



HAL
open science

Évaluation d'une opération de réintroduction d'une espèce menacée (*Zingel asper* (Linnæus, 1758)) : croissance, état corporel et démogénétique

Julie Degen

► **To cite this version:**

Julie Degen. Évaluation d'une opération de réintroduction d'une espèce menacée (*Zingel asper* (Linnæus, 1758)) : croissance, état corporel et démogénétique. Médecine vétérinaire et santé animale. 2022. dumas-03830396

HAL Id: dumas-03830396

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03830396v1>

Submitted on 26 Oct 2022

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.

Année 2022

**ÉVALUATION D'UNE OPÉRATION DE RÉINTRODUCTION
D'UNE ESPÈCE MENACÉE (*ZINGEL ASPER* (LINNÆUS,
1758)) : CROISSANCE, ÉTAT CORPOREL ET
DÉMOGÉNÉTIQUE**

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 27 janvier 2022

par

Julie DEGEN

sous la direction de

M. Pascal ARNÉ

JURY

Président du jury :	M. Grégory JOUVION	Professeur à l'EnvA
Directeur de thèse :	M. Pascal ARNÉ	Maître de Conférences à l'EnvA
Examinatrice :	Mme Alline DE PAULA REIS	Maître de Conférences à l'EnvA
Membre invité :	M. Vincent DUBUT	Ingénieur de recherche à Aix Marseille Université

Liste des personnes intervenant dans l'enseignement



Directeur : Pr Christophe Degueurce
 Directeur des formations : Pr Henry Chateau
 Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin

Professeurs émérites : Pr Pascal Fayolle, Pr Bernard Paragon
 Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma, A.-L. Parodi, R. Moraillon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Élevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC)

Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

<p>Discipline : anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs - Pr Verwaerde Patrick</p> <p>Discipline : cardiologie - Pr Chetboul Valérie - Dr Saponaro Vittorio, Praticien hospitalier contractuel</p> <p>Discipline : nouveaux animaux de compagnie - Dr Pignon Charly, Ingénieur de recherche - Praticien hospitalier - Dr Volait Laetitia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : dermatologie - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : ophtalmologie - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de clinique équine - Pr Audigié Fabrice - Dr Bertoni Lélia, Maître de conférences - Dr Coudry Virginie, Praticienne hospitalier contractuelle - Pr Denoix Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Jacquet Sandrine, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Mespouilhès-Rivière Céline, Ingénieure de recherche-Praticienne hospitalier* - Dr Moiroud Claire, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tallaj Amélie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tanquerel Ludovic, Chargé d'enseignement contractuel</p>	<p>Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale - Dr Benckekroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guibert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Maurey-Guénec Christelle, Maître de conférences - Dr Mortier Jérém, Maître de conférences associé</p> <p>Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport - Dr Cabrera Gonzales Joaquin, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Fontbonne Alain - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhoudt Cindy, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Nudelmann Nicolas, Maître de conférences - Dr Ribeiro dos Santos Natalia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de pathologie chirurgicale - Dr Decambron Adeline, Maître de conférences - Pr Manassero Mathieu - Dr Maurice Emeline, Assistante d'Enseignement et de Recherche Contractuelle - Pr Viateau-Duval Véronique*</p>
---	--

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP)

Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

<p>Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments - Dr Bolnot François, Maître de conférences* - Pr Carlier Vincent - Dr Gauthier Michel, Maître de conférences associé - Dr Mtimet Narjes, Chargée d'enseignement contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Dr Guétin Poirier Valentine, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Haddad/Hoang-Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pathologie des animaux de production - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier contractuel - Dr Ravary-Plumioën Bérangère, Maître de conférences</p>	<p>Unité pédagogique de reproduction animale - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbois Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale - Dr Arné Pascal, Maître de conférences - Dr Barassin Isabelle, Maître de conférences - Dr De Paula Reis Alline, Maître de conférences* - Pr Grimard-Ballif Bénédict - Pr Ponter Andrew</p> <p>Rattachée DPASP - Dr Wolgust Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle</p>
--	--

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP)

Chef du département : Pr Desquilbet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

<p>Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoix Nathalie - Pr Robert Céline*</p> <p>Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie - Pr Boulouis Henri-Jean - Pr Eloit Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshuillers Pierre, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Jouvion Grégory, Professeur associé - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquilbet Loïc, (Biostatistique, Epidémiologie) - Dr Legrand Chantal, Maître de conférences associée - Dr Marnac Geneviève, Maître de conférences* - Dr Rose Hélène, Maître de conférences associée</p>	<p>Unité de parasitologie, mycologie - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Pr Guillot Jacques - Dr Polack Bruno, Maître de conférences* - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie - Dr Kohlhauer Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud</p> <p>Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Turet Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* - Dr Titeux Emmanuelle (Ethologie), Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Rattachée DSBP - Mme Dalaine Stéphanie, Professeur agrégée (Sciences de la Vie et de la Terre)</p>
--	---

* responsable d'unité pédagogique

Remerciements

Au Président du Jury de cette thèse, M. Grégory JOUVION , Professeur à l'EnvA

Je vous remercie de m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse.

A M. Pascal ARNÉ, Maître de conférences à l'EnvA,

Je vous remercie d'avoir accepté de reprendre la direction de ma thèse bien que je vous aie sollicité tardivement. Je vous remercie également pour votre bienveillance, votre réactivité et votre relecture attentive.

A Mme Aline DE PAULA REIS, Maître de conférences à l'EnvA,

Je vous remercie sincèrement d'avoir accepté le rôle d'examinatrice de ce jury de thèse.

A M. Vincent DUBUT, ingénieur de recherche dans l'UMR IMBE,

Je vous remercie pour votre encadrement de mon stage de Master 2 ainsi que pour vos conseils et corrections.

A M. Kurt VILLSEN, doctorant dans l'UMR IMBE,

Je te remercie pour ton aide précieuse, pour tes conseils et ton soutien du début du stage de Master 2 à la fin de la rédaction de cette thèse.

A M. Laurent CAVALLI, Maître de conférences au sein de l'UMR IMBE,

Je vous remercie pour la formation en scalimétrie que vous m'avez dispensée et le temps que vous avez accepté d'investir à la relecture des écaillés d'aprons.

A Mme Marianne GEORGET du Conservatoire régional d'espaces naturels Rhône-Alpes, à M. Jérôme DUVAL du Syndicat mixte de la rivière Drôme et à M. Etienne MASSE du Syndicat mixte d'aménagement de la vallée de la Durance,

Je vous remercie de m'avoir transmis les données thermiques collectées pour les rivières Beaume, Drôme et Durance.

A mes proches,

Je vous remercie pour votre soutien de chaque instant.

Table des matières

Liste des figures.....	5
Liste des tableaux	9
Liste des abréviations.....	11
Introduction	13
Première partie : bibliographie.....	15
1. Biologie de la réintroduction	15
A. Généralités.....	15
a. Définitions et objectifs des opérations de réintroduction.....	15
b. Évaluation du succès des opérations de réintroduction.....	15
B. Effets démogénétiques de la réintroduction	17
a. Effet fondateur : perte de diversité génétique et modification des fréquences alléliques	17
b. Augmentation de l'apparentement et de la consanguinité	17
c. Paramètres de mesure de ces effets.....	18
C. Conséquences de ces effets.....	20
a. Sur la valeur sélective des individus.....	20
b. Sur le risque d'extinction de la population réintroduite.....	21
c. Cas particulier de la multiplication en captivité.....	23
D. Un cas particulier : la réintroduction à partir de sources multiples.....	24
a. Intérêt	24
b. Hétérosis et dépression hybride.....	24
E. Recommandations	25
a. Conception du programme de réintroduction	25
b. Choix du site de réintroduction.....	25
c. Choix de la population source et des individus à prélever	26
d. Protocole de multiplication en captivité.....	27
e. Protocole de réintroduction.....	28
f. Suivi de la population réintroduite	28
2. Deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel.....	30
A. Définitions	30
a. Traits	30
b. Traits d'histoire de vie.....	30
B. Croissance	31
a. Définition et méthodes de mesure.....	31
b. Influence de la génétique sur la croissance	31
c. Autres facteurs influençant la croissance.....	32
d. Lien avec la valeur sélective	32
C. État corporel.....	33
a. Définition et méthodes de mesure.....	33
b. Influence de la génétique sur l'état corporel.....	34
c. Autres facteurs influençant l'état corporel.....	35
d. Lien avec la valeur sélective	35
3. Caractérisation de l'espèce étudiée : l'apron du Rhône (<i>Zingel asper</i> (Linnæus, 1758))	37
A. Classification taxonomique et critères d'identification	37
B. Biologie de l'espèce	38
a. Mode de vie et régime alimentaire	38
b. Cycle de vie	39
C. Écologie de l'espèce.....	40
a. Évolution de l'aire de répartition	40
b. Causes de déclin.....	42
c. Démographie	42

d. Sélection de l'habitat hors période de reproduction.....	42
e. Sélection de l'habitat en période de reproduction.....	43
f. Mode d'occupation de l'habitat.....	43
D. Statut de conservation.....	44
a. Classification.....	44
b. Programmes de conservation mis en œuvre	44
E. Comparaison des populations d'aprons	45
a. Différences démographiques	45
b. Différences génétiques.....	46
c. Différences de croissance et de longévité	48
4. Réintroduction de l'apron du Rhône dans la rivière Drôme.....	50
A. Choix de la rivière Drôme pour le programme de réintroduction	50
a. Évolution des effectifs d'aprons dans la rivière Drôme	50
b. Causes de déclin de la population d'aprons de la rivière Drôme.....	51
B. Modalités de reproduction en captivité.....	51
a. Populations sources utilisées.....	51
b. Renouvellement des reproducteurs.....	52
c. Frai et élevage des alevins	53
C. Modalités de mise en œuvre et suivi de la réintroduction	54
a. Sites et dates de réintroduction.....	54
b. Effectifs réintroduits.....	55
c. Résultats du suivi jusqu'en 2015.....	56
Deuxième partie : étude expérimentale	59
1. Introduction	59
2. Matériels et méthodes	61
A. Plan d'échantillonnage	61
B. Températures de l'eau et calcul des degrés-heures.....	62
C. Détermination de l'âge et du taux de croissance par analyse scalimétrique.....	62
D. Estimation du coefficient de condition	64
E. Acquisition et analyse des données génétiques	65
F. Modélisation de la croissance et de l'état corporel	66
G. Tests statistiques.....	67
3. Résultats.....	68
A. Suivi des paramètres démogénétiques	68
B. Étude de deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel.....	71
a. Bilan des effectifs obtenus pour chaque souche génétique	71
b. Températures de l'eau et degrés-heures supérieurs à 14°C calculés	72
c. Influence de la génétique.....	73
d. Comparaison avec les rivières Beaume et Durance.....	74
e. Variations spatio-temporelles de la croissance et de l'état corporel	76
4. Discussion.....	78
A. Contribution du suivi démogénétique à l'évaluation de l'opération de réintroduction et de la stratégie adoptée	78
a. Mise en évidence d'une augmentation de la diversité génétique et d'une diminution de la consanguinité.....	78
b. Validation du changement de population source et du renouvellement des reproducteurs.....	79
B. Test d'un effet génétique sur la croissance et l'état corporel.....	79
a. Absence d'effet significatif de la diversité génétique individuelle.....	79
b. Effet significatif de la souche génétique sur la croissance la première année et l'état corporel	80
C. Identification d'effets environnementaux sur la croissance et l'état corporel dans la rivière Drôme	81
a. Comparaison avec les rivières-sources Beaume et Durance.....	81
b. Variations spatio-temporelles au sein de la rivière Drôme	82
Conclusion.....	85
Liste des références bibliographiques	87
Annexe 1	105

Annexe 2	107
Annexe 3	108
Annexe 4	109
Annexe 5	110
Annexe 6	111
Annexe 7	112
Annexe 8	113

Liste des figures

- Figure 1 : Schéma des facteurs et interactions en jeu dans la conservation des populations naturelles (d'après Allendorf *et al.*, 2010). Les facteurs en bleu peuvent être estimés à l'aide de marqueurs génétiques neutres. Les flèches noires représentent les interactions. 18
- Figure 2 : Nombre de louveteaux observé par couple de loups du Mexique sauvages en fonction du coefficient de consanguinité (f) des louveteaux (traduit d'après Fredrickson *et al.*, 2007). La taille des cercles représente la taille de l'échantillon (1 à 5), pour un total de 39 portées échantillonnées. Pour les couples ayant eu plusieurs portées, la taille moyenne a été retenue. Les coefficients de consanguinité (f) ont été estimés à partir des pédigrés.21
- Figure 3 : Pourcentages d'extinction de populations de *Drosophila melanogaster* en fonction de leur niveau de consanguinité initial (F) sur 8 générations, en conditions neutres (25°C) ou à température élevée (28,5°C) (traduit d'après Bijlsma *et al.*, 2000). Les lignées consanguines ont été obtenues par l'isolement des femelles à leur naissance puis la succession de croisements frère-sœur pour atteindre le F souhaité, calculé à partir du pédigré.....22
- Figure 4 : Classification taxonomique de *Zingel asper* (Linnæus, 1758) (d'après Bejean et Kupfer, 2014).....37
- Figure 5 : Apron du Rhône (*Zingel asper* (Linnæus, 1758)) (crédit photographique : F. Melki)38
- Figure 6 : Courbes de croissance des aprons du Rhône en captivité en fonction du sexe (traduit d'après Béjean, 2019)40
- Figure 7 : Aire de répartition historique (vers 1900) et actuelle (années 2000) de l'apron du Rhône (d'après Dubut et Chappaz, 2017).....41
- Figure 8 : Résultat des analyses d'assignation conduites sur 473 aprons du Rhône à partir de 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). Chaque individu est représenté par une barre verticale, colorée en fonction de son taux d'assignation à chacun des clusters. Les aprons ont été échantillonnés entre 1996 et 2013. HEN : lieu-dit « Les Henris », SLS : Saint-Lazare – Salignac, SAL : aval du seuil de Salignac, SAM : aval du couloir Samson, EST : l'Estellé, DRO : Drôme, PLT : lieu-dit « Les Platanes », TCD : Trou Couderc, VRN : Vérane, RUO : amont du seuil de Ruoms, LBD : aval du seuil de Belle rive, PLN : Port-Lesney, DOU : Doubs. ...46
- Figure 9 : Patrons de croissance des aprons du Rhône de différentes populations obtenus à partir de mesures scalimétriques (d'après Monnet, 2016). Les effectifs sont indiqués au-dessus de chaque diagramme en boîte. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu. Les aprons ont été échantillonnés en 2014 et 2015.....49
- Figure 10 : Sites d'intérêt dans la rivière Drôme (d'après Dubut, 2020)50
- Figure 11 : Femelle côtoyée par trois mâles dans une frayère artificielle juste avant l'expulsion de ses ovules (crédit photographique : M. Béjean).....54

Figure 12 : Sites de réintroduction dans la rivière Drôme (d'après Georget <i>et al.</i> , 2017 ; Dubut, 2020).....	55
Figure 13 : Effectifs annuels d'aprons du Rhône réintroduits dans la rivière Drôme en fonction de la souche génétique (d'après Georget <i>et al.</i> , 2017).....	56
Figure 14 : Patrons de croissance des aprons de la Drôme en fonction de leur souche génétique (d'après Monnet, 2016). Les effectifs sont indiqués au-dessus de chaque diagramme en boîte. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu. Les aprons ont été échantillonnés en 2015 à Blacons et Sainte-Croix.....	58
Figure 15 : Sites d'échantillonnage des aprons dans la rivière Drôme (d'après Dubut, 2020).....	61
Figure 16 : Écaille d'apron du Rhône observée à la loupe binoculaire (x2). Cet individu présente 3 annuli donc il a au moins 3 ans (3+). C1, C2, C3 : croissance les 1 ^{re} , 2 ^e et 3 ^e années de vie.	64
Figure 17 : Variation temporelle de l'effectif efficace de la population d'aprons dans la rivière Drôme estimé selon deux méthodes différentes. $Ne(LD)$: effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison, $Ne(parenté)$: effectif efficace basé sur l'analyse de parenté. Les barres d'erreur délimitent les intervalles de confiance à 95 %.	70
Figure 18 : Variation temporelle de la richesse allélique (A_r) de la population d'aprons dans la rivière Drôme. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.	71
Figure 19 : Variation temporelle de la fréquence de chaque souche parmi les aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2011 et 2019. N : effectifs.	72
Figure 20 : Histogrammes des températures de l'eau entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016. La barre verticale noire indique la moyenne et la zone grise l'écart-type. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans.	72
Figure 21 : Croissance la 1 ^{re} (graphique A, n=592) et la 2 ^e année (graphique B, n=324) des aprons en fonction de la rivière et de la souche. Les losanges représentent les moyennes. Les groupes qui n'ont aucune lettre en commun ont des moyennes significativement différentes (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney). Beaume : rivière Beaume, D_Beaume : souche Beaume dans la Drôme, D_Durance : souche Durance dans la Drôme, D_hybrides : hybrides dans la Drôme, Durance : rivière Durance. N : effectifs. Les aprons ont été échantillonnés dans la Beaume et la Durance en 2014 et 2015. Ils ont été échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire (x2, <i>Toupview</i> , 2020) des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu.....	74
Figure 22 : Scaled Mass Index (SMI) des aprons échantillonnés en 2015 en fonction de la rivière et de la souche (n=258). Les losanges représentent les moyennes. Les groupes qui n'ont aucune lettre en commun ont des moyennes significativement différentes (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney). Beaume : rivière Beaume, D_Beaume : souche Beaume dans la Drôme, D_Durance : souche Durance dans la Drôme, D_hybrides : hybrides dans la Drôme, Durance : rivière Durance. N : effectifs. Le SMI a été calculé d'après Peig et Green, 2009.	75
Figure 23 : Croissance la 1 ^{re} année des aprons dans la Drôme en fonction du site de capture (graphique A) et de l'année calendaire de croissance (graphique B) (n=301). Les losanges	

représentent les moyennes. Ces diagrammes sont tracés à partir des résidus de C1 dans des modèles linéaires comprenant en effets fixes la souche, le site et l'année sauf le paramètre d'intérêt. AnnéeC1 : année calendaire où a lieu C1. De l'aval vers l'amont, LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix. N : effectifs. Degrés de significativité en fonction de la *p-value* (test de Tukey) : 0 '****' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 '.' 1. Les aprons ont été échantillonnés entre 2015 et 2019. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire (x2, *Toupview*, 2020) des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu.....76

Figure 24 : *Scaled Mass Index* (SMI) des aprons dans la Drôme en fonction du site de capture (graphique A) et de l'année de capture (graphique B). Les losanges représentent les moyennes. Ces diagrammes sont tracés à partir des résidus de SMI dans des modèles linéaires comprenant la souche, le site et l'année de capture sauf le paramètre d'intérêt en effets fixes. De l'aval vers l'amont, LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix. N : effectifs. Degrés de significativité en fonction de la *p-value* (test de Tukey) : 0 '****' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 '.' 1. Les aprons ont été échantillonnés entre 2015 et 2019. Le SMI a été calculé d'après Peig et Green, 2009.77

Figure 25 : Analyse comparative de mes mesures scalimétriques et de celles de Gauthier Monnet (Monnet, 2016) sur les aprons échantillonnés dans la rivière Drôme en 2015 (n=76). Les mesures de Gauthier Monnet ont été réalisées à l'oculaire micrométrique de la loupe binoculaire et les miennes sur l'écran de l'ordinateur (logiciel *Toupview*, Jeulin). Le package R *ggplot2* a été utilisé pour construire les graphiques. R2 : coefficient de corrélation. Les mesures apparaissent similaires donc il nous semble que nous pouvons utiliser les données scalimétriques de Gauthier Monnet sur les aprons des rivières Beaume et Durance pour nos comparaisons entre rivières.107

Figure 26 : Vérification graphique des hypothèses pour les modèles linéaires mixtes de la croissance la 1^{ère} année (C1, n=301) et du *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les figures ont été tracées à l'aide du package R *ggplot2*. Cf. Tableau 10 pour le détail des modèles.108

Figure 27 : Variation temporelle du coefficient d'apparement (*R*), du coefficient de consanguinité (*F*) et de l'homozygotie par locus (*HL*) de la population d'aprons dans la rivière Drôme. Les barres d'erreur représentent les écart-types.....112

Liste des tableaux

Tableau 1 : Suivi des populations d'aprons du Rhône entre 2008 et 2016 réalisé par l'Agence Française pour la Biodiversité (d'après Georget <i>et al.</i> , 2017). Code couleur (en nombre d'aprons observés sur 100 m) :.....	45
Tableau 2 : Indices de fixation F_{ST} entre les populations d'aprons du Rhône deux à deux calculés pour 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). Les effectifs sont indiqués entre parenthèses. Les aprons de la Drôme ont été échantillonnés en 1996 avant l'extinction de la population.	47
Tableau 3 : Indicateurs de diversité génétique calculés pour les différentes populations d'aprons du Rhône à partir de 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). H_e : hétérozygotie théorique moyenne, A_r : richesse allélique, N_e : effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison. Les effectifs sont indiqués entre parenthèses.	48
Tableau 4 : Évolution des effectifs d'aprons observés entre 1997 et 2006 (d'après Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).....	50
Tableau 5 : Richesse allélique et effectif efficace estimés à l'aide de 54 marqueurs microsatellites pour différentes populations d'aprons du Rhône (d'après Barbary, 2015). $N_e(LD)$ et $N_e(parenté)$: effectif efficace estimé respectivement par la méthode du déséquilibre de liaison et de l'analyse de parenté, A_r : richesse allélique, IC 95 % : intervalle de confiance à 95 %.....	53
Tableau 6 : Suivi démographique de la population d'aprons du Rhône dans la Drôme entre 2008 et 2016 réalisé par l'Agence Française pour la Biodiversité (d'après Georget <i>et al.</i> , 2017). Code couleur (en nombre d'aprons observés sur 100 m) :.....	57
Tableau 7 : Bilan des effectifs d'aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix.....	62
Tableau 8 : Synthèse des paramètres démogénétiques estimés pour les populations d'aprons des rivières Drôme, Beaume et Durance. Année : année d'échantillonnage, n : effectif, $N_e(LD)$: effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison, $N_e(parenté)$: effectif efficace basé sur l'analyse de parenté, A_r : richesse allélique, R : coefficient d'apparentement moyen, F : coefficient de consanguinité moyen, HL : homozygotie par locus moyenne. IC : Intervalle de confiance. PSX : Pontaix/Sainte-Croix, SAI : Saillans, LIV : Livron, PLT : lieu-dit « Les Platanes », BEA+BAV : Beaume aval, HEN : lieu-dit « Les Henris », SSL : Sasse – Saint-Lazare.....	69
Tableau 9 : Degrés-heures supérieurs à 14°C ($DH > 14^\circ C$) dans les rivières Beaume, Durance et Drôme entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 calculés d'après Gu, 2016. La température de 14°C marque le seuil à partir duquel la croissance a lieu chez l'apron du Rhône. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix.	73
Tableau 10 : Synthèse des modèles linéaires mixtes sélectionnés. C1, C2 : croissances les 1 ^{re} et 2 ^e années de vie, AnnéeC1 et AnnéeC2 : années calendaires correspondant aux croissances les 1 ^{re} et 2 ^e années de vie, SMI : <i>Scaled Mass Index</i> . Df : degrés de liberté, t : <i>t-value</i> , p : <i>p-value</i> , R2M : R^2 marginal (effets fixes), R2C : R^2 conditionnel (effets fixes et aléatoires). Les effectifs sont de 301 aprons pour C1, 131 pour C2 et 301 pour SMI.	74

Tableau 11 : Bilan des effectifs d'aprons du Rhône réintroduits dans la rivière Drôme entre 2006 et 2018 (d'après Georget *et al.*, 2017). Sont mentionnés le site de réintroduction, l'âge des aprons réintroduits et leur souche génétique. 0+ : entre 0 et 1 an d'âge, 1+ : entre 1 et 2 ans d'âge, 2+ : entre 2 et 3 ans d'âge, 3+ : entre 3 et 4 ans d'âge..... 105

Tableau 12 : Test d'un potentiel effet d'interaction du site d'échantillonnage et de la souche génétique sur la relation entre la longueur à la fourche et la taille moyenne des écailles des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019 à l'aide d'une ANCOVA (n=307). Site : site d'échantillonnage, Souche : souche génétique, LF : longueur à la fourche, tE : taille moyenne des écailles, *p* : *p-value*, *F* : *F-value*. tE a été obtenue en moyennant les valeurs mesurées à la loupe binoculaire (grossissement x2, logiciel Toupview, Jeulin) sur trois écailles pour chaque individu, La fonction R *anova* a été utilisée pour les comparaisons. Nous prenons un seuil $\alpha=5\%$ et considérons donc que ni le site ni la souche ne biaisent la relation entre LF et tE..... 109

Tableau 13 : Test d'un éventuel biais de la classe d'âge sur les modèles complets construits pour la croissance les 1^{ère} (C1, n=301) et 2^{ème} année (C2, n=131) ainsi que le *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les modèles linéaires mixtes sont construits avec le package R *lme4*. Les *p-values* obtenues par des tests de Tukey (package R *emmeans*) sont données dans les tableaux. Souche : souche génétique, HL : homozygotie par locus, Age : classe d'âge, Site : site d'échantillonnage, AnneeC1 et AnneeC2 : années calendaires de croissance, AnneeCapture : année de capture. 0+ : entre 0 et 1 an d'âge, 1+ : entre 1 et 2 ans d'âge, 2+ : entre 2 et 3 ans d'âge, 3+ : entre 3 et 4 ans d'âge, 4+ : entre 4 et 5 ans d'âge, 5+ : entre 5 et 6 ans d'âge. La classe d'âge ne biaise aucun des modèles pour $\alpha=5\%$ 110

Tableau 14 : Test d'un éventuel biais du mois de capture sur le modèle complet construit pour le *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Le modèle linéaire mixte est construit avec le package R *lme4*. Les *p-values* obtenues par des tests de Tukey (package R *emmeans*) sont données dans les tableaux. Souche : souche génétique, HL : homozygotie par locus, Site : site d'échantillonnage, MoisCapture : mois de capture, AnneeCapture : année de capture. Pour un seuil $\alpha=5\%$, il n'y a pas de biais du mois de capture sur le modèle du SMI. 111

Tableau 15 : Comparaison des paramètres démogénétiques estimés pour 54 et 50 microsatellites. Pour l'estimation avec 50 microsatellites, les loci SviL8, Za011, Za030 et Za077 ont été écartés car potentiellement soumis à sélection (Dubut et Chappaz, 2017). IC : intervalle de confiance, n : effectif. 113

Liste des abréviations

ADN : acide désoxyribonucléique

AFB : Agence Française pour la Biodiversité

AICc : critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs

ANCOVA : Analyse de la Covariance

Ar : richesse allélique

BEA+BAV : site Beaume aval (rivière Beaume)

C1 : Croissance la première année (0-1 an)

C2 : Croissance la deuxième année (1-2 ans)

CI : *Condition Index (indice de condition)*

F : coefficient de consanguinité

F_{ST} : indice de fixation (Wright, 1951)

GPS : *Global Positioning System (système global de positionnement)*

h^2 : héritabilité

He : hétérozygotie

HEN : site du lieu-dit « Les Henris » (rivière Durance)

HL : homozygotie par locus

IC : intervalle de confiance

IMBE : Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale

LIV : site de Livron (rivière Drôme)

n : effectif

Ne : effectif efficace

Ne(parenté) : effectif efficace estimé par l'analyse de la parenté

Ne(LD) : effectif efficace estimé par l'analyse du déséquilibre de liaison

OLS : *Ordinary Least Squares (moindres carrés ordinaires)*

p : *p-value*

PB : site du Pont de Blacons (rivière Drôme)

PCR : *Polymerase Chain Reaction (réaction de polymérisation en chaîne)*

PLT : site du lieu-dit « Les Platanes » (rivière Beaume)

PNA : Plan National d'Action

PSX : site de Pontaix/Sainte-Croix (rivière Drôme)

r : coefficient de corrélation

R : coefficient d'apparementement

R²C : R² conditionnel (part de variance expliquée par les effets fixes et aléatoires)

R²M : R² marginal (part de variance expliquée par les effets fixes)

SAI : site de Saillans (rivière Drôme)

SMI : *Scaled Mass Index (indice de masse calibrée)*

SSL : site de Sasse – Saint-Lazare (rivière Durance)

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

UMR : Unité Mixte de Recherche

Introduction

Alors que les écosystèmes d'eau douce (cours et plans d'eau) représentent moins d'un pourcent de la surface terrestre, ils abritent 5 % des espèces décrites à ce jour et 43 % des espèces de poissons (Helfman, 2007 ; Grosberg *et al.*, 2012). Parmi ces derniers, ceux qui effectuent au moins une partie de leur cycle de vie en eau douce (UICN Comité français *et al.*, 2019) font l'objet de nombreuses menaces : dégradation et fragmentation de leur habitat, pollution, modification des débits, changement climatique, surexploitation, présence d'espèces envahissantes (Dudgeon *et al.*, 2006) ; 25 % seraient menacés d'extinction à l'échelle globale (Vié *et al.*, 2009). En France, ce statut concerne près de 20 % des espèces d'eau douce natives (UICN Comité français *et al.*, 2019). Parfois, la restauration seule de l'habitat ne suffit pas et des populations s'éteignent : une réintroduction est alors nécessaire pour éviter que l'espèce ne disparaisse (George *et al.*, 2009).

La réintroduction est une procédure de plus en plus utilisée pour la sauvegarde des espèces menacées d'extinction en biologie de la conservation (Seddon *et al.*, 2007 ; Armstrong et Seddon, 2008 ; Brichieri-Colombi et Moehrensclager, 2016). Elle s'appuie sur la translocation d'individus sauvages et/ou le relâcher d'individus issus de programmes de reproduction en captivité dans un milieu qu'occupait historiquement l'espèce mais où elle s'est éteinte (IUCN/SSC, 2013). Le but recherché est l'établissement d'une population viable à long terme (Armstrong et Seddon, 2008 ; Schaub *et al.*, 2009 ; IUCN/SSC, 2013). Le plus souvent, pour éviter de nuire à la population source, le nombre d'individus prélevés pour la réintroduction est faible (Jamieson, 2011). Cela a de multiples effets sur la population réintroduite, notamment démogénétiques : perte de diversité génétique, augmentation de la consanguinité, modification des fréquences alléliques (Stockwell *et al.*, 1996 ; Allendorf *et al.*, 2010 ; Tracy *et al.*, 2011 ; Jamieson, 2011). Ceux-ci influent sur le risque d'extinction et donc sur le succès même de la réintroduction (Bijlsma *et al.*, 2000 ; O'Grady *et al.*, 2006 ; Markert *et al.*, 2010). Les effets démogénétiques associés aux réintroductions peuvent de plus avoir des conséquences à l'échelle individuelle sur le potentiel adaptatif et la valeur sélective des individus (Crnokrak et Roff, 1999 ; Keller et Waller, 2002). En outre, la multiplication en captivité et la réintroduction à partir de sources multiples sont à l'origine d'effets démogénétiques spécifiques (Edmands, 2007 ; Frankham, 2008). Or les espèces menacées d'extinction présentent généralement une diversité génétique faible (Spielman *et al.*, 2004 ; Willoughby *et al.*, 2015) : il apparaît donc essentiel que la stratégie de réintroduction préserve au maximum cette diversité déjà faible et limite les effets démogénétiques délétères. Dans cette optique, les scientifiques et les gestionnaires ont formulé des recommandations concernant les opérations de réintroduction, en insistant notamment sur l'importance du choix de la population source et du suivi de la population réintroduite.

Notre sujet d'étude est l'apron du Rhône (*Zingel asper* (Linnæus 1758)), percidé benthique endémique du bassin du Rhône classé « en danger critique d'extinction » à l'échelle internationale par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Crivelli, 2006). En effet, depuis le début du XX^e siècle où elle occupait l'ensemble du bassin du Rhône, cette espèce a perdu près de 90 % de son habitat historique (Georget, 2019). Elle n'est plus présente aujourd'hui que dans cinq bassins-versants isolés : le Verdon, la Durance (dont le Buëch, l'Asse et la Bléone ses affluents), l'Ardèche (dont la Beaume et le Chassezac, ses affluents), la Loue et la boucle

suisse du Doubs. Son déclin est lié à la fragmentation de son habitat, notamment par des barrages hydroélectriques, et à la pollution (Réserves Naturelles de France, 2001 ; Laroche et Durand, 2004). La rivière Drôme, qui fait l'objet de cette étude, a vu sa population d'aprons disparaître en 2006, date de la dernière observation d'un apron sauvage dans ce cours d'eau. Elle a été choisie lors du second programme LIFE en faveur de l'apron (2004-2010) pour faire l'objet d'une opération pilote de réintroduction par multiplication en captivité qui a permis de réintroduire 30 481 aprons dans la Drôme entre 2006 et 2018. Des reproducteurs de deux souches génétiques différenciées (Dubut et Chappaz, 2017) ont été utilisés pour la reproduction : d'abord des aprons sauvages de la rivière Beaume puis de la rivière Durance. Les reproducteurs ont été renouvelés annuellement entre 2015 et 2017.

Le premier objectif de ce travail, qui s'inscrit dans le cadre du suivi de la population d'aprons réintroduits dans la Drôme, a été de tester si la stratégie de réintroduction a permis de limiter la perte de diversité génétique et la consanguinité. Nous avons en particulier mesuré les effets démogénétiques du changement de souche des reproducteurs (Beaume puis Durance) et de leur renouvellement. Nous avons pour cela suivi l'évolution temporelle de plusieurs paramètres démogénétiques. Le deuxième objectif s'est inscrit également dans le cadre du suivi de la population réintroduite mais a abordé un angle différent : nous avons étudié deux traits d'histoire de vie, la croissance et l'état corporel, afin de mettre en évidence d'éventuelles différences adaptatives entre les individus réintroduits dans la rivière Drôme. Nous avons testé s'il existe un effet génétique sur ces traits, représenté par la souche génétique et la diversité génétique individuelle. Pour ces deux objectifs, nous avons comparé les valeurs obtenues à celles mesurées dans les deux populations sources, qui nous ont servi de références.

Dans la première partie de la synthèse bibliographique, nous proposerons un état des lieux de la littérature scientifique existante sur les opérations de réintroduction, en nous intéressant tout particulièrement aux effets démogénétiques de telles opérations et à leurs conséquences, aussi bien à l'échelle populationnelle qu'individuelle. Nous discuterons également de l'adaptation génétique à la captivité et des réintroductions à partir de sources multiples. Nous nous attacherons enfin à résumer les recommandations publiées concernant les opérations de réintroduction. Dans la deuxième partie, nous décrirons les traits d'histoire de vie que sont la croissance et l'état corporel. Nous les définirons puis nous nous intéresserons aux facteurs génétiques et non-génétiques qui les influencent avant de discuter de leur lien avec la valeur sélective. Dans la troisième partie, nous caractériserons l'apron du Rhône à partir des données disponibles pour cette espèce puis nous décrirons l'opération pilote de sa réintroduction dans la rivière Drôme dans la quatrième partie. La partie expérimentale sera consacrée à tester les deux objectifs développés précédemment, nous permettant d'évaluer l'opération de réintroduction du point de vue démogénétique, de la croissance et de l'état corporel des aprons. Nos résultats pourraient permettre d'optimiser la stratégie de conservation de l'apron, en particulier dans l'optique d'éventuelles réintroductions futures.

