



HAL
open science

Estimation de la biomasse d'espèces migratrices consommées par le silure glane dans le bassin versant de la Vilaine Rapport final

Stéphanie Boulêtreau, Laurent Beaulaton, Frédéric Santoul, Jérôme Prunier

► To cite this version:

Stéphanie Boulêtreau, Laurent Beaulaton, Frédéric Santoul, Jérôme Prunier. Estimation de la biomasse d'espèces migratrices consommées par le silure glane dans le bassin versant de la Vilaine Rapport final. Université Toulouse 3 - Paul Sabatier. 2024. hal-04874556

HAL Id: hal-04874556

<https://hal.science/hal-04874556v1>

Submitted on 8 Jan 2025

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.

Public Domain



Estimation de la biomasse d'espèces migratrices consommées par le silure glane dans le bassin versant de la Vilaine

Rapport final

Stéphanie Boulêtreau ¹

Laurent Beaulaton ^{2,3}

Frédéric Santoul ¹

1 CRBE (Centre Recherche Biodiversité Environnement), UMR 5300

2 Service Conservation et Gestion Durable des Espèces Exploitées,
Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, OFB, U3E

3 Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur
Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU &
PAYS ADOUR/E2S UPPA

Septembre 2024

- **AUTEURS**

Stéphanie Boulêtreau (Ingénieur de recherche CRBE), stephanie.bouletreau@univ-tlse3.fr
Laurent Beaulaton (Chef pôle OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA), laurent.beaulaton@ofb.gouv.fr
Frédéric Santoul (Enseignant-chercheur CRBE), frederic.santoul@univ-tlse3.fr

- **CONTRIBUTEUR**

Jérôme Prunier (Président ADENEKO écologie & génétique), jerome.prunier@gmail.com

Droits d'usage : accès libre

Niveau géographique : régional

Couverture géographique : France, Bretagne, bassin de la Vilaine

Niveau de lecture : professionnels

- **Estimation de la biomasse d'espèces migratrices consommées par le silure glane dans le bassin versant de la Vilaine**

Stéphanie Boulètreau, Laurent Beaulaton & Frédéric Santoul

- **RESUME**

Le silure glane (*Silurus glanis*) est une espèce désormais présente dans la plupart des grandes rivières de France métropolitaine. Sa taille à l'âge adulte lui permet de prédater de larges proies parmi lesquelles les espèces migratrices anadromes dont les effectifs sont en forte diminution.

L'objectif de cette étude est de fournir une estimation de la biomasse d'espèces migratrices en migration anadrome consommée annuellement par le silure glane dans la partie aval du bassin de la Vilaine. Pour cela, nous avons couplé des données issues de la littérature scientifique à des données de biométrie, d'isotopie et de génétique issues d'échantillons de silures provenant de la partie aval du bassin de la Vilaine.

Ainsi, nous avons estimé que les silures consomment annuellement 1 tonne de poissons migrateurs en migration anadrome. Compte tenu des différentes incertitudes inhérentes aux méthodes de calcul, ce chiffre doit être pris comme un ordre de grandeur. Dans le système Vilaine, la proportion d'espèces anadromes consommée par les silures est sans doute sous-estimée car elle ne tient pas compte des mulets qui se nourrissent en eau douce. En effet, contrairement aux autres espèces anadromes (saumons, aloses...), à l'âge adulte, les mulets peuvent avoir une signature isotopique dulçaquicole. Néanmoins, cela n'a pas pu être intégré dans le calcul car cette proportion de mulets n'est pas connue.

Cependant ce travail apporte des premiers éléments de connaissance qui pourront servir de base pour des études complémentaires et pour la gestion.

- **MOTS CLES (THEMATIQUES ET GEOGRAPHIQUES)**

Bassin de la Vilaine, espèces migratrices anadromes, génétique, isotopie, prédation

I. INTRODUCTION ET OBJECTIF	5
II. ESTIMATION DE LA BIOMASSE MOYENNE DE PROIES MIGRATRICES CONSOMMEES ANNUELLEMENT PAR UN SILURE	6
II.1. ZONE D'ETUDE	6
II.2. DUREE DE LA PERIODE DE MIGRATION	6
II.3. BIOMASSE CONSOMMEE PAR UN SILURE	7
II.4. PROPORTION DE BIOMASSE D'ORIGINE MARINE DANS LE REGIME ALIMENTAIRE DES SILURES	7
II.4.1. ANALYSES DES ISOTOPES STABLES ET MODELE DE MELANGE	7
II.4.2. PROPORTION DE BIOMASSE D'ORIGINE MARINE CONSOMMEE	8
III. ESTIMATION DE LA BIOMASSE DE SILURES SUSCEPTIBLES DE CONSOMMER DES PROIES MIGRATRICES ADULTES	10
III.1. TAILLE SEUIL MINIMALE DES SILURES SUSCEPTIBLES DE CONSOMMER DES MIGRATEURS	10
III.2. STRUCTURE EN TAILLE DE LA POPULATION DE SILURES	10
III.3. RELATION TAILLE / POIDS CHEZ LE SILURE	10
IV. ESTIMATION DE LA DENSITE DE SILURES PRESENTS DANS LA VILAINE	12
IV.1. PRINCIPE ET STRATEGIE ANALYTIQUE	12
IV.2. ÉCHANTILLONNAGE ET ANALYSES MOLECULAIRES	12
IV.3. STRUCTURE ET DIVERSITE GENETIQUES DES POPULATIONS	14
IV.3.1. DISTANCES HYDROGRAPHIQUES.....	14
IV.3.2. QUALITE DES MARQUEURS	14
IV.3.3. DIVERSITE GENETIQUE	14
IV.3.4. DIFFERENTIATION GENETIQUE ET ISOLEMENT PAR LA DISTANCE IBD.....	15
IV.3.5. CLUSTERING GENETIQUE	15
IV.3.6. BILAN DES PREANALYSES GENETIQUES	17
IV.4. ESTIMATION DE LA TAILLE EFFICACE DES POPULATIONS	18
IV.4.1. METHODE LDNE	18
IV.4.2. ALGORITHME VAREFF	18
IV.4.3. ALGORITHME MIGRAINE	19
IV.4.4. ALGORITHME MIGRATE-N	19
IV.4.5. COMPILATION DES ESTIMATIONS	21
IV.5. ESTIMATION DE LA TAILLE DE LA METAPOPOPULATION	23
IV.5.1. SUPERFICIES D'INTERET	23
IV.5.2. ABONDANCES ET DENSITES DE LA METAPOPOPULATION A PARTIR DU RATIO CONSENSUEL	24
IV.5.3. ABONDANCES ET DENSITES DE LA METAPOPOPULATION A PARTIR DU RATIO SPECIFIQUE	25
IV.5.4. ABONDANCES ET DENSITES DE LA METAPOPOPULATION A PARTIR DES DEUX RATIOS COMBINES.....	25
IV.5.5. EXTRAPOLATION DES ABONDANCES ET DENSITES A L'ECHELLE DE LA VILAINE.....	26
IV.6. CONCLUSION, LIMITES ET PERSPECTIVES	26
V. CALCUL FINAL ET CONCLUSION	27
VI. BIBLIOGRAPHIE	29

I. Introduction et objectif

Le silure glane (*Silurus glanis*) est l'un des plus grands poissons d'eau douce dans le monde. En France, l'introduction et l'expansion du silure, qui à taille adulte (>2m) atteint plus de deux fois la taille des prédateurs natifs comme le brochet (>1m), ont augmenté la taille refuge des proies c'est-à-dire la taille maximale à laquelle ces dernières ne sont plus prédatées. Des espèces comme les espèces anadromes dont les adultes échappaient à la prédation, de par leur grande taille, sont désormais susceptibles d'être prédatées par le silure. Les baisses d'effectifs constatées chez les espèces migratrices d'une part, et l'observation de comportements de prédation par le silure sur ces espèces (saumons, mulets, aloses) d'autre part, posent la question de l'impact du silure sur les espèces migratrices.

L'objectif de ce projet était d'estimer la biomasse de poissons migrateurs consommée par le silure.

La réalisation de cet objectif a été réalisée en suivant les étapes suivantes :

- (I) estimer la biomasse moyenne de proies migratrices qu'un silure consomme annuellement ;
- (II) estimer la biomasse des individus d'une population de silure qui sont susceptibles de consommer des proies migratrices adultes ;
- (III) estimer la densité du prédateur dans le milieu étudié.

Le rapport est donc structuré en suivant ces trois étapes et en répondant aux différentes sous-questions qui y sont associées (Figure 1).

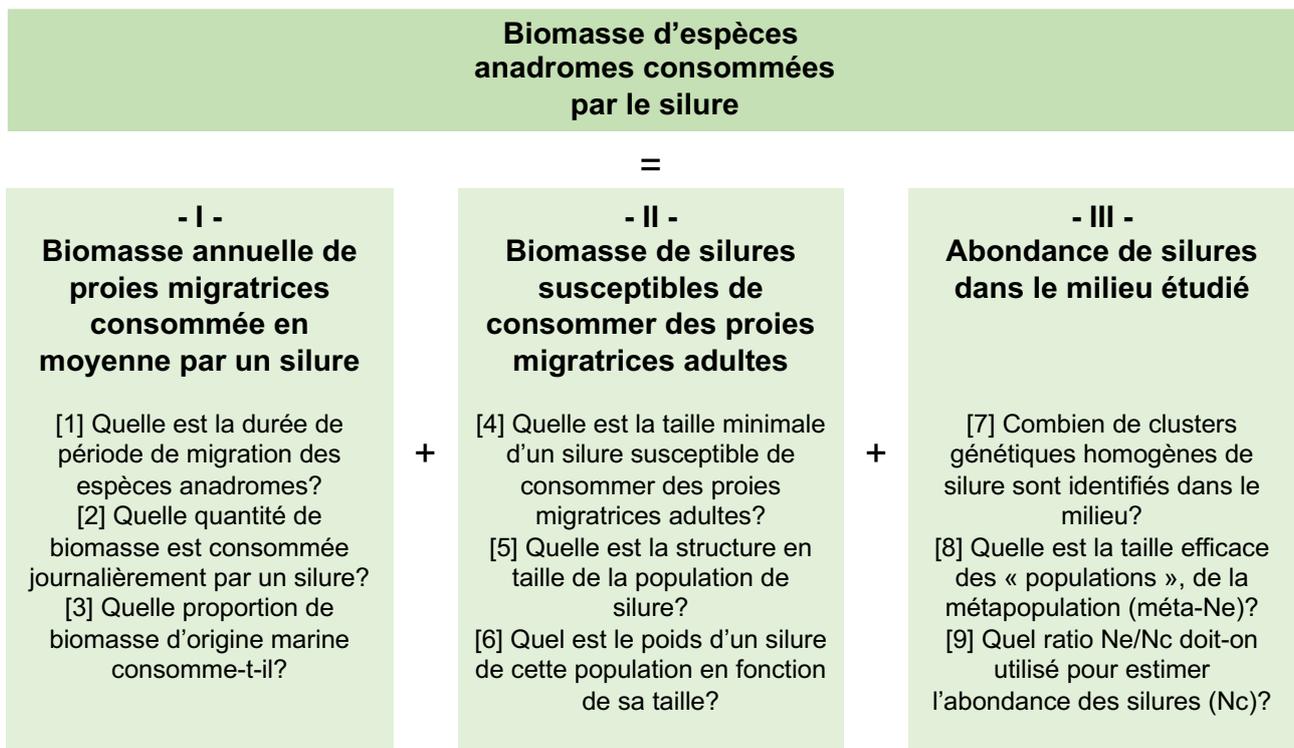


Figure 1. Méthodologie employée et questions à résoudre pour répondre à l'objectif

L'estimation a nécessité l'acquisition de données de terrain, l'utilisation de données issues de la littérature et l'application de modèles bayésiens permettant d'intégrer l'incertitude associée aux choix de certains paramètres non ou partiellement mesurables. Cette estimation a été appliquée au cas de la partie aval de la Vilaine.

II. Estimation de la biomasse moyenne de proies migratrices consommées annuellement par un silure

L'objectif de cette partie était d'évaluer la biomasse de proies migratrices en migration anadrome (c'est-à-dire en provenance de la mer) qu'un silure consomme annuellement dans la Vilaine.

II.1. Zone d'étude

Les échantillons qui ont servi de base à cette évaluation ont concerné un secteur du bassin de la Vilaine d'environ 70 km de longueur, localisé entre le barrage de Malon situé en aval de Rennes et le barrage d'Arzal (Figure 2).

