



HAL
open science

Ecologie évolutive de la colonisation des îles Kerguelen par les salmonidés

Jacques Labonne, Jean-Christophe Aymes, Edward Beall, Joëlle Chat,
Eduardo Vicente Dopico-Rodriguez, Eva Garcia Vasquez, Philippe Gaudin,
Francois Gueraud, Andrew Henry, José-Luis Horreo-Escandon, et al.

► **To cite this version:**

Jacques Labonne, Jean-Christophe Aymes, Edward Beall, Joëlle Chat, Eduardo Vicente Dopico-Rodriguez, et al.. Ecologie évolutive de la colonisation des îles Kerguelen par les salmonidés. [Contrat] auto-saisine. 2013, 77 p. + annexes. hal-01210200

HAL Id: hal-01210200

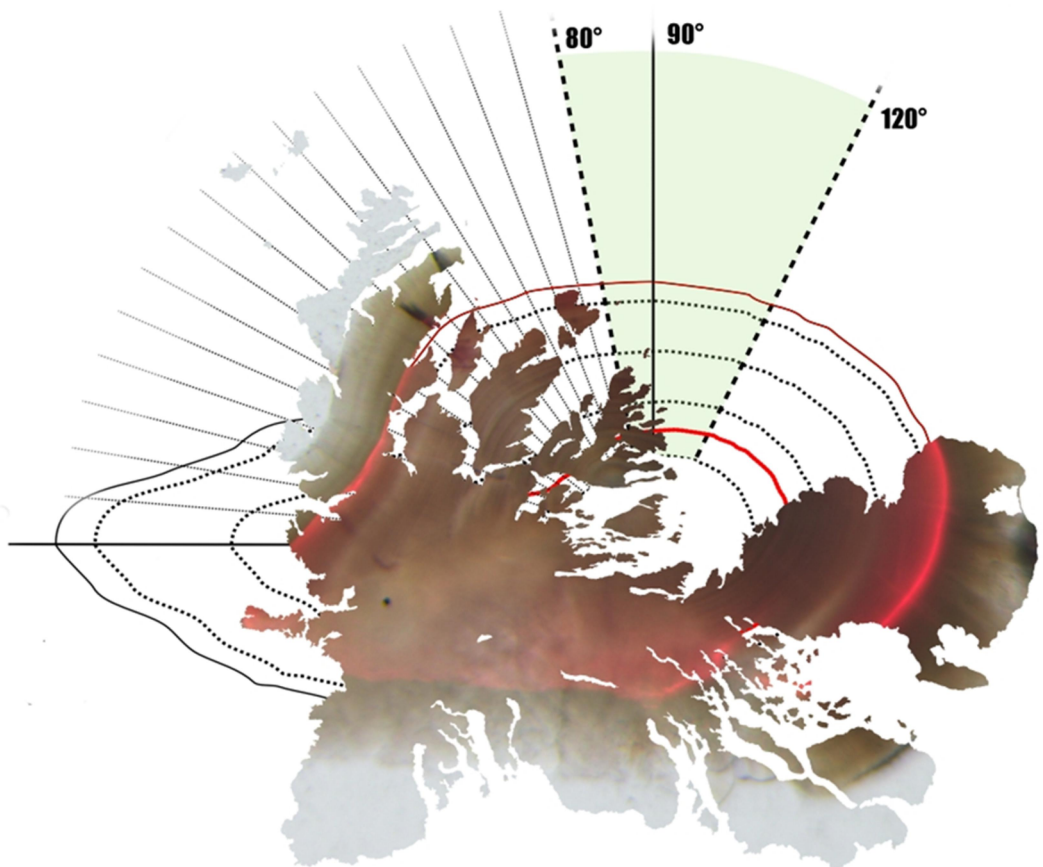
<https://hal.science/hal-01210200v1>

Submitted on 6 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ecologie évolutive
de la
colonisation des Îles Kerguelen
par les
salmonidés



Programme SALMEVOL - 1041
Rapport scientifique
(2009-2012)



UMR 1224 ECOBIOP

Sommaire

PREAMBULE.....	8
1) LES INTRODUCTIONS DE SALMONIDES A KERGUELEN: QUAND ET COMMENT ?	11
2) QUELQUES ELEMENTS METHODOLOGIQUES.....	15
2.1) BIOLOGIE DES SALMONIDES A KERGUELEN	15
2.1.1) CYCLES BIOLOGIQUES DES ESPECES INTRODUITES	15
2.1.2) LES PHENOTYPES ALTERNATIFS: RESIDENTS ET MIGRATEURS CHEZ LA TRUITE	18
2.2) COMMENT SUIT-ON LES POPULATIONS EN MILIEU NATUREL ?	21
2.2.1) LES METHODES D'ECHANTILLONNAGE DES POISSONS	21
2.2.2) LE MARQUAGE INDIVIDUEL: LES TECHNIQUES PASSES ET ACTUELLES, LEURS OBJECTIFS	22
2.2.3) LES SOURCES D'INFORMATIONS ADDITIONNELLES.....	24
2.2.4) UNE COLLECTION DE DONNEES ET D'ECHANTILLONS SUR LE LONG TERME	24
2.3) QUE FAIT-ON AVEC DES ECAILLES A KERGUELEN ?	25
2.3.1) ESTIMATION DE L'AGE ET DE LA CROISSANCE	26
2.3.2) LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE: AGE, CROISSANCE ET REPRODUCTION DES PHENOTYPES ALTERNATIFS	27
2.3.3) LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET L'IMMUNO-ECOTOXICOLOGIE	29
2.3.4) LES ECAILLES ET L'ADN ANCIEN	30
2.3.5) L'ECAILLE, UN ENREGISTREUR D'ISOTOPES STABLES.	32
2.4) QUE FAIT-ON AVEC UN OTOLITHE A KERGUELEN ?.....	33
2.4.1) ESTIMATION DE L'AGE ET DE LA CROISSANCE A PARTIR DES OTOLITHES	36
2.4.2) L'HISTOIRE DE VIE CHIMIQUE ET ISOTOPIQUE	39
3) QUELQUES GRANDES QUESTIONS SCIENTIFIQUES	44
3.1) QUELLES SONT LES GRANDES CARACTERISTIQUES DE LA DYNAMIQUE DE COLONISATION ? L'EXEMPLE DE LA TRUITE COMMUNE.....	44
3.2) LES SALMONIDES ONT-ILS EVOLUE DEPUIS LEUR INTRODUCTION ? CAS DE L'AGE DE PREMIERE MIGRATION EN MER CHEZ LA TRUITE.....	46
3.3) QUELS ROLES POUR LA DIVERSITE GENETIQUE ET L'ADAPTATION DANS L'INVASION ?	50
3.3.1) UNE ETUDE DE CAS.....	50
3.3.2) EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE PHENOTYPE	51
3.3.3) DES GENES SOUS SELECTION DANS TOUT LE GENOME ?	53
3.3.4) LA TRANSPLANTATION RECIPROQUE: LA PREUVE PAR A+B ?	55
3.4) LES DIFFERENTES ESPECES INTERAGISSENT-ELLES A KERGUELEN ?	57
3.4.1) LES EXEMPLES DE COEXISTENCE/SYMPATRIE. INTRODUCTIONS SIMULTANEEES, CONTACTS SECONDAIRES.....	58
3.4.2) LES <i>SALVELINUS</i> ENTRE EUX ?	59
3.4.3) LES <i>SALMO</i> ENTRE EUX ?	59
3.4.4) LES <i>SALVELINUS</i> ET LES <i>SALMO</i> ?	61
3.4.5) COMPETITION, HYBRIDATION : QUELLES ISSUES ?	64
3.4.6) QUELLES RENCONTRES A VENIR ?	64

3.5) LES SALMONIDES ONT-ILS MODIFIE LEUR ENVIRONNEMENT ?.....	66
<u>4) LES PERSPECTIVES DE SALMEVOL.....</u>	<u>70</u>
<u>REMERCIEMENTS.....</u>	<u>76</u>
<u>À PROPOS DES AUTEURS</u>	<u>76</u>
<u>ANNEXES</u>	<u>78</u>

Ce rapport doit être référencé comme suit :

Labonne J., Aymes J.C., Beall E., Chat J., Dopico-Rodriguez E.D., Garcia Vazquez E., Gaudin P., Guéraud F., Hendry A.P., Horreo-Escandon J.L., Huteau D., Jarry M., Kaeuffer R., Lecomte F., Manicki A., Rives J., Roussel J.M., Tremblay J., Vignon M., Zhou M. 2013. Ecologie évolutive de la colonisation des Iles Kerguelen par les salmonidés. Rapport de fin de programme IPEV SALMEVOL-1041, 77p. +annexes.

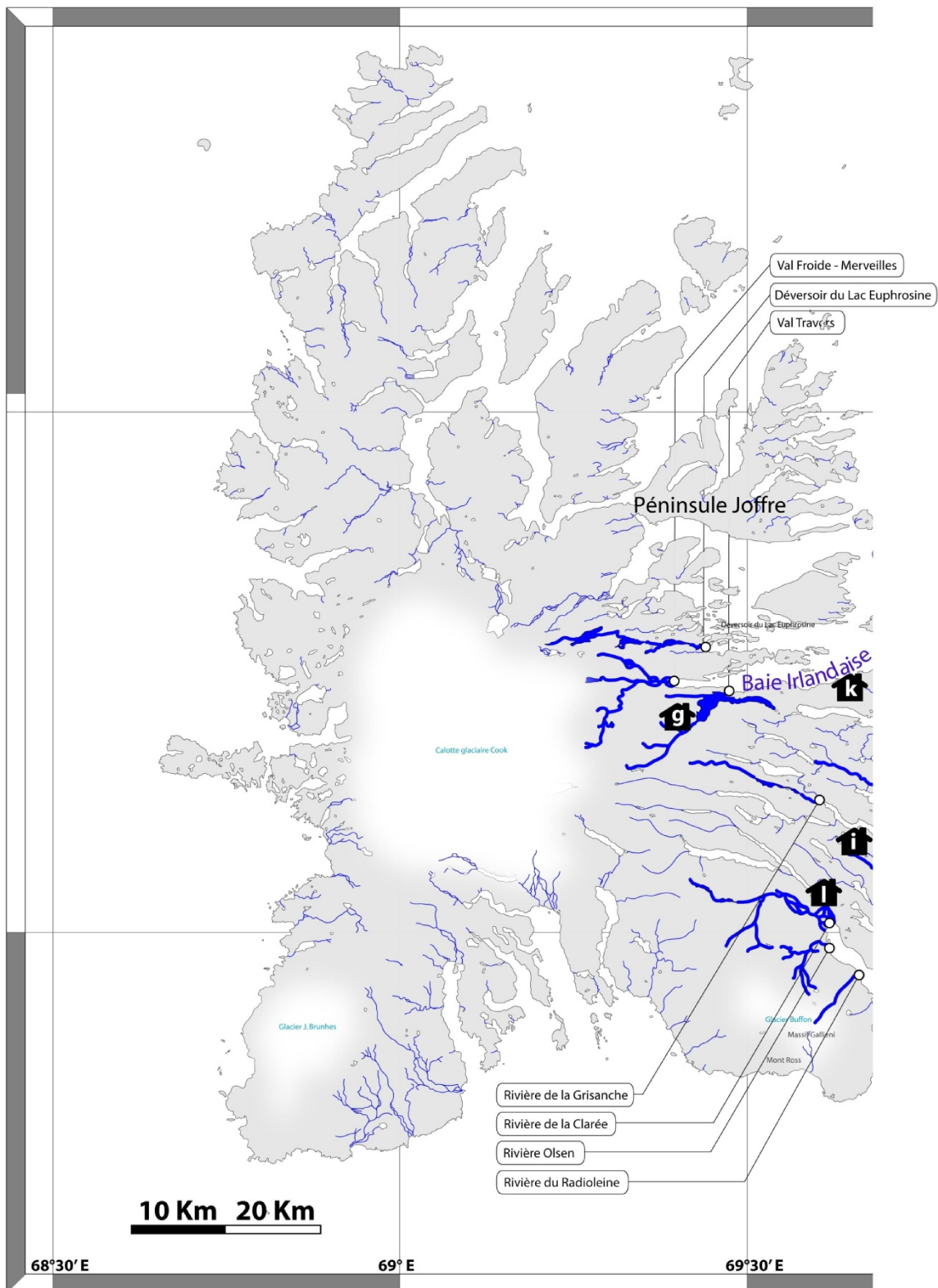
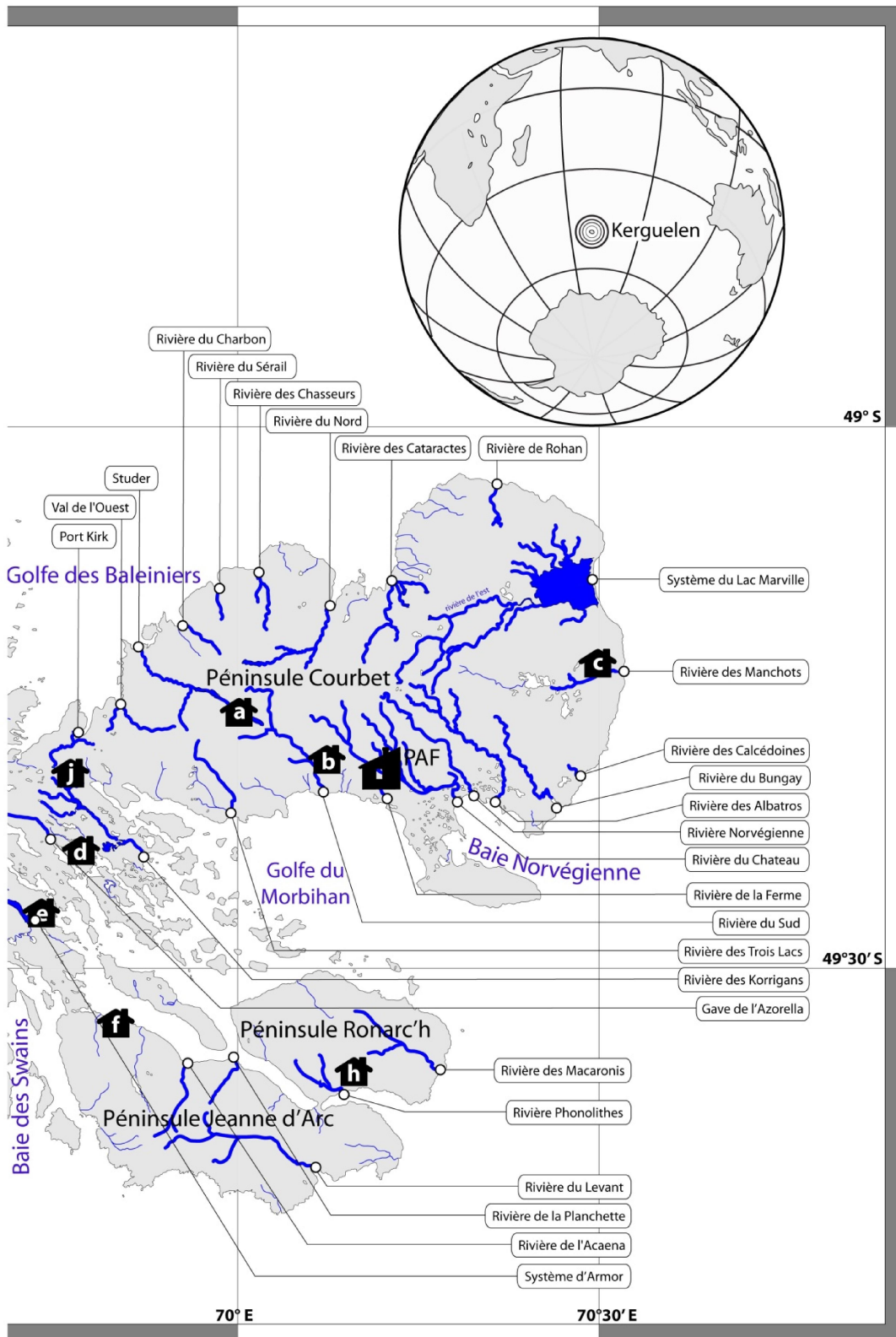


Figure 1: Carte de l'archipel des Îles Kerguelen précisant les principaux cours d'eau concernés par l'invasion des salmonidés. Les cabanes indiquent les principaux lieux de mission au cours du programme SALMEVOL de 2009 à 2012.



Préambule

Les Terres Australes et Antarctiques ont longtemps représenté la périphérie du monde humain, explorées par de rares expéditions à partir de la fin du 18^{ème} siècle, puis colonisées parcimonieusement au cours du 20^{ème} siècle. Cette colonisation correspondait autant au besoin des pays influents d'affirmer leurs possessions territoriales qu'à l'exploitation de ressources massives bien que difficilement accessibles. Le paysage et la biodiversité ont longtemps paru exceptionnels aux explorateurs qui avaient la chance de visiter ces terres lointaines. Loin des continents, le paysage des îles subantarctiques a pourtant été très rapidement modifié par la présence ou le passage même rare de l'homme. Au milieu du 20^{ème} siècle, l'installation de populations durables sur la bande subantarctique, pour des objectifs scientifiques ou militaires, a accentué cette pression. Différentes espèces domestiques et sauvages y ont été introduites volontairement pour les besoins des populations humaines sur place, et bien d'autres espèces ont été introduites par maladresse avec les transports logistiques et les voyageurs¹.

Géologie

Les îles Kerguelen représentent la partie émergée du plateau de Kerguelen. Ce plateau ancien (45 millions d'années) est formé de la superposition de coulées basaltiques issues d'un volcanisme effusif qui donnent un relief en forme d'escaliers ou de pyramides de roches basaltiques et cristallines. Sur cette base, d'autres formes volcaniques plus locales sont à l'origine de massifs aux reliefs plus marqués au sud-ouest de l'archipel, principalement le mont Ross (volcan de type strombolien) et le massif de la péninsule Rallier du Baty (vulcano-plutonique).

Des laves de type trachytes et phonolites sont présentes par places un peu partout. Les glaciations et l'érosion fluvio-glaciaire ont remanié ce paysage volcanique et ont formé les golfes marins du nord et de l'est de l'archipel, des vallées et des fjords et des plaines détritiques (en particulier la Péninsule Courbet à l'est). La calotte glaciaire Cook, qui recouvre partiellement le centre de la moitié ouest de l'île (20x25 km sur une épaisseur d'environ un km), est actuellement en phase de recul rapide, ce qui conduit à l'apparition de nouvelles rivières et à une modification de l'alimentation en eau de certains bassins versants.

Climat

Les îles Kerguelen présentent un fort contraste climatique entre l'Ouest et l'Est. Ce contraste est lié d'une part aux vents marins de secteur ouest dominants, chargés d'humidité, et d'autre part à la topographie de la Grande Terre (île principale), présentant un relief très montagneux à l'ouest, interceptant ainsi la majeure partie des précipitations, et un relief moins accidenté voire très homogène à l'est sur la Péninsule de Courbet (Fig. 1). Les précipitations y sont nettement plus faibles. Les amplitudes thermiques saisonnières sont limitées, les moyennes mensuelles estivales les plus fortes étant de 7.7°C (en février) contre 2°C l'hiver pour les plus faibles (juillet). Les températures des différents systèmes hydrographiques présentent au contraire de forts contrastes temporels et spatiaux. Certaines rivières peuvent totalement être prises en glace lors de l'hiver austral, mais peuvent aussi atteindre des températures de 20°C durant la saison estivale. D'autres restent plus fraîches en été, et certaines sont même sous influence glaciaire

¹ Frenot, Y., Chown, S.L., Whinam, J., Selkirk, P.M., Convey, P., *et al.* (2005). Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews* **80**, 45-72.

dans la partie ouest de l'archipel. Il en va de même pour les lacs selon leur exposition et leur altitude. Certains systèmes hydrographiques bénéficient de la présence de sources chaudes qui pourraient constituer des refuges thermiques toute l'année.

Enfin, le climat change rapidement à Kerguelen, comme les chroniques de température en attestent: le relevé des températures moyennes annuelles de 1951 à 2012 montre d'abord de fortes fluctuations annuelles (Fig. 2). Le lissage

fait cependant apparaître 3 périodes : diminution de la température jusqu'à 1964 (année la plus froide 3.84°C), augmentation jusqu'en 1984 (année la plus chaude 5.37°C), et relative stabilité jusqu'en 2012 entre 4.5 et 5 °C.

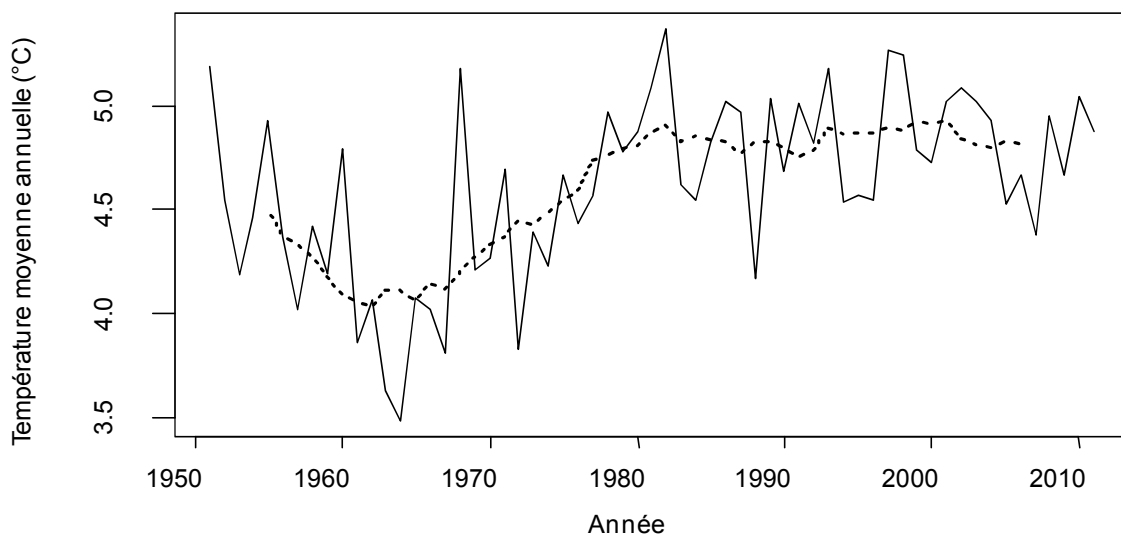


Figure 2: Évolution de la température moyenne annuelle de l'air en °C à Port Aux Français de 1951 à 2012 (trait continu) et lissage des données (trait en pointillé, moyenne mobile sur 10 ans). Source : Météo-France et National Climatic Data Center.

Les invasions

De nombreuses espèces ont été introduites volontairement ou involontairement dans l'archipel, que ce soit chez les vertébrés terrestres ou aquatiques, les invertébrés, les plantes ou même les virus. Différents programmes de recherche en biologie se déroulent dans les Îles Kerguelen, tant sur les espèces autochtones que sur les espèces introduites, et sur l'interaction entre ces deux groupes. Chez les vertébrés terrestres, les conséquences des invasions sont bien documentées, bien que les mécanismes qui

facilitent ou ralentissent les espèces invasives soient encore mal compris. Chez les vertébrés aquatiques, les causes comme les conséquences sont encore mal connues. Chez les poissons, on peut noter que les espèces introduites qui sont invasives à Kerguelen sont souvent en difficulté dans leur aire de répartition originelle.

L'objectif du programme SALMEVOL est justement de documenter qualitativement et quantitativement ces invasions par les salmonidés, et d'étudier les mécanismes susceptibles d'expliquer la dynamique de ces invasions: rôle de l'environnement, de

l'isolement géographique, de la plasticité phénotypique et de la sélection naturelle. De plus, ces espèces introduites peuvent interagir entre elles, par la compétition ou l'hybridation, et pourraient modifier l'environnement des îles

subantarctiques. Le programme SALMEVOL inclut donc autant des questions d'écologie et de biologie évolutive au niveau des populations que des questions au niveau des communautés d'espèces et des écosystèmes des Îles Kerguelen.

1) Les introductions de salmonidés à Kerguelen: quand et comment ?

Des poissons initialement bienvenus

Bien que l'ensemble des études portant sur les salmonidés introduits aux Kerguelen aient impliqué notre laboratoire, les objectifs spécifiques visés ont varié énormément dans le temps. Les premières tentatives visaient la «valorisation» des îles, c'est-à-dire à l'époque à rendre les Kerguelen plus hospitalières pour les gens basés en cet endroit isolé. C'est pour cette raison que de nombreuses espèces ont été introduites à la demande des administrateurs (une demande visant même des espèces comme des grenouilles et des escargots!). Le cas des salmonidés est particulièrement intéressant puisqu'il a été relativement facile de les introduire, et par leur distribution initiale restreinte aux cours d'eaux où ils pouvaient être pêchés sportivement, ils ont connu un succès important auprès du personnel stationné aux îles Kerguelen. Hormis leur valeur en tant que ressource alimentaire, l'INRA a saisi cette occasion d'étudier des processus écologiques sur ces populations afin de mieux comprendre la biologie des espèces. Par la suite, le développement de la demande mondiale en produits de la mer, et plus particulièrement l'engouement pour le saumon, a conduit à la constitution d'une « joint venture » entre les TAAF et la Sapmer, société de pêche hauturière basée sur l'île de la Réunion, afin de développer une opération de pacage marin à des fins économiques et de valorisation du territoire. L'abaissement des coûts de production sur le continent, la diminution de la valeur du produit, et la présence de pathogènes ont cependant fait avorter ce projet. Plus récemment, les efforts dévoués par les scientifiques de l'INRA se sont de nouveau concentrés sur la dynamique des populations des salmonidés. Les derniers travaux (en cours pour certains) portent sur l'évolution des salmonidés dans un contexte de colonisation et d'adaptation à un nouvel environnement, notamment dans le contexte d'une invasion biologique, et de son impact sur l'environnement subantarctique.

Un investissement important

Depuis les années 1950, un nombre important de chercheurs, de stagiaires et de techniciens spécialistes en salmonidés ont participé aux diverses missions. Bien que la présence de notre personnel n'ait pas été continue sur ces îles subantarctiques, des équipes s'y sont relayées toutes les années entre 1970 et 2012, à l'exception des années 1995 à 2000 et 2004 à 2009 (voir Annexes). La durée des missions sur place est normalement régie par le passage du bateau ravitailleur, actuellement le Marion Dufresne 2. Ainsi, le temps minimum passé sur les îles par les scientifiques est généralement de 2 à 3 mois, de décembre à avril (été austral). À cette période s'ajoute le temps de transit, ce qui implique souvent une durée totale de près de 4 mois. Certains séjours durent plus d'un an, les hivernants passant ainsi de 12 à 16 mois en continu sur place. Une partie de la nourriture était autrefois produite sur place, à l'aide de culture sous serres, mais ces cultures sont désormais interdites car elles ont été sources d'introduction multiples de plantes et d'insectes invasifs. De nos jours, les fruits et légumes sont apportés par bateau uniquement, et les cultures ont été arrêtées pour limiter les risques de nouvelles introductions. Les conditions de travail ont également évolué depuis les années 1950. Les communications avec le continent (France ou autre) sont de plus en plus aisées mais restent parcellaires, rendant parfois le travail sur le terrain compliqué lorsque l'on fait face à des imprévus. Dans les années 1950-1970, le matériel de terrain était souvent plus lourd et encombrant qu'aujourd'hui, mais il est toujours délicat de réaliser des protocoles et récolter des données dans ces environnements difficiles. Enfin, certains moyens ne sont maintenant plus aussi facilement disponibles sur place (acheminement, présence d'un hélicoptère), ce qui contraint parfois la mise en place des protocoles.

La succession des missions des différents programmes de recherche (le programme SALMEVOL s'étalant de la 60ème à la 62ème

mission) implique la mise en place d'un savoir-faire et d'une culture de travail propre aux Îles subantarctiques. L'incertitude des conditions météorologiques, la difficulté de se déplacer, les multiples contraintes techniques, représentent autant de challenges que les équipes de recherche, les volontaires et surtout les logisticiens relèvent afin de permettre la réalisation des programmes scientifiques. Sur une base telle que Port-aux-Français, tous ces gens ont acquis une expérience unique, et pour cette même raison il est d'autant plus important de rassembler les informations, observations et expériences de ces personnes pour assurer qu'elles ne sombrent pas dans l'oubli. Nos études actuelles sont un témoignage de l'importance de cette démarche: il aurait été impossible de viser les objectifs du présent projet sans disposer de l'historique des introductions des salmonidés et des diverses études effectuées par le passé. Nous sommes actuellement à une étape charnière dans la passation des connaissances. La majorité des chercheurs et techniciens qui ont participé à ces programmes dans les années 1970-2010 ont pris ou sont en passe de prendre leur retraite, et les nouveaux arrivants doivent s'appropriier les connaissances pour continuer ce travail qui a débuté il y a bientôt 60 ans. Ainsi nous avons pu rassembler un ensemble de documents retraçant l'activité de recherche sur les salmonidés à Kerguelen (Tableau 1) indispensables pour reconstituer le passé des introductions de salmonidés.

Type de document	Période
Fax, Téléx et Lettres (correspondance du Dr. Vibert)	1954-1981
Subventions (IFRTP) et documents associés	2000-2003
Correspondance (Telex) Kerguelen-INRA, rapports mensuels des activités de terrain	1967-1994
Rapports annuels d'activité	1970-1990
Rapports technique des campagnes de recherche estivales	1976-1992
Rapports du programme AQUASAUMON (« sea-ranching » aux Kerguelen)	1984-1993
Interviews du personnel ayant séjourné aux Kerguelen	1970-2010
Articles publiés (revues évaluées par les pairs)	1958-2013
Enregistrement des captures	1962-2012
Carnets de terrain, agendas, notes personnelles	1970-2012
Programmation annuelle	1970-1982
Rapport des étudiants / stagiaires (maitrises, thèses)	1974-2005
Présentations + rapports internes	1962-2012

Tableau 1: Typologie des documents employés pour reconstituer l'historique des introductions de salmonidés.

Espèces	Nombre individus relâchés dans les rivières	Nombre de rivièresensemencées	Nombre de rivières actuellement colonisées
<i>S. trutta</i>	83 000	12-13	42
<i>S. salar</i>	275 000	3	1
<i>O. mykiss</i>	17 000	5	0
<i>O. kisutch</i>	409 000	2	2
<i>O. tshawytscha</i>	80 000	1	0
<i>S. fontinalis</i>	12 000	8	11
<i>S. namaycush</i>	4 000	2	0
<i>S. alpinus</i>	3 000	2	2
Hyb. <i>S. trutta</i> x <i>S. salar</i>	?	2	0
Hyb. <i>S. fontinalis</i> x <i>S. alpinus</i>	350	1	1
Total	883350	23	45

Tableau 2: Comptabilité du nombre d'individus introduits, du nombre de rivières visées par les introductions et du nombre de rivière actuellement colonisées par les différentes espèces ou complexes d'espèces.

Quelques chiffres sur les introductions

Le projet de collecter l'ensemble des informations relatives à l'historique des introductions des salmonidés aux îles Kerguelen est actuellement complété et a permis de tirer d'importantes observations qui pondèrent quelque peu le succès des introductions². Mentionnons le nombre élevé des tentatives d'introductions et le nombre d'individus importés. Ainsi, 23 tentatives ont eu lieu (plus de 2 millions d'individus importés, dont un peu moins de 900 000 relâchés sur place, Tableau 2) et ont visé 8 espèces: la truite commune *Salmo trutta*, le saumon atlantique *S. salar*, la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*, le saumon Chinook *O. tshawytscha*, le saumon coho *O.*

kisutch, le touladi *Salvelinus namaycush*, l'omble de fontaine *S. fontinalis* et l'omble chevalier *S. alpinus*. De ces dernières, seulement 3 ne se sont pas établies (saumon Chinook, touladi et truite arc-en-ciel) et seule la truite commune a eu un réel succès quant à la capacité à coloniser seule de nouvelles rivières (32 rivières colonisées en moins de 10 générations). Ce succès est d'autant plus surprenant si l'on considère le faible nombre de truites relâchées (83 000).