L'étude expérimentale s'inscrit dans le cadre du suivi et de l'évaluation de la réintroduction de l'apron du Rhône dans la rivière Drôme, défini par deux Plans Nationaux d'Actions (2012-2016 et 2020-2030). Elle a été réalisée lors d'un stage de Master 2 entre février et juillet 2021 sous la direction de Vincent Dubut et Kurt Villsen à l'UMR 7263 IMBE de Marseille, avec les conseils de Laurent Cavalli, et en étroite collaboration avec le Conservatoire régional d'espaces naturels Rhône-Alpes.

Première partie : bibliographie

1. Biologie de la réintroduction

A. Généralités

a. Définitions et objectifs des opérations de réintroduction

Une espèce « menacée d'extinction » est une espèce appartenant à l'une des trois catégories suivantes de la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) : « vulnérable », « en danger » et « en danger critique » (UICN, 2012). L'UICN est une union internationale composée de gouvernements et d'organisations émanant de la société civile. Sa Liste Rouge fait l'inventaire de l'état de conservation d'un grand nombre d'espèces animales et végétales (138 374 au total en 2021 ; UICN, 2021) en se basant sur des critères objectifs évalués par des experts scientifiques. La réintroduction est l'un des outils utilisés en Biologie de la Conservation, discipline qui vise à la sauvegarde des espèces. Une opération de réintroduction est le rétablissement d'une espèce dans son habitat historique après qu'elle s'y est éteinte (IUCN/SSC, 2013). L'extinction de la population permet de différencier la « réintroduction » du « renforcement » ; le fait que le site considéré appartienne à l'habitat historique établit une distinction entre « réintroduction » et « l'introduction » (IUCN/SSC, 2013). La raison motivant les trois-quarts des réintroductions animales est la conservation de l'espèce (Fischer et Lindenmayer, 2000). Nous nous limiterons aux réintroductions dans un but de conservation. Celles-ci existent depuis plus d'un siècle, depuis la réintroduction de 15 bisons (*Bison bison*) en 1907 aux États-Unis d'Amérique (Kleiman, 1989). Le domaine scientifique de la « Biologie de la Réintroduction » n'a cependant été formellement reconnu qu'en 1993 (Taylor *et al.*, 2017). Les réintroductions font l'objet d'un nombre croissant de publications : moins de cinq par an en 1990 contre dix fois plus en 2007 (Seddon *et al.*, 2007) et une seule translocation en 1974 contre 84 en Amérique du Nord en 2013 (Brichieri-Colombi et Moehrensclager, 2016). Nous avons choisi de nous limiter lorsque c'est possible aux réintroductions d'animaux vertébrés.

La première méthode de réintroduction est la translocation, c'est-à-dire le déplacement médié par l'Homme d'êtres vivants d'un lieu vers un autre (IUCN/SSC, 2013). La seconde méthode est la multiplication des individus sous forme d'une reproduction en captivité qui produit des descendants qui sont ensuite réintroduits (George *et al.*, 2009). La communauté scientifique s'interroge sur l'efficacité de ces méthodes, leurs conséquences sur les populations sources et réintroduites ainsi que le taux de succès de telles opérations (Griffith *et al.*, 1989 ; Snyder *et al.*, 1996).

b. Évaluation du succès des opérations de réintroduction

L'absence de critères standardisés universels rend difficile l'estimation du taux de succès des opérations de réintroduction (Fischer et Lindenmayer, 2000 ; Sutherland *et al.*, 2010 ; Robert *et al.*, 2015). Certains auteurs considèrent le succès comme l'établissement d'une population viable à long terme (Armstrong et Seddon, 2008 ; Schaub *et al.*, 2009 ; UICN/SSC, 2013). Or les données disponibles pour les populations menacées sont souvent insuffisantes pour réaliser des analyses

de viabilité de population (Coulson *et al.*, 2001). Robert et collaborateurs (2015) proposent alors d'appliquer les critères de la Liste Rouge de l'UICN aux populations réintroduites. Ceux-ci correspondent aux situations suivantes : fort taux de déclin (A), habitat réduit en déclin (B), effectifs faibles en déclin (C), effectifs très faibles (D) et analyse quantitative de risque d'extinction défavorable (E). La modélisation d'une population de mammifères montre que l'effectif serait un bon indicateur du succès de la réintroduction (Robert *et al.*, 2015). Cependant, pour une évaluation à long terme ces critères ne doivent être appliqués à la population réintroduite que lorsqu'elle est en phase de « régulation » (Sarrazin, 2007), c'est-à-dire qu'elle a atteint sa capacité de charge (effectif maximum que le milieu peut accueillir). Ceci peut prendre du temps et explique que dans 51 % des cas le succès des opérations soit inconnu au moment de la publication (Fischer et Lindenmayer, 2000).

Nous venons de détailler une définition possible du succès à l'échelle populationnelle mais il en existe d'autres en fonction de l'échelle considérée. A l'échelle individuelle, la survie et la reproduction des individus réintroduits pourraient par exemple être des indicateurs de succès (Cochran-Biederman *et al.*, 2015). A l'échelle de l'espèce, ce pourrait être le changement de statut de conservation vers une catégorie à moindre risque d'extinction (Brichieri-Colombi et Moehrensclager, 2016). De plus en plus d'auteurs soulignent également l'importance de considérer les impacts de la réintroduction à l'échelle de l'écosystème (Armstrong et Seddon, 2008 ; Taylor *et al.*, 2017). Enfin, chaque projet comportant des objectifs spécifiques, la perception du résultat par les acteurs du projet pourrait également permettre d'en évaluer le succès (Cochran-Biederman *et al.*, 2015). Dans un sondage, 65 % des acteurs intervenant en Amérique du Nord évaluent leurs translocations comme un succès mais il existe un décalage entre leurs objectifs initiaux et leurs critères d'évaluation du succès (Brichieri-Colombi et Moehrensclager, 2016). D'où l'importance de définir des objectifs clairs *a priori* et de s'y référer tout au long de l'opération de réintroduction (Seddon *et al.*, 2007 ; Armstrong et Seddon, 2008 ; IUCN/SSC, 2013 ; Taylor *et al.*, 2017). Des publications plus anciennes ont mentionné un taux de succès de 53 % pour des oiseaux et mammifères (Wolf *et al.*, 1996) et de 11 % pour des réintroductions conduites à partir d'une multiplication en captivité (Beck *et al.*, 1994). Chez les poissons d'eau douce, une revue de 260 cas de réintroduction révèle un taux de succès évalué par les auteurs à 58 % (Cochran-Biederman *et al.*, 2015) et une autre portant sur 99 translocations en Australie estime l'établissement de la population réintroduite à 38 % (Lintermans *et al.*, 2015). Ces valeurs varient également d'un taxon à l'autre et d'une publication à l'autre suivant les critères utilisés. Elles doivent être interprétées avec d'autant plus de précautions qu'il existe un biais dans la littérature : les études de cas sont en effet davantage publiées lorsque ces opérations se soldent par un succès, d'où un risque de surestimation du taux de succès (Fischer et Lindenmayer, 2000 ; Teixeira *et al.*, 2007 ; Cochran-Biederman *et al.*, 2015).

Aucun des critères de la Liste rouge de l'UICN et des publications que nous venons de citer n'a trait à la génétique des individus et de la population réintroduite. Pourtant, les effets génétiques jouent un rôle déterminant dans l'extinction des espèces (Spielman *et al.*, 2004) et le succès des opérations de réintroduction (Armstrong et Seddon, 2008 ; Barba *et al.*, 2010 ; Jamieson, 2011). La connaissance de ces effets et l'intégration de la dimension génétique dans le suivi post-réintroduction apparaissent essentiels. Le suivi génétique est aujourd'hui encore sous-utilisé mais il apparaît comme un outil prometteur pour la sauvegarde des espèces (Schwartz *et al.*, 2007).

B. Effets démogénétiques de la réintroduction

Le terme « démogénétique » est la contraction de « démographie » et « génétique ». Nous l'utiliserons pour désigner l'étude de la génétique à l'échelle populationnelle et les interactions existant entre génétique et dynamique de la population (Frank *et al.*, 2011). Les études démogénétiques revêtent un intérêt tout particulier pour les espèces menacées d'extinction car leurs effectifs et leur diversité génétique sont faibles (Willoughby *et al.*, 2015). L'hétérozygotie calculée à partir d'allozymes et de microsatellites est en effet en moyenne 35 % plus faible pour les espèces menacées d'extinction par rapport à celle mesurée chez des espèces apparentées non menacées (Spielman *et al.*, 2004). Il est donc primordial de comprendre les interactions entre génétique et démographie ainsi que les facteurs qui les influencent afin de concevoir des protocoles de réintroduction qui minimisent la perte de diversité génétique et augmentent la probabilité d'aboutir à une population viable. Nous nous intéresserons également dans cette partie aux indicateurs de mesure des effets démogénétiques listés.

a. Effet fondateur : perte de diversité génétique et modification des fréquences alléliques

Un « effet fondateur » est l'établissement d'une nouvelle population à partir d'un petit nombre d'individus provenant d'une population plus grande (Jamieson, 2011). Une réintroduction est un cas d'effet fondateur car les individus réintroduits qui vont former la nouvelle population ne représentent qu'un petit échantillon de la population source.

La diversité génétique mesure la variabilité génétique neutre ou soumise à la sélection, à l'échelle allélique ou phénotypique (Hughes *et al.*, 2008). Les individus réintroduits ne constituent qu'une fraction de la diversité génétique de la population source. En fonction de leur échantillonnage, certains allèles existant dans la population source (notamment les allèles rares) peuvent ne pas être retrouvés dans la population réintroduite. Une perte de diversité génétique est donc souvent associée à une opération de réintroduction, qu'elle ait lieu par translocation (Stockwell *et al.*, 1996 ; Tracy *et al.*, 2011 ; Jamieson, 2011) ou par multiplication en captivité (Sekino *et al.*, 2002 ; Osborne *et al.*, 2006).

D'autre part, l'effet fondateur génère des fréquences alléliques généralement différentes entre populations source et réintroduite (Stockwell *et al.*, 1996). Ces fréquences sont ensuite modifiées dans la population réintroduite par de multiples forces évolutives dont la dérive génétique. Celle-ci correspond à la fluctuation due au hasard des fréquences alléliques des allèles neutres dans une population au fil des générations (Staub, 2002 ; Masel, 2011). Certains allèles sont fixés et d'autres disparaissent. Les fréquences varient donc davantage dans la population réintroduite que dans la population source.

b. Augmentation de l'apparentement et de la consanguinité

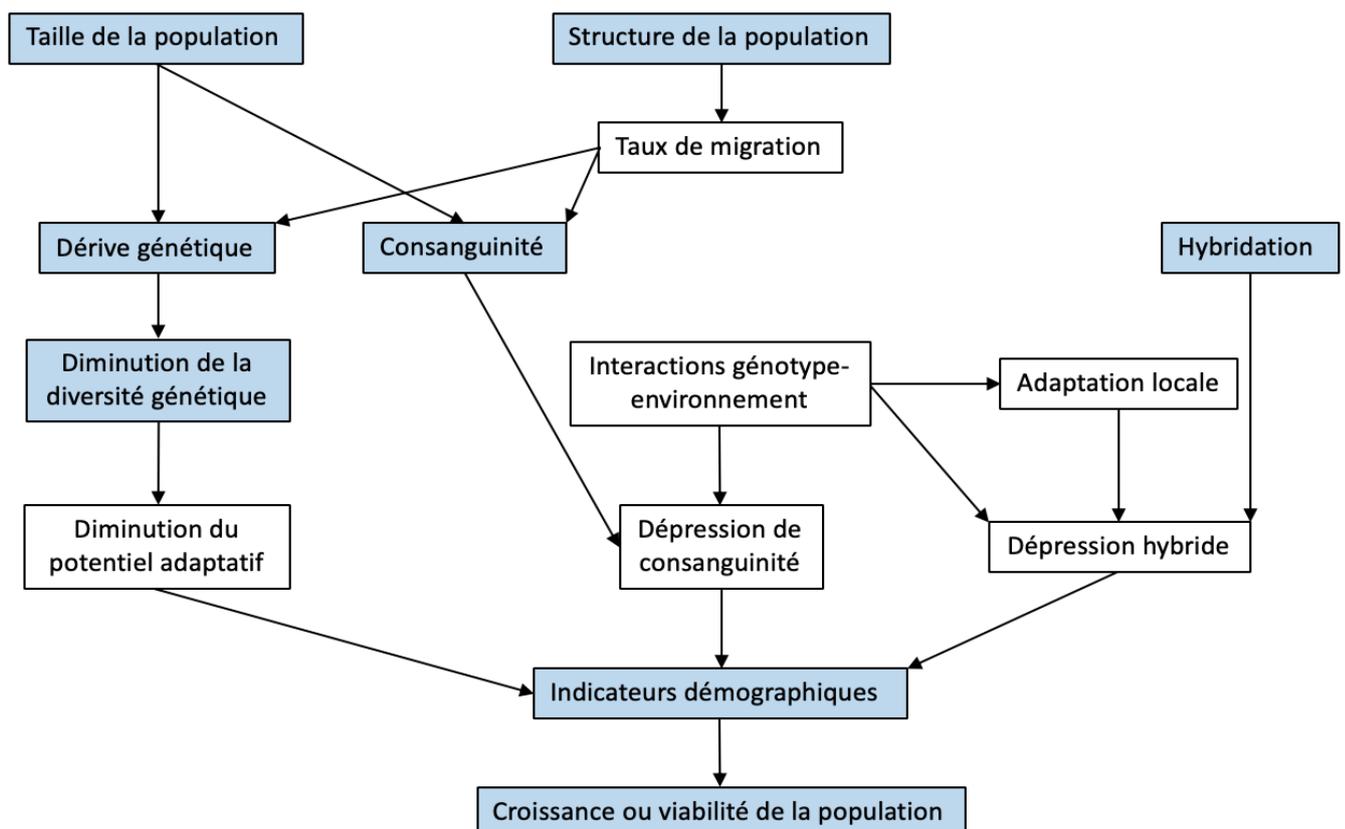
Le nombre d'individus réintroduits est souvent faible (Jamieson, 2011) donc le nombre de reproducteurs également. Ainsi, en l'absence d'immigration, plus la taille de la population réintroduite est faible plus la probabilité d'accouplement entre individus apparentés (qui partagent au moins un ancêtre commun) est grande. L'accouplement de deux individus apparentés aboutit chez leur(s) produit(s) à une proportion augmentée de locus autozygotes, c'est-à-dire dont les allèles sont identiques par ascendance (Bossé, 2017). Mais le produit peut aussi être homozygote

à certains loci par pur hasard (locus allozygotes). Un individu consanguin est ainsi défini comme le produit d'un accouplement entre individus apparentés (Bossé, 2017).

c. Paramètres de mesure de ces effets

La connaissance des pédigrés ou leur reconstruction par l'observation des individus (Keller *et al.*, 2002 ; Kruuk *et al.*, 2002) peut donner accès à certains paramètres démogénétiques. Néanmoins, cela s'avère plus complexe pour les populations sauvages (Pemberton, 2004). Le développement de marqueurs génétiques comme les locus codant les allozymes (formes alternatives d'une même enzyme), les microsatellites (répétitions de motifs comptant un à six nucléotides) ou les *Single Nucleotide Polymorphism* (polymorphisme d'un nucléotide à une position précise) a rendu possible l'analyse démogénétique de populations sauvages. Ces marqueurs doivent être neutres, c'est-à-dire non soumis à la sélection naturelle, pour estimer avec une fiabilité satisfaisante certains paramètres démogénétiques (Allendorf *et al.*, 2010). Parmi les facteurs qui influent sur la conservation d'une espèce, ceux qui peuvent être quantifiés à l'aide de marqueurs génétiques neutres apparaissent en bleu sur la Figure 1 (d'après Allendorf *et al.*, 2010).

Figure 1 : Schéma des facteurs et interactions en jeu dans la conservation des populations naturelles (d'après Allendorf *et al.*, 2010). Les facteurs en bleu peuvent être estimés à l'aide de marqueurs génétiques neutres. Les flèches noires représentent les interactions.



Le développement de la génomique de la conservation, basée sur des techniques récentes comme par exemple le séquençage du génome entier, apparaît prometteur pour la conservation des espèces (Allendorf *et al.*, 2010 ; Frankham, 2010 ; Harrisson *et al.*, 2014). Cependant, ces techniques restent encore assez peu utilisées et la plupart des publications que nous citons utilisent des marqueurs génétiques neutres classiques.

A l'échelle de la population, un effet fondateur fait diminuer l'effectif efficace (N_e). L'effectif efficace est la taille de la population idéale qui présenterait la même variation des fréquences alléliques consécutive à la dérive génétique que la population considérée (Wright, 1931). N_e est une approximation du nombre de reproducteurs dont les descendants atteignent la maturité sexuelle (Schwartz *et al.*, 2007). L'effectif efficace peut ainsi être utilisé comme un indicateur de la diversité génétique (Ingram *et al.*, 2011). Dans certains cas, l'observation des accouplements donne accès à l'effectif efficace réel. Lorsque ce n'est pas possible, deux méthodes principales permettent d'obtenir une estimation de N_e . La première est basée sur le déséquilibre de liaison (association non aléatoire d'allèles à différents loci) en faisant l'hypothèse que les accouplements sont aléatoires et donc que le déséquilibre de liaison mesuré est uniquement dû à la diversité génétique donc lié à N_e (Barbary, 2015). La seconde est basée sur des analyses de parenté avec l'hypothèse d'accouplements aléatoires : plus il y a de frères et sœurs, plus N_e est faible (Barbary, 2015).

Par ailleurs, toujours à l'échelle populationnelle, la richesse allélique (A_r) est également un indicateur de la diversité génétique. Elle est définie par le nombre d'allèles distincts détectés dans un échantillon d'une taille donnée : plus elle est grande plus la diversité génétique est élevée dans la population (Szpiech *et al.*, 2008). Elle dépend de la taille de l'échantillon : plus l'échantillon est important, plus la probabilité de détecter des allèles différents est grande. Son calcul est donc effectué par la méthode dite de raréfaction qui standardise les effectifs à la taille du plus petit effectif et permet ainsi de pouvoir comparer les A_r de différents échantillons provenant de populations distinctes.

A l'échelle individuelle, la diversité génétique est reflétée par l'hétérozygotie individuelle (H_e), qui est la proportion de loci hétérozygotes pour un panel de marqueurs génétiques (Coulon, 2010). Cet indicateur a été très utilisé pour l'étude de la corrélation hétérozygotie-valeur sélective (*cf.* 1.1.C.a). Il avait également été proposé comme proxy du coefficient de consanguinité F (voir ci-dessous) mais il s'est avéré que la corrélation entre H_e et F est en réalité faible et dépend de la variance de F (Slate *et al.*, 2004 ; Coulon, 2010 ; Grueber *et al.*, 2011).

Le coefficient d'apparentement (R) entre deux individus est la probabilité qu'un allèle pris au hasard chez l'individu 1 soit identique par ascendance à un allèle pris au hasard au même locus chez l'individu 2 (Bossé, 2017). Le coefficient de consanguinité d'un individu (F) est la probabilité qu'à un locus quelconque deux allèles soient identiques par ascendance (Wright, 1931). Dans une population avec des accouplements aléatoires, le coefficient de consanguinité dépend du nombre de générations et de $1/(2N_e)$ (Frankham, 2005). R et F peuvent être calculés soit à partir de pédigrés soit de marqueurs moléculaires (Keller et Waller, 2002 ; Hedrick et Garcia-Dorado, 2016). Si le nombre de microsatellites généralement utilisé (10-20) donne des estimations de F moins fiables que celles provenant du pédigré, les estimations à partir d'un grand nombre de SNP (10^4) seraient plus fiables que celles provenant du pédigré (Wang, 2016).

C. Conséquences de ces effets

a. Sur la valeur sélective des individus

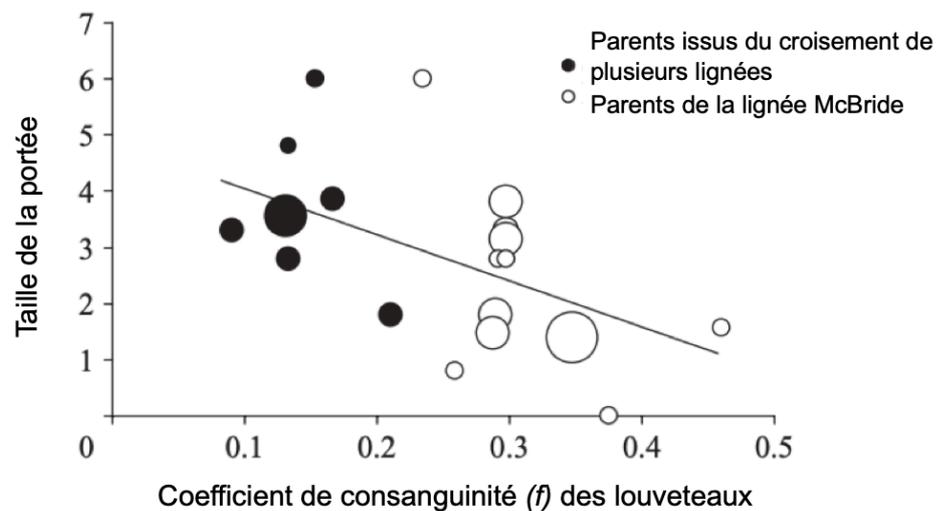
La valeur sélective (ou *fitness*) individuelle mesure la contribution d'un individu dans la production des descendants au sein d'une population (Reid *et al.*, 2019). Des différences de valeurs sélectives entre individus peuvent provenir de différences relatives à la survie jusqu'à la maturité sexuelle, au succès reproducteur, à la longévité ou à la fécondité (Orr, 2009 ; Reiss, 2013). Nous passerons en revue dans cette partie les conséquences des effets démogénétiques précédemment cités sur la valeur sélective des individus.

L'indicateur le plus utilisé pour tester la corrélation diversité génétique-valeur sélective est l'hétérozygotie. Selon l'hypothèse de « l'effet général » ou « déséquilibre d'identité », l'hétérozygotie des marqueurs reflèterait l'hétérozygotie d'autres loci dans le génome (Weir et Cockerham, 1973). Le lien potentiel entre l'hétérozygotie des marqueurs et la valeur sélective est donc lié à la consanguinité, qui fait augmenter l'homozygotie. De nombreuses études mettent en évidence une corrélation positive entre l'hétérozygotie des marqueurs et des indicateurs de valeur sélective, par exemple, avec le succès reproducteur (Slate *et al.*, 2000 ; Seddon *et al.*, 2004 ; Ortego *et al.*, 2009), la survie (Markert *et al.*, 2004 ; Jensen *et al.*, 2007) ou la résistance aux parasites (MacDougall-Shackleton *et al.*, 2005 ; Acevedo-Whitehouse *et al.*, 2006). La corrélation serait plus forte dans un environnement défavorable (Vincenzi *et al.*, 2018). Cependant, d'autres publications ne trouvent qu'une corrélation faible (Coltman et Slate, 2003 ; Chapman *et al.*, 2009 ; Grueber *et al.*, 2011) voire absente (Savolainen et Hedrick, 1995 ; Hoffman *et al.*, 2006 ; Taylor *et al.*, 2010 ; Zeng *et al.*, 2013 ; Yates *et al.*, 2019) ou négative (Soulsbury et Lebigre, 2018 ; Botero-Delgado *et al.*, 2020). Il semblerait qu'il y ait un biais dans les publications en faveur des corrélations positives (Coltman et Slate, 2003 ; Chapman *et al.*, 2009). Les faibles corrélations pourraient être liées au fait qu'un petit nombre de marqueurs ne reflète l'hétérozygotie de tout le génome que lorsqu'il existe un fort déséquilibre de liaison (association préférentielle) entre les marqueurs et d'autres gènes associés à la valeur sélective : c'est l'hypothèse de « l'effet local » (Hansson *et al.*, 2004 ; Slate *et al.*, 2004). Il apparaît donc difficile de prévoir les effets d'une diminution d'hétérozygotie causée par la réintroduction sur la valeur sélective des individus réintroduits (Neff *et al.*, 2011).

D'autre part, la diminution de la valeur sélective causée par l'accouplement entre individus apparentés est appelée « dépression de consanguinité » (Edmands, 2007). Concernant son origine génétique, l'hypothèse de superdominance énonce qu'elle serait due à la supériorité des hétérozygotes sur les homozygotes. Selon une autre hypothèse, dite de dominance partielle, l'homozygotie permettrait l'expression d'allèles récessifs délétères expliquant la diminution de la valeur sélective. Étant donné qu'il est difficile d'évaluer séparément les deux mécanismes pour conclure, il n'y a pas de consensus, même si actuellement l'hypothèse de dominance partielle est privilégiée (Roff, 2002 ; Charlesworth et Willis, 2009). La dépression de consanguinité a été mise en évidence historiquement au XIX^e siècle avec des expériences de croisements sur des espèces domestiques (Hasselgren et Norén, 2019). Les effets de la consanguinité dépendent de l'histoire de vie (*cf.* 1.2.A.b) et varient donc d'une espèce à l'autre (Frankham *et al.*, 2002). Son existence dans les populations sauvages a un temps été débattue, ses contradicteurs argumentant que les allèles récessifs auraient dû être purgés et qu'il existe des mécanismes d'évitement de la consanguinité (Edmands, 2007). Des études ont montré depuis que la dépression de consanguinité existe dans les populations sauvages de plusieurs taxons (Keller, 1998 ; Crnokrak

et Roff, 1999 ; Kruuk *et al.*, 2002 ; Keller *et al.*, 2002 ; Keller et Waller, 2002). Une revue portant sur des populations sauvages appartenant à 31 taxons montre qu'elle affecte le poids à la naissance, la survie, le succès reproducteur, la résistance à la prédation, aux agents pathogènes et au stress environnemental (Keller et Waller, 2002). Par exemple, chez le loup du Mexique (*Canis lupus baileyi*), dont la population actuelle est issue de différentes lignées élevées en captivité, la taille des portées est négativement corrélée au coefficient de consanguinité des louveteaux (Fredrickson *et al.*, 2007) (Figure 2).

Figure 2 : Nombre de louveteaux observé par couple de loups du Mexique sauvages en fonction du coefficient de consanguinité (f) des louveteaux (traduit d'après Fredrickson *et al.*, 2007). La taille des cercles représente la taille de l'échantillon (1 à 5), pour un total de 39 portées échantillonnées. Pour les couples ayant eu plusieurs portées, la taille moyenne a été retenue. Les coefficients de consanguinité (f) ont été estimés à partir des pédigrés.



Les dépressions de consanguinité peuvent néanmoins passer inaperçues dans les populations sauvages car l'effet de la consanguinité sur la fitness est faible en comparaison avec celui de l'environnement (diminution de fitness de 25 % pour un accouplement frère-sœur contre parfois plusieurs centaines de pourcents pour les variations environnementales) (Keller et Waller, 2002). Les dépressions de consanguinité sont généralement plus marquées pour des traits d'histoire de vie (par exemple la survie et la fécondité) que pour des traits morphologiques (DeRose et Roff, 1999 ; Wright *et al.*, 2008). Elles sont enfin d'autant plus prononcées que l'environnement est stressant. En effet, la fitness par rapport au groupe témoin (mesurée par le nombre de descendants produits) diminue davantage dans les populations consanguines de drosophiles (*Drosophila melanogaster*) que dans les non-consanguines lorsqu'elles sont soumises à un stress thermique ou à une contamination au plomb (Miller, 1994 ; Enders et Nunney, 2012).

b. Sur le risque d'extinction de la population réintroduite

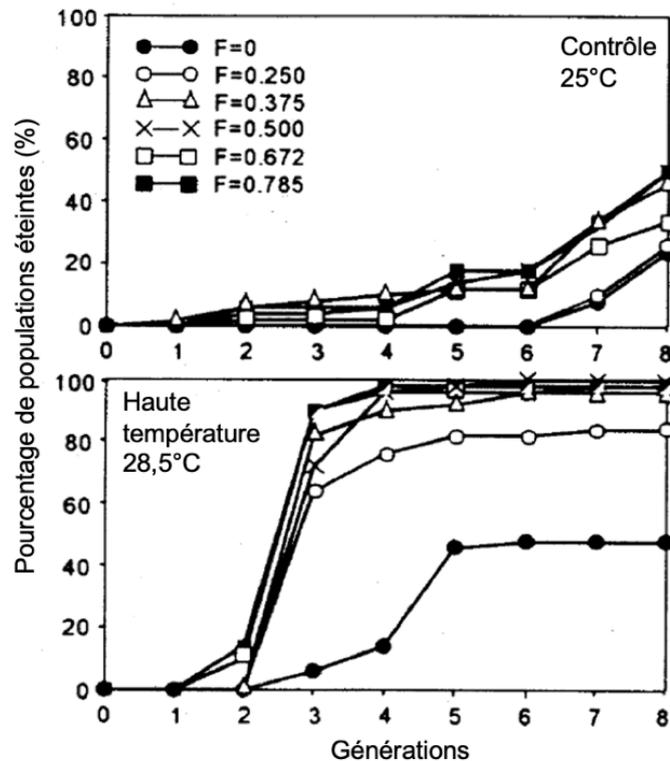
En premier lieu, le fait que les populations réintroduites soient généralement de petite taille les rend plus vulnérables aux stochasticités démographique et environnementale (Keller et Waller, 2002). La stochasticité démographique est la variation aléatoire de la reproduction et de la mortalité qui affecte indépendamment chaque individu. La stochasticité environnementale est la

variation des facteurs environnementaux (conditions météorologiques, ressources disponibles, agents pathogènes, compétiteurs, prédateurs) qui affecte simultanément toute la population (Lande *et al.*, 2003). Les conséquences de ces facteurs sont cependant difficiles à prévoir et dépendent de l'histoire de vie de l'espèce (Sæther *et al.*, 2005).

D'autre part, les populations à faible diversité génétique ont un potentiel adaptatif, ou évolvabilité, plus faible. C'est-à-dire que leur capacité à évoluer en réponse à la sélection naturelle est réduite (Willi *et al.*, 2006). La comparaison en laboratoire de plusieurs populations de crevettes mysis (*Americamysis bahia*) a ainsi mis en évidence que leur fitness était diminuée et leur taux d'extinction accru au sein des populations à faible diversité génétique (Markert *et al.*, 2010). Néanmoins, les études expérimentales mettant en relation la diversité génétique et la viabilité des populations demeurent rares.

Enfin, plusieurs études sur des populations expérimentales ont mis en évidence une corrélation positive entre le coefficient de consanguinité et le risque d'extinction (Figure 3) (Bijlsma *et al.*, 2000 ; Reed *et al.*, 2002 ; Wright *et al.*, 2008). L'effet de la consanguinité est d'autant plus fort que l'environnement est stressant (Figure 3) (Bijlsma *et al.*, 2000 ; Reed *et al.*, 2002 ; Frankham, 2005).

Figure 3 : Pourcentages d'extinction de populations de *Drosophila melanogaster* en fonction de leur niveau de consanguinité initial (F) sur 8 générations, en conditions neutres (25°C) ou à température élevée (28,5°C) (traduit d'après Bijlsma et al., 2000). Les lignées consanguines ont été obtenues par l'isolement des femelles à leur naissance puis la succession de croisements frère-sœur pour atteindre le F souhaité, calculé à partir du pédigré.



Certains auteurs ont suggéré que la dépression de consanguinité chez les populations sauvages aurait un impact négligeable comparé aux effets des stochasticités démographique et environnementale (Caro et Laurenson, 1994). Cependant, une étude sur le papillon Mélitée du Plantain (*Melitaea cinxia*) a mis en évidence que la consanguinité augmenterait la probabilité d'extinction de la population sauvage en prenant l'hétérozygotie individuelle comme proxy (Saccheri *et al.*, 1998). Mais la corrélation observée dans cette étude ne serait finalement due qu'à un seul locus d'allozyme impliqué dans le métabolisme donc il est difficile de conclure (Hanski et Saccheri, 2006). Une simulation informatique a par la suite montré qu'avec le niveau moyen de consanguinité observé dans les populations d'oiseaux et de mammifères, le temps d'extinction serait raccourci en moyenne de 37 %, quelle que soit la capacité de charge du milieu (nombre maximum d'individus pouvant l'occuper sans le dégrader irrémédiablement) (O'Grady *et al.*, 2006). La dépression de consanguinité apparaît donc comme un facteur important à considérer dans le cadre de la gestion des populations sauvages et ce d'autant plus pour la conservation des espèces menacées (Hedrick et Kalinowski, 2000).

c. Cas particulier de la multiplication en captivité

En plus d'être soumises aux risques inhérents à une petite population (perte de diversité génétique et dépression de consanguinité), les populations captives font l'objet d'un risque d'adaptation génétique (Ford, 2002 ; Frankham, 2008). Cela signifie qu'il y a une sélection des allèles qui confèrent la meilleure adaptation à la captivité. Or ces conditions de vie artificielles sont souvent différentes des conditions prévalant sur le site de réintroduction, donc une fois les individus réintroduits, leur valeur sélective risque d'être moins élevée dans le milieu naturel que celle des individus sauvages. L'adaptation génétique dépend de l'effectif efficace, de la diversité génétique, de l'intensité de la sélection et du nombre de générations obtenues en captivité (Frankham, 2008). En effet, une étude sur des truites (*Oncorhynchus mykiss*) révèle que leur succès reproducteur une fois relâchées diminue d'environ 40 % par génération d'élevage effectuée en captivité (Araki *et al.*, 2007). Une diminution de la valeur sélective est parfois constatée comparativement aux populations sauvages dès la première génération née en captivité (Christie *et al.*, 2012). D'autre part, les individus nés en captivité ne sont pas préparés à affronter certaines situations. Entre autres, ils risquent de ne pas réagir efficacement s'ils rencontrent un prédateur dans le milieu naturel auquel ils n'ont jamais été confrontés auparavant (Brown et Laland, 2001 ; Elsbeth McPhee, 2004). De plus, l'acclimatation à la captivité leur fait développer de nouveaux comportements qui pourraient ensuite affecter leur valeur sélective dans le milieu naturel. Par exemple, des truites en captivité avaient appris à suivre l'ombre du camion distribuant la nourriture (Vrijenhoek, 1998).

Par ailleurs, le risque de sélection artificielle par l'Homme, consciente ou non, vient s'ajouter à ceux d'une adaptation génétique et de modification comportementale. La sélection artificielle peut porter d'une part sur le choix des accouplements et d'autre part sur la sélection des individus à relâcher (George *et al.*, 2009).

Enfin, le dernier type de risque est sanitaire. Lors des réintroductions par translocation, il existe déjà un risque de translocation d'agents pathogènes avec les individus à réintroduire. Lors de multiplication en captivité, le risque sanitaire est accru du fait du milieu confiné et de densités souvent plus importantes qu'en milieu naturel d'où une probabilité de transmission des agents pathogènes plus importante (George *et al.*, 2009).