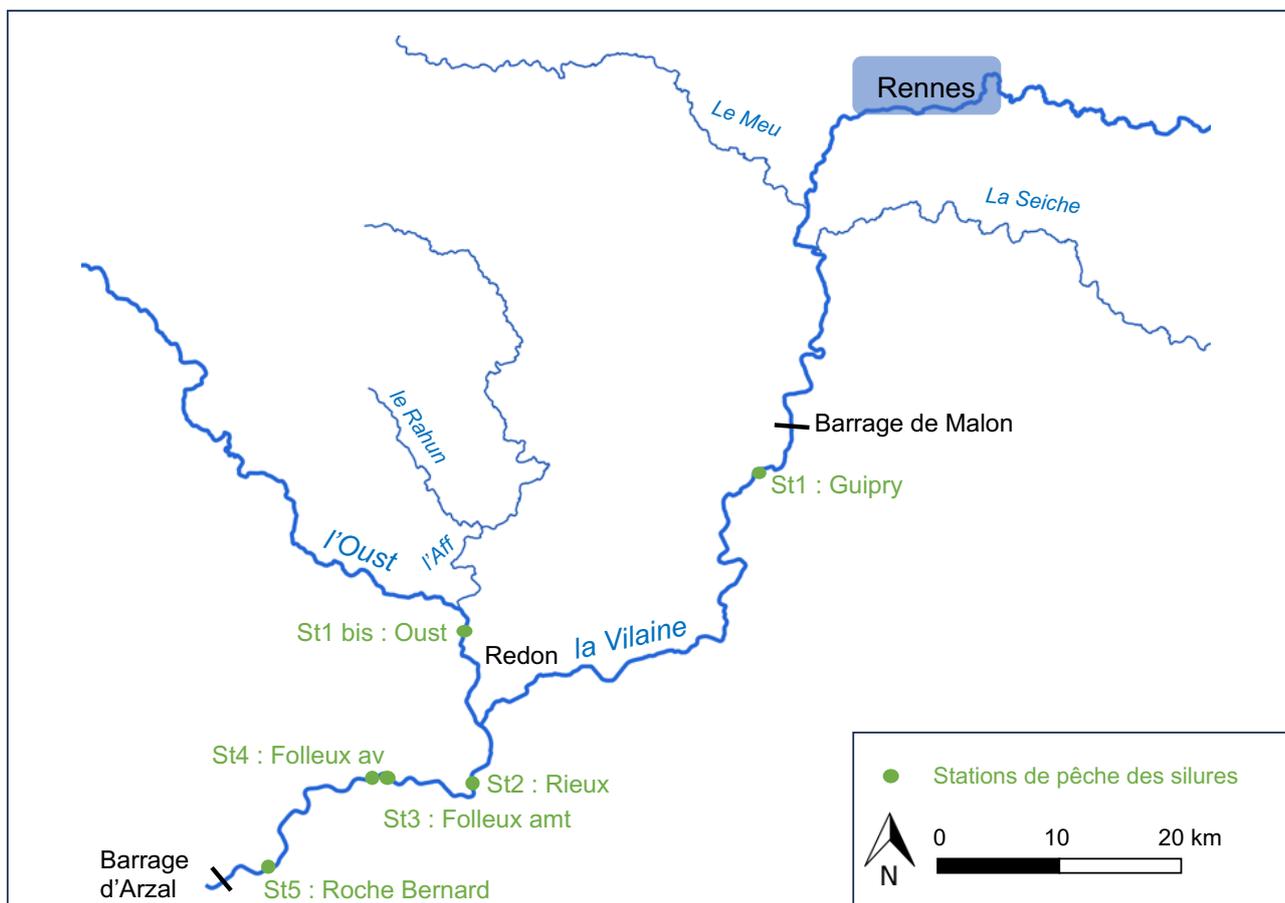


Figure 2. Carte de la zone d'étude et localisation des sites d'échantillonnage des silures.

II.2. Durée de la période de migration

La durée de la période de migration a été déduite des informations de passages de migrateurs enregistrés à la station de vidéocomptage d'Arzal par l'EPTB Vilaine depuis 1996.

Les données de vidéocomptage indiquent que la période de migration des espèces en migration anadrome s'étale globalement de mi-mars à mi-juillet dans la Vilaine, soit une période d'une durée de trois à quatre mois (90 à 120 jours). Cette période varie selon les années et dépend aussi des espèces concernées (lamproie marine, alose, saumon). Au vu de ces observations, il a été décidé de considérer une **durée de migration moyenne de 105 jours** dans le calcul.

II.3. Biomasse consommée par un silure

La biomasse moyenne consommée par un silure a été déduite des travaux divers d'Orlova, Popova et Stolyarov menés sur des populations de silure du delta de la Volga et concernant le régime et le comportement alimentaire du silure en milieu naturel dans les années 1970-80 (Orlova & Popova, 1976, 1987; Stolyarov, 1985). Ces travaux ont estimé que le pourcentage de consommation journalière d'un silure varie entre 0,5 et 2% de son poids total, en fonction de la saison (température), de l'année et de la taille de l'individu. Ainsi, par exemple, un silure de 10 kg consomme entre 50 et 200 grammes de biomasse par jour en moyenne, alors qu'un silure de 100 kg consomme entre 0,5 et 2 kg de biomasse par jour en moyenne.

Le calcul a été effectué ici sur la base d'un **ratio de consommation journalière égal à 1,25%**, moyenne arithmétique entre 0,5 et 2%.

II.4. Proportion de biomasse d'origine marine dans le régime alimentaire des silures

II.4.1. Analyses des isotopes stables et modèle de mélange

La proportion de proies migratrices dans le régime alimentaire des silures a été calculée en utilisant l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de fragments des nageoires des silures et ceux de ses proies potentielles. La comparaison des valeurs isotopiques sources-consommateur permet en effet d'estimer l'importance de diverses sources carbonées dans le régime alimentaire d'un consommateur (niveau de sélectivité) et de distinguer si ces sources sont d'origine marine ou d'origine dulçaquicole. Ces analyses isotopiques renseignent sur l'origine des proies réellement assimilées par le consommateur sur une période temporelle d'environ trois mois. En revanche, elle ne permet pas de discriminer précisément quelles espèces sont assimilées. A noter que les contenus stomacaux des silures capturés pour les analyses isotopiques n'ont pas permis d'établir la liste rigoureuse des espèces consommées par les silures dans la Vilaine, en raison d'une forte vacuité gastrique. En effet, 5 silures seulement sur 56 capturés présentaient un contenu stomacal non vide, contenant des restes de 2 mullets, 3 écrevisses et 3 brèmes.

Les analyses isotopiques ont été menées sur les 45 silures dont la taille était supérieure à 80 cm. Ces individus ont été capturés entre le 26 mai et le 3 septembre 2020 (n = 17) puis entre le 16 juin et le 29 juin 2022 (n = 28) par un pêcheur professionnel, Didier Macé, sur l'Oust et la Vilaine (entre les stations aval Guipry et aval Roche Bernard) (Figure 2 et Tableau 1). Un fragment de nageoire a été prélevé sur ces silures ainsi que sur des proies potentielles (1 brème, 3 aloses, 2 mullets). Un fragment de muscle a été prélevé sur deux écrevisses. Les échantillons ont été rincés à l'eau distillée, conservés à -20°C avant d'être broyés, séchés (60°C, 48 h) et analysés au Cornell Isotope Laboratory (COIL, Etats-Unis).

Tableau 1. Échantillonnage des silures. Effectif et taille moyenne des silures pêchés par station.

Stations	Prélèvements isotopie		Prélèvements génétique	
	Nombre de silures	Taille moyenne (écart-type) en cm	Nombre de silures	Taille moyenne (écart-type) en cm
St1 Vilaine	3	163 (10)	3	163 (10)
St2 Vilaine	-	-	7	150 (49)
St3 Vilaine	8	100 (20)	8	100 (20)
St4 Vilaine	19	134 (42)	30	107 (49)
St5 Vilaine	14	111 (33)	15	108 (32)
St1 bis Oust	1	155	9	100 (20)

II.4.2. Proportion de biomasse d'origine marine consommée

La valeur moyenne \pm écart-type du $\delta^{13}\text{C}$ des silures ($n = 45$) est de $-26,7 \pm 1,5$ ‰ et comprise entre -28,7 et -23,2 ‰. La valeur du $\delta^{15}\text{N}$ des silures ($n = 45$) est de $21,2 \pm 1,3$ ‰ et comprise entre 19,9 et 23,2 ‰, à l'exception d'un individu présentant une signature isotopique sur l'azote exceptionnellement basse de 13,9 ‰ (Figure 3). Comme attendu les signatures isotopiques des proies marines sont nettement distinctes de celles des proies d'eau douce, avec des valeurs moyennes respectives de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de -18,44 et 12 ‰ pour les proies marines et de -27,44 et 17,4 ‰ pour les proies d'eau douce.

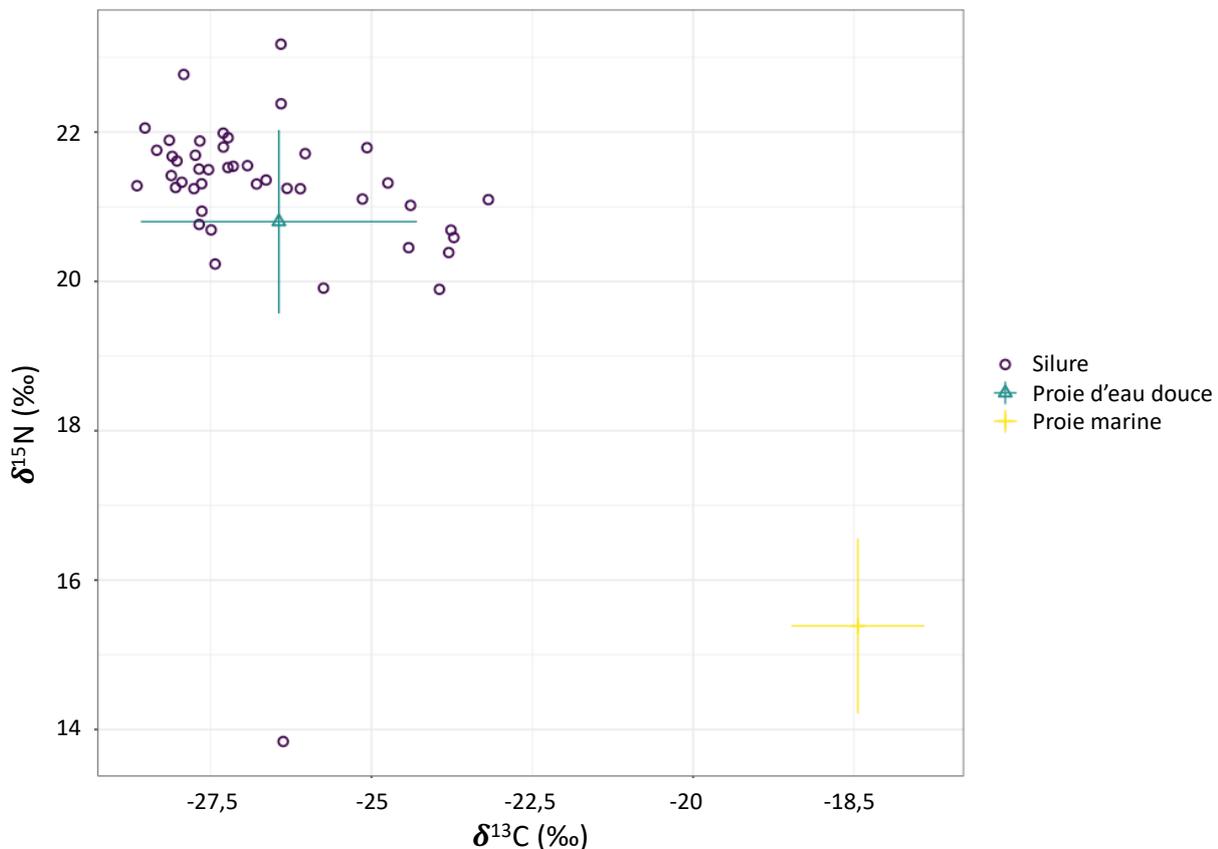


Figure 3. Positionnement des silures échantillonnés dans la Vilaine et des proies potentielles d'eau douce et marine après prise en compte des valeurs de fractionnement dans le bi-plot $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$.

La projection des signatures isotopiques des silures et celle des proies après prise en compte des valeurs de fractionnement sur le bi-plot $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 3) montre une superposition de la position moyenne des proies d'eau douce avec celle des silures, ce qui indique que les silures échantillonnés ne consommaient globalement pas de proies d'origine marine.

La contribution précise des proies d'origines marine et eau douce au régime alimentaire des silures a été quantifiée en appliquant un modèle de mélange bayésien du package R `simmr`. Ce modèle a été mis en œuvre en considérant une source d'origine marine représentée par la signature isotopique moyenne des aloses, une source d'origine dulçaquicole représentée par la signature isotopique moyenne des brème, mullets et écrevisses et des valeurs d'enrichissement trophique de 3,4 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ et 1 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$.

Le modèle indique que les silures ont consommé en moyenne 96,2% de proies d'eau douce contre **3,8% de proies d'origine marine** (Figure 4).

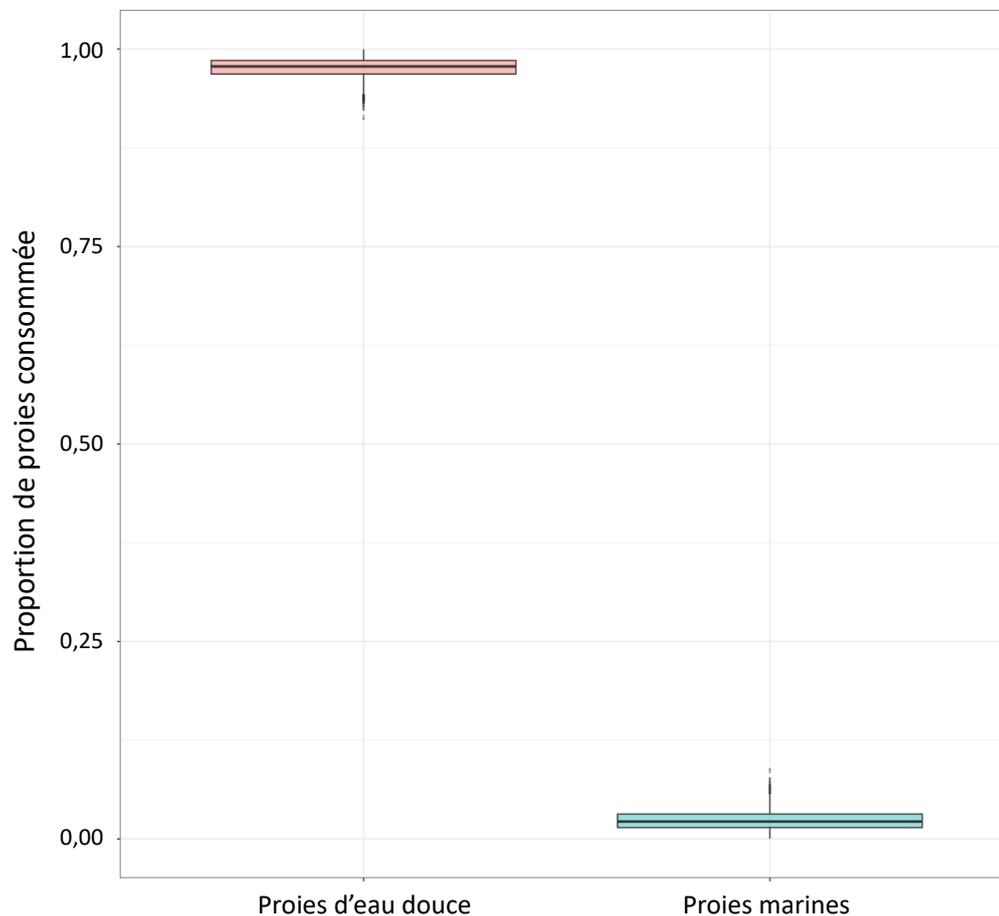


Figure 4. Proportions moyennes de proies d'origine marine et d'eau douce dans le régime alimentaire des silures de la Vilaine d'après un modèle de mélange.

