Ruppoldingen - Aarau	SO	Rhin	Aar
14	Aare	Alte Aar	BE	Rhin	Aar
15	Areuse		NE	Rhin	Aar
16	Broye		VD	Rhin	Aar
17	Glâne	Neirigue	FR	Rhin	Aar
18	Limmat		ZH	Rhin	Aar
19	Linth	Linthkanal	SG/SZ/GL	Rhin	Aar
20	Orbe	Vallée de Joux	VD	Rhin	Aar
21	Reuss	Luzern	LU/ZG/AG	Rhin	Aar
22	Reuss	Unterhalb Bremgarten	AG	Rhin	Aar
23	Sarine (Petite Sarine)	Lac de Gruyère - Schiffenen	FR	Rhin	Aar
24	Sarner Aa		OW	Rhin	Aar
25	Sitter		SG/TG	Rhin	Aar
26	Mentue		VD	Rhin	Aar
27	Talent		VD	Rhin	Aar
28	Binnenkanäle / Alpenrhein		SG	Rhin	Rhin
29	Lichtensteiner Binnenkanal		FL	Rhin	Rhin
30	Alpenrhein	Rheintaler & Werdenberger Binnenkanal	SG	Rhin	Rhin
31	Hoch-Rhein	Stein - Schaffhouse	TG/SH	Rhin	Rhin
32	Hoch-Rhein	Schaffhouse - Rheinfall	SH/ZH	Rhin	Rhin
33	Hoch-Rhein	Rheinau-Eglisau	ZH/SH	Rhin	Rhin
34	Hoch-Rhein	Reckingen - Albruck Dogern	AG	Rhin	Rhin
35	Thur / Necker		SG/TG/ZH	Rhin	Rhin
36	Birse		BL	Rhin	Rhin
37	Menoge		F-74	Rhône	Arve
38	Nant de Sion		F-74	Rhône	Arve
39	Allondon		GE	Rhône	Rhône
40	Rhône	Canal de Leytron - Saillon - Fully (la Sarvaz)	VS	Rhône	Rhône
41	Venoge		VD	Rhône	Rhône
42	Versoix		GE	Rhône	Rhône
43	Rhône	Haut Rhône français	F	Rhône	Rhône
44	Chéran	Rumilly	F-74	Rhône	Rhône
45	Doubs		JU	Rhône	Rhône

Annexe 2 : Statistiques issues de l'analyse SSR sur 12 microsattellites. Pour chaque site (population), sont présentés : le nombre d'individus de l'échantillon (N), le nombre d'allèles (AN), la richesse allélique (AR), la gamme de taille des allèles (R), les taux d'hétérozygotie observée (H_O) et attendue (H_E), ainsi que les valeurs de F_{IS} . "Total" précise le nombre total d'allèles, la richesse allélique moyenne, et les taux d'hétérozygotie et valeur de F_{IS} calculés sur l'ensemble des loci. "*" indique un écart significatif (au seuil $\alpha = 0.05$) à l'équilibre de Hardy-Weinberg, sur la base de 12000 permutations (probabilités corrigées par la méthode de Bonferroni).

n. a. : non pertinent

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
AAR1	16	AN	1	11	2	4	17	6	11	12	11	12	6	12	105
		AR	1.0	10.9	2.0	3.9	16.5	5.9	10.7	12.0	10.7	12.0	6.0	11.8	8.6
		R	208	195-283	113-115	202-208	471-581	172-196	181-229	258-348	374-422	398-482	179-237	215-275	-
		H_O	0.000	0.813	0.438	0.500	0.922	0.812	0.875	0.800	0.688	0.733	0.667	0.813	0.673
		H_E	0.000	0.885	0.404	0.443	0.938	0.734	0.871	0.900	0.803	0.882	0.711	0.897	0.704
		F_{IS}	n. a.	0.114	-0.050	-0.096	0.015	-0.074	0.028	0.145	0.175	0.202	0.097	0.126	0.077
AAR2	21	AN	2	15	2	2	18	6	13	14	8	11	9	10	110
		AR	1.7	13.6	2.0	2.0	15.8	5.6	11.5	12.2	7.8	11.0	8.2	9.5	8.4
		R	208-212	195-289	113-115	202-206	467-573	172-190	169-290	278-348	374-422	398-474	175-237	215-285	-
		H_O	0.048	1.000	0.286	0.429	0.952	0.571	0.905	1.000	0.500	0.400	0.684	0.900	0.640
		H_E	0.047	0.899	0.308	0.482	0.924	0.575	0.883	0.890	0.805	0.809	0.715	0.855	0.683
		F_{IS}	0.000	-0.088	0.098	0.135	-0.006	0.030	0.000	-0.099	0.406	0.531*	0.070	-0.027	0.090
AAR3	40	AN	1	19	2	6	24	8	16	24	14	16	15	15	160
		Ar	1.0	18.2	2.0	5.5	24.0	7.6	15.5	22.9	14.0	15.9	14.0	14.7	12.9
		R	208	195-309	113-115	200-246	397-585	152-192	169-290	278-366	362-422	398-494	175-231	215-285	-
		H_O	0.000	0.917	0.325	0.600	0.906	0.539	0.800	1.000	0.531	0.697	0.737	0.923	0.665
		H_E	0.000	0.904	0.272	0.568	0.934	0.546	0.907	0.937	0.830	0.897	0.780	0.900	0.706
		F_{IS}	n. a.	0.000	-0.182	-0.043	0.046	0.027	0.130	-0.054	0.373*	0.237*	0.069	-0.013	0.073*
AAR4	40	AN	2	14	2	5	21	8	15	21	12	12	13	14	139
		AR	1.8	13.2	2.0	4.9	20.0	7.1	14.4	19.2	11.7	12.0	12.0	13.2	11.0
		R	208-212	195-293	113-115	202-212	475-577	172-196	173-290	278-374	374-426	414-482	175-233	215-285	-
		H_O	0.025	0.900	0.325	0.425	1.000	0.575	0.800	0.750	0.694	0.516	0.667	0.900	0.631
		H_E	0.025	0.878	0.305	0.413	0.941	0.592	0.877	0.881	0.839	0.854	0.815	0.844	0.689
		F_{IS}	0.000	-0.013	-0.054	-0.015	-0.051	0.041	0.101	0.161	0.186	0.410*	0.195	-0.054	0.096*

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
AIN	43	AN	14	10	10	5	23	8	20	15	15	19	11	8	158
		AR	14.0	9.8	9.9	5.0	22.6	7.6	19.4	14.7	14.7	18.5	10.7	7.9	12.9
		R	208-318	239-283	113-157	188-208	385-208	154-190	156-286	278-348	282-350	366-557	189-211	215-259	-
		H _O	0.711	0.698	0.821	0.333	0.902	0.293	0.738	0.829	0.829	0.781	0.833	0.738	0.709
		H _E	0.846	0.757	0.794	0.384	0.937	0.266	0.896	0.853	0.782	0.789	0.849	0.780	0.746
		F _{IS}	0.173	0.090	-0.021	0.145	0.049	-0.087	0.188	0.040	-0.048	0.024	0.030	0.089	0.062
ALL	40	AN	3	12	3	6	17	5	11	13	6	14	9	11	110
		AR	3.0	11.7	2.7	6.0	16.5	5.0	10.7	12.6	6.0	13.8	8.5	10.8	8.9
		R	204-212	195-285	105-115	202-224	467-569	172-190	148-298	278-374	366-410	398-498	175-229	227-285	-
		H _O	0.250	0.750	0.050	0.625	0.975	0.625	0.769	0.744	0.735	0.722	0.700	0.825	0.648
		H _E	0.521	0.867	0.049	0.672	0.892	0.724	0.814	0.799	0.791	0.872	0.700	0.853	0.713
		F _{IS}	0.530*	0.147	-0.006	0.082	-0.080	0.149	0.068	0.082	0.085	0.186	0.012	0.046	0.105
ARE	32	AN	2	17	5	8	22	9	24	20	12	19	16	15	169
		AR	1.9	16.8	4.9	7.9	21.4	8.7	23.2	19.5	11.9	19.0	15.4	14.5	13.8
		R	208-300	187-301	109-121	202-224	365-569	154-190	156-293	258-362	366-410	356-498	171-233	215-305	-
		H _O	0.032	0.933	0.484	0.600	0.807	0.531	0.968	0.839	0.733	0.862	0.677	0.875	0.695
		H _E	0.032	0.887	0.506	0.622	0.912	0.697	0.937	0.919	0.813	0.911	0.769	0.896	0.742
		F _{IS}	0.000	-0.036	0.060	0.052	0.136	0.252	-0.016	0.103	0.115	0.072	0.135	0.039	0.080
BIR1	26	AN	5	9	3	4	8	7	11	8	9	8	5	6	83
		AR	5.0	8.8	3.0	4.0	8.0	6.9	11.0	7.9	8.9	7.9	4.9	5.9	6.9
		R	258-290	195-283	115-155	188-208	361-593	156-184	167-281	310-342	280-358	366-458	179-203	215-297	-
		H _O	0.692	0.731	0.462	0.308	0.800	0.692	0.760	0.769	0.462	0.692	0.192	0.385	0.579
		H _E	0.686	0.664	0.363	0.274	0.662	0.676	0.839	0.734	0.631	0.744	0.181	0.441	0.575
		F _{IS}	0.010	-0.081	-0.253	-0.102	-0.190	-0.004	0.115	-0.029	0.287	0.089	-0.046	0.147	0.012
BIR2	37	AN	6	12	3	6	12	10	22	13	17	14	10	13	138
		AR	5.9	11.7	3.0	5.9	11.8	9.7	21.8	12.9	16.1	14.0	9.8	12.1	11.2
		R	208-290	203-283	113-125	188-208	361-593	156-190	136-283	278-342	280-410	348-490	175-211	215-305	-
		H _O	0.361	0.722	0.250	0.472	0.694	0.583	0.794	0.765	0.417	0.697	0.500	0.784	0.587
		H _E	0.730	0.817	0.486	0.585	0.777	0.734	0.929	0.865	0.767	0.864	0.681	0.764	0.750
		F _{IS}	0.516*	0.130	0.496*	0.206	0.120	0.219	0.159*	0.130	0.468*	0.208*	0.279*	-0.013	0.231*