D. Un cas particulier : la réintroduction à partir de sources multiples

a. Intérêt

Le premier intérêt d'une procédure consistant à utiliser plusieurs sources est de limiter la dépression de consanguinité si les populations relictuelles présentent une faible diversité génétique et une forte consanguinité (Pimm *et al.*, 2006). Les hybrides obtenus seront en effet hétérozygotes pour davantage de loci et cela augmentera également la diversité génétique dans la population réintroduite. Dans certains cas, plusieurs populations sources sont exploitées alors qu'elles présentent déjà une grande diversité génétique afin d'accroître plus encore le potentiel adaptatif de la population réintroduite (Lutz *et al.*, 2020). L'utilisation de plusieurs sources permet également de différer le choix de la population source en minimisant le risque d'erreur (Houde *et al.*, 2015). Le suivi post-réintroduction permettra ensuite d'identifier la source la plus adéquate. Enfin, dans certaines situations il n'y a tout simplement pas le choix s'il reste peu d'individus de l'espèce : ils sont prélevés dans plusieurs populations afin de limiter l'impact sur les populations restantes (Lutz *et al.*, 2020).

b. Hétérosis et dépression hybride

Lorsque plusieurs souches génétiques sont utilisées, il existe trois possibilités théoriques relatives à la valeur sélective que présenteront les individus hybrides. Selon la loi de l'hérédité intermédiaire en génétique quantitative, la valeur sélective moyenne de la population d'hybrides serait la moyenne de celles des souches parentales (Grimard, 2021). Cependant, cette loi est construite dans le modèle polygénique (*cf.* partie 1.2.B.b) qui ne prend pas en compte les interactions inter-gènes et génotype-milieu. La seconde possibilité est « l'hétérosis » ou « vigueur hybride » (Darwin, 1876) pour laquelle les hybrides possèdent une valeur sélective supérieure à la moyenne des souches parentales. Le mécanisme sous-jacent est soit la superdominance (supériorité des hétérozygotes sur les homozygotes) soit le masquage des effets délétères d'allèles récessifs (Edmands, 2007). Des interactions épistatiques (favorisation ou inhibition de l'expression d'autres gènes) pourraient également être impliquées (Lynch, 1991). L'hétérosis est d'autant plus fort que l'héritabilité (*cf.* partie 1.2.B.b) est faible et que les conditions de vie sont difficiles (Grimard, 2021). Le croisement de souches génétiques différentes peut enfin conduire à une diminution de la valeur sélective des hybrides, nommée « dépression hybride » (*outbreeding depression*) (Huff *et al.*, 2011). Le premier mécanisme, soit une mauvaise adaptation des hybrides à l'environnement local, est observable dès la F1 (première génération d'hybrides) et le second correspondant à la perturbation des interactions épistatiques entre gènes ayant évolué ensemble, est visible à partir de la F2 (F1x F1). Une dépression hybride a par exemple été mise en évidence chez un poisson d'eau douce, le chabot visqueux (*Cottus cognatus*) réintroduit à partir de deux sources, dont les hybrides F2 présentaient des indicateurs de croissance inférieurs à ceux des autres génotypes (Huff *et al.*, 2011).

Aucune publication n'indique de différence de fréquence entre vigueur hybride et dépression hybride donc aussi bien l'une que l'autre pourrait survenir en cas de réintroduction à partir de sources multiples (Edmands, 2007). Cependant, Frankham et collaborateurs critiquent cette conclusion (Frankham *et al.*, 2011). Selon eux, si effectivement le risque de dépression hybride existe, il reste faible si les populations sources vivent dans des conditions environnementales similaires et si elles sont isolées depuis moins de 500 ans. Le temps de s'assurer expérimentalement que la population est bien à risque de dépression de consanguinité

et de vérifier avec des croisements qu'il n'y a pas de dépression hybride, l'espèce menacée risque d'être éteinte. Ainsi, selon ces auteurs si le risque de dépression hybride est faible il ne faut pas avoir peur d'utiliser plusieurs populations sources pour sauvegarder l'espèce.

E. Recommandations

Les programmes de réintroduction sont généralement complexes, multidisciplinaires, longs et coûteux (Ralls et Ballou, 2013). La publication d'études de cas a permis d'en tirer des leçons et de formuler des recommandations pour tenter de maximiser le succès de tels programmes et de limiter les conséquences des effets démogénétiques que nous venons de présenter.

a. Conception du programme de réintroduction

Tout d'abord, il faut déterminer si une réintroduction serait la réponse la plus adaptée à la situation de l'espèce considérée (George *et al.*, 2009). Il convient d'évaluer la faisabilité (Dunham *et al.*, 2011) et les conséquences potentielles sur le plan écologique, social, législatif et politique pour élaborer une évaluation bénéfice-risque (IUCN/SSC, 2013). Une réintroduction ne doit être envisagée que s'il y a suffisamment de preuves que la balance pencherait en faveur des bénéfiques. Les différentes étapes d'un programme de réintroduction sont l'analyse de risque et de faisabilité, la conception, la mise en œuvre, le suivi avec ajustement si nécessaire, l'évaluation de l'opération et la diffusion des résultats (IUCN/SSC, 2013). Il est intéressant de publier les études de cas de réintroduction, même si elles se soldent par un échec pour en tirer des leçons pour de futures opérations de ce type (Fischer et Lindenmayer, 2000). Si une réintroduction est décidée, il faut avant tout définir le but à atteindre concernant la population réintroduite, puis des objectifs concrets qui détaillent comment l'atteindre et enfin des actions précises, mesurables et délimitées dans le temps à mettre en place pour répondre aux objectifs prédéfinis (Seddon *et al.*, 2007 ; Armstrong et Seddon, 2008 ; IUCN/SSC, 2013 ; Taylor *et al.*, 2017). Néanmoins, actuellement seule la moitié des études de cas de réintroduction publiées fait état d'un but, d'objectifs et d'hypothèses définis *a priori* (Taylor *et al.*, 2017). Enfin, le protocole de réintroduction doit respecter les standards et la législation concernant le bien-être animal. Des efforts doivent être faits en vue de limiter le plus possible le stress et la souffrance des individus à chaque étape du protocole (IUCN/SSC, 2013).

b. Choix du site de réintroduction

Pour commencer, il est essentiel de s'assurer que la cause de déclin initial de l'espèce a été éliminée sur le site considéré car c'est un prédicteur d'échec des réintroductions (IUCN/SSC, 2013 ; Ralls et Ballou, 2013 ; Cochran-Biederman *et al.*, 2015 ; Bubac *et al.*, 2019). Il en est de même de la qualité de l'habitat (Cochran-Biederman *et al.*, 2015). Une étude environnementale apparaît donc essentielle, laquelle doit s'appuyer à la fois sur des indicateurs biotiques (prédateurs, compétiteurs, ressource trophique) et abiotiques (conditions physico-chimiques, climat) pour s'assurer que le milieu convienne à chacun des stades de vie de l'espèce (IUCN/SSC, 2013). Cela peut prendre la forme de mesures de terrain mais aussi de simulations informatiques avec des modèles de distribution de l'espèce (Hirzel *et al.*, 2004 ; McShea *et al.*, 2005 ; Riaz *et al.*, 2020). Ces modèles associent des données géographiques de présence/absence de l'espèce avec des données environnementales. Ils permettent ainsi de rechercher des sites de réintroduction

appropriés (Miranda *et al.*, 2019) et de prévoir la dispersion des individus réintroduits (Smeraldo *et al.*, 2017).

c. Choix de la population source et des individus à prélever

Une revue d'études de cas de réintroductions montre qu'actuellement les critères motivant le choix d'une population source sont : (1) dernière population existante, (2) population de taille suffisante pour que le prélèvement d'individus n'altère pas sa viabilité et (3) population la plus proche du point de vue géographique (Soorae, 2008 ; Soorae, 2011). Ces critères méritent cependant d'être précisés et d'intégrer des considérations écologiques et évolutives afin de maximiser le succès des opérations de réintroduction (Houde *et al.*, 2015).

Les recommandations générales de la littérature scientifique stipulent que la population source doit être de taille suffisante et présenter des caractéristiques morphologiques, physiologiques, comportementales, sanitaires et fonctionnelles similaires à celles de la population éteinte afin de maximiser la valeur sélective des individus réintroduits (Armstrong et Seddon, 2008 ; George *et al.*, 2009 ; IUCN/SSC, 2013). Afin de préciser ces recommandations, une revue de la littérature s'est intéressée à la corrélation du choix de la population source avec des indicateurs de valeur sélective des individus réintroduits (Houde *et al.*, 2015). Deux stratégies sont présentées : le choix d'une source pré-adaptée (ancêtre commun ou habitat similaire à celui de la population éteinte) ou avec un fort potentiel adaptatif (grande diversité génétique ou sources multiples). La stratégie « pré-adaptation » est positivement corrélée à une meilleure valeur sélective mais sans différence significative entre les choix « ancêtre commun » ($r=0,21$ en moyenne) et « habitat similaire » ($r=0,26$ en moyenne). La stratégie « potentiel adaptatif », basée sur la mesure de paramètres génétiques à l'aide de marqueurs, est généralement corrélée positivement à la valeur sélective, mais pas toujours. La taille de la population, indicateur indirect de sa diversité génétique, est également positivement corrélée à la valeur sélective des individus réintroduits. Cette stratégie « potentiel adaptatif » demeure cependant peu étudiée *in situ* et difficile à différencier de l'effet de « pré-adaptation ». Les auteurs concluent que si les habitats des populations sources ne présentent pas de grandes différences avec le site de réintroduction, la population source doit être choisie sur la base de l'existence d'un ancêtre commun avec la population éteinte. Sinon, le choix sera fondé sur la comparaison des sources en retenant différents indicateurs environnementaux. Enfin si ce n'est pas possible, il faudra utiliser plusieurs sources avec un grand potentiel adaptatif et des habitats différents dans l'espoir que l'une d'elles présente une grande valeur sélective au site de réintroduction. Ces critères ont par exemple été appliqués à la comparaison de cinq sources potentielles pour la réintroduction d'un poisson d'eau douce, le sandre canadien (*Sander canadensis*) dans le lac Erie en Amérique du Nord : les auteurs ont évalué l'histoire de vie, l'habitat, la diversité génétique et la proximité génétique avec la population éteinte (Hartman *et al.*, 2019). L'écologie et l'histoire de vie des sources étant similaires, la source finalement sélectionnée est celle dont la population présentait la plus faible distance génétique avec la population historique du lac Erie. Ils se sont donc finalement basés sur la différenciation génétique avec la population éteinte pour faire leur choix.

Quant au nombre d'individus fondateurs à prélever, c'est un compromis entre un effectif suffisant pour obtenir le niveau de diversité génétique souhaité et pour la reproduction en captivité selon le plan prévu mais en limitant l'impact négatif sur la population source (George *et al.*, 2009 ; IUCN/SSC, 2013). Il peut être calculé en se basant sur le seuil de diversité génétique que l'on souhaite conserver. Par exemple si l'objectif est une conservation de 90 % de l'hétérozygotie de la

population source pendant 100 ans, le prélèvement de 20 à 30 fondateurs non apparentés suffit généralement (Ralls et Ballou, 2013). Une autre publication sur une espèce d'oiseau, le mohoua à tête jaune (*Mohoua ochrocephala*) conclut que pour retenir 95 % des allèles pendant 20 ans, 60 individus seraient nécessaires (Tracy *et al.*, 2011). Par sécurité, il est plus sûr de prélever un peu plus d'individus que le nombre de fondateurs calculé ainsi car il peut y avoir de la mortalité, des individus stériles ou finalement apparentés.

d. Protocole de multiplication en captivité

Si la population source compte de très nombreux individus, la meilleure stratégie est la translocation car elle permet d'éviter les effets négatifs potentiels associés à la multiplication en captivité (*cf.* partie 1.1.C.c) (George *et al.*, 2009). Cependant, lorsque ce n'est pas possible, le suivi des recommandations que nous listons ici permet de limiter ces effets délétères.

Une fois le nombre de fondateurs choisi, il faut déterminer l'effectif à atteindre pour la population captive, qui dépend des caractéristiques de l'espèce, afin de remplir les objectifs fixés (Ralls et Ballou, 2013). Il est cependant conseillé de minimiser le nombre de générations en captivité afin de limiter l'adaptation génétique à la captivité (Frankham, 2008 ; Williams et Hoffman, 2009).

Concernant le plan de croisement, pour les espèces vivant en groupe (oiseaux ou antilopes par exemple), il faut constituer plusieurs groupes et transférer périodiquement des individus d'un groupe à l'autre (Ralls et Ballou, 2013). Pour les autres, il est conseillé de calculer les coefficients d'apparentement entre les individus deux à deux et de choisir les paires présentant les valeurs les plus faibles pour les accouplements (Montgomery *et al.*, 1997 ; Doyle *et al.*, 2001 ; Hansen et Jensen, 2005 ; Ralls et Ballou, 2013). Cependant, la planification artificielle des accouplements fait se reproduire des individus qui, si le choix des partenaires était libre, auraient été laissés de côté lors de la sélection sexuelle. La volonté initiale de maximiser la diversité génétique pourrait donc au contraire mener à l'accumulation d'allèles mal adaptés et d'individus à faible valeur sélective dans la population (Quader, 2005). Cela a été notamment mis en évidence chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) (Consuegra et Garcia de Leaniz, 2008). En dépit de valeurs de diversités génétiques similaires, les saumons issus de reproduction planifiée en captivité présentaient des taux d'infestation parasitaire plus importants et hébergeaient davantage de parasites *Anisakis* spp. que les individus nés en milieu naturel où le choix des partenaires est libre. Il faudrait donc conserver une part de sélection naturelle et sexuelle en captivité (Neff *et al.*, 2011 ; Hedrick et Garcia-Dorado, 2016). Laisser le choix de leurs partenaires aux individus permet également de limiter les effets de la sélection artificielle (George *et al.*, 2009). Enfin, il est conseillé lorsque c'est possible de renouveler périodiquement les reproducteurs utilisés afin de limiter la perte de diversité génétique par rapport à la population source (Iguchi et Mogi, 2007).

Concernant le milieu d'élevage en captivité, il faut idéalement recréer des conditions les plus proches possibles de celles que l'individu trouvera au site de réintroduction afin de limiter l'adaptation à la captivité et maximiser la survie post-réintroduction (Fraser, 2008 ; Neff *et al.*, 2011). De plus, lorsque c'est possible à mettre en pratique, il peut également être intéressant d'entraîner les individus à la recherche de nourriture (Biggins *et al.*, 1999), à l'évitement de l'Homme ou à la fuite d'un prédateur (Brown et Laland, 2001).

e. Protocole de réintroduction

Le choix de l'âge auquel réintroduire dépend de l'histoire de vie de l'espèce considérée (George *et al.*, 2009). Réintroduire des individus jeunes coûte moins cher, libère de l'espace et limite le développement de comportements adaptés à la captivité mais leur survie est souvent plus faible. Une espèce à forte croissance et à durée de vie courte pourra généralement être relâchée à un âge plus précoce qu'une espèce à croissance lente et maturité tardive (George *et al.*, 2009).

Les choix de la date et de l'heure de la réintroduction sont essentiels et doivent être basés sur la biologie de l'espèce. Il faut par exemple savoir quelle est la saison de reproduction, comment varie l'abondance et l'activité des proies et prédateurs, si l'espèce est diurne ou nocturne (George *et al.*, 2009).

Le site exact de réintroduction doit être choisi en fonction des conditions physico-chimiques, des espèces et des ressources présentes afin de minimiser le stress et le taux de mortalité des individus réintroduits. Le nombre de spécimens lâchés sur un même site dépend de la dispersion de l'espèce et de la capacité de charge du site (George *et al.*, 2009). D'autre part, il est nécessaire d'examiner les individus et de rechercher des agents pathogènes afin d'éviter d'en transférer sur le site de réintroduction (Ralls et Ballou, 2013). Par exemple, chez un amphibien, l'Alyte de Majorque (*Alytes muletensis*), une enquête épidémiologique a montré que les populations de Majorque infestées par *Batrachochytrium dendrobatidis* ont été contaminées par la réintroduction d'individus porteurs depuis un centre de multiplication (Walker *et al.*, 2008). Cette étude de cas alerte sur la transmission d'agents pathogènes médiée par l'Homme, en particulier ici dans un contexte de réintroduction. Une quarantaine pré-réintroduction est ainsi fortement recommandée dès lors qu'elle ne provoque pas un niveau de stress inacceptable (IUCN/SSC, 2013). Enfin, le choix de relâcher les individus un par un ou en groupe, de les nourrir ou non sur place, dépend de l'espèce (Ralls et Ballou, 2013).

f. Suivi de la population réintroduite

Le suivi post-réintroduction est une étape essentielle du programme de réintroduction (IUCN/SSC, 2013). L'échec d'un certain nombre de réintroductions pourrait être dû à un suivi insuffisant (Ewen et Armstrong, 2007). De plus, certains suivis réalisés demeurent peu accessibles car publiés seulement dans la littérature « grise » c'est-à-dire en dehors des circuits commerciaux de l'édition scientifique (Sarrazin et Barbault, 1996). En outre, le caractère parfois invasif du suivi a également été critiqué, par exemple les effets secondaires potentiels de la pêche électrique sur les poissons (Snyder, 2003). Idéalement, le suivi devrait s'étendre sur un temps long, soit au minimum durant quatre ans post-réintroduction (Bubac *et al.*, 2019) ou comprendre des évaluations répétées à un an puis à cinq ans voire plus en fonction de l'espèce (Sutherland *et al.*, 2010). Il peut comporter différents volets en fonction des objectifs fixés, par exemple des études démographique, génétique, morphologique, éthologique ou sanitaire (George *et al.*, 2009).

Le suivi démographique peut être réalisé par comptages périodiques sur une surface et en un temps donnés. Cependant, certaines espèces sont difficilement observables en milieu naturel donc il est également possible de modéliser les variations spatio-temporelles de leurs effectifs, en prenant en entrée des observations (directes ou par des pièges photographiques) et/ou des indices de présence (par exemple fèces, poils, restes de repas, *etc.*). Les individus sont identifiés soit visuellement, soit parce qu'ils ont été marqués, soit en génotypant des marqueurs génétiques à partir de l'ADN issu d'échantillons biologiques (Barba *et al.*, 2010). Le suivi de lynx ibériques

(*Lynx pardinus*) réintroduits au Portugal a ainsi été réalisé à l'aide de modèles de capture-recapture spatialement explicites qui ont permis d'estimer leur densité et d'étudier leur utilisation de l'espace (Sarmiento et Carrapato, 2019). Ce type de données permet également de calculer des taux de survie individuels et d'estimer le taux de croissance de la population (Seignobosc *et al.*, 2011). Plus directement, l'utilisation de l'espace peut être étudiée en marquant les individus réintroduits avec des balises GPS (*Global Positioning System*) (Margalida *et al.*, 2013). Par ailleurs, si seules des données de présence/absence dans une zone donnée sont recherchées, l'utilisation de l'ADN environnemental est une méthode en plein essor qui a, par exemple, déjà été employée avec succès pour le suivi post-réintroduction de poissons d'eau douce (Riaz *et al.*, 2020 ; Hempel *et al.*, 2020). L'ADN environnemental est isolé à partir d'échantillons de l'environnement, puis amplifié par PCR (*Polymerase Chain Reaction*) afin de rechercher la présence dans l'échantillon d'ADN appartenant à un taxon donné (Pawlowski *et al.*, 2020).

Quant au suivi génétique, il apparaît comme un outil prometteur en biologie de la conservation (Schwartz *et al.*, 2007). Il est essentiel car, selon certains auteurs, des effets génétiques négatifs réduiraient la viabilité de la population avant même qu'elle soit affectée par un déclin démographique (Spielman *et al.*, 2004 ; Pérez-Tris *et al.*, 2019). Le génotypage de marqueurs donne accès à de nombreux paramètres, à la fois à l'échelle de l'individu et de la population. Par exemple, le suivi à l'aide de 10 microsatellites d'une population d'ours bruns (*Ursus arctos*) réintroduits dans les Alpes a montré que la richesse allélique et l'hétérozygotie diminuaient, que l'apparentement augmentait et que l'effectif efficace restait faible entre 2002 et 2008 (Barba *et al.*, 2010). Les auteurs concluent que le suivi génétique permet de mieux connaître la population réintroduite et ainsi de formuler des mesures de conservation plus efficaces. De plus, il permet également de comparer la population réintroduite à la population sauvage. Le suivi à l'aide de 18 microsatellites de la population d'esturgeons européens (*Acipenser sturio*) réintroduits dans l'estuaire de la Gironde a ainsi révélé que plus de 90 % de la diversité allélique de la population sauvage a été conservée dans la population réintroduite, ce qui valide le programme de multiplication mis en place (Roques *et al.*, 2018).

Enfin, il peut être intéressant de prévoir le suivi de traits d'histoire de vie dans le suivi post-réintroduction (*cf.* partie 1.2.A.a). Ainsi, l'utilisation de pièges photographiques a permis d'évaluer les notes d'état corporel de bantengs (*Bos javanicus* d'Alton, 1823), des bovidés sauvages réintroduits en Thaïlande, et ont révélé que leurs notes augmentent au cours des trois ans de suivi, ce qui est encourageant pour l'avenir de la population réintroduite (Kongsurakan *et al.*, 2020).

2. Deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel

Il est intéressant d'inclure différents volets dans le suivi post-réintroduction (George *et al.*, 2009), notamment le suivi de traits à l'échelle individuelle qui apportent des éléments supplémentaires pour évaluer les opérations de réintroduction. Nous détaillerons ici la croissance et l'état corporel car ce sont les traits qui ont été inclus dans le suivi de la réintroduction de l'apron du Rhône (*Zingel asper* (Linnæus, 1758)) dans la rivière Drôme (*cf.* partie expérimentale).

A. Définitions

a. Traits

Un trait est une caractéristique d'un organisme associée à sa valeur sélective ou à sa performance (Mims *et al.*, 2010). En biologie de la conservation, l'étude des traits est d'autant plus importante que les espèces menacées sont souvent mal connues (Caughley, 1994). Or connaître certains traits donne accès par exemple au potentiel de dispersion de l'espèce (Stevens *et al.*, 2013), à sa sensibilité à la fragmentation (Henle *et al.*, 2004) ou encore à la surface minimale nécessaire pour la création d'une aire protégée (Pe'er *et al.*, 2014).

b. Traits d'histoire de vie

L'histoire de vie représente quant à elle la manière dont un organisme se reproduit au cours de son existence (Brommer, 2000). Elle est notamment caractérisée par la survie jusqu'à la maturité sexuelle, le succès reproducteur et la longévité (un individu qui vit plus longtemps aura davantage d'occasions de se reproduire). Historiquement, les histoires de vie des taxons étaient placées sur un continuum entre d'un côté la stratégie « r » (forte mortalité des juvéniles, croissance rapide, maturité précoce, descendance nombreuse, durée de vie courte) et de l'autre la stratégie opposée dite « K », illustrant deux régimes de sélection en lien avec des conditions environnementales différentes (Pianka, 1970). Cependant, des études ont depuis remis en cause la validité de ce concept qui s'est vu remplacé par un continuum entre une histoire de vie « rapide » et une histoire de vie « lente » (Jeschke et Kokko, 2009). Une histoire de vie « rapide » est ainsi caractérisée par une reproduction précoce, un temps de génération court, des adultes de petite taille, des portées de petite taille et une grande fécondité (Reynolds, 2003). Les traits d'histoire de vie, c'est-à-dire les traits permettant de caractériser l'histoire de vie des espèces, ont un intérêt en biologie de la réintroduction. Une étude sur plus de 1200 translocations d'oiseaux a en effet montré que la place d'une espèce sur le spectre histoire de vie rapide/lente est un prédicteur du succès de la translocation (Ducatez et Shine, 2019). Les individus des espèces à histoire de vie rapide ont ainsi moins de chances de survie mais plus de chances de se reproduire que celles à histoire de vie lente.

La croissance est un trait d'histoire de vie car elle détermine le moment de la reproduction dans le cycle de vie. L'état corporel n'est pas un trait d'histoire de vie *sensu stricto* mais il peut influencer la longévité (Price et Schluter, 1991) et la fécondité (*cf.* partie 1.2.C.d). Il a de plus déjà été qualifié de « trait d'histoire de vie » dans la littérature scientifique (Roulin *et al.*, 2004 ; Sepp *et al.*, 2018). Nous avons donc choisi de le considérer comme un trait d'histoire de vie pour ce travail.

B. Croissance

a. Définition et méthodes de mesure

Nous nous focalisons ici sur la croissance au sens morphologique en nous plaçant à l'échelle individuelle. Un taux de croissance mesure la variation d'un paramètre morphologique sur un intervalle de temps donné. En fonction des publications scientifiques, les taux de croissance sont calculés soit à partir de la longueur soit de la masse, parfois les deux. Les exemples cités dans ce travail comprennent à la fois des taux de croissance en longueur et en masse.

b. Influence de la génétique sur la croissance

Nous nous intéressons tout d'abord au lien entre génotype et phénotype. Pour cela, nous utilisons la notion d'héritabilité du domaine de la génétique quantitative. Dans le modèle polygénique, la valeur phénotypique d'un individu est égale à l'addition d'effets génétiques et d'effets du milieu (Grimard, 2021). Les effets génétiques sont dus à des gènes dont l'effet est important et mesurable (*Quantitative Trait Loci*) mais également à des gènes à effet faible non mesurable (polygènes). La somme de ces effets génétiques constitue la valeur génétique additive d'un individu. L'héritabilité au sens large (h^2) d'un trait est la proportion de sa variance phénotypique qui est d'origine génétique additive (Lush, 1937). Autrement dit, dans une population donnée, c'est la part de la variance du trait étudié attribuable aux différences génétiques entre les individus (Visscher *et al.*, 2008). Sa valeur peut être calculée par différentes méthodes à partir de mesures phénotypiques et du pédigré ou bien si ce dernier est inconnu à partir de l'analyse de marqueurs génétiques. La valeur de h^2 varie entre 0 et 1 avec des seuils à 0,2 et 0,4 permettant de définir une héritabilité faible, moyenne ou forte (Grimard, 2021). La mesure de h^2 dépend de la population et de l'environnement donc en théorie ne devrait pas être utilisée pour prédire l'héritabilité du même trait dans une autre population. Sauf qu'en pratique, les héritabilités d'un trait sont souvent similaires entre populations d'une même espèce, voire entre espèces différentes (Visscher *et al.*, 2008). L'héritabilité peut varier en fonction du sexe ou de l'âge et elle est plus grande dans un environnement homogène favorable. De plus, elle est en moyenne plus élevée pour les traits morphologiques (taille, poids) que pour les traits d'histoire de vie (Mousseau et Roff, 1987 ; Visscher *et al.*, 2008). Le calcul de l'héritabilité a un intérêt en agronomie et en zootechnie, où les traits avec une forte héritabilité peuvent faire l'objet d'une sélection artificielle en sélectionnant les accouplements pour améliorer leur valeur. Par exemple, chez les bovins laitiers (*Bos taurus*), les taux protéiques et butyreux ont une héritabilité forte ($h^2=0,45-0,50$) donc il est intéressant de sélectionner les reproducteurs pour maximiser ces taux de matière utile (Jussiau *et al.*, 2013).

L'héritabilité de la croissance a été calculée dans de nombreuses études, notamment sur des espèces domestiques. Elle est généralement modérée. En effet, chez la chèvre (*Capra hircus*) l'héritabilité du gain de poids moyen quotidien avant le sevrage est de $0,21 \pm 0,32$ (Kuthu *et al.*, 2017). Pour plusieurs espèces de poissons d'intérêt en aquaculture (*Cyprinus carpio* L., *Lates calcarifer*, *Paralichthys olivaceus*), les héritabilités des taux de croissance en longueur et en masse sont modérées (Vandeputte *et al.*, 2008 ; Ye *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2018).

Intéressons-nous à présent à un éventuel effet de la diversité génétique sur la croissance. Une faible corrélation positive significative a été mise en évidence entre l'hétérozygotie multi-locus calculée à l'aide d'allozymes et la croissance en longueur ($r=0,177$; $p=0,005$) ainsi que la croissance en masse ($r=0,164$; $p=0,009$) chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.). (Pujolar

et al., 2005). La corrélation était positive mais non significative lorsque des marqueurs microsatellites étaient utilisés (Pujolar *et al.*, 2005). Une méta-analyse de 21 coefficients de corrélation hétérozygotie-croissance chez des animaux a révélé que la corrélation demeure faible avec une moyenne de 0,158 (IC 95% : 0,133-0,182 ; $p < 0,01$) (Britten, 1996).

Enfin, le niveau de consanguinité peut avoir un effet sur la croissance. Chez le crabe gazami (*Portunus trituberculatus*), le poids à 120 jours diminue de 7,6 % par rapport au groupe témoin non consanguin lorsque $F=0,25$ et de 21,75 % pour $F=0,59$ (Gao *et al.*, 2015). Chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), la masse diminue de 5,3 % environ pour une augmentation de F de 10 %, F variant entre 0,25 et 0,50 (Gjerde *et al.*, 1983).

c. Autres facteurs influençant la croissance

La croissance est l'une des composantes du budget énergétique d'un individu avec le métabolisme d'entretien, le stockage d'énergie et la reproduction. L'allocation de l'énergie métabolique, quantité finie, entre ces différentes composantes est un processus compétitif : si l'une est favorisée alors les autres recevront moins d'énergie (Kozłowski, 1992). Il existe ainsi des compromis entre, par exemple, la croissance et l'immunocompétence (Soler *et al.*, 2003 ; Most *et al.*, 2011), la croissance et la reproduction (Kozłowski, 1992), ou la croissance et le métabolisme d'entretien (Steyermark, 2002).

D'autre part, la croissance individuelle dépend de l'alimentation de l'individu, qui lui fournit nutriments et énergie. Elle diminue donc lorsque la disponibilité des ressources trophiques est limitée par compétition intra-spécifique (Amundsen *et al.*, 2007 ; Matthias *et al.*, 2018) et/ou inter-spécifique (Amundsen et Gabler, 2008). La croissance dépend également de la qualité des ressources trophiques (Mensing et Tubbs, 2006 ; Rueda-Zozaya *et al.*, 2021). Par ailleurs, avant que l'individu n'ingère l'aliment il faut qu'il le collecte : c'est le comportement de *foraging* (gagnage). Or il existe un compromis entre l'intensité du *foraging* et le risque de prédation qui peut limiter la consommation alimentaire et donc la croissance (Gotthard, 2000 ; Dmitriew, 2011).

Enfin, la croissance individuelle est également influencée par les conditions environnementales. C'est particulièrement le cas pour les espèces ectothermes. Chez les poissons, le taux de croissance en fonction de la température de l'eau forme une courbe en forme de dôme : la croissance est ainsi maximale à une température optimale et diminue lorsque la température s'éloigne de cet optimum (Parker, 1974 ; Árnason *et al.*, 2009 ; Matthias *et al.*, 2018). Cela explique pourquoi, le taux de croissance diffère entre les populations d'une même espèce en fonction de la latitude : il est moindre aux hautes latitudes où l'eau est plus froide (Blanck et Lamouroux, 2007). En outre, d'autres facteurs environnementaux que la température peuvent influencer la croissance. Il en est ainsi de la photopériode (Wieser et Medgyesy, 1991), de la salinité (Magdeldin *et al.*, 2007), de la turbidité (Miner et Stein, 1993), du débit (Davidson *et al.*, 2010) et de la qualité de l'eau (Britton *et al.*, 2013) chez les poissons.

d. Lien avec la valeur sélective

Une taille donnée (et indirectement la croissance qui permet de l'atteindre), a des conséquences sur la survie et la reproduction de l'individu donc par définition sur sa valeur sélective. En effet, chez la perchaude (*Perca flavescens*), les individus de plus petite taille ont un taux de mortalité plus élevé lorsqu'ils sont soumis à des conditions de stress, en laboratoire comme en milieu naturel (Post et Evans, 1989). Les mâles de grande taille ont souvent un plus grand succès

reproducteur (Roff, 1992). Les plus grandes femelles ont plus de chances d'avoir une portée plus nombreuse (Lardner et Loman, 2003 ; Weber et Brown, 2012), de masse plus importante (Sparkman *et al.*, 2007), avec un meilleur taux de survie (Beauplet et Guinet, 2007 ; Hamel *et al.*, 2009) et de lui prodiguer des soins maternels de meilleure qualité (Landete-Castillejos *et al.*, 2005).

Néanmoins, il existe également un compromis croissance-longévité : les individus à fort taux de croissance vivent en moyenne moins longtemps (Rollo, 2002 ; Olsson et Shine, 2002 ; Metcalfe et Monaghan, 2003 ; Lee *et al.*, 2013). Ce phénomène pourrait être expliqué par l'association d'une croissance rapide avec davantage de stress oxydatif (Rollo, 2002), une moindre maintenance des protéines (Morgan *et al.*, 2000) et de potentiels défauts de développement avec par exemple la production de plumes (Dawson *et al.*, 2000) ou d'écaillés (Arendt *et al.*, 2001) de mauvaise qualité. Une plus grande taille semble donc représenter un avantage pour la reproduction mais pas pour la longévité donc il n'est pas certain qu'au total elle confère une plus grande valeur sélective à l'individu. Sur ce sujet, une étude a mis en évidence qu'une fois la durée de vie prise en compte il ne semblait plus y avoir d'avantage sélectif pour les femelles de grande taille chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le mouflon canadien (*Ovis canadensis*) (Gaillard *et al.*, 2000). Mais l'effet d'une croissance rapide sur la valeur sélective dépend des espèces, de l'environnement et demeure complexe à étudier au regard de la multiplicité de facteurs qui entrent en jeu (Metcalfe et Monaghan, 2003).

C. État corporel

a. Définition et méthodes de mesure

L'état corporel est une mesure de « l'état énergétique » d'un individu et plus particulièrement de la taille relative de ses réserves en graisses et en protéines (Peig et Green, 2009). Son étude suscite l'intérêt de la communauté scientifique entre autres pour tester son éventuel lien avec la valeur sélective ou l'état de santé.

Pour cela, une mesure quantitative de l'état corporel est nécessaire. De nombreuses mesures existent, réparties en différentes catégories. Elles concernent la morphologie, les organes (masse du foie et de la rate), la biochimie (sang, fèces, urine, tissus) ou la composition corporelle (Stevenson et Woods, 2006). Nous nous restreignons ici aux mesures morphologiques, car non-destructrices et les moins invasives possibles, lesquelles sont privilégiées en biologie de la conservation où l'impact sur les individus est ainsi limité au maximum (Stevenson et Woods, 2006). Le plus souvent, il s'agit de mettre en rapport une mesure de masse avec une mesure de taille pour aboutir à un indice nommé « coefficient de condition » (*Condition Index*, CI). Le but est de refléter la part de la masse liée aux réserves énergétiques sans que cette valeur soit biaisée par la masse liée à la taille de l'individu (Peig et Green, 2009). Plusieurs études ont validé l'utilisation des CI en vérifiant qu'ils sont bien corrélés aux réserves de l'individu (Ardia, 2005 ; Schulte-Hostedde *et al.*, 2005).