III. Estimation de la biomasse de silures susceptibles de consommer des proies migratrices adultes

III.1. Taille seuil minimale des silures susceptibles de consommer des migrateurs

Le nombre de silures échantillonnés ainsi que les informations issues des contenus stomacaux des silures de la Vilaine sont insuffisants pour définir précisément la taille seuil minimale d'un silure en-deçà de laquelle celui-ci est incapable de consommer un poisson migrateur. Cette taille a donc été définie à partir des observations personnelles et à dire d'expert (Jean-Marc Roussel, communication personnelle). Il a été considéré que seuls les individus de taille supérieure à **80 cm** sont susceptibles de consommer des proies migratrices adultes.

III.2. Structure en taille de la population de silures

La proportion de la biomasse quotidienne consommée par un silure est fonction de son poids. L'échantillonnage exhaustif des silures étant impossible, il est d'usage d'estimer la biomasse d'une population de poissons en utilisant (i) la relation taille-poids établie pour l'espèce et (ii) la structure en tailles de cette population. Si un petit individu consomme moins de biomasse qu'un grand individu, l'ensemble des petits individus d'une population peuvent consommer davantage que l'ensemble des plus gros, si ces premiers sont plus abondants que les derniers, ce qui est souvent le cas chez les organismes aquatiques (Arranz Urgell 2017 ; Sheldon, Prakash & Sutcliffe 1972). Il est donc nécessaire de connaître la distribution des tailles dans la population de silure.

La structure en tailles des silures de la Vilaine n'étant pas connue et le nombre de silures capturés dans la Vilaine ($n = 72$) trop faible pour quantifier précisément cette distribution en tailles, nous avons utilisé la structure en tailles établie préalablement pour la population des silures du bassin de la Garonne (Paz-Vinas & Santoul 2018) à partir de 292 individus. Le spectre de tailles a été modélisé à partir de données brutes mesurées pour 292 silures en utilisant la méthode dite « Llin » (pour log-linear ; méthode dite « par modélisation » ; Edwards et al., 2017 ; Daan et al., 2005). La figure 4 représente la distribution des tailles corporelles modélisée qui a été utilisée pour estimer ensuite la proportion des silures d'une taille supérieure à 80 cm dans la Vilaine.

III.3. Relation taille / poids chez le silure

Trente-six silures capturés dans la Vilaine ayant une taille comprise entre 110 et 238 cm ont été pesés. Les couples (taille, poids) obtenus ont été intégrés aux données précédemment compilées par Boulêtreau et Santoul (2016) pour des silures prélevés dans divers rivières du sud de la France ($n = 171$). Une régression linéaire (Figure 5) définie par l'équation suivante a été utilisée pour estimer la biomasse des silures en fonction de la classe de taille à laquelle ils appartiennent : $y = 10^{-5} \times x^{2,8747}$ avec y , le poids du corps en kg et x la longueur du corps en cm.

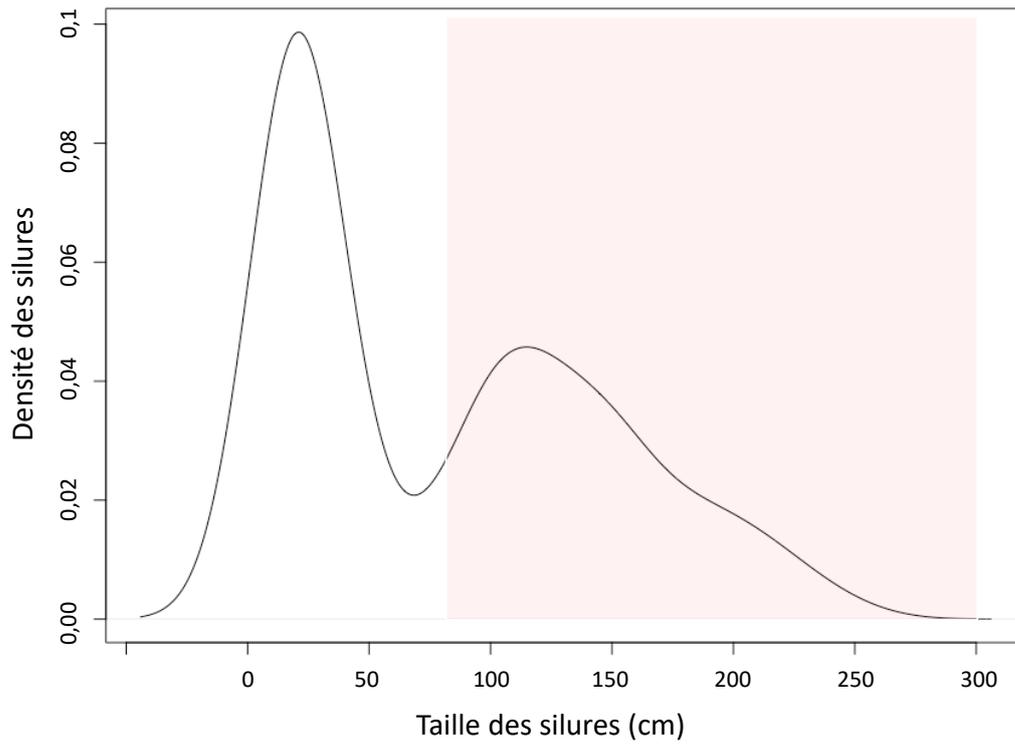


Figure 5. Structure en tailles des silures utilisée pour calculer la biomasse de silures dans la Vilaine. La zone rouge correspond aux silures dont la taille est supérieure à 80 cm.

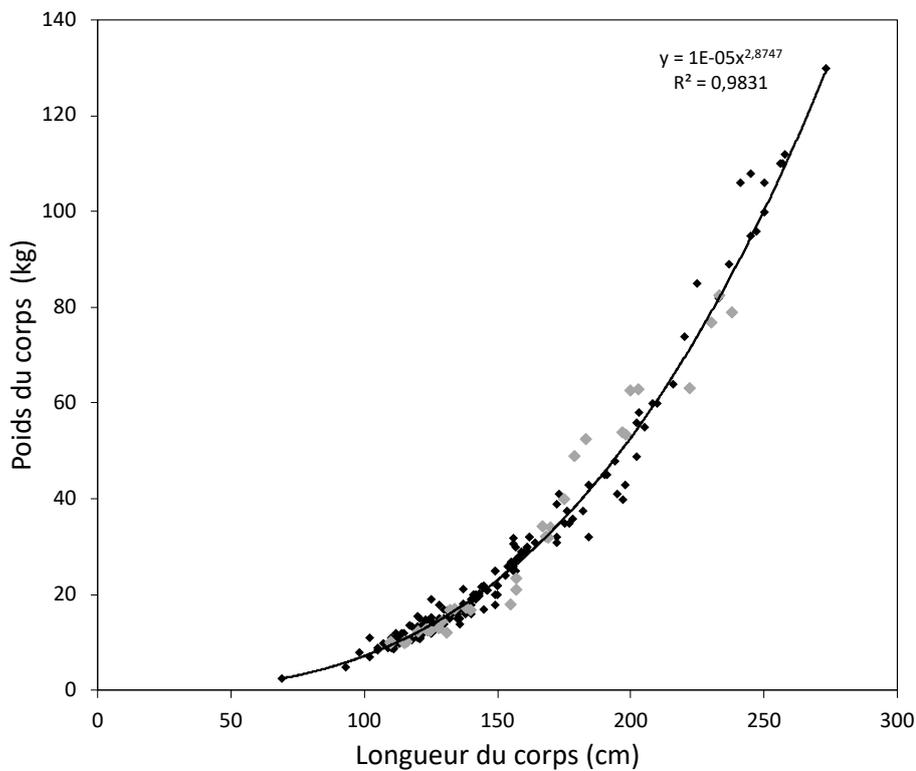


Figure 6. Relation taille/poids des silures utilisée pour calculer la biomasse de silures dans la Vilaine ; la courbe est établie à partir des mesures effectuées sur les spécimens capturés dans la Vilaine (en gris, $n = 36$) et dans la Dordogne (en noir, Boulêtreau & Santoul, 2016, $n = 171$)

IV. Estimation de la densité de silures présents dans la Vilaine

IV.1. Principe et stratégie analytique

Quantifier l'abondance (ou *census size* N_c) de silures peut s'avérer particulièrement ardu, du fait du comportement de l'espèce (principalement benthique) et des difficultés de mise en place de protocoles de pêches directes notamment dans de grandes rivières telles que la Vilaine (environ 100 m de large).

L'emploi d'outils moléculaires peut permettre de contourner cette difficulté. En particulier, les données moléculaires ouvrent la voie à une estimation indirecte de la taille efficace (*effective size* N_e) des populations. La taille efficace d'une population se définit en référence à une population idéale dite de « Wright-Fischer », au sein de laquelle seule la dérive génétique est le moteur de l'évolution des fréquences alléliques au cours du temps : la taille efficace d'une population réelle est ainsi la taille d'une population idéale qui présenterait les mêmes caractéristiques génétiques que la population réelle (Wang et al. 2016). Ainsi, une population de grande taille N_c mais de faible diversité génétique présentera une petite taille efficace N_e . Sur la base des N_e obtenues pour différentes populations, différentes méthodes permettent alors d'estimer une taille efficace de métapopulation, ou méta- N_e (Gomez-Uchida et al. 2013). Cette valeur de méta- N_e peut ensuite être convertie en abondance totale (méta- N_c), sous condition de connaître le ratio N_e/N_c . Ce ratio dépend de nombreux facteurs, tels que le taxon considéré et son histoire démographique locale. Lorsqu'il est inconnu, une valeur de 0,1 est généralement utilisée (appelé dans la suite du texte ratio consensuel ; Hoban et al., 2021). Une récente étude portant sur le silure en Dordogne et couplant données génétiques et données issues de Capture-Marquage-Recapture de silures (Paz-Vinas et al. 2024) estime que le ratio N_e/N_c est de 0,3697 [0,2048 – 0,6150] pour l'espèce (ratio spécifique).

L'objectif de cette partie était d'estimer indirectement l'abondance et la densité de silures présents dans la partie aval du bassin de la Vilaine (Vilaine et Oust) à partir de données génétiques selon les étapes suivantes :

- Préanalyses moléculaires permettant de caractériser le système étudié en termes de structure et de diversité génétique et de clarifier les choix méthodologiques suivants
- Estimation de la taille efficace N_e de chaque population par différentes approches statistiques
- Estimation de la taille efficace de la métapopulation étudiée (méta- N_e)
- Estimation de l'abondance et de la densité locales de silures sur la base d'un ratio consensuel de 0.1 et du ratio spécifique proposé par Paz-Vinas et al. 2024

IV.2. Échantillonnage et analyses moléculaires

D'après la documentation disponible (Jolivet & Artur 2017), le silure glane est présent dans le bassin de la Vilaine (Bretagne) depuis les années 1990. Trois introductions indépendantes auraient eu lieu (Figure 7) : une première introduction accidentelle dès le début des années 1990 dans le Rahun, qui aurait permis au silure de coloniser l'aval de l'Aff, puis l'aval de l'Oust, enfin l'aval de la Vilaine ; deux autres épisodes, un en 1995 dans la Seiche et l'autre à une date inconnue dans le Meu, auraient permis au silure de coloniser la Vilaine aux abords de Rennes, plus en amont.

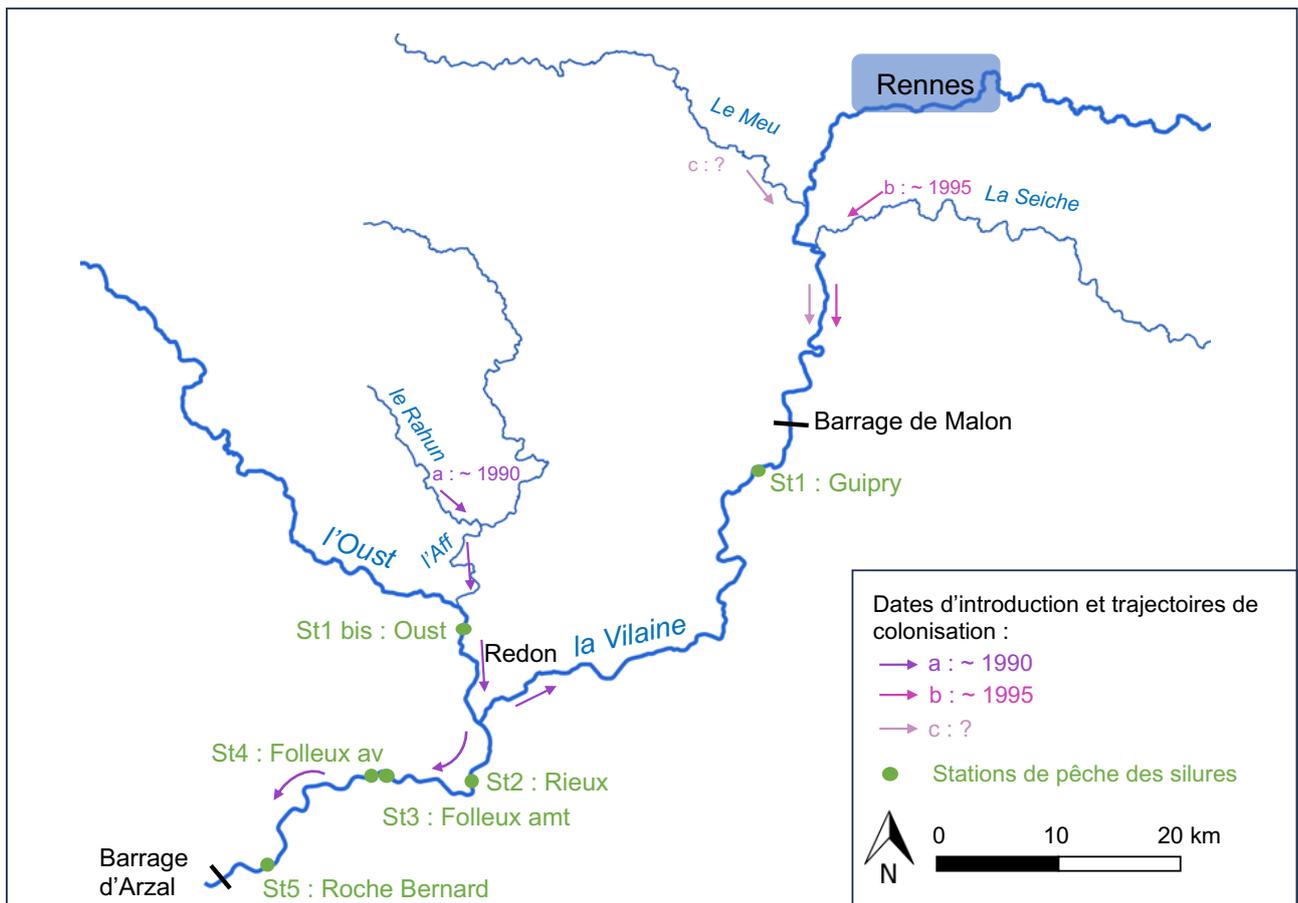


Figure 7. Carte de la zone d'étude, localisation des sites d'échantillonnage des silures et des trajectoires de colonisation du bassin.