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
DOU	42	AN	8	8	3	4	18	5	17	9	6	6	8	5	97
		AR	8.0	7.9	2.9	3.9	17.8	5.0	16.8	8.8	5.9	6.0	7.7	5.0	8.0
		R	208-294	191-289	115-155	188-212	361-593	156-170	193-275	310-342	278-318	366-386	181-201	215-243	-
		H _O	0.641	0.756	0.476	0.500	0.675	0.405	0.881	0.786	0.600	0.781	0.238	0.595	0.616
		H _E	0.831	0.810	0.496	0.436	0.776	0.480	0.922	0.741	0.760	0.787	0.334	0.564	0.650
		F _{IS}	0.241	-0.059	0.051	-0.136	0.143	0.169	0.056	-0.048	0.107	0.021	0.298	-0.044	0.063
FOR	41	AN	1	4	2	4	9	5	10	10	5	8	4	5	67
		AR	1.0	4.0	2.0	3.9	8.9	5.0	9.9	9.9	5.0	8.0	4.0	5.0	5.6
		R	208	267-283	113-115	202-210	491-557	172-190	169-294	282-358	378-410	402-478	179-203	215-239	-
		H _O	0.000	0.549	0.071	0.171	0.800	0.537	0.854	0.675	0.317	0.610	0.718	0.700	0.505
		H _E	0.000	0.610	0.073	0.159	0.727	0.464	0.770	0.778	0.390	0.821	0.644	0.699	0.506
		F _{IS}	n. a.	-0.099	-0.026	-0.059	-0.088	-0.144	-0.097	0.145	0.198	0.268	-0.101	0.011	0.014
INL	45	AN	1	7	2	3	13	3	7	10	5	9	4	6	70
		AR	1.0	6.7	2.0	3.0	12.4	3.0	6.5	9.7	4.9	9.0	4.0	6.0	5.7
		R	208	251-283	113-115	198-206	479-593	172-186	201-225	298-356	374-402	446-490	181-205	215-305	-
		H _O	0.000	0.773	0.156	0.341	0.636	0.841	0.422	0.867	0.477	0.342	0.778	0.822	0.538
		H _E	0.000	0.715	0.143	0.377	0.750	0.635	0.462	0.773	0.535	0.755	0.727	0.812	0.557
		F _{IS}	n. a.	-0.069	-0.073	0.108	0.163	-0.315	0.097	-0.110	0.119	0.556*	-0.059	-0.001	0.046
INN	40	AN	1	8	1	3	11	6	8	9	6	7	5	6	71
		AR	1.0	8.0	1.0	3.0	10.8	6.0	7.9	8.9	6.0	7.0	5.0	6.0	5.9
		R	208	251-289	115	202-208	361-573	172-196	185-241	294-356	374-414	442-494	181-231	215-305	-
		H _O	0.000	0.725	0.000	0.725	0.775	0.553	0.700	0.825	0.425	0.211	0.579	0.769	0.524
		H _E	0.000	0.761	0.000	0.645	0.692	0.622	0.746	0.816	0.576	0.738	0.675	0.786	0.588
		F _{IS}	n. a.	0.059	n. a.	-0.112	-0.107	0.125	0.074	0.002	0.273	0.721*	0.155	0.035	0.122
LIM	20	AN	1	11	2	5	16	7	12	10	8	7	13	10	102
		AR	1.0	10.7	2.0	5.0	15.2	6.6	11.5	9.9	8.0	6.7	13.0	9.7	8.3
		R	208	195-293	113-115	202-212	475-577	170-196	177-241	278-344	374-414	438-486	175-235	215-279	-
		H _O	0.000	0.900	0.250	0.850	1.000	0.750	0.900	0.947	0.850	0.350	0.722	0.800	0.693
		H _E	0.000	0.879	0.289	0.744	0.895	0.566	0.813	0.867	0.831	0.615	0.853	0.791	0.679
		F _{IS}	n. a.	0.001	0.159	-0.118	-0.092	-0.301	-0.082	-0.066	0.003	0.452	0.181	0.015	0.004

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
LIN	40	AN	2	16	2	6	22	11	15	17	11	18	12	14	146
		AR	1.8	15.6	2.0	5.8	20.8	11.0	13.8	16.4	10.9	17.5	11.4	13.0	11.7
		R	192-208	195-309	113-115	202-220	467-585	158-194	181-290	278-352	366-414	438-557	175-227	215-279	-
		H _O	0.025	0.849	0.475	0.605	0.947	0.935	0.925	0.975	0.590	0.575	0.737	0.875	0.710
		H _E	0.025	0.864	0.462	0.729	0.921	0.849	0.876	0.894	0.849	0.914	0.790	0.882	0.755
		F _{IS}	0.000	0.033	-0.015	0.183	-0.015	-0.086	-0.043	-0.078	0.317*	0.382*	0.080	0.021	0.073*
MEN	42	AN	1	9	2	2	9	7	11	14	4	8	6	10	83
		AR	1.0	9.0	2.0	2.0	9.0	7.0	11.0	14.0	4.0	8.0	6.0	10.0	6.9
		R	208	243-289	113-115	202-208	495-549	152-194	169-295	278-374	366-410	398-482	179-221	231-289	-
		H _O	0.000	0.829	0.524	0.024	0.659	0.634	0.905	0.929	0.262	0.691	0.929	0.714	0.714
		H _E	0.000	0.803	0.472	0.024	0.670	0.600	0.838	0.879	0.425	0.637	0.730	0.744	0.744
		F _{IS}	n. a.	-0.020	-0.099	0.000	0.029	-0.044	-0.068	-0.044	0.394*	-0.073	-0.261	0.052	-0.029
NDS	41	AN	3	10	2	3	16	11	15	12	7	11	7	10	107
		AR	2.8	10.0	2.0	3.0	15.7	10.8	14.8	11.8	7.0	10.5	6.7	9.7	8.7
		R	192-212	195-289	113-115	202-224	381-573	152-192	148-294	278-374	374-414	414-478	173-227	215-289	-
		H _O	0.050	0.771	0.171	0.196	0.945	0.821	0.897	0.927	0.800	0.539	0.725	0.800	0.637
		H _E	0.490	0.801	0.195	0.200	0.896	0.771	0.870	0.833	0.809	0.597	0.741	0.825	0.632
		F _{IS}	-0.006	0.051	0.138	0.035	-0.045	-0.052	-0.019	-0.100	0.024	0.111	0.034	0.043	0.005
ORB1	60	AN	2	13	2	4	18	7	17	20	7	16	9	11	126
		AR	2.0	13.0	2.0	4.0	17.8	6.8	16.8	19.5	7.0	15.9	8.9	10.9	10.4
		R	208-212	195-289	113-115	202-208	475-573	170-196	181-299	278-362	366-410	398-518	179-221	215-285	-
		H _O	0.000	0.845	0.333	0.383	0.848	0.627	0.848	0.733	0.758	0.873	0.603	0.800	0.593
		H _E	0.033	0.873	0.299	0.497	0.895	0.658	0.833	0.873	0.304	0.776	0.764	0.814	0.680
		F _{IS}	1.000	0.041	-0.105	0.236	0.061	0.056	-0.009	0.168*	0.605*	0.120	0.219	-0.009*	0.139*
ORB2	45	AN	2	12	2	3	15	7	17	18	4	10	10	12	112
		AR	1.8	11.4	2.0	2.8	13.9	6.6	15.8	16.6	4.0	10.0	10.0	11.3	8.9
		R	208-212	195-293	113-115	202-206	475-577	172-196	185-294	256-362	374-410	430-518	179-235	215-279	-
		H _O	0.022	0.889	0.111	0.200	0.886	0.867	0.889	0.867	0.0857	0.767	0.773	0.889	0.604
		H _E	0.022	0.857	0.105	0.250	0.861	0.676	0.887	0.900	0.655	0.883	0.816	0.871	0.649
		F _{IS}	0.000	-0.026	-0.048	0.211	-0.018	-0.273	0.009	0.048	0.873*	0.142	0.064	-0.009	0.081*