Il existe plusieurs modes de calcul aboutissant à différents coefficients de condition. Le CI le plus répandu provient des résidus de la régression par la méthode des moindres carrés ordinaire (*Ordinary Least Squares*, OLS) de la masse en fonction de la taille (Jakob *et al.*, 1996). Néanmoins, cette méthode est fondée sur des hypothèses qui, si elles ne sont pas respectées,

peuvent mener à des erreurs de type I et II d'où un risque de conclusions fausses (Green, 2001). Elle est de plus biaisée en faveur des individus de grande taille (Peig et Green, 2009). Peig et Green ont alors proposé un nouveau coefficient de condition : le *Scaled Mass Index* (SMI), et montré qu'il prédit mieux la taille des réserves énergétiques relatives de l'individu que l'OLS dans 19 analyses sur 20 (Peig et Green, 2009). Il apparaît ainsi comme un coefficient de condition prometteur en écologie. Le SMI standardise la masse sur le format : c'est la masse qu'aurait l'individu si sa taille était égale à une longueur standard L_0 (cf. partie 2.2.D). Plusieurs publications ont montré que le SMI est aussi fiable voire meilleur que d'autres coefficients de conditions basés sur les résidus (Maceda-Veiga *et al.*, 2014 ; Falk *et al.*, 2017 ; Nip *et al.*, 2018 ; Brodeur *et al.*, 2020). Néanmoins, les coefficients de condition restent imparfaits. En effet, l'étude de la composition chimique des carcasses de 43 lézards (*Anolis sagrei*) par résonance magnétique quantitative a montré que ni l'OLS ni le SMI ne reflètent précisément la quantité relative de réserves (Warner *et al.*, 2016). Il est impossible de savoir, lorsque les coefficients varient, si c'est du fait d'une variation des réserves énergétiques ou d'une composante de la masse corporelle. Les coefficients de condition, malgré leur imperfection, demeurent cependant des outils simples et pratiques pour l'étude de l'état corporel en écologie et en biologie de la conservation (Stevenson et Woods, 2006).

b. Influence de la génétique sur l'état corporel

Contrairement à la supposition répandue en écologie selon laquelle l'état corporel reflète uniquement l'état nutritionnel non-génétique de l'individu (Schluter et Gustafsson, 1993 ; Pietiainen et Kolunen, 1993), celui-ci aurait une composante génétique (Merilä *et al.*, 2001). L'héritabilité du coefficient d'état corporel est en effet moyenne chez une souris (*Mus musculus*) en laboratoire (Brockmann *et al.*, 1998), un oiseau, le gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*) (Merilä *et al.*, 2001) et le renard polaire (*Alopex lagopus*) (Kempe *et al.*, 2010). Cependant, chez les poissons l'héritabilité de l'état corporel est faible (Navarro *et al.*, 2009 ; Guan *et al.*, 2016 ; Premachandra *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2018 ; Srimai *et al.*, 2019) sauf dans deux publications qui rapportent des héritabilités modérées (Carlson et Seamons, 2008 ; Dupont-Nivet *et al.*, 2008).

En outre, l'héritabilité peut dépendre du sexe considéré. Une publication a en effet montré que l'héritabilité du coefficient de condition est de $0,474 \pm 0,099$ pour les mâles et de $0,182 \pm 0,071$ pour les femelles chez le moineau domestique (*Passer domesticus*) (Jensen *et al.*, 2003). L'héritabilité dépend également de l'environnement (Merilä *et al.*, 2001 ; Srimai *et al.*, 2019), ce qui est cohérent avec sa définition basée sur le modèle polygénique (cf. partie 1.2.B.b).

D'autre part, une corrélation positive significative a été mise en évidence entre l'hétérozygotie multi-locus calculée à partir d'allozymes et le coefficient de condition chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Thelen et Allendorf, 2001). Dans cette étude, l'hétérozygotie explique environ 10 % de la variance du coefficient de condition. Une tendance similaire a été observée chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) mais sans être significative (Pujolar *et al.*, 2005). Les deux études soulignent que la corrélation est beaucoup plus nette avec des allozymes qu'avec des microsatellites, émettant l'hypothèse que certaines allozymes seraient soumises à sélection, ce qui expliquerait la corrélation. Une autre étude sur un serpent (*Sistrurus c. catenatus*) ne trouve aucune association significative entre le coefficient de condition et l'hétérozygotie estimée à partir de microsatellites (Gibbs et Chiucci, 2012). Il semblerait donc qu'il existe un biais de méthode. Quant à la consanguinité, une étude sur le diamant mandarin

(*Taeniopygia guttata*) n'a pas trouvé d'association significative entre consanguinité et coefficient de condition (Bolund *et al.*, 2010).

c. Autres facteurs influençant l'état corporel

Comme la croissance, le stockage d'énergie est l'une des composantes du budget énergétique d'un individu donc il dépend de l'allocation d'énergie aux autres composantes. Une corrélation négative entre l'état corporel des femelles et la taille de leurs gonades a ainsi été mise en évidence chez un poisson de la famille des Characidae (*Astyanax intermedium*) (Souza *et al.*, 2015). Chez l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*), les femelles en lactation ont un moins bon état corporel que celles qui ne le sont pas (Scantlebury *et al.*, 2010). De plus, l'activité physique a également une influence : ainsi, des saumons rouges (*Oncorhynchus nerka*) placés expérimentalement dans un courant à 0,4 m/s dépensent deux fois plus d'énergie que ceux immergés dans un courant à 0,1 m/s (Nadeau *et al.*, 2010).

L'état corporel est également influencé par de nombreux facteurs environnementaux comme la densité, la charge parasitaire, la prédation, la dégradation de l'habitat et les ressources trophiques disponibles (Stevenson et Woods, 2006 ; Cavraro *et al.*, 2019). Nous avons choisi quelques publications pour illustrer certains de ces facteurs. Par exemple, le coefficient de condition varie en fonction du moment de la journée, de la saison et de l'année chez la mésange charbonnière (*Parus major*) et la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*), probablement en lien avec les moments où elles s'alimentent et la constitution de réserves pour l'hiver (Norte *et al.*, 2009 ; Nip *et al.*, 2018). D'autre part, une étude s'est intéressée à l'effet de l'environnement sur le SMI chez quatre espèces de poissons : la truite commune (*Salmo trutta*), le barbeau (*Barbus haasi*), le barbeau (*Luciobarbus graellsii*) et les vairons (*Phoxinus spp.*). Elle révèle que l'altitude, la qualité de l'eau et de l'habitat expliquent entre 21 et 25 % de la variance du SMI (Maceda-Veiga *et al.*, 2014). Les auteurs proposent d'ailleurs le SMI comme potentiel indicateur de la santé de l'écosystème. Des facteurs de stress comme l'introduction dans le milieu d'une espèce envahissante peuvent également altérer le coefficient de condition des individus (Irons *et al.*, 2007). En outre, ces facteurs peuvent avoir une influence différente selon le sexe. Par exemple, une étude chez un poisson de la famille des Characidae (*Astyanax intermedium*) a mis en évidence une corrélation négative de l'état corporel avec la température et les précipitations chez les femelles mais pas chez les mâles (Souza *et al.*, 2015).

d. Lien avec la valeur sélective

Une étude sur une population sauvage de lapins européens (*Oryctolagus cuniculus*), a mis en évidence une influence de l'état corporel sur différents paramètres associés à la reproduction (Wells *et al.*, 2016). Elle révèle ainsi que le coefficient de condition individuel est positivement corrélé à la probabilité d'accouplement, au taux d'ovulation et au taux de survie des embryons. Chez un poisson des récifs coralliens, le chromis à épines (*Acanthochromis polyacanthus*), les parents avec un bon état corporel se reproduisent plus tôt, pondent davantage d'œufs, de plus grande taille, avec une probabilité de survie durant l'embryogenèse accrue (Donelson *et al.*, 2008).

D'autre part, l'état corporel influe également sur la survie des individus, notamment en lien avec la prédation. En effet, en théorie, les prédateurs auraient tendance à cibler et à réussir à capturer les proies en moins bon état corporel (Slobodkin, 1968 ; Morse, 1980). Une étude par suivi radio d'individus équipés de colliers révèle que c'est le cas pour l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), reconnu comme étant difficile à chasser, mais pas pour le lièvre d'Amérique (*Lepus*

americanus) (Wirsing *et al.*, 2002). Ainsi, cette étude corrobore la théorie selon laquelle le lien entre état corporel et vulnérabilité à la prédation est plus important chez les espèces difficiles à capturer (plutôt stratégie « K ») donc dépend de l'histoire de vie de l'espèce (Temple, 1987).

Néanmoins, plusieurs études testant expérimentalement l'hypothèse selon laquelle un meilleur état corporel signifie une meilleure valeur sélective (« *fatter is better* ») ont montré qu'elle n'était pas toujours vérifiée. Par exemple, la corrélation état corporel-survie varie en fonction des saisons, de la taille et du sexe chez un lézard, le psammodrome algire (*Psammodromus algirus*) (Civantos et Forsman, 2000). Elle est non significative chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) (Hendry *et al.*, 2003), chez la grive des bois (*Hylocichla mustelina*) (Brown et Roth, 2004) et chez un autre lézard (*Anolis sagrei*) (Cox et Calsbeek, 2015). Chez le blaireau européen (*Meles meles*), il y a une corrélation positive de l'état corporel avec la survie et le succès reproducteur jusqu'à un seuil au-dessus duquel l'état corporel n'a alors plus d'effet (Bright Ross *et al.*, 2021). Chez le requin-citron (*Negaprion brevirostris*), les individus d'un an avec un fort coefficient de condition sont au contraire contre-sélectionnés (Dibattista *et al.*, 2007). Il ne semble donc pas exister de corrélation universelle entre l'état corporel et la valeur sélective. Il est donc conseillé de réaliser des tests expérimentaux avant d'utiliser cet indicateur comme proxy de la valeur sélective (Cox et Calsbeek, 2015).

Enfin, le suivi de l'état corporel a également été utilisé comme indicateur général de santé de l'individu et de qualité de l'environnement (Brodeur *et al.*, 2020). Il a ainsi déjà été suivi chez de nombreux taxons : poissons (Teubner *et al.*, 2015 ; Plourde *et al.*, 2015 ; Cantafaro *et al.*, 2017 ; Brodeur *et al.*, 2017), oiseaux (Ackerman *et al.*, 2019), mammifères (Harwood *et al.*, 2015 ; Dey *et al.*, 2017) et amphibiens (Romano *et al.*, 2018 ; Brodeur *et al.*, 2020).

3. Caractérisation de l'espèce étudiée : l'apron du Rhône (*Zingel asper* (Linnæus, 1758))

A. Classification taxonomique et critères d'identification

L'espèce a été décrite par Linné en 1758. Elle appartient au sous-embranchement des Vertébrés, à la classe des Actinoptérygiens, à l'ordre des Perciformes et à la famille des Percidés (Figure 4) (Béjean et Kupfer, 2014).

Figure 4 : Classification taxonomique de *Zingel asper* (Linnæus, 1758) (d'après Béjean et Kupfer, 2014)

	TERMES SCIENTIFIQUES	TERMES EN FRANÇAIS	DESRIPTIF
Embranchement	Chordata	Chordés	Animaux à l'organisation complexe définie par 3 caractères originaux : tube nerveux dorsal, corde dorsale, et tube digestif ventral. Il existe 3 grands groupes de Chordés : les Tuniciers, les Céphalocordés et les Vertébrés.
Sous-embranchement	Vertebrata	Vertébrés	Chordés possédant une colonne vertébrale et un crâne qui contient la partie antérieure du système nerveux.
Super classe	Osteichthyes	Ostéichthyens	Vertébrés à squelette osseux.
Classe	Actinopterygii	Actinoptérygiens	Ossification du crâne ou du squelette tout entier. Poissons épineux ou à nageoires rayonnées.
Sous-classe	Neopterygii Teleostei	Néoptérygiens Téléostéens	Poissons à arêtes osseuses, présence d'un opercule, écailles minces et imbriquées.
Super ordre	Acanthopterygii	Acanthoptérygiens	Rayons épineux aux nageoires, écailles cycloïdes ou cténoïdes, présence d'une vessie gazeuse et pelviennes thoraciques ou jugulaires, sans être systématiquement présents, sont des caractères que l'on ne rencontre que chez les Acanthoptérygiens.
Ordre	Perciformes	Perciformes	Nageoires pelviennes très rapprochées des nageoires pectorales.
Sous-ordre	Percoidei	Percoïdes	Une ou deux nageoires dorsales dont les éléments antérieurs sont des épines aiguës. Nageoires pelviennes avec une épine, rayons mous.
Famille	Percidae	Percidés	
Genre	Zingel		
Espèce	asper		

Les critères d'identification de l'apron du Rhône sont trois bandes noires sur la partie arrière du corps, deux nageoires dorsales éloignées, des nageoires thoraciques bien développées et une rugosité au toucher (Béjean et Kupfer, 2014) (Figure 5). C'est d'ailleurs à cette dernière caractéristique qu'il doit son nom vernaculaire « apron du Rhône » qui provient du latin *asper* signifiant « âpre ». Il possède de nombreux autres noms vernaculaires comme « roi du Doubs », « sorcier », « ane », « asse », « varlet », « raste » ou « roi des poissons » (Georget, 2019). Les aprons adultes mesurent généralement entre 15 et 20 cm de long (Béjean, 2019a).

Figure 5 : Apron du Rhône (*Zingel asper* (Linnæus, 1758)) (crédit photographique : F. Melki)



B. Biologie de l'espèce

a. Mode de vie et régime alimentaire

L'apron du Rhône est une espèce benthique, c'est-à-dire qu'elle vit au fond de l'eau (Larousse, 2021a). Sur le terrain, les aprons observés étant la plupart du temps immobiles en journée, il a été communément admis que l'apron du Rhône était une espèce nocturne (Keith et Allardi, 2001 ; Labonne *et al.*, 2003 ; Danancher *et al.*, 2004). Or le suivi d'aprons de la Durance marqués par balise radio (n=9) a montré que leur domaine vital était plus étendu le jour que la nuit et qu'ils se dispersaient davantage le jour (Cavalli *et al.*, 2009). Ils retournaient chaque nuit au même site. L'apron serait donc selon ces auteurs une espèce diurne. Cependant, le nombre d'individus étudié était très faible et le contexte spécifique (rivière Durance au printemps et en été). Il faudrait reproduire ce type d'étude sur plusieurs populations avec davantage d'individus pour répondre avec certitude à cette question. Les rapports du Plan National d'Action (PNA) publiés après 2009 continuent de décrire l'apron comme une espèce nocturne et les individus élevés en captivité sont également actifs la nuit (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

L'apron du Rhône est un prédateur qui se nourrit de larves de macro-invertébrés (Cavalli *et al.*, 2003). Une étude récente, utilisant la méthode de métabarcoding sur 498 échantillons de fèces obtenus par pression abdominale, a permis de caractériser le régime alimentaire de l'espèce (Villsen *et al.*, 2021). L'ADN contenu dans les fèces a été extrait puis le gène de la cytochrome C oxydase sous-unité I a été amplifié par PCR et les amplicons séquencés. Leurs séquences ont été

comparées à des banques de données pour identifier les taxons auxquels ils appartenaient. Le groupe le plus souvent retrouvé appartient à l'ordre des éphéméroptères, avec notamment *Baetis fuscatus* et *Ecdyonurus* spp. Cependant, l'apron devient plus opportuniste en automne lorsque la disponibilité de ses proies favorites diminue. En effet, en automne la consommation de proies secondaires (Chironomidae et *Hydropsyche* spp.) et rares (Plecoptera, poissons) augmente. La seule différence spatiale observée est que les aprons du Verdon consomment davantage de *Ecdyonurus* spp. que ceux de la Loue, de l'Ardèche et de la Durance. Enfin, quelle que soit la saison, le régime alimentaire des jeunes de l'année ressemble à celui des adultes en automne, avec davantage de Chironomidae.

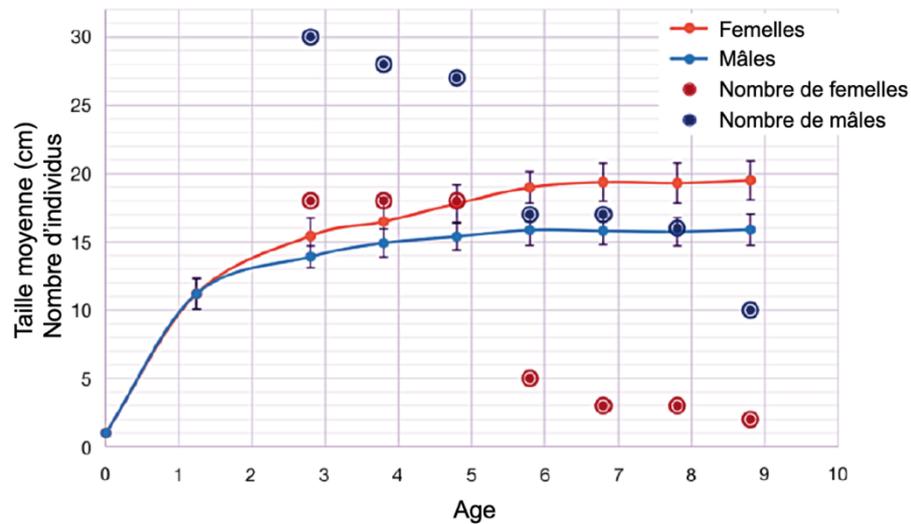
Les interactions de l'apron avec les autres espèces de l'écosystème (autochtones ou envahissantes) demeurent très mal connues, de même que la parasitologie de l'apron. Une action est prévue dans le PNA II pour acquérir des connaissances sur ces sujets (Ministère de la Transition Ecologique, 2021).

b. Cycle de vie

Le frai a lieu dans les radiers entre mars et avril, lorsque la température de l'eau est comprise entre 6 et 14°C (Changeux et Pont, 1995). Une multipaternité a déjà été observée en milieu naturel (Danancher *et al.*, 2008). En captivité, une femelle est généralement côtoyée par plusieurs mâles lorsqu'elle expulse ses ovules (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Ils sont ensuite immédiatement fécondés par les mâles. Les œufs dérivent puis se collent sur des galets au fond de l'eau. Une femelle produit relativement peu d'œufs (1 200 en moyenne) mais de grande taille (2,1 à 2,3 mm). Il n'existe pas de publications scientifiques sur leur développement en milieu naturel car son étude est difficile du point de vue pratique. En captivité, la durée du développement embryonnaire varie de 200 à 400 degrés-jours avant éclosion (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Un degré-jour est une unité de mesure obtenue par le produit d'une durée avec une température moyenne. Par exemple, 400 degrés-jours signifient 40 jours à 10°C ou 80 jours à 5°C. Ensuite, les alevins passent par une phase pélagique d'une quinzaine de jours puis par une phase benthique d'une vingtaine de jours avant d'atteindre la phase juvénile où ils présentent la morphologie et le comportement des aprons adultes. En milieu naturel, le nombre de nouveaux aprons issus du frai est variable en fonction des années et parfois certaines femelles n'expulsent pas leurs œufs (Labonne et Gaudin, 2005).

La saison de croissance intervient de mai à novembre. Cependant, le rétrocalcul des longueurs à différents âges à partir de mesures d'écaillés d'aprons de la Durance a montré que 75 % de la croissance a en réalité lieu avant juillet pour les aprons d'un an et 60 % pour les aprons de 2 ans. De plus, les aprons d'un an commencent à croître plus tôt dans l'année que ceux de deux ans et ont une croissance annuelle absolue plus importante (Cavalli *et al.*, 2003). Une autre étude similaire sur les aprons de la Beaume a montré que le taux de croissance des aprons d'un an serait 20 fois plus important que celui des aprons de deux ou trois ans (Danancher *et al.*, 2007). Cependant, le faible nombre d'aprons de plus de trois ans échantillonnés en milieu naturel rend difficile l'étude de la croissance au-delà de cet âge *in situ*. En captivité, la mesure annuelle d'individus sur une période de huit ans a révélé que les aprons croissent jusqu'à l'âge de six ans puis la courbe de croissance atteint un plateau (Figure 6) (Béjean, 2019a). Les femelles sont significativement plus grandes que les mâles à partir de l'âge de trois ans.

Figure 6 : Courbes de croissance des aprons du Rhône en captivité en fonction du sexe (traduit d'après Béjean, 2019)



Initialement, les auteurs de publications sur l'apron le décrivaient comme mature sexuellement à partir de l'âge d'un an (Danancher *et al.*, 2004 ; Labonne et Gaudin, 2005 ; Labonne et Gaudin, 2006 ; Danancher *et al.*, 2008). Deux études histologiques successives des gonades d'aprons de souche Beaume élevés en captivité ont ensuite montré que les mâles et les femelles atteignent leur maturité sexuelle plutôt à deux ans (Chevalier *et al.*, 2005 ; Chevalier *et al.*, 2011). La production et la maturation des gamètes a lieu entre novembre et février (Labonne *et al.*, 2003). Une température froide (5°C environ) est essentielle pendant cette période, appelée « vernalisation », pour la qualité des gamètes et le succès de la reproduction (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). La longévité des aprons étant comprise entre deux et trois ans, les individus se reproduisent donc une à deux fois seulement au cours de leur vie et le taux de renouvellement de la population est important (Laroche et Durand, 2004 ; Labonne et Gaudin, 2005). Ce type d'histoire de vie rendrait l'apron du Rhône plus vulnérable aux stochasticités démographique et environnementale (Labonne et Gaudin, 2005).

C. Écologie de l'espèce

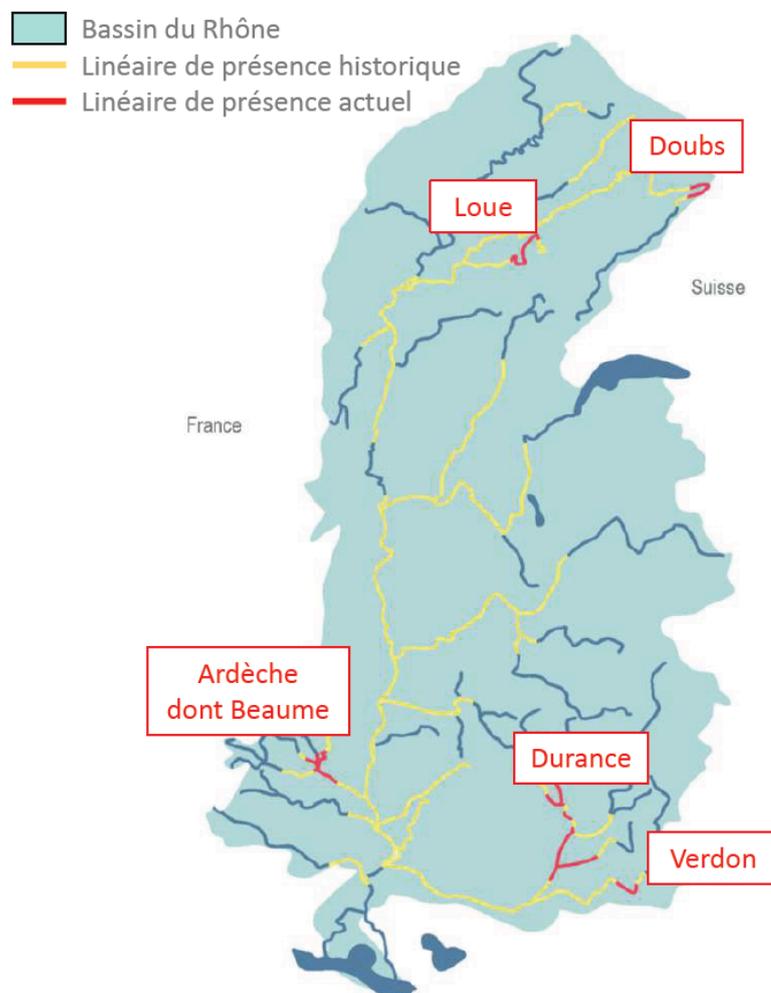
a. Évolution de l'aire de répartition

La distribution du genre *Zingel* est restreinte aux cours d'eau géographiquement connectés au Danube (Laroche et Durand, 2004). L'espèce *Zingel asper*, endémique du Rhône, est apparue lors de la connexion du Rhône avec le Danube au Pliocène (Changeux et Pont, 1995). L'analyse de la séquence du gène du cytochrome b sur l'ADN mitochondrial a montré que *Zingel asper* est apparentée aux espèces *Zingel streber* et *Zingel zingel*, occupant le bassin-versant du Danube (Song *et al.*, 1998).

Au début du XX^e siècle, l'apron du Rhône occupait l'ensemble du Rhône sur un linéaire estimé à 2200 km. En 1980, ce linéaire était réduit à 380 km puis à 240 km en 2009 : l'apron a donc perdu près de 90 % de son linéaire historique (Figure 7) (Georget, 2019). Il n'est plus présent aujourd'hui que dans cinq bassins-versants : le Verdon, la Durance (dont le Buëch, l'Asse et la Bléone, ses affluents), l'Ardèche (dont la Beaume et le Chassezac, ses affluents), la Loue et la boucle suisse du Doubs. Ces populations, isolées, ne peuvent pas échanger de migrants.

Cependant, grâce à une opération de réintroduction (détaillée dans la partie 1.4) l'apron est maintenant à nouveau présent dans la rivière Drôme. Cette opération, associée aux efforts accrus de prospection et aux mesures de rétablissement de la continuité des cours d'eau ont fait augmenter son linéaire de présence à 255 km en 2012 puis 365,5 km en 2017 (Georget, 2017). L'apron serait probablement présent sur 209 km supplémentaires mais cela doit encore être vérifié.

Figure 7 : Aire de répartition historique (vers 1900) et actuelle (années 2000) de l'apron du Rhône (d'après Dubut et Chappaz, 2017)



b. Causes de déclin

Avant le XIX^e siècle, la géomorphologie du Rhône était celle d'un fleuve « en tresse » (nombreux chenaux qui s'anastomosent) avant que son cours ne soit artificiellement modifié pour devenir la large voie navigable que nous connaissons aujourd'hui (Tockner *et al.*, 2009). En 1925, la première centrale hydroélectrique est construite sur le Rhône (Laroche et Durand, 2004). D'autres centrales hydroélectriques, des centrales nucléaires et diverses industries viennent ensuite la rejoindre sur le fleuve et ses affluents au cours du XX^e siècle.

Les conséquences de ces constructions sont l'altération de l'habitat et la fragmentation des cours d'eau, notamment par des barrages. Il en résulte une limitation des mouvements d'individus ainsi que des flux de gènes entre les populations. Or des modélisations de populations d'aprons ont confirmé l'importance de la dispersion pour leur viabilité à long terme (Labonne et Gaudin, 2006) donc la fragmentation de l'habitat apparaît comme une cause probable de déclin. En outre, les barrages entraînent une augmentation du niveau de l'eau et une diminution de la vitesse du courant qui favorisent le colmatage par des limons (Laroche et Durand, 2004). Or, des cours d'eau non-colmatés sont essentiels pour les aprons, qui pondent leur œufs sur des galets au fond de l'eau (Changeux et Pont, 1995). Par ailleurs, la pollution est également envisagée comme cause possible du déclin de cette espèce (Réserves Naturelles de France, 2001). Il n'y a pas de pression halieutique sur cette espèce (Laroche et Durand, 2004).

c. Démographie

Il semble que l'apron soit une espèce avec des densités naturellement faibles (Changeux et Pont, 1995). Elles sont généralement comprises entre 30 et 100 aprons par hectare (Labonne *et al.*, 2003). La taille d'une population est estimée entre 1 000 et 3 500 aprons (Labonne et Gaudin, 2006). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel chez l'apron donc il n'est pas possible de différencier mâles et femelles par l'observation, sauf lors de la saison de frai où les femelles ont l'abdomen gonflé par leurs œufs. Des comptages sur la population de la Beaume ont rapporté un sex-ratio de 1 (Labonne et Gaudin, 2006). Selon une estimation, le taux de survie des larves serait de l'ordre de 0,005 (Labonne et Gaudin, 2006). Le taux de survie annuel des adultes, calculé par une étude de capture-marquage-recapture, reste relativement faible : il est compris entre 0,35 et 0,5 (Labonne 2005). Les paramètres influençant le plus la probabilité d'extinction d'une population d'aprons sont, par ordre décroissant : la survie des adultes et des juvéniles, la survie des larves, le succès reproducteur et la capacité de charge du milieu ainsi que la fécondité (Labonne 2006).

d. Sélection de l'habitat hors période de reproduction

Dans le découpage longitudinal des cours d'eau d'Europe tempérée en zones piscicoles défini par Huet en fonction notamment de la température et de la vitesse du courant (Huet, 1959), l'apron occupe la « zone à ombre (*Thymallus thymallus* (Linnæus, 1758)) » et le haut de la « zone à barbeau (*Barbus barbus* (Linnæus, 1758)) ». Cela suggère que l'apron peut vivre dans un panel de conditions environnementales assez large, qu'il manifeste une certaine plasticité dans sa sélection d'habitat (Labonne *et al.*, 2003). L'espèce vit dans des cours d'eau de 2 à 5 m de large, avec une pente entre 3 et 10 ‰, souvent à plus de 30 km de la source, dans une eau de bonne qualité, avec un débit entre 7 et 126 m³/s (Changeux et Pont, 1995), entre 30 et 500 m d'altitude (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

Plusieurs études se sont intéressées plus précisément à la sélection des micro-habitats par les aprons. Dans la Beauce, ils préfèrent les eaux de profondeur intermédiaire (25-80 cm) et évitent les eaux peu profondes (<25 cm) (Labonne *et al.*, 2003). La profondeur sélectionnée par les aprons dépend cependant du site d'échantillonnage, ce qui suggère une certaine plasticité de la sélection d'habitats en fonction leur disponibilité effective. De plus, les aprons préfèrent un substrat de sable (diamètre <2 mm), cailloux (16-64 mm) et pierres (64-256 mm) donc un substrat plutôt hétérogène. Ils évitent les gravillons (2-16 mm) et les graves (>256 mm). Enfin, ils préfèrent des vitesses de courant intermédiaires (0,05-0,4 m/s) dans la colonne d'eau et des vitesses faibles près du lit du cours d'eau (<0,1 m/s pour 80 % des aprons échantillonnés). Dans la Durance, sept des neuf aprons marqués par balise radio occupent des zones de pierres (64-256 mm), à fort courant (0,4-0,79 m/s) et faible profondeur (20-39 cm) (Cavalli *et al.*, 2009). Ce type d'habitat correspond aux radiers, zones peu profondes où l'eau s'écoule rapidement (Larousse, 2021b). Les habitats occupés par l'apron dans la Beauce et la Durance apparaissent donc plutôt similaires, avec une préférence plus marquée des aprons de la Durance pour les radiers.

e. Sélection de l'habitat en période de reproduction

En période de reproduction, les accouplements ont lieu au niveau des radiers (Labonne *et al.*, 2003). Cependant, tous les individus ne s'y rendent apparemment pas car la variance de la profondeur sélectionnée par les aprons augmente lors de la saison de frai. Les mâles occupent davantage les radiers que les femelles (Danancher *et al.*, 2004). C'est peut-être parce que les femelles résistent moins bien au courant du fait de leur abdomen dilaté par les œufs. En conséquence, elles se reposent dans les mouilles (bassins) entre les accouplements alors que les mâles restent dans les radiers pour maximiser leur succès reproducteur. Cette observation est importante du point de vue de la conservation de l'espèce car elle signifie que les aprons nécessitent une certaine diversité d'habitats puisqu'ils utilisent toute la séquence de faciès d'écoulement du cours d'eau (radier, mouille, plat) (Malavoi, 1989). Enfin, une étude de capture-marquage-recapture a montré que le linéaire moyen occupé par chaque individu semble plus faible en saison de croissance (60 ± 41 m, $n=88$) qu'en saison de reproduction pour les femelles (101 ± 80 m, $n=62$) et les mâles (121 ± 80 m, $n=142$) (Danancher *et al.*, 2004). Cela pourrait être la traduction des déplacements effectués pour rejoindre les radiers.

f. Mode d'occupation de l'habitat

L'apron du Rhône occupe les cours d'eau de manière inégale. Il a en effet été observé que les individus se regroupent dans des zones favorables (Labonne, 2002). Les observations de terrain ont également révélé que certaines sont inoccupées donc des extinctions locales à l'échelle d'une zone favorable sont possibles (Labonne et Gaudin, 2006). Intéressons-nous à présent aux éventuels déplacements des aprons entre ces zones. Une étude a estimé le taux de dispersion des adultes (proportion d'individus qui émigrent d'une zone favorable) entre 5 et 25 % (Labonne et Gaudin, 2005). De plus, l'utilisation de six marqueurs microsatellites pour reconstituer des familles a révélé que, dans la Beauce les jeunes de l'année d'une famille donnée sont retrouvés sur plusieurs sites, suggérant une dispersion des jeunes également (Danancher *et al.*, 2008).

D. Statut de conservation

a. Classification

L'apron du Rhône a été inscrit sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en 1996 et classé « en danger critique d'extinction » à l'échelle internationale (IUCN, 1996). Une nouvelle évaluation en 2006 l'a maintenu dans cette catégorie où il se trouve encore aujourd'hui (Crivelli, 2006). Il remplit en effet les critères B2ab(iii) : zone d'occupation estimée à moins de 10 km², population gravement fragmentée et déclin continu en termes de superficie et/ou de qualité d'habitat (UICN, 2012). Cependant, étant donné que son linéaire de présence est en augmentation depuis 2012, il est passé dans la catégorie « en danger » sur la Liste Rouge nationale en 2019 (UICN Comité français *et al.*, 2019).

A l'échelle européenne, l'espèce est listée dans les annexes II et IV de la Directive « Habitats-Faune-Flore » (1992) de la Commission européenne ainsi que dans l'annexe II de la Convention de Berne (1979) (Danancher *et al.*, 2008). A l'échelle nationale, l'apron est classé en tête dans la liste des espèces prioritaires pour l'action publique (Savouré-Soubelet, 2015).

b. Programmes de conservation mis en œuvre

La diminution du linéaire de présence de l'apron du Rhône au cours du XX^e siècle, son classement « en danger critique d'extinction » par l'UICN et son caractère « endémique du Rhône » ont motivé la mise en œuvre de programmes de conservation le concernant. L'apron a ainsi fait l'objet d'un premier programme européen LIFE (1998-2001) dont l'objectif était d'acquérir des connaissances sur la démographie, le mode de vie, l'utilisation de l'habitat et la structure génétique des différentes populations d'aprons (Danancher *et al.*, 2008). Un second programme LIFE (2004-2010) a permis de créer un observatoire des populations d'aprons, d'aménager des passes à poissons pour restaurer la continuité des cours d'eau, d'effectuer des tests de reproduction en captivité et de communiquer sur la sauvegarde de l'espèce (Georget, 2019). Le premier programme LIFE a été piloté par la Réserve naturelle de France et le second par le Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes. L'État français, par le biais du Ministère de l'Écologie, a ensuite demandé la rédaction d'un premier Plan National d'Actions (PNA) en faveur de l'apron du Rhône (2012-2016), afin de poursuivre les objectifs du second programme LIFE.

Le bilan du PNA I est globalement positif. Six barrages et seuils ont été équipés de passes à poissons, la reproduction en captivité a produit un grand nombre d'alevins pour la réintroduction, le régime alimentaire est mieux connu ainsi que les caractéristiques génétiques des différentes populations d'aprons (Georget, 2019). Le recours à l'ADN environnemental pour détecter l'apron a de plus permis de découvrir trois nouvelles populations sur la Bléone, le Verdon amont et le Doubs franco-suisse. Toutefois, l'apron du Rhône reste une espèce menacée, certaines populations fragiles doivent être consolidées et il faut poursuivre sa préservation. C'est pour cela qu'un second PNA a été rédigé et mis en place pour 2020-2030. Ses trois axes majeurs sont la rédaction de mesures de gestion des cours d'eau, l'acquisition de nouvelles connaissances sur l'espèce, l'amélioration de l'image de l'apron auprès du grand public ainsi que sa prise en compte dans les politiques publiques (Ministère de la Transition Ecologique, 2021).

E. Comparaison des populations d'aprons

a. Différences démographiques

Il existe tout d'abord des différences de densités entre les populations d'aprons : la densité maximale dans la Beaume est de 80 aprons par hectare (Labonne, 2002) contre 200 aprons par hectare dans la Durance (Moullec *et al.*, 2000). Les suivis pluriannuels des densités d'aprons sur 100 m de linéaire témoignent également de différences (Tableau 1).