72 silures de taille moyenne \pm écart-type de 114 ± 45 cm (35 – 222 cm) ont été échantillonnés dans les six stations du bassin de la Vilaine (

Tableau) entre fin mai 2020 et début juillet 2022 pour les analyses génétiques (Tableau 1). La taille d'échantillon varie de 3 (population 1) à 30 (population 4) individus. On notera que la population 1 présente une taille d'échantillon particulièrement réduite, non compatible avec de nombreuses analyses statistiques.

Un fragment de nageoire pelvienne a été prélevé et stocké à -80°C avant d'être analysé. L'ADN génomique des nageoires a été extrait, amplifié et génotypé au laboratoire EDB. L'ADN a été extrait en utilisant un protocole modifié d'extraction au sel (Aljanabi and Martinez 1997). Les loci de 10 marqueurs microsatellites ont été co-amplifiés par PCRs en utilisant les primers proposés par Krieg et al., 1999 et le master mix Qiagen Multiplex PCR (qiagen, Valencia, CA, USA). Les amplifications ont été réalisées dans un volume final de 10 μL contenant 5-20 ng d'ADN, 5 μL de Master Mix et 1 nM de chaque amorce en suivant les conditions suivantes : une première étape de dénaturation de 15 min à 95°C , suivie par 30 cycles de 1 min à 94°C , 1 min à 60°C et 1 min à 72°C , et une étape finale d'élongation de 60 min à 72°C . Les fragments amplifiés ont été séquencés à l'aide d'un séquenceur automatique ABI PRISM™ 3730 (Applied Biosystems, Foster City, USA).

L'évaluation de la taille des allèles a été effectuée à l'aide du logiciel GENEMAPPER® v.4.0 (Applied Biosystems, Waltham, USA). La présence d'allèles nuls et d'erreur de notation a été déterminée à l'aide du programme MICROCHECKER 2.3.

IV.3. Structure et diversité génétiques des populations

IV.3.1. Distances hydrographiques

La distance hydrographique entre chaque paire de populations (c'est-à-dire, la distance mesurée le long du linéaire de cours d'eau ; exprimée en km) a été calculée sous R (R-package riverdist). Cette distance varie entre 1,8 km (populations 3 et 4) et 74 km (populations 1 et 5). La distance entre la population 1bis et 5 est de 40,4 km.

IV.3.2. Qualité des marqueurs

Les données génétiques contiennent moins de 0,7% de données manquantes au total (entre 0 et 3.3% selon la population ; 2). Par ailleurs, aucun des marqueurs ne présente d'allèles nuls ou de déséquilibre de liaison. Ces caractéristiques sont très satisfaisantes et tous les marqueurs ont pu être considérés pour la suite des analyses.

IV.3.3. Diversité génétique

Pour chaque population ont été calculés sous R (R-packages adegenet, hierfstat, genepop & PopGenReport) : (i) la richesse allélique moyenne AR (nombre moyen d'allèles par marqueur obtenu par raréfaction Kalinowski 2004), ici pour un nombre minimal de neuf individus pour pouvoir comparer les niveaux de diversité génétique avec ceux obtenus par Paz-Vinas et al. 2024, (ii) les taux d'hétérozygotie observée H_o et (iii) attendue H_e , ainsi que (iv) le taux de consanguinité FIS (Tableau 2).

Toutes les populations présentent des richesses alléliques similaires et proches de celles trouvées par exemple par Paz-Vinas et al. (2024) dans le bassin de la Dordogne (selon une procédure de raréfaction identique, basée sur un minimum de neuf individus). Paz-Vinas et al. indiquent qu'un tel niveau de diversité génétique est relativement élevé pour une espèce introduite : ce résultat suggère donc que l'introduction de l'espèce dans le bassin de l'Oust (Figure 7) s'est accompagnée de l'apport d'une bonne variabilité génétique. Deux populations présentent toutefois un déficit significatif en hétérozygotes ($H_o < H_e$; $FIS > 0$; $HW < 0,05$;

Tableau), compatible avec un effet fondateur à partir d'un nombre limité d'individus : c'est notamment le cas de la population 1bis, supposée la plus proche du point d'introduction de l'espèce dans le bassin (Figure 7).

Tableau 2. Principales caractéristiques du jeu de données : Nom de la population, rivière d'échantillonnage, coordonnées projetées en Lambert93, taille d'échantillon N, pourcentage de données manquantes %NA, richesse allélique moyenne AR (en nombre d'allèles par marqueur), hétérozygotie observée H_o et attendue H_e , indice de fixation (ou taux de consanguinité) FIS et test d'Hardy-Weinberg (p-value HW). Sont indiquées en gras les deux populations présentant un déficit significatif en hétérozygotes.

Population	Rivière	XL93	YL93	N	%NA	AR	H_o	H_e	FIS	HW
1-Guipry	Vilaine	339431.6	6757862	3	3.3	/	0.75	0.69	-0.08	0.86
1bis-Oust	Oust	316077.8	6746013	9	2.2	4.08	0.66	0.73	0.09	0.03
2-Rieux	Vilaine	316852.9	6734102	7	0.0	4.15	0.77	0.71	-0.08	0.77
3-FolleuxAm	Vilaine	308943.6	6733697	8	0.0	4.36	0.65	0.75	0.13	0.02
4-FolleuxAv	Vilaine	307196.6	6733585	30	0.7	4.48	0.68	0.69	0.01	0.16

IV.3.4. Différentiation génétique et isolement par la distance

Pour chaque paire de populations a été calculée sous R¹ une mesure de différenciation génétique F_{ST} (Weir & Cockerham 1984). Confrontées aux distances hydrographiques après transformation sous la forme $F_{ST}/(1-F_{ST})$ (Rousset 1997), ces mesures de différenciation ne permettent pas toutefois d'identifier d'isolement par la distance (IBD), un patron pourtant attendu dans un système à l'équilibre où les populations échangent des individus à un taux d'autant plus élevé qu'elles sont proches géographiquement (test de Mantel² : $r = 0,33$, $p\text{-value} = 0,144$). Cette absence d'IBD s'explique ici par la présence de la population 1 dans le système, qui tire la relation vers le bas (Figure 8). Une fois cette population retirée, on identifie un fort IBD (test de Mantel : $r = 0,83$, $p\text{-value} = 0,016$). Cette observation indique clairement que l'échantillon de la population 1 est trop restreint pour être représentatif, et a donc dû être retiré du jeu de données pour l'estimation des tailles efficaces.

La pente b de la régression linéaire entre $F_{ST}/(1-F_{ST})$ et distances hydrographiques (variables non standardisées, contrairement au test de Mantel) est, une fois la population 1 retirée, de $6,52 \times 10^{-4}$. Cette valeur a été utilisée ultérieurement pour l'estimation de la taille efficace de la métapopulation de silures.

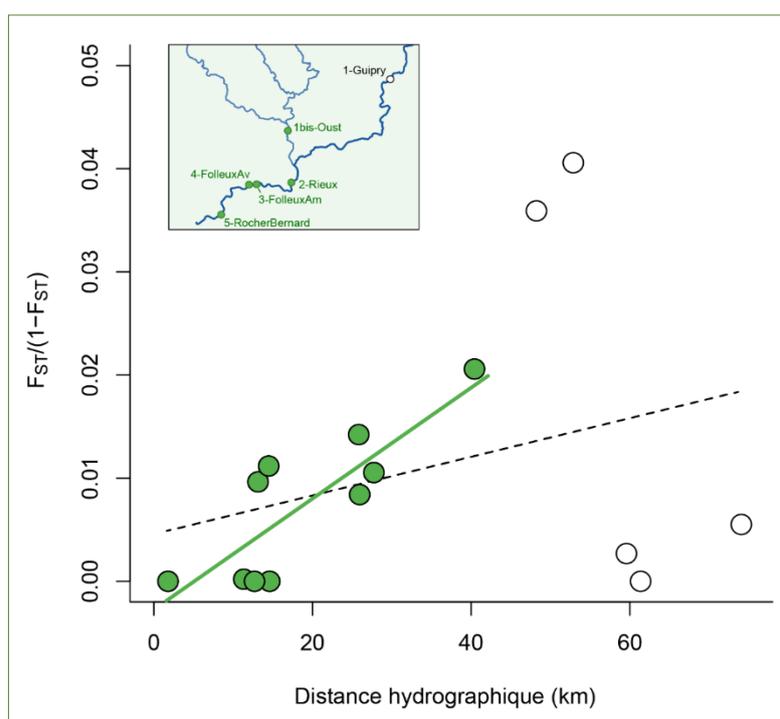


Figure 8. Patron d'isolement par la distance en présence des six populations (points blancs, ligne noire pointillée ; isolement non significatif) et après retrait de la population 1 (points verts, ligne verte : isolement significatif). Chaque point correspond à une distance génétique entre deux populations (mesures appariées).

IV.3.5. Clustering génétique

L'identification des entités génétiquement homogènes (ou *clusters* génétiques) au sein du système a été abordée par deux approches. La première approche a consisté en l'élaboration d'un

¹ R-package hierfstat

² R-package vegan

dendrogramme³ permettant de visualiser, sous la forme d'un arbre, les patrons de dissimilarités entre populations. Pour élaborer ce dendrogramme, trois matrices de différenciation génétique ont été calculées en complément de la matrice F_{ST} : une matrice G'_{ST} (Meirmans & Hedrick 2011), une matrice ϕ_{ST} (Meirmans 2006) et une matrice de Nei (Nei 1972), chacune de ces métriques ayant des caractéristiques propres. Le dendrogramme consensuel obtenu par le traitement conjoint de ces quatre matrices identifie clairement la population 1 comme un échantillon non-représentatif, tandis que les populations amont (1bis et 2) d'une part et les populations aval (3, 4 et 5) d'autre part constituent deux clusters relativement homogènes (Figure 9).

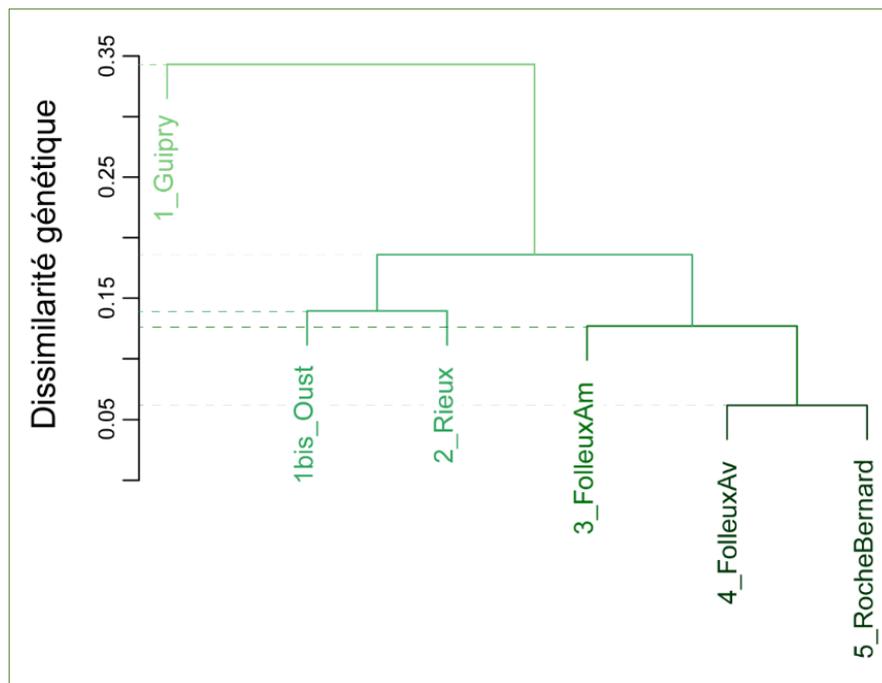


Figure 9. Dendrogramme consensuel représentant le regroupement hiérarchique des différentes populations sur la base de leur dissimilarité génétique. La hauteur des liens joignant deux populations indique leur degré de dissimilarité, ce qui permet de définir des « clusters » : on identifie un cluster aval (populations 3, 4 et 5), un cluster amont (populations 1bis et 2), tandis que la population 1 se distingue fortement de toutes les autres populations.