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
RHC	40	AN	1	13	3	6	16	7	15	19	9	13	13	11	126
		AR	1.0	12.0	2.7	5.7	15.6	6.9	14.1	18.2	9.0	12.3	10.9	10.1	9.9
		R	208	175-289	113-127	188-220	451-565	162-196	148-294	256-358	366-414	356-522	175-235	215-279	-
		H _O	0.000	0.868	0.275	0.325	0.933	0.811	0.763	0.912	0.679	0.529	0.825	0.825	0.646
		H _E	0.000	0.837	0.276	0.332	0.868	0.722	0.891	0.928	0.828	0.841	0.750	0.789	0.672
		F _{IS}	n. a.	-0.024	0.016	0.032	-0.059	-0.109	0.156	0.032	0.198	0.383*	-0.087	-0.033	0.054
RHE	31	AN	1	16	2	5	21	10	14	22	11	13	20	11	146
		AR	1.0	15.6	2.0	5.0	19.8	9.4	13.4	20.2	10.8	13.0	18.6	10.7	11.6
		R	208	195-293	113-115	202-212	467-593	160-196	181-237	278-374	374-422	418-506	175-237	215-279	-
		H _O	0.000	0.897	0.375	0.650	0.949	0.790	0.900	0.900	0.590	0.656	0.718	0.800	0.685
		H _E	0.000	0.905	0.362	0.676	0.931	0.679	0.833	0.918	0.852	0.885	0.896	0.788	0.727
		F _{IS}	n. a.	0.021	-0.023	0.051	-0.006	-0.150	-0.068	0.033	0.319*	0.273*	0.211	-0.002	0.071*
RHI	54	AN	2	15	2	5	23	9	16	22	10	16	15	12	147
		AR	1.8	14.5	2.0	4.7	22.6	8.3	15.7	21.4	9.9	16.0	14.7	11.6	11.9
		R	208-256	195-305	113-115	202-212	467-593	152-196	148-261	278-352	374-422	402-506	175-233	215-279	-
		H _O	0.022	0.911	0.244	0.578	0.881	0.489	0.910	0.956	0.634	0.632	0.625	0.705	0.632
		H _E	0.022	0.868	0.247	0.613	0.933	0.545	0.896	0.927	0.827	0.867	0.838	0.684	0.689
		F _{IS}	0.000	-0.038	0.022	0.068	0.067	0.115	-0.003	-0.019	0.245	0.284*	0.266*	-0.018	0.094*
SAR	29	AN	1	11	2	6	14	7	10	17	7	15	15	12	117
		AR	1.0	10.6	2.0	5.8	13.4	6.5	9.4	16.0	7.0	15.0	14.1	11.5	9.4
		R	208	203-297	113-115	202-214	471-569	172-196	185-237	256-358	370-398	398-498	181-235	215-279	-
		H _O	0.000	0.714	0.448	0.793	0.821	0.517	0.821	1.000	0.500	0.680	0.750	0.929	0.665
		H _E	0.000	0.719	0.440	0.762	0.864	0.582	0.823	0.901	0.425	0.910	0.858	0.871	0.680
		F _{IS}	n. a.	0.025	0.000	-0.023	0.067	0.129	0.021	-0.092	-0.155	0.271	0.144	-0.049	0.041
STR	35	AN	1	17	2	6	23	8	14	22	11	11	14	15	144
		AR	1.0	15.3	2.0	5.4	20.6	7.0	13.7	19.4	10.6	11.0	13.7	13.9	11.1
		R	208	195-301	113-115	202-214	467-585	172-196	181-237	278-374	374-422	426-506	175-233	215-285	-
		H _O	0.000	0.914	0.229	0.771	0.910	0.629	0.910	0.921	0.774	0.423	0.586	0.824	0.659
		H _E	0.000	0.900	0.245	0.638	0.912	0.582	0.890	0.943	0.839	0.791	0.818	0.844	0.698
		F _{IS}	n. a.	-0.001	0.081	-0.195	0.019	-0.066	-0.006	-0.009	0.093	0.481*	0.299*	0.039	0.072*

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
TAL	31	AN	1	14	3	4	15	7	13	14	7	12	9	10	109
		AR	1.0	13.7	3.0	3.9	15.0	6.9	12.8	13.9	6.8	11.8	8.7	9.9	9.0
		R	208	195-293	113-117	202-212	475-573	172-194	169-291	278-370	366-414	374-490	179-225	215-285	-
		H _O	0.000	0.700	0.258	0.267	0.750	0.633	0.833	0.833	0.533	0.548	0.774	0.710	0.570
		H _E	0.000	0.827	0.279	0.287	0.883	0.739	0.841	0.879	0.616	0.796	0.807	0.842	0.650
		F _{IS}	n. a.	0.170	0.091	0.088	0.168	0.160	0.026	0.069	0.150	0.325*	0.058	0.173	0.139*
TES	42	AN	16	14	6	11	15	6	7	15	n. s.	4	12	n. s.	108
		AR	16.0	13.8	6.0	10.8	14.7	6.0	7.0	14.7	n. s.	4.0	11.9	n. s.	10.5
		R	208-354	175-283	109-133	202-252	357-561	152-186	148-255	278-370	374-406	348-442	171-227	n. s.	-
		H _O	0.725	0.905	0.786	0.714	0.571	0.786	0.643	0.707	0.000	0.463	0.929	n. s.	0.657
		H _E	0.871	0.822	0.783	0.694	0.560	0.716	0.549	0.827	0.500	0.557	0.879	n. s.	0.705
		F _{IS}	0.180	-0.089	0.008	-0.017	-0.008	-0.085	-0.160	0.157	1.000	0.179	-0.045	n. a.	0.134
THI	4	AN	1	6	2	2	6	3	6	5	5	5	2	7	50
		AR	1.0	5.7	1.7	1.9	6.1	4.9	6.1	5.1	4.4	5.0	3.3	5.5	4.2
		R	208	247-293	113-115	202-206	475-541	172-196	185-290	294-370	366-414	430-462	179-181	215-279	-
		H _O	0.000	0.750	0.250	0.500	0.750	0.500	1.000	1.000	0.750	0.667	0.250	1.000	0.618
		H _E	0.000	0.813	0.219	0.375	0.781	0.594	0.781	0.750	0.688	0.778	0.469	0.844	0.591
		F _{IS}	n. a.	0.217	0.000	-0.200	0.182	0.294	-0.143	-0.200	0.053	0.333	0.571	-0.043	0.106
THU	34	AN	3	8	3	4	16	6	10	10	8	5	11	5	89
		AR	2.9	7.6	2.8	3.8	15.4	5.8	9.4	9.5	7.8	5.0	10.7	4.8	7.1
		R	208-302	191-271	109-115	202-224	365-581	152-186	148-257	294-356	374-426	352-458	171-219	215-275	
		H _O	0.059	0.882	0.147	0.500	0.933	0.794	0.735	0.781	0.586	0.143	0.677	0.515	0.563
		H _E	0.113	0.792	0.138	0.571	0.869	0.774	0.776	0.771	0.652	0.615	0.714	0.552	0.611
		F _{IS}	0.488	-0.100	-0.051	0.138	-0.057	-0.011	0.067	0.002	0.119	0.775*	0.068	0.082	0.095*
VEN	29	AN	2	9	3	3	9	7	10	8	7	4	6	6	74
		AR	2.0	8.6	3.0	3.0	8.6	6.9	9.8	7.9	6.7	4.0	6.0	6.0	6.0
		R	208-212	195-289	113-121	202-224	365-565	172-194	148-298	278-348	374-426	398-482	171-221	227-285	
		H _O	0.276	0.759	0.448	0.448	0.828	0.931	1.000	0.966	0.464	0.458	0.897	0.793	0.689
		H _E	0.285	0.766	0.369	0.366	0.810	0.783	0.834	0.782	0.751	0.573	0.794	0.771	0.657
		F _{IS}	0.051	0.027	-0.197	-0.209	-0.004	-0.172	-0.182	-0.217	0.397	0.220	-0.112	-0.011	-0.031

Annexe 2 (suite)