Avant l'introduction des salmonidés, aucune espèce de poisson n'exploitait les cours d'eau de Kerguelen. Cela pouvait laisser l'impression que ces îles étaient inhospitalières pour les poissons, notamment en relation avec les faibles

² Lecomte, F., Beall, E., Chat, J., Davaine, P. & Gaudin, P. (2013). The complete history of Salmonid introductions in the Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Polar Biology*.

températures, la période de croissance écourtée et la faible abondance de proies aquatiques. Malgré cela, nous retrouvons actuellement des salmonidés dans de nombreux cours d’eaux, ce qui témoigne à la fois de l’effort dédié à l’introduction des espèces mais aussi de la capacité des salmonidés à coloniser eux-mêmes

de nouveaux cours d’eau. Ainsi, en date de 2012, 45 bassins versants étaient colonisés par les salmonidés, incluant notamment d’abondantes populations de truites communes et d’ombles de fontaine (Fig. 3).

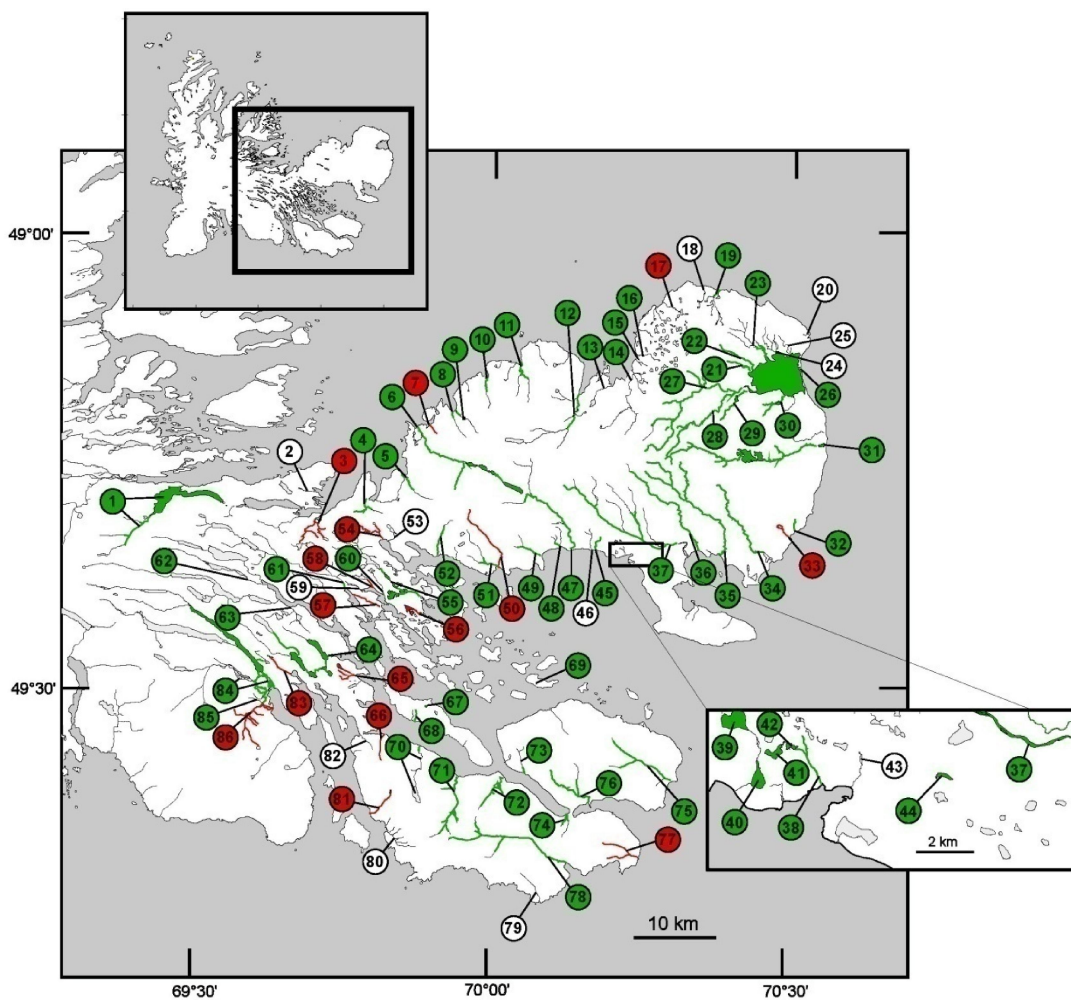


Figure 3: Distribution des rivières colonisées par les diverses espèces de salmonidés (en vert), ou encore vierges (en rouge) ou au statut incertain (blanc) en 2012.

2) Quelques éléments méthodologiques

2.1) Biologie des Salmonidés à Kerguelen

2.1.1) Cycles biologiques des espèces introduites

Nous décrivons ici brièvement les cycles biologiques des cinq espèces encore présentes dans les eaux de Kerguelen. Les particularités qu'elles présentent dans ces nouveaux environnements ne sont assez bien connues que pour la truite commune car les autres espèces ont été beaucoup moins étudiées à Kerguelen. Il est cependant probable que, comme on l'observe pour la truite, le cycle biologique de ces espèces soit comparable à celui que l'on observe dans les populations septentrionales de l'hémisphère nord. En rivière, la reproduction des salmonidés a lieu dans les zones courantes sur des substrats de graviers de granulométrie assez grossière (particules de 0.5 à 8 cm) où les œufs sont enfouis par les femelles. Après l'éclosion, les alevins restent dans le substrat pendant la résorption de leur vésicule vitelline puis ils émergent en eau libre lorsque leurs réserves sont épuisées. Le développement embryonnaire correspond à la période qui va de la fécondation des œufs à la fin de la résorption de la vésicule vitelline. Il dure plusieurs mois en fonction de la température. Par exemple chez la truite commune dans son aire d'origine, le nombre de degrés jours (ou Unités de Température) entre la fécondation et l'éclosion est de 450 (45 jours à 10°C), et de 800 degrés jours environ entre la fécondation et l'émergence (80 jours à 10°C). Cependant, à des températures plus basses comme celles rencontrées à Kerguelen pendant l'hiver austral, autour de 2°C, les durées de développement en degré jours seraient notablement inférieures. Ces différences sont notées chez toutes les

espèces, avec une grande variabilité au sein de chaque espèce, voire de chaque population³. Lorsque des informations sur ces durées de développement sont données ci-après, elles correspondent à ce qui est couramment admis pour l'hémisphère nord.

La truite commune (*Salmo trutta* L.)

La reproduction de la truite commune a lieu durant l'hiver austral (Fig. 4). Elle peut s'étendre de juin à août suivant les conditions météorologiques annuelles et les milieux de vie. Les œufs éclosent après 300 à 400 degrés jours et les alevins émergent du substrat en décembre (rivière Norvégienne) ou janvier (Val Studer), soit après 700 à 800 degrés jours. Les juvéniles ont une phase de croissance qui dure au minimum quatre années avant de commencer à développer des gonades fonctionnelles. Le milieu de croissance initial est la rivière mais, lorsque d'autres milieux sont accessibles, les poissons peuvent choisir des étangs ou des lacs dès leur première année, ou le milieu marin à partir de leur troisième année. La migration vers le milieu marin est précédée par des modifications physiologiques qui permettent aux poissons de s'adapter à la salinité et se traduisent également par quelques changements morphologiques (smoltification). Le plus net de ces changements est la modification de la robe qui devient argentée. Les croissances résultant de ces choix sont différentes, en lien avec les ressources trophiques (voir § 2.3.2). Il semble que les truites

³ Quinn, T.P., (2005). The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. The University of Washington Press, Seattle, 378 pp.

à Kerguelen aient une longévité souvent exceptionnelle (il n'est pas rare de trouver des individus âgés de 10 ans, et jusqu'à 18 ans parfois). Les individus ayant choisi des habitats lacustres ou marins effectuent des migrations de reproduction chaque année vers les zones d'habitat favorables dans les rivières. Ils sont capables de se reproduire chaque hiver, bien que le compromis entre la croissance et l'investissement reproducteur ne soit pas totalement connu (§ 2.3.2) notamment en fonction des différents phénotypes (§ 2.1.2). Malgré plusieurs tentatives d'étude du comportement de reproduction dans les rivières du Château et Norvégienne (1973, 1977 et 1978), peu d'informations ont été obtenues, en raison du comportement nocturne et craintif des géniteurs. La contribution des truites migratrices au développement des populations doit être prépondérante dans les rivières connectées à la mer sans obstacles, leur gabarit supérieur allié à leur fécondité (3000 œufs/kg) leur permettant de saturer rapidement en alevins les zones de frayères.

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.)

Le saumon atlantique, qui appartient lui aussi au genre *Salmo*, présente un cycle de vie similaire à celui de la truite commune bien que plus contraignant. La reproduction du saumon atlantique a lieu durant l'hiver austral, mais a rarement été observée. Les œufs enfouis sous les graviers éclosent après environ 450 degrés jours et les alevins émergent du substrat vers 800 degrés jours, ce qui correspond au début de l'été austral (pas d'observation directe à Kerguelen). Dans leur aire d'origine, les juvéniles migrent en mer entre 1 et 4 ans selon la latitude. Ils grandissent en mer et reviennent en eau douce pour se reproduire après un séjour d'une durée variant entre 1 et 4 ans. Les observations réalisées à Kerguelen (rivière des Korrigans) ont montré que la croissance en rivière était faible et comparable à celle de la truite (3-4 cm par an). Les saumons qui partent en lac ou en mer (à partir de la troisième année) ont normalement

une meilleure croissance dans l'aire de répartition d'origine. A Kerguelen, la smoltification a lieu en novembre, mais de nombreux poissons argentés de petite taille (18-22 cm) sont trouvés dès la fin de l'été dans les rivières et les lacs.

Le saumon atlantique est considéré comme un migrateur anadrome obligatoire, la plupart des populations exprimant un comportement de migration marine pour la très grande majorité des individus. Pour autant, il existe une variabilité dans le timing de migration anadrome, certains individus partant plus tard que d'autres (les mâles ayant parfois l'opportunité de se reproduire avant la migration). Par ailleurs, certaines populations sont à l'état "landlocked" (enfermée), c'est-à-dire physiquement isolées du milieu marin et expriment en général une migration vers un milieu lacustre. Il en résulte une croissance beaucoup plus faible. Les deux populations de saumon atlantique de Kerguelen ont présenté visiblement cet état au moins de façon transitoire: la population des Korrigans est désormais éteinte, celle d'Armor présente des effectifs réduits et des phénotypes inhabituels (voir § 3.4). On estime que la migration marine chez le saumon atlantique est en général ciblée vers des zones de ressources trophiques importantes fréquentées par des individus venant de rivières parfois très éloignées, et qu'il existe des mécanismes tant pour accéder à ces zones que pour revenir à la rivière natale (le "homing"). A Kerguelen, malgré des efforts très significatifs à l'époque pour implanter l'espèce dans trois bassins versants (Korrigans, Armor et une introduction accidentelle de quelques milliers d'alevins à Port-aux-Français), le cycle migrateur ne s'est pas mis en place. Des pêches hivernales ont permis de capturer quelques femelles qui se reproduisent entre juin et août. L'espèce est maintenant désormais observée que dans le bassin d'Armor sous forme d'une petite population landlocked. Malgré leur petite taille certains de ces individus sont très âgés. En 2009, la taille du plus grand individu capturé était de 21 cm pour 10 ans d'âge minimum, et

un autre de 20 cm avait plus de 11 ans. La perturbation des mécanismes de migration dans un environnement comme celui de Kerguelen en hémisphère sud pourrait être une des raisons de l'échec de la colonisation pour cette espèce.

Le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum)

Dans l'hémisphère nord, le saumon coho se reproduit dans les petits fleuves côtiers ou dans les affluents des grandes rivières, mais la reproduction n'a pas encore été directement observée à Kerguelen. D'après les observations réalisées à la station de pacage marin d'Armor, les remontées ont lieu à partir de fin mars et la reproduction intervient en avril-mai. Les œufs enfouis sous les graviers éclosent après 435 degrés jours (température moyenne de 5°C), puis les alevins émergent du substrat vers 700 degrés jours (à une température moyenne de 5°C), soit au début de l'été austral à Kerguelen. Dans l'aire de répartition d'origine, les juvéniles migrent vers la mer à un an, séjournent près de la côte pendant quelques semaines ou quelques mois, puis s'éloignent en remontant vers le nord, plus ou moins loin de la côte. Ils reviennent en eau douce pour se reproduire après un séjour d'une durée variant entre quelques mois (dans le cas des mâles uniquement, appelés "jacks") et 2 à 3 ans. Cette espèce est celle pour laquelle les plus importants efforts d'introduction ont été consentis (409 000 individus dans les bassins de la Grisanche et d'Armor). Elle est toujours observée dans le bassin de la Grisanche, site à partir duquel elle a colonisé avec certitude une rivière assez proche (émissaire du Lac des Fougères). Cependant, des adultes sont régulièrement observés sur plusieurs bassins versants du golfe du Morbihan, mais sans que la réussite de la reproduction ne soit jusqu'ici confirmée.

L'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* L.)

L'omble chevalier est l'espèce de poisson d'eau douce dont l'aire de distribution d'origine est la plus septentrionale. Il vit dans les petits fleuves,

les ruisseaux et les lacs. La reproduction n'a pas encore été directement observée à Kerguelen. Les œufs sont enfouis sous les graviers ou déposés sur les pentes caillouteuses des zones profondes des lacs et éclosent après environ 440 degrés jours (à une température moyenne de 5°C), puis les alevins émergent du substrat probablement au début de l'été austral à Kerguelen (novembre-décembre, soit autour de 700 degrés jours). La croissance dépend des conditions de milieu (température et richesse trophique), mais elle peut être très lente et associée à des durées de vie importantes (10 ans et plus). Les individus qui migrent en mer restent près des côtes et de l'embouchure de leur rivière d'origine. A Kerguelen, l'espèce a été introduite dans deux bassins versants (Armor et lac des Fougères) à partir d'un seul petit lot d'individus et il ne s'est établi que dans le lac des Fougères, à partir duquel il a colonisé le bassin de La Grisanche. Les conséquences de l'introduction d'hybrides avec l'omble de fontaine dans le bassin de la Clarée, sur sa présence dans ce dernier bassin, sont actuellement incertaines.

L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill)

L'omble de fontaine est endémique de l'est de l'Amérique du nord. Il se reproduit dans les rivières tributaires des Grands Lacs américains et les petits cours d'eaux côtiers. Sa reproduction a été étudiée à Kerguelen dans les années 1970. La reproduction a lieu en avril et les œufs enfouis sous les graviers éclosent après 420 degrés jours (à 5°C), puis les alevins émergent du substrat probablement au début de l'été austral à Kerguelen (novembre, soit autour de 700 degrés jours). Dans son aire de distribution d'origine, de nombreuses populations du nord de la Baie d'Hudson présentent des formes migrant en mer. Il peut se reproduire à partir de 3 ans et a une durée de vie de 5 à 8 ans. Comme l'omble chevalier, il a été introduit à partir d'un seul petit lot d'individus, mais dans 8 bassins versants. Six de ces opérations ont réussi (Studer, Château, Sud,

Port aux Français, Armor et Phonolite) et ont été à l'origine de la colonisation de 5 nouveaux bassins versants (Norvégienne, Albatros à partir de la rivière du Château ; Américains et Pointe de l'Épave, à partir de la rivière du Sud ; Borgne,

à partir de Port-aux-Français ou de la rivière du Sud). Comme précisé ci-dessus, les conséquences de l'introduction réussie d'hybrides avec l'omble chevalier dans le bassin de La Clarée sont actuellement incertaines.

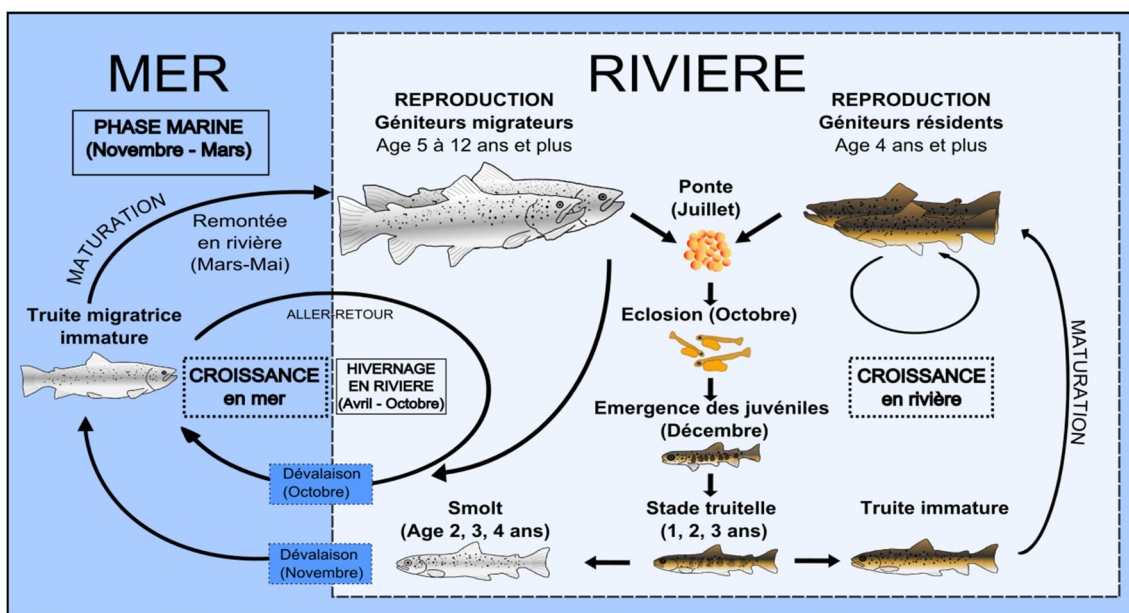


Figure 4: Cycle de vie de la truite commune dans les Îles Kerguelen.

2.1.2) Les phénotypes alternatifs: résidents et migrateurs chez la truite

Comme décrit précédemment, la truite commune utilise donc des habitats très variés pour son développement, et contrairement à beaucoup d'autres espèces anadromes, ses changements d'habitats sont totalement facultatifs. À certains de ces choix d'habitat est associé un changement phénotypique; il existe en effet plusieurs formes décrites de la truite commune: les formes résidentes (de rivière et de lacs) et la forme migratrice (dite de mer). La différence phénotypique la plus évidente s'observe entre les formes résidentes et la forme migratrice marine: c'est le résultat de la *smoltification*, un ensemble de transformations physiologiques permettant à la truite de s'adapter au milieu marin salé (osmorégulation,

changement de robe, etc.). Il faut ici signaler deux nuances importantes: certaines truites peuvent migrer en eau saumâtre ou marine sans smoltifier. Par ailleurs, la smoltification est un processus réversible chez *S. trutta*. Suite aux premières reproductions naturelles à Kerguelen (1962), les 2 principaux phénotypes chez la truite commune en Europe ont été capturés et identifiés à Kerguelen dès la première génération. Pourtant, seul des œufs issus de phénotypes résidents ont été initialement importés à Kerguelen.

La forme résidente

On qualifie donc de forme résidente les phénotypes qui se développent exclusivement en eau douce. Les tailles rencontrées pour l'adulte vont en général de 20 à 50 cm, elles dépendent du milieu et des ressources disponibles, mais peuvent atteindre 60 cm pour 2.5-3 kg et au-delà pour de rares poissons très âgés (âge maximum observé : 18 ans). Les densités de poisson varient en fonction des milieux rencontrés et de leur capacité à produire une ressource alimentaire suffisante. Les milieux pauvres et/ou récemment colonisés, tels que certaines rivières à l'ouest du plateau central, présentent des densités très faibles à basses, de l'ordre de 0.1 truite/m² (hors alevins, Clarée, Val Travers), alors que des milieux très productifs et riches en berges végétalisées qui abritent de nombreux invertébrés terrestres, comme la rivière des Manchots ou la rivière de l'Est, présentent des densités plus importantes notamment pour la forme résidente. La présence de lacs en amont des bassins permet dans certains cas, grâce à leur production de zooplancton (copépodes et cladocères notamment), de maintenir en aval de fortes densités de jeunes truites. Dans les autres cas, les faibles ressources locales ne permettent pas toujours l'établissement d'un grand nombre de poissons âgés de taille et poids élevés. On observe parfois des structures d'âge très avancées, avec des poissons vieux à la

croissance ralentie et un coefficient de condition très faible. Les jeunes truites de ces milieux migrent donc souvent vers l'aval, en lac si possible. Le régime alimentaire de la forme résidente est très opportuniste, il est basé sur le zooplancton et les organismes aquatiques présents dans les eaux douces (Chironomes, ostracodes, nématodes, etc.) associés à tous les apports exogènes terrestres (vers de terre, chenilles de papillons aptères, larves et adultes de mouches aptères et de curculionidés, araignées, acariens, mollusques, débris végétaux, bouts de peau de lapin, cailloux etc.⁴) pouvant tomber dans le cours d'eau lors des fréquentes précipitations. Aussi, il n'est pas rare de trouver dans les estomacs des poissons résidents, établis proche d'estuaires, de nombreuses plumes de manchot ou des lambeaux de fourrure d'éléphant de mer. Il faut souligner qu'à partir de 3 à 4 ans la truite peut adopter un comportement alimentaire ichtyophage et se nourrir partiellement ou quasi exclusivement de congénères plus jeunes ou bien d'espèces compétitrices (ombles, saumon coho juvéniles, etc., voir § 3.5). Une truite résidente peut souvent trouver un site de reproduction très proche de son site de croissance, mais elle peut aussi effectuer des déplacements importants à l'intérieur d'un bassin versant. A Kerguelen cependant, le coût d'un tel déplacement est réduit, les bassins versants étant de petite taille.

⁴ Wojtenka, J. & Van Steenberghe, F. (1982). Variations nyctémérales et saisonnières de la faune en place et en dérive, stratégie alimentaire de la truite (*Salmo trutta* L.)

dans une petite rivière des îles Kerguelen. TAAF.CNFRA 51, 413-423.

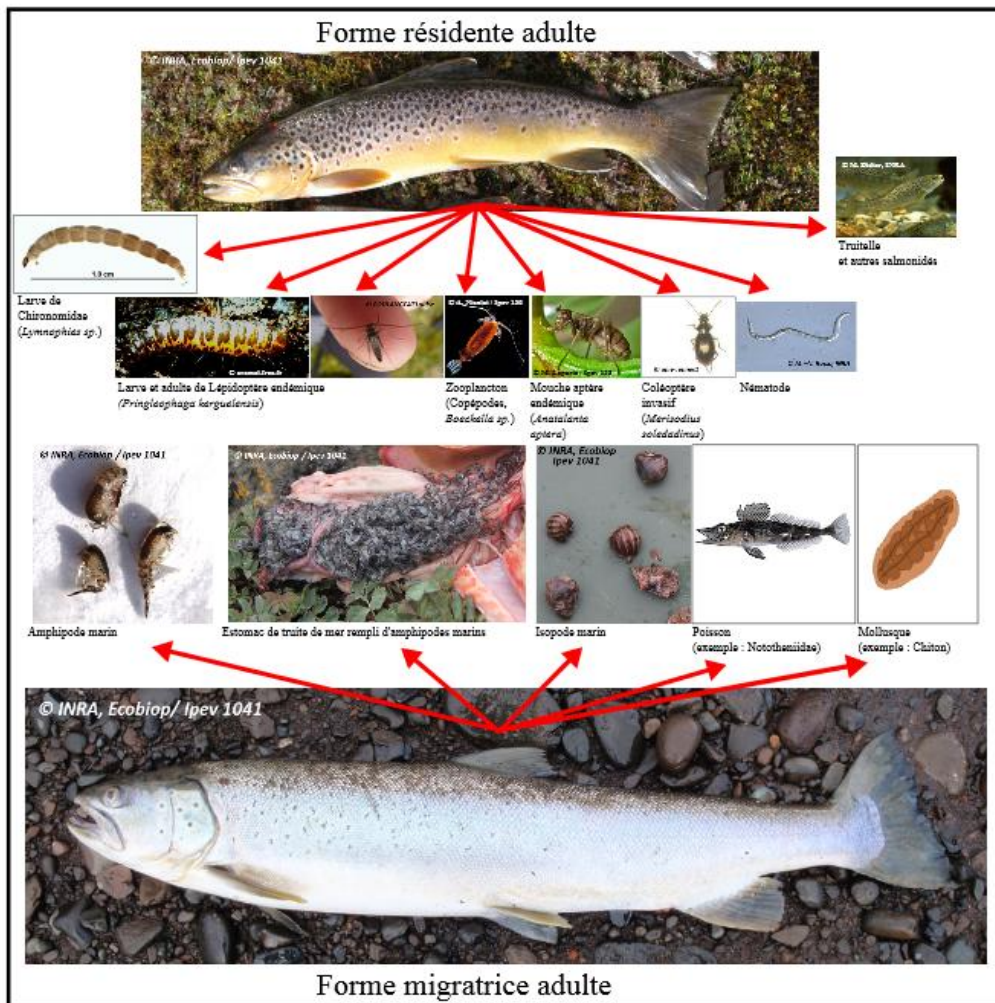


Figure 5: Photographie de phénotypes résident et migrateur chez *Salmo trutta*, avec des exemples de proies couramment retrouvées dans les contenus stomacaux.

La forme migratrice

La forme migratrice s'exprime chez des individus ayant passé une phase juvénile de 2 années au minimum en eau douce. Cette phase de croissance de plusieurs années en eau douce précède le processus appelé smoltification. Les truites "smolt" dévalent les rivières vers les estuaires pour résider ensuite en mer durant un premier été austral. Elles y effectuent une forte croissance car la nourriture y est très abondante et non limitante (voir § 2.3.2). Elle est constituée de petits poissons fourrage ainsi que des nombreux crustacés amphipodes et isopodes

(Fig. 5) présents aux abords des plages et dans les amas d'algues géantes (*Macrocystis, Durvillea...*). En général, les poissons retournent en eau douce à partir de mars pour hiverner d'avril à octobre dès la première année de vie marine. Ils peuvent, selon leur degré de maturité, participer à la reproduction cette année-là (essentiellement des mâles) ou bien rester en dehors du pool de reproducteurs. Dans ce cas ils passeront, dès la fin de l'hiver, une saison de plus en mer pour effectuer une nouvelle croissance marine. Ils se reproduiront l'année suivante, augmentant ainsi leur condition corporelle et leur production de gamètes par

rapport aux poissons se reproduisant dès le 1^{er} ou le 2^{ème} retour hivernal en eau douce. Les poissons ayant participé à la reproduction

hivernale retournent en général en mer en septembre/octobre, après la reproduction.

2.2) Comment suit-on les populations en milieu naturel ?

2.2.1) Les méthodes d'échantillonnage des poissons

L'échantillonnage des populations de poissons à Kerguelen répond à 2 objectifs : d'une part, estimer les densités de population (effectif/m² et structures de taille et d'âge), et d'autre part se procurer des échantillons de tissus (écailles, nageoires, organes, otolithes). Deux méthodes sont pratiquées en routine, selon l'objectif et les caractéristiques d'habitat : la pêche à l'électricité et la pêche à la ligne.

La première permet d'échantillonner les rivières dans toutes les zones où la profondeur n'excède pas un mètre. La seconde est utilisée pour l'échantillonnage des lacs et des estuaires. De façon plus anecdotique, la pêche au filet a été utilisée notamment dans la baie Norvégienne au cours du programme SALMEVOL afin d'échantillonner les organismes aquatiques marins susceptibles de contribuer au régime alimentaire des truites migratrices.

La pêche à l'électricité est une méthode de capture utilisée à des fins scientifiques et techniques, sans danger pour le poisson lorsqu'elle est bien pratiquée. Elle utilise les réactions physiologiques du poisson en présence d'un champ électrique en courant continu (attraction à l'anode, répulsion à la cathode). Ce champ est créé grâce à un groupe de pêche comportant une anode et une cathode alimenté par un moteur thermique ou une batterie. Le poisson est irrésistiblement attiré vers l'anode - manipulée par un opérateur qui la déplace dans l'eau - au voisinage de laquelle il est capturé (Fig. 6). Précisons que le voltage utilisé est réglé en fonction de la taille des poissons qu'on désire capturer: il faut

augmenter le voltage pour des poissons plus petits.



Figure 6: L'anode attire les poissons dans une zone qui dépend de la puissance électrique ainsi que de la conductivité.

Si au début des années 1970 il fallait déplacer un matériel très lourd et encombrant (groupe électrogène de 80kg, bobines de câble, groupe de pêche), l'apparition de groupes portatifs à moteur thermique a grandement amélioré les possibilités de pêche grâce à une mobilité et une autonomie accrue. Pour autant une équipe de pêche nécessite au minimum trois ou quatre personnes : un électrodier (porteur du groupe et de l'anode), un ou deux époussetiers (capture des poissons), un porteur de seau (stockage des captures).



Figure 7: Pêche d'estimation de densité avec un groupe de pêche électrique portable sur la rivière des Manchots.

Malgré le poids relativement élevé du groupe de pêche (de 20 à 25kg avec le câblage) et grâce à la faible consommation de carburant (quelques litres par jour), nous pouvons parcourir des secteurs importants. Les captures par pêche à l'électricité sont utilisées pour des calculs de densité sur un secteur donné, pour de l'échantillonnage destiné à l'étude des traits, de la génétique ou du marquage, ou encore pour le contrôle de présence dans des systèmes situés sur le front de colonisation (Fig. 7).

Pour autant cette méthode a ses limites: l'efficacité de capture est variable selon les conditions hydrologiques et notamment la profondeur. La probabilité de capture varie selon les habitats, et aussi selon la taille des poissons. Il est nécessaire d'effectuer deux ou trois passages sur la même zone pour

déterminer la probabilité de capture et ainsi estimer correctement les densités, structurées par groupe d'âge.

L'échantillonnage en milieu profond (pool, lac, mer) nécessite d'utiliser une autre méthode de capture : la pêche à la ligne. Celle-ci ne présente pas de difficulté particulière à Kerguelen (si ce n'est le vent) puisque tous les leurres sont relativement efficaces sur les salmonidés introduits. Cette méthode est en revanche peu représentative de la structure de populations en place, car elle a tendance à capturer les plus gros poissons. Elle ne permet donc pas d'estimer des densités et est plutôt destinée à des captures pour des prélèvements de tissus et d'écailles. Sur le front de colonisation, elle peut permettre parfois des observations positives à l'embouchure des rivières. Une observation négative doit par contre être prise avec prudence: il est nécessaire de pêcher longuement une zone à plusieurs personnes avant de conclure à l'absence de poissons. Cette méthode est bien entendu aussi pratiquée par les personnels présents sur le district de Kerguelen pour la pêche sportive et la consommation personnelle. La pêche amateur est une source souvent significative d'informations ou de tissus pour notre programme en particulier en l'absence des hydrobiologistes. Les pêcheurs amateurs souvent sensibilisés à nos besoins nous font parvenir les résultats de leurs pêches ainsi que des écailles et des photographies.

2.2.2) Le marquage individuel: les techniques passées et actuelles, leurs objectifs

Le marquage individuel des truites communes aux Îles Kerguelen a débuté dans les années 1970 essentiellement dans les rivières du Sud, Château, Norvégienne, Albatros et Studer. A cette époque, des marques fanions de type « Carlin » ou « agrafe métallique » ont été utilisées (Fig. 8). Ces différents types de marque

ont un code inscrit qui permet de reconnaître le poisson lors des recaptures. De 1971 à 1994, ce sont environ 10000 poissons qui ont été marqués. Les campagnes de capture-marquage-recapture ont notamment permis d'étudier les échanges entre les rivières de la Baie Norvégienne, et les déplacements au sein de

chaque rivière. Enfin, grâce aux recaptures, il a aussi été possible de valider la périodicité annuelle des anneaux de croissance observés en scalimétrie^{5,6}.