La seconde approche a consisté à l'utilisation d'un algorithme de clustering bayésien qui suppose que les données génétiques proviennent du « mélange » (*admixture*) de K populations ancestrales et qui permet (i) d'inférer la valeur optimale de K et (ii) d'inférer la part du génome de chaque individu qui a été héritée de chacune de ces K populations ancestrales (*ancestry coefficients*, ou *coancestry*). L'algorithme classiquement utilisé (STRUCTURE ; Pritchard et al., 2000) étant fortement biaisé en présence d'IBD (Perez et al. 2018), c'est l'algorithme TESS3 (Caye et al. 2015) qui a été ici utilisé⁴ : cet algorithme est similaire à celui de STRUCTURE mais prend en considération l'influence de l'IBD sur la distribution spatiale des fréquences alléliques. Dix valeurs de K ont été explorées ($K = 1$ à 10), avec dix itérations de l'algorithme par valeur de K , et 80% des données masquées pour une validation croisée des résultats. Les coordonnées des populations, requises par l'algorithme, ont par ailleurs été transformées par « *multidimensional scaling* » (MDS⁵) afin de travailler sur les distances hydrographiques calculées préalablement plutôt que sur des distances « à vol d'oiseau ». Le nombre

³ R-packages stats & mergeTrees

⁴ R-package tess3r

⁵ R-package smacof

optimal K de clusters est de 1 : toutes les populations découlent donc d'une même population ancestrale, et aucune ne se démarque significativement. Toutefois, une observation attentive des graphes de *coancestry* pour $K > 1$ suggère des particularités au niveau des trois populations situées le plus en amont du système étudié (populations 1, 1bis et 2 ; Figure 10), en cohérence avec le dendrogramme de la Figure 9.

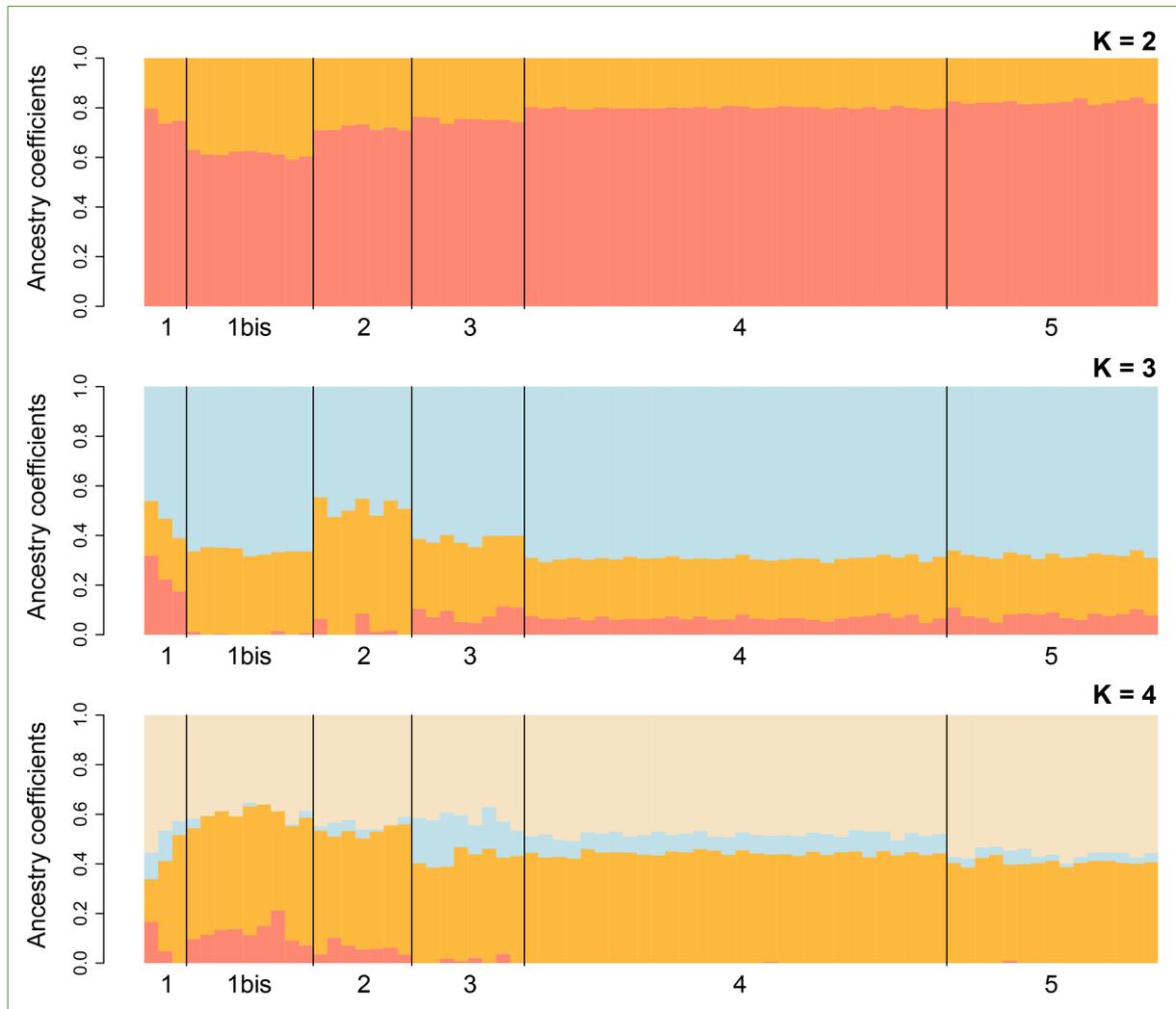


Figure 10. Graphes de *coancestry* obtenus par l'algorithme TESS3 pour un nombre de clusters génétiques K allant de 2 à 4. Chaque barre verticale correspond à un individu ; les couleurs correspondent à la part de relative du génome de chaque individu hérité de chacun des K clusters considérés. Les populations 3, 4 et 5 présentent des profils de *coancestry* très similaires quelle que soit la valeur de K , tandis que les populations 1, 1bis et 2 diffèrent légèrement.

IV.3.6. Bilan des préanalyses génétiques

Compte-tenu de ces différents résultats, on peut conclure que :

- Les données génétiques sont de très bonne qualité.
- L'échantillonnage de la population 1 ($n=3$) est non représentatif de la population réelle : cette population a donc été retirée de l'étude.
- La diversité génétique des populations est relativement élevée mais la population de l'Oust souffre d'un déficit en hétérozygotes, ce qui est compatible avec une introduction récente de

l'espèce à partir d'un nombre restreint d'individus : on s'attend donc à des tailles efficaces relativement faibles

- Toutes les populations semblent provenir d'une unique population ancestrale, ce qui est là encore compatible avec l'hypothèse d'une introduction récente de l'espèce.

IV.4. Estimation de la taille efficace des populations

Quatre méthodes statistiques ont été employées pour déterminer la taille efficace des cinq populations retenues pour l'analyse : une méthode basée sur l'analyse du déséquilibre de liaison (association non-aléatoire des allèles de différents marqueurs indépendants) : LDNe (Do et al. 2014) et trois méthodes basées sur la théorie de la coalescence et l'inférence bayésienne des paramètres : VAREFF (Nikolic & Chevalet 2014), MIGRAINE (Leblois et al. 2014) et MIGRATE-N (Beerli & Felsenstein 2001).

IV.4.1. Méthode LDNe

La méthode LDNe⁶, bien que peu précise (Wang et al. 2016), est très classiquement utilisée en génétique des populations, notamment en raison de sa simplicité et sa rapidité de calcul. Elle a été ici paramétrée pour une espèce monogame (Bruslé & Quignard 2001) et a permis d'estimer des tailles efficaces variant de 30,4 (population 3) à 80,3 (population 2 ; Tableau 2), avec toutefois des intervalles de confiance plafonnant à l'infini dans toutes les populations sauf la population 4, une situation peu informative mais couramment rencontrée qui résulte généralement de tailles d'échantillons trop faibles (Waples & Do 2010). Ces valeurs infinies ont été remplacées par la valeur 10^5 pour la suite des analyses (Do et al. 2014).

La méthode LDNe suppose par ailleurs que les populations étudiées sont closes (non-connectées par des flux de gènes), une hypothèse qui n'est pas vérifiée dans ce jeu de données. Toutefois, l'approche LDNe semble robuste à une violation de cette hypothèse du moment que les taux de migration sont inférieurs à ~5% (Gilbert & Whitlock 2015). Au-delà, les estimations de N_e tendent à converger vers la taille efficace de la métapopulation (Waples & England 2011). Il importe donc d'avoir une estimation du taux de migration entre populations pour déterminer si les valeurs de N_e obtenues sont le reflet des tailles efficaces locales ou de la métapopulation dans son ensemble.

IV.4.2. Algorithme VAREFF

VAREFF⁷ vise à estimer la taille efficace de populations ayant subi des changements démographiques (contraction et/ou expansion) dans le passé, ainsi que la date d'occurrence de ces changements démographiques (exprimée en générations). Cette approche est donc tout à fait adaptée au cas de l'introduction du silure dans la Vilaine. Toutefois, si la méthode a effectivement permis de détecter des événements de contraction démographique dans certaines populations, les dates auxquelles ces événements auraient eu lieu (> 100 générations dans le passé, soit il y a plus de 400 ans) sont sans aucun rapport avec la réalité (effet fondateur datant des années 1990, soit il y a un maximum de 10-12 générations compte tenu des générations chevauchantes de l'espèce). Les estimations de N_e par cette méthode (généralement très élevées, comprises entre 150 et 800) ont donc été jugées non pertinentes car reflétant potentiellement la taille efficace de la population d'origine des silures de la Vilaine, avant leur introduction. Elles n'ont donc pas été considérées pour la suite des analyses.

⁶ R-package RLDNe

⁷ R-package VarEff

IV.4.3. Algorithme MIGRAINE

La méthode MIGRAINE⁸ permet également d'estimer la taille efficace de populations ayant subi des changements démographiques (contraction et/ou expansion) dans le passé, ainsi que la date d'occurrence de ces changements démographiques. Toutefois, les estimations n'auront jamais abouti, en raison de problèmes de convergence, sans doute liés à un nombre trop restreint de données pour cet algorithme.

IV.4.4. Algorithme MIGRATE-N

MIGRATE-N permet non seulement d'estimer la taille efficace de populations ayant subi des changements démographiques (contraction et/ou expansion) dans le passé, ainsi que la date d'occurrence de ces changements démographiques (exprimée en générations), mais également d'estimer les taux de migration entre ces populations : cette approche est donc tout à fait adaptée au cas du silure dans le bassin de la Vilaine. Nous avons procédé en deux étapes successives, pour (i) identifier le meilleur scénario démographique, puis (ii) inférer la valeur des paramètres d'intérêts à partir du meilleur scénario.

Scénarios démographiques.

Les cinq populations échantillonnées sont théoriquement issues d'une introduction dans le bassin de l'Oust, suivie d'une colonisation de proche en proche de la Vilaine, vers l'aval (Figure 7). Nous avons donc défini deux scénarios démographiques : le Scénario A suppose que les cinq populations ont toujours co-existé : ce scénario est similaire à celui utilisé avec LDNe, VAREFF et MIGRAINE, à l'exception du fait que les populations ne sont pas considérées comme closes, mais connectées par des flux d'individus ; le Scénario B suppose également que les populations sont connectées par des flux d'individus, mais suppose par ailleurs que la colonisation de la Vilaine s'est opérée de l'amont vers l'aval, par une succession d'épisodes de colonisation à partir de la population 1bis, chaque population de la Vilaine (populations 2, 3, 4 et 4) découlant de la population située directement en amont (Figure 11).

Nous avons par ailleurs défini quatre sous-scénarios pour chacun des Scénarios A et B, en faisant varier les patrons de migration entre populations : les Scénarios A1 et B1 supposent que tous les flux d'individus entre paires de populations sont indépendants et doivent être inférés par l'algorithme (scénarios « complets », impliquant le plus grand nombre de paramètres à estimer) ; les Scénarios A2 et B2 supposent un patron de migrations de type *stepping-stone*, avec uniquement des flux d'individus entre populations adjacentes, chacun devant toutefois être inféré indépendamment par l'algorithme ; les Scénarios A3 et B3 supposent un patron de migrations d'isolement par la distance symétrique, avec des flux d'individus similaires quel que soit le sens de déplacement mais dépendant du nombre de populations séparant la source et la cible (1 à 4) ; enfin les Scénarios A4 et B4 supposent un patron d'isolement par la distance asymétrique, avec des flux d'individus différents en fonction du sens de déplacement (u vers l'amont et b vers l'aval) et du nombre de populations séparant la source et la cible (1 à 4). Les Scénarios B1 à B4 ont été initialisés avec des *priors* (valeurs de départ pour l'exploration bayésienne de l'espace des paramètres) basés sur les connaissances préalables du système (date de colonisation des différentes populations aval inférieure à 12 générations en remontant dans le passé).