Tableau 1 : Suivi des populations d'aprons du Rhône entre 2008 et 2016 réalisé par l'Agence Française pour la Biodiversité (d'après Georget *et al.*, 2017). Code couleur (en nombre d'aprons observés sur 100 m) :

	: 0
	: 0,1 - 2
	: 2,1 - 5
	: 5,1 - 10
	: > 10
	: non prospecté
	: nc : non communiqué

Cours d'eau	Nom station	Méthode	Longueur prospectée (en m)	Nombre d'aprons observés (ramené à un linéaire de 100 m)								
				2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Loue	Chouzelot	Lampe	250		12,8	12,0	5,2		3,0	2,4	4,0	2,4
Loue	Lombard	Lampe	150	13,3	29,3	19,0	10,3	10,3	8,7	8,0	12,7	7,0
Loue	Buffard	Lampe	250	0,7					2,9	5,6	9,8	9,8
Ardèche	Pont Balazuc	Lampe	100	4,0	4,0	5,0	10,0	8,0	3,0	6,7		0,0
Ardèche	Les Louanes	Lampe	1200	2,5	1,0	3,8	4,2	5,0	1,6	1,6	1,6	1,6
Ardèche	Seuil Ruoms	Lampe	400	3,8	1,0	13,0	15,0	5,0	6,3	25,4	32,9	22,3
Ardèche	Aval seuil Salavas	Lampe	100	0,0	0,0	37,0	51,0	3,0	10,0	20,0	41,0	42,5
Ardèche	Gaud	Lampe	100	0,0	0,0	0,0	11,0	34,0	6,0	71,7		4,5
Beaume	Rosières	Lampe	200	17,0	13,5	22,0	7,0	6,0	6,9	6,0	8,0	9,0
Beaume	Labeaume	Lampe	400	12,5	3,7	6,9	2,9	5,0	0,9	2,3	10,8	7,7
Chassezac	Castejau	Lampe	100	0,0	0,0							0,2
Chassezac	St-Alban	Lampe	900	0,0	0,0							2,2
Durance	Rourebeau	Pêche électrique	120	34,2	51,7							
Durance	Salignac	Pêche électrique	100	22,0	15,0	10,0	13,0	18,0	19,0	5,0	4,0	nc
Durance	Château-Arnoux	Pêche électrique	50	0,0	2,0							
Durance	Les Mées	Pêche électrique	50	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	4,0	36,0	100,0	nc
Durance	Manosque	Pêche électrique	50	0,0	0,0	2,0	2,0	0,0	3,0	24,0	22,0	nc
Buëch	Pont de Ribiers	Pêche électrique	50	0,0			4,0					
Buëch	Pont de Ribiers	Lampe	800	1,6	0,9							
Verdon	Estellier	Lampe	600		5,3			6,8	7,1			nc

La Durance et l'Ardèche présentent des densités satisfaisantes (>5 pour 100 m) sur plusieurs années d'affilée. La Loue également, mais ses densités semblent en déclin sur les années les plus récentes. Du peu de valeurs disponibles pour le Verdon, la population semble stable. Le tableau 1 doit cependant être interprété avec précaution car les conditions d'échantillonnage varient selon la station, la population et l'année. Le repérage des aprons dans le

cours d'eau dépend entre autres de l'expérience des opérateurs, du débit d'eau, de la turbidité et des conditions météorologiques. Le Doubs n'a pas été échantillonné.

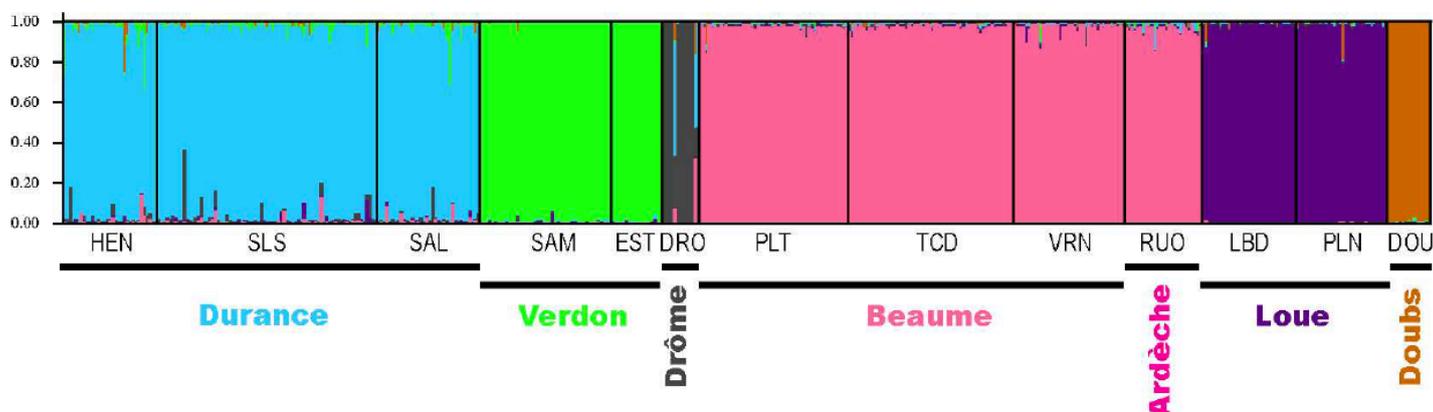
Les deux seules populations qui semblent viables à long terme sont celles des rivières Beaume et Durance (Labonne *et al.*, 2003 ; Labonne et Gaudin, 2005). Néanmoins, dans la Beaume les températures et le débit d'eau varient beaucoup en saison estivale, variations qui pourraient être accentuées avec le réchauffement climatique et menacer la viabilité de la population à long terme. Donc la Durance serait la seule population d'aprons réellement à l'abri d'une disparition à long terme (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

b. Différences génétiques

A l'échelle de la population, l'étude de six marqueurs microsatellites sur les aprons de la Beaume a montré que l'hétérozygotie observée est dans la moyenne de celles observées chez les poissons d'eau douce (Danancher *et al.*, 2008). C'est assez surprenant compte tenu du statut menacé de l'espèce et de la petite taille de cette population. Cela suggère que la dispersion entre les patchs aurait un rôle prépondérant dans le maintien de la diversité génétique par le flux de gènes qui vient contrebalancer la dérive génétique.

Afin d'étudier la structure génétique de l'espèce, un fragment de nageoire dorsale a été prélevé sur 473 aprons des différentes populations (Dubut et Chappaz, 2017). L'ADN a été extrait puis séquencé pour 50 marqueurs microsatellites neutres développés spécifiquement pour l'apron du Rhône (Dubut *et al.*, 2010). A partir de ces données génétiques, une analyse bayésienne d'assignation a été réalisée grâce au logiciel STRUCTURE (Falush *et al.*, 2007) afin d'assigner chaque individu à un cluster en fonction de son génotype (Figure 8).

Figure 8 : Résultat des analyses d'assignation conduites sur 473 aprons du Rhône à partir de 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). Chaque individu est représenté par une barre verticale, colorée en fonction de son taux d'assignation à chacun des clusters. Les aprons ont été échantillonnés entre 1996 et 2013. HEN : lieu-dit « Les Henris », SLS : Saint-Lazare – Salignac, SAL : aval du seuil de Salignac, SAM : aval du couloir Samson, EST : l'Estellié, DRO : Drôme, PLT : lieu-dit « Les Platanes », TCD : Trou Couderc, VRN : Vérane, RUO : amont du seuil de Ruoms, LBD : aval du seuil de Belle rive, PLN : Port-Lesney, DOU : Doubs.



Six clusters très clairement identifiables apparaissent et correspondent aux populations existantes d'aprons. Cela implique qu'il y a eu peu d'échanges de gènes au cours du temps entre ces populations et qu'elles sont différentes d'un point de vue génétique. Pour quantifier leur différenciation génétique, l'indice de fixation F_{ST} (Wright, 1951) a été calculé entre les populations deux à deux à partir des données microsatellites grâce à ARLEQUIN 3.5 (Excoffier et Lischer, 2010) (Tableau 2). La valeur de F_{ST} augmente avec la différenciation et elle varie entre 0 et 1. Elle est interprétée avec des seuils : à 0,05 les populations sont peu différenciées, à 0,15 moyennement et à 0,25 fortement (Dubut et Chappaz, 2017).

Tableau 2 : Indices de fixation F_{ST} entre les populations d'aprons du Rhône deux à deux calculés pour 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). Les effectifs sont indiqués entre parenthèses. Les aprons de la Drôme ont été échantillonnés en 1996 avant l'extinction de la population.

Populations	Durance	Verdon	Drôme	Ardèche	Loue	Doubs
Durance (n=141)	0,00					
Verdon (n=64)	0,08	0,00				
Drôme (n=13)	0,09	0,23	0,00			
Ardèche (n=176)	0,07	0,18	0,13	0,00		
Loue (n=65)	0,13	0,25	0,20	0,18	0,00	
Doubs (n=14)	0,15	0,30	0,20	0,20	0,17	0,00

Globalement, les valeurs de F_{ST} indiquent une différenciation génétique modérée à forte entre les populations. Toutefois, la Durance apparaît plus faiblement différenciée des autres populations.

D'autre part, la même analyse d'assignation que précédemment a été conduite sur quatre marqueurs microsatellites soumis à sélection pour caractériser la variation génétique adaptative de l'apron. Elle met en évidence trois Unités Adaptatives Significatives (Funk *et al.*, 2012) : Durance/Verdon/Drôme, Beaume/Ardèche et Loue/Doubs (Dubut et Chappaz, 2017). En outre, d'un point de vue évolutif, la comparaison des populations sur le gène du cytochrome b de l'ADN mitochondrial (sur les mêmes individus que précédemment) montre qu'elles partagent une histoire évolutive récente commune. Elle suggère également que toutes les populations actuelles seraient issues d'une même population d'aprons réfugiée dans le Sud du bassin du Rhône en période glaciaire et qui se serait dispersée ensuite à la fin du Dernier Maximum Glaciaire (il y a environ 16 000 ans) (Dubut et Chappaz, 2017).

Enfin, nous nous intéressons à la comparaison des populations d'aprons du point de vue de la diversité génétique. Les mêmes individus et 50 microsatellites neutres ont été utilisés pour estimer l'hétérozygotie théorique moyenne (H_e) (ARLEQUIN 3.5, Excoffier et Lischer, 2010), la richesse allélique (A_r) (ADZE, Szpiech *et al.*, 2008) et l'effectif efficace (N_e) basé sur le déséquilibre de liaison (LDNe, Waples et Do, 2008) (Dubut et Chappaz, 2017). Les résultats sont présentés ci-dessous dans le Tableau 3.

Tableau 3 : Indicateurs de diversité génétique calculés pour les différentes populations d'aprons du Rhône à partir de 50 marqueurs microsatellites neutres (d'après Dubut et Chappaz, 2017). *He* : hétérozygotie théorique moyenne, *Ar* : richesse allélique, *Ne* : effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison. Les effectifs sont indiqués entre parenthèses.

	<i>He</i>	<i>Ar</i>	<i>Ne</i>
Durance (n=141)	0,49	3,18	2290
Verdon (n=64)	0,44	2,33	440
Drôme (n=13)	0,52	2,52	6
Ardèche (n=176)	0,43	2,71	200
Loue (n=65)	0,47	2,30	460
Doubs (n=14)	0,47	2,04	21

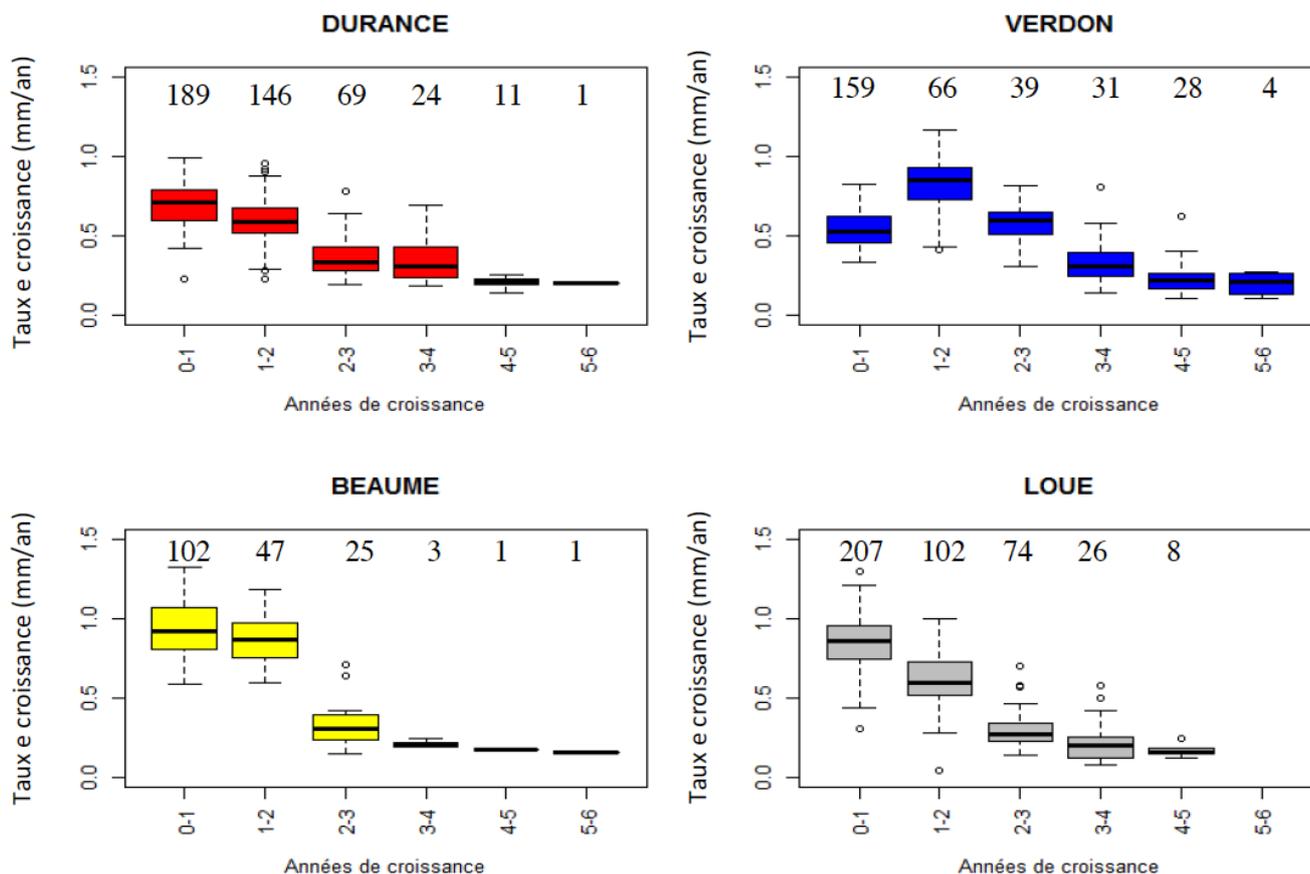
La population de la Durance présente des valeurs de *Ar* et *Ne* nettement supérieures à celles des autres populations, ce qui traduit une diversité génétique plus importante. Les valeurs faibles dans le Doubs pour ces mêmes indicateurs suggèrent une faible diversité génétique (*Ar*) et une forte fragilisation démographique (*Ne*). La population de la Drôme était au bord de l'extinction au moment de l'échantillonnage, ce qui explique son *Ne* extrêmement faible. Sa richesse allélique est moyenne, supérieure à la Loue et au Verdon mais inférieure à la Durance et à l'Ardèche. Les valeurs de l'hétérozygotie théorique (*He*) varient assez peu entre les populations.

En conclusion, les populations actuelles d'aprons ont une histoire évolutive commune et sont probablement issues d'une même population, mais leur isolement a provoqué leur différenciation génétique. La population de la Durance présente la plus grande richesse allélique et le plus grand effectif efficace, ce qui traduit une grande diversité génétique et un grand nombre de reproducteurs qui se reproduisent. Ainsi, si une réintroduction devait être planifiée, la population source à utiliser serait la population de la Durance, qui constitue par ailleurs une population clé à conserver en priorité pour la sauvegarde de l'espèce à long terme (Laroche et Durand, 2004).

c. Différences de croissance et de longévité

Des écailles ont été prélevées sur des aprons de la Beaume, de la Durance, de la Loue, du Verdon et de la Drôme dans le but d'étudier la croissance et la longévité (Monnet, 2016). Au total, 1 194 aprons ont été échantillonnés. L'âge des individus a été obtenu à partir du comptage des annuli et une estimation de la croissance annuelle pour chaque année de vie à partir des distances inter-annuli (*cf.* partie 2.2.C pour le détail de la méthode). Les âges estimés étaient compris entre 0+ (entre 0 et 1 an) et 6+ (au moins 6 ans). Les aprons du Verdon sont ceux qui vivent le plus longtemps avec 17,1 % d'aprons répertoriés dans les catégories 5+ et 6+ contre 0,8 à 3,8 % pour les autres populations. La figure 9 illustre les patrons de croissance observés pour les différentes populations d'aprons étudiées.

Figure 9 : Patrons de croissance des aprons du Rhône de différentes populations obtenus à partir de mesures scalimétriques (d'après Monnet, 2016). Les effectifs sont indiqués au-dessus de chaque diagramme en boîte. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu. Les aprons ont été échantillonnés en 2014 et 2015.



Les patrons de croissance sont significativement différents entre les populations jusqu'à la troisième année incluse. Les aprons de la Loue et de la Durance présentent un patron similaire de diminution de la croissance au fil des années. Au sein de la Durance, les aprons des stations de l'amont présentent une croissance plus faible que ceux de l'aval. Les aprons de la Beauce croissent très fortement les deux premières années de leur vie puis le taux de croissance chute la troisième année. Ceux du Verdon croissent essentiellement lors de leur deuxième année de vie.

Ces résultats vont dans le sens d'un compromis entre croissance des juvéniles et longévité, qui a déjà été mis en évidence pour d'autres taxons (*cf.* partie 1.2.B.d). Les modèles statistiques construits dans cette étude ont de plus montré que la croissance la première année est positivement corrélée à la température. Cela expliquerait les différences de croissance amont-aval dans la Durance. Quant à la croissance la deuxième et la troisième années, elles dépendent de l'habitat et de la diversité génétique (Monnet, 2016).

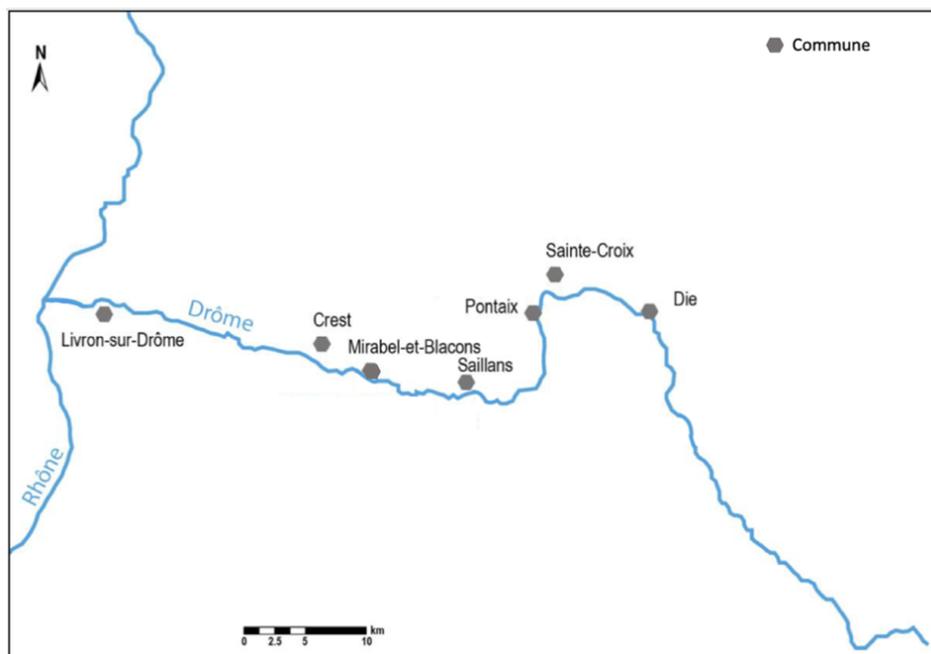
4. Réintroduction de l'apron du Rhône dans la rivière Drôme

A. Choix de la rivière Drôme pour le programme de réintroduction

a. Évolution des effectifs d'aprons dans la rivière Drôme

La carte ci-dessous (Figure 10) permet de localiser les différents sites d'intérêt de la rivière Drôme mentionnés dans ce travail.

Figure 10 : Sites d'intérêt dans la rivière Drôme (d'après Dubut, 2020)



Dans les années 90, aucun protocole de suivi des populations d'apron du Rhône n'existait pour la rivière Drôme. Ainsi, seuls des recensements ponctuels et des observations rapportées nous donnent une idée des effectifs. Ils sont rassemblés dans le tableau ci-dessous pour plus de clarté (Tableau 4) (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Malgré au moins une prospection chaque été, plus aucun apron n'a été observé à Livron après 2000.

Tableau 4 : Évolution des effectifs d'aprons observés entre 1997 et 2006 (d'après Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015)

Années	1997	1998-1999	2000	2001	2003	2004	2005	2006
Nombre d'aprons observés	50	20	1	3	2	1	1	2
Localisation	Livron	Livron	Livron	Crest et Saillans	Saillans	Livron	Saillans	Saillans

Bien qu'imprécis, ces effectifs faibles indiquent que la population d'aprons de la Drôme était dans une situation critique avec des effectifs insuffisants pour lui permettre de se reconstituer sans l'apport de nouveaux individus extérieurs. La dernière observation d'un apron autochtone dans la Drôme date donc de 2006.

b. Causes de déclin de la population d'aprons de la rivière Drôme

Les causes de déclin sont multiples. Concernant la partie aval, la construction du seuil de Livron en 1993 a empêché la remontée d'individus emportés vers le Rhône lors des crues (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Cette même zone a de plus subi des baisses du niveau d'eau entre 1999 et 2003 avec une partie en assec. Dans les années 1980, il a pu y avoir une mauvaise qualité de l'eau de la rivière. D'autre part, d'importants travaux de curage réalisés après les crues de 1992 ont pu impacter la population d'aprons. Des extractions de granulats ont également eu lieu entre Livron et Crest jusqu'en 1994, réduisant ainsi l'habitat de l'apron. Certains campings utilisaient des bulldozers pour construire des piscines dans la rivière, détruisant l'habitat (Dubut, 2021). Ces impacts probables mis à part, le niveau de pression anthropique demeurait localement faible car la densité de population et le niveau d'industrialisation sont limités dans le bassin versant de la Drôme (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

Nous avons vu dans la partie bibliographique qu'il est essentiel de vérifier que la cause du déclin de l'espèce a été éliminée avant de planifier une éventuelle réintroduction. Dans la Drôme, les extractions de granulats ont cessé, de même que la création de piscines dans la rivière par les campings. La construction de stations d'épuration à Die et Crest a permis d'améliorer la qualité de l'eau en comparaison avec 1980 (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Actuellement, sur les treize ouvrages (ponts, seuils, radiers) que compte la rivière Drôme, neuf sont franchissables par l'apron (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). Les quatre restants font l'objet de projets d'aménagement et les travaux sont déjà planifiés pour deux d'entre eux.

La qualité de l'habitat s'est donc globalement améliorée. Les seules menaces qui subsistent sont les asssecs en été, surtout dans la partie aval, qui risquent de devenir de plus en plus fréquents avec le réchauffement climatique. De plus, à l'aval de Crest, les dérogations pour le prélèvement d'eau à des fins d'irrigation sont fréquentes (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). La confluence avec le Rhône fait régulièrement l'objet d'interventions de dragage en raison du dépôt sédimentaire (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). La forte fréquentation touristique en été risque enfin d'altérer l'habitat par le piétinement des fonds. Une étude des sites potentiels pour une opération pilote de réintroduction de l'apron, menée dans le cadre du premier programme LIFE (Labonne et Gaudin, 2000), avait cependant listé la rivière Drôme parmi les sites prioritaires et avait finalement conduit à sa sélection. L'espèce étant classée « en danger critique d'extinction » et sa reproduction artificielle en captivité étant maîtrisée, les acteurs du PNA ont préféré privilégier une réintroduction par multiplication en captivité plutôt que par translocation (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

B. Modalités de reproduction en captivité

a. Populations sources utilisées

L'application des recommandations décrites dans la partie bibliographique conduirait à choisir la population de la Durance comme population source pour la réintroduction. En effet, les suivis ont montré qu'elle est stable d'un point de vue démographique, avec des densités qui paraissent suffisantes pour que des individus y soient prélevés sans impacter la viabilité de la population. De plus, c'est la population qui présente la plus grande diversité génétique. En outre, la Durance et la Drôme font partie de la même unité adaptative significative : elles ont donc une histoire évolutive

d'adaptations environnementales commune (Dubut et Chappaz, 2017). Enfin, les conditions environnementales sont globalement similaires entre les deux rivières (Laroche et Durand, 2004).

Cependant, pour des raisons politiques, les aprons utilisés pour la multiplication en captivité ont initialement été prélevés exclusivement dans la rivière Beaume. La diversité génétique y est inférieure à celle dans la Durance mais reste élevée et la population de la Beaume est un peu plus différenciée de la population historique de la Drôme que celle de la Durance. Jusqu'en 2013, seuls des alevins issus de reproducteurs sauvages capturés dans la Beaume ont ainsi été relâchés dans la Drôme. En 2010, les alevins ont été relâchés uniquement à l'aval du pont de Mirabel-et-Blacons (*cf.* Figure 10), infranchissable par les juvéniles, pour tester si les aprons relâchés à l'amont les années précédentes s'étaient reproduits dans la Drôme. Aucun alevin n'a été observé à l'amont les deux années suivantes, suggérant qu'il n'y avait pas eu de naissances en milieu naturel (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Les acteurs du projet ont émis l'hypothèse que la souche Beaume était inadaptée à la rivière Drôme, peut-être en termes de date de reproduction ou de température (plus élevée dans la Beaume, Monnet, 2016). Ils ont conclu qu'il fallait tenter de changer de souche. Fin 2012, la vidange du canal d'Oraison dans la Durance a offert l'occasion avec les pêches de sauvetage de changer de souche pour la multiplication en captivité. Entre 2013 et 2015 a eu lieu une période de transition où les reproducteurs utilisés provenaient de la Beaume mais aussi de la Durance (isolés dans des bassins séparés) et des alevins des deux souches ont été réintroduits dans la Drôme. Puis, à partir de 2015 et jusqu'à la fin des réintroductions en 2018, seuls des aprons sauvages de la Durance ont été utilisés pour la multiplication en captivité et donc seuls des alevins de souche Durance ont été relâchés dans la Drôme.

L'utilisation de deux populations sources pour la réintroduction n'a donc pas été planifiée au départ, elle s'est imposée car la souche Beaume s'est révélée inadaptée. Le risque de dépression hybride semble faible car les populations d'aprons ne sont isolées que depuis le début du XX^e et que les conditions environnementales restent globalement similaires.

b. Renouveau des reproducteurs

Initialement, une trentaine de reproducteurs sauvages étaient maintenus en captivité et produisaient des alevins qui étaient ensuite réintroduits. Le génotypage de 54 marqueurs microsatellites (Dubut *et al.*, 2010) à partir de fragments de nageoires a permis de comparer la diversité génétique des aprons nés en captivité à celle des aprons sauvages de la même souche (Barbary, 2015). La richesse allélique (ADZE, Szpiech *et al.*, 2008), l'effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison (NeESTIMATOR, Do *et al.*, 2014) et l'effectif efficace basé sur des analyses de parenté (COLONY, Jones et Wang, 2010) ont été estimés (Tableau 5). Pour la Beaume et la Durance, les résultats étaient similaires : les aprons nés en captivité ont une richesse allélique et un effectif efficace (quelle que soit la méthode) plus faibles que les aprons sauvages. Ceci est dû au fait que l'on recourt à un nombre de reproducteurs restreint et que ceux-ci ne sont pas renouvelés (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015).

Tableau 5 : Richesse allélique et effectif efficace estimés à l'aide de 54 marqueurs microsatellites pour différentes populations d'aprons du Rhône (d'après Barbary, 2015). $Ne(LD)$ et $Ne(parenté)$: effectif efficace estimé respectivement par la méthode du déséquilibre de liaison et de l'analyse de parenté, Ar : richesse allélique, IC 95 % : intervalle de confiance à 95 %.

	Echantillon	Origine	Date d'échantillonnage	Effectif	$Ne(LD)$ [IC 95 %]	$Ne(parenté)$ [IC 95 %]	Ar
souche Beaume	PLT 2002	sauvage	2002	52	145,4 [111,5 ; 204,3]	71 [48 ; 108]	3,20
	PLT 2012	sauvage	2012	29	116,7 [77,7 ; 221,2]	49 [29 ; 84]	3,22
	RAM	captivité génération 1	2005	29	6,9 [5,8 ; 8,1]	7 [4 ; 21]	2,46
	C08	captivité génération 1	2008	41	5,1 [4 ; 6,1]	6 [3 ; 21]	2,67
	C8D	captivité génération 2	2009-2013	88	26,2 [23 ; 27,6]	34 [22 ; 56]	2,69
souche Durance	V4V5	sauvage	2012	28	1619,8 [295,8 ; +∞]	79 [50 ; 146]	4,04
	D13-D14	captivité génération 1	2013-2014	75	12,3 [11,7 ; 13]	11 [5 ; 26]	3,27
Drôme	DROME	sauvage	2011-2014	27	10 [9,2 ; 11]	19 [9 ; 38]	3,63

Les valeurs pour les aprons échantillonnés dans la Drôme seront analysées dans la partie 1.4.C.c.

Afin de limiter la perte de diversité génétique liée à la multiplication en captivité, il a été décidé de renouveler régulièrement les reproducteurs. Ainsi, en 2015, 2016 et 2017, une trentaine d'aprons sauvages ont été capturés en automne dans la Durance au site où la densité observée est la plus importante. Ils se sont ensuite reproduits en captivité puis ont été relâchés dans la Drôme l'année suivante avec leurs descendants.

c. Frai et élevage des alevins

L'étape de multiplication en captivité a été confiée en 2005 au Muséum d'histoire naturelle de Besançon, sous la direction de Mickaël Béjean. Les essais précédents de reproduction de l'apron du Rhône en captivité avaient échoué (Béjean, 2019b). Le moment de la ponte étant peu prévisible, la technique de *stripping* (extraction de la laitance et des ovules par pression abdominale) ne pouvait pas être mise en œuvre donc des frayères artificielles ont été élaborées (Figure 11). Celles-ci prennent la forme de bacs étroits contenant des graviers où la vitesse du courant est plus importante qu'ailleurs, avec pour objectif d'imiter les radiers du milieu naturel. Ainsi, les aprons se reproduisent sans intervention directe de l'Homme, ce qui limite leur stress. Par contre, il n'y a pas de contrôle sur les croisements : par exemple les mâles dominants peuvent se reproduire davantage, ce qui peut faire augmenter l'apparementement entre les alevins. Une cache par apron leur permet de se cacher au calme dans le bassin hors des périodes d'accouplement. L'affection principale rencontrée est la mycose des branchies, favorisée par les dépôts de matière organique et à laquelle les aprons sont davantage sensibles en période de reproduction. Elle est traitée par de l'oxalate de vert de malachite à 0,1 mg/L ou du chloramine-T à 20 mg/L (Béjean, 2019a).

Figure 11 : Femelle côtoyée par trois mâles dans une frayère artificielle juste avant l'expulsion de ses ovules (crédit photographique : M. Béjean)



A partir de 2008, la reproduction commence à porter des fruits mais le taux d'éclosion reste faible (Béjean, 2019b). Les causes suspectées sont une durée et une température inadéquates de vernalisation, période entre novembre et février qui suit la gamétogenèse et précède le frai. Des essais sont alors menés dans le but d'améliorer les cycles de température en captivité. Il apparaît qu'il faut 120 jours à 5°C pour atteindre le meilleur taux d'éclosion, qui est de 80 % (Béjean, 2019b). Ce nouveau cycle de températures permet de produire plus d'alevins en 2013 que toutes les années précédentes réunies. Ces conditions en captivité ne peuvent cependant pas être extrapolées au milieu naturel où l'apron se reproduit à des cycles thermiques différents, avec une grande variabilité des températures (Maazouzi et Olivier, 2017). En revanche, la forte diminution du taux d'éclosion observée en captivité lorsque la vernalisation est raccourcie (taux d'éclosion de 20 % pour 75 jours à 5°C par exemple) interpelle quant à d'éventuels effets du réchauffement climatique sur la reproduction de l'espèce *in situ*.

Après l'éclosion, les larves sont séparées des adultes et placées dans des petits volumes par lots de 50 à 200 (Béjean, 2019b) puis dans de plus grands volumes à 1 mois avec une température entre 17 et 20°C pour la phase de croissance. Les alevins sont relâchés à l'âge de 2 mois environ (Béjean, 2019a). La proposition consistant à élaborer un programme d'acclimatation au milieu de réintroduction avant que celle-ci n'ait lieu n'a pas été retenue car trop complexe et coûteuse à mettre en place ainsi que stressante pour les alevins (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Un petit nombre d'aprons n'est pas réintroduit et sert pour des tests sur le dimensionnement des passes à poissons, des études pour détecter l'apron *via* l'ADN environnemental ou la présentation au public pour sensibiliser ce dernier à la sauvegarde de l'espèce (Béjean, 2019b).