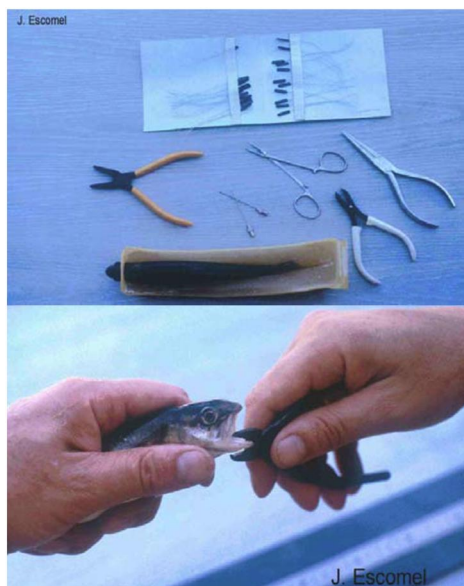


Figure 8: Exemples de marques de type "Carlin", insérée sous la nageoire dorsale du poisson à l'aide d'une aiguille (en haut) et "agrafe" fixée à l'aide d'une pince sur la mâchoire inférieure du poisson (image du bas).

Plus récemment, au cours du programme SALMEVOL, nous avons eu recours à nouveau au marquage individuel pour estimer le taux de capture et de survie lors d'une expérience de transplantation (voir § 3.3). Nous avons utilisé cette fois des transpondeurs passifs intégrés (PIT Tag). Ces marques ont été introduites sous anesthésie *via* une petite incision dans la cavité ventrale (Fig. 9).

Comme leur nom l'indique, ces marques sont passives et n'ont pas besoin d'énergie. Elles sont activées par le champ magnétique d'un lecteur

qui reçoit alors le code correspondant à la marque.

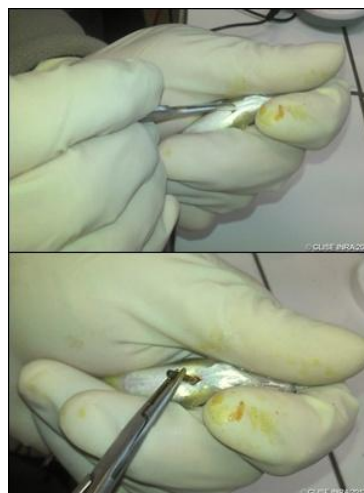


Figure 9: Implantation d'une PIT-Tag en face ventrale après incision au scalpel chez une jeune truite en laboratoire.

Ces marques sont actuellement très utilisées en écologie, le taux de perte de marque est très faible et la mortalité anecdotique dès que la taille des poissons dépasse les six centimètres. Au total, 741 transpondeurs ont été utilisés sur les populations de Clarée et Val Travers lors du programme SALMEVOL. La première année, 522 poissons marqués âgés de 1 à 3 ans ont été stabulés pendant 14 jours après leur marquage dans des nasses avant l'arrivée de l'hélicoptère permettant la transplantation. Au bout de cette durée, nous n'avons déploré que 3 poissons morts, ce qui confirme la faible mortalité générée par ces marques, notamment lorsqu'on les implante dans des conditions potentiellement extrêmes pour les expérimentateurs.

⁵ Thomas, T., Davaine, P. & Beall E. (1981). Dynamique de la migration et reproduction de la truite de mer, *Salmo trutta* L., dans la rivière Norvégienne, îles Kerguelen, T.A.A.F. TAAF.CNFRA 47, 5-42.

⁶ Beall, E. & Davaine, P. (1988). Analyse scalimétrique de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) : formation des anneaux et critères d'identification chez les individus sédentaires et migrants d'une même population acclimatée aux îles Kerguelen (TAAF). *Aquatic Living Resources* 1, 3-16.

2.2.3) Les sources d'informations additionnelles

Au cours des différentes campagnes, le personnel de l'équipe Hydrobiologie (scientifiques en campagne d'été et VCAT) a bénéficié de l'aide sur le terrain des membres des autres équipes de Biomar, grâce à la mise en commun des moyens logistiques et humains. Les personnels des différentes missions ont apporté une aide précieuse en ramenant leurs captures à la base pour contrôle, en particulier en l'absence des hydrobiologistes, ce qui a permis de maintenir une certaine continuité dans les échantillonnages (voir Annexes). De même, ils ont contribué à la connaissance des rivières nouvellement colonisées en signalant des

captures de poissons dans des systèmes non échantillonnés par les hydrobiologistes. En 2000-2001, une collaboration entre les programmes SALMOPOP et IMMUNO (Stefan Schilmonczyk) a permis la poursuite des échantillonnages sur toute l'année grâce à la présence du VCAT IMMUNO (David Bernard). Plus récemment encore, une collaboration plus étroite (partage des moyens logistiques, du personnel et des échantillons, de même que des données biologiques et écologiques) a permis de mener à bien simultanément les programmes SALMEVOL, RISKER (Hélène Roche) et IMMUNOTOX (Stéphane Bétouille).

2.2.4) Une collection de données et d'échantillons sur le long terme

La collecte de données et d'échantillons ainsi que leur conservation sur le long terme sont les piliers fondateurs de toute étude à long terme visant à estimer l'impact d'organismes invasifs sur l'environnement, les conséquences du changement climatique, ou encore plus généralement l'adaptation des organismes à leur environnement. Dans le cas du suivi des salmonidés dans l'archipel de Kerguelen, cette collecte a commencé très tôt (1967 et 1970), mais elle a été guidée par des objectifs changeants. Il y a cependant des types de données (relevé de densité, présence/absence) ou d'échantillons (les écailles notamment) qui sont accessibles depuis le début du suivi, ce qui autorise des études et des comparaisons autrement impossibles ou biaisées car effectuées sur des durées trop courtes.

Notre suivi s'étend donc sur plus de 80 systèmes hydrographiques appartenant à des bassins versants indépendants des Îles Kerguelen, et débute en 1962 si l'on se réfère aux premières introductions réalisées avec succès seulement. Les saisies de données et d'échantillons ne sont

pas toujours régulières, puisqu'elles correspondent en très grande majorité aux programmes scientifiques qui n'ont pas été continus sur place depuis ces années-là. Des données de densités, souvent sur différentes dates et sur plusieurs secteurs par rivière, sont disponibles dès les années 1970, et s'étendent jusqu'à atteindre environ 40 rivières. Sur certaines rivières, cela représente plusieurs centaines de pêches d'échantillonnage, alors que dans des rivières moins accessibles, cela se limite à quelques pêches réparties sur deux ou trois dates à travers les décennies. Lors des pêches effectuées pour ces estimations de densité, l'échantillon le plus commun prélevé est l'écaille de poisson, à raison d'environ une dizaine pour chaque individu. On recense actuellement des écailles issues d'environ 54300 poissons dans notre base d'échantillons. Sur ce total, environ 4300 - soit moins de 10% du total - ont été prélevés pendant le programme SALMEVOL qui a consisté en trois campagnes de terrain de 2009 à 2012. Les écailles de 17 000 individus ont été préparées et montées sur lame pour lecture de l'âge et/ou de la croissance, et

parmi ces individus, 4000 ont vu leurs écailles numérisées. Un petit pourcentage du total (2 à 3%) est utilisé pour la génétique ou l'isotopie: ce pourcentage est faible, mais il faut garder à l'idée que l'échantillon est alors consommé. La collection d'écailles est conservée à Saint-Pée sur Nivelle, et nous continuons à la mettre à jour et à la maintenir.

Parallèlement, d'autres échantillons ont été collectés. Par exemple, des contenus stomacaux ont été prélevés dès les années 1970 pour étudier le régime alimentaire⁴, et nous continuons à en récolter pour étudier le rôle de la truite dans l'écosystème de Kerguelen (voir § 3.5, 360 contenus stomacaux en 2010, 100 en 2011, et 193 en 2012).

Plus de 7700 morceaux de nageoire ont été collectés pour des études de biologie moléculaire, principalement depuis les années 2000. Nous prélevons aussi plus régulièrement les otolithes, qui complètent l'information obtenue par les écailles et surtout permettent de nouveaux types d'analyses (voir § 2.4.3). 1373 paires d'otolithes (dont 947 collectés pendant le programme SALMEVOL) sont actuellement en notre possession, plusieurs centaines ayant déjà été utilisées pour diverses études. Il faut enfin ajouter à cela la mine de documents écrits, que ce soit de la littérature grise (rapports internes non publiés), des carnets de terrain ou même des correspondances entre personnels impliqués dont certaines remontent à la fin des années 1950 (Tableau 1).

2.3) Que fait-on avec des écailles à Kerguelen ?

Les écailles de salmonidés sont des tissus précieux, et constituent donc l'essentiel de nos collections. La simplicité de leur conservation et de leur stockage (dans une enveloppe en milieu sec), la relative innocuité de leur prélèvement, la facilité d'échantillonnage en font véritablement un atout pour la recherche à long terme en environnement. Elles donnent accès à un grand nombre d'informations, que ce soit sur le poisson ou l'environnement qu'il fréquente, et ce grâce à diverses méthodes que nous décrivons dans les paragraphes suivants. Si

certaines de ces méthodes sont déjà anciennes, elles restent toujours aussi utiles (§ 2.3.1 et 2.3.2). D'autres en revanche sont totalement nouvelles (§ 2.3.4 et 2.3.5), et ouvrent des horizons que nous n'aurions pas soupçonnés en prélevant ces écailles quelques décennies plus tôt. Il en va ainsi du suivi à long terme: les échantillons prélevés aujourd'hui pourront peut-être un jour être analysés par des techniques que nous ne connaissons pas encore, et servir la science à nouveau.

2.3.1) Estimation de l'âge et de la croissance

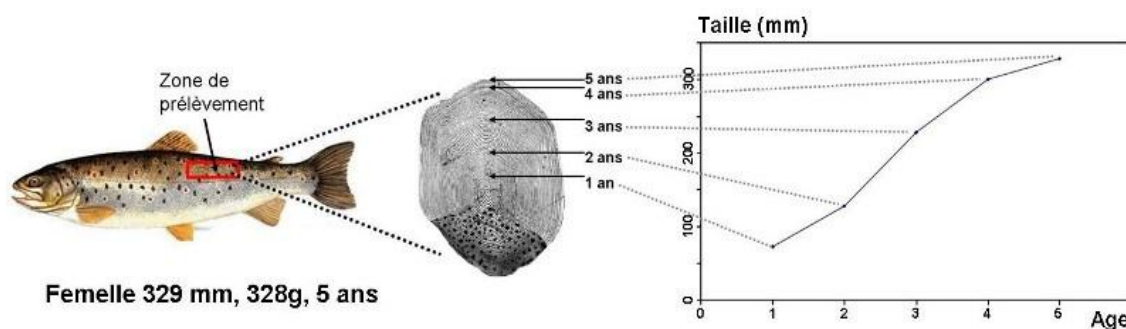


Figure 10: Principe de prélèvement et lecture de l'écaille pour la détermination de l'âge et de la croissance. Ici l'exemple d'une femelle résidente de 5 années.

L'étude des écailles (scalimétrie) de truites de Kerguelen nous permet de déterminer plus ou moins précisément l'âge total d'un poisson, sa croissance, l'âge de la migration et sa périodicité, ainsi que l'âge de première reproduction. Chez la truite commune, les périodes d'alimentation intensive sont enregistrées sur les écailles par des zones où les stries de croissances (circuli) sont largement espacées, correspondant à la période estivale. Inversement, la période hivernale se traduit par un resserrement, des recouvrements et des discontinuités des circuli. Il est donc possible de compter le nombre d'hivers vécus par un poisson, ainsi que la croissance réalisée entre ces hivers (Fig. 10). Cette caractéristique permet en plus de détecter dans l'histoire de vie d'un poisson les périodes passées en lac ou en mer, milieux plus productifs où la croissance est bien plus rapide (Fig. 11). On peut donc en déduire directement les choix de vie du poisson à commencer par l'âge de première migration. Il est aussi possible de visualiser les événements de reproduction, en

repérant les marques de frai directement sur l'écaille (Fig. 11). La marque de frai est caractérisée par l'apparition, lors de la reprise de croissance, de circuli déformés. Cette déformation compense la perte de matériaux causée par l'érosion de l'écaille due à la mobilisation de différents éléments minéraux nécessaires à la fabrication des gamètes. L'érosion peut affecter une bonne partie de la surface de l'écaille, au point de détruire les anneaux antérieurs. Une succession de marques de frai peut ainsi rendre impossible la détermination de l'âge sur les poissons âgés (au-delà de 7-8 ans).

Les écailles procurent donc des informations précieuses et précises sur les traits d'histoire de vie des truites de Kerguelen, mais leur précision peut être limitée pour les individus âgés. Par ailleurs, les marques de frai ne se forment pas systématiquement sur toutes les écailles ce qui peut induire une sous-estimation du nombre de reproduction.

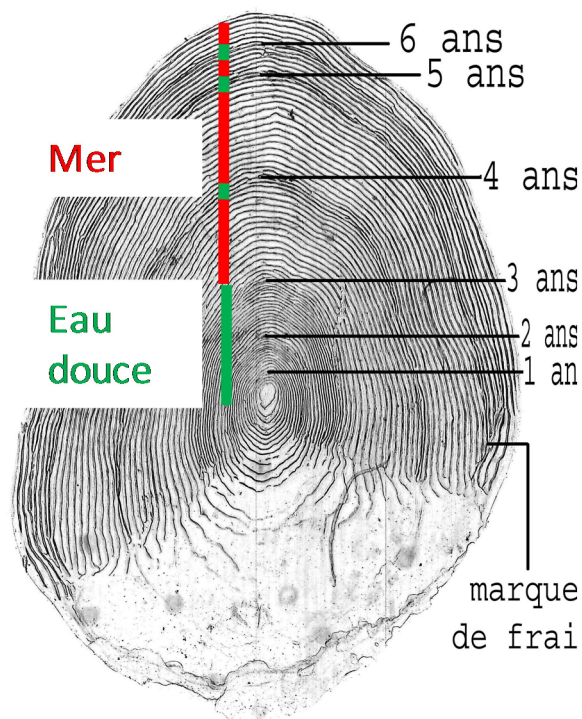


Figure 11: Ecaille de truite de mer ayant passé 3 ans en eau douce et 3 ans et demi en mer avec 3 hivernages en eau douce. On peut aussi remarquer la marque de frai au cours de la 6ème année.

2.3.2) Les traits d'histoire de vie: âge, croissance et reproduction des phénotypes alternatifs

Un large échantillon de 3490 truites a été constitué à partir de la base de données. Il s'agit de poissons capturés dans les trois rivières de la Baie norvégienne (Rivière du Château, Norvégienne, des Albatros) sur la période 1970-1994.

Pour comparer la croissance en longueur entre les résidents et les migrants, nous avons utilisé le modèle classique de Von Bertalanffy :

$$Long = Long_{max} (1 - \exp(-c \times Age)).$$

Selon ce modèle, les truites résidentes ne peuvent atteindre une longueur moyenne supérieure à 45 cm, alors que les migrantes, grâce à leur alimentation en mer, peuvent atteindre des tailles moyennes de 75 cm.

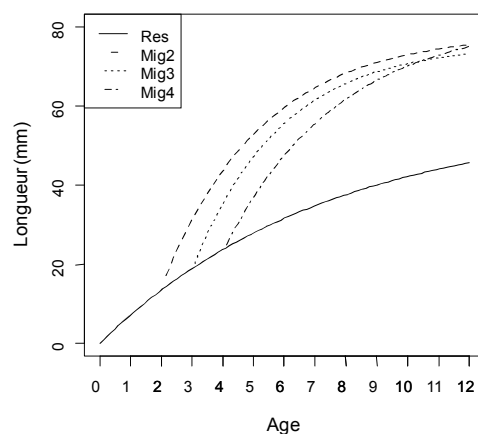


Figure 12: Modélisation de la croissance en longueur selon les phénotypes de truites : résidents (Res), migrants avec première smoltification à 2 an (Mig2), 3 ans (Mig3) et 4 ans (Mig4).

Le changement de régime de croissance est très marqué, dès la première année en mer, et ne dépend pas de l'âge de première smoltification (âge à la première migration en mer), qui se produit généralement à 2, 3 ou 4 années révolues (Fig. 12).

Ce modèle lisse des fluctuations saisonnières qui apparaissent si on détermine l'âge à la demi-année près. On peut en effet décider d'une date unique de naissance (le 1^{er} juillet), calculer l'âge en jour connaissant la date de capture et arrondir à la demi-année la plus proche. La croissance en longueur des truites résidentes est relativement continue, même si on peut percevoir un léger ralentissement en hiver (Fig. 13).

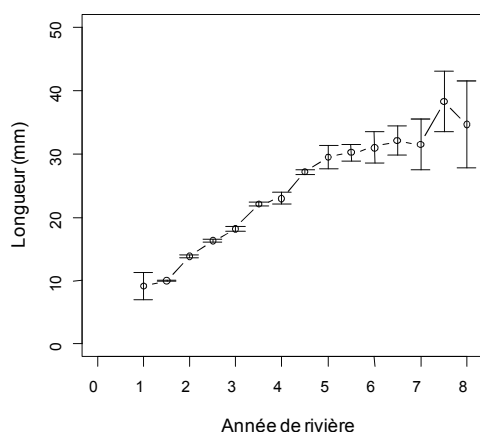


Figure 13: Croissance en longueur (moyennes et intervalles de confiance à 95%) des truites résidentes.

La croissance en poids est également assez régulière jusqu'à 6 ans, âge où la reproduction devient importante. Les pertes en poids sont relativement limitées et suggèrent que ces truites continuent à s'alimenter en hiver (Fig. 14).

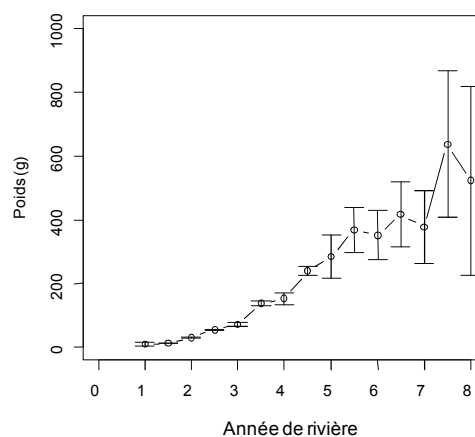


Figure 14: Croissance en poids (moyennes et intervalles de confiance à 95%) des truites résidentes.

La saisonnalité de la croissance est beaucoup plus marquée pour les truites migrantes. La croissance en longueur s'effectue par paliers pour les premières années passées en mer, avec une croissance faible ou nulle pendant l'hiver (Fig. 15).

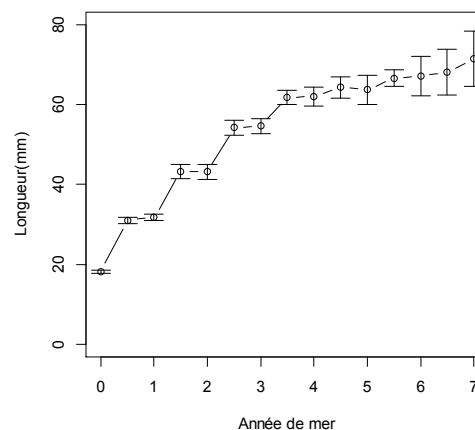


Figure 15: Croissance en longueur (moyennes et intervalles de confiance à 95%) des truites migrantes ayant smoltifié à 3 ans. L'année 0 correspond à la smoltification, les truites ayant déjà passé 3 années en rivière.

La croissance en poids est nulle lors du premier hiver passé en mer. Elle est forte pendant l'été, mais il y a systématiquement une importante perte de poids au cours de l'hiver, surtout à partir de la 3^{ème} année en mer, qui correspond à

l'âge de première reproduction pour la majorité des poissons (Fig. 16). Cette perte en poids, de l'ordre de 20 % en moyenne, suggère un fort investissement dans la reproduction. On retrouve cette dynamique de la croissance pour les truites ayant smoltifié à 2 ou à 4 ans.

Hormis pour la première année de migration marine, ces résultats confirment l'hypothèse d'un retour systématique des truites migrantes en rivière pendant l'hiver, avec un arrêt probable de l'alimentation.

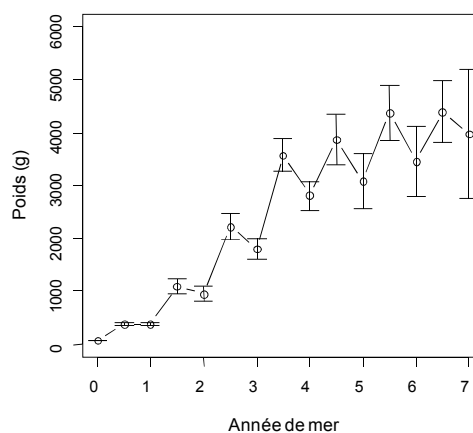


Figure 16: Croissance en poids (moyennes et intervalles de confiance à 95%) des truites migrantes ayant smoltifié à 3 ans.

2.3.3) Les traits d'histoire de vie et l'immuno-écotoxicologie

Une partie des données obtenues sur les âges et les traits d'histoire de vie dans le cadre de SALMEVOL a également bénéficié à d'autres projets comme RISKER (Recherche Intégrée des impacts Sanitaires et environnementaux de la contamination par les polluants organiques persistants aux îles KERguelen, projet ANR-08-CESA-023). Ce projet scientifique pluridisciplinaire, coordonné par Hélène Roche (IRHC CNRS), associe 8 laboratoires publics français, appartenant aux universités Paris-Sud, Reims, Paris 6, Rennes et Lyon 1, à l'INERIS (Verneuil-en-Halatte) et à l'INRA (St-Pée-sur-Nivelle), et un laboratoire canadien de l'INRS-IAF. L'IPEV a assuré la logistique et le transport pour 2 campagnes d'échantillonnage *via* le programme IMMUNOTOXKER n°409 (responsable S. Bétouille). Programmé d'avril 2009 à décembre 2012, RISKER a bénéficié d'une aide ANR de 300 000€ pour un coût global de 2,4 millions €, à l'exclusion du soutien logistique fourni par l'IPEV. Ce projet avait pour objectif de définir les modalités de contamination par les

PCB et autres polluants, et d'évaluer le risque écotoxicologique réel au travers de paramètres intégrateurs comme le statut immunitaire, la détoxification ou la structure du squelette des truites. Les caractéristiques bioécologiques (sexe, cycle sexuel, âge, statut migrateur, ascendance maternelle, nature des proies, emplacement trophique) sont intégrées dans des modèles transposables à d'autres hydrosystèmes. La contribution de l'UMR ECOBIOP a porté sur le suivi et la connaissance (traits d'histoire de vie) des populations de salmonidés, sur des sites définis en commun pour les 2 programmes. Le travail de terrain et l'analyse de certains échantillons a fait l'objet d'une mutualisation entre les différents partenaires.

Des truites de plus de 3 ans (186 au total) ont été échantillonnées au niveau de la Péninsule Courbet (Studer, Château et Baie Norvégienne) et dans des vallées glaciaires (Val Travers et Clarée, voir Fig. 1) au cours de la campagne

2009-2010. Le sexe et le stade de maturité ont été déterminés par observation des gonades après dissection sur le terrain. Les âges ont été déterminés par scalimétrie, et validés par otolithométrie (voir § 2.4). L'âge et la fréquence des reproductions ont été appréciés sur les écailles (marques de fraie), et le statut migrateur (âge de départ en mer) a été estimé sur les écailles et précisé par microchimie (LA-ICPMS) et par isotopie (MC-ICPMS) sur les otolithes grâce à l'équipement d'UT2A à Pau (C. Peycheran) et l'aide scientifique de G. Bareille (LCABIE, UPPA). Ces techniques permettent aussi de spécifier l'ascendance maternelle (statut migrateur de la mère: anadrome ou résident). Les données biométriques, biogéographiques et traits d'histoire de vie pour chaque individu sont archivées dans un fichier google.doc⁷.

2.3.4) Les écailles et l'ADN ancien

L'analyse génétique des écailles anciennes de salmonidés constitue un enjeu collectif majeur pour les équipes de recherche impliquées sur ces modèles biologiques, notamment pour confirmer l'origine génétique des souches introduites ou pour étudier rétrospectivement la colonisation ou l'extinction des espèces introduites dans l'archipel.

Les plus anciennes écailles de salmonidés collectées aux Îles Kerguelen sont âgées d'un demi-siècle. Pour les truites, si l'on considère un âge moyen de première reproduction à 4-5 ans pour les individus sédentaires (mode bas par rapport aux truites de mer), la collection représente une douzaine de générations non chevauchantes. Les écailles de salmonidés,

En outre, 60 échantillons de truites (contenus stomacaux et les données écologiques correspondantes) du Studer et des rivières Norvégienne et Nord ont été fournis à Hélène Roche pour analyse par isotopie du niveau trophique. Les premiers résultats, montrant une forte contamination des truites et ombles par les POP (PCB, dioxine...) avec une grande variabilité selon le site, le sexe et la saison, ou par certains métaux (cuivre, cadmium), ont été publiés^{8,9}.

La forte pluridisciplinarité de ce projet a conduit à une structuration de l'échantillonnage *a posteriori* permettant de confirmer les liens entre la sévérité des altérations de l'environnement et l'écologie des individus. Leur statut migrateur, leur position trophique calculée et leurs préférences alimentaires se révèlent essentiels pour l'interprétation de la bioaccumulation hétérogène observée.

prélevées initialement dans un tout autre but, ont été archivées et se sont par la suite révélées un matériel précieux pour le généticien, lui permettant rétrospectivement de tirer des informations génétiques sur des populations passées parfois complètement éteintes.

L'ADN extrait de ce matériel biologique ancien est non seulement présent en faible quantité (issu des petits fragments de derme adhérent à l'écaille, Fig. 17) mais également fragmenté (en raison de l'âge et des conditions de conservation des écailles). De ce fait, pour l'analyse génétique

⁷https://docs.google.com/spreadsheet/ccc?key=0AIOU5s6uY_aldGFNNmRVdnpuVERENW5TVG5iMEk5d1E

⁸Jaffal, A., Givaudan, N., Bétouille, S., Terreau, A., Paris-Palacios, S., Biagianti-Risbourg, S., Beall, E. & Roche H., 2011. Polychlorinated biphenyls in freshwater Salmonids from the Kerguelen Islands in the Southern Ocean. *Environmental Pollution* **159**, 1381-1389.

⁹Jaffal, A., Paris-Palacios, S., Jolly, S., Thailly, A.F., Delahaut, L., Beall, E., Roche, H., Biagianti-Risbourg, S. & Bétouille, S., 2011. Cadmium and copper contents in a freshwater fish species (brook trout, *Salvelinus fontinalis*) from the subantarctic Kerguelen Islands. *Polar Biology* **34**, 397-409.

à partir d'écailles historiques de Kerguelen^{10,11,12}, on privilégie les variations de longueur (microsatellites) et les mutations ponctuelles car ces marqueurs sont peu exigeants sur la qualité de l'ADN matrice.

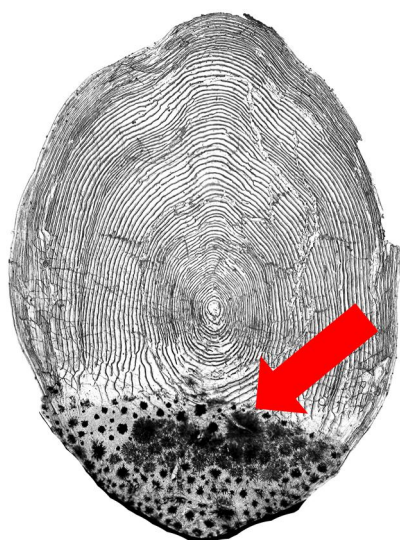


Figure 17: Ecaille collectée sur une truite pêchée dans la rivière du Château. Un fragment de derme, bien reconnaissable ici en raison des nombreuses cellules pigmentaires présentes sur la robe, a été arraché lors du prélèvement. Ce sont les cellules du derme et de l'épiderme qui servent de matrice pour l'extraction d'ADN (photo INRA François Guéraud).

Deux méthodes de typage SNPs (Single-Nucleotide Polymorphisms) ont été spécialement mises au point pour répondre aux questions de recherche propres à la truite des îles Kerguelen^{13, 14}. En s'appuyant sur des marqueurs moléculaires phylogéo-

graphiquement informatifs (mitochondriaux et nucléaires), ces outils moléculaires sont à même de discriminer les grandes lignées évolutives européennes et susceptibles d'identifier le bassin d'origine d'une truite. Un premier lot de 31 échantillons d'écailles de truites capturées entre 1970 et 1985 dans divers cours d'eau des îles Kerguelen a déjà pu être analysé (Tableau 3) et 29 truites ont pu être génotypées et assignées avec succès. Même si les analyses sont encore peu nombreuses au regard du nombre total d'œufs introduits dans l'archipel, les résultats obtenus suggèrent que la grande majorité des truites introduites à Kerguelen sont issues de la lignée atlantique mais que les lots d'œufs ayant servi aux introductions ne proviennent pas d'une unique souche de pisciculture. La souche introduite en 1973 dans la rivière du Borgne (une centaine d'alevins déversés, reliquat d'un lot d'œufs déversés fin 1972 aux îles Crozet), pourrait provenir totalement ou partiellement de la lignée atlantique « ancestrale » (présence chez une truite capturée en 1981 de l'allèle *100 de la lactate déshydrogénase à l'état homozygote). L'utilisation de ces outils moléculaires sur un nombre plus grand d'échantillons historiques de Kerguelen devrait permettre de revisiter le scénario d'introduction et d'en affiner les modalités.

¹⁰ Ayllon, F., Davaine, P., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. (2006). Dispersal and rapid evolution in brown trout colonizing virgin Subantarctic ecosystems. *Journal of Evolutionary Biology* **19**(4), 1352-1358.

¹¹ Ayllon, F., Davaine, P., Beall, E., Martinez, J.L. & Garcia-Vazquez, E. (2004a). Bottlenecks and genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks introduced in the Subantarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture* **237**(1-4), 103-116.

¹² Ayllon, F., Martinez, J.L., Davaine, P., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. (2004b). Interspecific hybridization between

Atlantic salmon and brown trout introduced in the subantarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture* **230**(1-4), 81-88.

¹³ Chat, J. & Manicki, A. (2012). A SNP-based assay in a non model species: evolutionary lineage assignment of brown trout ancient DNA. *Conservation Genetics Resources* **4**(1), 59-62.

¹⁴ Chat, J., Manicki, A. & Merchernek, N. (2008). Typing for brown trout LDH-C1* alleles together with microsatellites by automated sequencing. *Conservation Genetics* **9**(6), 1669-1671.

Année	Rivière	Nombre d'individus	Echecs	Assignment (lignée mitochondriale)	Génotype LDH
1970	Ferme	4	0	atlantique	*90/90
1970	Studer	6	0	atlantique	*90/90
1981	Ferme	5	0	atlantique	*90/100
1981	Borgne	6	2	atlantique	*90/90 (3) *100/100 (1)
1981	Acaena	5	0	atlantique	*90/90
1985	Borgne	5	0	atlantique	*90/90
	TOTAL	31	2		

Tableau 3: Génotypage à partir d'écaïlles anciennes de truites de diverses rivières des îles Kerguelen à l'aide de marqueurs phylogéographiquement informatifs. Le SNAPSHOT interroge simultanément onze SNPs mitochondriaux (sites 8524, 8739, 14568, 15690, 15859, 15925, 16052, 16374, 16567, 16623, 16649, 16690 relativement à la séquence complète du génome *Salmo trutta* AM910409) et un SNP nucléaire (site 41 de la séquence nucléaire de la lactate déshydrogénase C1 AF488539).

2.3.5) L'écaïlle, un enregistreur d'isotopes stables.

Qu'est-ce qu'un isotope stable ?

Le noyau d'un atome est constitué de protons qui sont chargés et de neutrons qui ne le sont pas. En physique nucléaire et en chimie, deux atomes sont dits isotopes si leurs noyaux ont un nombre de protons identique mais des nombres de neutrons différents. Ceci a pour conséquence directe de modifier la masse de l'élément sans changer ses propriétés chimiques. Les isotopes qui ne subissent pas de désintégration atomique sont dits stables (par opposition aux isotopes radioactifs).