⁸ Implémentation Linux de MIGRAINE

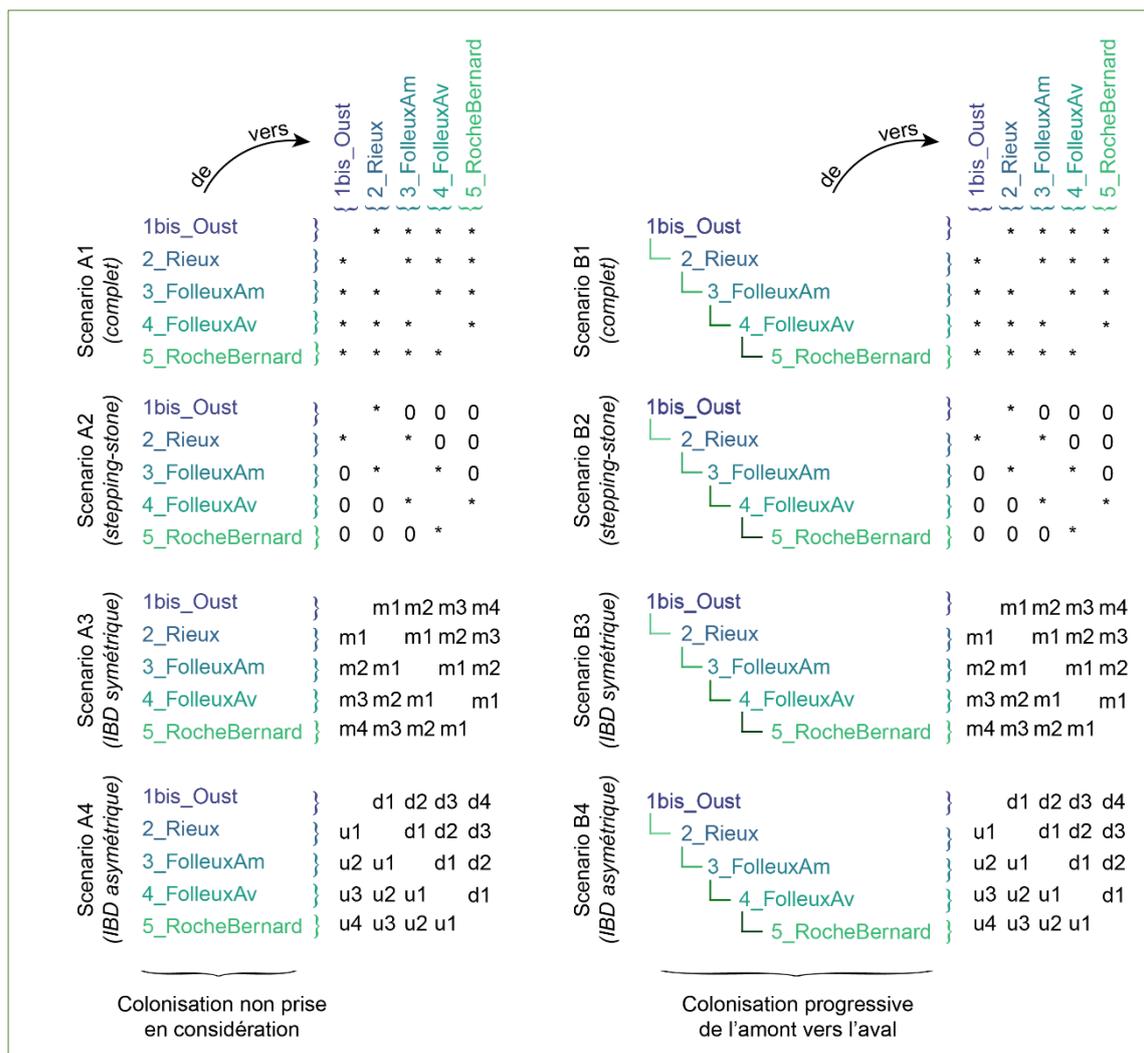


Figure 11. Représentation des différents scénarios démographiques considérés dans MIGRATE-N. Les scénarios A1 à A4 (panel de gauche) ne prennent pas l'historique de colonisation en considération, tandis que les scénarios B1 à B4 (panel de droite) supposent une colonisation progressive de la Vilaine de l'amont vers l'aval. Les scénarios A1 et B1 n'imposent aucune restriction au patron de migration et sont donc les plus complexes, les scénarios A2 et B2 supposent un patron de migration de type stepping-stone, les scénarios A3 et B3 supposent un IBD symétrique et les scénarios A4 et B4 un IBD asymétrique. * : taux de migration uniques à inférer ; 0 : taux de migration nul ; m : taux de migration symétrique ; u : taux de migration vers l'amont (upstream) ; d : taux de migration vers l'aval (downstream).

Chaque scénario a été traité sous la forme d'une chaîne courte (40 mille généalogies), et la vraisemblance relative des résultats (mesurée sous la forme de *log-Bayes Factors*) utilisée pour identifier le meilleur scénario compte tenu des données génétiques d'entrée. Ce traitement a été répété deux fois pour s'assurer de la cohérence du classement. Cette première analyse a permis d'identifier le Scénario B4 comme le plus vraisemblable (suivi, mais de loin, par les scénarios B1, plus complexe, et B3, ne supposant pas d'asymétrie). Ce Scénario B4 est en adéquation avec l'hypothèse d'une colonisation de proche en proche depuis le point d'introduction de l'espèce dans l'Oust et ses affluents, et ce vers l'aval de la Vilaine (Figure 7), et d'un patron de migration (post-colonisation) asymétrique, classiquement observé en rivières (Paz-Vinas et al. 2013).

Inférence des paramètres.

Le Scénario B4 a ensuite été traité sous la forme de trois longues chaînes combinées (3.3 millions de généalogies chacune) afin d'inférer les valeurs finales des paramètres $\theta (= 4 \times Ne \times \mu)$, $M (= m/\mu)$ et $D (= d \times \mu)$, avec : μ le taux de mutation des marqueurs microsatellites fixé ici à 5×10^{-4} (taux classiquement utilisé pour les marqueurs microsatellites, et par ailleurs retrouvé en moyennant les taux de mutation estimés chez trois espèces de poissons d'après Panagiotopoulou et al. 2017; Shimoda et al. 1999; Yue et al. 2007), m le taux de migration entre chaque paire de populations et d la date de colonisation (exprimée en générations) de chaque population depuis la population située directement en amont (sauf pour la population 1bis ; Figure). Un taux de migration inter-populationnel global \bar{m} , vers l'amont \bar{u} et vers l'aval \bar{d} ont été calculés en moyennant les différentes estimations de m . Ce traitement a été répété trois fois pour s'assurer de la cohérence des estimations.

Comparées aux estimations fournies par VAREFF, les dates de colonisation (obtenues en divisant les valeurs D par μ) pour les quatre populations aval (2, 3, 4 et 5) sont cohérentes avec l'histoire connue du silure dans la Vilaine (Figure 12A), avec tout d'abord la colonisation de l'amont de la Vilaine (population 2) à partir de l'Oust (population 1bis) il y a environ 8 générations puis la colonisation rapide de l'aval de la Vilaine il y a entre 2 et 4 générations. Les taux de migration inférés sont par ailleurs légèrement plus faibles vers l'amont que vers l'aval (Figure 12B), un patron classiquement observé en rivière en raison notamment du courant qui s'écoule de manière unidirectionnelle vers l'aval (Paz-Vinas et al. 2013). Ces différents résultats suggèrent que l'algorithme MIGRATE-N a correctement capturé les caractéristiques du système à partir des données génétiques fournies en entrée. Les tailles efficaces Ne (obtenues en divisant les valeurs θ par $4 \times \mu$) sont comprises entre 8 (les 3 populations aval) et 220 (les deux populations amont ; Tableau 2).

IV.4.5. Compilation des estimations

Les taux de migration m estimés par MIGRATE-N étant systématiquement inférieurs à 5% ($\bar{m} = 0.021$; Figure 12B), les estimations fournies par LDNe devraient bien être le reflet des tailles efficaces locales (Waples & England 2011). Les estimations de Ne issues de MIGRATE-N et de LDNe ont donc été compilées par le biais de moyennes harmoniques (afin de donner moins de poids aux valeurs extrêmes fournies par LDNe), et ainsi obtenir les estimations finales indiquées dans le Tableau 3 ci-dessous.

Tableau 3. Pour chaque population, estimation des tailles efficaces N_e (et leur intervalle de confiance à 95%) obtenues par LDNe, par MIGRATE-N et par compilation de ces valeurs sous la forme de moyennes harmoniques. Pour les calculs d'abondance et de densité, les valeurs infinies (∞) ont été considérées comme équivalent à 10000 individus.

Population	LDNe	MIGRATE-N	COMPILATION
1bis_Oust	31.4 [5.1 - ∞]	215 [106.6 - 320]	54.8 [9.7 - 638]
2_Rieux	83.3 [5.7 - ∞]	221.6 [113.3 - 323.3]	121.1 [10.8 - 644.6]
3_FolleuxAm	30.4 [3.2 - ∞]	8.3 [1 - 106.7]	13.1 [1.5 - 213.1]
4_FolleuxAv	35.6 [5.2 - 237.9]	8.3 [1 - 110]	13.5 [1.7 - 150.4]
5_La Roche-Bernard	74.0 [18.0 - ∞]	8.3 [1 - 106.7]	15 [1.9 - 213.1]

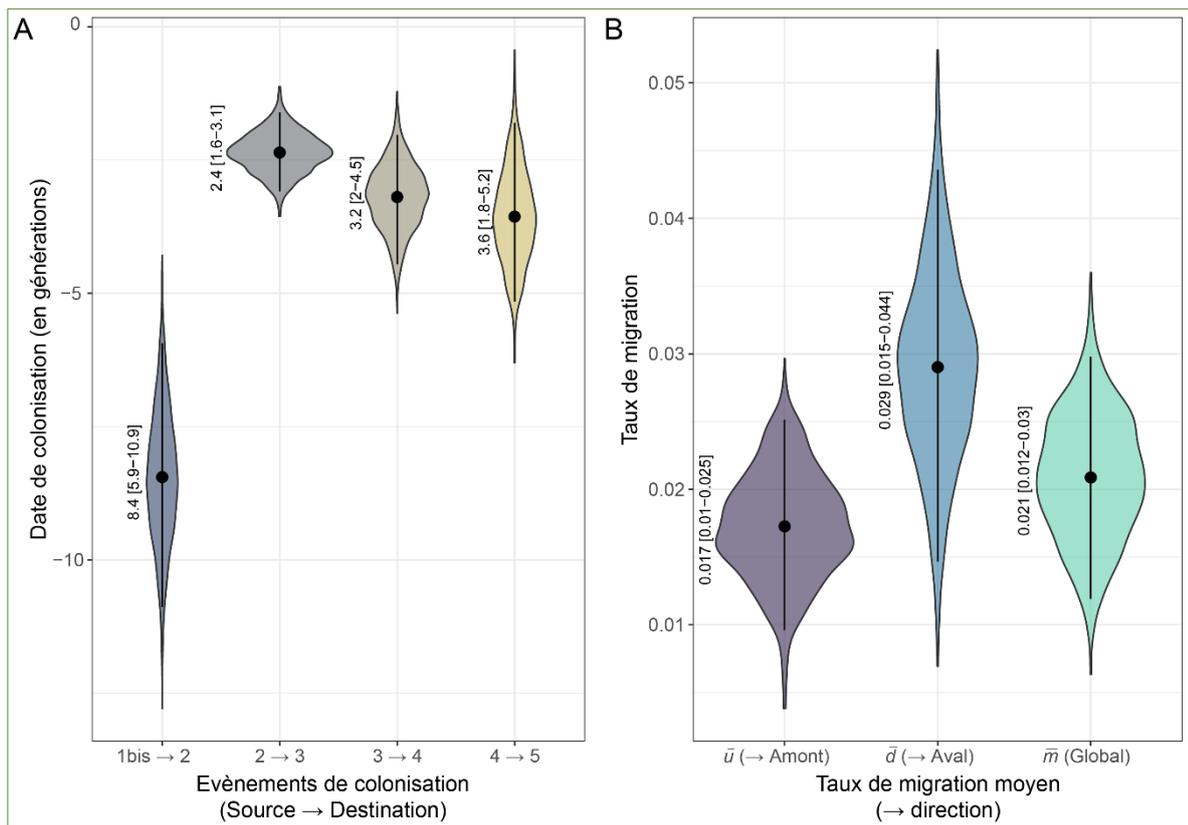


Figure 12. Distributions postérieures des dates de colonisation des quatre populations aval (Panel A) et des taux moyens de migration vers l'amont, vers l'aval et global (panel B) telles qu'inférées par MIGRATE-N à partir du Scenario B4. La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% de chaque distribution sont indiqués par du texte et représentés respectivement par un point et une barre verticale.

IV.5. Estimation de la taille de la métapopulation

Compte tenu de la présence d'IBD dans les données, la taille efficace Meta-Ne de la métapopulation de silures échantillonnée dans le bassin de la Vilaine a été estimée par une méthode dite de voisinage (Gomez-Uchida et al. 2013; Maruyama 1971), méthode également employée dans l'étude de Paz-Vinas et al. (2024) sur différentes rivières françaises. La formule employée est la suivante :

$$Meta - Ne = \sum_{i=1}^s \left(Ne_i \times \left(1 + \frac{2L}{\pi^2 \times K} \right) \right)$$

avec : i l'indice de la population ($i = 1$ à 5) ;

s le nombre de populations composant la métapopulation ($s = 5$) ;

Ne_i la taille efficace de la population telle qu'estimée précédemment (Tableau 2) ;

L la longueur de rivière occupée par la métapopulation (exprimée en km), ici mesurée de la confluence Aff-Oust en amont de la population 1bis à une distance de 3km en aval de la population 5 ;

K le produit $D\sigma^2$ de la densité linéaire D (en individus par mètre) et de la variance de la distance de dispersion σ^2 tel qu'estimé à partir de la pente b de la régression linéaire entre $F_{ST}/(1-F_{ST})$ et distances hydrographiques ($b = 6.52 \times 10^{-4}$; Tableau 2) selon la formule $K = D\sigma^2 = \frac{1/b}{4}$ (Rousset 1997).

Pour intégrer dans le calcul de la taille efficace de la métapopulation l'incertitude associée aux différentes estimations de Ne au niveau de chaque population, nous avons reconstruit les distributions de tailles efficaces à partir des paramètres du Tableau 2. Nous avons ensuite tiré aléatoirement une valeur au sein de chacune de ces cinq distributions, calculé la Méta-Ne en utilisant la formule présentée ci-dessus, et répété cette opération 10000 fois. Cette procédure a permis d'obtenir une taille de métapopulation associée à un intervalle de confiance à 95% : Meta-Ne = 333 [95 – 1419] (Figure 13).

La taille efficace de la métapopulation (Méta-Ne) estimée précédemment a été convertie en abondance totale (Méta-Nc) sur la base du ratio Ne/Nc de 0,1 (ratio consensuel en l'absence de connaissance du système), sur la base du ratio Ne/Nc de 0,3697 (ratio spécifique au silure obtenu par Paz-Vinas et al. 2024) et sur la base d'une combinaison de ces deux ratios.

Divisée par la superficie occupée par la métapopulation, ces mesures d'abondances totales ont enfin été converties en mesures de densités de silure par hectare.