Code pop.	N		Tar101	Tar106	Thy1	Thy62	Tth445	Tth447	Tar104	Tth213	Tth305	Tth414	Thy54	Tth446	Total
VER	43	AN	2	16	5	8	20	9	15	21	9	15	13	13	146
		AR	2.0	15.5	4.8	7.7	19.6	8.8	14.7	19.9	9.0	14.7	12.2	12.8	11.8
		R	208-212	191-289	105-115	202-226	365-565	152-190	148-290	278-366	378-410	356-490	171-237	215-289	-
		H _O	0.024	0.930	0.349	0.814	0.872	0.814	0.930	0.857	0.622	0.512	0.814	0.721	0.688
		H _E	0.069	0.903	0.325	0.707	0.894	0.793	0.886	0.888	0.821	0.892	0.763	0.873	0.735
		F _{IS}	0.661	-0.019	-0.062	-0.140	0.037	-0.014	-0.038	0.047	0.256	0.436*	-0.056	0.186	0.075*
WER	35	AN	4	22	9	7	23	12	17	18	9	10	14	14	159
		AR	3.8	21.5	8.7	6.7	22.5	11.7	16.6	17.3	8.9	10.0	13.7	14.0	13.0
		R	208-334	175-309	109-139	202-224	365-605	152-190	148-241	278-348	370-414	348-478	171-227	211-305	-
		H _O	0.029	0.914	0.400	0.429	0.765	0.765	0.857	0.857	0.829	0.563	0.571	0.813	0.650
		H _E	0.160	0.930	0.476	0.511	0.930	0.810	0.864	0.874	0.833	0.799	0.854	0.883	0.744
		F _{IS}	0.827	0.031	0.174	0.176	0.192	0.070	0.022	0.034	0.019	0.310	0.343*	0.095	0.142*

Annexe 3 : Comparaisons deux-à-deux des populations sur la base des valeurs de F_{ST} , F_{ST} linéarisé (LinFst), R_{ST} , et R_{ST} linéarisé (LinRst). La signification statistique (P-value) correspondante après 999 permutations est indiquée.

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
AAR1	AAR2	0.009	0.009	0.070	0.016	0.016	0.181
AAR1	AAR3	0.013	0.013	0.010	0.079	0.086	0.003
AAR1	AAR4	0.008	0.008	0.043	0.023	0.024	0.076
AAR1	AIN	0.208	0.263	0.001	0.306	0.440	0.001
AAR1	ALL	0.110	0.123	0.001	0.153	0.181	0.001
AAR1	ARE	0.009	0.009	0.033	0.064	0.068	0.007
AAR1	BIR	0.237	0.310	0.001	0.261	0.353	0.001
AAR1	DOU	0.272	0.373	0.001	0.377	0.605	0.001
AAR1	FOR	0.115	0.130	0.001	0.162	0.193	0.001
AAR1	INL	0.146	0.171	0.001	0.056	0.059	0.004
AAR1	INN	0.106	0.119	0.001	0.035	0.036	0.027
AAR1	LIM	0.045	0.047	0.001	0.006	0.006	0.306
AAR1	LIN	0.048	0.051	0.001	0.087	0.095	0.001
AAR1	MEN	0.090	0.099	0.001	0.247	0.329	0.001
AAR1	NDS	0.051	0.054	0.001	0.098	0.108	0.001
AAR1	ORB1	0.038	0.039	0.001	0.000	0.000	0.397
AAR1	ORB2	0.035	0.037	0.001	0.055	0.058	0.006
AAR1	RHC	0.045	0.047	0.001	0.119	0.134	0.001
AAR1	RHE	0.020	0.020	0.002	0.066	0.070	0.007
AAR1	RHI	0.029	0.030	0.001	0.039	0.040	0.018
AAR1	SAR	0.065	0.070	0.001	0.066	0.071	0.007
AAR1	STR	0.021	0.021	0.001	0.050	0.052	0.012
AAR1	TAL	0.056	0.059	0.001	0.176	0.213	0.001
AAR1	TES	0.265	0.361	0.001	0.586	1.416	0.001
AAR1	THI	0.018	0.019	0.121	0.118	0.134	0.041
AAR1	THU	0.094	0.103	0.001	0.144	0.168	0.001
AAR1	VEN	0.091	0.100	0.001	0.199	0.249	0.001
AAR1	VER	0.037	0.039	0.001	0.061	0.065	0.006
AAR1	WER	0.020	0.020	0.001	0.056	0.060	0.012
AAR2	AAR3	0.008	0.008	0.018	0.035	0.037	0.025
AAR2	AAR4	0.015	0.015	0.004	0.000	0.000	0.370
AAR2	AIN	0.220	0.282	0.001	0.226	0.293	0.001
AAR2	ALL	0.099	0.110	0.001	0.085	0.093	0.003
AAR2	ARE	0.015	0.016	0.005	0.014	0.014	0.117
AAR2	BIR	0.248	0.329	0.001	0.192	0.238	0.001
AAR2	DOU	0.286	0.401	0.001	0.280	0.388	0.001
AAR2	FOR	0.105	0.117	0.001	0.061	0.065	0.004
AAR2	INL	0.141	0.164	0.001	0.074	0.080	0.002
AAR2	INN	0.113	0.127	0.001	0.029	0.029	0.032
AAR2	LIM	0.029	0.029	0.002	0.035	0.036	0.040
AAR2	LIN	0.066	0.070	0.001	0.025	0.026	0.039
AAR2	MEN	0.106	0.119	0.001	0.193	0.240	0.001
AAR2	NDS	0.060	0.064	0.001	0.044	0.046	0.009
AAR2	ORB1	0.047	0.049	0.001	0.012	0.012	0.129
AAR2	ORB2	0.051	0.054	0.001	0.030	0.031	0.037
AAR2	RHC	0.056	0.060	0.001	0.079	0.086	0.002

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
AAR2	RHI	0.017	0.017	0.001	0.029	0.030	0.022
AAR2	SAR	0.075	0.081	0.001	0.083	0.091	0.002
AAR2	STR	0.006	0.006	0.066	0.018	0.019	0.080
AAR2	TAL	0.065	0.070	0.001	0.107	0.120	0.001
AAR2	TES	0.267	0.365	0.001	0.548	1.210	0.001
AAR2	THI	0.036	0.037	0.015	0.035	0.036	0.184
AAR2	THU	0.108	0.121	0.001	0.063	0.067	0.001
AAR2	VEN	0.109	0.123	0.001	0.138	0.160	0.001
AAR2	VER	0.050	0.053	0.001	0.032	0.033	0.027
AAR2	WER	0.031	0.032	0.001	0.009	0.009	0.194
AAR3	AAR4	0.023	0.024	0.001	0.077	0.084	0.001
AAR3	AIN	0.220	0.283	0.001	0.164	0.195	0.001
AAR3	ALL	0.110	0.123	0.001	0.159	0.189	0.001
AAR3	ARE	0.018	0.019	0.001	0.026	0.026	0.032
AAR3	BIR	0.245	0.325	0.001	0.134	0.155	0.001
AAR3	DOU	0.277	0.382	0.001	0.191	0.236	0.001
AAR3	FOR	0.112	0.126	0.001	0.145	0.170	0.001
AAR3	INL	0.131	0.150	0.001	0.132	0.152	0.001
AAR3	INN	0.103	0.114	0.001	0.064	0.069	0.001
AAR3	LIM	0.029	0.030	0.001	0.089	0.097	0.001
AAR3	LIN	0.054	0.058	0.001	0.023	0.023	0.020
AAR3	MEN	0.114	0.129	0.001	0.241	0.317	0.001
AAR3	NDS	0.062	0.066	0.001	0.108	0.121	0.001
AAR3	ORB1	0.042	0.044	0.001	0.062	0.066	0.001
AAR3	ORB2	0.046	0.048	0.001	0.114	0.129	0.001
AAR3	RHC	0.053	0.056	0.001	0.040	0.042	0.003
AAR3	RHE	0.017	0.018	0.001	0.060	0.064	0.002
AAR3	RHI	0.013	0.013	0.001	0.029	0.030	0.014
AAR3	SAR	0.063	0.068	0.001	0.156	0.185	0.001
AAR3	STR	0.010	0.010	0.001	0.012	0.012	0.089
AAR3	TAL	0.069	0.074	0.001	0.155	0.184	0.001
AAR3	TES	0.265	0.361	0.001	0.460	0.851	0.001
AAR3	THI	0.029	0.029	0.026	0.083	0.091	0.045
AAR3	THU	0.108	0.121	0.001	0.036	0.037	0.009
AAR3	VEN	0.111	0.125	0.001	0.200	0.249	0.001
AAR3	VER	0.051	0.054	0.001	0.033	0.034	0.003
AAR3	WER	0.034	0.035	0.001	0.022	0.023	0.037
AAR4	AIN	0.227	0.294	0.001	0.251	0.334	0.001
AAR4	ALL	0.116	0.131	0.001	0.071	0.076	0.001
AAR4	ARE	0.025	0.025	0.001	0.030	0.031	0.017
AAR4	BIR	0.256	0.343	0.001	0.234	0.305	0.001
AAR4	DOU	0.286	0.400	0.001	0.325	0.481	0.001
AAR4	FOR	0.115	0.130	0.001	0.117	0.133	0.001
AAR4	INL	0.161	0.191	0.001	0.064	0.068	0.001
AAR4	INN	0.132	0.152	0.001	0.065	0.070	0.001
AAR4	LIM	0.050	0.052	0.001	0.042	0.044	0.012
AAR4	LIN	0.072	0.078	0.001	0.044	0.046	0.001
AAR4	MEN	0.106	0.119	0.001	0.185	0.227	0.001
AAR4	NDS	0.061	0.064	0.001	0.070	0.076	0.001
AAR4	ORB1	0.047	0.049	0.001	0.028	0.028	0.009
AAR4	ORB2	0.039	0.041	0.001	0.028	0.029	0.008