Abondance naturelle et fractionnement

L'abondance naturelle des isotopes stables est souvent répartie entre un isotope majoritaire et un ou des isotopes minoritaires. Pour exemple le carbone, à l'échelle de la planète, l'isotope majoritaire est le ^{12}C abondant à 98.89%, l'isotope ^{13}C n'étant présent qu'à 1.11 %. À des échelles spatiales plus restreintes, un phénomène de fractionnement ou discrimination isotopique lors de processus biochimiques modifie les équilibres isotopiques. Selon le lieu, l'organisme ou même ses organes,

la proportion des isotopes stables ne sera pas la même. En écologie trophique, le rapport isotopique d'un organisme dépend directement de son alimentation, on parle alors de signature isotopique. En fonction du milieu où évolue l'organisme et de la nourriture qu'il y trouve, sa signature diffèrera. Dans un milieu donné, on observe un enrichissement en isotope lourd tout au long de la chaîne alimentaire. Ceci permet de distinguer chaque maillon de la chaîne et qui est consommé par qui. C'est la résultante du fractionnement ou discrimination isotopique.

Dans la mise en place d'un plan d'échantillonnage, la nature des tissus doit être prise en compte. La raison est le turn-over (temps de renouvellement du tissu). L'ajustement isotopique entre un consommateur et ses proies est plus ou moins rapide selon les organes. Certains tissus comme le foie ou le sang sont renouvelés rapidement et leur signature correspond à un temps d'intégration court. D'autres comme le muscle, les écaïlles, intègrent une signature sur une durée plus longue. L'écaïlle de par sa croissance continue enregistre les différentes phases de la vie du poisson (croissance, hiver, migration,

reproduction, §2.3.1). Plus précisément, des études ont montré que les rapports isotopiques du carbone (C) et de l'azote (N) contenus dans l'écaïlle apportent des informations sur le comportement trophique de l'individu. D'une manière plus générale, les collections d'écaïlles longues permettent de faire des études rétrospectives sur le fonctionnement ancien des réseaux trophiques dans lesquels les poissons ont été collectés.

Autour du poisson, le réseau trophique

Un des objectifs du programme SALMEVOL était de réaliser un échantillonnage de ce qui pouvait de près ou de loin entrer dans la chaîne alimentaire des cours d'eau de Kerguelen, et d'y positionner les orientations trophiques de la truite. Pour réaliser un prélèvement représentatif du réseau trophique, il faut considérer l'ensemble des sources alimentaires et des consommateurs qui compose la station : plantes, algues, périphyton, matière organique sédimentée (SOM), différents invertébrés aquatiques ou terrestres, jusqu'aux poissons enfin. Au total, pendant deux campagnes d'été SALMEVOL, 14 stations ont été échantillonnées, soit 9 rivières et leur zone rivulaire et une station marine, ce qui représente environ 1700 échantillons.

Pour les écaïlles comme pour les différents compartiments du réseau trophique, les étapes de collectes et de nettoyages sont primordiales, pour une bonne interprétation des résultats. Chaque échantillon ne doit pas être contaminé

par un autre au risque de changer sa signature isotopique et l'appréciation de sa place dans le réseau trophique. Sur le terrain, lors des 2 campagnes d'échantillonnage, un sérieux effort de nettoyage a été fourni par les équipes de terrain ; cette étape est longue, notamment plus sous les conditions climatiques qui règnent à Kerguelen. Le poids frais de tissu nécessaire par prélèvement équivaut à 1g pour un échantillon d'origine animale et 5g pour un échantillon d'origine végétale. La quantité prélevée est plus importante que celle nécessaire à l'analyse, car des pertes sont engendrées par la préparation de l'échantillon avant l'analyse.

Après le nettoyage, les échantillons frais ont été congelés dans l'azote liquide sur le terrain, sauf les écaïlles de poisson (en sachet papier). Ces échantillons ont été transférés au congélateur à -20°C dès le retour à la base. Ils ont par la suite été lyophilisés avant le retour en métropole. Une fois rapatriés, tous les échantillons sont traités de la même manière, les prélèvements lyophilisés sont homogénéisés par broyage. La quantité d'échantillon nécessaire finale dépend de la nature du tissu (végétal ou animal) par sa richesse en l'élément dosé. Les prises d'essai sont de 400µg pour les tissus animaux et 3 mg pour les tissus végétaux. L'analyse des isotopes stables est faite par un spectromètre de masse à flux couplé à un analyseur élémentaire. Les résultats des analyses sont conventionnellement reportés selon la notation δ en ‰ ($\delta^{13}C$ ou $\delta^{15}N$ par exemple), qui représente le rapport entre l'isotope rare et l'isotope abondant par rapport à des valeurs de références correspondant aux standards internationaux de l'Agence Internationale de l'Énergie Atomique.

2.4) Que fait-on avec un otolithe à Kerguelen ?

La sclérochronologie est une discipline ancienne mise en œuvre en écologie et biologie pour

étudier séquentiellement (série temporelle) les informations contenues dans les structures

calcifiées de certains organismes (ex. poissons, gastéropodes, coraux, bivalves, etc.). À l'instar des cernes des arbres, ces structures sont hautement informatives puisqu'elles grandissent continuellement au cours de la vie d'un organisme. Chez les poissons, les traits d'histoire de vie sont très majoritairement étudiés en se basant sur l'analyse des pièces sclérifiées suivantes : écailles, otolithes, vertèbres et rayons de nageoire. Elles permettent notamment d'estimer l'âge mais leur application va bien au-delà, si bien qu'elles constituent dorénavant le principal outil de gestion et de recherche en ichtyologie (dynamique des populations, gestion des stocks, etc.).

L'écaille, dont le prélèvement est relativement aisé et non létal pour le poisson, a été la pièce calcifiée la plus utilisée, depuis les premières introductions, pour étudier les traits de vie et estimer l'âge individuel dans les populations des Îles Kerguelen et Crozet. Cependant, bien que très informatives, notre expérience nous enseigne que les estimations d'âge issues d'études scalimétriques perdent en fiabilité lorsque l'âge des truites dépasse 7 à 8 ans, et des phénomènes de résorption (perte d'information) peuvent venir compliquer les analyses dans des contextes environnementaux particuliers. Il était donc indispensable de mettre en œuvre un autre outil de sclérochronologie, d'une part complémentaire à la lecture d'écaille pour les jeunes poissons mais aussi plus fiable pour les poissons âgés. Par ailleurs, nous verrons plus loin que l'otolithométrie ne se contente pas d'estimer finement l'âge d'un poisson mais permet également d'accéder à un grand nombre d'informations relatives aux traits de vie des individus tant migrateurs que sédentaires. Ces informations seront d'une aide précieuse pour

l'étude des populations installées dans les rivières anciennement colonisées ainsi que des poissons capturés sur les fronts de colonisation.

Mais qu'est-ce qu'un otolithe ?

Les poissons téléostéens possèdent une oreille interne jouant un rôle important tant pour l'audition que pour l'équilibration statique et dynamique. L'oreille interne des poissons, bien développée, est un système membraneux situé de part et d'autre de l'encéphale moyen, en arrière des yeux, et se compose notamment de trois canaux semi-circulaires terminés à leur base par trois paires de sacs (Fig. 18). Ces sacs otiques contiennent de petites structures calcaires appelées otolithes et principalement constituées de carbonate de calcium sous sa forme aragonitique (plus rarement sous sa forme vateritique) associé à une matrice protéique. Ils ont un rôle mécanorécepteur, participant ainsi à la perception des accélérations, de la pression ou des vibrations.

Contrairement aux autres pièces sclérifiées, les otolithes sont présents dès les premières phases de développement des individus, leur croissance est continue et ils ne subissent pas de résorption. Ces caractéristiques permettent aux otolithes d'enregistrer de nombreuses informations durant toute la vie des individus, sans jamais présenter d'altération. Les otolithes ayant la spécificité de croître radialement à partir d'un point central (*le primordium*), leur coupe produit une image similaire à celle des stries de croissance d'une coupe d'arbres et permet de retracer *a posteriori* l'histoire de vie individuelle des poissons. De plus, les otolithes renferment plusieurs niveaux d'information temporelle (macrostructures saisonnières ou annuelles, microstructures journalières) renseignant divers aspects de la vie d'un poisson.

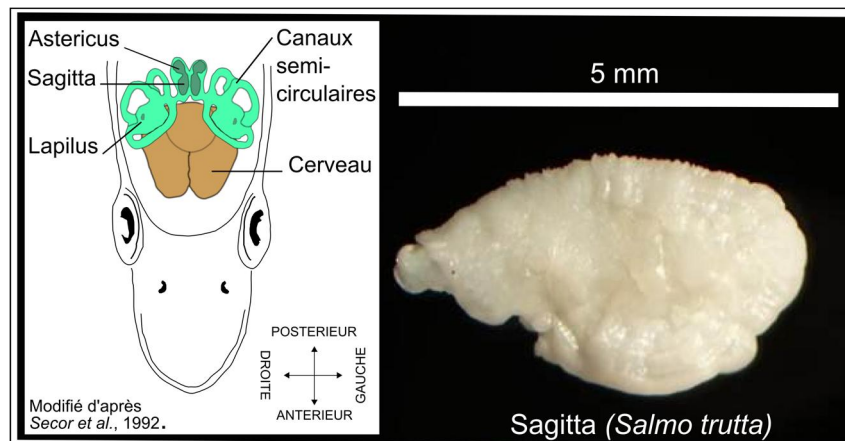


Figure 18: Localisation et morphologie de l'appareil auditif d'un poisson. Photo d'un otolithe de truite.

Malheureusement, les études otolithométriques demeurent relativement rares dans les environnements polaires et aucune étude écologique n'a à ce jour été réalisée sur les populations de salmonidés introduits dans les territoires austraux (voir cependant Morat *et al.*¹⁵). Par ailleurs, les études validant l'outil otolithométrique pour l'estimation de l'âge chez *Salmo trutta* sont inexistantes, non seulement dans l'aire de répartition d'origine, mais aussi dans les régions où l'espèce est introduite. Devant la manne potentielle d'information contenue dans les otolithes, ce constat nécessite la validation/confirmation d'un certain nombre de points concernant les propriétés structurales et microchimiques utiles en sclérochronologie. Cette étape est indispensable si nous souhaitons utiliser les otolithes "en routine" pour étudier de traits de vie à Kerguelen.

En effet, les avancées de la chimie analytique permettent aujourd'hui d'étudier la microchimie de pièces calcifiées. Les méthodes sont multiples et permettent l'analyse

quantitative et qualitative d'éléments traces (concentration inférieure à 100 mg.kg^{-1}) après une ablation séquentielle de matière le long d'un axe de croissance de l'otolithe. L'ensemble de ces techniques chimiques représentait une source d'information écologique et comportementale nouvelle pour l'étude des populations de salmonidés et de leur évolution. Par exemple, les études immuno-toxicologiques (RISKER et IMMUNOTOXKER) devaient s'appuyer sur une estimation fiable de l'âge et du moment de migration marine, afin de corrélérer le niveau et le type d'intoxication à l'histoire de vie des truites. Cependant, aucune méthode microchimique n'avait été mise en œuvre et calibrée aux Kerguelen à ce jour. Un travail préliminaire de test et de mise au point dans ces conditions environnementales spécifiques a donc été nécessaire.

¹⁵ Morat, F., Betoulle, S., Robert, M., Thailly, A.F., Biagianti-Risbourg, S. & Lecomte-Finiger, R. (2008). What can otolith examination tell us about the level of perturbations of

Salmonid fish from the Kerguelen Islands? *Ecology of Freshwater Fish* 17, 617-627.

2.4.1) Estimation de l'âge et de la croissance à partir des otolithes

Les otolithes apparaissent dès le début de l'ontogenèse : la larve de poisson possède déjà ses otolithes à l'éclosion et leur croissance se poursuit durant toute sa vie par formation successive de couches concentriques en périphérie. Ces couches concentriques peuvent subir des variations structurales et chimiques en fonction de la physiologie du poisson et de son environnement. Il y a ainsi alternance de couches sombres plus ou moins larges et espacées hyalines et des couches claires opaques. Lors des périodes de forte croissance (saison chaude), la formation de cristaux d'aragonite est en effet accélérée par la forte disponibilité en calcium dans le milieu. En période de croissance ralentie (saison froide), la concentration en cristaux d'aragonite est plus faible et des dépôts hyalins se forment en périphérie. Chaque année sont déposées une couche claire et une couche sombre, le comptage de ces couches permet donc de connaître l'âge en année du poisson et, par l'intermédiaire de modèles mathématiques, d'obtenir sa courbe de croissance.

Avant de pouvoir utiliser les otolithes comme une source fiable d'information concernant l'âge des poissons introduits, il est nécessaire de s'assurer que les structures étudiées marquent de façon détectable des anneaux d'arrêt de croissance annuelle dans les conditions environnementales de Kerguelen. Malgré la croissance continue des poissons en milieu tempéré, des données suggèrent qu'un arrêt de croissance est possible lorsque les conditions environnementales sont extrêmes, comme cela est le cas dans un certain nombre de systèmes colonisés. Cette tâche a déjà été réalisée avec succès pour les écailles⁶ mais pas encore pour les otolithes. En effet, il existe peu de travaux sur les otolithes de truite commune à ces latitudes et aucun ne s'est intéressé à la croissance de l'otolithe, ainsi qu'à la fiabilité de l'approche comme indicateur de l'âge. Sans cette confirmation, il est illusoire d'utiliser en l'état les données disponibles dans l'aire d'origine des poissons introduits puisque les patrons de croissance, de température et d'arrêt de croissance doivent vraisemblablement y être différents. Les conditions climatiques aux îles

Kerguelen sont en effet trop contrastées et il pourrait en résulter de sérieuses erreurs d'interprétation. À cela pourraient se rajouter d'autres facteurs comme la relative faible variabilité génétique des populations, l'absence de compétition dans certains milieux et le peu de ressources aquatiques dans d'autres, autant de raisons qui pourraient influencer le marquage et la lecture des otolithes.

Plusieurs questions centrales en sclérochronologie restaient donc en suspens. En particulier, bien que les otolithes de salmonidés soient étudiés pour estimer l'âge dans l'hémisphère Nord, on pouvait se demander s'ils avaient le même type de croissance et le même type d'anneau saisonnier que ceux produits par les truites dans l'aire de répartition d'origine. Par ailleurs, la croissance de l'otolithe pourrait ne pas suivre les mêmes règles pour les différentes phases de vie d'un individu et entre individus. Enfin, la croissance de l'otolithe pourrait ne pas être proportionnelle à la croissance de l'individu comme c'est le cas pour l'écaille.

Pour répondre à ces questions, des expérimentations ont été menées pendant les 3 ans de campagne du programme SALMEVOL. Les objectifs principaux étaient de définir une zone de l'otolithe permettant d'effectuer des mesures fiables (et ainsi de minimiser la variation intra et inter individuelle dans les mesures), de valider la formation d'anneaux hivernaux d'arrêt de croissance à Kerguelen, d'estimer la croissance annuelle de l'otolithe et la variation individuelle pour l'emplacement des anneaux et enfin d'estimer la relation taille du poisson/rayon de l'otolithe afin de valider la possibilité d'effectuer des rétro calculs de croissance. Il est important de souligner que, outre l'estimation de l'âge des poissons, ces validations sont également importantes pour l'interprétation des courbes microchimiques décrites ultérieurement.

Nos travaux de validation se sont basés sur l'hypothèse simple de formation d'un anneau d'arrêt de croissance hivernal faisant suite à une capture et un marquage chimique de l'otolithe en

été. Si cet anneau est observé l'année n+1 après recapture, chez plusieurs poissons d'âge allant de 1 à 5 ans, alors la formation d'un anneau hivernal sera validée et pourra par la suite servir de marqueur annuel. La population de la rivière de la Ferme a été choisie pour tester ceci, notamment pour son accessibilité depuis la base, sa facilité d'échantillonnage, la proximité du laboratoire BIOMAR et d'infrastructures pour la stabulation des poissons. Pendant l'été austral 2009 et après capture par pêche électrique, les poissons ont subi une ablation de nageoire adipeuse (marquage externe permettant la reconnaissance ultérieure des poissons marqués), une baignade de 3 h dans une eau teintée d'Alizarine - un pigment naturel fluorescent ayant une forte affinité pour le carbonate de calcium - puis ont été relâchés. Après analyse des otolithes des poissons recapturés chaque année, des résultats clairs sont apparus. Tout d'abord, une zone (de 85° à 125° par rapport à l'axe primordium-rostre, Fig. 19) est à privilégier pour les observations et la réalisation de mesures fiables à la surface de l'otolithe. Celle-ci est la zone où les stries de croissance et les anneaux hivernaux sont les plus identifiables et où les mesures des distances primordium-anneaux sont les moins variables chez un même individu ou entre individus.

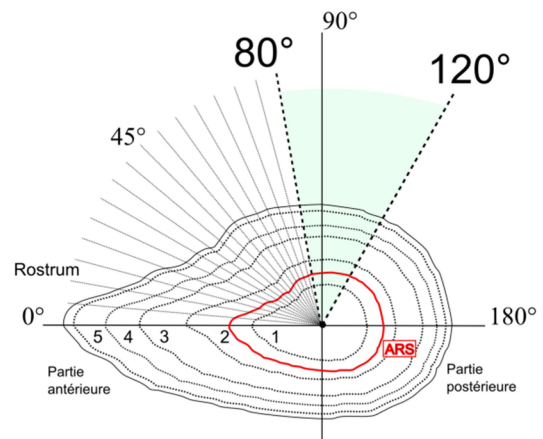
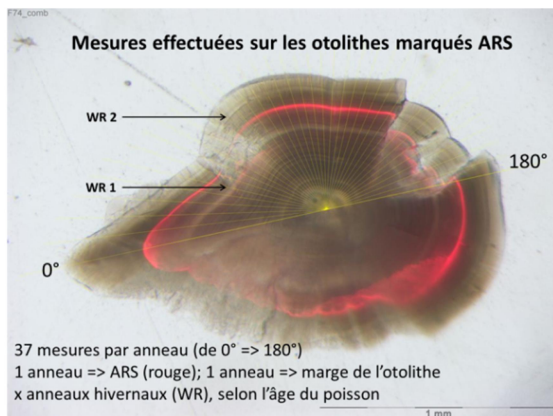


Figure 19: Otolithe marqué à l'alizarine chez un poisson marqué, relâché puis recapturé (haut). Identification d'une zone restreinte permettant une bonne lecture des stries de croissance (bas).

Aussi, comme nous l'attendions, l'anneau hivernal se forme clairement sur les otolithes dès le premier hiver austral et, par la suite, chaque année. Sa période de formation se situerait de mi-septembre à mi-octobre. Ce résultat fort permet de valider l'utilisation des otolithes, en complément de l'écaille, pour estimer de façon fiable l'âge individuel des truites à Kerguelen.

Enfin, le rayon de l'otolithe semble croître proportionnellement à la taille du poisson, du moins en eau douce et ce jusqu'à l'âge de 5 ans dans le cadre de notre étude (Fig. 20). La relation liant la croissance somatique et celle de l'otolithe rend possible la réalisation de rétrocalculs robustes en eau douce. Un tel rétrocalcul consiste à utiliser un modèle de croissance paramétré afin de déterminer *a posteriori* quelle a été la taille d'un poisson au cours de sa vie. En d'autres termes, elle permet de déterminer le taux de croissance passé d'un individu. Ce type d'information est primordial dans un système invasif où la dynamique de colonisation dépend en grande partie de la croissance des individus. En l'absence d'autres variables, la croissance des individus renseigne indirectement sur la quantité de nourriture présente dans les écosystèmes, sur les conditions environnementales, et même sur les éventuels effets densité-dépendants dans les populations en pleine expansion.

Les données actuelles montrent que la croissance de l'otolithe en mer semble suivre la même règle, à savoir l'inscription d'un anneau hivernal d'arrêt de



croissance après la smoltification et les séjours estivaux en mer. Cette propriété étant conservée quel que soit le milieu utilisé par un poisson, elle permet de déterminer finement l'âge d'un poisson dans toutes les circonstances. Cette validation est essentielle, notamment chez certains individus présentant vraisemblablement un âge avancé. Les données suggèrent en effet que certains vieux individus capturés auraient parfois 15 ans ou davantage, ce qui dans certains cas est compatible avec la capture d'individus initialement introduits à l'état juvénile dans les systèmes. Une telle longévité est en soi exceptionnelle et sans commune mesure avec les données issues de l'aire d'origine. Cette donnée peut paraître étonnante, mais elle pourrait en fait se révéler totalement normale: notre connaissance des traits d'histoire de vie est essentiellement basée sur l'étude d'écosystèmes dont les niches écologiques sont saturées, et dont les populations de salmonidés sont exploitées par l'homme. La prise en compte d'une longévité importante dans le cadre de l'invasion

d'écosystèmes sub-polaires permettrait probablement une meilleure compréhension des processus démographiques régulant l'évolution de la taille des populations introduites ainsi que leurs patrons de colonisation.

Suite à la validation de la formation d'anneau en eau douce décrite plus haut et à la comparaison concomitante d'otolithes et d'écaillés de poissons marqués de façon externe et recapturés lors d'expérimentations passées, nous pouvons confirmer que les otolithes continuent à former un anneau hivernal après la première migration marine à Kerguelen. Ainsi, l'estimation d'âge des poissons migrateurs capturés lors de SALMEVOL a pu être effectuée grâce à la scalimétrie mais aussi à l'otolithométrie, ce qui ajoute de la fiabilité aux données. Cette fiabilité est essentielle puisqu'elle a permis l'accès à des données indispensables pour le programme RISKER par exemple, et surtout puisqu'elle nous permet de tirer le meilleur parti de nos collections et suivis à long terme.

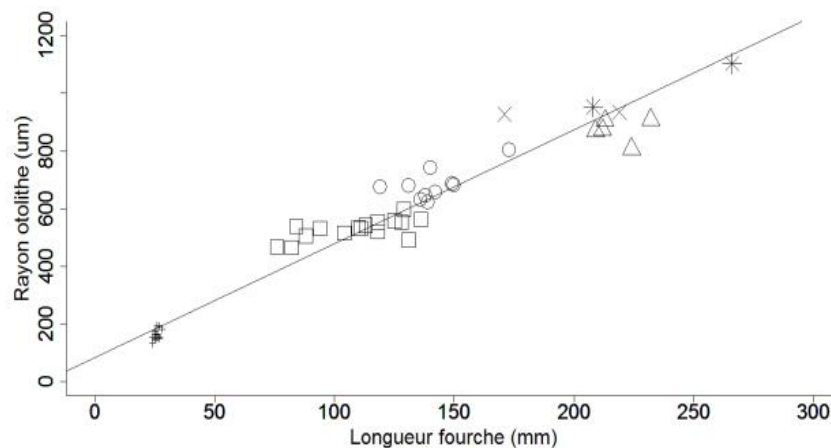


Figure 20: Relation entre le rayon de l'otolithe et la taille des poissons en eau douce jusqu'à l'âge de 5 ans. Cette relation linéaire étroite ($R^2=0.957$) permet de déterminer a posteriori la taille d'un poisson à un âge donné (+=0+, \square =1+, \circ =2+, \triangle =3+, \times =4+, $*$ =5+)

2.4.2) L'histoire de vie chimique et isotopique

L'objectif principal de la mise en œuvre de méthodes microchimiques sur les otolithes est de révéler les traits d'histoire de vie des poissons capturés dans les différentes populations d'intérêt, traits qu'il est impossible d'aborder avec précision par tout autre moyen. Dans le cadre du projet SALMEVOL le principal objectif était tout d'abord de mettre au point un outil analytique permettant d'étudier et de décrire les migrations marines. Les traits associés à cette phase marine sont l'âge de départ en mer, l'âge et la fréquence de retour en eau douce mais aussi l'ascendance maternelle (la microchimie permet de détecter si la mère d'un poisson a été migratrice ou résidente). Dans un deuxième temps, cet outil devrait permettre de corréliser l'évolution de ces traits migratoires en fonction de l'historique de colonisation des différents milieux. En particulier, les traits migratoires sont susceptibles d'évoluer en fonction de l'ancienneté d'une population dans une rivière donnée. Cette population en évolution dynamique pourrait produire, durant son processus de croissance, différents types d'individus migrateurs, notamment des poissons revenant dans leur rivière d'origine et des poissons dit « vagabonds » qui pourraient constituer des colonisateurs potentiels pour de nouveaux milieux.

Les collaborations avec d'autres programmes nécessitaient aussi la détermination des traits de vie liés à la phase marine des poissons. Par exemple, les programmes RISKER et IMMUNOTOXKER s'intéressent aux contaminations des salmonidés par les PCB et dioxine, ils visent à mettre en relation le taux de contamination avec l'âge, les milieux fréquentés et les aspects trophiques.

Une étude pilote a été menée par Ecobiop en 2008 grâce à un échantillon de 10 otolithes choisis parmi les 300 échantillons historiques d'otolithes prélevés lors des campagnes passées à Kerguelen. Bien que disparates, ces échantillonnages historiques ont permis de montrer que les concentrations de strontium pouvaient être un bon traceur des

migrations marines. En effet, un pic du ratio strontium sur calcium (Sr/Ca) et une stabilisation autour de valeurs plus élevées qu'en début de vie ont été détectés chez plusieurs poissons au phénotype migrateur. Ceci préfigurait une utilisation pertinente des otolithes comme indicateurs de la migration marine.

Chimie élémentaire

Comme les populations ou les stocks de poisson vivent dans différents environnements, la composition élémentaire des otolithes devrait servir d'identificateur de la population des poissons auxquels ils appartiennent. L'utilisation de la composition élémentaire des otolithes pour différencier les stocks repose sur les deux postulats suivants : 1) les matières déposées sur les otolithes n'ont pas d'activité métabolique après leur dépôt et ne sont pas susceptibles de résorption ; 2) l'environnement physique et chimique influe sur le taux d'incorporation des éléments-traces à la surface de l'otolithe en croissance¹⁶. Le deuxième postulat ne se vérifie sans doute pas dans le cas des éléments assujettis à une forte régulation physiologique (par exemple Na, K, S, P et Cl); aussi ces éléments sont-ils d'un intérêt limité dans les études d'identification de stock. Toutefois, les deux postulats semblent être respectés dans le cas d'autres éléments comme Sr, Ba, Mn, Fe et Pb (voire Li, Mg, Zn, Cu et Ni), chez lesquels les facteurs ambiants ont des effets importants sur la composition des otolithes. Les réactions environnementales de cette nature, qui sont enregistrées de façon permanente dans l'otolithe, signifient que les concentrations de certains éléments et isotopes dans l'otolithe peuvent servir d'empreinte biologique permettant de différencier des groupes de poisson ayant passé au moins une partie de leur vie dans des environnements différents.

L'efficacité discriminatoire est très accrue lorsqu'on traite ces éléments en groupe, par technique

¹⁶ Campana, S.E. & Thorrold, S.R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish

populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(1), 30-38.

statistique multivariée, plutôt que séparément; d'où la notion d'«empreinte élémentaire». Cette application a notamment l'avantage de ne pas avoir à lier l'empreinte élémentaire à des sources ou des lieux possibles dans l'environnement. Elle est fondée sur l'idée que la présence de différences importantes dans les empreintes d'au moins deux groupes de poissons signifie que ces groupes ne peuvent tous représenter des échantillons aléatoires d'une même population. Ce raisonnement reste valable même si des facteurs physiologiques ont influencé la composition élémentaire, car des échantillons aléatoires d'une même population présenteraient les mêmes effets physiologiques moyens.

Dans nos études, nous avons distingué deux zones distinctes au sein de l'otolithe, la zone proche du centre, appelée *primordium*, qui s'est développée dans l'œuf dès le début de croissance de l'embryon et la zone post éclosion qui s'est formée lorsque le poisson est autonome, en contact avec son milieu et sa nourriture naturelle. En l'absence de nourriture exogène et d'échange important avec le milieu environnant, le *primordium* est principalement construit grâce au vitellus d'origine maternelle. Cette zone enregistre donc très précocement dans les otolithes le milieu (eau douce/marine) dans lequel a évolué la mère au moment de la maturation. L'analyse du *primordium* permet donc de déterminer le phénotype (résident ou migrateur) des géniteurs femelles. À noter que cette approche ne peut pas être appliquée aux géniteurs mâles et qu'il n'existe actuellement aucune méthode chimique permettant de déterminer l'origine/milieu d'évolution des pères.

Analyse des milieux de vie

Dans un premier temps les analyses chimiques de l'eau (Sr/Ca) des différents milieux échantillonnés ont permis de différencier sans ambiguïté les eaux douces, qui ont des valeurs inférieures à 8×10^{-3} , des eaux marines qui oscillent autour de 23×10^{-3} . Le pouvoir discriminant du ratio Sr/Ca est donc très largement discriminant entre les deux milieux étudiés. De plus, les ratios Sr/Ca en eau douce et en lac sont généralement assez homogènes, avec de faibles variations entre les prélèvements d'eau faits à l'amont et l'aval des systèmes.

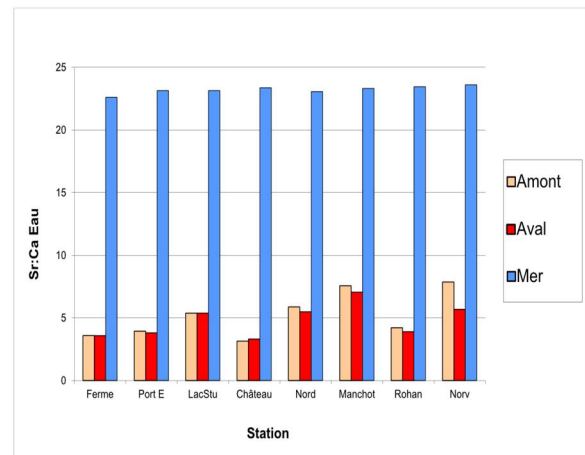


Figure 21: Valeur du ratio Sr/Ca dans 8 stations le long des différents cours d'eau (Port E: Port Elizabeth; LacStu: Lacs Studer; Norv: Norvégienne).

À titre d'exemple, l'écart est généralement inférieur à $0,6 \times 10^{-3}$ (Fig. 21), sauf pour la rivière Norvégienne qui a une variation de $2,18 \times 10^{-3}$ entre la partie amont et aval. On notera aussi les valeurs maximales atteintes en eau douce par ce cours d'eau dans la zone amont ($7,865 \times 10^{-3}$).

Parallèlement nous nous sommes intéressés à l'incorporation des éléments traces dans l'otolithe et en particulier à la corrélation potentielle entre le ratio Sr/Ca de l'otolithe et celui de l'eau dans laquelle ont vécu les poissons échantillonnés. Il était important de valider aux Kerguelen une telle corrélation et de la quantifier, sachant qu'une telle relation a déjà été documentée dans l'aire de répartition originale de *Salmo trutta*. À cet effet, nous avons analysé les otolithes de poissons d'eau douce capturés dans des milieux chimiquement contrastés (3 habitats d'eau douce en amont des bassins et 1 habitat marin). Il apparaît que les ratios Sr/Ca de l'otolithe varient corrélativement à ceux du milieu de vie des poissons (Fig. 22); ce résultat concluant doit permettre d'utiliser les variations brusques du ratio Sr/Ca comme un indicateur du changement potentiel du milieu de vie d'un individu (changement affluent => rivière principale ou eau douce => eau de mer).

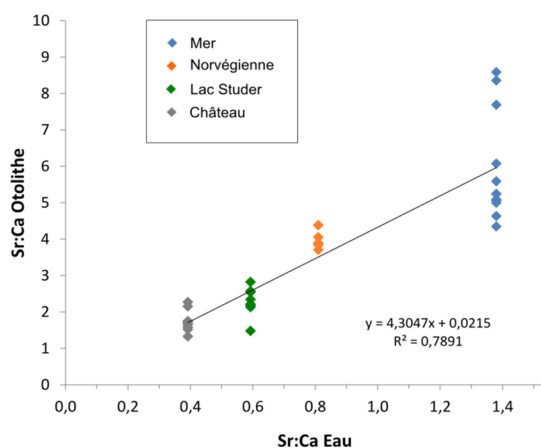


Figure 22: Corrélation entre le niveau de Sr/Ca dans le milieu aquatique (transformation logarithmique pour les besoins de la figure) et l'otolithe (valeur brute).