IV.5.1. Superficies d'intérêt

En prévision des calculs de densités présentés ci-dessous, les superficies S et S' de rivière respectivement occupées par la métapopulation étudiée (représentée en bleu en Figure 7) et par la métapopulation dans son ensemble (incluant la population 1 de Guipry et représentée en vert en Figure 7) ont été calculées comme suit :

- (i) la superficie occupée au sein de la partie aval de la Vilaine a été obtenue en multipliant la longueur (exprimée en m) de la portion de la Vilaine comprise entre un point situé 3km en aval de la population 5 et sa confluence avec l'Oust par la largeur moyenne de la Vilaine (~100m) ; de la même manière, la superficie occupée au sein de l'Oust a été obtenue en multipliant la longueur de la portion de l'Oust comprise entre sa confluence avec la Vilaine et sa confluence avec l'Aff par la largeur moyenne de l'Oust (~15m) ; ces deux superficies ont été sommées puis divisées par 10000, calcul conduisant à une superficie totale S estimée à 361 ha.
- (ii) La superficie occupée au sein des parties aval et amont de la Vilaine a été obtenue en multipliant la longueur de la portion de la Vilaine comprise entre un point situé 3km en

aval de la population 5 et le barrage du moulin de Guipry (juste amont de la population 1) par la largeur moyenne de la Vilaine (~100m) puis en divisant cette valeur par 10000, conduisant à une superficie totale S' estimée à 776 ha.

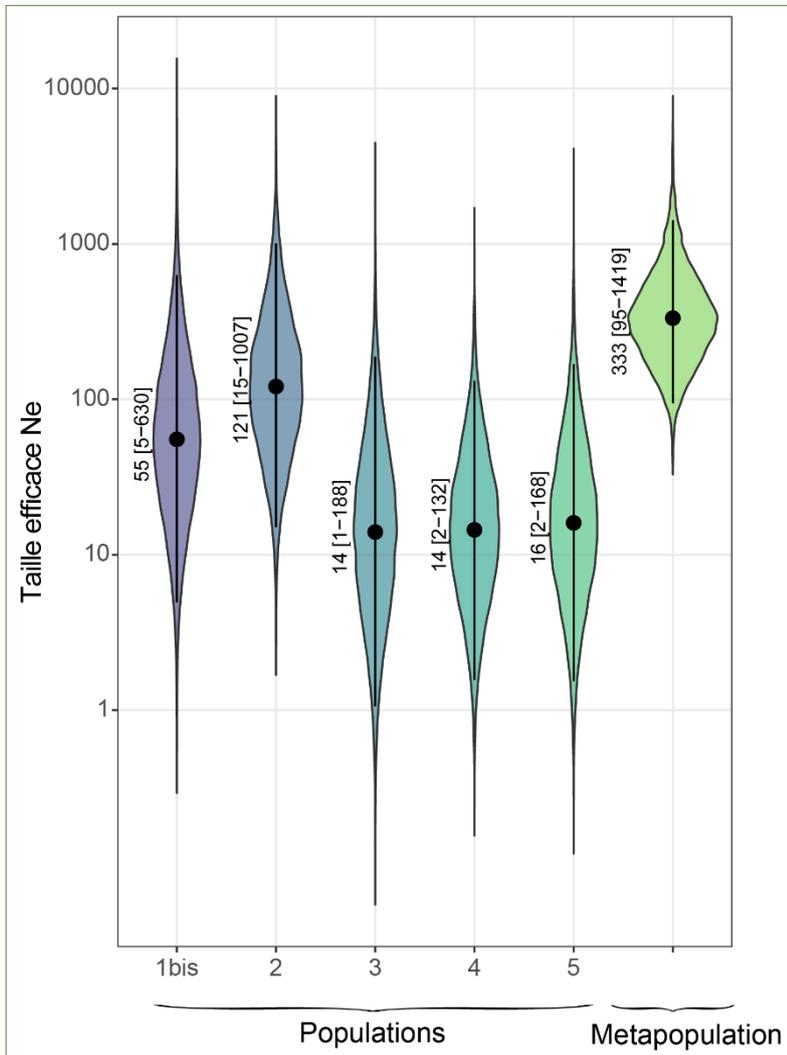


Figure 13. Distributions finales des tailles efficaces N_e de chaque population et de la métapopulation dans son ensemble. La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% de chaque distribution sont indiqués par du texte et représentés respectivement par un point et une barre verticale.

IV.5.2. Abondances et densités de la métapopulation à partir du ratio consensuel

Pour intégrer dans le calcul de l'abondance l'incertitude associée à l'estimation de la taille efficace de la métapopulation (i.e., [95 – 1419]), nous avons reconstruit la distribution gaussienne⁹ de la taille efficace Méta- N_e à partir de sa moyenne et de son intervalle de confiance. Nous avons ensuite tiré aléatoirement 10000 valeurs au sein de cette distribution, divisé chacune par le ratio consensuel de 0,1 afin d'obtenir autant de mesures d'abondances, enfin divisé chaque mesure d'abondance par la superficie totale S de 361 ha afin d'obtenir autant de mesures de densités. Cette procédure a permis d'obtenir une première estimation d'abondance Méta- N_c et une première estimation de densité, chacune associée à un intervalle de confiance à 95% : l'abondance serait de 3331 [947 – 14195] individus, correspondant à une densité de 9,2 [2,6 – 39,3] individus par hectare (Figure 14).

⁹ après log-transformation pour prendre en compte la distribution asymétrique des données

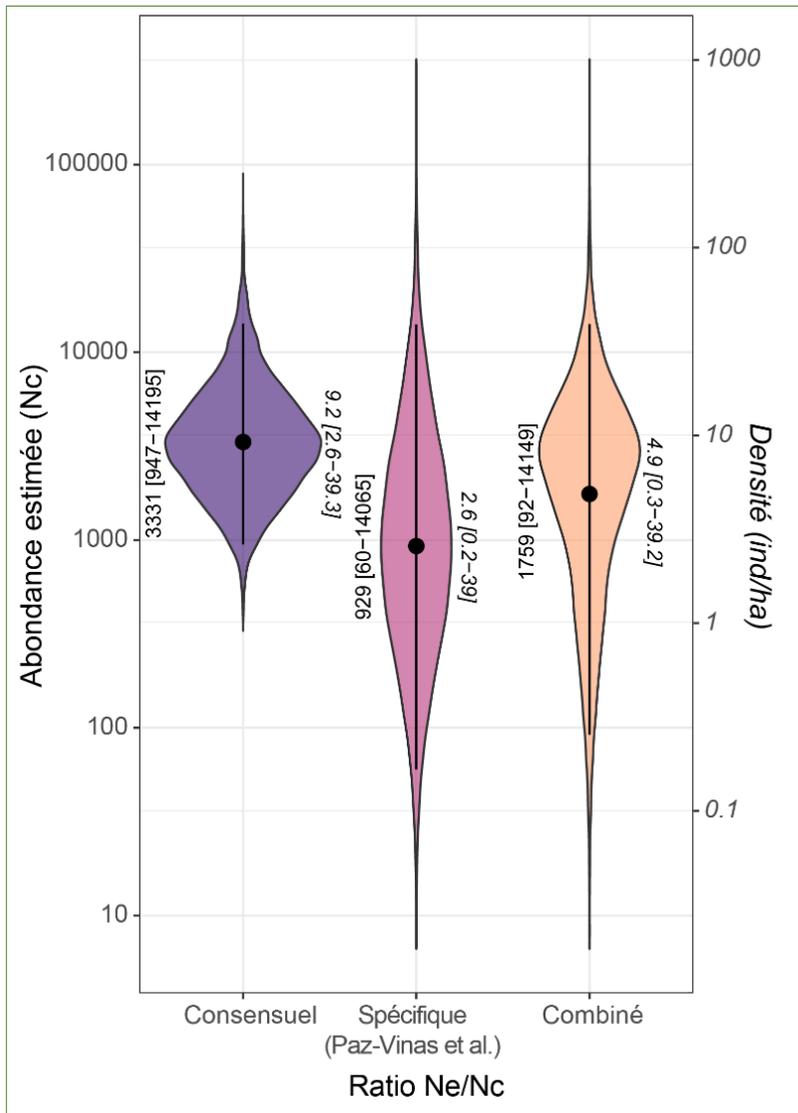


Figure 14. Distributions finales des estimations d'abondance de silures sur la zone d'étude à partir du ratio Ne/Nc consensuel de 0.1, du ratio spécifique obtenu par Paz-Vinas et al. (2024) et des deux ratios combinés. La conversion des abondances en densités de silures par hectare est indiquée en italiques (second axe des ordonnées, à droite). La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% de chaque distribution sont indiqués par du texte et représentés respectivement par un point et une barre verticale.

IV.5.3. Abondances et densités de la métapopulation à partir du ratio spécifique

Pour intégrer dans le calcul de l'abondance l'incertitude associée d'une part à l'estimation de la taille efficace de la métapopulation (i.e., [95 – 1419]) et d'autre part celle associée au ratio Ne/Nc spécifique (i.e., [0,2048 – 0,615]), nous avons reconstruit les distributions gaussiennes de la taille efficace Méta-Ne et du ratio Ne/Nc spécifique à partir de leur moyennes et intervalles de confiance respectifs. Nous avons ensuite tiré aléatoirement une valeur de Méta-Ne et une valeur de ratio au sein de chacune de ces deux distributions, calculé une mesure d'abondance en divisant la valeur piochée de Méta-Ne par la valeur piochée de ratio, calculé enfin une mesure de densité en divisant la mesure d'abondance obtenue par la superficie totale S. Répétée 10000 fois, cette procédure a permis d'obtenir une seconde estimation d'abondance Méta-Nc et une seconde estimation de densité, chacune associée à un intervalle de confiance à 95% : l'abondance serait de 929 [60 – 14065] individus, correspondant à une densité de 2.6 [0,2 – 39] individus par hectare (Figure 14).

IV.5.4. Abondances et densités de la métapopulation à partir des deux ratios combinés

Afin d'obtenir les mesures d'abondance et de densité les plus conservatives possibles en intégrant tous les niveaux d'incertitudes liés aux différents paramètres considérés (méconnaissance du ratio Ne/Nc réel et incertitudes liées aux valeurs exactes du ratio spécifique et de la taille efficace de la métapopulation), nous avons combiné les distributions reconstruites à partir du ratio consensuel et du ratio spécifique afin d'obtenir, par tirage aléatoire, une estimation synthétique d'abondance

Méta-Nc et une estimation synthétique de densité, chacune associée à un intervalle de confiance à 95% : l'abondance finale serait de 1759 [92 – 14149] individus, correspondant à une densité de 4,9 [0,3 – 39.2] individus par hectare (Figure 14).

IV.5.5. Extrapolation des abondances et densités à l'échelle de la Vilaine

En utilisant les mêmes procédures que précédemment, nous avons enfin (i) calculé la taille efficace de la métapopulation échantillonnée dans la partie aval de la Vilaine en excluant du calcul la population 1bis, (ii) calculé l'abondance et la densité de silures correspondant à cette estimation de taille efficace de métapopulation dans de la partie aval de la Vilaine et (iii) extrapolé l'abondance de silures dans la Vilaine entre son embouchure en aval et le barrage du moulin de Guipry en amont en multipliant la densité de silures dans la partie aval de la Vilaine par la superficie S' calculée précédemment. L'abondance finale dans la Vilaine serait de 2783 [140 – 29510] individus, correspondant à une densité de 3,6 [0,2 – 38] individus par hectare (Figure 15).

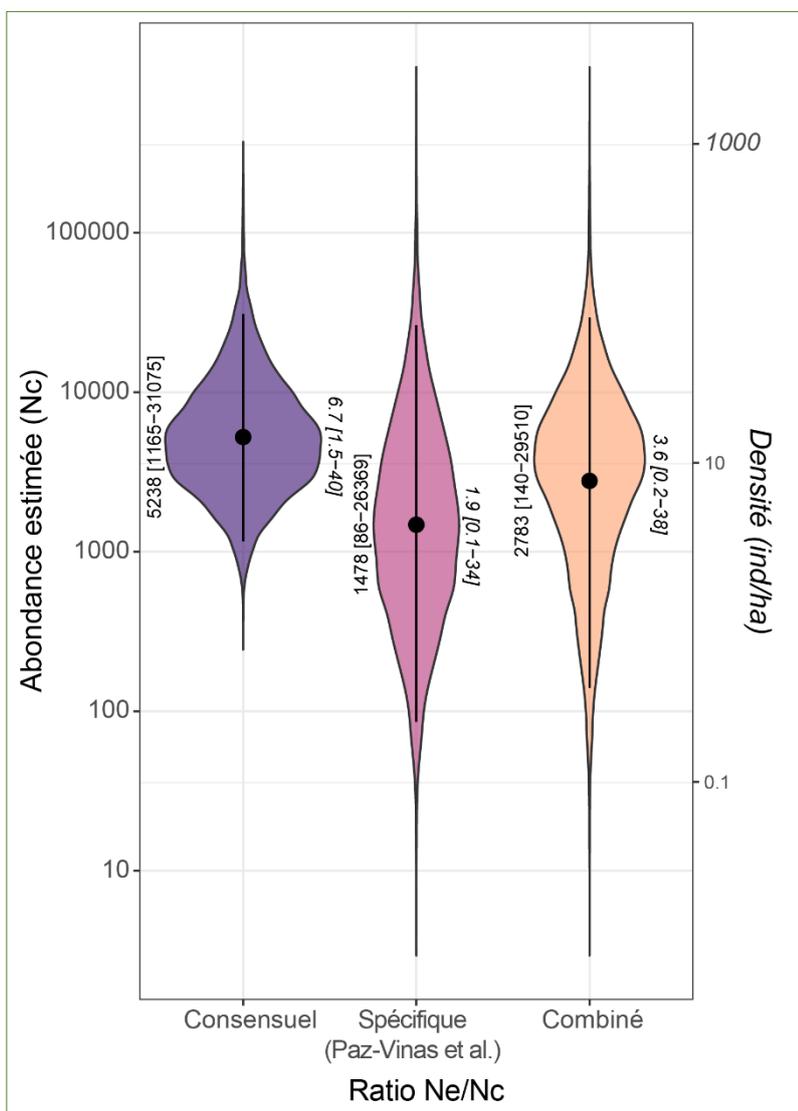


Figure 15. Extrapolation des estimations d'abondance et de densité de silures à l'échelle de la Vilaine entre le barrage du moulin de Guipry en amont et la population de La Roche-Bernard en aval (cf Figure 1 à partir du ratio N_e/N_c consensuel de 0.1, du ratio spécifique obtenu par Paz-Vinas et al. (2024) et des deux ratios combinés. La conversion des abondances en densités de silures par hectare est indiquée en italiques (second axe des ordonnées, à droite). La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% de chaque distribution sont indiqués par du texte et représentés respectivement par un point et une barre verticale.