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
AAR4	RHC	0.053	0.056	0.001	0.106	0.118	0.001
AAR4	RHE	0.028	0.029	0.001	0.043	0.045	0.009
AAR4	RHI	0.030	0.031	0.001	0.057	0.060	0.001
AAR4	SAR	0.079	0.086	0.001	0.053	0.056	0.003
AAR4	STR	0.026	0.027	0.001	0.053	0.056	0.001
AAR4	TAL	0.068	0.073	0.001	0.112	0.126	0.001
AAR4	TES	0.280	0.390	0.001	0.597	1.480	0.001
AAR4	THI	0.046	0.049	0.006	0.087	0.095	0.049
AAR4	THU	0.106	0.119	0.001	0.105	0.117	0.001
AAR4	VEN	0.101	0.113	0.001	0.137	0.159	0.001
AAR4	VER	0.061	0.065	0.001	0.035	0.036	0.006
AAR4	WER	0.039	0.040	0.001	0.049	0.052	0.004
AIN	ALL	0.228	0.295	0.001	0.281	0.391	0.001
AIN	ARE	0.196	0.244	0.001	0.191	0.236	0.001
AIN	BIR	0.134	0.155	0.001	0.044	0.046	0.001
AIN	DOU	0.166	0.199	0.001	0.080	0.086	0.001
AIN	FOR	0.315	0.460	0.001	0.301	0.430	0.001
AIN	INL	0.291	0.411	0.001	0.361	0.565	0.001
AIN	INN	0.272	0.373	0.001	0.284	0.397	0.001
AIN	LIM	0.205	0.258	0.001	0.261	0.354	0.001
AIN	LIN	0.192	0.237	0.001	0.199	0.249	0.001
AIN	MEN	0.281	0.391	0.001	0.283	0.394	0.001
AIN	NDS	0.249	0.331	0.001	0.272	0.374	0.001
AIN	ORB1	0.234	0.305	0.001	0.262	0.354	0.001
AIN	ORB2	0.248	0.330	0.001	0.257	0.345	0.001
AIN	RHC	0.224	0.288	0.001	0.111	0.124	0.001
AIN	RHE	0.196	0.244	0.001	0.196	0.244	0.001
AIN	RHI	0.216	0.276	0.001	0.192	0.238	0.001
AIN	SAR	0.221	0.284	0.001	0.322	0.476	0.001
AIN	STR	0.212	0.269	0.001	0.184	0.225	0.001
AIN	TAL	0.238	0.312	0.001	0.226	0.292	0.001
AIN	TES	0.265	0.360	0.001	0.525	1.106	0.001
AIN	THI	0.226	0.292	0.001	0.335	0.504	0.001
AIN	THU	0.249	0.331	0.001	0.149	0.176	0.001
AIN	VEN	0.244	0.323	0.001	0.318	0.466	0.001
AIN	VER	0.212	0.270	0.001	0.211	0.267	0.001
AIN	WER	0.193	0.239	0.001	0.207	0.261	0.001
ALL	ARE	0.102	0.114	0.001	0.064	0.069	0.002
ALL	BIR	0.246	0.327	0.001	0.251	0.335	0.001
ALL	DOU	0.271	0.372	0.001	0.302	0.433	0.001
ALL	FOR	0.195	0.242	0.001	0.127	0.145	0.001
ALL	INL	0.189	0.233	0.001	0.138	0.160	0.001
ALL	INN	0.167	0.200	0.001	0.196	0.244	0.001
ALL	LIM	0.125	0.142	0.001	0.171	0.206	0.001
ALL	LIN	0.130	0.149	0.001	0.118	0.134	0.001
ALL	MEN	0.172	0.208	0.001	0.086	0.094	0.001
ALL	NDS	0.113	0.127	0.001	0.085	0.092	0.001
ALL	ORB1	0.107	0.120	0.001	0.159	0.188	0.001
ALL	ORB2	0.127	0.146	0.001	0.085	0.093	0.001
ALL	RHC	0.105	0.118	0.001	0.143	0.167	0.001
ALL	RHE	0.112	0.126	0.001	0.149	0.175	0.001

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
ALL	RHI	0.123	0.140	0.001	0.196	0.244	0.001
ALL	SAR	0.142	0.166	0.001	0.120	0.137	0.001
ALL	STR	0.110	0.123	0.001	0.165	0.197	0.001
ALL	TAL	0.116	0.131	0.001	0.017	0.018	0.072
ALL	TES	0.272	0.374	0.001	0.575	1.351	0.001
ALL	THI	0.118	0.134	0.001	0.043	0.045	0.153
ALL	THU	0.166	0.199	0.001	0.135	0.156	0.001
ALL	VEN	0.129	0.148	0.001	0.010	0.010	0.158
ALL	VER	0.089	0.098	0.001	0.060	0.064	0.002
ALL	WER	0.097	0.107	0.001	0.125	0.142	0.001
ARE	BIR	0.221	0.284	0.001	0.164	0.196	0.001
ARE	DOU	0.252	0.337	0.001	0.214	0.273	0.001
ARE	FOR	0.124	0.141	0.001	0.106	0.119	0.001
ARE	INL	0.131	0.151	0.001	0.044	0.046	0.005
ARE	INN	0.113	0.127	0.001	0.048	0.050	0.001
ARE	LIM	0.040	0.041	0.001	0.076	0.083	0.003
ARE	LIN	0.050	0.052	0.001	0.009	0.009	0.122
ARE	MEN	0.090	0.099	0.001	0.148	0.174	0.001
ARE	NDS	0.065	0.069	0.001	0.039	0.041	0.005
ARE	ORB1	0.055	0.059	0.001	0.060	0.064	0.002
ARE	ORB2	0.059	0.062	0.001	0.050	0.053	0.002
ARE	RHC	0.057	0.060	0.001	0.081	0.088	0.002
ARE	RHE	0.027	0.028	0.001	0.044	0.046	0.009
ARE	RHI	0.031	0.032	0.001	0.057	0.060	0.001
ARE	SAR	0.064	0.069	0.001	0.091	0.100	0.001
ARE	STR	0.021	0.022	0.001	0.030	0.031	0.015
ARE	TAL	0.056	0.060	0.001	0.078	0.085	0.001
ARE	TES	0.233	0.304	0.001	0.499	0.997	0.001
ARE	THI	0.029	0.030	0.028	0.022	0.023	0.250
ARE	THU	0.104	0.116	0.001	0.077	0.084	0.001
ARE	VEN	0.090	0.098	0.001	0.101	0.112	0.001
ARE	VER	0.046	0.048	0.001	0.000	0.000	0.376
ARE	WER	0.034	0.035	0.001	0.011	0.011	0.117
BIR	DOU	0.061	0.065	0.001	0.000	0.000	0.353
BIR	FOR	0.318	0.467	0.001	0.235	0.308	0.001
BIR	INL	0.306	0.441	0.001	0.305	0.438	0.001
BIR	INN	0.285	0.399	0.001	0.235	0.308	0.001
BIR	LIM	0.243	0.321	0.001	0.235	0.307	0.001
BIR	LIN	0.227	0.293	0.001	0.179	0.218	0.001
BIR	MEN	0.299	0.426	0.001	0.249	0.331	0.001
BIR	NDS	0.268	0.366	0.001	0.250	0.333	0.001
BIR	ORB1	0.264	0.359	0.001	0.253	0.339	0.001
BIR	ORB2	0.267	0.364	0.001	0.232	0.302	0.001
BIR	RHC	0.257	0.347	0.001	0.103	0.115	0.001
BIR	RHE	0.236	0.309	0.001	0.194	0.241	0.001
BIR	RHI	0.244	0.323	0.001	0.193	0.239	0.001
BIR	SAR	0.253	0.338	0.001	0.313	0.456	0.001
BIR	STR	0.240	0.316	0.001	0.162	0.193	0.001
BIR	TAL	0.261	0.353	0.001	0.192	0.238	0.001
BIR	TES	0.290	0.408	0.001	0.397	0.657	0.001
BIR	THI	0.256	0.344	0.001	0.203	0.255	0.002