Afin de mettre en relation des périodes de croissance de l'otolithe avec les différents milieux de vie utilisés, il était nécessaire de fixer des seuils pour lesquels la croissance de l'otolithe s'est effectuée en eau douce ou en milieu marin. Pour cela, les ratios Sr/Ca ont été analysés sur des poissons « témoins », représentatifs de chaque milieu et dans des zones de l'otolithe pour lesquelles nous étions sûrs du milieu de croissance des poissons. Grâce à la définition de l'étendue de variation des ratios pour chaque milieu il a été possible de fixer des valeurs seuils discriminantes (Fig. 23).

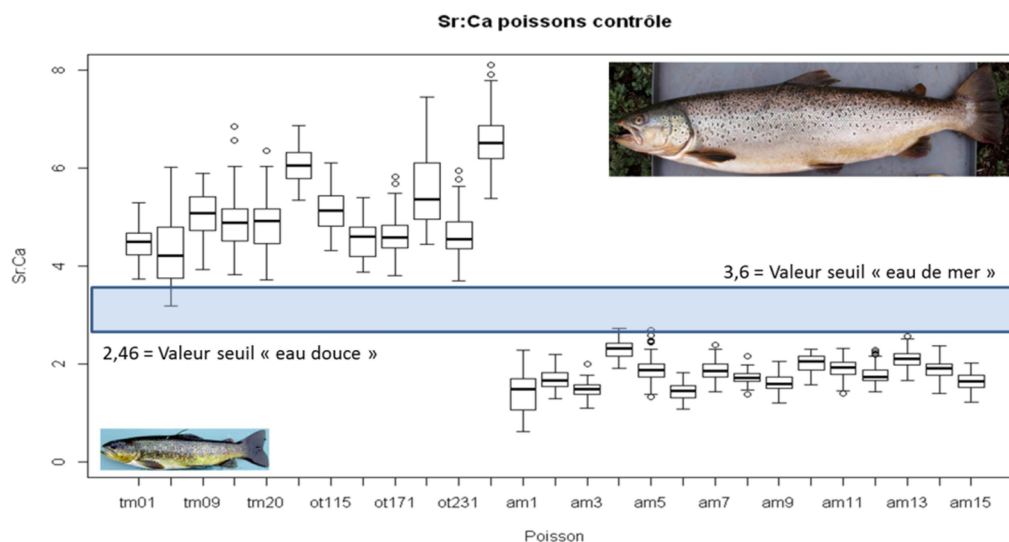


Figure 23: Seuils discriminants les valeurs microchimiques (Sr/Ca) des eaux douce et marine, déterminés par la comparaison entre des ratios issus d'individus migrants marins (en haut) et résidents (en bas).

Grâce à cette « cartographie chimique », basée sur une estimation de la réponse du ratio Sr/Ca dans l'otolithe en relation avec les différents milieux de vie, il a été possible de déterminer l'habitat vraisemblablement exploité par un individu tout au long de sa vie. Par ailleurs, la distribution des anneaux d'arrêt de croissance (voir précédemment) a pu être mise en relation avec les courbes microchimiques afin de réaliser une calibration temporelle du signal ainsi obtenu (Fig. 24). C'est à partir de cette séquence chronologique précise que les traits de vie du poisson apparaissent clairement, comprenant

notamment l'ascendance maternelle, le temps de séjour en eau douce, l'âge à la migration, le temps de séjour en mer et les retours en eau douce potentiels.

L'utilisation de cette cartographie chimique a permis de déterminer en routine l'utilisation de l'habitat pour les individus échantillonnés. Un très large éventail de stratégies comportementales a été observé. Si les profils sont le plus souvent caractérisés par des signatures microchimiques contrastées et des transitions rapides entre le milieu marin et d'eau

douce (voir figure précédente), il n'en est pas de même pour tous les individus.

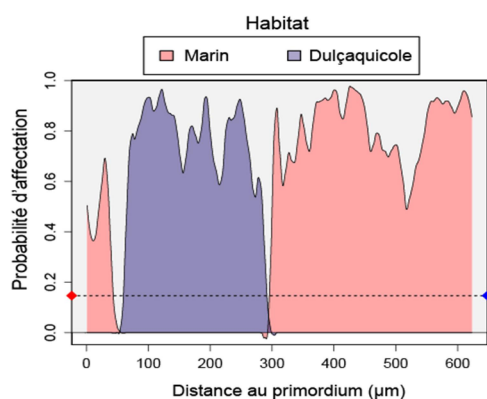
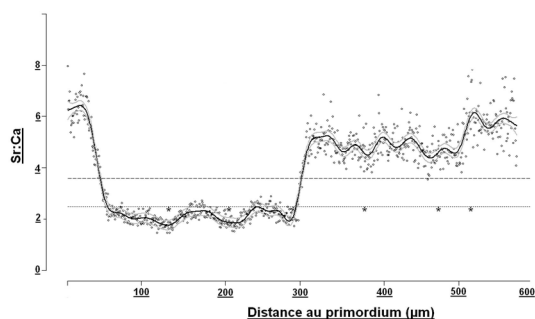


Figure 24: Exemple de profil microchimique du ratio Sr/Ca brut d'un individu (haut) et cartographie de l'utilisation de l'habitat de cet individu (marin en rose et eau douce en bleu) déterminée à partir des valeurs seuils précédemment déterminées.

Certains poissons présentent en effet pendant une longue période un signal intermédiaire pour lequel il n'est pas possible de trouver de correspondance claire avec le milieu utilisé (Fig. 25). D'autres présentent au contraire, entre deux phases contrastées, un signal intermédiaire suggérant un temps de résidence dans un milieu correspondant vraisemblablement à une zone estuarienne. Étant donné la petite taille des zones estuariennes, ces profils, nombreux dans certains systèmes, suggèreraient un comportement particulier qui serait à même d'influencer la dynamique de colonisation. Nous verrons au paragraphe suivant que l'analyse isotopique dément cette possibilité.

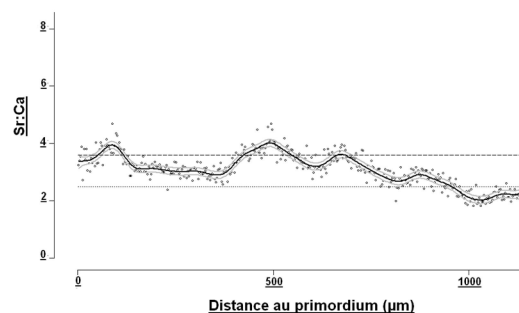


Figure 25: Profil microchimique (ratio Sr/Ca uniquement) d'un poisson dont la signature microchimique est intermédiaire une bonne partie de sa vie. Pour ce type d'individus, la détermination de l'utilisation de l'habitat est incertaine.

Autre fait important, la lecture microchimique des otolithes corrobore le plus souvent le phénotype observé. Ainsi les poissons présentant une robe de type "résidents" ont généralement passé un certain temps avant l'échantillonnage en milieu dulçaquicole et ceux présentant une robe de type "migrateurs" ont généralement passé un certain temps en mer avant leur échantillonnage. Cependant, plusieurs individus présentant des phénotypes résidents montraient un signal microchimique typiquement marin, parfois depuis une longue période. Cette donnée suggère que le seul phénotype de la robe ne peut pas être utilisé pour déterminer le statut d'un poisson et que certains changements de milieu n'ont pas de répercussion phénotypique notable, au moins sur la robe.

Analyse isotopique

Tout comme la microchimie élémentaire, les concentrations de certains isotopes dans l'otolithe peuvent servir d'empreinte biologique permettant de différencier des groupes de poisson ayant passé au moins une partie de leur vie au sein d'environnements différents. Étant donné que les isotopes présents dans l'eau dépendent directement de la nature géologique de la roche sous-jacente et/ou de celle du bassin versant, les analyses isotopiques offrent généralement une bien meilleure résolution spatiale de l'utilisation de l'habitat que les

analyses élémentaires, à condition de pouvoir distinguer des zones géographiques de nature géologique contrastée. Analytiquement et financièrement lourde, cette approche isotopique n'est généralement pas utilisée dans un contexte amphidromique pour lequel la microchimie élémentaire suffit généralement à faire la distinction entre les milieux dulçaquicole et marin. Pourtant les signatures isotopiques sont très contrastées et stables entre ces deux environnements et pourraient venir confirmer les résultats obtenus en microchimie élémentaire. Les analyses réalisées ont montré que tous les poissons présentant une signature élémentaire intermédiaire, dont l'histoire de vie était incertaine (ex. Fig. 25) présentent en réalité une signature isotopique très contrastée (Fig. 26). Outre le fait de souligner les limites de résolution des analyses en microchimie élémentaire, les résultats tranchent en faveur d'une dichotomie parfaite des comportements anadromes. Autrement dit, tous les poissons résident dans un environnement soit marin, soit

dulçaquicole, avec une transition rapide incompatible avec une période transitoire de résidence en milieu estuarien.

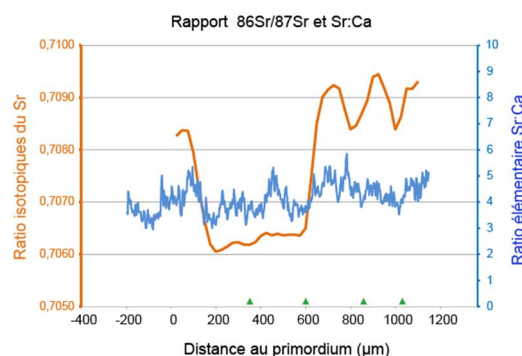


Figure 26: Profils microchimique (bleu) et isotopique (orange) d'un poisson. La signature microchimique fluctue autour d'une valeur intermédiaire et ne permet pas de déterminer avec certitude l'utilisation de l'habitat. En revanche, la signature isotopique révèle une ascendance marine, suivie d'une période de croissance juvénile en milieu dulçaquicole et d'un passage rapide en milieu marin, sans période transitoire.

Les avancées du programme SALMEVOL sur l'otolithe en résumé :

- Les modalités de croissance des otolithes ont été empiriquement validées et, malgré les conditions environnementales extrêmes, correspondent à celles rencontrées dans l'aire d'origine.
- Il est dorénavant possible de déterminer avec fiabilité l'âge précis des poissons quels que soient leurs phénotypes. Cette donnée vient fiabiliser les lectures d'âges réalisées sur les écailles. Une longévité exceptionnelle a d'ailleurs été répertoriée pour certains individus.
- Les analyses microchimiques permettent de déterminer l'utilisation de l'habitat tout le long de la vie des poissons. Les principales caractéristiques phénotypiques ont bien été retrouvées même si la congruence entre le signal microchimique et le phénotype n'est pas systématique. Cela permet avec exactitude de quantifier la quantité d'individus résidents/anadromes dans chacun des systèmes. Un très large éventail de stratégies d'histoire de vie a été observé.
- En combinaison avec les modalités de croissance des otolithes, une analyse phénologique des comportements migratoires (âge/saison de départ/retour en mer) est possible. L'âge de départ en mer est chimiquement bien marqué et sa détermination n'est jamais incertaine.
- Ces analyses ont également mis en évidence une ascendance marine pour de nombreux spécimens résidents, point de départ à la compréhension de la dynamique de colonisation des rivières. Elles ont aussi confirmé la nature résidente de certaines populations établies.
- Les analyses isotopiques viennent corroborer les résultats microchimiques quant à l'utilisation de l'habitat et permettent pour certains cas incertains de confirmer la dichotomie forte (marin/dulçaquicole) des stratégies adoptées par les poissons à Kerguelen (pas d'utilisation spécifique des zones estuariennes, ni transitoirement, ni durablement).

3) Quelques grandes questions scientifiques

3.1) Quelles sont les grandes caractéristiques de la dynamique de colonisation ? L'exemple de la truite commune.

Modéliser la colonisation

La colonisation de l'archipel semble beaucoup devoir à la main de l'homme, comme expliqué précédemment (voir § 1): les introductions ont été multiples, ainsi que les transports entre systèmes hydrographiques. Le cas de la truite est le plus spectaculaire, avec une présence confirmée dans 41 systèmes hydrographiques en 2012, et des signalements sur plusieurs nouveaux systèmes. Si la main de l'homme a joué son rôle, la truite a aussi clairement montré une capacité à coloniser de nouveaux systèmes par elle-même, avec notamment le rôle majeur joué par les phénotypes migrants marins, qui facilitent la dispersion des gènes. Peut-on mesurer cette vitesse de colonisation de façon formelle? Peut-on évaluer si la géographie de l'archipel a facilité ou ralenti la colonisation? Cette vitesse de colonisation a-t-elle été constante, ou bien a-t-elle changé dans le temps? Les poissons dispersent-ils plus loin qu'avant? Sont-ils toujours aussi capables de coloniser des nouveaux systèmes? Autant de questions importantes pour comprendre les processus d'invasion dans le cadre de l'environnement changeant et vulnérable de Kerguelen.

La richesse des données concernant la truite commune a servi de base à la construction d'un modèle de colonisation, dont l'objectif était de répondre aux questions susmentionnées. Ce modèle intègre l'état de colonisation de 85 systèmes hydrographiques répartis sur le pourtour Est de Kerguelen, en partant de la baie des Entrelacs au nord jusqu'à Rallier du Baty au sud, de 1962 à nos jours. Il fait la distinction entre les colonisations naturelles et celles provoquées par l'humain, ce qui permet

d'accéder à des paramètres de colonisation non biaisés. Il prend aussi en compte l'incertitude parfois présente dans les données: il n'est pas toujours possible de dater la première reproduction dans un nouveau système, même si grâce aux pêches de contrôle et à la scalimétrie, on peut remonter souvent à cet événement précis. Le modèle cherche à prédire l'état colonisé ou vierge des systèmes sur un pas de temps annuel. La colonisation peut être vue comme la mise en place d'une métapopulation, soit un réseau de populations interconnectées.

Dans ce modèle, la probabilité qu'un système vierge se colonise va donc dépendre de sa distance aux autres systèmes déjà colonisés, de la capacité des poissons à franchir cette distance, mais aussi de leur efficacité à coloniser un système (c'est-à-dire s'y reproduire) une fois arrivés dans ce système. De plus, la taille de chaque système peut avoir une influence sur l'attraction qu'il exerce sur les colonisateurs, ou encore sur sa capacité à émettre de nouveaux colonisateurs une fois que le système est déjà colonisé.

Les principaux éclairages

La figure 27 montre comment le modèle arrive en partie à recréer la dynamique de l'invasion. Les résultats de cette analyse apportent plusieurs informations intéressantes. La première est que la vitesse de colonisation a, en général, été faible dans les années 1960, puis s'est accélérée dans les années 1980, pour ralentir à nouveau dans les années 2000.

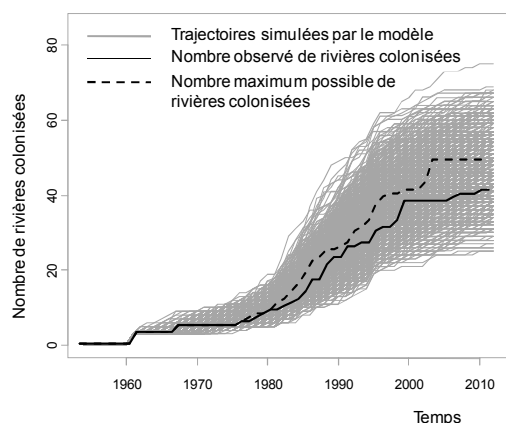


Figure 27: Dynamique de l'invasion recréée par le modèle. Les courbes en gris représentent chacune une trajectoire d'invasion simulée par le modèle. La ligne noire représente le nombre de rivières colonisées connues à un temps donné, la ligne en pointillé représente le maximum de rivières colonisées à un temps donné, en faisant l'hypothèse que toutes les rivières dont nous ne connaissons pas l'état à un temps donné sont en fait colonisées. On observe que les simulations se distribuent autour d'une médiane située entre ces deux lignes, et qu'elles restituent la forme du patron observé globalement.

Une partie de ce phénomène s'explique notamment par la répartition des systèmes hydrographiques vierges à chaque pas de temps: la baie du Morbihan, ainsi que la Péninsule de Courbet, présentent de très nombreux systèmes hydrographiques souvent hospitaliers pour la truite. En revanche, lorsque l'on s'approche du front ouest de colonisation comme ces dernières années, les rivières sont un peu moins fréquentes, et certaines sont sous influence glaciaire.

Mais ce patron est en fait généré par une mécanique plus complexe, avec deux nuances principales (voir Fig. 28):

- il apparaît dans les résultats que la taille des systèmes joue un rôle important sur l'attraction des poissons; des systèmes importants comme la rivière du Château ou le Studer exercent donc un fort attrait sur les poissons migrateurs, bien qu'ils soient déjà colonisés. En revanche, le modèle montre que ces systèmes n'ont pas tendance à émettre plus de dispersants vers les autres systèmes, malgré leur taille. Une autre

façon de voir les choses est de dire que les petits systèmes vont avoir du mal à attirer des colonisateurs, mais qu'une fois colonisés, ils contribueront autant aux flux de dispersants que les grands systèmes.

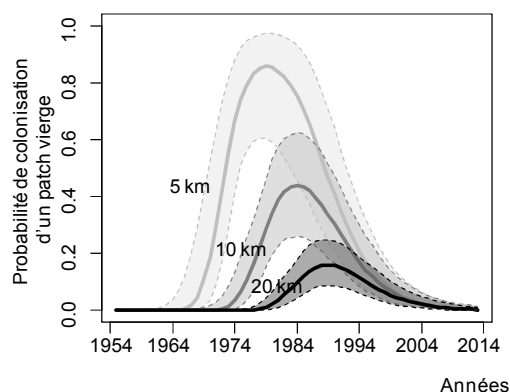


Figure 28: Nous considérons ici un scénario théorique simple: un environnement dans lequel se situent seulement deux patches de taille intermédiaire, dont seulement un est colonisé, comme si une introduction avait été réalisée par l'homme. Nous calculons alors d'après le modèle la probabilité que le second patch vierge de taille moyenne, situé à 5, 10 ou 20 kilomètres devienne colonisé à son tour. Les traits pleins indiquent la médiane de la prédiction, les pointillés étant les quantiles à 2.5% et 97.5%. On observe un pic dans la probabilité d'être colonisé entre les années 1970 et 1980, avec des décalages temporels en fonction de l'éloignement entre les deux patches, ainsi qu'une probabilité moins forte pour une distance accrue.

- une seconde nuance importante est que le patron décrit (accélération puis ralentissement de la colonisation) est en fait sous-tendu par deux mécanismes antagonistes. Le modèle montre en effet que les truites ont tendance à disperser de plus en plus loin avec le temps qui passe, génération après génération. En revanche, elles seraient de moins en moins efficaces à se reproduire dans les nouveaux systèmes rencontrés pendant leur dispersion. Ces deux mécanismes produisent donc un effet antagoniste, largement responsable du patron global.

Ce premier modèle de colonisation a pour mérite de disséquer de façon rationnelle quelques grands processus propres aux

métapopulations et de montrer leurs rôles respectifs dans l'histoire de la colonisation. Si certains résultats semblent intuitivement logiques (effet de la taille des systèmes sur l'attraction des dispersants, ralentissement de la colonisation au moment où le front se rapproche de zones plus froides), d'autres jettent une lumière nouvelle sur le fonctionnement de la colonisation. Il n'est pas certain que la capacité à disperser ait fortement augmenté, ou encore que les individus soient moins capables de se reproduire dans des systèmes vierges: ce sont des résultats de modèles estimés sur nos données, et il serait bon désormais de tenter une confirmation par des approches indépendantes: mesure réelle de la dispersion, directe par suivi actif, individuelle par l'analyse de la génétique ou de la

microchimie des otolithes par exemple à travers les générations, capacité des œufs et alevins à survivre dans des environnements périglaciaires. Cependant, ces tendances temporelles font écho à d'autres études dans lesquelles les capacités d'adaptation des espèces tantôt facilitent la colonisation, tantôt la limitent, en relation avec la variation temporelle ou spatiale de l'environnement. Ainsi, le front de colonisation ouest pourrait constituer une zone obstacle, notamment parce que l'environnement y est plus contraignant, et parce que l'espèce pourrait ne pas pouvoir s'adapter rapidement, que ce soit par la plasticité phénotypique, ou par la sélection génétique.

3.2) Les salmonidés ont-ils évolué depuis leur introduction ? Cas de l'âge de première migration en mer chez la truite

Un grand débat en biologie a occupé les dernières décennies: celui de l'effet de l'adaptation locale sur des échelles de temps courtes (quelques générations). La théorie darwinienne fait en effet l'hypothèse que les organismes s'adaptent à leur environnement génération après génération sous l'effet de la sélection naturelle et de la plasticité phénotypique. Ses effets devraient être plus sensibles lorsque des organismes arrivent dans un nouvel environnement, pour lequel ils ne sont pas forcément pré-adaptés. D'un autre côté, la plasticité phénotypique, qui est la capacité de l'organisme à modifier son phénotype au cours de son développement, peut aussi lui permettre de faire face à de nouveaux environnements, et peut notamment faire écran à la sélection naturelle. Les rôles respectifs de la plasticité et de la sélection restent difficiles à évaluer mais ils sont importants pour comprendre et prévoir l'évolution des populations dans de nouveaux environnements, ou face à la variation de l'environnement dans le temps. Quelques problèmes viennent s'ajouter à ce

tableau: il faut d'abord prouver qu'il y a sélection. En effet, rien n'indique initialement que la mortalité ne frappe pas les individus au hasard indépendamment de leur phénotype ou de leur génotype. Il faut ensuite disposer d'une variation génétique suffisante parmi les colonisateurs pour que la sélection puisse effectuer un véritable tri. Enfin, les pressions de sélection, si elles peuvent être fonction de l'environnement physique, sont aussi liées à l'environnement démographique: la compétition intraspécifique peut être totalement inexistante au début d'une invasion par exemple, ralentissant l'impact de la sélection naturelle.

La première chose à vérifier cependant est l'existence même de changement phénotypique le long d'un gradient temporel ou environnemental. Nous présentons ici les résultats d'une étude s'intéressant à l'évolution de l'âge à la migration en mer dans le cas de la truite commune. Ce trait, facultatif chez la truite, présente souvent une variation dans les populations, avec des individus

"décidant" de quitter le milieu des eaux douces plus ou moins tôt, pour rejoindre le milieu marin. Il est souvent proposé que cette décision dépende des opportunités de croissance relatives entre les deux écosystèmes. Cette étude est rendue possible grâce à notre collection d'écailles sur le long terme.

La colonisation des trois rivières de la Baie norvégienne (Rivières du Château, Norvégienne, des Albatros) est particulièrement bien documentée : 23 adultes ont été introduits en 1962 dans la rivière du Château et les deux autres rivières ont été naturellement colonisées en 1968.

Nous disposons par ailleurs d'une vaste collection d'écailles de truites de mer échantillonnées dans ces rivières qui couvre la période 1969-2010. L'analyse de ces écailles permet de déterminer l'année de naissance (cohorte) et l'âge de la première migration en mer (voir § 2.3.2). Cependant, l'effort d'échantillonnage a été très variable au cours du temps (Fig. 29), ce qui introduit de forts biais dans la structure en âge des cohortes recensées.

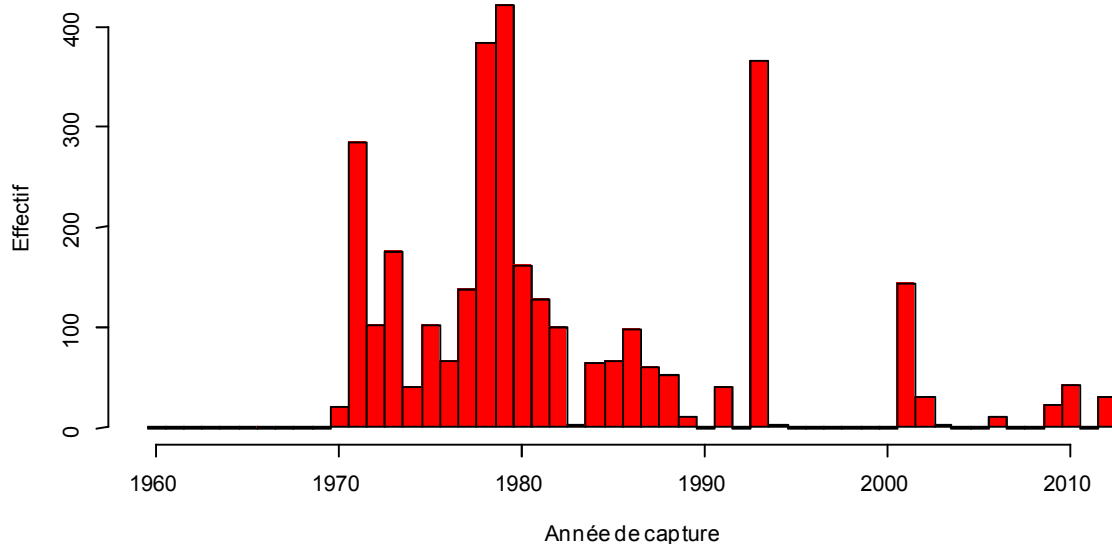


Figure 29: Effectifs de truites de mer capturées au cours de la période 1970-2012 sur la baie Norvégienne (rivière du Château, de la Norvégienne, et des Albatros).

La première cohorte recensée est celle de 1963. Il s'agit forcément de poissons âgés. L'âge moyen des cohortes suivantes ne pourra que systématiquement diminuer. On retrouve de tels biais dès qu'une période n'est pas échantillonnée (avant 2000 et 2010).

Par ailleurs, l'âge du premier départ en mer (appelé par la suite « âge de smoltification ») ne peut être qu'inférieur ou égal à l'âge total du poisson au moment de sa capture. L'âge de smoltification aura donc, en moyenne, tendance à croître avec l'âge total et ne se stabilisera que lorsque l'âge total sera

largement supérieur à l'âge maximal de smoltification.

La figure 30 montre que cette augmentation s'atténue à partir de 5 ans, sans peut-être complètement disparaître. L'effet conjugué de ces deux éléments structurels de notre jeu de données se traduit par une relation linéaire significative ($R^2 = 0.43, P < 10^{-4}$) entre l'âge moyen à la smoltification et l'âge total moyen par cohortes (Fig. 31).

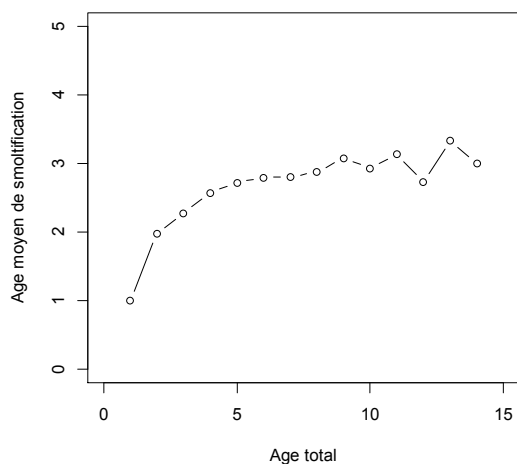


Figure 30: Évolution de l'âge moyen de smoltification pour un âge total donné.

Une évolution potentielle réelle de l'âge de smoltification au cours du temps ne pourra donc s'observer qu'une fois extraits les effets liés à la structure particulière de nos données. Une façon simple d'ôter ces effets est d'examiner les résidus du modèle linéaire précédemment présenté en fonction des cohortes (Fig. 32). Le résultat montre finalement que l'âge de smoltification n'est pas un trait de vie constant.

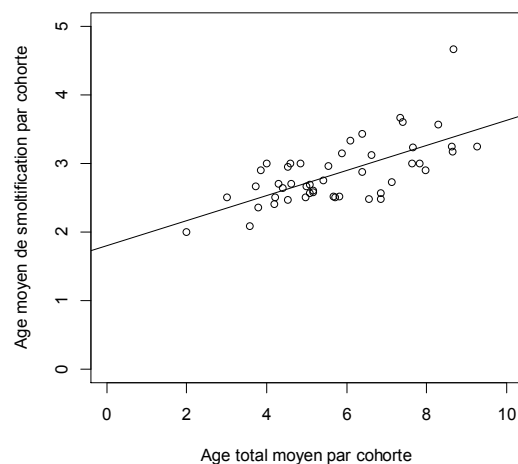


Figure 31: Relation entre l'âge moyen de smoltification et l'âge moyen des cohortes.

La première cohorte identifiée (1963) correspond aux descendants directs des truites introduites dans la rivière du Château. L'âge de smoltification chute rapidement jusqu'à la cohorte 1968. Même si la majorité de ces individus ont été capturés dans la rivière Norvégienne, l'année de cohorte indique qu'ils proviennent tous de la rivière du Château, puisque les premières reproductions dans la rivière Norvégienne n'ont été observées qu'en 1968.

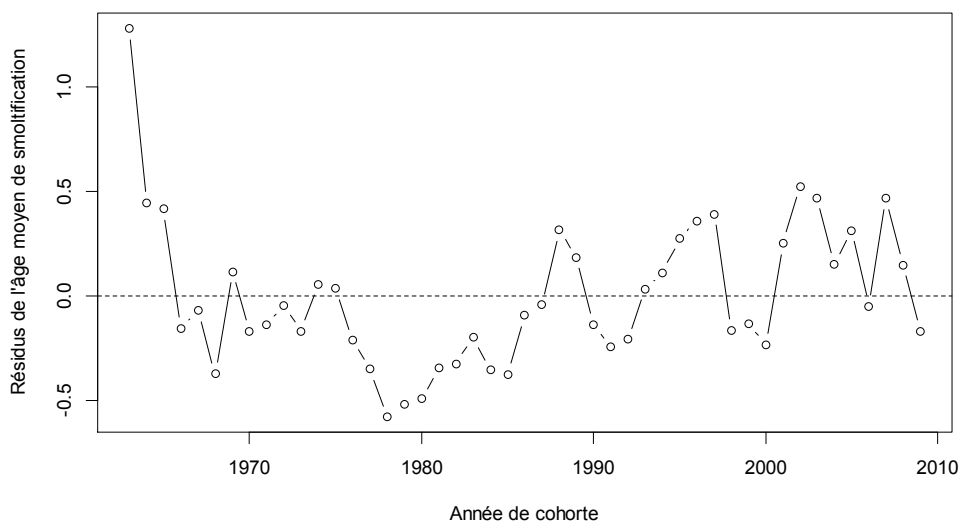


Figure 32: Évolution de l'âge de smoltification des différentes cohortes, une fois extrait l'effet de l'âge moyen de ces cohortes.

Pour les cohortes suivantes, les valeurs restent un peu en dessous de la moyenne (symbolisée ici par la ligne en pointillée), pour chuter de

nouveau à partir de la cohorte 1975 et atteindre le minimum absolu en 1978. La tendance sera ensuite à l'augmentation, avec cependant de fortes fluctuations.

Ces résultats suggèrent une évolution rapide de l'âge de la première migration liée aux premières étapes de la colonisation. Rappelons que les truites introduites dans la rivière du Château proviennent en partie de souches de piscicultures des Pyrénées. Il faut donc souligner la rapidité de l'apparition du phénotype migrateur et de la diminution de l'âge de la première migration.

On sait que les populations à faible densité peuvent être soumises à un effet Allee. La densité initiale est forcément très faible ici avec l'introduction d'une dizaine de géniteurs. La diminution de l'âge de smoltification permet à la forme migratrice de pouvoir se reproduire plus tôt et en grande quantité, expliquant ainsi en partie l'augmentation rapide, avec la densité, du taux de croissance par individu, et ainsi l'augmentation rapide de la population de la Baie Norvégienne¹⁷.

Les fluctuations observées par la suite sont plus délicates à interpréter. Les trois rivières échantillonnées sont alors définitivement colonisées. Deviennent-elles plus favorables à la forme résidente, ce qui pourrait se traduire par un allongement de l'âge à la première smoltification ? Il faudrait également prendre en compte un possible effet de la température, en particulier lors de la période de croissance des juvéniles. Ainsi, s'il nous est possible d'observer et caractériser la dérive d'un trait d'histoire de vie dans le temps comme l'âge à la migration, les causes pour un tel changement restent difficiles à élucider: est-ce un résultat de la sélection naturelle, qui favorise désormais les individus qui partiraient plus tard en mer ? Un tel changement lié à la sélection naturelle est-il provoqué par un changement du milieu, ou bien par la saturation démographique ? Pour répondre à ces questions, il nous faudra désormais analyser plus en profondeur des combinaisons de traits, comme par exemple la croissance réalisée jusqu'à l'âge de migration, ou encore la survie relative de la forme marine par rapport à la forme résidente.