IV.6. Conclusion, limites et perspectives

En se basant sur des données génétiques uniquement, cette étude a permis d'estimer une densité de silures de l'ordre de 4 à 5 individus par hectares dans la Vilaine. Ces densités, quoiqu'inférieures

à celles obtenues par Paz-Vinas et al. (2024) dans le bassin de la Garonne hormis dans la partie amont du Lot (2,6 individus par hectare), nous semblent tout à fait raisonnable compte tenu de la date récente d'introduction de l'espèce dans l'Oust et d'une colonisation progressive (probablement en cours) de la Vilaine.

Les estimations de tailles efficaces, d'abondances et de densités obtenues sont toutefois associées à de larges incertitudes : il s'agit à la fois d'un choix méthodologique visant à produire les estimations les plus intégratives possibles, mais également d'une limite imposée par le faible nombre de marqueurs microsatellites et d'individus échantillonnés dans certaines populations. Malgré ces contraintes, l'approche bayésienne utilisée ici s'est montrée suffisamment polyvalente pour pouvoir fournir des estimations reproductibles et en accord avec la complexité historique et démographique du système étudié (introduction récente et colonisation de proche en proche, IBD, etc.) : l'algorithme MIGRATE-N a su inférer des taux de migrations ainsi que des dates de colonisation des différentes populations aval (Figure 12B) tout à fait en accord avec nos attendus théoriques (flux de gènes asymétriques en rivière) et avec l'histoire récente du silure dans le bassin de la Vilaine (Figure 12A), ce qui laisse fortement à penser que les autres estimations (N_e , méta- N_e , méta- N_c et densités) sont également fiables.

Les résultats obtenus mériteraient toutefois d'être affinés à l'avenir par le biais d'une seconde phase d'échantillonnage génétique d'ici trois ou quatre ans sur des individus plus jeunes (autrement dit, à la génération suivante), afin d'une part de pouvoir suivre l'évolution de la colonisation de la Vilaine par l'espèce (notamment dans sa partie amont ; Figure 1), afin d'autre part de pouvoir déployer des outils d'estimation des tailles efficaces complémentaires, reposant sur l'étude de l'évolution temporelle des fréquences alléliques (Wang et al. 2016).

V. Calcul final et conclusion

Pour rappel, la réalisation du calcul final a été réalisée en suivant les étapes suivantes :

- (I) estimer la biomasse moyenne de proies migratrices en migration anadrome qu'un silure consomme annuellement ;
- (II) estimer la biomasse des individus d'une population de silures qui sont susceptibles de consommer des proies migratrices adultes ;
- (III) estimer la densité du prédateur dans le milieu étudié (III).

Compte tenu des incertitudes, le calcul final est donné pour les valeurs moyennes les plus vraisemblables.

Ainsi pour résumer, il a été considéré une durée de migration moyenne d'espèces migratrices en migration anadrome de 105 jours, un ratio de consommation journalière du silure égal à 1,25% de son poids et une proportion de 3,8% de proies d'origine marine dans son régime alimentaire.

Il a été considéré que seuls les individus de taille supérieure à 80 cm sont susceptibles de consommer des proies migratrices adultes.

L'équation suivante a été utilisée pour estimer la biomasse des silures en fonction de la classe de taille à laquelle ils appartiennent : $y = 10^{-5} \times x^{2,8747}$ avec y , le poids du corps en kg et x la longueur du corps en cm.

L'abondance finale dans la Vilaine serait de 2783 individus, correspondant à une densité de 3,6 individus par hectare.

Ainsi pour 2783 silures, 1094 individus ont une taille supérieure à 80 cm ce qui représente une biomasse de 21,27 tonnes.

Cette biomasse de silure consomme chaque jour 0,26 tonnes de proies dont 10 kg (3,8 %) de migrateurs amphihalins en migration anadrome.

Finalement sur l'année (105 jours), les silures consomment 1,061 tonnes de poissons migrateurs en migration anadrome (aloses, lamproies, salmonidés migrateurs et mulets).

Cette estimation étant assortie d'incertitudes, il est important de la considérer avec précaution, comme un ordre de grandeur plutôt qu'en tant que valeur absolue.

Il faut également préciser :

- Cette estimation ne concerne que les migrateurs amphihalins adultes en migration anadrome dans la mesure où les juvéniles ont une signature isotopique d'eau douce qui ne permet pas, par les analyses isotopiques, de les distinguer des autres proies d'eau douce (brèmes, écrevisses...).
- La proportion d'espèces anadromes consommée par les silures est sans doute sous-estimée car elle ne tient pas compte des mulets qui se nourrissent en eau douce. En effet, contrairement aux autres espèces anadromes (saumons, aloses...), à l'âge adulte, les mulets peuvent avoir une signature isotopique dulçaquicole. Néanmoins, cela n'a pas pu être intégré dans le calcul car cette proportion de mulets n'est pas connue.

Cette étude fournit néanmoins un ordre de grandeur de la biomasse de migrateurs anadromes consommés annuellement dans la partie aval de la Vilaine, quantification indispensable pour améliorer la compréhension de l'impact du silure et accompagner la mise en place éventuelle de mesures de gestion de la prédation du silure sur les espèces anadromes dans le bassin de la Vilaine.

VI. Bibliographie

Aljanabi, S.M., & Martínez, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high-quality genomic DNA for PCR-Based Techniques. *Nucleic Acids Research*, 25, 4692–4693.

Arranz Urgell, I. (2017). The body size structure of lake fish and its response to biotic interactions and environmental variation. PhD thesis retrieved from <http://hdl.handle.net/10854/5151>

Beerli, P., & Felsenstein, J. (2001). Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(8), Article 8.

Boulêtreau, S., & Santoul, F. (2016). The end of the mythical giant catfish. *Ecosphere*, 7(11), e01606.

Bruslé, J., & Quignard, J. P. (2001). *Biologie des Poissons d'Eau douce européens* (Editions Tec&Doc).

Caye, K., Deist, T. M., Martins, H., Michel, O., & François, O. (2015). TESS3: Fast inference of spatial population structure and genome scans for selection. *Molecular Ecology Resources*, 16(2), Article 2. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12471>

Daan, N., Gislason, H., Gpope, J., & Crice, J. (2005). Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Science*, 62(2), 177–188.

Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J., & Ovenden, J. R. (2014). NEESTIMATOR v2: Re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 14(1), Article 1. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>

Edwards, A. M., Robinson, J. P. W., Plank, M. J., Baum, J. K., & Blanchard, J. L. (2017). Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1), 57–67.

Gilbert, K. J., & Whitlock, M. C. (2015). Evaluating methods for estimating local effective population size with and without migration: Estimating N_e in the presence of migration. *Evolution*, 69(8), Article 8. <https://doi.org/10.1111/evo.12713>

Gomez-Uchida, D., Palstra, F. P., Knight, T. W., & Ruzzante, D. E. (2013). Contemporary effective population and metapopulation size (N_e and meta- N_e): Comparison among three salmonids inhabiting a fragmented system and differing in gene flow and its asymmetries. *Ecology and Evolution*, 3(3), 569–580. <https://doi.org/10.1002/ece3.485>

Hoban, S., Paz-Vinas, I., Aitken, S., Bertola, L. D., Breed, M. F., Bruford, M. W., Funk, W. C., Grueber, C. E., Heuertz, M., Hohenlohe, P., Hunter, M. E., Jaffé, R., Fernandes, M. L., Mergeay, J., Moharrek, F., O'Brien, D., Segelbacher, G., Vernesi, C., Waits, L., & Laikre, L. (2021). Effective population size remains a suitable, pragmatic indicator of genetic diversity for all species, including forest trees. *Biological Conservation*, 253, 108906. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108906>

Jolivet, M., & Artur, G. (2017). *Etat des lieux de la population de silure glane en Bretagne. Propositions de protocoles de suivis biologiques sur la Vilaine, l'Oust et le Blavet.*

Kalinowski, S. T. (2004). Counting alleles with rarefaction: Private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation Genetics*, 5(4), Article 4.

- Krieg, F., Estoup, A., Triantafyllidis, A., & Guyomard, R., (1999) Isolation of microsatellite loci in European catfish, *Silurus glanis*. *Molecular Ecology*, 8, 1964–1966.
- Leblois, R., Pudlo, P., Néron, J., Bertaux, F., Reddy Beeravolu, C., Vitalis, R., & Rousset, F. (2014). Maximum-Likelihood Inference of Population Size Contractions from Microsatellite Data. *Molecular Biology and Evolution*, 31(10), Article 10. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu212>
- Maruyama, T. (1971). Analysis of population structure: II. Two-dimensional stepping stone models of finite length and other geographically structured populations. *Annals of Human Genetics*, 35(2), 179–196. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1956.tb01391.x>
- Meirmans, P. G. (2006). Using the Amova Framework to Estimate a Standardized Genetic Differentiation Measure. *Evolution*, 60(11), Article 11. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01874.x>
- Meirmans, P. G., & Hedrick, P. W. (2011). Assessing population structure: FST and related measures. *Molecular Ecology Resources*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x>
- Nei, M. (1972). Genetic Distance between Populations. *The American Naturalist*, 106(949), Article 949. <https://doi.org/10.1086/282771>
- Nikolic, N., & Chevalet, C. (2014). Detecting past changes of effective population size. *Evolutionary Applications*, 7(6), Article 6. <https://doi.org/10.1111/eva.12170>
- Orlova, E. L., & Popova, O. A. (1976). The feeding of predatory fish, the sheatfish, *Silurus glanis*, and the pike, *Esox lucius*, in the Volga Delta following regulation of the discharge of the river. *Journal of Ichthyology*, 16, 75–87.
- Orlova, E. L., & Popova, O. A. (1987). Age related changes in feeding of catfish, *Silurus glanis*, and pike, *Esox lucius*, in the outer delta of the Volga. *Journal of Ichthyology*, 27, 54–63.
- Panagiotopoulou, H., Austin, J. D., Zalewska, K., Gonciarz, M., Czarnogórska, K., Gawor, J., Weglenski, P., & Popović, D. (2017). Microsatellite Mutation Rate in Atlantic Sturgeon (*Acipenser oxyrinchus*). *Journal of Heredity*, 108(6), 686–692. <https://doi.org/10.1093/jhered/esx057>
- Paz-Vinas, I., & Santoul, F. (2018). Le silure glane (*Silurus glanis* L.) : Connaissances et estimation des stocks dans le bassin de la Garonne. Rapport technique.
- Paz-Vinas, I., & Santoul F. (2019). Estimation de la biomasse de migrateurs anadromes consommée par le silure glane (*Silurus glanis* L.) dans la partie aval de la Garonne : approche par couplage de modélisations génétiques et bio-énergétiques. Rapport technique.
- Paz-Vinas, I., Quéméré, E., Chikhi, L., Loot, G., & Blanchet, S. (2013). The demographic history of populations experiencing asymmetric gene flow: Combining simulated and empirical data. *Molecular Ecology*, 22(12), Article 12. <https://doi.org/10.1111/mec.12321>
- Paz-Vinas, I., Loot, G., Boulêtreau, S., Chiarello, M., Veyssièrre, C., Ferriol, J., & Santoul, F., (2024). Genetic-based inference of densities, effective and census sizes of expanding riverine meta-populations of an invasive large-bodied freshwater fish (*Silurus glanis* L.). *Pré-publication (BioRxiv)* <https://doi.org/10.1101/2024.04.05.588309> *En cours d'évaluation pour publication dans Evolutionary Applications.*

- Perez, M. F., Franco, F. F., Bombonato, J. R., Bonatelli, I. A. S., Khan, G., Romeiro-Brito, M., Fegies, A. C., Ribeiro, P. M., Silva, G. A. R., & Moraes, E. M. (2018). Assessing population structure in the face of isolation by distance: Are we neglecting the problem? *Diversity and Distributions*, 24(12), Article 12. <https://doi.org/10.1111/ddi.12816>
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), Article 2.
- Rousset, F. (1997). Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145(4), Article 4.
- Sheldon, R. W., Prakash, A., & Sutcliffe, W. H. (1972). The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 17(3), 327–340.
- Shimoda, N., Knapik, E. W., Ziniti, J., Sim, C., Yamada, E., Kaplan, S., Jackson, D., De Sauvage, F., Jacob, H., & Fishman, M. C. (1999). Zebrafish Genetic Map with 2000 Microsatellite Markers. *Genomics*, 58(3), 219–232. <https://doi.org/10.1006/geno.1999.5824>
- Stolyarov, I. A. (1985). Dietary features of catfish, *Silurus glanis*, and pike-perch *Stizostedion lucioperca*, in Kyzylarsk Bay, northern Caspian Sea. *Journal of Ichthyology*, 25, 140–145.
- Wang, J., Santiago, E., & Caballero, A. (2016). Prediction and estimation of effective population size. *Heredity*, 117(4), Article 4. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.43>
- Waples, R. S., & Do, C. (2010). Linkage disequilibrium estimates of contemporary N_e using highly variable genetic markers: A largely untapped resource for applied conservation and evolution: Precision and bias of LD estimates. *Evolutionary Applications*, 3(3), 244–262. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x>
- Waples, R. S., & England, P. R. (2011). Estimating Contemporary Effective Population Size on the Basis of Linkage Disequilibrium in the Face of Migration. *Genetics*, 189(2), 633–644. <https://doi.org/10.1534/genetics.111.132233>
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6), Article 6.
- Yue, G. H., David, L., & Orban, L. (2007). Mutation rate and pattern of microsatellites in common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Genetica*, 129(3), Article 3. <https://doi.org/10.1007/s10709-006-0003-8>

Remerciements :

Nous tenons à remercier Monsieur Didier Macé, pêcheur professionnel, l'OFB, les fédérations de pêche et les pêcheurs amateurs à la ligne pour leur implication dans ce projet.



**RÉPUBLIQUE
FRANÇAISE**

*Liberté
Égalité
Fraternité*

Avec le soutien financier de :



<https://www.ofb.gouv.fr/>



CENTRE DE RECHERCHE SUR LA
BIODIVERSITÉ ET L'ENVIRONNEMENT