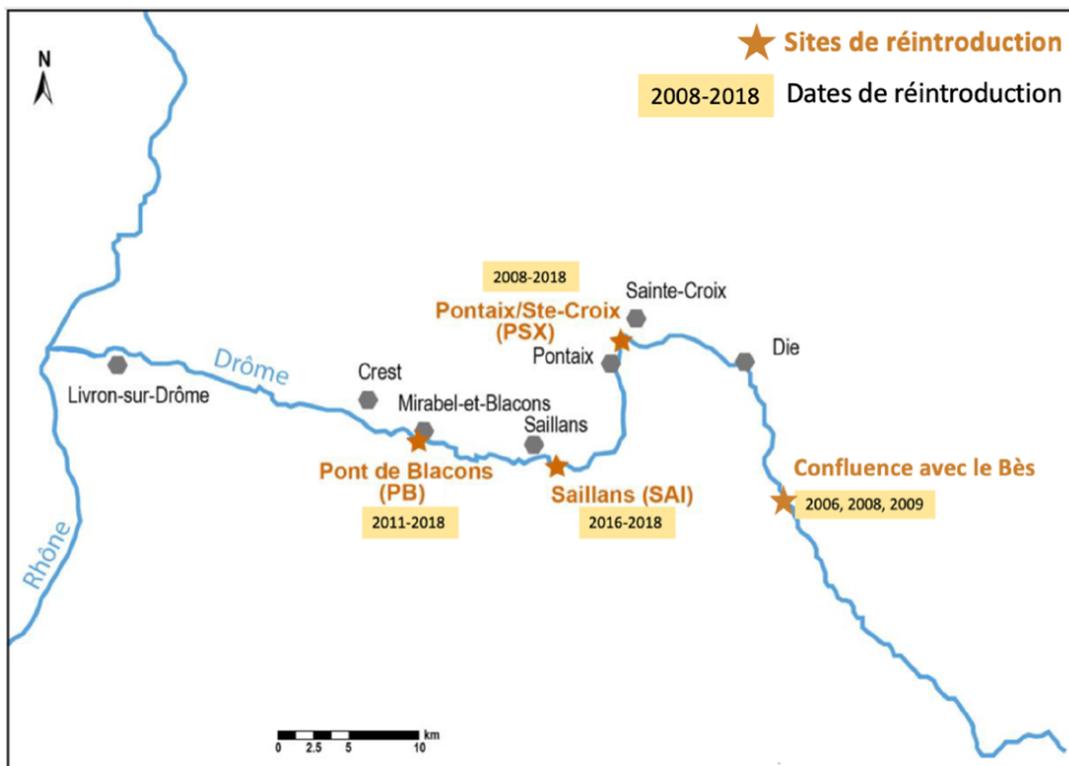
C. Modalités de mise en œuvre et suivi de la réintroduction

a. Sites et dates de réintroduction

Jusqu'en 2010, les réintroductions ont eu lieu sur trois secteurs : la confluence avec le Bès, Pontaix/Sainte-Croix et Blacons/Aouste (Figure 12) (Georget, 2017). Des aprons avaient déjà été observés sur ces sites et l'habitat apparaissait favorable. Cependant, peu d'aprons étant observés autour de la confluence avec le Bès les années suivantes et ce site étant éloigné de l'Observatoire

Apron de Saillans, il a finalement été abandonné. A partir de 2013, les aprons de souche Durance sont plutôt réintroduits à l'amont à Pontaix/Sainte-Croix et ceux de souche Beaume plus à l'aval à Blacons/Aouste. Ce choix permet de faciliter les suivis génétiques. A partir de 2016, le site de Saillans se rajoute aux deux sites principaux de réintroduction, Pontaix/Sainte-Croix et Blacons/Aouste. La majorité des aprons a été réintroduite à Blacons/Aouste (57 % des aprons réintroduits entre 2006 et 2016) puis à Pontaix/Sainte-Croix (34 %) (cf. Annexe 1 pour le détail des réintroductions effectuées).

Figure 12 : Sites de réintroduction dans la rivière Drôme (d'après Georget *et al.*, 2017 ; Dubut, 2020)



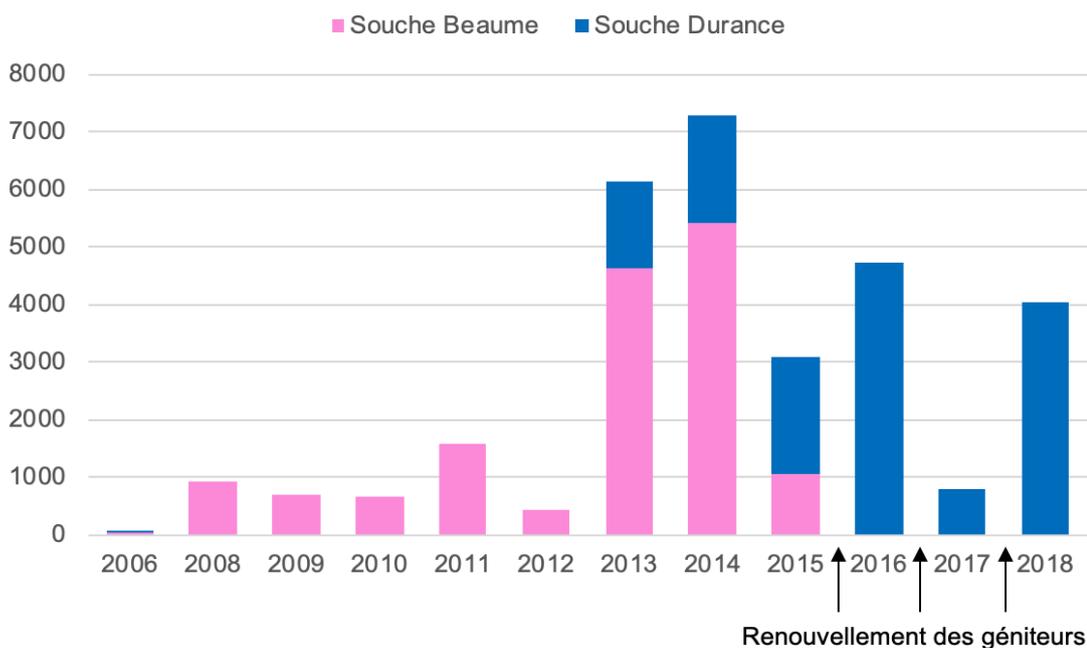
Les alevins sont réintroduits en mai-juin, ce qui correspond à la période de croissance durant laquelle les températures se réchauffent (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, 2015). Les aprons sont comptés, placés dans des sacs puis transportés jusqu'au site de réintroduction. Là, le sac est placé dans l'eau afin que la température à l'intérieur s'équilibre avec celle de l'extérieur puis de l'eau de la rivière est progressivement introduite dans le sac avant le lâcher. Le lâcher a lieu de préférence en début de soirée pour respecter la biologie de l'espèce. Au maximum 5 000 aprons sont lâchés par site de réintroduction couvrant quelques centaines de mètres.

b. Effectifs réintroduits

En 2006, des aprons non issus du programme de reproduction artificielle ont été relâchés dans le Drôme : ce sont des adultes qui proviennent de la captivité (n=40) et de pêches de sauvetage (n=10) (Georget, 2017). Ensuite, de 2008 à 2018, la quasi-totalité des aprons réintroduits dans la Drôme étaient des alevins issus de la multiplication en captivité. Des géniteurs ont été réintroduits

en 2011 (n=25), en 2016 (n=26) et en 2018 (n=46). Les adultes qui se sont reproduits en 2016 n'ont donné que très peu d'alevins (Figure 13) ; ils n'ont pas été relâchés en 2017 mais conservés une année de plus afin qu'ils se reproduisent à nouveau avant d'être relâchés en 2018. Les adultes sauvages capturés en 2016 étaient en effet porteurs du trématode *Dactylogyrus* sp., parasite des branchies, à l'origine de la mortalité de 25 % des reproducteurs (Béjean, 2019a). Un traitement à base de praziquantel à 3 mg/L a permis d'éradiquer l'infestation.

Figure 13 : Effectifs annuels d'aprons du Rhône réintroduits dans la rivière Drôme en fonction de la souche génétique (d'après Georget *et al.*, 2017)



Au total, entre 2006 et 2018, 30 481 aprons ont été réintroduits dans la Drôme. Parmi eux, il y avait 159 adultes dont 97 reproducteurs (qui représentent donc 0,3 % du total). La multiplication des souches Beaume et Durance dans des bassins différents en captivité a permis de connaître le nombre exact d'aprons de chaque souche réintroduits dans la Drôme. Ainsi, parmi les aprons réintroduits il y avait 55,8 % d'aprons de souche Beaume et 44,2 % de souche Durance.

c. Résultats du suivi jusqu'en 2015

- *Suivi démographique*

La population d'aprons de la Drôme a fait l'objet d'un suivi démographique réalisé par l'Agence Française de la Biodiversité entre 2008 et 2016 aux stations Livron et Saillans (Tableau 6). La densité augmente en 2016 sur le site de Saillans mais demeure très faible. Plusieurs hypothèses sont possibles : soit la réintroduction n'a pas fonctionné/était insuffisante, soit la Drôme ne peut accueillir qu'un nombre limité d'aprons et les densités sont en train de revenir vers les valeurs historiques qui sont faibles.

Tableau 6 : Suivi démographique de la population d'aprons du Rhône dans la Drôme entre 2008 et 2016 réalisé par l'Agence Française pour la Biodiversité (d'après Georget et al., 2017). Code couleur (en nombre d'aprons observés sur 100 m) :

	: 0
	: 0,1 - 2
	: 2,1 - 5
	: non prospecté

Cours d'eau	Nom station	Méthode	Longueur prospectée (en m)	Nombre d'aprons observés (ramené à un linéaire de 100 m)								
				2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Drôme	Saillans	Lampe	1200	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,1	0,1	0,1	2,4
Drôme	Livron	Lampe	400		0,0							0,0

L'apron serait aujourd'hui présent avec certitude sur la portion de la Drôme située entre Blacons et Pontaix/Sainte-Croix soit sur un linéaire de 35 km (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). Étant donné que des aprons ont été observés à Livron à partir de 2017, l'apron serait potentiellement présent également sur la portion Blacons-Livron, ce qui correspondrait à 28 km supplémentaires. En outre, il serait intéressant de rechercher sa présence sur deux affluents de la Drôme, la Gervanne et la Roanne, qui n'ont pas été prospectés depuis 2005-2007.

- *Suivi démogénétique*

D'un point de vue démogénétique, une étude que nous avons déjà présentée (Barbary, 2015) (*cf.* partie 1.4.B.b.) a estimé la richesse allélique ainsi que l'effectif efficace évalué à partir du déséquilibre de liaison et de l'analyse de parenté pour différentes populations d'aprons (*cf.* Tableau 5). Elle comprend des aprons sauvages et nés en captivité des deux souches ainsi que des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2011 et 2014. L'effectif efficace (N_e) des aprons de la Drôme est inférieur à ceux des aprons sauvages Beauce et Durance, ce qui est une conséquence prévisible des opérations de réintroduction. Cependant, il est supérieur à celui de trois des quatre populations nées en captivité, ce qui est positif et signifie que les aprons dans la Drôme ont conservé une plus grande diversité que l'échantillon d'aprons nés en captivité étudié. Par ailleurs, la richesse allélique (A_r) des aprons de la Drôme est supérieure à celles de toutes les populations nées en captivité, ce qui est également encourageant. La comparaison avec les populations sauvages montre que les résultats sont intermédiaires entre ceux provenant de la Beauce et ceux de la Durance. Peut-être que les aprons échantillonnés dans la Drôme appartiennent pour moitié à la souche Beauce et pour moitié à la souche Durance, ce qui expliquerait la valeur intermédiaire de l' A_r . Ainsi, les aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2011 et 2014 présentent globalement une diversité génétique supérieure aux aprons nés en captivité mais inférieure aux populations sauvages (à l'exception de l' A_r supérieure dans la Drôme par rapport à la Beauce).

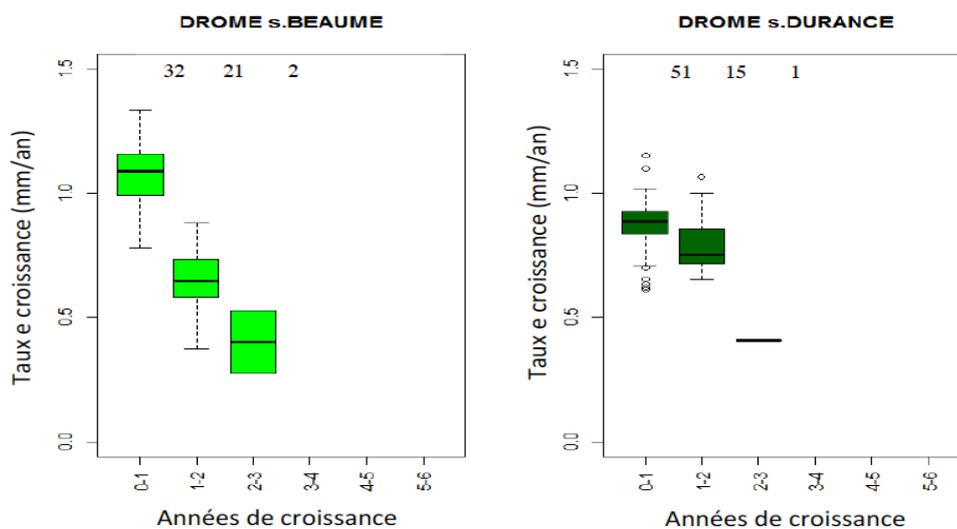
Une autre étude a échantillonné des aprons dans la Drôme en 2015 ($n=33$) et génotypé le panel de 54 microsatellites décrit précédemment (Dubut *et al.*, 2010) pour rechercher d'éventuels aprons nés *in situ* (Dubut et Chappaz, 2017). L'analyse d'assignation à l'aide du logiciel STRUCTURE (Falush *et al.*, 2007) a révélé que deux individus prélevés à Blacons (Figure 12) sont

des hybrides Beaume-Durance, ce qui prouve que les aprons se reproduisent dans la rivière Drôme. La reconstruction de liens de parenté avec le logiciel COLONY (Jones et Wang, 2010) a montré qu'il y avait au total sept aprons nés dans la Drôme, de souche Beaume et hybride. Ils ont tous été échantillonnés au niveau de Blacons, suggérant que les conditions y sont favorables pour la reproduction de l'espèce. L'observation de rassemblements et de comportements de reproduction en 2019 confirme que l'espèce se reproduit dans la Drôme (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). D'autre part, l'étude des microsatellites a mis en évidence la présence d'aprons de souche Durance au niveau de Blacons (alors que cette souche n'était réintroduite qu'à Pontaix/Sainte-Croix), ce qui confirme que les aprons sont capables de dévalaison (Dubut et Chappaz, 2017). Inversement, le fait que des aprons de souche Beaume soient retrouvés en amont du seuil de Blacons indique que les aprons sont capables de le franchir à la montaison. Enfin, les aprons de souche Beaume réintroduits à Pontaix/Sainte-Croix entre 2008 et 2010 semblent être remplacés par des aprons de souche Durance (réintroduite sur le site à partir de 2013) dès 2014. Cela montre que la survie des aprons ne se prolonge pas au-delà de trois ans sur ce secteur et qu'il n'y a pas eu de reproduction de la souche Beaume.

- *Patrons de croissance*

Les patrons de croissance apparaissent différents entre les aprons des souches Beaume et Durance échantillonnés dans la Drôme en 2015 (n=84, prélevés à Blacons et Sainte-Croix) alors qu'ils expérimentent des conditions identiques dans cette rivière (Figure 14) (Monnet, 2016). Ces patrons semblent par ailleurs différents de ceux des aprons sauvages de la Beaume et de la Durance. Il faudrait explorer davantage ces différences de croissance sur un échantillon plus important et sur plusieurs années pour voir s'il existe une réelle différence et pour tenter de l'expliquer si c'est le cas.

Figure 14 : Patrons de croissance des aprons de la Drôme en fonction de leur souche génétique (d'après Monnet, 2016). Les effectifs sont indiqués au-dessus de chaque diagramme en boîte. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu. Les aprons ont été échantillonnés en 2015 à Blacons et Sainte-Croix.



Deuxième partie : étude expérimentale

1. Introduction

Nous avons vu dans la partie bibliographique que les réintroductions sont généralement associées à des effets démogénétiques tels qu'une perte de diversité génétique, une diminution de l'effectif efficace, une modification des fréquences alléliques et un risque accru de consanguinité. L'opération de réintroduction de l'apron du Rhône dans la rivière Drôme respecte la plupart des recommandations de la littérature scientifique. Ainsi, une étude préalable a été menée pour sélectionner un site de réintroduction *ad hoc* (Labonne et Gaudin, 2000), la qualité de l'habitat s'y est améliorée à la fin du XX^e siècle, de nombreuses études conduites lors du premier programme LIFE ont permis de mieux connaître l'espèce réintroduite, l'utilisation d'une trentaine de reproducteurs devrait permettre de conserver la majorité de l'hétérozygotie de la population source (Ralls et Ballou, 2013), le milieu en captivité reproduit le milieu naturel, le nombre de générations exploitées en captivité est limité, le choix des partenaires sexuels est libre et les accouplements sont peu stressants car sans intervention humaine. D'un point de vue génétique, il aurait été préférable que les reproducteurs proviennent dès le départ de la rivière Durance. Cependant, la population d'aprons de la Beauce est une population viable, abondante, présentant une grande diversité génétique (Labonne *et al.*, 2003 ; Labonne et Gaudin, 2005 ; Dubut et Chappaz, 2017) donc l'utilisation initiale de cette source restait tout de même intéressante. Le remplacement des reproducteurs de souche Beauce par des reproducteurs de souche Durance à partir de 2013 a rendu l'opération davantage conforme aux recommandations, et ce plus encore à partir de 2015 où les reproducteurs ont été renouvelés annuellement. Le Plan National d'Action I en faveur de l'apron du Rhône prévoit enfin un suivi pluriannuel de la population réintroduite comprenant plusieurs volets afin d'évaluer et d'optimiser la stratégie de conservation de l'apron, en particulier dans l'optique d'éventuelles réintroductions futures.

C'est dans le cadre de ce suivi que nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les modalités de multiplication en captivité comme de réintroduction ont permis de limiter la perte de diversité génétique, la diminution de l'effectif efficace et la consanguinité. Nous avons souhaité en particulier mesurer les effets démogénétiques du changement de souche des reproducteurs et de leur renouvellement. Pour cela, des fragments de nageoire ont été échantillonnés sur des aprons de la Drôme puis génotypés pour un panel de 54 marqueurs microsatellites (Dubut *et al.*, 2010). Ceux-ci nous ont ensuite servi à estimer l'effectif efficace, la richesse allélique, l'homozygotie par locus, le coefficient de consanguinité et le coefficient d'apparentement entre 2015 et 2019. Nous avons également estimé ces paramètres sur des données génétiques préexistantes provenant d'aprons sauvages de la Beauce et de la Durance, utilisées comme références. Nous faisons l'hypothèse que la stratégie adoptée permet à la population réintroduite de présenter des valeurs qui se rapprochent de celles des populations sources.

Le second volet de cette étude s'est intéressé à deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel. Nous avons vu que, par leur association avec l'histoire de vie, ces traits reflètent une stratégie évolutive. Ils sont de plus associés à une meilleure survie ainsi qu'à un meilleur succès reproducteur, même s'ils ne confèrent pas toujours une meilleure valeur sélective sur la totalité de la vie de l'individu. Nous avons testé d'une part une éventuelle influence de la souche

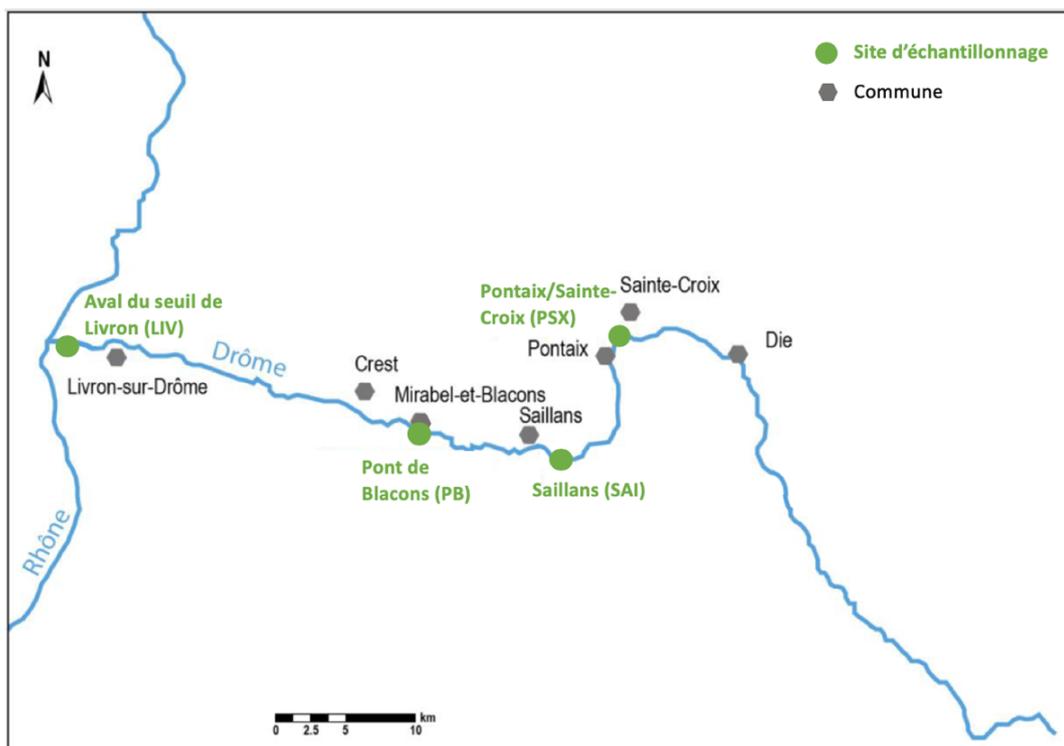
génétique et de la diversité génétique individuelle, représentée par l'homozygotie par locus, sur ces traits chez l'apron afin de tenter d'expliquer d'éventuelles différences individuelles. D'autre part, pour chaque souche, la comparaison avec les aprons des rivières Beaume et Durance a permis d'évaluer indirectement l'effet environnemental associé à la rivière Drôme. Enfin, la comparaison sur ces traits des sites de la Drôme pourrait nous permettre d'identifier des sites plus ou moins favorables pour l'apron. Ce volet de l'étude est basé sur les données d'une précédente étude (Monnet, 2016) et sur l'échantillonnage d'aprons dans la Drôme entre 2015 et 2019. L'état corporel a été estimé à l'aide d'un coefficient de condition, le *Scaled Mass Index*, obtenu à partir des mesures de masse et de longueur. La croissance a été obtenue pour chaque année de vie à partir de mesures scalimétriques. Dans la littérature scientifique, la croissance a une héritabilité moyenne à forte alors que celle de l'état corporel est généralement faible chez les poissons. Un effet « souche » pourrait donc potentiellement exister mais nous avons fait l'hypothèse qu'il serait plus important pour la croissance que pour l'état corporel. La diversité génétique individuelle est faiblement corrélée positivement avec la croissance mais pas avec l'état corporel donc nous nous attendions à retrouver ce type de schéma dans notre étude. Enfin, ces deux traits sont influencés par les conditions environnementales donc nous pensions que le site et l'année pourraient expliquer une part importante des éventuelles différences individuelles observées.

2. Matériels et méthodes

A. Plan d'échantillonnage

L'échantillonnage a été conduit annuellement entre 2015 et 2019 sous la direction de l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB). Les secteurs d'échantillonnage étaient, de l'amont vers l'aval : Pontaix/Sainte-Croix (PSX), Saillans (SAI), le pont de Blacons (PB), et enfin, à partir de 2018, l'aval du seuil de Livron (LIV) (Figure 15). Les secteurs PSX, SAI et PB comprennent les sites de réintroduction de l'espèce. En 2017, les prospections menées par les agents de l'AFB ont mis en évidence la présence d'aprons à l'aval du seuil de Livron (LIV). Le secteur LIV a donc été intégré au programme de suivi à partir de 2018. Les linéaires prospectés mesuraient 4,5 km pour PSX, 3,5 km pour SAI, 2,5 km pour PB et 600 m pour LIV.

Figure 15 : Sites d'échantillonnage des aprons dans la rivière Drôme (d'après Dubut, 2020)



L'échantillonnage a été conduit de nuit. Pour chaque secteur, une nuit a été programmée chaque année entre mai et octobre donc hors de la période de reproduction ce qui signifie que mâles et femelles ne peuvent pas être distingués par la simple observation. Lors de chaque campagne, cinq personnes réparties en ligne dans la largeur ont remonté le linéaire convenu de l'aval vers l'amont. Les aprons ont été repérés à la lampe frontale, leurs rétines reflétant la lumière, puis ils ont été capturés par pêche électrique. Les aprons étaient attirés puis s'immobilisaient dans le champ électrique produit par l'électrode plongée dans l'eau, ce qui permettait de les récupérer aisément dans des filets.

La longueur à la fourche des spécimens capturés a été mesurée (longueur du museau à la fourche de la nageoire caudale, précision d'un mm) et ils ont été pesés (précision de 0,1 g). Un fragment de 4x4 mm de la deuxième nageoire dorsale a été prélevé aux ciseaux puis conservé dans de l'éthanol à 96 %. Enfin, 8 à 15 écailles sur l'un des côtés sous la première nageoire

dorsale ont été prélevées à l'aide d'une pince fine puis conservées dans une enveloppe. Les écailles n'ont été prélevées que sur les individus assez grands pour qu'ils aient au moins un an afin de réaliser des mesures de croissance, c'est-à-dire à partir de 6 cm de longueur environ. Les aprons ont ensuite été relâchés à proximité de leur lieu de capture.

Au total, entre 2015 et 2019, des écailles ont été prélevées sur 351 individus, 347 aprons ont été pesés et mesurés et 376 ont fait l'objet d'un prélèvement de fragment de nageoire (Tableau 7).

Tableau 7 : Bilan des effectifs d'aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix

Rivière	Drôme															Total			
	LIV			PB				SAI				PSX							
Station	2017	2018	2019	2015	2016	2017	2018	2019	2015	2016	2017	2018	2019	2015	2016	2017	2018	2019	
Années d'échantillonnage																			
Aprons avec écailles prélevées	0	33	10	32	10	10	4	2	3	4	20	15	4	48	52	51	36	17	
Aprons mesurés et pesés	0	33	6	32	10	10	4	2	3	4	20	15	4	48	52	51	36	17	
Aprons avec nageoire échantillonnée	2	37	13	32	8	9	6	2	3	15	20	23	4	46	58	48	41	9	
Total aprons avec écailles prélevées	43			58				46				204				351			
Total aprons mesurés et pesés	39			58				46				204				347			
Total aprons avec nageoire échantillonnée	52			57				65				202				376			

B. Températures de l'eau et calcul des degrés-heures

Les relevés horaires de température de l'eau entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 pour les rivières Beaume (Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes), Durance (Syndicat Mixte d'Aménagement de la Vallée de la Durance) et les sites PSX, SAI, PB, LIV de la Drôme (Syndicat Mixte de la Rivière Drôme) ont été compilés. Les sondes mesurant la température peuvent être déplacées, sortir de l'eau, leurs piles se décharger donc il est difficile d'obtenir des données thermiques fiables sur de longues périodes (déjà mentionné par Maazouzi et Olivier, 2017). L'année sélectionnée est la seule au cours de laquelle des données étaient disponibles pour tous les sites. Après traitement, il s'est avéré que le site PSX présentait des températures aberrantes sur la période estivale dont certaines dépassaient les 40°C. Nous pensons que la sonde s'est retrouvée hors de l'eau et avons décidé d'écarter ce site. Les relevés horaires nous ont permis de calculer des degrés-heures (Gu, 2016) au-dessus du seuil de 14°C pour chaque heure et de les sommer entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 pour pouvoir ensuite comparer les sites entre eux. Nous avons choisi 14°C car c'est la température à partir de laquelle la croissance a lieu chez l'apron du Rhône (Maazouzi et Olivier, 2017). Ces degrés-heures nous ont servi d'indicateurs d'éventuelles différences thermiques entre les rivières et au sein de la Drôme. Nous avons utilisé RStudio version 1.3.1093 (R Development Core Team, 2021) pour le traitement des données et le calcul des degrés-heures.

C. Détermination de l'âge et du taux de croissance par analyse scalimétrique

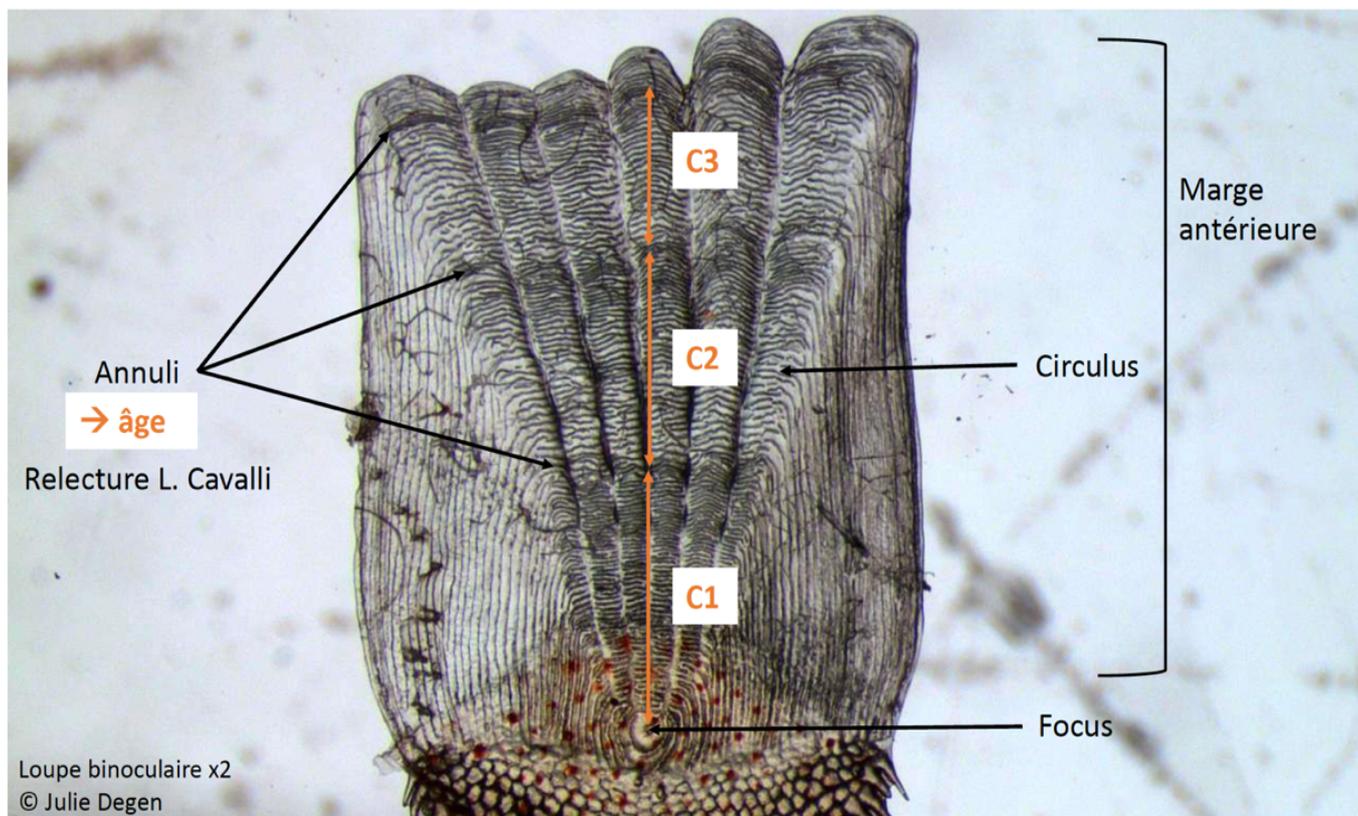
Les analyses scalimétriques se basent sur la corrélation entre la croissance en longueur et la croissance des écailles (Casselman, 1990). La lecture d'écailles est une méthode non létale,

largement utilisée et fiable pour estimer l'âge et la croissance des poissons (Hamidan et Britton, 2015).

Les écailles sont sorties des enveloppes, nettoyées avec du papier, puis placées entre lame et lame afin d'être observées à la loupe binoculaire. A partir du centre, nommé « focus », des stries de croissance, les « circuli », sont distribuées radialement. Ceux-ci sont davantage resserrés l'hiver du fait d'une moindre croissance et forment alors un « annulus » (Figure 16). Les annuli sont précédés d'une diminution progressive des distances entre les circuli puis suivis d'une augmentation de ces distances correspondant à la reprise de la croissance au printemps. Les annuli marquent toute la largeur de l'écaille (Danancher *et al.*, 2007). Il convient d'être attentif à la présence d'« anneaux supplémentaires », témoins d'un ralentissement de la croissance dû par exemple à un stress thermique en été (Ombredane et Baglinière, 1992). Le comptage des annuli à partir du focus sur la marge antérieure de l'écaille renseigne donc sur l'âge de l'individu.

Concernant l'estimation des taux de croissance, nous avons choisi la mesure directe sur les écailles afin de nous baser sur des données non transformées plutôt que le rétrocalcul des longueurs à la fourche qui ajouterait de l'incertitude à celle des mesures. La croissance la première année (C1, 0-1 an) est estimée par la mesure de la distance entre le focus et le premier annulus. Les distances inter-annuli permettent ensuite d'estimer la croissance des années suivantes (C2 et C3). Pour chaque individu, trois écailles lisibles et non régénérées (écailles de forme modifiée reformées suite à un traumatisme) sont sélectionnées. Les mesures sont réalisées sur la marge antérieure de l'écaille le long d'un axe le plus vertical possible au grossissement x2 sur l'écran de l'ordinateur (logiciel *Toupview*, 2020). La moyenne est calculée sur les trois écailles. Tous les individus ont bénéficié d'une deuxième lecture par Laurent Cavalli pour la détermination de l'âge.

Figure 16 : Écaille d'apron du Rhône observée à la loupe binoculaire (x2). Cet individu présente 3 annuli donc il a au moins 3 ans (3+). C1, C2, C3 : croissance les 1^{re}, 2^e et 3^e années de vie.



Les données de croissance d'aprons échantillonnés en 2014 et 2015 dans les rivières Beaume et Durance servent de points de comparaison. Ces mesures ont été réalisées par Gauthier Monnet (relecture par Rémi Chappaz) à l'oculaire micrométrique. Il avait également mesuré les aprons échantillonnés dans la Drôme en 2015. Nous nous sommes assurés que les deux modes de lecture fournissent des résultats similaires et comparables (Annexe 2).

D. Estimation du coefficient de condition

Afin d'évaluer l'état corporel de chaque individu, nous avons choisi le *Scaled Mass Index* (SMI) (Peig et Green, 2009) comme coefficient de condition. Comme vu précédemment (cf. 1.2.B.a), il permet de standardiser la masse sur le format et reflète la taille relative des réserves énergétiques des dernières semaines avant la mesure. Il est calculé selon la formule suivante :

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

M_i et L_i sont respectivement la masse et la longueur de l'individu i . L_0 est la moyenne des longueurs à la fourche des aprons échantillonnés dans la Drôme dont l'âge et la souche sont connus. Le coefficient b_{SMA} est calculé par une Régression par l'Axe Majeur de la masse sur la

longueur. Le SMI correspond donc à la masse qu'aurait l'individu considéré si sa longueur était égale à L_0 . A l'échelle du bassin du Rhône, un effet année important a été observé pour le SMI chez l'apron (Villsen et al. 2021). La comparaison des SMI des aprons de la Drôme avec ceux des rivières Beaume et Durance a donc été réalisée uniquement sur les aprons capturés la même année donc en 2015, seule année où des données étaient disponibles pour les trois rivières.

E. Acquisition et analyse des données génétiques

L'ADN a été extrait des fragments de nageoires à l'aide du kit Gentra® Puregene® Tissue Kit (QIAGEN) à l'IMBE et 58 marqueurs microsatellites ont été génotypés (Dubut *et al.*, 2010). Quatre microsatellites ont été ensuite écartés, n'étant pas à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Aux données issues des individus échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019 (n=376), des données microsatellites d'aprons de la Drôme capturés entre 2011 et 2014 (n=27) ainsi que d'aprons des rivières Durance (sites HEN et SSL, 2007 et 2008, n=66) et Beaume (sites PLT et BEA+BAV, 2012, n=60) ont été ajoutées.

Nous avons tout d'abord filtré les données. Lorsque deux individus présentaient des génotypes parfaitement identiques (mis en évidence avec COLONY version 2.0.6.6, Jones et Wang, 2010), c'est-à-dire que le même apron avait été capturé deux fois, un seul génotype a été conservé. Les génotypes différents mais très similaires, appartenant en réalité au même individu suite à une erreur de génotypage, ont été identifiés grâce à GIMLET version 1.3.3 (Valière, 2002). Lorsque le taux de loci identiques pour un couple de génotypes dépassait 98 %, nous avons éliminé l'un des génotypes. Au total, 19 génotypes ont ainsi été écartés.