¹⁷ Jarry, M., Davaine, P. & Beall, E. (1998). A matrix model to study the colonization by brown trout of a virgin ecosystem in the Kerguelen Islands. *Acta Biotheoretica* **46**, 253-272.

3.3) Quels rôles pour la diversité génétique et l'adaptation dans l'invasion ?

3.3.1) Une étude de cas

Les invasions peuvent être initiées tant par la main de l'homme que par des processus naturels de dispersion, éventuellement facilités par les changements environnementaux. Dans les deux cas, il arrive souvent que très peu d'individus fondent des populations en périphérie de la zone de répartition, sur le front de colonisation donc. Dans la zone ouest de la distribution actuelle de la truite commune à Kerguelen, deux populations ont été introduites par la main de l'homme en 1993: celle de La Clarée au sud, et celle de Val Travers au nord (Fig. 33). Chacun de ces deux systèmes a étéensemencé avec des alevins issus dans le premier cas d'un croisement entre deux mâles et une femelle originaires d'Armor (2000 alevins), dans l'autre cas un mâle et une femelle originaire de la Rivière du Château (1700 alevins). Ces deux systèmes sont géographiquement isolés, car situés à des distances importantes des populations les plus proches. Ces introductions présentent donc un cas intéressant, puisqu'elles nous permettent d'étudier en temps réel l'évolution phénotypique et génétique des poissons dans deux environnements différents (Fig. 34), depuis leur introduction jusqu'à nos jours. Cette évolution peut être générée à la fois par des processus aléatoires (mutation, dérive) et par des processus adaptatifs (plasticité, sélection). Nos données actuelles nous laissent penser que ces deux populations sont des entités génétiquement isolées du reste de Kerguelen. L'évolution ne devrait donc pas être influencée par des flux de gènes provenant de populations dans des environnements différents.

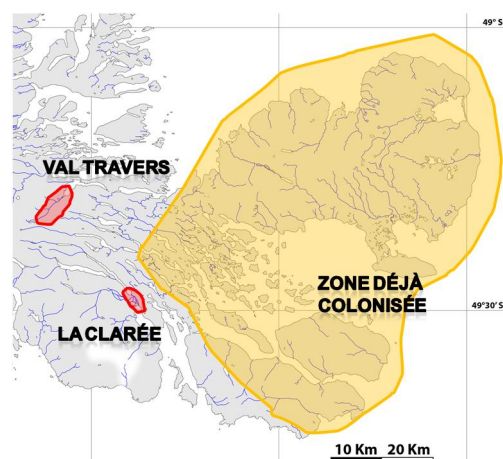


Figure 33: Localisation des populations de Val Travers et de La Clarée sur le front de colonisation de la truite commune.

Que s'est-il passé depuis 1993 pour ces deux populations, fondées chacune à partir d'un ensemble de poissons tous frères et soeurs, voire demi-frères et demi-soeurs dans le cas de La Clarée? Ont-elles perduré, se sont-elles développées, et si oui, ont-elles évolué ? Et si évolution il y a eu, quel en a été le moteur ? Cette étude de cas vise donc à apporter un complément d'information sur les processus responsables de l'évolution phénotypique, cette fois en se positionnant sur un travail en temps réel, après avoir quantifié les grandes tendances de l'évolution des traits à travers de nombreuses générations (voir § 3.2).



Figure 34: L'environnement de La Clarée, instable et dynamique, en partie sous influence d'eau glacière (photographie du haut), et celui de Val Travers, plus stable et diversifié dans son habitat (photographie du bas).

Les deux populations ont été échantillonnées en 2003 lors du précédent programme SALMOPOP, ainsi qu'en 2010, 2011 et 2012 pendant le programme SALMEVOL. Les pêches ont révélé que les deux populations ne s'étaient pas éteintes et qu'elles montraient des densités croissantes. Par ailleurs, les pêches de 2003 ont permis de capturer des individus dont l'âge était estimé à plus de neuf ans: il s'agissait donc de pionniers. Il semblerait même qu'un individu capturé en 2010 ait un âge égal à 17 ans d'après les lectures otolithométriques. Ceci confirme l'exceptionnelle longévité des poissons à Kerguelen, mais aussi leur survie importante au moins dans les premières années suivant une colonisation ou une introduction.

3.3.2) Effets de l'environnement sur le phénotype

Nous avons analysé la morphométrie d'individus âgés de 1 à 3 ans issus de ces deux populations, afin de savoir si les morphotypes pouvaient évoluer rapidement avec l'environnement. En particulier, le système de La Clarée est très dynamique et variable, avec un apport trophique essentiellement planctonique lié à la présence du lac d'Hermance en amont. En revanche, le système de Val Travers bénéficie d'un apport quasi exogène (invertébrés terrestres), avec une dynamique hydraulique plus stable et une plus grande diversité d'habitat grâce à divers petits affluents (Fig. 34).

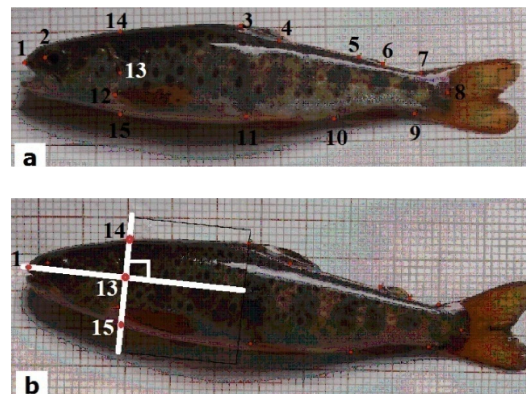


Figure 35: Un exemple de relevés morphométriques effectués sur une photographie d'un poisson anesthésié sur le terrain. Le panneau a décrit 13 repères morphologiques caractéristiques précis, alors que le panneau b montre des semi-repères dépendant de ces repères caractéristiques.

Plus de 300 poissons au total ont été photographiés sur le terrain. Des repères ont été

déterminés sur ces photographies (Fig. 35), et des techniques statistiques dites de "Partial Warp Analyses" ont été utilisées pour trouver les différences les plus marquantes entre les populations, tout en contrôlant les possibles artefacts liés à l'effet expérimentateur ainsi qu'à la posture du poisson. Cette approche permet de détecter les écarts à une forme géométrique "consensus" établie sur l'ensemble du jeu de données, et d'évaluer le rôle de l'environnement sur la structuration de ces écarts.

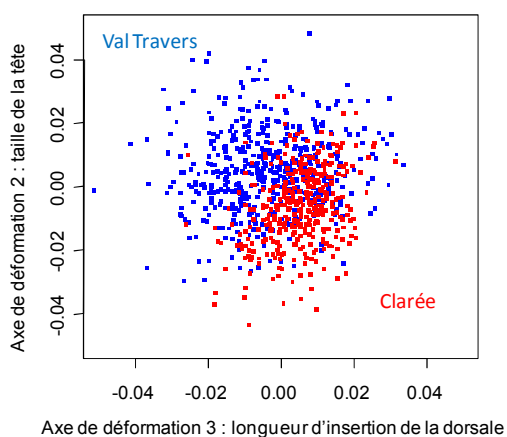


Figure 36: Visualisation des déformations relatives à une forme consensus sur les axes 2 et 3 de l'analyse morphométrique, expliquant respectivement 16.95% et 12.83% de la variation totale. Le premier axe (25.9%), non présenté ici, permet d'annuler un effet de déformation simplement lié à la position du poisson pendant sa photographie sur le terrain. Le deuxième axe correspond à la taille relative de la tête, plus petite chez les individus de La Clarée. Le troisième axe correspond à la longueur d'insertion de la nageoire dorsale, plus courte à La Clarée. Un quatrième axe (10.88%) non présenté ici souligne aussi une position plus postérieure de cette nageoire chez les poissons de La Clarée.

Notre analyse (Fig. 36) montre qu'il existe une différence claire et répétable entre les morphotypes de La Clarée et de Val Travers: les poissons de La Clarée présentent une taille de la tête plus petite que celle des poissons de Val Travers. Par ailleurs, l'insertion de la nageoire dorsale est plus courte, et plus en retrait à La Clarée.

Les différences de formes sont illustrées par la figure 37, qui repositionnent les repères morphométriques pour chacune des deux rivières. Il apparaît donc que les truites de La Clarée présentent un meilleur hydrodynamisme, ce qui paraîtrait cohérent avec l'instabilité de l'hydrologie dans cette rivière, directement conditionnée par l'occurrence des vents sur le lac d'Hermance en amont, ainsi qu'avec le manque de diversité dans les habitats: il n'y a pas vraiment d'affluent sur le système de La Clarée, à part celui de la Rivière des Galets, où la truite n'est pas présente, potentiellement car il est alimenté par des eaux d'origine glaciaire. Ces différences morphométriques pourraient aussi être liées au régime alimentaire et donc à la productivité de chacun des hydrosystèmes. Des analyses isotopiques sont en cours pour éclaircir ce point, afin de déterminer notamment si les niveaux trophiques des proies diffèrent fortement entre les deux rivières.

Il semble en tous cas que les poissons présentent des formes différentes dans chacun des systèmes, et un faisceau d'indices permet de penser que cela pourrait avoir un caractère adaptatif.

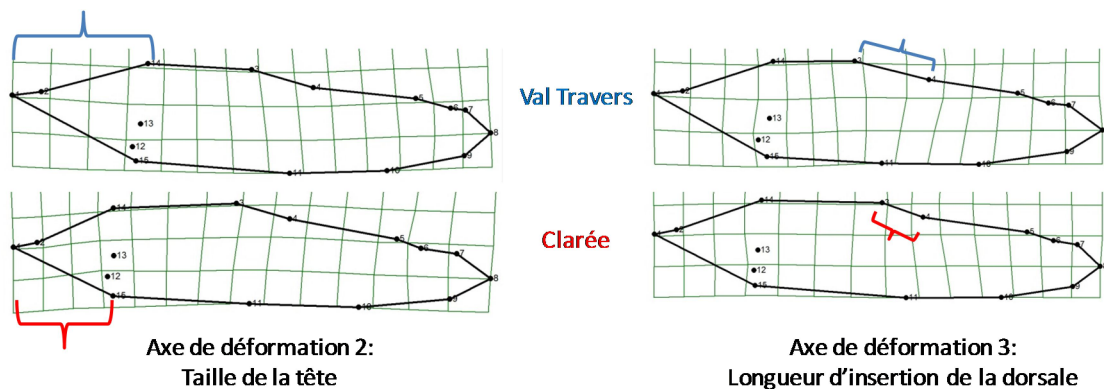


Figure 37: Grilles de déformation montrant les extrêmes correspondant aux deux populations (Val Travers et La Clarée) pour les axes de déformation 2 et 3. Les accolades indiquent les zones d'intérêt. On peut observer une taille de tête réduite à La Clarée (partie gauche du graphique) avec une insertion de la dorsale beaucoup plus courte et postérieure (partie droite du graphique), correspondant à une forme plus hydrodynamique.

3.3.3) Des gènes sous sélection dans tout le génome ?

Une des voies possibles de l'adaptation à un nouvel environnement passe par la sélection génétique: des associations de gènes produisent des phénotypes présentant une valeur sélective plus élevée que la moyenne dans ce nouvel environnement. D'autres associations en revanche peuvent être contre-sélectionnées. Cette hypothèse implique des pressions de sélection nouvelles, qui peuvent s'exercer à différents moments du cycle de vie. Comme nous l'avons vu précédemment, il semblerait que les deux systèmes ne présentent ni la même configuration, ni les mêmes ressources, et que cela influence l'évolution phénotypique des populations. Pour autant, cette évolution pourrait correspondre à de la plasticité phénotypique, ou bien à des effets épigénétiques n'impliquant pas forcément une sélection génétique drastique. Pour commencer à répondre à ces questions, nous avons étudié la génétique des populations de La Clarée et Val Travers à l'aide de 16 marqueurs microsatellites répartis sur différents chromosomes. Si l'on explore un peu la dynamique génétique au niveau de ces marqueurs au cours du temps et dans les deux populations, on observe plusieurs phénomènes.

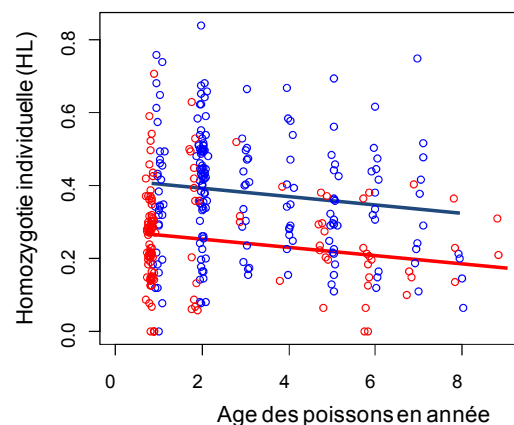


Figure 38: Relation entre l'homozygotie individuelle (HL) calculée sur 16 marqueurs microsatellites et l'âge estimé des poissons. Les points rouges correspondent à la population de La Clarée, les bleus à celle de Val Travers. Les droites représentent les ajustements correspondants, pour un modèle linéaire de type $HL = population + \text{âge}$, la variable âge étant significativement reliée à HL ($p = 0.0035$, test F).

Le premier est un très haut niveau d'homozygotie dans les populations: ce n'est pas une surprise, puisque la consanguinité initiale est quasiment maximum, étant donné le faible nombre de géniteurs à l'origine de chaque population. En revanche, si l'on compare le niveau d'homozygotie entre les poissons d'âge différents, on observe que les poissons les plus homozygotes ne sont présents que parmi les

jeunes, et cela dans les deux populations considérées (Fig. 38).

Cela pourrait impliquer que notre échantillonnage est biaisé: ces poissons-là pourraient disperser en mer, là où nous ne pouvons pas les capturer. Ce cas paraît peu probable, car il indiquerait alors que l'homozygotie est liée à l'expression de l'anadromie, un résultat jamais démontré jusqu'ici. Il constitue néanmoins une possibilité et une piste pour la suite de nos recherches. La seconde option plus vraisemblable est que les individus homozygotes ont une plus forte mortalité. C'est un résultat souvent attendu et

théorisé, mais il n'est pas si fréquemment démontré dans les populations de poissons, notamment dans une phase invasive. Il semblerait donc que le niveau de consanguinité important de ces populations représente un réel fardeau pour l'aptitude des poissons homozygotes à survivre. Cela nous a poussés à analyser un peu plus finement l'effet de la sélection sur le génome. Nous avons comparé pour chaque marqueur microsatellite dont nous disposons les fréquences alléliques entre différents groupes d'âge: les juvéniles (1+), les subadultes (2+ et 3+) et enfin les adultes (plus âgés et sexuellement matures).

Nom du locus	Nombre total d'allèles dans la population		Proportion d'allèles sous sélection en fonction des groupes d'âges comparés					
	VT	CLA	Alevins VS Subadultes		Alevins VS Adultes		Subadultes VS Adultes	
			VT	CLA	VT	CLA	VT	CLA
OmyRT5U	4	3	0	0	0	0	0	0
STRUBA	5	8	0.4	0.125	0.2	0.125	0.2	0.125
Ssa197	3	7	0	0	0	0.143	0	0.143
SSAD190	3	4	0	0.25	0	0	0	0
SS4	5	5	0.2	0	0	0	0	0.2
SSOSL438	4	5	0	0	0	0	0	0
SSA133NVH	7	6	0	0	0	0	0	0
STR58	5	8	0	0	0	0	0.2	0.125
SSOSL311	6	6	0.167	0	0	0	0.167	0
SSOSL85	3	5	0	0.2	0	0	0.33	0
SSA121NVH	8	9	0	0	0	0	0	0
SSAT47LEE	6	7	0	0	0	0	0	0
SSOSL417	3	5	0	0	0	0	0	0.2
SSA159NVH	5	10	0	0.1	0	0	0	0.1
SSA179NVH	5	7	0.6	0	0.2	0	0.2	0
T3.13	6	8	0.5	0	0	0	0.5	0

Tableau 4: Nombre d'allèles totaux et proportion d'allèles sous sélection entre trois groupes d'âges (alevins, subadultes et adultes) sur les deux populations de Val Travers (VT) et Clarée (CLA) pour 16 marqueurs microsatellites. Certains marqueurs ne paraissent pas être influencés par la sélection: ils présentent des fréquences équivalentes dans les trois groupes d'âge. En revanche, d'autres marqueurs présentent des allèles sous sélection parfois de façon importante, notamment pour la population de Val Travers. Les couleurs indiquent les combinaisons de marqueurs et populations les plus soumises à la sélection (jaune pour une petite proportion d'allèles, rouge pour une grande proportion d'allèles sous sélection).

Nos résultats montrent que plusieurs marqueurs présentent des différences de fréquences alléliques importantes pour certains loci entre les jeunes et les adultes (Tableau 4). Parmi ces marqueurs, trois montrent un plus grand nombre d'allèles sous sélection, et ceci

seulement sur la population de Val Travers (nommés STRUBA, SSA179NVH et T3.13). Par exemple, le marqueur STRUBA est lié au complexe majeur d'histocompatibilité chez la truite (MHC-I): ce complexe a une influence directe sur les défenses immunitaires des

poissons, mais joue aussi un rôle important dans la sélection sexuelle. Sans préjuger des effets de l'environnement qui pourraient mener à cette possible sélection, ces résultats répondent déjà à une de nos questions les plus importantes: le génome, même dans ses parties relativement neutres, peut être sous sélection lorsque des populations même génétiquement peu

diversifiées sont confrontées à de nouveaux environnements. Cette sélection pourrait être relativement forte, car les marqueurs utilisés n'ont a priori pas de fonction propre connue, mais ils peuvent être liés physiquement à des gènes qui eux sont véritablement sous sélection, comme le complexe majeur d'histocompatibilité.

3.3.4) La transplantation réciproque: la preuve par A+B ?

Notre hypothèse sur la sélection génétique implique donc qu'après chaque génération, les individus restants sont mieux adaptés à leur environnement que leurs parents. Une façon de confirmer cette prédiction est d'estimer leur fitness ou valeur sélective, à savoir, le nombre de descendants qu'ils vont produire. Une telle estimation n'est en général pas facile chez les vertébrés en milieu naturel. Il faudrait connaître tous les individus et tous leurs descendants. De plus, dans une population en croissance, cette mesure peut être biaisée par d'autres mécanismes (effets Allee, absence de densité-dépendance négative). Un test possible est d'introduire de nouveaux individus dans le même environnement, et de comparer leur fitness à celle des individus soi-disant mieux adaptés: les résidents. C'est ce que nous avons entrepris en 2010, en transplantant 161 poissons (non matures) de La Clarée à Val Travers, et *vice-versa*, tout en laissant dans chaque population 110 individus témoins. Nous avons d'abord évalué leur survie à travers un simple protocole de capture-marquage-recapture à l'aide de Pit-Tags.

La survie des poissons transplantés

Nos résultats montrent que les individus transplantés de Val Travers vers La Clarée survivent aussi bien que les résidents de La Clarée. En revanche, le contraire n'est pas vrai: nous avons recapturé extrêmement peu d'individus transplantés de La Clarée à Val Travers, relativement aux résidents de Val

Travers (Tableau 5). La probabilité de recapturer un poisson étant le produit de la probabilité de capture par son taux de survie, si nous faisons l'hypothèse que la probabilité de capture est homogène entre les individus présents dans le même environnement, il semblerait que les individus de La Clarée survivent très mal à Val Travers. En revanche, les individus de Val Travers survivraient correctement à La Clarée.

Tableau 5: Effectifs de poissons résidents et transplantés marqués en 2010 puis recapturés en 2011 et 2012 pour les populations de Val Travers et La Clarée.

Population	Marqués en 2010	Recapturés en 2011 et 2012
Val Travers		
Résidents	110	32
Transplantés (nés à La Clarée)	161	1
La Clarée		
Résidents	110	5
Transplantés (nés à Val Travers)	161	7

Cette apparente asymétrie dans la survie des individus transplantés semble constituer un premier élément concernant le rôle de l'adaptation. Il faut d'une part rester prudent sur ces résultats, car assez peu de poissons ont été retrouvés au total, même si ces chiffres sont assez inespérés quand on connaît ces environnements. Cette mauvaise survie apparente des individus de La Clarée à Val Travers pourrait en fait cacher une plus grande tendance à la migration par exemple. D'autre part, il convient désormais de s'interroger sur la

capacité de ces nouveaux génotypes introduits à perdurer dans la population. Ces individus transplantés vont-ils arriver à participer à la reproduction, et si oui, leurs descendants auront-ils une valeur sélective suffisante pour prospérer dans leur environnement?

La descendance des poissons transplantés

Il est encore très tôt pour répondre précisément à cette question, car les individus transplantés ne sont pas encore tous matures sexuellement actuellement, mais dès 2012, nous avons pris soin d'échantillonner les alevins produits dans chacune des deux populations. Cet échantillonnage a été le plus large possible au niveau spatial, afin de se donner le maximum de chances de détecter des descendants d'individus transplantés. 563 alevins de La Clarée ainsi que 446 alevins de Val Travers ont ainsi été pêchés. En utilisant trois des marqueurs microsatellites précédemment mentionnés, particulièrement efficaces pour discriminer les deux populations, nous avons analysé le génotype de tous ces alevins, et nous avons assignés les alevins à leur ascendance la plus probable (Tableau 6). Les deux méthodes permettent de détecter des alevins dont un parent au moins est un individu transplanté: il semble clair que les transplantés ont participé à la reproduction, et ce dans les deux populations. Il semblerait même que cette participation soit plus forte à Val Travers qu'à La Clarée, mais encore une fois, l'hétérogénéité de l'échantillonnage peut fortement influencer cette tendance. Retenons donc que même si la

survie des transplantés paraît asymétrique entre les populations, ces derniers ont réussi à se reproduire dans chaque population, et certains de leurs descendants ont survécu jusqu'à l'âge de 6 mois. Mieux encore, leur fréquence dans la population n'est pas négligeable, notamment à Val Travers (entre 6 et 8% des alevins échantillonnés). Il y a donc bien eu un flux de gènes entre ces deux populations, et il sera intéressant de voir si ces gènes vont perdurer dans chacun des deux environnements. Enfin, notons qu'il nous a été impossible de détecter avec certitude des alevins qui auraient été issus exclusivement de parents transplantés.

Tableau 6: Effectifs de poissons déterminés comme hybride en fonction de la méthode d'assignation. La méthode statistique est basée sur le logiciel STRUCTURE, avec deux seuils de probabilité d'appartenance à la population en deçà duquel l'individu est déclaré potentiellement hybride: 0.5 ou 0.95. La méthode allélique permet de confirmer qu'un alevin est hybride avec certitude dès lors qu'un de ses allèles n'appartient pas à la population dans laquelle il a été pêché. Les hybrides dits potentiels présentent des allèles communs aux deux populations.

Méthode	Clarée	Val Travers
Approche statistique		
Seuil de 0.5	2	1
Seuil de 0.95	6	20
Approche allélique		
Hybrides certains	5	26
Hybrides potentiels	4	11

3.4) Les différentes espèces interagissent-elles à Kerguelen ?

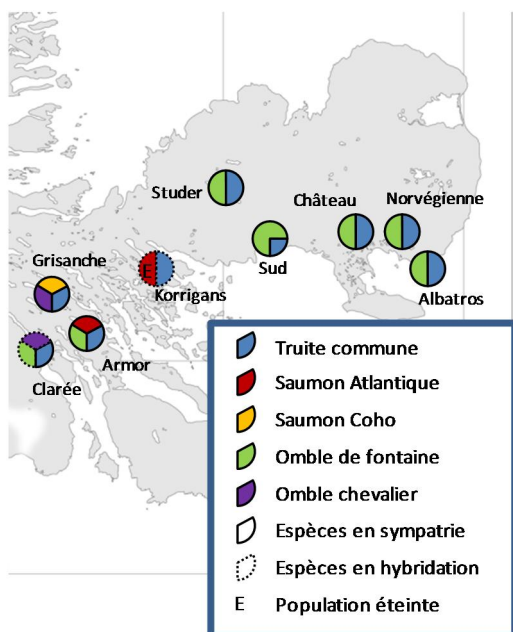


Figure 40: carte synthétique des principales zones de sympatrie actuellement connues à Kerguelen entre les différentes espèces de salmonidés encore présentes. Certains événements de sympatrie se traduisent par de l'hybridation, parfois ce sont directement des hybrides qui ont été introduits (cas de la Clarée). Enfin, des contacts secondaires sont aussi observés entre deux espèces, menant dans un cas à l'extinction d'une population de saumon atlantique aux Korrigans.

Dans leurs aires d'origine de l'hémisphère Nord, certaines espèces sont sympatriques (*Salmo salar* et *S. trutta* en Europe, *Oncorhynchus mykiss* et *O. kisutch* sur la côte Pacifique des USA et Canada, *Salvelinus alpinus* et *S. trutta* dans le Léman). Le cas de *Salvelinus alpinus* est particulièrement intéressant car avec sa distribution circumpolaire, la plus septentrionale de tous les poissons d'eau douce, il est en contact avec plusieurs espèces réparties en différents points de son aire : *Salmo salar* (Baie d'Hudson, N de la Norvège...), *S. trutta* (Scandinavie et Léman), *O. mykiss* et *O. kisutch* (Alaska et NW du Canada), *S. fontinalis* (NE du Canada). Certaines de ces espèces ont donc évolué ensemble et par le biais de l'adaptation arrivent à coexister dans un même

environnement, grâce à des comportements et des préférences d'habitat (niches) plus ou moins différents, qui leur permet d'éviter la confrontation directe (compétition et prédation), laquelle peut mener à l'extinction de l'une des espèces. L'hybridation interspécifique peut aussi se présenter dans les situations de contact récent entre une espèce invasive et une espèce résidente, en particulier sur le front de colonisation. Le saumon atlantique et la truite commune sont des espèces sympatriques dans leurs aires de distribution d'origine en Europe. Elles partagent les mêmes niches spatiales et temporelles de reproduction, et des niveaux relativement faibles d'hybridation interspécifique bidirectionnelle et d'introgression sont observés à travers leur aire de distribution. Différentes causes ont été identifiées pour les augmentations du taux d'hybridation, comme les échappements des élevages, les repeuplements, ou le comportement furtif de certains types de mâles lors de la reproduction.

À Kerguelen, dans l'hémisphère Sud (décalage des saisons de 6 mois), toutes les espèces introduites se retrouvent dans un environnement nouveau, initialement sans aucune autre espèce de poisson compétitrice, prédatrice ou proie. Dans certains cas, elles sont arrivées seules, par la main de l'homme d'abord, puis naturellement ensuite, dans un milieu vierge et se retrouvent en allopatrie; dans d'autres cas plusieurs espèces ont été introduites dans un même milieu, simultanément ou décalées dans le temps. Dans d'autres cas encore, des espèces non sympatriques dans leur aire d'origine se retrouvent en sympatrie à Kerguelen (*O. kisutch* et *S. trutta*, *O. kisutch* et *S. salar*). Tous les types d'interactions sont donc possibles à Kerguelen, et certaines ont été étudiées dans le cadre du programme SALMEVOL.

3.4.1) Les exemples de coexistence/sympatrie. Introductions simultanées, contacts secondaires

Truite arc-en-ciel et truite commune: échec de l'arc-en-ciel

La truite commune (*S. trutta*) et la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*), deux espèces allopatriques dans leurs aires originelles respectives, ont été introduites simultanément en 1959 et 1961 dans le Val Studer et en 1958 dans la rivière du Château, en effectifs équivalents et après un élevage effectué dans les mêmes conditions. La truite arc-en-ciel n'a jamais été recapturée au Château, mais quelques adultes ont été pêchés jusqu'à la fin des années 60 dans le lac Supérieur du Studer. Cependant aucune reproduction n'a jamais été observée, et l'échec de cette espèce est avéré. Les causes peuvent être une infériorité dans la compétition avec la truite, ou une incapacité à se reproduire dans les conditions de Kerguelen. Les températures normales lors du frai en avril-juin dans l'hémisphère Nord sont de 10-15°C¹⁸, bien au-dessus des températures observées à Kerguelen aux périodes correspondantes du printemps. En Europe, où l'arc-en-ciel a été introduite à la fin du 19^{ème} siècle et soumise à un élevage intensif pour la consommation humaine, il existe très peu d'exemples d'implantation de cette espèce dans un milieu déjà occupé par la truite commune.

Contact secondaire entre truite et saumon aux Korriganes: disparition du saumon

Ces deux espèces du genre *Salmo* sont sympatriques dans leur aire de répartition originelle. Le saumon atlantique a été introduit

dans le système du Lac des Korriganes entre 1975 et 1977 avec des juvéniles issus d'œufs provenant du Danemark et en 1979 d'Islande. Les pêches de contrôle effectuées au cours des années 1976-1985 montrent que l'espèce bénéficiait d'une bonne survie en eau douce et d'une répartition homogène sur l'ensemble des lacs et rivières du système, avec la production de smolts au printemps. La reproduction naturelle a été observée à partir de 1982, avec quelques femelles de taille moyenne ; cependant, aucun géniteur migrant n'a été contrôlé, indiquant probablement un problème d'orientation en pleine mer empêchant le retour à la rivière natale (homing).

A partir de 1981-1982, des truites sont observées dans les captures, et elles deviennent très abondantes au cours des années suivantes, alors que la population de saumon décline pour disparaître complètement au début des années 90. Des analyses génétiques effectuées dans le cadre du programme SALMOPOP (2000-2003) sur les échantillons prélevés de 1981 à 1985 montrent clairement la présence d'hybrides (femelle truite x mâle saumon¹⁹). Les âges de ces hybrides déterminés par scalimétrie indiquent sans ambiguïté qu'en partie ils proviennent de 2 des 3 lots d'œufs importés du Danemark, et qu'une autre partie est issue de la reproduction naturelle de truites colonisatrices venant des rivières déjà peuplées du Golfe du Morbihan. L'échec du saumon atlantique dans le système des Korriganes peut donc être expliqué de plusieurs façons : 1) l'utilisation d'une souche « domestique » non adaptée au repeuplement²⁰,

¹⁸ Scott, W. B. & Crossman E. J. (1974). Poissons d'eau douce du Canada. Ministère de l'Environnement, Service des pêches et des sciences de la mer. *Bulletin* **184**, 1 026 pp.

¹⁹ Ayllon, F., Martinez, J.L., Davaine, P., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. (2004a). Interspecific hybridization between

Atlantic salmon and brown trout introduced in the subantarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture* **230**, 81-88.

²⁰ Ayllon, F., Davaine, P., Beall, E., Martinez, J.L. & Garcia-Vazquez E. (2004b). Bottlenecks and genetic changes in

en particulier face à une espèce, la truite, déjà bien adaptée aux conditions locales de Kerguelen; 2) la contrainte rédhibitoire de la présence d'hybrides ayant une origine maternelle truite, dont la survie est connue pour être très mauvaise; 3) le déficit de femelles

3.4.2) Les *Salvelinus* entre eux ?

Des ombles de fontaine et chevalier (sympatriques) ont été relâchés à peu près aux mêmes périodes (début des années 90) dans le système d'Armor. L'omble de fontaine s'est très bien acclimaté et une petite population bien structurée existe dans l'émissaire du Lac Noir. Des alevins et des adultes sont également rencontrés dans d'autres parties du système, en aval du Lac d'Enfer. Par contre, aucun omble chevalier n'a jamais été capturé, par pêche électrique ou à la ligne. On soupçonne la maladie bactérienne du rein (Bacterial Kidney Disease ou BKD) d'être responsable de cet échec, mais en tout cas il ne peut pas être lié à la compétition directe entre les deux espèces en raison de la taille du système et des faibles densités initialement relâchées.

3.4.3) Les *Salmo* entre eux ?

La truite commune et le saumon atlantique (sympatriques) : échec du saumon

Dans le cadre du programme SALMEVOL, nous avons étudié le cas des contacts secondaires entre la truite commune (*S. trutta*) invasive et le saumon atlantique (*S. salar*) dans le système d'Armor, suite aux premiers travaux menés aux Korrigans qui avaient constaté l'extinction du saumon. Le saumon atlantique a été introduit à

migratrices en présence de nombreux mâles saumons sédentaires matures, qui ont alors tendance à rechercher d'autres femelles, en l'occurrence des truites, beaucoup plus abondantes, avec le même résultat au niveau de la survie de la progéniture.