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
BIR	THU	0.267	0.364	0.001	0.112	0.126	0.001
BIR	VEN	0.273	0.376	0.001	0.268	0.366	0.001
BIR	VER	0.238	0.313	0.001	0.191	0.236	0.001
BIR	WER	0.228	0.295	0.001	0.173	0.210	0.001
DOU	FOR	0.370	0.588	0.001	0.308	0.445	0.001
DOU	INL	0.341	0.518	0.001	0.412	0.700	0.001
DOU	INN	0.313	0.457	0.001	0.342	0.520	0.001
DOU	LIM	0.274	0.378	0.001	0.345	0.527	0.001
DOU	LIN	0.248	0.330	0.001	0.252	0.337	0.001
DOU	MEN	0.339	0.512	0.001	0.276	0.381	0.001
DOU	NDS	0.301	0.431	0.001	0.305	0.439	0.001
DOU	ORB1	0.290	0.409	0.001	0.336	0.505	0.001
DOU	ORB2	0.296	0.421	0.001	0.304	0.436	0.001
DOU	RHC	0.289	0.406	0.001	0.129	0.148	0.001
DOU	RHE	0.263	0.357	0.001	0.277	0.384	0.001
DOU	RHI	0.270	0.370	0.001	0.274	0.378	0.001
DOU	SAR	0.283	0.395	0.001	0.407	0.686	0.001
DOU	STR	0.271	0.371	0.001	0.236	0.308	0.001
DOU	TAL	0.295	0.418	0.001	0.210	0.265	0.001
DOU	TES	0.323	0.477	0.001	0.473	0.897	0.001
DOU	THI	0.297	0.423	0.001	0.298	0.424	0.001
DOU	THU	0.303	0.434	0.001	0.158	0.187	0.001
DOU	VEN	0.309	0.447	0.001	0.305	0.440	0.001
DOU	VER	0.266	0.363	0.001	0.237	0.311	0.001
DOU	WER	0.254	0.341	0.001	0.236	0.309	0.001
FOR	INL	0.271	0.371	0.001	0.217	0.278	0.001
FOR	INN	0.210	0.265	0.001	0.155	0.183	0.001
FOR	LIM	0.138	0.160	0.001	0.179	0.218	0.001
FOR	LIN	0.175	0.213	0.001	0.145	0.170	0.001
FOR	MEN	0.189	0.234	0.001	0.245	0.325	0.001
FOR	NDS	0.085	0.093	0.001	0.071	0.076	0.002
FOR	ORB1	0.118	0.134	0.001	0.144	0.169	0.001
FOR	ORB2	0.114	0.129	0.001	0.117	0.133	0.001
FOR	RHC	0.110	0.124	0.001	0.177	0.215	0.001
FOR	RHE	0.128	0.146	0.001	0.171	0.206	0.001
FOR	RHI	0.116	0.132	0.001	0.171	0.207	0.001
FOR	SAR	0.177	0.214	0.001	0.224	0.289	0.001
FOR	STR	0.102	0.114	0.001	0.142	0.165	0.001
FOR	TAL	0.160	0.190	0.001	0.138	0.160	0.001
FOR	TES	0.356	0.552	0.001	0.583	1.396	0.001
FOR	THI	0.120	0.137	0.001	0.000	0.000	0.416
FOR	THU	0.188	0.231	0.001	0.114	0.128	0.001
FOR	VEN	0.193	0.240	0.001	0.160	0.190	0.001
FOR	VER	0.154	0.182	0.001	0.142	0.166	0.001
FOR	WER	0.127	0.145	0.001	0.085	0.093	0.001
INL	INN	0.091	0.100	0.001	0.072	0.078	0.001
INL	LIM	0.140	0.163	0.001	0.103	0.114	0.001
INL	LIN	0.120	0.137	0.001	0.108	0.122	0.001
INL	MEN	0.233	0.303	0.001	0.233	0.303	0.001
INL	NDS	0.194	0.241	0.001	0.093	0.102	0.001
INL	ORB1	0.170	0.205	0.001	0.057	0.060	0.001

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
INL	ORB2	0.199	0.249	0.001	0.070	0.075	0.001
INL	RHC	0.193	0.238	0.001	0.200	0.250	0.001
INL	RHE	0.133	0.153	0.001	0.118	0.134	0.001
INL	RHI	0.137	0.159	0.001	0.120	0.136	0.001
INL	SAR	0.158	0.187	0.001	0.095	0.105	0.001
INL	STR	0.129	0.148	0.001	0.110	0.123	0.001
INL	TAL	0.188	0.232	0.001	0.185	0.227	0.001
INL	TES	0.348	0.535	0.001	0.637	1.756	0.001
INL	THI	0.205	0.258	0.001	0.141	0.164	0.016
INL	THU	0.176	0.213	0.001	0.232	0.301	0.001
INL	VEN	0.231	0.300	0.001	0.182	0.222	0.001
INL	VER	0.146	0.171	0.001	0.046	0.048	0.003
INL	WER	0.154	0.181	0.001	0.083	0.090	0.001
INN	LIM	0.107	0.120	0.001	0.033	0.034	0.024
INN	LIN	0.118	0.134	0.001	0.064	0.068	0.001
INN	MEN	0.183	0.224	0.001	0.282	0.392	0.001
INN	NDS	0.143	0.167	0.001	0.101	0.112	0.001
INN	ORB1	0.130	0.149	0.001	0.028	0.029	0.007
INN	ORB2	0.141	0.164	0.001	0.069	0.074	0.001
INN	RHC	0.143	0.167	0.001	0.151	0.178	0.001
INN	RHE	0.095	0.105	0.001	0.042	0.044	0.005
INN	RHI	0.102	0.113	0.001	0.022	0.022	0.024
INN	SAR	0.142	0.166	0.001	0.136	0.157	0.001
INN	STR	0.095	0.105	0.001	0.014	0.014	0.075
INN	TAL	0.149	0.175	0.001	0.215	0.274	0.001
INN	TES	0.326	0.484	0.001	0.594	1.464	0.001
INN	THI	0.140	0.163	0.001	0.152	0.179	0.008
INN	THU	0.151	0.177	0.001	0.157	0.186	0.001
INN	VEN	0.183	0.224	0.001	0.251	0.335	0.001
INN	VER	0.115	0.130	0.001	0.074	0.079	0.001
INN	WER	0.114	0.128	0.001	0.020	0.021	0.036
LIM	LIN	0.052	0.055	0.001	0.097	0.108	0.001
LIM	MEN	0.147	0.172	0.001	0.228	0.295	0.001
LIM	NDS	0.096	0.107	0.001	0.140	0.163	0.001
LIM	ORB1	0.057	0.061	0.001	0.011	0.011	0.136
LIM	ORB2	0.083	0.091	0.001	0.044	0.046	0.015
LIM	RHC	0.078	0.085	0.001	0.105	0.117	0.001
LIM	RHE	0.012	0.012	0.012	0.037	0.039	0.019
LIM	RHI	0.019	0.019	0.002	0.018	0.018	0.080
LIM	SAR	0.057	0.060	0.001	0.104	0.116	0.002
LIM	STR	0.011	0.011	0.006	0.030	0.031	0.035
LIM	TAL	0.100	0.111	0.001	0.176	0.214	0.001
LIM	TES	0.270	0.371	0.001	0.597	1.482	0.001
LIM	THI	0.073	0.078	0.004	0.180	0.220	0.010
LIM	THU	0.115	0.130	0.001	0.135	0.157	0.001
LIM	VEN	0.134	0.154	0.001	0.222	0.285	0.001
LIM	VER	0.073	0.078	0.001	0.083	0.091	0.001
LIM	WER	0.061	0.065	0.001	0.074	0.080	0.001
LIN	MEN	0.151	0.178	0.001	0.240	0.316	0.001
LIN	NDS	0.110	0.124	0.001	0.055	0.059	0.001
LIN	ORB1	0.074	0.079	0.001	0.081	0.088	0.001

Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
LIN	ORB2	0.100	0.111	0.001	0.104	0.116	0.001
LIN	RHC	0.095	0.105	0.001	0.098	0.108	0.001
LIN	RHE	0.038	0.039	0.001	0.017	0.017	0.053
LIN	RHI	0.060	0.064	0.001	0.041	0.043	0.001
LIN	SAR	0.074	0.080	0.001	0.082	0.089	0.001
LIN	STR	0.054	0.057	0.001	0.027	0.028	0.013
LIN	TAL	0.106	0.118	0.001	0.146	0.170	0.001
LIN	TES	0.253	0.339	0.001	0.501	1.005	0.001
LIN	THI	0.078	0.085	0.001	0.118	0.134	0.019
LIN	THU	0.129	0.148	0.001	0.087	0.095	0.001
LIN	VEN	0.137	0.159	0.001	0.184	0.225	0.001
LIN	VER	0.075	0.081	0.001	0.023	0.024	0.020
LIN	WER	0.067	0.072	0.001	0.008	0.008	0.144
MEN	NDS	0.106	0.118	0.001	0.235	0.308	0.001
MEN	ORB1	0.108	0.121	0.001	0.248	0.330	0.001
MEN	ORB2	0.111	0.125	0.001	0.126	0.144	0.001
MEN	RHC	0.114	0.129	0.001	0.156	0.184	0.001
MEN	RHE	0.124	0.142	0.001	0.233	0.304	0.001
MEN	RHI	0.132	0.152	0.001	0.272	0.374	0.001
MEN	SAR	0.159	0.190	0.001	0.257	0.347	0.001
MEN	STR	0.118	0.134	0.001	0.232	0.301	0.001
MEN	TAL	0.079	0.085	0.001	0.018	0.018	0.075
MEN	TES	0.321	0.473	0.001	0.629	1.698	0.001
MEN	THI	0.115	0.130	0.001	0.136	0.157	0.030
MEN	THU	0.195	0.242	0.001	0.204	0.256	0.001
MEN	VEN	0.117	0.132	0.001	0.057	0.061	0.005
MEN	VER	0.094	0.103	0.001	0.147	0.172	0.001
MEN	WER	0.107	0.119	0.001	0.234	0.306	0.001
NDS	ORB1	0.069	0.074	0.001	0.119	0.135	0.001
NDS	ORB2	0.057	0.061	0.001	0.119	0.135	0.001
NDS	RHC	0.053	0.056	0.001	0.190	0.234	0.001
NDS	RHE	0.072	0.078	0.001	0.102	0.114	0.001
NDS	RHI	0.073	0.078	0.001	0.137	0.159	0.001
NDS	SAR	0.118	0.134	0.001	0.086	0.094	0.001
NDS	STR	0.068	0.073	0.001	0.115	0.130	0.001
NDS	TAL	0.075	0.081	0.001	0.138	0.161	0.001
NDS	TES	0.285	0.399	0.001	0.510	1.039	0.001
NDS	THI	0.063	0.068	0.001	0.020	0.020	0.246
NDS	THU	0.116	0.131	0.001	0.150	0.177	0.001
NDS	VEN	0.094	0.104	0.001	0.130	0.150	0.001
NDS	VER	0.079	0.086	0.001	0.070	0.075	0.001
NDS	WER	0.061	0.065	0.001	0.041	0.043	0.004
ORB1	ORB2	0.036	0.037	0.001	0.051	0.053	0.001
ORB1	RHC	0.054	0.057	0.001	0.113	0.127	0.001
ORB1	RHE	0.049	0.052	0.001	0.068	0.073	0.001
ORB1	RHI	0.054	0.057	0.001	0.031	0.033	0.004
ORB1	SAR	0.092	0.101	0.001	0.103	0.115	0.001
ORB1	STR	0.048	0.050	0.001	0.036	0.037	0.006
ORB1	TAL	0.078	0.084	0.001	0.190	0.235	0.001
ORB1	TES	0.285	0.400	0.001	0.592	1.453	0.001
ORB1	THI	0.014	0.014	0.154	0.081	0.088	0.063

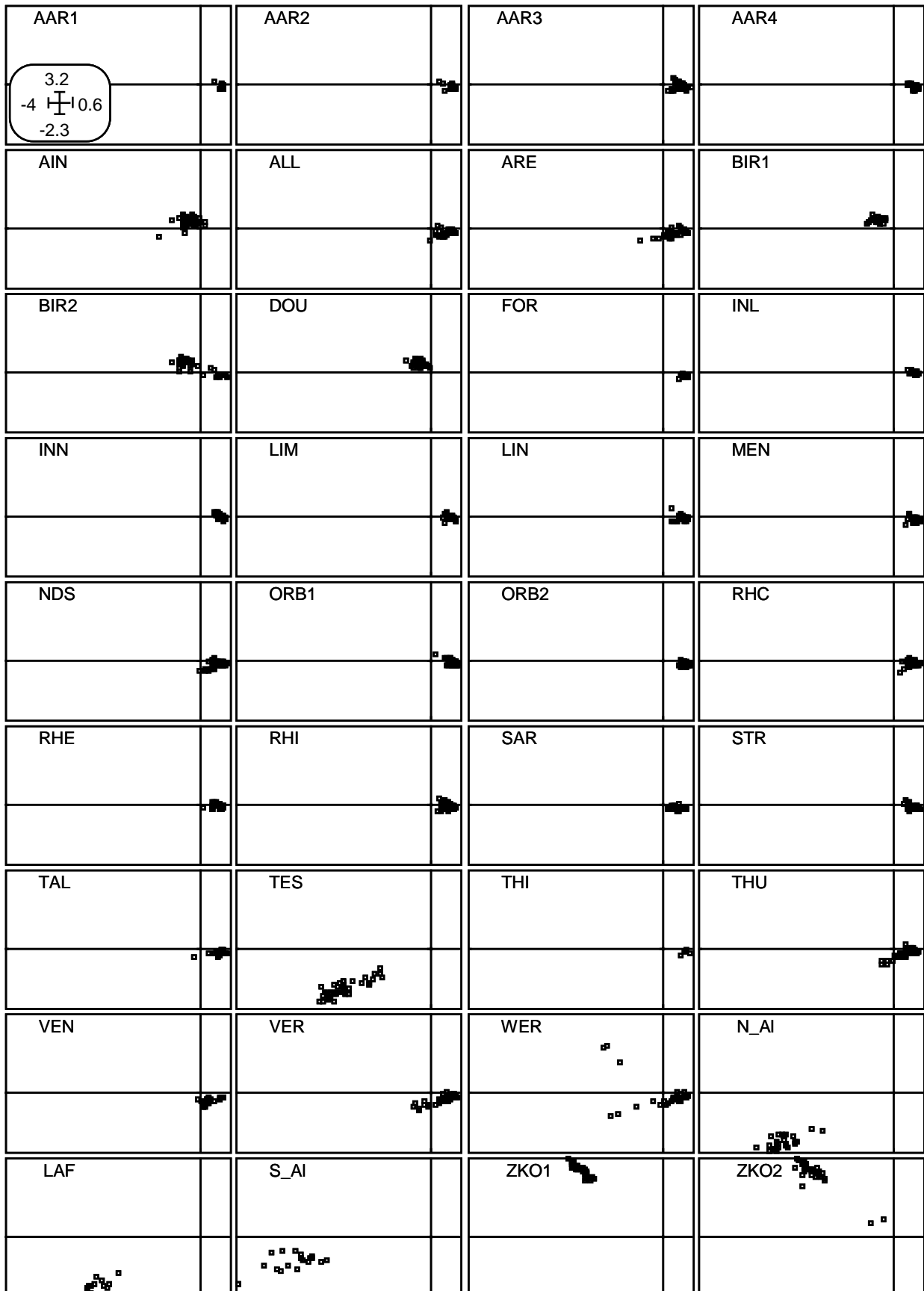
Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
ORB1	THU	0.138	0.160	0.001	0.117	0.132	0.001
ORB1	VEN	0.105	0.118	0.001	0.212	0.270	0.001
ORB1	VER	0.060	0.063	0.001	0.061	0.065	0.001
ORB1	WER	0.055	0.058	0.001	0.057	0.060	0.001
ORB2	RHC	0.062	0.066	0.001	0.118	0.133	0.001
ORB2	RHE	0.061	0.065	0.001	0.075	0.081	0.001
ORB2	RHI	0.057	0.061	0.001	0.086	0.094	0.001
ORB2	SAR	0.107	0.119	0.001	0.125	0.142	0.001
ORB2	STR	0.051	0.054	0.001	0.064	0.068	0.001
ORB2	TAL	0.062	0.066	0.001	0.088	0.097	0.001
ORB2	TES	0.299	0.428	0.001	0.620	1.630	0.001
ORB2	THI	0.013	0.014	0.190	0.044	0.046	0.145
ORB2	THU	0.125	0.142	0.001	0.130	0.149	0.001
ORB2	VEN	0.101	0.112	0.001	0.120	0.137	0.001
ORB2	VER	0.070	0.075	0.001	0.062	0.066	0.001
ORB2	WER	0.047	0.049	0.001	0.074	0.080	0.001
RHC	RHE	0.058	0.061	0.001	0.106	0.119	0.001
RHC	RHI	0.059	0.063	0.001	0.087	0.095	0.001
RHC	SAR	0.105	0.118	0.001	0.194	0.241	0.001
RHC	STR	0.055	0.058	0.001	0.067	0.071	0.001
RHC	TAL	0.062	0.066	0.001	0.100	0.111	0.001
RHC	TES	0.289	0.407	0.001	0.467	0.878	0.001
RHC	THI	0.075	0.081	0.001	0.083	0.091	0.062
RHC	THU	0.122	0.139	0.001	0.012	0.012	0.105
RHC	VEN	0.105	0.117	0.001	0.163	0.195	0.001
RHC	VER	0.072	0.077	0.001	0.073	0.078	0.001
RHC	WER	0.055	0.058	0.001	0.109	0.122	0.001
RHE	RHI	0.003	0.003	0.143	0.014	0.015	0.074
RHE	SAR	0.063	0.067	0.001	0.070	0.076	0.004
RHE	STR	0.001	0.001	0.320	0.014	0.014	0.106
RHE	TAL	0.083	0.091	0.001	0.163	0.194	0.001
RHE	TES	0.259	0.350	0.001	0.542	1.181	0.001
RHE	THI	0.057	0.061	0.003	0.171	0.206	0.006
RHE	THU	0.102	0.113	0.001	0.118	0.134	0.001
RHE	VEN	0.110	0.123	0.001	0.215	0.274	0.001
RHE	VER	0.059	0.062	0.001	0.060	0.063	0.002
RHE	WER	0.046	0.049	0.001	0.032	0.033	0.013
RHI	SAR	0.072	0.078	0.001	0.126	0.144	0.001
RHI	STR	0.000	0.000	0.441	0.000	0.000	0.395
RHI	TAL	0.091	0.100	0.001	0.208	0.263	0.001
RHI	TES	0.269	0.369	0.001	0.553	1.235	0.001
RHI	THI	0.064	0.068	0.001	0.168	0.202	0.006
RHI	THU	0.113	0.128	0.001	0.093	0.103	0.001
RHI	VEN	0.130	0.150	0.001	0.260	0.351	0.001
RHI	VER	0.074	0.080	0.001	0.071	0.076	0.001
RHI	WER	0.055	0.058	0.001	0.037	0.039	0.006
SAR	STR	0.063	0.067	0.001	0.135	0.156	0.001
SAR	TAL	0.112	0.126	0.001	0.185	0.227	0.001
SAR	TES	0.266	0.362	0.001	0.576	1.357	0.001
SAR	THI	0.102	0.113	0.001	0.184	0.226	0.006
SAR	THU	0.137	0.159	0.001	0.215	0.273	0.001