La souche et le niveau d'hybridation de chaque individu capturé dans la Drôme ont été déterminés à l'aide du logiciel NEWHYBRIDS version 1.1 beta (Anderson et Thompson, 2002) *via* l'application EASYPARALLEL (Zhao *et al.*, 2020). Les catégories possibles sont : souche Beaume, souche Durance, hybrides de première (F1) et de deuxième génération (F2, F1xBeaume et F1xDurance). Comme référence, nous avons fourni au logiciel les génotypes d'aprons des rivières Durance (HEN, 2007 et 2008, n=33) et Beaume (PLT, 2012, n=52). Un *run* avec 400 000 *burnin* puis 400 000 itérations a été conduit. Au vu du faible nombre d'hybrides échantillonné (n=12), l'ensemble des hybrides (F1, F2, F1xBeaume et F1xDurance) a été regroupé dans la même catégorie, nommée « hybride ».

L'homozygotie par locus, que nous utilisons comme indicateur de la diversité génétique individuelle, a été calculée à l'aide du package R *GENHET* (Coulon, 2010) selon la formule suivante (Aparicio *et al.*, 2006) :

$$HL = \sum E_h / (\sum E_h + \sum E_j)$$

E_h et E_j sont les hétérozygoties attendues pour un locus donné que l'individu possède sous forme respectivement homozygote (h) ou hétérozygote (j). Cet indicateur est corrélé à l'homozygotie totale dans le génome et ainsi indirectement au risque de dépression de consanguinité (Aparicio *et al.*, 2006). Il est également adapté aux populations sujettes à des variations de la diversité génétique (Coulon, 2010).

Les paramètres démogénétiques décrits dans les paragraphes qui suivent sont calculés sur différents groupes : dans la Drôme par année, au site PSX par année, ainsi qu'aux sites SAI et LIV

en 2018. Cela permet d'évaluer leur évolution temporelle et de comparer les sites entre eux pour une même année lorsque les effectifs sont suffisants. Ils sont aussi évalués sur les échantillons d'aprons de la Beaume et de la Durance afin de pouvoir les comparer avec ceux de la Drôme.

Le logiciel COLONY version 2.0.6.6 (Jones et Wang, 2010) a été utilisé pour calculer l'effectif efficace (N_e) basé sur les liens de parenté. Les fréquences alléliques de référence utilisées ont été calculées sur les aprons des rivières Durance (HEN et SSL, 2007 et 2008, $n=66$) et Beaume (PLT et BEA+BAV, 2012, $n=60$) à l'aide du logiciel ARLEQUIN version 3.5 (Excoffier et Lischer, 2010). La méthode *full likelihood*, qui permet d'utiliser simultanément l'information contenue dans tous les génotypes, est choisie car elle confère davantage de précision (Jones et Wang, 2010). Le logiciel est paramétré pour une espèce dioïque et diploïde, où les accouplements sont aléatoires, les mâles et les femelles sont polygames, avec présence de consanguinité, sans *a priori* sur la taille des fratries et sans mise à jour des fréquences alléliques. Nous effectuons un *run* par groupe, avec une précision et une longueur de *run* moyennes. A l'instar de précédents travaux réalisés sur l'apron, nous estimons la fréquence d'erreur de génotypage à 2,5 % et celle de mutation à 2,5 % (Barbary, 2015). COLONY renvoie la valeur de N_e associée à un intervalle de confiance à 95 % estimé par *bootstrapping*. Quant au N_e basé sur le déséquilibre de liaison, il est obtenu grâce à N_E ESTIMATOR version 2.1 (Do *et al.*, 2014) avec les mêmes fréquences alléliques de références que celles utilisées pour COLONY sans exclusion des allèles rares et avec des accouplements aléatoires. N_E ESTIMATOR fournit un intervalle de confiance à 95 % paramétrique basé sur le χ^2 (Chi2) (Waples, 2006).

Étant donné que la richesse allélique (A_r) dépend de la taille de l'échantillon (Foulley et Ollivier, 2006), elle est calculée, ainsi que son écart-type, pour l'effectif du plus petit groupe (ici $n=20$, Tableau 8) à l'aide du logiciel ADZE version 1.0 (Szpiech *et al.*, 2008). Nous avons choisi d'estimer la richesse allélique plutôt que l'hétérozygotie attendue car elle reflète mieux le potentiel adaptatif de la population (Vilas *et al.*, 2015). De plus, les valeurs d'hétérozygotie varient peu entre les populations d'aprons (Laroche et Durand, 2004 ; Dubut et Chappaz, 2017) donc A_r nous a semblé plus informatif. Enfin, le coefficient individuel de consanguinité (F) et le coefficient d'apparentement entre deux individus (R) sont calculés par la méthode *Trio Maximum Likelihood* implémentée dans COANCESTRY version 1.0.1.9 (Wang, 2011) avec présence de consanguinité. Cette méthode est la plus fiable lorsqu'un grand nombre de marqueurs est utilisé (Wang, 2007). Les fréquences alléliques de référence sont les mêmes que pour COLONY et N_E ESTIMATOR. Pour chacun des groupes, nous avons calculé la moyenne et l'écart-type des F des individus du groupe ainsi que la moyenne et l'écart-type des R des dyades.

F. Modélisation de la croissance et de l'état corporel

Les analyses statistiques sont réalisées sur RStudio version 1.3.1093 (R Development Core Team, 2021). Nous construisons trois modèles linéaires mixtes pour trois variables réponses : la croissance la première année (C1, 0-1 an), la deuxième année (C2, 1-2 ans) et le *Scaled Mass Index* (SMI) avec la fonction *lmer* (package *lme4*). Le fait que nous n'ayons obtenu que 44 individus de plus de 3 ans explique pourquoi nous n'avons pu modéliser que C1 et C2. Les effets fixes sont la souche et l'homozygotie par locus. Les effets aléatoires sont le site de capture et l'année (année calendaire de croissance pour C1 et C2, année de capture pour le SMI). Les individus inclus dans les modèles sont ceux dont l'âge et le génotype est connu, soit 301 individus pour C1, 131 pour C2 et 301 pour SMI. Le modèle le plus parcimonieux est sélectionné à l'aide de

la fonction *dredge* (package *MuMIn*), qui classe tous les modèles possibles sur le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs (AICc). Nous avons ensuite évalué l'ajustement de ce modèle avec la fonction *r.squaredGLMM* (package *MuMIn*), qui renvoie le R² marginal (R2M, part de variance expliquée par les effets fixes) et le R² conditionnel (R2C, part de variance expliquée par les effets fixes et aléatoires). Nous vérifions une deuxième fois les variables retenues dans le modèle par une sélection pas à pas descendante avec la fonction *anova*. Les hypothèses d'utilisation du modèle linéaire sont vérifiées visuellement (package *ggplot2*, Annexe 3).

Concernant les mesures scalimétriques, nous avons vérifié avec des ANCOVA (Analyses de la Covariance) que la relation entre la longueur à la fourche et la taille des écailles ne varie pas en fonction du site de capture et de la souche (fonctions *lm* et *anova*, Annexe 4). De plus, nous avons vérifié que l'âge des individus ne biaise pas nos modèles en testant l'ajout de la classe d'âge en effet fixe (tests de Tukey, fonctions *lm* et *emmeans*, Annexe 5). Enfin, il avait été mis en évidence que le SMI est significativement plus faible en automne par rapport au printemps et à l'été (Villsen, en cours de publication). Nous avons donc vérifié qu'il n'y avait pas de biais lié au mois de capture, avec la même méthode que pour l'âge (Annexe 6). Toutes les figures présentées dans ce travail ont été tracées grâce à la fonction *ggplot* du package *ggplot2*.

G. Tests statistiques

A l'intérieur de chacun des modèles décrits précédemment (pour C1, C2 et SMI), les comparaisons de moyennes par paires entre les souches sont conduites à l'aide de tests de Tukey (fonction *emmeans*).

Afin d'étudier les variations spatio-temporelles, nous construisons sur le même principe que précédemment trois autres modèles linéaires pour C1, C2 et SMI avec cette fois en effets fixes la souche, le site et l'année (année calendaire de croissance pour C1 et C2, année de capture pour le SMI). Nous effectuons ensuite dans ces modèles des comparaisons par paires à l'aide de tests de Tukey.

Enfin, pour les comparaisons avec les rivières Beaume et Durance, les effectifs varient beaucoup et les distributions n'apparaissent pas tout à fait normales donc un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis (fonction *kruskal.test*) est utilisé pour tester l'effet de la rivière. Si l'effet est significatif, nous utilisons de tests de Wilcoxon-Mann-Whitney avec correction de Holm (fonction *pairwise.wilcox.test*) pour les comparaisons deux à deux.

Nous avons choisi un risque de première espèce $\alpha=5\%$ pour tous nos tests statistiques.

3. Résultats

A. Suivi des paramètres démogénétiques

A l'échelle de la rivière Drôme, les valeurs de l'effectif efficace (N_e) des aprons ainsi que la valeur de la richesse allélique (A_r) augmentent sensiblement entre 2015 et 2019 (Tableau 8). A l'inverse, les valeurs des coefficients d'apparement (R) et de consanguinité (F) décroissent régulièrement pour la même période. L'homozygotie par locus (HL) connaît quelques fluctuations mais décroît également entre 2015 et 2019. Ce patron de variation temporelle des paramètres démogénétiques est retrouvé à l'échelle de la station PSX.

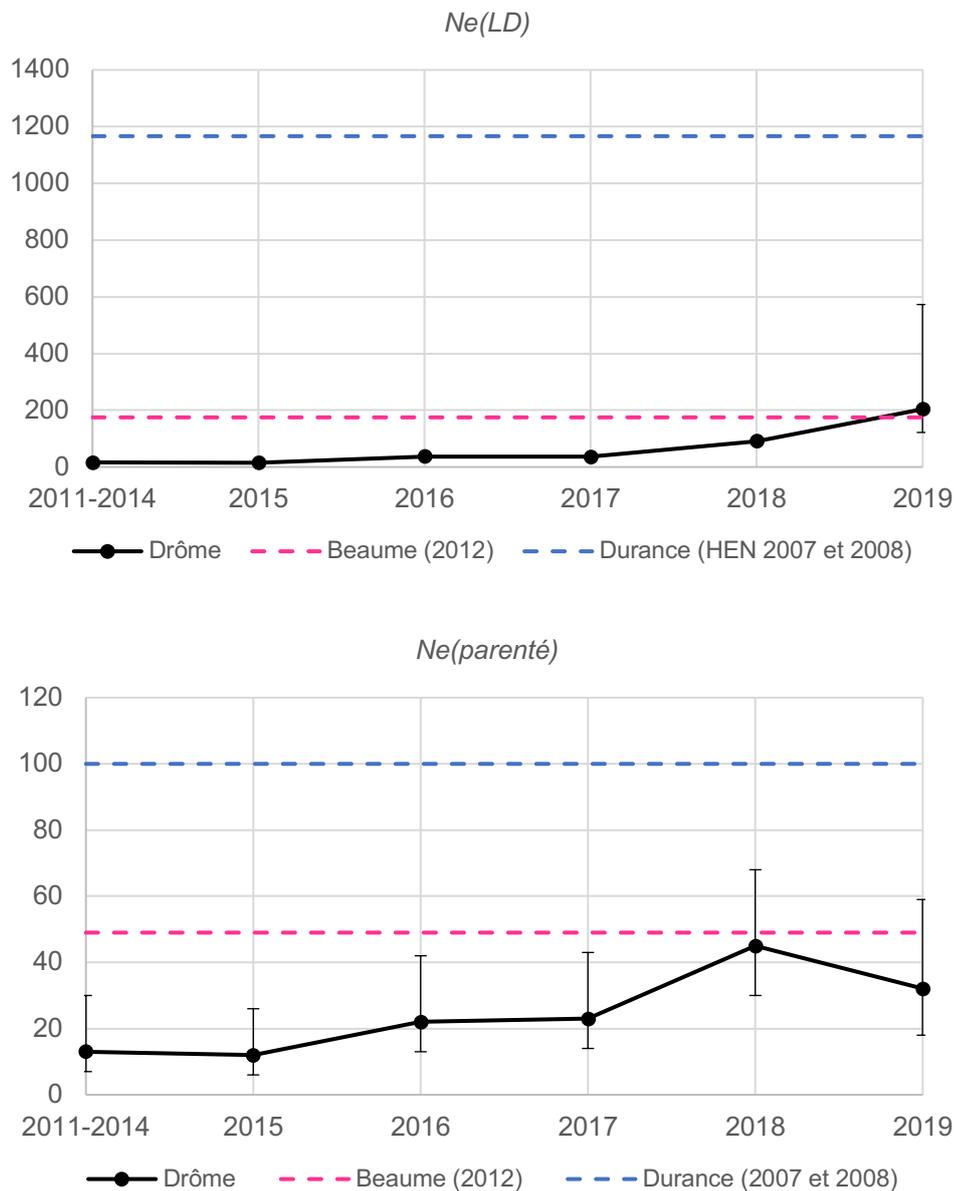
Les mesures réalisées pour l'année 2018 révèlent que le site SAI présente un N_e plus important associé à un R et un F plus faibles que les sites PSX et LIV. D'autre part, le site LIV est celui où le N_e est le plus faible et les coefficients R et F les plus grands des trois sites comparés.

Tableau 8 : Synthèse des paramètres démogénétiques estimés pour les populations d'aprons des rivières Drôme, Beaume et Durance. Année : année d'échantillonnage, n : effectif, $Ne(LD)$: effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison, $Ne(parenté)$: effectif efficace basé sur l'analyse de parenté, Ar : richesse allélique, R : coefficient d'apparentement moyen, F : coefficient de consanguinité moyen, HL : homozygotie par locus moyenne. IC : Intervalle de confiance. PSX : Pontaix/Sainte-Croix, SAI : Saillans, LIV : Livron, PLT : lieu-dit « Les Platanes », BEA+BAV : Beaume aval, HEN : lieu-dit « Les Henris », SSL : Sasse – Saint-Lazare.

Groupe étudié	Année	n	$Ne(LD)$ [IC 95 %]	$Ne(parenté)$ [IC 95 %]	Ar	R	F	HL
Rivière Drôme	2011-2019	384	53,2 [52,0 ; 54,4]	43 [29 ; 68]	3,551 ± 0,300	0,111 ± 0,134	0,085 ± 0,093	0,416 ± 0,079
2011-2014	2011-2014	26	16,1 [14,7 ; 17,7]	13 [7 ; 30]	3,401 ± 0,270	0,145 ± 0,177	0,096 ± 0,088	0,433 ± 0,089
2015	2015	81	15,0 [14,4 ; 15,7]	12 [6 ; 26]	3,319 ± 0,250	0,161 ± 0,188	0,113 ± 0,106	0,438 ± 0,085
2016	2016	81	37,6 [35,8 ; 39,6]	22 [13 ; 42]	3,462 ± 0,277	0,127 ± 0,145	0,073 ± 0,080	0,406 ± 0,069
2017	2017	73	35,8 [34,0 ; 37,8]	23 [14 ; 43]	3,516 ± 0,310	0,127 ± 0,138	0,084 ± 0,085	0,414 ± 0,072
2018	2018	98	91,7 [85,8 ; 98,3]	45 [30 ; 68]	3,572 ± 0,316	0,103 ± 0,115	0,071 ± 0,094	0,405 ± 0,083
2019	2019	25	203,9 [121,9 ; 573,0]	32 [18 ; 59]	3,589 ± 0,336	0,087 ± 0,090	0,056 ± 0,080	0,407 ± 0,077
Site PSX Drôme								
15PSX	2015	46	12,5 [11,7 ; 13,4]	6 [3 ; 21]	3,047 ± 0,234	0,267 ± 0,187	0,087 ± 0,085	0,409 ± 0,075
16PSX	2016	58	35,4 [33,0 ; 37,9]	14 [8 ; 30]	3,308 ± 0,268	0,183 ± 0,157	0,064 ± 0,056	0,397 ± 0,055
17PSX	2017	44	39,6 [36,1 ; 43,7]	18 [10 ; 35]	3,373 ± 0,294	0,169 ± 0,145	0,066 ± 0,067	0,397 ± 0,055
18PSX	2018	35	66,9 [57,7 ; 79,0]	25 [15 ; 46]	3,554 ± 0,318	0,120 ± 0,126	0,068 ± 0,098	0,396 ± 0,088
Autres sites Drôme								
18SAI	2018	20	95,8 [64,2 ; 179,9]	33 [18 ; 68]	3,428 ± 0,327	0,099 ± 0,106	0,041 ± 0,043	0,393 ± 0,057
18LIV	2018	37	60,9 [53,2 ; 70,8]	23 [13 ; 44]	3,464 ± 0,270	0,135 ± 0,130	0,089 ± 0,111	0,410 ± 0,092
Rivière Beaume								
PLT	2012	29	143,1 [91,5 ; 306,9]	35 [20 ; 62]	3,033 ± 0,239	0,164 ± 0,122	0,081 ± 0,068	0,447 ± 0,068
BEA+BAV	2012	31	143,4 [95,4 ; 272,8]	33 [19 ; 60]	3,021 ± 0,231	0,153 ± 0,114	0,064 ± 0,058	0,429 ± 0,067
Rivière Durance								
HEN	2007 et 2008	33	1166,5 [373,0 ; +∞]	62 [38 ; 105]	3,735 ± 0,344	0,073 ± 0,075	0,063 ± 0,062	0,410 ± 0,075
SSL	2007 et 2008	33	+∞ [619,9 ; +∞]	66 [42 ; 112]	3,741 ± 0,336	0,073 ± 0,071	0,045 ± 0,055	0,371 ± 0,068

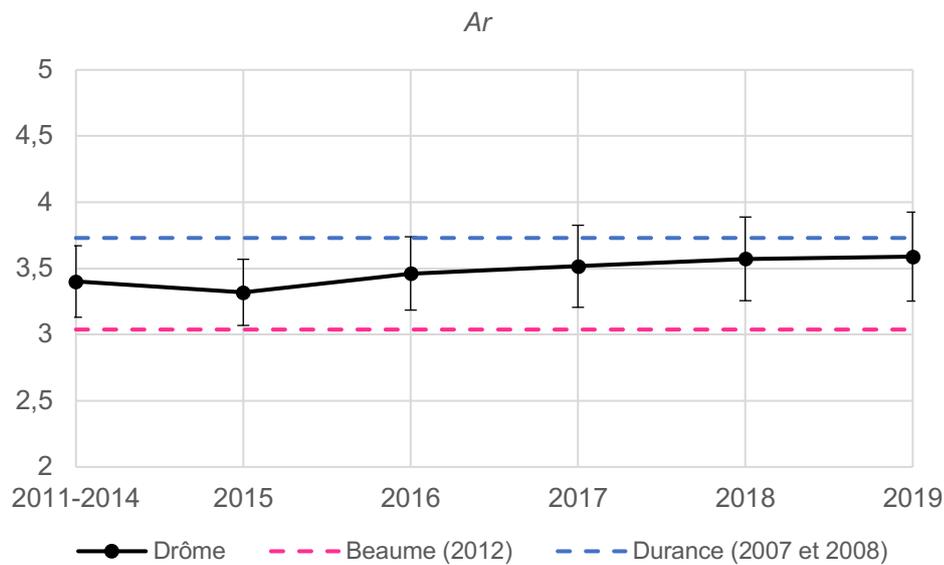
Les valeurs de $Ne(LD)$ et de $Ne(parenté)$ dans la rivière Drôme se rapprochent de celles dans la rivière Beaume à partir de 2018 mais restent faibles en comparaison avec les valeurs dans la rivière Durance (Figure 17).

Figure 17 : Variation temporelle de l'effectif efficace de la population d'aprons dans la rivière Drôme estimé selon deux méthodes différentes. $Ne(LD)$: effectif efficace basé sur le déséquilibre de liaison, $Ne(parenté)$: effectif efficace basé sur l'analyse de parenté. Les barres d'erreur délimitent les intervalles de confiance à 95 %.



La richesse allélique (A_r) évaluée dans la Drôme est supérieure à celle de la Beaume dès 2015 et se rapproche au fil des années de suivi des valeurs mesurées dans la Durance (Figure 18).

Figure 18 : Variation temporelle de la richesse allélique (A_r) de la population d'aprons dans la rivière Drôme. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.



D'autre part, le coefficient d'apparentement moyen (R) et l'homozgotie par locus moyenne (HL) dans la Drôme sont inférieurs à ceux de la Beauce à partir de 2016 et le coefficient de consanguinité moyen (F) est inférieur à celui de la Beauce à partir de 2018. Les courbes de variation temporelle pour ces paramètres sont disponibles en annexe (Annexe 7).

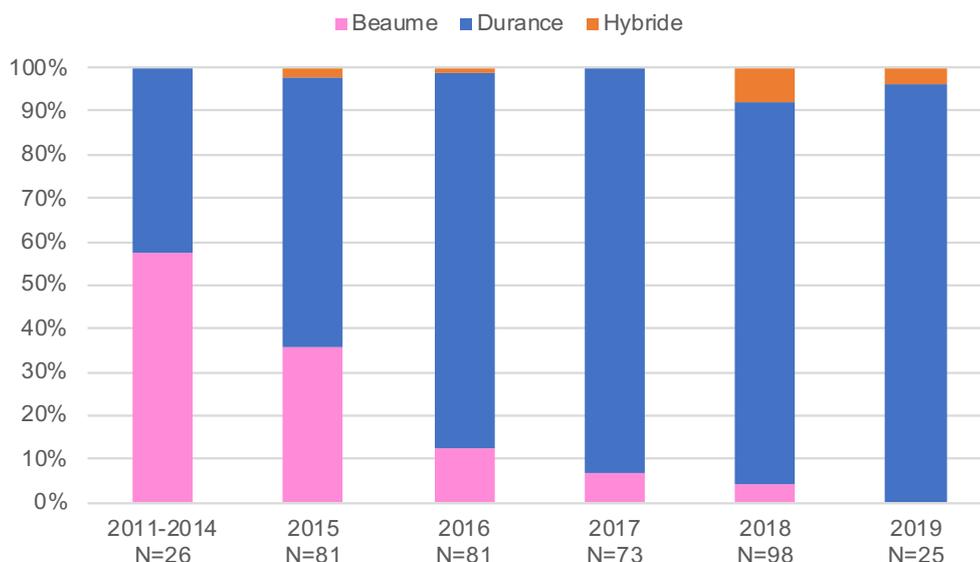
B. Étude de deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel

a. Bilan des effectifs obtenus pour chaque souche génétique

La détermination des souches à l'aide de NEWHYBRIDS (Anderson et Thompson, 2002) révèle que parmi les aprons échantillonnés dans la rivière Drôme entre 2011 et 2019, 80,5 % sont de souche Durance ($n=309$), 16,4 % de souche Beauce ($n=63$) et 3,1 % sont des hybrides ($n=12$).

De plus, la proportion d'aprons de souche Beauce diminue au cours du temps alors que celle d'aprons de souche Durance augmente (Figure 19).

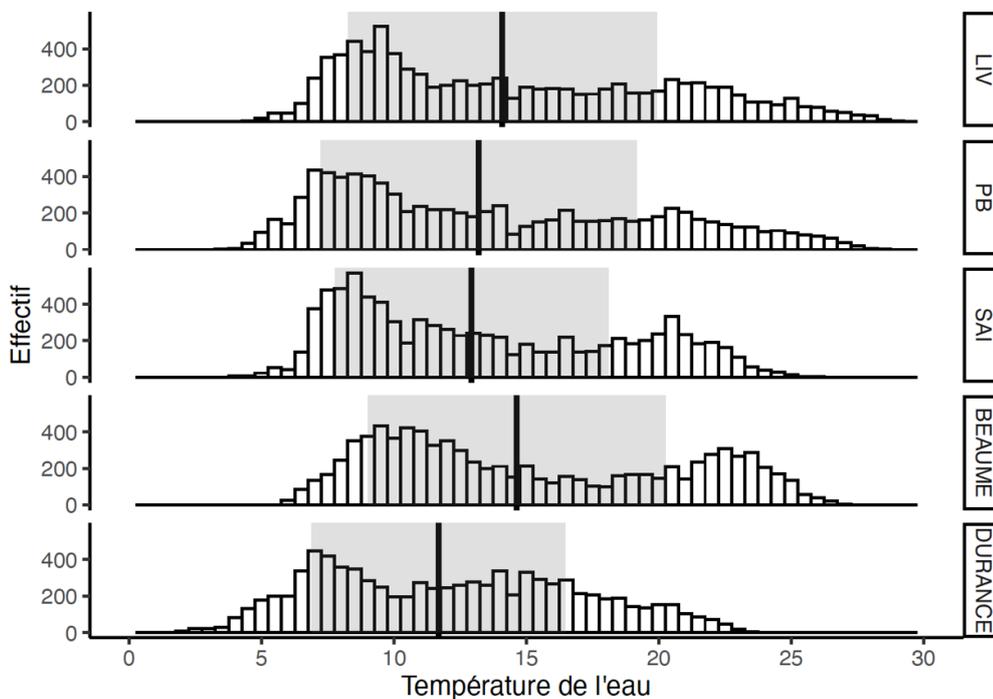
Figure 19 : Variation temporelle de la fréquence de chaque souche parmi les aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2011 et 2019. N : effectifs.



b. Températures de l'eau et degrés-heures supérieurs à 14°C calculés

L'histogramme des températures de l'eau entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 permet de visualiser les différences entre les sites étudiés (Figure 20).

Figure 20 : Histogrammes des températures de l'eau entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016. La barre verticale noire indique la moyenne et la zone grise l'écart-type. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans.



Nous avons calculé la somme des degrés-heures supérieurs à 14°C entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 car c'est la température à partir de laquelle la croissance a lieu chez l'apron du Rhône (Maazouzi et Olivier, 2017). La rivière Beaume présente le nombre de degrés-heures supérieurs 14°C le plus important, suivie par la rivière Drôme et enfin la rivière Durance (Tableau 9). Pour ce qui concerne la rivière Drôme, se succèdent par ordre de degrés-heures décroissant les sites Livron (LIV), de Pont de Blacons (PB) puis de Saillans (SAI) (*cf.* Figure 15 pour leur localisation). Cela correspond globalement à un gradient aval-amont.

Tableau 9 : Degrés-heures supérieurs à 14°C (DH>14°C) dans les rivières Beaume, Durance et Drôme entre le 16/11/2015 et le 16/11/2016 calculés d'après Gu, 2016. La température de 14°C marque le seuil à partir duquel la croissance a lieu chez l'apron du Rhône. LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix.

Rivière	Station	DH>14°C
Drôme	LIV	2468894
	PB	2144140
	SAI	1550390
Beaume	Labeaume	2709331
Durance	Les Henris	1057886

c. Influence de la génétique

Le meilleur modèle pour la croissance la première année (C1) montre que la souche génétique explique 6,2 % de la variance observée dans le Drôme (Tableau 10). En moyenne, C1 est significativement supérieure chez les aprons de souche Beaume que chez les aprons de souche Durance (Tukey, $p=0,0024$). La C1 des hybrides n'est significativement différente d'aucune des souches précitées. L'homozygotie par locus n'explique pas la variance observée. Les effets aléatoires (site et année de croissance) expliquent quant à eux 45,2 % (R2C - R2M) de la variance observée.

Concernant la croissance la deuxième année (C2), le modèle retenu montre que ni la souche ni l'homozygotie par locus n'ont d'effet sur la croissance des aprons dans la Drôme la deuxième année. Pour C2, la variance associée au site et à l'année de croissance apparaît très faible (8 %).

Le modèle statistique retenu pour le coefficient de condition (*Scaled Mass Index*) montre que la souche génétique explique 10 % de la variance observée dans la Drôme (Tableau 10). Le SMI moyen des aprons de souche Beaume est significativement supérieur à celui des aprons de souche Durance (Tukey, $p=0,0011$). De plus, le SMI des hybrides est significativement supérieur à celui des aprons de souche Durance (Tukey, $p=0,0217$) mais n'est pas différent de celui des aprons de souche Beaume. En revanche, l'homozygotie par locus n'explique pas la variance observée. Les effets aléatoires (site et année de croissance) expliquent quant à eux 23 % (R2C - R2M) de la variance observée.

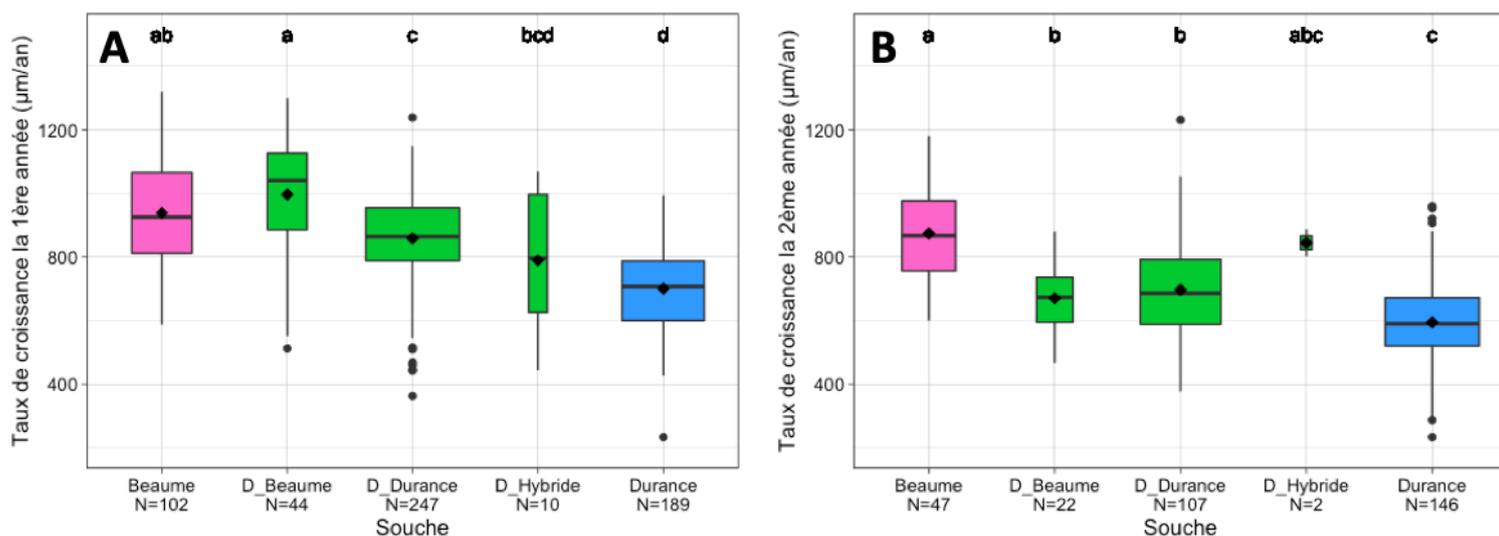
Tableau 10 : Synthèse des modèles linéaires mixtes sélectionnés. C1, C2 : croissances les 1^{re} et 2^e années de vie, AnnéeC1 et AnnéeC2 : années calendaires correspondant aux croissances les 1^{re} et 2^e années de vie, SMI : *Scaled Mass Index*. Df : degrés de liberté, *t* : *t-value*, *p* : *p-value*, R2M : R² marginal (effets fixes), R2C : R² conditionnel (effets fixes et aléatoires). Les effectifs sont de 301 aprons pour C1, 131 pour C2 et 301 pour SMI.

Variable réponse	Effets aléatoires	Effets fixes	Estimation	Ecart-type	Df	<i>t</i>	<i>p</i>	R2M	R2C	
C1	Site	Intercept	953,376	61,226	5,056	15,571	1,820E-05	0,062	0,514	
		AnneeC1	Durance	-118,100	33,784	278,705	-3,496	0,001		
		Souche	Hybride	-56,936	47,219	296,256	-1,206	0,229		
C2	Site	Intercept	684,276	23,100	1,827	29,620	0,002	0	0,080	
		AnneeC2								
SMI	Site	Intercept	15,711	0,464	8,369	33,876	2,970E-10	0,100	0,330	
		AnneeCapture	Durance	-1,329	0,344	160,178	-3,859	1,650E-04		
		Souche	Hybride	-0,122	0,510	289,930	-0,240	0,810		

d. Comparaison avec les rivières Beaume et Durance

La figure 21 compare la croissance la première (C1) et la deuxième année (C2) des aprons de chaque souche dans la Drôme avec celles des aprons des rivières Beaume et Durance.

Figure 21 : Croissance la 1^{re} (graphique A, n=592) et la 2^e année (graphique B, n=324) des aprons en fonction de la rivière et de la souche. Les losanges représentent les moyennes. Les groupes qui n'ont aucune lettre en commun ont des moyennes significativement différentes (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney). Beaume : rivière Beaume, D_Beaume : souche Beaume dans la Drôme, D_Durance : souche Durance dans la Drôme, D_hybrides : hybrides dans la Drôme, Durance : rivière Durance. N : effectifs. Les aprons ont été échantillonnés dans la Beaume et la Durance en 2014 et 2015. Ils ont été échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire (x2, *Toupview*, 2020) des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu.

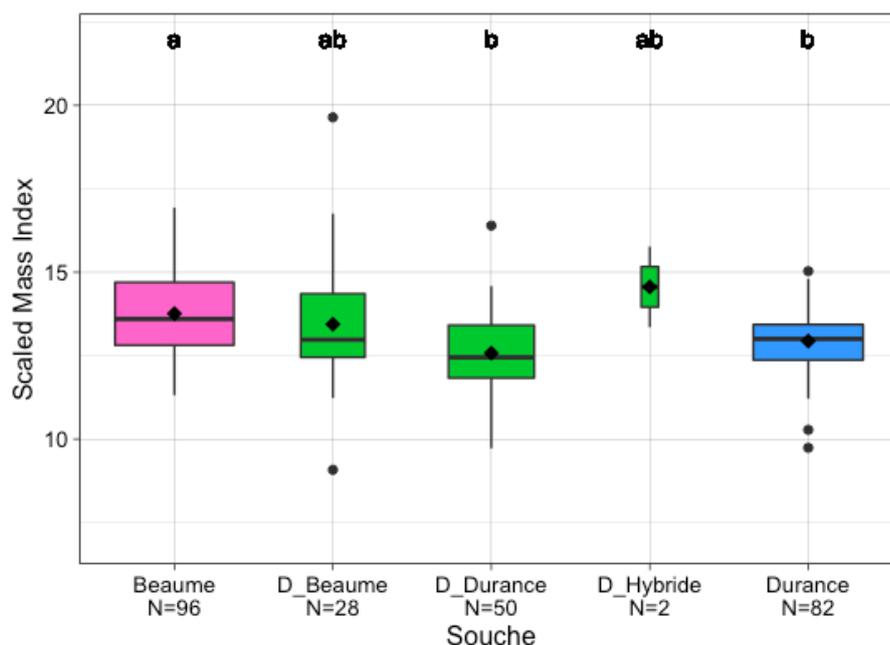


La rivière a un effet significatif sur la croissance la première année (C1) (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). La C1 des aprons de la rivière Beaume est supérieure à celle des aprons de la rivière Durance (Wilcoxon, $p < 0,001$). La C1 des aprons de souche Beaume capturés dans la Drôme n'est pas différente de celle des aprons de la rivière Beaume. En revanche, la C1 des aprons de souche Durance capturés dans la Drôme est supérieure à celle des aprons de la rivière Durance (Wilcoxon, $p < 0,001$). Enfin, la C1 des hybrides capturés dans la Drôme est inférieure à celle des aprons de souche Beaume capturés dans la Drôme (Wilcoxon, $p = 0,0399$).