Les hybrides d'ombles à La Clarée: persistance

En 1993, un petit lot de 350 alevins issus du croisement d'une femelle omble de fontaine et de trois mâles omble chevalier a été déversé dans un petit affluent du Lac d'Hermance, en amont de La Clarée. Vingt ans après, des alevins et des adultes d'omble, présentant le morphotype omble de fontaine, sont trouvés un peu partout dans la Clarée, en particulier dans les zones où la truite commune est généralement absente (rivière des Galets, d'origine glaciaire). Une analyse génétique reste à faire pour déterminer la nature exacte de ces ombles et les éventuelles modifications génomiques (introgression) qui ont pu avoir lieu.

Armor à partir de souches sauvages écossaises en 1977 et 1978 (Rivière Polly) et 1980 (Rivière Thurso), à des fins de pacage marin. Tout comme pour les Korrigans, malgré la présence de nombreux saumons juvéniles et sub-adultes au cours des premières années, on n'a pas observé de retours d'individus migrants. Par contre, des adultes résidents en lac ont formé une population de géniteurs qui ont profité de l'implantation de la station d'élevage du coho (programme AQUASAUMON) dans les années 1984-1992. Cette population s'est auto

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks introduced in the Subantarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture* **237**, 103-116.

entretenu pendant les années 80-90, se reproduisant dans les émissaires des lacs et se développant en milieu lacustre. La truite a été introduite à Armor en 1991 et 1992 pour des expériences sur les préférences d'habitat, au stade juvénile d'un an (quelques milliers d'individus), dans la partie aval du système (déversoirs des lacs d'Argoat et d'Enfer). Avec le temps, cette population s'est développée et est rapidement devenue dominante en progressant vers l'amont. Nous avons utilisé le 5SRNA (allèle espèce spécifique) et le gène mitochondrial du cytochrome *b* (direction de l'hybridation) comme marqueurs moléculaires pour examiner les taux d'hybridation et la direction des croisements interspécifiques. En 2003 le saumon et la truite coexistaient en sympatrie à Armor, et un hybride (sur un échantillon de 20) avait été détecté dans la partie aval du système. Comme aux Korrigans, l'espèce maternelle était la truite commune.

Les analyses génétiques effectuées à Oviedo par J.L. Horreo et E. Garcia-Vazquez pendant le programme SALMEVOL ont révélé que les échantillons collectés au cours des campagnes 2009-2010 étaient exclusivement des truites dans tout le système, à l'exception de la partie la plus amont (déversoir du Lac Parsifal), où une petite population de saumon atlantique

« landlocked » perdurait en allopatrie. Cependant, les derniers échantillonnages (2012) montrent que la truite a aussi envahi cette zone et s'y est reproduite dès l'hiver 2010. Pour autant, aucun hybride n'a été identifié sur un échantillon de plus de 200 individus, prélevés sur l'ensemble du système et en particulier dans la zone de contact.

Ces résultats montrent la capacité invasive de la truite. Dans le système d'Armor, il semble que la compétition directe avec la truite est la cause de la régression du saumon, en lien avec une variation génétique extrêmement limitée de cette dernière espèce¹⁶. En comparant la dynamique de l'hybridation entre la distribution d'origine (Europe) et la situation à Kerguelen, nous avons trouvé que l'incidence et la direction de l'hybridation étaient reliées au comportement pionnier des envahisseurs²¹. Le choix du partenaire, l'une des facettes de la sélection sexuelle, se relâche chez les femelles pionnières, ce qui facilite l'adaptation à de nouvelles conditions environnementales des petites populations sur un front de colonisation. La relaxation adaptative du choix des femelles devrait donc être ajoutée à la liste des causes de l'hybridation dans les contacts secondaires entre espèces.

²¹ Horreo, J.L., Ayllon, F., Perez, J., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. (2011). Interspecific hybridization, a matter of

pioneering ? Insights from Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Heredity* **102** (2), 237-242.

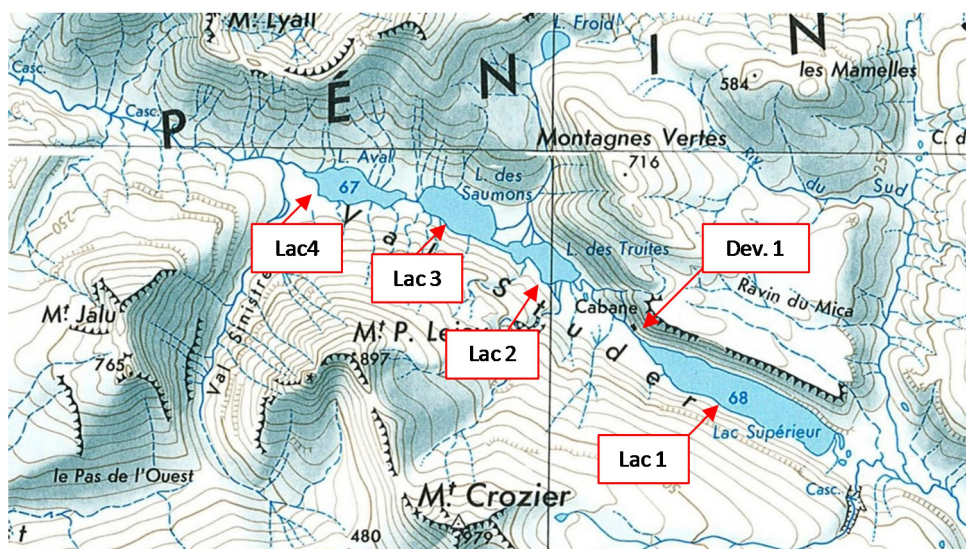


Figure 41: Amont du bassin du Val Studer, avec les Lacs Supérieur (Lac 1), des Truites (Lac 2), des Saumons (Lac 3) et Aval (Lac 4), ainsi que les différents déversoirs (déversoir du Lac Supérieur = Dév 1) et affluents provenant du Mont Crozier et du Lac Froid. Seules les captures jusqu'au lac Aval sont considérées. D'après carte IGN 1/100000.

3.4.4) Les *Salvelinus* et les *Salmo* ?

Truite commune et omble de fontaine : coexistence

La truite a été introduite au Studer en 1955, 1959 et 1962 sous forme d'œufs ou de juvéniles, et dans la Rivière du Château en 1955 et en 1962 sous forme d'œufs et d'adultes. L'omble de fontaine a été relâché à partir d'une même souche en 1962 aux stades œuf et alevin vésiculé au Studer et alevin au Château. Dans les deux systèmes, les espèces ont coexisté et se sont développées de façon très importante. Nous donnons ici un exemple de la répartition et de l'évolution des espèces dans le Val Studer, où les populations ont été particulièrement bien suivies entre 1970 et 2010 grâce à, d'une part, des inventaires de populations effectués en pêche électrique dans le déversoir du Lac Supérieur (dév. 1) et dans les affluents du Lac des Truites (affl. lac 2), d'autre part des captures à la ligne par les pêcheurs amateurs et les hydrobiologistes dans les différents lacs (lacs 1 à 4, Fig. 41).

Dans le déversoir 1, plus de 36000 salmonidés ont été capturés au cours des années lors du 1^{er} passage (ici on ne considère que les captures du 1^{er} passage pour des raisons de simplicité et en se basant sur l'hypothèse que les 2 espèces réagissent de la même façon aux effets de la pêche électrique par rapport à la taille). Dans ces captures 30% sont des truites (parmi lesquelles 34% sont des alevins ou 0+) et 70% des ombles (dont 75% de 0+). Globalement, les ombles semblent donc avoir l'avantage, mais ceci est dû à la présence des 0+ qui rentrent dans la pêcherie (taille 40 à 70 mm), alors que les alevins de truite, beaucoup plus petits (20-30 mm) et souvent beaucoup plus nombreux, sont très difficilement capturables pour un même effort de pêche. Cependant, la proportion relative des truites par rapport aux ombles change dans le temps pour les âges > ou = à 1+ (Fig. 42). Les truites sont majoritaires au tout début (1970-1976), puis deviennent minoritaires (30-50%) dans les années 77-86 avec un minimum de 29% en 1985. On constate une forte augmentation des truites à partir de 1988 avec une

stabilisation autour de 70% jusqu'au présent. Par contre, la proportion d'alevins d'omble dans la population d'omble du déversoir tend à diminuer au cours des 2 dernières décades (Fig. 43).

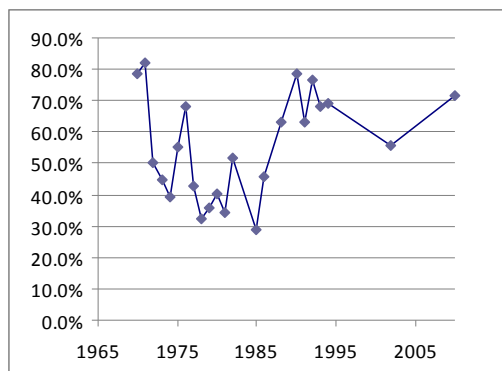


Figure 42: Proportion de truites (%) dans les captures (âge > ou = 1 an) par pêche électrique (1^{er} passage seulement) lors des inventaires annuels de population dans le secteur d'étude du Déversoir du Lac Supérieur (Dév. 1) du Studer sur la période 1970-2010.

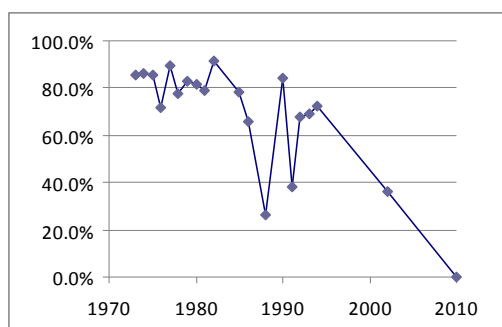


Figure 43: Proportion d'alevins d'omble dans la population d'omble de fontaine du premier déversoir du Studer (Dév. 1), lors des inventaires annuels effectués par pêche électrique en été (1^{er} passage) sur la période 1973-2010.

Une étude a également été menée sur les populations dans les différents affluents du Lac des Truites (Lac 2, Fig. 41), au cours de la période 1975-1985. La situation y est complètement différente. Sur les 3743 poissons capturés, seulement 3.8% sont des truites et il n'y a aucun alevin de cette espèce. Quelques alevins d'omble sont présents, essentiellement dans la Rivière du Lac Froid en rive droite. Malgré les faibles effectifs, on constate une augmentation

régulière de la proportion de truites, qui passe de moins de 1% en 1975 à 6% en 1985 (Fig. 44).

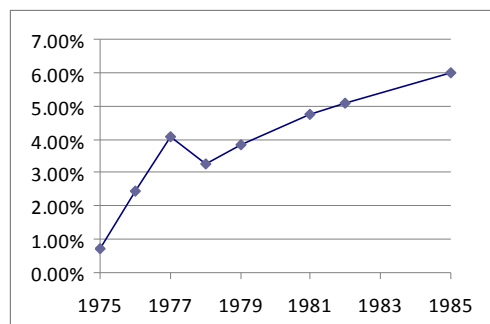


Figure 44: Proportion de truites (%) dans les captures effectuées par pêche électrique (1^{er} passage) lors d'inventaires ou de sondages dans les affluents du Lac des Truites (lac 2) de 1975 à 1985.

Dans les lacs, 1336 captures de poissons ont été recensées par pêche à la ligne entre 1962 et 2010, dont 36.5% de truites. Ces poissons font entre 30 et plus de 50 cm, et sont donc des adultes ou subadultes. Les premières captures d'ombles ont lieu à partir de 1967 (Fig. 45), ce qui est logique puisqu'ils ont été introduits en 1962, après les truites. À partir de 1970 et jusqu'en 1987, la proportion de truites dans les captures varie entre 20 et 60%, avec un minimum à 14% en 1980-81. Puis le taux remonte vers 100% ces dernières années (Fig. 45).

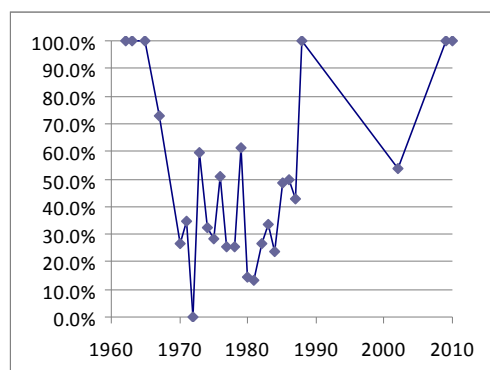


Figure 45: Proportion de truites (%) dans les captures effectuées par pêche à la ligne dans les lacs 1 à 4 du Studer sur la période 1962-2010.

Comment expliquer ces fortes variations et la situation actuelle?

Les ombles ont profité d'un environnement favorable dans les lacs du Studer, où ils ont un avantage compétitif pour exploiter le zooplancton grâce à leurs branchiospines plus serrés que ceux des truites, et donc plus à même d'exploiter efficacement les petites proies zooplanctoniques (cladocères et copépodes < 1 mm). De même, ils sont mieux adaptés que les truites aux petits ruisseaux à forte pente et granulométrie, tels les affluents du Lac 2 descendant du Mont Crozier, où les truites sont peu présentes et ne se reproduisent pas. En outre, ils préfèrent les eaux plus froides de ces ruisseaux. Ces affluents pourraient donc être des refuges, par opposition au déversoir du lac 1, plus large, plus calme et plus profond (présence de nombreux pools). Par ailleurs, ils bénéficient aussi d'une date de reproduction plus précoce (avril) par rapport aux truites (juillet-août) et donc d'une émergence au milieu du printemps (novembre), alors que les truites n'émergent des graviers qu'en fin décembre-janvier, avec une taille 2 fois inférieure. Or, la taille dans les tous premiers stades de la vie libre est très importante pour la compétition dans l'appropriation des territoires et donc la survie et la croissance ultérieure. Cet avantage de taille est maintenu pendant les premières années. En outre, ils peuvent se reproduire plus précocement, à 3 ou 4 ans. Au début de la colonisation, d'après les pêches électriques effectuées au début des années 70, les truites étaient plus abondantes que les ombles, probablement parce qu'elles avaient un avantage de quelques années dans la colonisation du milieu. Puis ces derniers ont pris le dessus en termes d'effectifs, grâce aux différents avantages de taille, de croissance et

d'âge de reproduction, et à leur capacité à occuper des habitats moins recherchés par la truite. Cependant ces avantages n'ont pas suffi au cours des années suivantes, et les truites sont maintenant l'espèce dominante. Une évolution semblable peut être observée dans les adultes capturés en lac par une autre méthode. Elle peut être mise en liaison avec différents facteurs: une plus grande longévité des truites, donc des tailles supérieures qui leur permettent de présenter une fécondité plus élevée, tant en termes relatif qu'absolu. Par ailleurs, les ombles sont plus vulnérables à la pression de pêche, en raison d'un comportement vorace et moins méfiant. La situation semble maintenant équilibrée, avec un ratio populationnel d'environ 1/3, mais peut-être que la baisse du recrutement constatée ces dernières années chez les ombles pourrait obérer l'avenir de cette espèce dans le Studer, surtout si les truites ont continué à envahir les zones refuges (petits affluents).

Dans la Rivière du Château et ses affluents, la situation est différente en raison de l'absence de lacs et des températures relativement plus clémentes qu'au Studer. Toutefois les ombles se sont bien maintenus, on les trouve en abondance dans les petits ruisseaux tourbeux provenant des nombreux étangs, et aussi en amont de la rivière, où les températures sont plus froides. Quelques individus ayant « smoltifié » ont colonisé les rivières Norvégienne et des Albatros à partir de la Rivière du Château, au tout début des années 70. Cette migration marine est bien moins importante que celle des truites de mer, et les populations d'ombles de ces deux rivières sont actuellement plutôt cantonnées en amont, et dans des proportions faibles par rapport aux truites.

3.4.5) Compétition, hybridation : quelles issues ?

La truite est l'espèce qui a le mieux réussi dans la colonisation des écosystèmes de Kerguelen, grâce d'une part à sa capacité à migrer en mer, lui conférant une bonne croissance et lui donnant la possibilité de s'établir dans de nouvelles rivières, en général vierge de toute autre espèce, et d'autre part à son comportement opportuniste lui permettant de s'adapter à toutes les situations, en particulier dans les situations de compétition. Certaines des autres espèces introduites en même temps ont rapidement disparu: la truite arc-en-ciel parce qu'elle n'était pas bien adaptée aux conditions de basses températures pendant la reproduction, le touladi par manque de proies adéquates dans les lacs, le chinook par sa vulnérabilité à la BKD. Dans ces cas la compétition n'a pas eu le temps de jouer. Pour le saumon atlantique, grand migrateur et espèce sympatrique de la truite, il est clair qu'il n'a pas résisté à la compétition avec sa cousine, défavorisé en outre par l'hybridation qui réduisait les chances de survie de sa maigre descendance dans le système des Korrigans. Le saumon n'avait pas les atouts du retour de géniteurs de grande taille et fécondité élevée

après un périple en mer, où probablement il se perdait. La seule population de saumon qui a perduré, dans le déversoir du Lac Parsifal (système d'Armor), est une population « landlocked » (non migratrice) qui s'est développée en allopatrie, mais dont l'existence est maintenant menacée par l'arrivée récente de la truite dans cette zone. Son sort semble donc scellé.

L'omble de fontaine semble mieux résister dans sa compétition avec la truite, probablement parce qu'il est capable d'occuper des habitats moins favorables à celle-ci, dans les zones amont des rivières, plus torrentueuses et plus froides. Mais cette espèce, peu migratrice, sera cantonnée aux quelques systèmes actuellement occupés (Studer, rivières de la Baie Norvégienne, Sud, Phonolite, La Clarée).

Il nous faut maintenant observer ce qui va se passer entre les 3 espèces qui semblent avoir le plus de potentiel pour coloniser de nouveaux écosystèmes en interagissant entre elles: truite commune, omble chevalier et saumon coho.

3.4.6) Quelles rencontres à venir ?

Lorsque le coho a été introduit en Europe dans les années 70 pour l'aquaculture, on a constaté un échec total de l'invasion par les échappés des élevages qui étaient venus se reproduire dans les rivières de Normandie fréquentées par les truites et les saumons. Le coho a pu être défavorisé dans la compétition avec le saumon, en raison du comportement plus pélagique des alevins et juvéniles qui devenaient des proies faciles pour les juvéniles de saumon inféodés au substrat dans des zones de fort courant en bordure des calmes. La compétition avec la truite (les deux espèces sont allopatriques dans leurs aires d'origine) n'a pas été étudiée, aussi le

résultat de leur confrontation dans le système de la Grisanche, colonisé par le coho depuis son introduction en 1979, et seulement depuis quelques années (vers 2005-2008) par la truite provenant d'Armor et/ou des Korrigans, pourrait apporter une réponse utile et originale à cette question. Une situation réciproque semble en cours aux Korrigans, où les truites ont envahi le système au début des années 80, éradiquant donc le saumon atlantique au passage, et où des cohos ont été récemment capturés. Une situation intermédiaire (arrivée naturelle simultanée des deux espèces) pourrait également se dérouler dans une petite rivière du

Bras Jules Laboureur: la reproduction du coho a été observée en 2010 en présence de géniteurs de truite (Fig. 46) dans cette rivière jusqu'à récemment vierge de tout poisson.



Figure 46: Reproduction du saumon coho en mai 2010 dans la rivière à l'Est du Bras Jules Laboureur. Saumon coho mâle en parure de noce(A), femelle coho sur une frayère (B) ; vue de la rivière avec des cohos en train de frayer (C). Photographies: Leo Popchat.

Une situation de compétition similaire existe dans le système même de la Grisanche, mais entre des paires d'espèces sympatriques dans leurs aires d'origine: saumon coho et omble chevalier d'une part, omble chevalier et truite commune d'autre part. L'omble chevalier est

arrivé naturellement dans la Grisanche vers le milieu des années 90, à partir du Lac des Fougères où des juvéniles d'un an avaient été relâchés en 1991, et où des adultes ont été capturés pour la première fois en 2003. La truite, comme nous l'avons vu ci-dessus, est arrivée encore plus récemment, et a très rapidement colonisé le bassin de la Grisanche.

Il serait donc extrêmement intéressant, tant d'un point de vue fondamental que dans la perspective d'une éventuelle gestion ou opération de contrôle dans le cadre de la réserve naturelle, de suivre l'évolution de ces différentes populations lors de futures missions. Les ombles, les truites et les saumons coho vont-ils se partager l'écosystème, ou bien la compétition entre ces espèces invasives à Kerguelen va-t-elle mener à une nouvelle extinction ?

3.5) Les salmonidés ont-ils modifié leur environnement ?

Le succès de la colonisation de l'archipel par les populations de salmonidés, la truite commune particulièrement, est captivant en matière d'écologie évolutive. Mais il interroge aussi sur les mécanismes écologiques mis en œuvre face à de tels bouleversements. Comment des cours d'eau oligotrophes sans aucune faune vertébrée aquatique peuvent-ils, en quelques décades, nourrir des populations de poissons y résidant et s'y reproduisant ? Et comment l'écosystème aquatique dans son ensemble est-il modifié par un tel phénomène ?

Une partie des travaux de SALMEVOL s'est intéressée aux questions d'ordre écosystémique autour de la colonisation de l'archipel par la truite commune. L'hypothèse première était la suivante: les transferts d'énergie depuis l'océan vers les rivières, engendrés par les migrations anadromes, permettent d'augmenter la capacité trophique initialement faible des cours d'eau vis-à-vis des poissons. En d'autres termes l'anadromie serait-elle capable, grâce au processus d'enrichissement progressif du milieu qu'elle engendre, de créer les conditions nécessaires à l'établissement de populations résidentes de poisson en rivière? Les phénomènes de transferts d'énergie d'un écosystème marin productif vers des écosystèmes terrestres peu productifs, ainsi que le rôle stabilisateur de tels échanges, sont connus. Mais le contexte de l'introduction des salmonidés sur Kerguelen offrait une chance sans nul équivalent de travailler sur les mécanismes écologiques pionniers par lesquels des hydrosystèmes oligotrophes vides de tous vertébrés peuvent être progressivement modifiés et colonisés par une espèce de poisson anadrome.

Pour investir ces questions, l'analyse des isotopes stables dans les réseaux trophiques a

été choisie. La démarche repose sur deux principes. D'une part, il existe une relation appelée fractionnement trophique entre la composition isotopique d'un consommateur (par exemple, la truite) et celle de sa ou de ses sources alimentaires (par exemple, les invertébrés aquatiques ou terrestres). D'autre part, il existe des contrastes isotopiques naturels entre des écosystèmes adjacents (par exemple, aquatique vs terrestre, ou encore marin vs dulçaquicole). En s'appuyant sur ces deux principes, il est possible de comprendre l'organisation trophique des écosystèmes et les sources d'énergie qui les sous-tendent, à partir notamment de l'analyse des isotopes stables du carbone (C) et de l'azote (N). Les résultats de telles analyses sont donnés sous la forme d'un ratio entre l'isotope lourd et l'isotope léger, pour chaque élément et type d'échantillon, en référence à des standards internationaux (notation δ en ‰).

Comment s'organisent les réseaux trophiques dans les rivières de Kerguelen ?

Une première phase du travail a eu pour objectif de comprendre le fonctionnement trophique actuel des cours d'eau de l'archipel. Pour cela, des échantillons biologiques ont été collectés sur 4 rivières actuellement colonisées par la truite commune (Studer, Château, Norvégienne et Rivière du Nord) et sur leurs rives : végétaux, invertébrés et truites résidentes. Les isotopes stables permettent de visualiser l'organisation du réseau trophique typique dans ces cours d'eau (Fig. 47).

Le fractionnement trophique est nettement visible sur l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), de +3.5‰ entre producteurs primaires et consommateurs primaires (invertébrés), à +4.5‰ entre invertébrés et poissons. Deux sources de carbone sont identifiées: le C algal issu de la

production primaire endogène aux cours d'eau, et le C exogène (ou allochtone) issu de la matière organique provenant des végétaux terrestres notamment sur les rives. La très faible abondance des invertébrés aquatiques a rendu difficile leur collecte ; seuls les oligochètes ont présenté des quantités suffisantes pour les analyses isotopiques (Fig. 47). Ces consommateurs primaires semblent utiliser les 2 sources de C en mélange, comme l'indiquent leurs signatures intermédiaires sur le C, et sont eux-mêmes consommés par les truites résidentes.

Schéma simplifié du réseau trophique des rivières

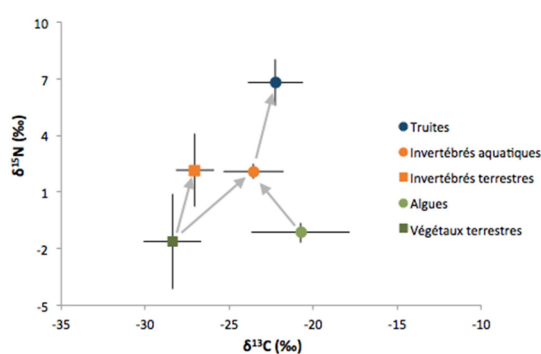


Figure 47: Résultats des analyses isotopiques sur carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et azote ($\delta^{15}\text{N}$) réalisées à partir des échantillons biologiques prélevés à Kerguelen. Les producteurs primaires (en vert) et consommateurs primaires (en orange) ont été collectés sur les cours d'eau (ronds) ou leurs berges (carrés). En haut du réseau trophique, les truites figurent en bleu. Des flèches grises représentent le fractionnement trophique ; dans le cas des invertébrés aquatiques la contribution de 2 sources de carbone en mélange (aquatique et terrestre) est indiquée.

Ainsi, les productions primaires aquatique et terrestre via les apports de matière organique allochtone constituent les deux sources de carbone pour les invertébrés consommateurs primaires dans ces cours d'eau oligotrophes. Après colonisation, les populations de truite semblent donc dépendre des invertébrés aquatiques comme ressource principale. Les invertébrés terrestres, s'ils sont consommés lorsqu'ils tombent à l'eau, ne représentent pas une contribution alimentaire majeure pour les

truites. Pour confirmer le rôle des apports allochtones terrestres aux réseaux trophiques aquatiques, l'analyse des isotopes de l'hydrogène est prévue sur certains échantillons. De même, des prélèvements biologiques ont été réalisés sur d'autres rivières de Kerguelen (notamment, des cours d'eau non colonisés) ; leur analyse permettra de conforter les connaissances sur le fonctionnement trophique de ces écosystèmes.

Du cannibalisme inter-cohortes dans les populations de truite

Les analyses isotopiques renseignent également de l'existence d'un glissement trophique chez les truites au cours de l'ontogenèse. En effet, il existe une corrélation positive entre la taille des individus et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ dans leur muscle (Fig. 48).

Comportement alimentaire de la truite en rivière

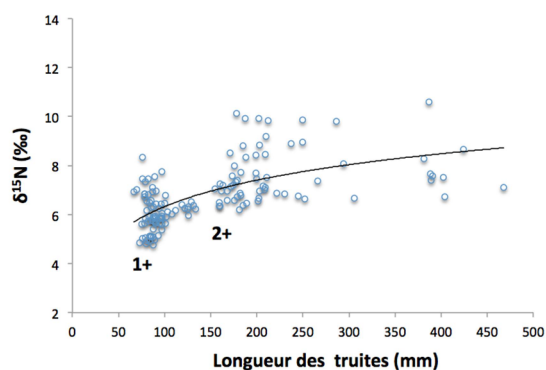


Figure 48: Evolution des ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) en fonction de la taille des truites. On observe un enrichissement en ^{15}N chez les truites les plus grandes notamment entre l'âge d'un an (1+) et deux ans (2+), qui suggère l'apparition de cannibalisme inter-cohorte. La variabilité des signatures isotopiques individuelles semble également suggérer l'existence d'un comportement cannibale intra-cohorte.

Cela indique que les individus les plus grands s'alimentent à un niveau trophique supérieur. Les alternatives trophiques étant rares dans ces écosystèmes peu diversifiés, cette tendance doit correspondre à la généralisation d'un

comportement cannibale entre les cohortes. À noter que la présence de congénères plus jeunes dans les estomacs de truite est régulièrement observée. Toutefois, il est impossible de distinguer nettement deux groupes trophiques, cannibale et non-cannibale. La tendance au cannibalisme semble plutôt s'affirmer à mesure que l'animal grandit, mais sans que l'alimentation sur invertébrés aquatiques ne soit abandonnée chez la majorité des individus.

Quelle évolution trophique dans les cours d'eau depuis l'apparition de la truite ?

Dans un second temps, l'évolution trophique des cours d'eau de Kerguelen suite à l'arrivée de la truite a été étudiée. Cette analyse rétrospective a été rendue possible grâce aux échantillons archives présents dans les collections d'écaillés de truite. Depuis la colonisation en effet, des prélèvements d'écaillés de juvéniles ont été réalisés dans les rivières du Château et Norvégienne notamment. En postulant que le régime alimentaire des truites résidentes n'a pas évolué sur ces cours d'eau depuis leur colonisation, les variations des signaux isotopiques lus sur les écaillés archives peuvent renseigner sur l'évolution du fonctionnement trophique des cours d'eau.

La voie algale (production primaire) est primordiale dans les cours d'eau de Kerguelen car elle fournit une part importante de l'énergie à la chaîne alimentaire jusqu'aux truites. Le carbone inorganique dissous (CID) utilisé par les producteurs primaires aquatiques provient pour partie du CO₂ atmosphérique, par diffusion de l'air vers l'eau. En période de forte production primaire, il y a une plus forte demande en CID par les producteurs primaires, ce qui crée et amplifie les échanges de C entre l'atmosphère et l'eau. Le CO₂ atmosphérique est enrichi en isotope lourd ¹³C par rapport au milieu aquatique. Ainsi, si le milieu est enrichi en nutriments dissous, le $\delta^{13}\text{C}$ dans la chaîne alimentaire aquatique va augmenter.

Or, nous faisons l'hypothèse que des transferts d'énergie, engendrés par les migrations anadromes, permettent d'enrichir petit à petit les cours d'eau en nutriments marins. Si cette hypothèse est vraie, nous devrions voir une augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ dans les écaillés de juvéniles de truite archivées depuis 40 ans. De plus, si ces nutriments marins soutiennent une production primaire de plus en plus forte dans les cours d'eau, une plus forte demande en CID devrait se traduire par une augmentation des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans les écaillés. Or, c'est justement l'inverse qui s'est produit, puisque l'on observe une tendance à la diminution des $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ dans les écaillés de juvéniles de truite archivées depuis les années 1970 (Fig. 49).

Evolution des isotopes stables dans les réseaux trophiques

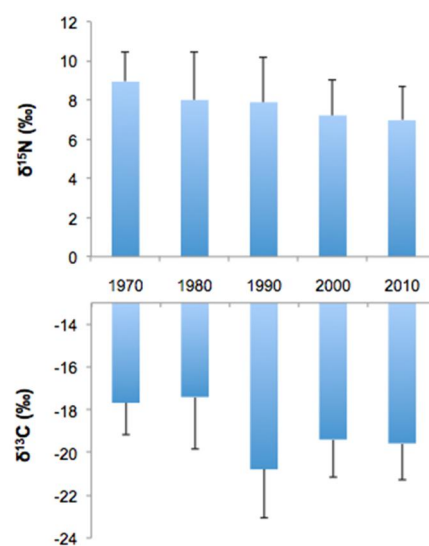


Figure 49: Evolution des ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans les collections d'écaillés de juvéniles de truite collectés dans les Rivières Château et Norvégienne. Les tendances enregistrées suggèrent une oligotrophisation des cours d'eau en lien avec une diminution des transferts de nutriments marins.