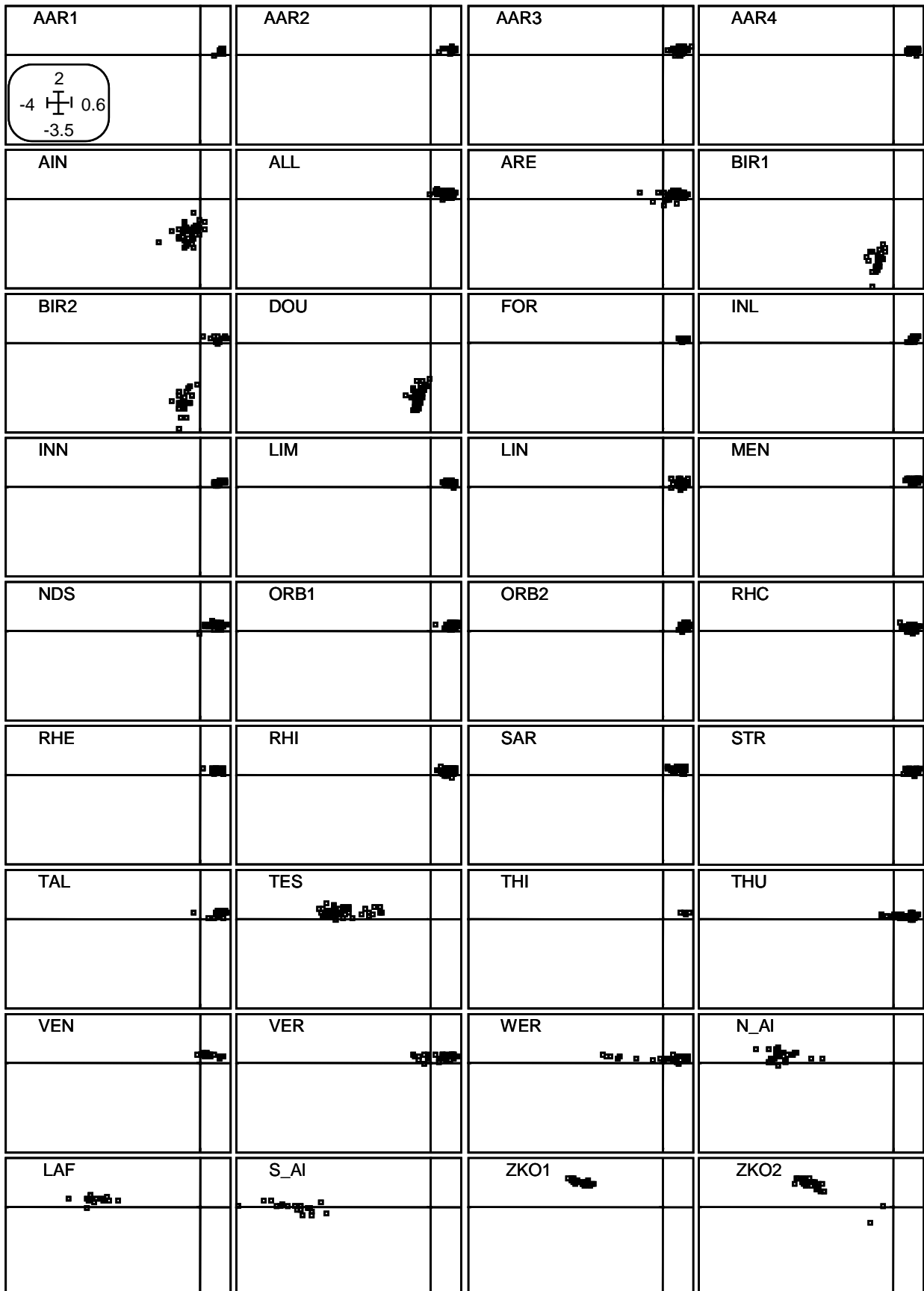
Annexe 3 (suite) :

Pop1	Pop2	Fst	LinFst	P-value	Rst	LinRst	P-value
SAR	VEN	0.145	0.170	0.001	0.190	0.234	0.001
SAR	VER	0.093	0.102	0.001	0.078	0.085	0.001
SAR	WER	0.079	0.086	0.001	0.105	0.118	0.001
STR	TAL	0.078	0.085	0.001	0.161	0.192	0.001
STR	TES	0.265	0.360	0.001	0.529	1.121	0.001
STR	THI	0.045	0.047	0.002	0.108	0.121	0.022
STR	THU	0.104	0.116	0.001	0.070	0.075	0.001
STR	VEN	0.117	0.132	0.001	0.214	0.272	0.001
STR	VER	0.058	0.062	0.001	0.047	0.049	0.001
STR	WER	0.047	0.049	0.001	0.013	0.013	0.094
TAL	TES	0.286	0.401	0.001	0.551	1.225	0.001
TAL	THI	0.045	0.047	0.009	0.013	0.014	0.285
TAL	THU	0.127	0.146	0.001	0.109	0.123	0.001
TAL	VEN	0.098	0.109	0.001	0.006	0.006	0.225
TAL	VER	0.061	0.065	0.001	0.081	0.088	0.001
TAL	WER	0.060	0.064	0.001	0.142	0.166	0.001
TES	THI	0.290	0.409	0.001	0.555	1.248	0.001
TES	THU	0.296	0.421	0.001	0.479	0.920	0.001
TES	VEN	0.258	0.347	0.001	0.577	1.362	0.001
TES	VER	0.251	0.335	0.001	0.489	0.956	0.001
TES	WER	0.226	0.292	0.001	0.482	0.932	0.001
THI	THU	0.119	0.135	0.001	0.083	0.091	0.056
THI	VEN	0.121	0.138	0.001	0.045	0.048	0.160
THI	VER	0.042	0.043	0.008	0.040	0.041	0.152
THI	WER	0.018	0.018	0.089	0.029	0.030	0.196
THU	VEN	0.158	0.187	0.001	0.169	0.203	0.001
THU	VER	0.110	0.123	0.001	0.081	0.088	0.001
THU	WER	0.092	0.102	0.001	0.083	0.091	0.001
VEN	VER	0.072	0.077	0.001	0.092	0.102	0.001
VEN	WER	0.077	0.083	0.001	0.169	0.204	0.001
VER	WER	0.041	0.043	0.001	0.034	0.036	0.006

Annexe 4A : AFC des profils génétiques des individus sur la base de 10 loci microsatellites, avec représentation séparée des populations (codes en **Table 1**), pour les axes F1 x F2.



Annexe 4B : AFC des profils génétiques des individus sur la base de 10 loci microsatellites, avec représentation séparée des populations (codes en **Table 1**), pour les axes F1 x F3.



Annexe 4C : AFC des profils génétiques des individus sur la base de 10 loci microsatellites, avec représentation séparée des populations (codes en *Table 1*), pour les axes F3 x F4.