Ces résultats semblent indiquer une baisse sensible du transfert des nutriments marins vers les cours d'eau, ainsi qu'une baisse de leur

productivité primaire depuis les années 1970, malgré le renforcement démographique des populations de truite et de l'anadromie. Ce résultat inattendu pourrait souligner un phénomène d'oligotrophisation en cours. S'il se confirme (des analyses complémentaires sont en cours), il apporte un éclairage nouveau sur l'évolution des transferts d'énergie depuis l'océan vers les terres de l'archipel, et les

conséquences sur les écosystèmes terrestres et aquatiques. Qu'a-t-il pu se passer qui puisse expliquer le ralentissement de ces transferts ? Cette question fait l'objet d'un nouveau projet qui s'intéressera à d'autres acteurs potentiels du transfert de nutriments marins (certaines colonies d'oiseaux) ou de son altération (le chat domestique).

4) Les perspectives de SALMEVOL

Le message des colonisateurs.

Chez les salmonidés, nous avons montré que les vitesses et l'efficacité de colonisation variaient pour le même environnement. Diverses raisons peuvent expliquer ces variations, comme l'effort d'introduction (nombre de tentatives, nombre total d'individus, diversité génétique) mais aussi les traits d'histoire de vie, comme l'expression des tactiques alternatives de migration.

Les mécanismes d'évolution de l'anadromie chez les salmonidés sont encore mal connus, et il n'est pas fréquent de détecter de la variation génétique au niveau intrapopulationnel liée à ces tactiques migratoires. Il est souvent fait référence à la plasticité phénotypique importante des salmonidés, mais on sait aussi désormais qu'il existe une héritabilité estimable et donc un potentiel pour la sélection sur les tactiques migratoires²². Les recherches menées sur cette thématique dans les aires d'origine des espèces de salmonidés sont motivées par le déclin des fractions anadromes des populations, fractions souvent d'intérêt économique majeur. On peut noter que c'est aussi ce qui a motivé la "joint venture" de la Sapmer sur la station piscicole d'Armor. Pour autant, les phénotypes migrateurs n'ont pas tous eu le même succès pour les différentes espèces introduites à Kerguelen. Cette tactique a été un échec total chez le saumon atlantique et ce dans les deux systèmes d'introduction (Korrigan, Armor). Pour le saumon coho, elle commence à devenir efficace et permet actuellement le démarrage d'une colonisation au centre de la baie du Morbihan. Pour la truite, la tactique migratrice a été rapidement favorisée, avec des proportions parfois très importantes au sein des populations,

et a eu pour conséquence la colonisation rapide de nouveaux systèmes.

Le fait que cette tactique soit héritable implique potentiellement deux mécanismes à l'œuvre. Le premier est celui d'une base purement génétique, avec des gènes dont la variation code pour la tactique. Une telle architecture génétique ne peut être que hautement polygénique, d'une part car elle implique des transformations multiples dont certaines bases génétiques sont déjà connues (osmorégulation par exemple), d'autre part parce qu'une base génétique très simple aurait déjà été détectée par les études antérieures. Mais il n'en reste pas moins qu'un individu migrateur n'est probablement pas un échantillon aléatoire de la population du point de vue génétique dans ce cas-là. Le second mécanisme possible participant à l'héritabilité, et qui n'exclut pas le premier, c'est la transmission épigénétique, c'est-à-dire, le passage d'une information des parents aux descendants par divers moyens (autres que l'ADN) qui va influencer la probabilité que les descendants adoptent la tactique migratrice. Ces messages peuvent être très variés. Ils peuvent par exemple être transmis par la mère avec les réserves de l'œuf: composition hormonale, richesse mitochondriale au niveau de l'ovule initial, quantité et qualité du contenu énergétique. Une autre voie épigénétique est celle de la sélection de l'habitat: si l'habitat de naissance agit sur la probabilité de devenir migrateur, alors la sélection de cet habitat effectuée par les parents est un mécanisme transgénérationnel qui permet de contrôler l'expression du trait chez les descendants.

Il faut aussi considérer ce qu'est une colonisation: un couple, ou un petit nombre

²² Dodson, J.J., Aubin-North, N., Thériault, V. & Paez, D.J. (2013). The evolutionary ecology of alternative migratory

tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews*, doi: 10.1111/brv.12019

d'individus, qui produit un grand nombre de descendants dans un environnement vierge. Il semblerait que pour cette première génération, la survie soit souvent excellente: les cas des rivières du Levant, La Clarée, ou Val Travers, indiquent que l'on trouve facilement des individus introduits à l'état d'alevins en 1993 dans les pêches de 2002-2003. En conséquence, l'effet fondateur est majeur, et il est orienté, puisque les parents ne sont pas une fraction aléatoire de la population d'origine. Si l'héritabilité est importante, alors une population nouvellement installée pourrait aussi être un émetteur significatif de nouveaux colonisateurs vers d'autres systèmes. Le rôle de l'environnement (opportunités de croissance en rivière par exemple) est encore mal connu sur la décision de migrer, mais il semblerait qu'une forte croissance initiale augmente la probabilité de migrer à un âge donné.

Nous l'avons dit, un colonisateur, parce qu'il est un migrateur, n'est pas un échantillon aléatoire d'une population source, et ses descendants ne vont pas exprimer aléatoirement la tactique de migration. Chez les migrateurs, un grand nombre retourne dans la population d'origine pour se reproduire (notion de "homing") mais parmi eux, quelques individus pourront devenir des colonisateurs. Précisons que pour ces individus, aucune distinction au niveau génétique ou phénotypique n'est connue pour le moment par rapport aux autres poissons adoptant la tactique migratrice. Deux voies peuvent être explorées dans ce domaine: la première, c'est effectivement celle d'une différence génétique des colonisateurs par rapport aux migrateurs en général. Un tel travail pourrait être possible en utilisant les collections d'écaillés anciennes, mais la tâche est rendue ardue par l'état de l'ADN lui-même, qui ne permet pas toujours de travailler dans des conditions initiales (en particulier pour des marqueurs de longue taille). Une seconde possibilité serait de suivre le comportement de déplacement des migrateurs en mer. Des techniques de bio-logging pourraient permettre ce

type de suivi de façon relativement indirecte, en enregistrant les paramètres physico-chimiques du milieu, et en récupérant les données ultérieurement. Une telle approche permettrait notamment d'évaluer les écosystèmes et les zones fréquentées par les migrateurs, de détecter si certains individus font des déplacements plus lointains ou profonds, en particulier sur le front de colonisation.

L'adaptation, un mécanisme à l'œuvre pendant l'invasion ?

Une des grandes questions en biologie de l'invasion est de savoir si les individus introduits subissent ou non une sélection dans les nouveaux environnements, ou bien si leur seule plasticité phénotypique leur permet de rapidement réagir à l'environnement. En même temps que certaines espèces invasives représentent des menaces pour la biodiversité locale, elles peuvent elles-mêmes subir une baisse de diversité au niveau génétique ou phénotypique, ou bien au contraire accroître cette diversité, par l'adaptation rapide à des environnements nouveaux et variés. Si l'on s'en tient au cas de la truite commune, il est frappant de constater à quel point à partir d'introductions issues de géniteurs relativement uniformes au niveau phénotypique (forme résidente) sont tout de suite apparues diverses formes ou tactiques (variabilité de l'âge de reproduction et migration). Une explosion si rapide de la variabilité phénotypique plaide pour un rôle fort de la plasticité phénotypique. Pour autant, deux autres résultats viennent contribuer à notre réflexion. Tout d'abord, une évolution progressive génération après génération d'un trait important: l'âge de migration en mer qui a changé de près d'une année en moyenne dans une des populations fondatrices, celle de la rivière du Château. Ce résultat est peut-être à mettre en parallèle avec le succès grandissant de la tactique résidente: les densités de poissons résidents sont bien supérieures à ce qu'elles étaient au début de la colonisation dans ces systèmes historiques. Ainsi, il est difficile de

savoir si l'évolution de l'âge à la migration est corrélée à des variations environnementales, comme celle de la température, ou bien à la compétition accrue dans les eaux douces au moment 1) de la croissance juvénile et 2) de la reproduction. Il serait aussi hasardeux de conclure que cette évolution puisse être le résultat d'une sélection génétique: nous ne connaissons pas les bases génétiques de ce trait pour le moment.

Un second résultat vient compliquer la situation: celui lié à l'expérience de transplantation. Nous avons montré qu'apparemment, certains gènes (neutres ou non neutres) subissaient potentiellement une sélection, et qu'*a priori*, il s'exerçait aussi de façon globale une sélection contre l'homozygotie. Ces deux informations pourraient en fait provenir d'un seul processus: en étant homozygote, on représente une cible plus facile pour la sélection dans le cas d'allèles désavantageux. Ce résultat est d'autant plus surprenant que les populations dans lesquelles il a été obtenu présentent une faible variabilité génétique initiale, et donc théoriquement une faible capacité d'évolution au regard de la sélection naturelle. Mais si l'on se concentre maintenant sur les résultats de notre expérience de transplantation en cours, il apparaît que des individus *a priori* inadaptés à un environnement arrivent à y survivre jusqu'à la reproduction, et que leur succès reproducteur n'est pas nul. Ils transmettent donc relativement efficacement leurs gènes dans la population cible. Il est encore trop tôt pour conclure que ces descendants eux-mêmes ne souffriront pas de ce bagage génétique, mais on peut observer que la barrière adaptative n'est en tous cas pas suffisamment forte pour que le déficit de fitness des transplantés face aux résidents soit fatal. Soulignons aussi que 1) les individus transplantés étaient âgés de 1 à 3 ans, et n'ont donc pas affronté la barrière post-zygotique possible lors de la première année d'existence dans ce nouvel environnement, et 2) ces individus n'étaient pas forcément de futurs dispersants. Ainsi, si la sélection au niveau des

gènes pourrait bien être présente chez la truite à Kerguelen, rien n'indique qu'elle favorise très activement l'adaptation, et il semble que la plasticité phénotypique joue un rôle majeur, que la diversité génétique soit très faible (Val Travers, La Clarée) ou intermédiaire (rivière du Château).

Le futur de l'invasion des salmonidés

Le programme SALMEVOL a permis de faire le point tant sur l'historique des introductions et des invasions, que sur la situation actuelle. Celle-ci s'avère loin d'être stable: le saumon atlantique semble s'acheminer vers une quasi-extinction, alors que la truite commune continue de progresser, de même que les ombles à un rythme plus lent. Enfin, le saumon coho, qui semblait très stable et limité dans son aire de répartition, entame désormais une phase apparemment invasive, avec des signalements multiples dans la Baie du Morbihan.

Dans le cas du saumon atlantique, il semble que l'espèce n'ait pas réussi son adaptation à ce nouvel environnement, car dans les deux introductions réalisées, l'anadromie n'a pas été mise en place. Pour autant, l'espèce aurait potentiellement pu se maintenir à l'état landlocked. Dans le cas du système des Korrigans, le contact secondaire lors de la colonisation naturelle par la truite a été fatal au saumon apparemment, que ce soit par compétition directe, ou/et par une hybridation peu viable. Le cas du Lac Parsifal dans le système d'Armor semble montrer peu ou prou la même dynamique: un affaiblissement de la population de saumon avant le contact avec la truite. Nous suivrons ce contact - qui pour le moment n'a pas donné lieu à hybridation - avec intérêt, mais il nous empêchera de savoir si le saumon aurait pu se maintenir seul à l'état landlocked, ce qui aurait pu être vu comme une première adaptation.

La truite commune semble continuer son expansion, mais comme nous l'avons montré, le

rythme de cette expansion se ralentit fortement, ce qui constitue en soi une bonne nouvelle. Il est important aussi de souligner encore le rôle de l'homme dans cette expansion. La figure 50 propose une simulation tirée du modèle présenté en §3.1, dans laquelle nous avons projeté ce qu'aurait pu être la colonisation par la truite si il n'y avait eu qu'une seule introduction (sur la rivière du Château en 1962 pour l'exemple simulé). Les trajectoires obtenues montrent que le nombre de rivières colonisées à l'heure actuelle serait deux fois moindre (une vingtaine), mais que par contre nous serions a priori toujours dans une phase dynamique de la colonisation.

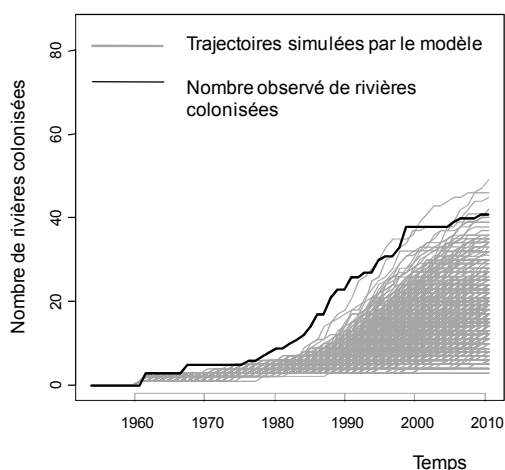


Figure 50: Prédiction issue du modèle à partir d'un scénario fictif ne comprenant qu'une seule introduction en 1962 dans la Rivière du Château. On peut observer que la majorité des trajectoires simulées est bien en dessous de la dynamique réelle, avec un nombre de rivières colonisées bien inférieur au final. Cette simulation est une illustration du rôle des introductions multiples sur le plan démographique.

Cette projection est à prendre avec prudence, car elle fait de nombreuses hypothèses sur des mécanismes non intégrés au modèle, par exemple sur le rôle de la diversité génétique introduite qui serait équivalent à celui de multiples introductions. La simulation indique tout de même une certaine capacité de la truite à envahir relativement les systèmes disponibles, mais on peut affirmer que l'homme, outre l'introduction initiale, a multiplié par deux la

vitesse de l'invasion, que ce soit par les introductions supplémentaires et les transports de poissons, ou par les colonisations naturelles en découlant.

Deux défis se présentent à cette espèce désormais. Le premier est d'achever la colonisation de petits systèmes encore vierges au centre de son aire de répartition actuelle, notamment dans le Golfe du Morbihan. Nous avons pu le constater avec des cas précis comme celui de la rivière des Calcédoines, la colonisation ne travaille pas toujours de proche en proche, elle laisse souvent des rivières vides pendant un certain temps. Il faut cependant noter que ces rivières sont souvent celles de petite taille comme le montre le modèle. Le second défi est celui de l'adaptation à de nouveaux habitats, peut-être plus contraignants que ceux qui sont déjà colonisés. Nous l'avons expliqué, le changement du climat Kerguelénien génère de nouveaux habitats potentiels mais dont les ressources trophiques sont extrêmement limitées, et qui présentent des températures tout aussi extrêmes. Ces habitats particuliers se présentent désormais sur le front de colonisation sud-ouest surtout, et nord-ouest dans une moindre mesure. Nos échantillonnages montrent que des visites sporadiques peuvent être effectuées par les poissons dans ces habitats (cas du système des Merveilles, rivière de Val Froide), mais nous avons des évidences d'habitat de ce type vide malgré la proximité de rivières colonisées (cas de la rivière Olsen par exemple). En termes d'adaptation, on peut tout de suite penser aux durées de développement nécessaires aux alevins pour émerger du substrat, durées très dépendantes de la température. De plus, une fois émergés, les alevins doivent pouvoir trouver de la nourriture en eau douce, ce qui représente un deuxième obstacle adaptatif majeur. Ces deux questions sont centrales car l'interaction entre la vitesse d'adaptation et l'évolution des conditions du milieu (changement hydromorphologique et trophique des rivières) dictera probablement le futur de l'invasion. Il

n'est pas évident que la truite soit une espèce pionnière dans ces systèmes, susceptibles d'être d'abord colonisés par d'autres espèces végétales ou animales, invasives ou autochtones, favorisant ensuite la colonisation par la truite, par exemple par l'augmentation de la productivité.

En ce qui concerne les ombles, leur capacité à coloniser de nouveaux systèmes semble relativement inférieure à celle de la truite, sachant que les ombles de fontaine (*S. fontinalis*) ont globalement fait l'objet d'importants efforts d'introductions. Ces espèces sont généralement plus robustes aux températures froides, et pourraient devancer la truite sur le front de colonisation vers l'ouest. Par exemple sur le système de La Clarée, une partie du débit provient de la rivière des Galets, elle-même sous influence glaciaire. La truite n'a pas colonisé la rivière des Galets et se cantonne à La Clarée, sous l'influence thermique et trophique du lac d'Hermance. En revanche, les ombles ont déjà colonisé une partie de la rivière des Galets, et ceci depuis 2003 (confirmation au cours du programme SALMEVOL). On les retrouve aussi dans de petits systèmes entre la rivière de La Clarée et la rivière Olsen. L'analyse de la situation sympatrique dans le système de Studer montre aussi que l'issue de la compétition entre l'omble et la truite est très dépendante de l'environnement.

En conclusion, il semble que les espèces présentant des migrations anadromes avec une fréquentation plus côtière de l'habitat marin aient été les plus efficaces à envahir les îles Kerguelen. Dans tous les cas, les salmonidés ont cette faculté de changer de milieu qui en fait de redoutables espèces invasives: le milieu marin constitue en effet un réservoir de géniteurs, lesquels présentent une forte longévité et une fécondité importante. La pêche en rivière a un impact notable sur les densités et structures de population, mais dans le cas de Kerguelen, elle n'est pratiquée que sur quelques rivières à proximité de Port-aux-Français. Elle n'est pas

non plus un moyen d'éradication efficace même à l'échelle d'une seule rivière. Les salmonidés ne semblent pas directement affecter négativement les espèces autochtones et notamment les endémiques, mais comme tout organisme, ils contribuent à la structure et au fonctionnement de l'écosystème.

Le changement de l'écosystème terrestre subantarctique: une équation complexe

Une des prémices du programme SALMEVOL était que les salmonidés pouvaient eux-mêmes modifier leur environnement à leur avantage, grâce à l'anadromie: celle-ci permet en effet d'effectuer des transferts de matière organique du milieu marin plutôt riche vers le milieu terrestre pauvre de Kerguelen. Ce mécanisme est peut-être effectivement à l'œuvre dans les îles Kerguelen, mais c'était sans compter un autre mécanisme manifestement plus important: la balance de la productivité des écosystèmes n'est pas stable entre le milieu marin et le milieu terrestre, et ne l'a probablement pas été depuis plusieurs décennies. Nos travaux sur la truite montrent en effet que le fractionnement de l'azote est en diminution constante dans les écailles de truites, reflétant probablement celui de l'écosystème en général. Nous ne connaissons pas encore le mécanisme précis de cette diminution, et il va falloir désormais étendre nos analyses à d'autres espèces en collaboration avec d'autres programmes. Mais cette trouvaille a d'ores et déjà des répercussions directes: bien que nous ayons conscience que l'environnement des îles subantarctiques subit diverses modifications, d'une part liées au changement climatique, voire à la pollution, et d'autre part liées aux espèces invasives, la magnitude de la modification imprimée à l'ensemble de l'écosystème terrestre nous avait jusque-là échappé. Cet appauvrissement constant et massif doit absolument être pris en compte dans les programmes scientifiques en cours et particulièrement ceux sur le long terme. Pourquoi cela? Prenons un exemple, traité dans

le présent rapport: nous avons montré une évolution assez orientée et constante d'un trait important pour la truite commune: son âge de migration en mer. Nous avons aussi souligné le changement du climat à Kerguelen. Par ailleurs nous avons évoqué le fait que la balance de la valeur adaptative entre les phénotypes résidents et migrants, même si elle reste difficile à estimer, pouvait être dépendante de la densité en milieu d'eau douce. L'évolution d'un trait est déjà difficile à comprendre dans un cadre où un paramètre important comme la température covarie avec un autre, la densité liée à la croissance démographique. Mais voilà qu'un troisième paramètre majeur, la productivité de l'écosystème, semble lui aussi montrer une tendance de fond, en covariation probable avec nos deux premiers paramètres. Le problème devient plus complexe que nous ne l'avions initialement évalué, et il va nous falloir trouver des solutions pour séparer ces différents facteurs.

Il en va des salmonidés comme des autres espèces, invasives ou autochtones: la modification de l'écosystème terrestre appelle à repenser en partie les programmes scientifiques

et leurs questions dans un nouveau cadre. En particulier, il faudrait essayer de décorréliser certains facteurs dans nos protocoles (température, densité, productivité). Une façon d'y parvenir serait par exemple de réaliser des échantillonnages dans des localisations non affectées par ce changement écosystémique. Il est encore trop tôt pour imaginer très précisément de tels protocoles, notamment parce que nous manquons encore d'informations sur la variabilité spatiale de la balance trophique entre le milieu marin et terrestre à Kerguelen: tous nos échantillons n'ont pas encore été analysés, et certains sont distribués dans des localisations éloignées de Port aux Français par exemple, dans des systèmes non touchés par l'invasion des salmonidés. Il serait peut-être judicieux d'étendre nos échantillonnages à des sites où un minimum d'espèces invasives est présent, pour espérer y trouver une situation proche de celle qui a pu exister il y a de cela un siècle à Kerguelen, faisant ainsi un point de référence utile pour de multiples programmes de recherche.

Remerciements

Le programme SALMEVOL est la continuation d'un investissement important de la part de plusieurs organismes. Cet investissement a été voulu par l'INRA, et supporté par l'Institut Polaire Paule-Emile Victor (IPEV). Concrètement, l'INRA a mis à disposition ses ressources humaines permanentes, et fourni des budgets pour du fonctionnement (soutien récurrent de la Direction Scientifique à l'Environnement de l'INRA, projets innovants du département EFPA) ainsi qu'un post-doctorat (Frédéric Lecomte) ayant fortement contribué au montage de SALMEVOL. L'IPEV a décidé de soutenir en 2008 le programme SALMEVOL, ce qui s'est traduit par le transport et la logistique de 12 campagnards, du matériel et des échantillons répartis sur trois expéditions estivales. Les protocoles et leur mise en application ont été conçus avec la section logistique de l'IPEV (Henri Pérau, Nina Marchand, Romuald Bellec, Yann Le Meur). Le programme SALMEVOL est aussi soutenu par la Zone Atelier Antarctique et Terres Australes (ZAATA) animée par Marc Lebouvier, ce qui permet actuellement des

mis en place de collaborations sur divers sujets (biologie de l'invasion, modélisation, impact sur l'écosystème) que ce soit directement dans la ZA ou bien dans le cadre de la soumission d'un projet BIODIVERSA porté par David Renault (ECOBIO, Rennes).

Nous remercions Patrick et Yvette Davaine pour la transmission des échantillons et des données et le suivi à long terme de la colonisation des Îles Kerguelen par les salmonidés.

Nous remercions les personnes ayant aidé à la réalisation des missions SALMEVOL sur le terrain: Audrey Michea, Yann Claveau, François Guerraz (tous trois VCAT Géophy), ainsi que Thibault Thellier et Aubin Le Bihan (personnels de la Réserve Naturelle). Nous remercions également les personnes du programme Immunotoxker avec qui nous avons pu établir une stratégie d'échantillonnage commune: Stefan Chylmonzik, Stéphane Bétouille et tout particulièrement Émilie Farcy.

À propos des auteurs

Jean-Christophe Aymes est ingénieur d'étude à ECOBIOP. Il est responsable des préparations et analyses microchimiques des otolithes, en collaboration avec le laboratoire ELCABIE. Il a participé à l'expédition de la 60ème mission et dirigé l'expédition SALMEVOL de la 62ème mission.

Gilles Bareille est Maître de Conférence à l'Université de Pau et des Pays de l'Adour au ELCABIE, qui réalise les analyses microchimiques des otolithes.

Edward Beall est retraité, précédemment chargé de recherche à ECOBIOP. Il a entre autres participé à l'expédition SALMEVOL de la 60ème

mission, et a très fortement contribué au montage du programme SALMEVOL. Il travaille sur l'évolution des traits d'histoire de vie et l'hybridation interspécifique à Kerguelen.

Joëlle Chat est ingénieur de recherche à ECOBIOP. Elle étudie la génétique de l'historique des introductions à Kerguelen, ainsi que l'utilisation de techniques permettant l'analyse d'échantillons dégradés (écailles anciennes).

Eduardo Vicente Dopico-Rodriguez est chercheur en sociologie à l'Université d'Oviedo. Il a notamment participé à l'expédition SALMEVOL de la 61ème mission.

Eva Garcia-Vazquez est professeur à l'université d'Oviedo. Elle travaille sur la génétique des populations et de l'hybridation interspécifique. Elle a participé à la 53ème mission dans le cadre du programme SALMOPOP.

Philippe Gaudin est directeur de recherche à ECOBIOP. Il travaille sur l'historique de la colonisation à Kerguelen et l'évolution des traits d'histoire de vie. Il a dirigé l'expédition SALMEVOL de la 61ème mission.

François Guéraud est technicien à ECOBIOP. Il a participé à l'expédition SALMEVOL de la 60ème mission, et travaille sur la lecture de l'âge et de la croissance sur les écailles de poissons.

Andrew Hendry est professeur à l'Université de McGill, Montréal. Il participe à l'étude de l'adaptation dans le cadre de la transplantation réciproque.

José-Luis Horreo-Escandon est chargé de recherche au Muséum d'Histoire Naturelle de Madrid. Il travaille sur la génétique des populations et l'hybridation interspécifique. Il a participé à l'expédition SALMEVOL de la 60ème mission.

Dominique Huteau est technicien à ESE, Rennes. Il participe au travail sur l'analyse isotopique.

Marc Jarry est professeur à ECOBIOP. Il travaille sur la modélisation de la croissance et l'évolution des traits d'histoire de vie. Il a participé à la 51ème mission dans le cadre du précédent programme SALMOPOP.

Renaud Kaeuffer est instructeur-pilote d'hélicoptère, anciennement post-doctorant à McGill. Il a étudié la génétique des populations transplantées et a participé à l'expédition de la 61ème mission.

Jacques Labonne est chargé de recherche à ECOBIOP. Il est responsable du programme SALMEVOL et a dirigé la mission SALMEVOL lors de la 60ème mission. Il étudie le rôle de l'adaptation dans la colonisation.

Frédéric Lecomte est chercheur au ministère du Développement Durable, de l'Environnement, de la Faune et des Pars du Québec. Il travaille sur la connectivité et l'habitat du poisson dans le fleuve Saint-Laurent. Il a réalisé un post-doctorat sur l'historique de l'introduction et de la colonisation de Kerguelen par les salmonidés.

Aurélien Manicki est assistante-ingénieur à ECOBIOP. Elle travaille en biologie moléculaire à la préparation et l'analyse d'échantillons pour la génétique des populations.

Jacques Rives est technicien à ECOBIOP. Il a participé notamment à l'expédition SALMEVOL de la 61ème mission, et est responsable des protocoles d'échantillonnages sur le terrain.

Jean-Marc Roussel est chargé de recherche à ESE, Rennes. Il est responsable des analyses isotopiques sur les écailles et les différents compartiments de l'écosystème.

Julien Tremblay est technicien à U3E, Rennes. Il a participé à l'expédition de la 61ème mission, comme responsable du protocole d'échantillonnage pour les analyses isotopiques.

Matthias Vignon est maître de conférences à ECOBIOP et a rejoint récemment le programme SALMEVOL. Il travaille sur l'évolution des traits d'histoire de vie et la morphométrie des structures osseuses.

Mingsha Zhou est étudiante à l'Université de McGill, Montréal. Elle étudie les différences morphométriques liées à l'environnement.

Annexes

Liste des personnel, INRA et assimilés (VAT et VCAT) ayant participé à la collecte des données sur le terrain et au chantier d'Armor (AQUASAUMON, personnel TAAF et SAPMER) lors des différentes campagnes depuis 1970.

Années	Campagne d'été	Hivernage
1970	P. Davaine, P. Bergot	P. Davaine, P. Bergot
1971	P. Davaine, P. Bergot, F. Leguellec, D. Lippmann	F. Leguellec, D. Lippmann
1972	F. Leguellec, J.J. Demars, J.P. Lafuste	J.J. Demars, J.P. Lafuste
1973	J.J. Demars, Y. Thésésien, E. Beall, B. Bousquet	E. Beall, B. Bousquet
1974	P. Davaine, E. Beall, J.P. Coudroy	
1975	E. Beall, A. Fostier, D. Gauthier	A. Fostier, D. Gauthier
1976	E. Beall, Y. Constantin, M. Marien	Y. Constantin, M. Marien
1977	E. Beall, C. Gay, R. Boulic	C. Gay, R. Boulic
1978	P. Davaine, T. Thomas, F. Vansteenberghé	T. Thomas, F. Vansteenberghé
1979	T. Thomas, F. Vansteenberghé, D. Bazin, J. Wojtenka	J. Wojtenka
1980	D. Bazin, F. Vansteenberghé, J. Wojtenka	
1981	D. Bazin, C. Grévisse, F-X. Oury	C. Grévisse, F-X. Oury
1982	C. Grévisse, F-X. Oury, D. Bazin, M. Janssens	M. Janssens
1983	M. Janssens	

Années	Campagne d'été	Hivernage
1984	P. Davaine, D. Bazin, C. Garaïcoechea, G. Raoul-Duval, J.P. Georges, M. Macarty, H. Fauconnier (Sapmer), équipe chantier Armor (J. Bulle, A. Lamalle, A. Guillozet, L.Wintz, O. Fort, F.Fickinger, A. Mille)	G. Raoul-Duval, J.P. Georges, M. Macarty, H. Fauconnier puis R. Matseraka
1985	P. Davaine, C. Garaïcoechea, F. Cavayé, C. Vernier, H. Fauconnier, M. Macarty (Sapmer), équipe chantier Armor (A. Lamalle, R. Pagni, A. Guillozet, J. Gardenat, A. Gros de Beler (cuisinier))	F. Cavayé, C. Vernier, H. Fauconnier, E. Boussol puis R. Matseraka
1986	D. Bazin, C. Garaïcoechea, M. Macarty, R. Matseraka M. Macarty, R. Matseraka (Sapmer), équipe chantier Armor (H. Thomas, P. Larcebeau, J.V. Etheve, JP. Sermont, JH. Maillot, J. Gardenat)	P. Dumas, I. Brogi, P. Dumas, I. Brogi,
1987	E. Beall, P. Dumas, F. Denis, D. Soulé, H. Fauconnier, E. Vavelin (Sapmer)	F. Denis, D. Soulé, H. Fauconnier, E. Vavelin F. Bruyat (diéséliste), JP. Sermont, J-M. Verney (chantier)
1988	P. Davaine, F. Denis, P. Bichon, B. Bodard, M. Macarty, R. Matseraka (Sapmer), Latapie, Y. Cadoret	P. Bichon, B. Bodard, M. Macarty, R. Matseraka, Y. Cadoret (diéséliste), Latapie (chantier)
1989	E. Beall, F. Prejger, B. Favier, H. Fauconnier, E. Vavelin (Sapmer), L. Trottin (diéséliste)	F. Prejger, B. Favier, H. Fauconnier, E. Vavelin, L. Trottin
1990	P. Davaine, F. Prejger, L. Haussard, Y. Niort, C. Rouy, M. Macarty, F. Essob (Sapmer)	L. Haussard, Y. Niort, M. Macarty, F. Essob, C. Rouy (diéséliste)

1991	P. Davaine, Y. Niort, F. Delbard, B. Ritter, H. d'Agostino (diéséliste), H. Fauconnier, R. Matsseraka (Sapmer)	F. Delbard, B. Ritter, H. Fauconnier, R. Matsseraka, H. d'Agostino
Années	Campagne d'été	Hivernage
1992	E. Beall, F. Delbard, J-M. Caraguel, O. Guerri, L. Baudier (diéséliste) M. Macarty, F. Essob (Sapmer)	J-M. Caraguel, O. Guerri, M. Macarty, F. Essob, L. Baudier
1993	P. Davaine, J-M. Caraguel, M. Macarty (Sapmer), F. Chainier, P. Monchanin	F. Chainier, P. Monchanin
1994	F. Chainier, P. Monchanin	
2001	P. Davaine, E. Beall, D. Bernard, F. Ayllon, M. Jarry	D. Bernard (VAT Eco-Immuno, ¼ temps)
2002	P. Davaine, J. Rives, D. Bernard, E. Dopico, P. Laborde	
2003	P. Davaine, E. Beall, B. Ribot, E. Garcia-Vazquez, H. Capra	
2010	E. Beall, J. Labonne, J.C. Aymes, F. Guéraud, J.L. Horreo	
2011	P. Gaudin, J. Rives, R. Kaeuffer, J. Tremblay	
2012	J.C. Aymes, E. Dopico, J. Tremblay	