La rivière a un effet significatif sur la croissance la deuxième année (C2) (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). La C2 des aprons de la rivière Beaume est supérieure à celle des aprons de la rivière Durance (Wilcoxon, $p < 0,001$). Dans la Drôme, les C2 des souches Beaume et Durance ne sont pas significativement différentes. En revanche, la C2 des aprons de souche Beaume capturés dans la Drôme est significativement inférieure à la C2 des aprons sauvages de la Beaume (Wilcoxon, $p < 0,001$), alors que la C2 des aprons de souche Durance capturés dans la Drôme est supérieure à celle des aprons sauvages de la Durance (Wilcoxon, $p < 0,001$).

La souche dans la rivière a un effet significatif sur le Scaled Mass Index (SMI) (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$) (Figure 22). Parmi les aprons échantillonnés en 2015, le SMI des aprons de la rivière Beaume est supérieur à celui des aprons de la rivière Durance (Wilcoxon, $p < 0,001$) et à celui des aprons de souche Durance dans la Drôme (Wilcoxon, $p < 0,001$). De plus, pour les deux souches, les SMI des aprons capturés dans la Drôme ne sont pas différents de ceux des aprons capturés dans leurs populations sources respectives.

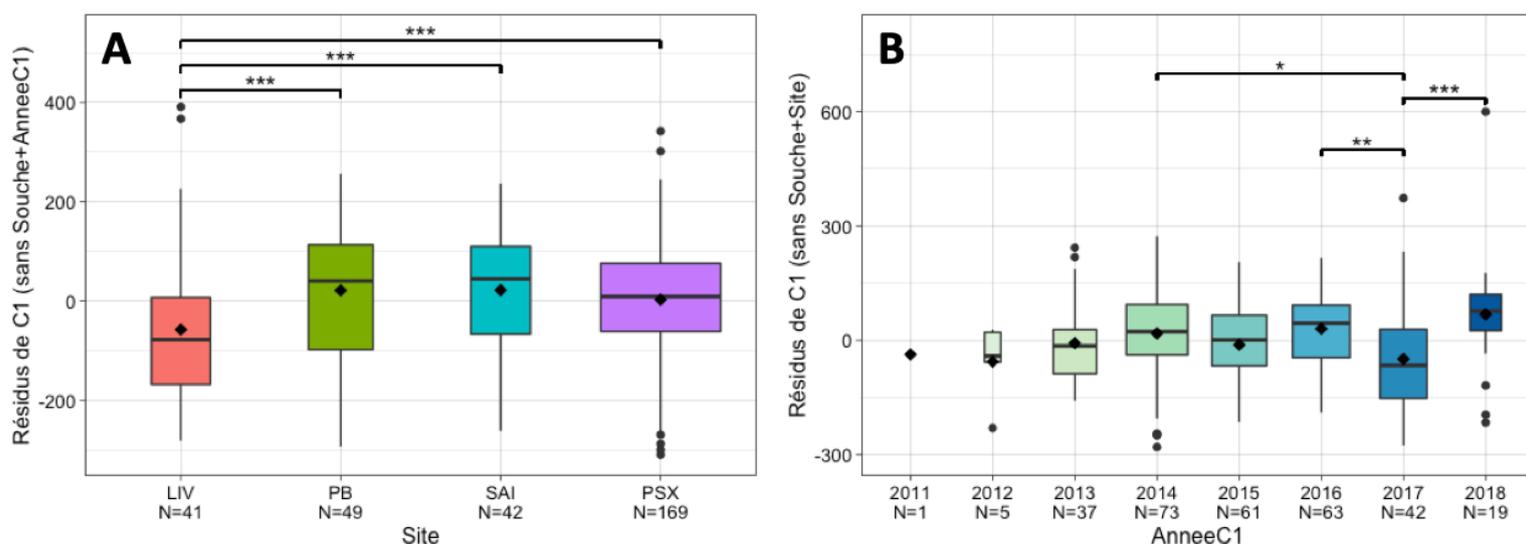
Figure 22 : Scaled Mass Index (SMI) des aprons échantillonnés en 2015 en fonction de la rivière et de la souche (n=258). Les losanges représentent les moyennes. Les groupes qui n'ont aucune lettre en commun ont des moyennes significativement différentes (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney). Beaume : rivière Beaume, D_Beaume : souche Beaume dans la Drôme, D_Durance : souche Durance dans la Drôme, D_hybrides : hybrides dans la Drôme, Durance : rivière Durance. N : effectifs. Le SMI a été calculé d'après Peig et Green, 2009.



e. Variations spatio-temporelles de la croissance et de l'état corporel

Les comparaisons par paires ne révèlent aucune différence pour la croissance la première année (C1) entre les sites Pont de Blacons (PB), Pontaix/Sainte-Croix (PSX) et Saillans (SAI). En revanche, les C1 dans chacun de ces trois sites sont significativement différentes de la C1 à Livron (LIV) (Tukey, $p < 0,001$) où la croissance moyenne est la plus faible (Figure 23). D'autre part, la C1 en 2017 est significativement inférieure à celles des années 2014, 2016 et 2018 (Tukey, $p = 0,0299$; $p = 0,0019$; $p = 0,0009$; Figure 23).

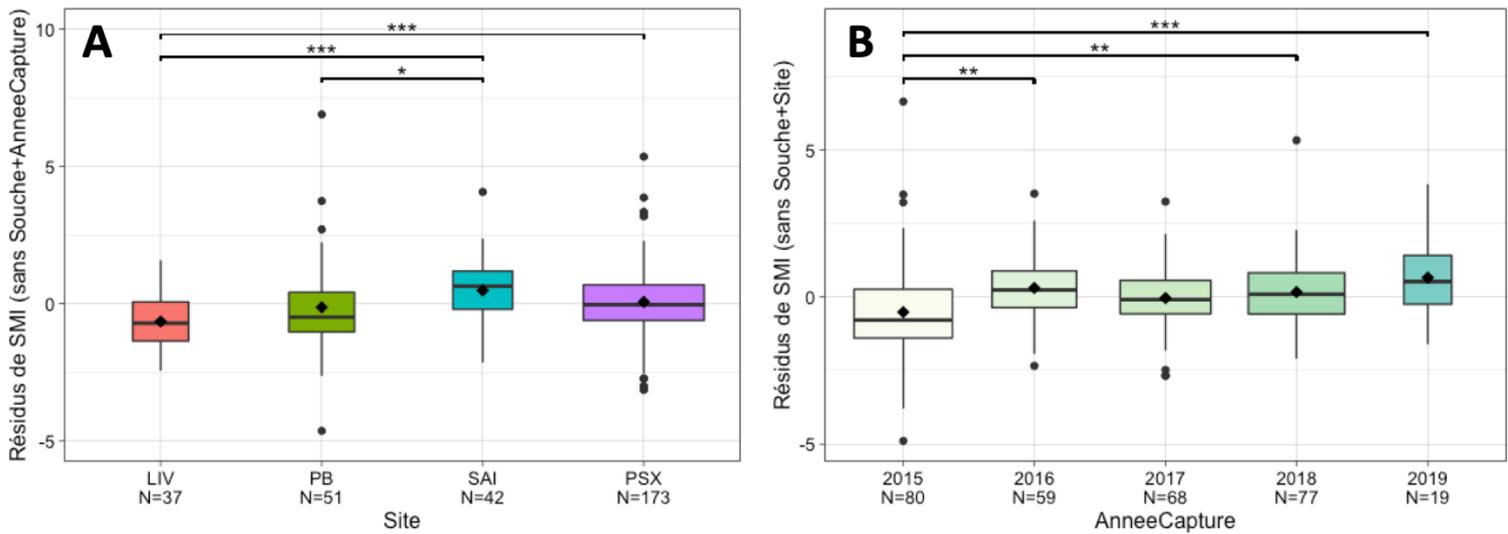
Figure 23 : Croissance la 1^{re} année des apons dans la Drôme en fonction du site de capture (graphique A) et de l'année calendaire de croissance (graphique B) (n=301). Les losanges représentent les moyennes. Ces diagrammes sont tracés à partir des résidus de C1 dans des modèles linéaires comprenant en effets fixes la souche, le site et l'année sauf le paramètre d'intérêt. AnnéeC1 : année calendaire où a lieu C1. De l'aval vers l'amont, LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix. N : effectifs. Degrés de significativité en fonction de la *p-value* (test de Tukey) : 0 '**' 0,001 '***' 0,01 '**' 0,05 '*' 0,1 '.' 1. Les apons ont été échantillonnés entre 2015 et 2019. Les taux de croissance annuels proviennent de la mesure à la loupe binoculaire (x2, *Toupview*, 2020) des distances inter-annuli, moyennée sur trois écailles par individu.**



Après comparaison des moyennes par paires (tests de Tukey), aucune différence significative entre les années ni entre les sites n'a été mise en évidence pour C2.

Les SMI des apons du site Livron (LIV) sont significativement inférieurs à ceux des apons des sites Saillans (SAI) (Tukey, $p < 0,001$) et Pontaix/Sainte-Croix (PSX) (Tukey, $p < 0,001$). Ceux des apons du site SAI sont supérieurs à ceux des apons du site PB (Tukey, $p = 0,0299$) (Figure 24). D'autre part, le SMI moyen des apons capturés en 2015 est significativement inférieur à ceux des années 2016 ($p = 0,0015$), 2018 ($p = 0,0011$) et 2019 ($p = 0,0007$) (Figure 24).

Figure 24 : Scaled Mass Index (SMI) des aprons dans la Drôme en fonction du site de capture (graphique A) et de l'année de capture (graphique B). Les losanges représentent les moyennes. Ces diagrammes sont tracés à partir des résidus de SMI dans des modèles linéaires comprenant la souche, le site et l'année de capture sauf le paramètre d'intérêt en effets fixes. De l'aval vers l'amont, LIV : Livron, PB : Pont de Blacons, SAI : Saillans, PSX : Pontaix/Sainte-Croix. N : effectifs. Degrés de significativité en fonction de la *p-value* (test de Tukey) : 0 '*' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1. Les aprons ont été échantillonnés entre 2015 et 2019. Le SMI a été calculé d'après Peig et Green, 2009.**



4. Discussion

A. Contribution du suivi démogénétique à l'évaluation de l'opération de réintroduction et de la stratégie adoptée

Comme nous l'avons vu dans la première partie bibliographique, les réintroductions fondées sur la multiplication en captivité peuvent être associées à une perte de diversité génétique, une dépression de consanguinité, un risque d'adaptation à la captivité ainsi qu'une grande vulnérabilité aux stochasticités démographique et environnementale. Le suivi démogénétique que nous avons réalisé sur la population d'aprons réintroduits dans la rivière Drôme entre 2015 et 2019 a permis de quantifier certains de ces effets. Il a également fourni des éléments d'évaluation de la stratégie de réintroduction mise en œuvre.

a. Mise en évidence d'une augmentation de la diversité génétique et d'une diminution de la consanguinité

En 2015, l'effectif efficace (N_e) des aprons de la Drôme était très inférieur à ceux de la Beume et de la Durance, traduisant une plus faible diversité génétique. Les coefficients d'apparentement (R), de consanguinité (F) et l'homozygotie par locus (HL) supérieurs à ceux des rivières-sources, indiquaient une plus grande consanguinité. Ces résultats s'expliquent par la procédure de réintroduction par multiplication en captivité à partir d'un nombre restreint de géniteurs non renouvelés.

Entre 2015 et 2019, les valeurs de tous les paramètres démogénétiques estimés dans l'échantillon de la Drôme tendaient à se rapprocher de celles obtenues dans les rivières-sources Beume et Durance. Nous avons en outre observé que les estimations de R , F et HL devenaient inférieures aux valeurs issues de la Beume respectivement en 2016, 2016 et 2018. La richesse allélique (A_r) dans la Drôme a dépassé celle dans la Beume dès 2015. Le N_e dans la Drôme est resté inférieur à ceux des rivières-sources mais il s'en est rapproché. Cette tendance vers une plus grande diversité génétique et une moindre consanguinité est encourageante pour l'avenir de l'espèce dans la Drôme. Elle permet ainsi d'éliminer une cause génétique des hypothèses dans le cas où la population d'aprons dans la Drôme viendrait finalement à s'éteindre.

Les écart-types associés à A_r , R , F et HL sont grands, ce qui traduit une hétérogénéité au sein des groupes. Cependant c'est surtout la tendance temporelle qui est intéressante ici, ainsi que la comparaison des résultats avec ceux des populations sources, davantage que les valeurs chiffrées. D'autre part, les valeurs de N_e diffèrent entre la méthode basée sur le déséquilibre de liaison et la parenté notamment pour les valeurs élevées. C'est le $N_e(\text{parenté})$ qui est le plus fiable car de nombreux facteurs autres qu'une diminution d'effectif efficace peuvent être à l'origine d'un déséquilibre de liaison (Schwartz *et al.*, 2007). Enfin, pour être parfaitement rigoureux, il aurait fallu vérifier que les marqueurs microsatellites utilisés sont neutres (voir Excoffier *et al.*, 2009) mais cette étape supplémentaire n'est que rarement réalisée en pratique pour les suivis (Dubut, 2021). Nous avons écarté quatre loci potentiellement soumis à sélection (Dubut et Chappaz, 2017) et recalculé les paramètres démogénétiques pour les aprons de la Drôme en 2015, en 2019, les aprons de la Beume et ceux de la Durance (Annexe 8). Les différences apparaissent minimes, indiquant un effet très limité de ces microsatellites non neutres sur l'estimation de nos paramètres.

b. Validation du changement de population source et du renouvellement des reproducteurs

Suite aux observations entre 2010 et 2012 suggérant l'absence de reproduction dans la Drôme des aprons réintroduits de souche Beaume, la décision a été prise de changer de population source pour utiliser des reproducteurs de souche Durance, qui devenait la source exclusive d'approvisionnement à partir de 2015. De plus, une étude génétique avait révélé en 2015 une perte de diversité génétique lors de la reproduction en captivité, motivant le renouvellement annuel des reproducteurs en 2015, 2016 et 2017.

L'augmentation de la diversité et la diminution de la consanguinité entre 2015 et 2019 mises en évidence par notre suivi valident ces deux décisions stratégiques. Si cela avait été possible, il aurait fallu n'utiliser que des reproducteurs de souche Durance dès le début de l'opération. Les recommandations de la littérature scientifique désignent en effet la Durance comme la source la plus adaptée. L'histoire évolutive commune des souches Drôme et Durance ainsi que la grande diversité génétique de cette dernière lui confèrent à la fois une « pré-adaptation » à la Drôme et un grand potentiel adaptatif (Houde *et al.*, 2015). C'est aussi la rivière où la densité d'aprons est la plus grande (Moullec *et al.*, 2000 ; Labonne, 2002). Il serait intéressant d'organiser une campagne d'échantillonnage et d'estimer les mêmes paramètres démogénétiques en 2023, soit cinq ans après la fin de la réintroduction, comme recommandé dans la littérature (Sutherland *et al.*, 2010 ; Bubac *et al.*, 2019). Cela permettrait de voir si la tendance encourageante que nous avons mise en évidence se poursuit.

B. Test d'un effet génétique sur la croissance et l'état corporel

Nous avons vu dans la bibliographie qu'une faible diversité génétique et une forte consanguinité peuvent avoir des conséquences sur des traits à l'échelle individuelle (Slate *et al.*, 2000 ; Keller et Waller, 2002 ; Seddon *et al.*, 2004 ; Markert *et al.*, 2004 ; MacDougall-Shackleton *et al.*, 2005). Nous avons donc testé par des modèles individu-centrés l'effet de la diversité génétique individuelle et de la souche génétique sur deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel. L'estimateur de diversité génétique individuelle utilisé, l'homozygotie par locus (HL), a déjà été négativement corrélé avec la taille des adultes et la taille de la portée chez un lézard, le psammodrome algire (*Psammodromus algirus*) (Pérez-Tris *et al.*, 2019). Chez les poissons, la corrélation de HL avec des variables environnementales a été étudiée (Harrisson *et al.*, 2016 ; Pavlova *et al.*, 2017) mais à notre connaissance une seule publication a étudié sa corrélation avec un trait (Ellison *et al.*, 2011). Celle-ci a mis en évidence une corrélation positive entre HL et la charge parasitaire chez le killi des mangroves (*Kryptolebias marmoratus*).

a. Absence d'effet significatif de la diversité génétique individuelle

Nos résultats montrent que *HL* n'explique pas la variance observée pour la croissance et l'état corporel. La gamme de diversité génétique individuelle des aprons de la Drôme est donc suffisante pour ne pas avoir de répercussions sur leur état corporel et leur croissance les deux premières années. Cela confirme à nouveau l'intérêt de la souche Durance et du renouvellement des reproducteurs pour maximiser la diversité génétique et éviter des effets délétères à l'échelle individuelle.

Dans une autre étude sur la réintroduction d'un poisson d'eau douce, la perche Macquarie (*Macquaria australasica*), la diversité génétique individuelle (proportion de loci hétérozygotes) n'expliquait pas la croissance mais expliquait la survie de la descendance (Lutz *et al.*, 2020). Ce type de résultats est cohérent avec notre revue de la littérature selon laquelle la diversité génétique individuelle (représentée notamment par l'hétérozygotie) n'est que faiblement corrélée à la croissance (Britten, 1996) et n'est pas corrélée à l'état corporel (Pujolar *et al.*, 2005 ; Gibbs et Chiucchi, 2012). Il serait intéressant de tester la corrélation de la diversité génétique individuelle avec d'autres traits comme la survie des juvéniles ou la fécondité. Le comptage des œufs et l'estimation des taux d'éclosion sont faisables chez l'apron en captivité (Béjean, 2019a). Il serait en revanche nécessaire d'identifier précisément les parents et de les génotyper à l'aide du panel de microsatellites.

b. Effet significatif de la souche génétique sur la croissance la première année et l'état corporel

La souche génétique explique 6,2 % de la variance observée sur la croissance lors de la première année (C1) et 10 % pour le coefficient de condition (SMI) des aprons dans la Drôme (Tableau 10). Une étude sur la réintroduction de la perche Macquarie à partir de deux souches montre des résultats similaires, la souche expliquant 7 % de la variance constatée (Lutz *et al.*, 2020). Cet effet de la souche génétique est cohérent avec l'héritabilité moyenne de la croissance chez les poissons (Vandeputte *et al.*, 2008 ; Ye *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2018).

L'effet de la souche sur le SMI est un peu plus surprenant car l'héritabilité de l'état corporel est généralement considérée comme faible chez les poissons (Navarro *et al.*, 2009 ; Guan *et al.*, 2016 ; Premachandra *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2018 ; Srimai *et al.*, 2019). Cependant, des héritabilités moyennes ont déjà été mises en évidence chez certaines espèces de poissons (Carlson et Seamons, 2008 ; Dupont-Nivet *et al.*, 2008). L'héritabilité dépend également des conditions environnementales : elle est ainsi plus importante dans des milieux favorables (Wilson *et al.*, 2006). Ces effets significatifs de la souche sur C1 et SMI soulignent l'importance du choix de la souche utilisée pour la réintroduction puisqu'il influe sur les traits d'histoire de vie des individus.

Le patron mis en évidence est similaire pour C1 et SMI : les moyennes obtenues à partir des aprons de souche Beaume sont significativement supérieures à celles des aprons de souche Durance. Les différences observées dans la Drôme entre les souches reproduisent celles observées entre les rivières sources : les aprons de la Beaume ont une C1 et un SMI significativement supérieurs à ceux des aprons de la Durance (Figures 21A et 22). Concernant la croissance, ces résultats confirment les observations d'une étude précédente qui suggéraient des différences de croissance entre les souches Beaume et Durance réintroduites dans la Drôme (Monnet, 2016). Cependant, du fait du compromis croissance-longévité, les individus à croissance rapide vivent en moyenne moins longtemps (Rollo, 2002 ; Olsson et Shine, 2002 ; Metcalfe et Monaghan, 2003 ; Lee *et al.*, 2013). Ce compromis a été mis en évidence chez l'apron : la longévité est moindre dans les populations où C1 est plus forte (Monnet, 2016). Il n'est donc pas certain que la valeur sélective des aprons de souche Beaume soit plus grande au total et il est nécessaire d'adopter une vision d'ensemble pour comparer les souches. Les effectifs d'hybrides dont la croissance et l'état corporel sont connus (n=10) sont trop faibles pour nous permettre de conclure sur la présence/l'absence d'hétérosis ou de dépression hybride. Nous notons que 58 % des hybrides ont été échantillonnés au site LIV.

Concernant la méthode, des aprons sauvages adultes des rivières Beaume et Durance ont été relâchés dans la Drôme (translocation ou relâcher des géniteurs) donc il existe un risque non nul qu'ils aient été échantillonnés. Ceci serait un biais pour l'étude de la croissance car ils n'ont pas effectué leur croissance dans la rivière Drôme. Cependant, ce risque est très faible car ces aprons ne représentaient que 0,3 % du total des aprons relâchés dans la Drôme (Annexe 1). D'autre part, le sexe des individus échantillonnés n'a pas pu être pris en compte du fait de l'absence de dimorphisme sexuel hors période de reproduction. Or les femelles croissent davantage pour atteindre une longueur supérieure à celle des mâles (Figure 6, Béjean, 2019) donc des sex-ratios différents pourraient biaiser les différences mises en évidence entre les souches et les rivières. Cependant, cette différence de taille n'est significative qu'à partir de la troisième année de vie donc la croissance les première et deuxième années de vie ne devraient pas être biaisées. Nous ne savons pas dans quelle mesure des sex-ratios différents pourraient biaiser nos conclusions sur le SMI.

C. Identification d'effets environnementaux sur la croissance et l'état corporel dans la rivière Drôme

Nous avons l'avantage d'évaluer d'éventuels effets environnementaux à deux échelles : à la fois au sein de la Drôme (effets site et année) mais aussi à l'échelle de la rivière par comparaison avec les rivières-sources Beaume et Durance.

a. Comparaison avec les rivières-sources Beaume et Durance

La rivière Drôme permet aux aprons de souche Beaume de présenter une croissance la première année (C1) similaire à celle des aprons de la rivière d'origine. La deuxième année leur croissance s'avère cependant inférieure (C2). Or les performances de croissance intègrent les événements de l'année entière et sont influencées par de nombreux facteurs environnementaux (Wieser et Medgyesy, 1991 ; Ombredane et Baglinière, 1992 ; Miner et Stein, 1993 ; Magdeldin *et al.*, 2007 ; Davidson *et al.*, 2010 ; Britton *et al.*, 2013) dont la température (Ámason *et al.*, 2009 ; Matthias *et al.*, 2018) et le régime alimentaire (Mensingher et Tubbs, 2006). Ainsi, la différence de C2 avec la Beaume pourrait être la conséquence de différences environnementales entre la Drôme et la Beaume. Ces résultats pourraient éventuellement rendre compte d'une adaptation locale de la souche Beaume à sa rivière d'origine. Une adaptation locale résulte de la sélection exercée par un milieu sur une population, lui conférant une plus grande fitness dans ce milieu (Hereford, 2009). Une revue de 74 transplantations analysant la survie et la fécondité (espèces animales et végétales) identifie une adaptation locale dans 71 % des cas, avec en moyenne une valeur sélective dans le milieu d'origine supérieure de 45 % à celle obtenue dans le milieu de transplantation (Hereford, 2009). Chez les poissons d'eau douce, les différences de croissance mises en évidence entre les souches réintroduites sont interprétées comme des adaptations locales des souches à des milieux différents plus ou moins similaires au site de réintroduction (Huff *et al.*, 2011 ; Lutz *et al.*, 2020). Le seul facteur environnemental que nos données nous permettent de discuter est la température. Le nombre de degrés-heures permettant la croissance est supérieur dans la Beaume à ceux de tous les sites de la Drôme (Tableau 9), ce qui pourrait expliquer pourquoi la C2 des aprons de souche Beaume dans la Drôme est inférieure à celle des aprons de la Beaume. Une étude sur trois souches d'un cyprinidé, le méné long (*Clinostomus elongatus*) a montré qu'elles présentent des tolérances à la chaleur (température critique à partir de laquelle l'individu ne parvient plus à nager normalement) différentes (Turko *et al.*, 2021). Les

auteurs ont également mis en évidence une différence de tolérance entre juvéniles et adultes, ce qui pourrait peut-être expliquer pourquoi dans notre cas il y a un stress sur C2 mais pas C1. Des mesures scalimétriques sur des aprons de souches Beaume et Durance en captivité nous permettraient d'évaluer si les différences de croissance ne sont liées qu'à des différences de température (la croissance serait alors identique pour les deux souches à une température donnée) ou s'il existe une adaptation génétique des souches à certaines gammes de température. Un éventuel effet « température » n'exclut cependant pas un effet d'autres facteurs environnementaux. Cette inadaptation de la souche Beaume à la Drôme pourrait expliquer sa quasi-disparition au site PSX après 2013 alors qu'elle y a été réintroduite jusqu'en 2012 ainsi que la diminution de la proportion d'aprons de souche Beaume échantillonnés entre 2015 et 2019 (Figure 19).

A l'inverse, les C1 et C2 des aprons de souche Durance dans la Drôme sont supérieures à celles des aprons de la rivière Durance. La rivière Drôme apparaît donc ici comme plus favorable que la rivière Durance pour la croissance des aprons de souche Durance. Nous supposons que ces différences sont liées à des différences environnementales, peut-être, entre autres, de nature thermique car les températures sont plus élevées dans la Drôme que dans la Durance (Tableau 9). Ces résultats confirment le choix de la Durance comme population source car les aprons de cette souche ne subissent pas de stress impactant leur croissance, à la différence de ceux de souche Beaume qui ne parviennent pas d'exprimer dans la Drôme tout leur potentiel génétique de croissance la deuxième année. Cependant, les différences observées doivent être interprétées avec précaution car dans nos comparaisons les années calendaires de croissance sont différentes or la croissance varie en fonction des années (*cf.* partie suivante). De plus, les relevés thermiques disponibles ne nous ont permis de calculer les degrés-heures que sur une seule année. L'amélioration de la fiabilité de ces relevés fait partie des objectifs du PNA II en faveur de l'apron (actions 5 et 6) (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). Il faudra voir sur les années à venir si les différences de degrés-heures sont du même ordre de grandeur que celles que nous avons observées.

Concernant l'état corporel, les moyennes de SMI pour chaque souche dans la Drôme ne diffèrent ni entre elles ni de celles des échantillons des rivières-sources correspondantes. Or l'état corporel dépend de nombreux facteurs environnementaux (Maceda-Veiga *et al.*, 2014). Une étude sur la réintroduction d'un chabot visqueux (*Cottus cognatus*) à partir de deux souches n'a pas non plus mis en évidence de différences significatives d'état corporel (Huff *et al.*, 2011). Il semble que les conditions dans la rivière Drôme soient aussi propices pour chaque souche que celles dans les rivières-sources. Cette conclusion doit néanmoins être interprétée avec précaution car nous n'avons pu comparer les SMI que sur une année (2015). Une étude environnementale serait nécessaire pour discuter des conditions de vie de l'apron dans les trois rivières.

b. Variations spatio-temporelles au sein de la rivière Drôme

Les effets « site de capture » et « année » expliquent une part importante de la variance de la croissance la première année (C1) et du coefficient de condition (SMI) (respectivement 45,2 % et 23 %). La croissance la deuxième année (C2) ne dépend, quant à elle, que de l'année et du site de capture, ce qui va dans le sens d'une précédente étude scalimétrique sur l'apron (Monnet, 2016). La croissance et l'état corporel intègrent les événements de stress vécus par l'individu, dont les causes peuvent être multiples et varier d'un site et d'une année à l'autre donc ces résultats nous semblent cohérents. Notre analyse bibliographique a confirmé que de nombreux facteurs environnementaux influencent ces deux traits. Une étude sur quatre espèces de poissons (*Salmo*

trutta, *Barbus haasi*, *Luciobarbus graellsii* et *Phoxinus* spp.) a notamment montré que l'altitude, la qualité de l'eau et de l'habitat expliquent entre 21 et 25 % de la variance du SMI soit des valeurs similaires à notre estimation (Maceda-Veiga *et al.*, 2014). Par ailleurs, des taux de croissance différents selon les sites ont déjà été mis en évidence chez les aprons de la rivière Beaume et ont été interprétés comme des conséquences de différences environnementales (Danancher *et al.*, 2007).

Les années 2017 et 2015 sont apparues comme défavorables respectivement pour la C1 et le SMI. Nous suspectons un lien avec les conditions météorologiques qui auraient pu impacter d'autres facteurs comme les ressources trophiques. De plus, en 2017, l'élevage a été infesté par le parasite *Dactylogyrus* sp. qui cause des difficultés respiratoires et une anorexie pouvant expliquer une moindre croissance.

Les aprons du site « Livron » (LIV) ont une C1 et un SMI moyens inférieurs à ceux de plusieurs autres sites. C'est également le site où le N_e est le plus faible d'une part et les coefficients R et F les plus grands d'autre part, ce qui suggère que les aprons forment à Livron une petite population avec moins de flux migratoires que dans le reste de la Drôme. Ce site se situe entre le Rhône et le seuil de Livron et cette zone est sujette à des assecs, notamment en été. D'autres causes pourraient expliquer ces valeurs basses : ressources trophiques insuffisantes, forte compétition inter et/ou intra-spécifique, caractéristiques hydrologiques et/ou thermiques moins favorables, passes à poissons bouchées devenant infranchissables à la montaison, *etc.* L'amélioration de la passe à poissons du seuil de Livron est l'un des objectifs du PNA II (action 10B) (Ministère de la Transition Ecologique, 2021). Nous avons exploré l'hypothèse d'un stress thermique par le calcul du nombre de degrés-heures supérieurs à 20°C pour chacun des sites LIV, PB et SAI. Nous obtenons 535155 degrés-heures pour LIV, 435282 pour PB et 155699 pour SAI. Un éventuel stress thermique à LIV semble plausible, même si le nombre de degrés-heures n'est pas si différent de celui à PB. Cela n'exclut pas les autres causes possibles évoquées précédemment. D'autre part, tous les individus échantillonnés au site de Livron (en 2018 et 2019, $n=42$) appartenaient aux catégories 0+ (entre 0 et 1 an) ou 1+ (entre 1 et 2 ans) donc, soit les aprons ne parviennent pas à survivre longtemps sur ce site, soit ils le quittent à l'âge adulte. L'état actuel des connaissances ne permet pas de trancher entre ces deux hypothèses. Enfin, le site SAI est celui qui présente la plus grande diversité génétique et la plus faible consanguinité. Nous faisons l'hypothèse que cela résulte de sa localisation au centre de la rivière Drôme où de nombreux aprons pourraient se croiser.

Conclusion

Les opérations de réintroduction sont généralement associées à une perte de diversité génétique, une modification des fréquences alléliques et un accroissement de la consanguinité. Lors de la multiplication en captivité s'ajoutent à ces effets démogénétiques un risque d'adaptation génétique aux conditions d'entretien particulières, de sélection artificielle et de modification du comportement. L'ensemble de ces effets peut faire diminuer la valeur sélective des individus réintroduits et augmenter le risque d'extinction de la population qui doit en résulter. De nombreuses recommandations ont été formulées dans le but de limiter ces risques. Parmi elles, la maximisation de la diversité génétique et la minimisation de la consanguinité occupent une place essentielle, dont le suivi démogénétique de la population réintroduite permet l'évaluation au cours du temps. Les individus doivent également pouvoir exprimer leur potentiel génétique et présenter une histoire de vie qui leur confère une grande valeur sélective au site de réintroduction.

Notre étude s'inscrit dans le cadre du suivi de la réintroduction d'un poisson d'eau douce en danger critique d'extinction, l'apron du Rhône, par reproduction en captivité à partir de deux souches génétiques. Le suivi démogénétique conduit sur 384 individus entre 2011 et 2019 de la population d'aprons réintroduits dans la Drôme a montré que les valeurs d'effectif efficace, de richesse allélique, d'apparement, de consanguinité et d'homozygotie par locus dans la rivière sélectionnée se rapprochent progressivement de celles observées dans les rivières-sources. Le remplacement de la souche Beaume par la souche Durance à partir de 2013 et le renouvellement annuel des reproducteurs à partir de 2015 ont ainsi eu un effet bénéfique. La stratégie de réintroduction adoptée donne des résultats encourageants d'un point de vue démogénétique et permet d'exclure une cause génétique si la population d'aprons dans la Drôme venait finalement à s'éteindre. Nos résultats montrent qu'il eût été préférable d'utiliser exclusivement la souche Durance dès le début du programme de réintroduction.

Nous avons ensuite étudié deux traits d'histoire de vie : la croissance les deux premières années de vie ($n=301$ et $n=131$ aprons respectivement) et l'état corporel ($n=301$). Nous avons montré que la souche génétique a un effet sur la croissance lors de la première année et le coefficient de condition des aprons (elle explique respectivement 6,2 % et 10 % de la variance observée) mais que la diversité génétique individuelle n'a pas d'effet sur ces traits. Cela confirme l'importance du choix de la souche dans les opérations de réintroduction. Par ailleurs, le site de capture et l'année expliquent une part importante de la variance observée pour la croissance la première année et l'état corporel (respectivement 45,2 % et 23 %), ce qui démontre une forte influence des conditions environnementales sur ces traits. Notre étude des sites a révélé que le site de Livron semble défavorable pour la croissance et l'état corporel des aprons. Les comparaisons avec les rivières Beaume et Durance ont enfin montré que dans la Drôme, les traits d'histoire de vie ne sont pas significativement modifiés pour la souche Durance, alors que pour la souche Beaume la croissance lors de la deuxième année est fortement altérée. Cela suggère que les aprons de souche Beaume subissent un stress environnemental dans la rivière Drôme. Ces observations valident encore une fois l'intérêt d'avoir utilisé la souche Durance pour la réintroduction, cette fois-ci du point de vue de la croissance et de l'état corporel.

Le second Plan National d'Actions en faveur de l'apron du Rhône présente plusieurs actions pour caractériser les conditions environnementales de l'espèce dans la Drôme (Ministère

de la Transition Écologique, 2021). Par exemple, l'action 2 vise à étudier la distribution et à quantifier les proies de l'apron, ce qui permettra de calculer la capacité d'accueil de la Drôme. L'action 4 prévoit l'analyse physico-chimique ainsi que bactériologique de l'eau et l'action 1C préconise l'étude détaillée des frayères où se reproduisent les aprons. Ces actions permettront de mieux comprendre les préférences d'habitat de l'espèce d'intérêt et constitueront autant d'indicateurs pertinents à la sélection de sites pour d'éventuelles réintroductions futures. En outre, nous disposons d'échantillons de nageoires des reproducteurs utilisés pour la multiplication en captivité. Le génotypage de leur ADN est en cours pour les mêmes 54 marqueurs microsatellites que ceux que nous avons utilisés (Dubut *et al.*, 2010). Cela nous permettra d'une part de savoir s'il y a des reproducteurs parmi les aprons échantillonnés dans notre étude et d'autre part de construire des arbres de parenté (COLONY, Jones et Wang, 2010). Nous savons que les aprons se reproduisent dans la Drôme car des hybrides ont été échantillonnés mais de telles analyses de parenté permettront de quantifier cette reproduction et d'étudier son évolution temporelle en identifiant les aprons nés dans la Drôme. Dans les cas où nous connaissons les parents, nous pourrions tester si certains individus se reproduisent plus fréquemment que d'autres et si le couple parental a un effet sur la croissance ainsi que sur l'état corporel des descendants.

Liste des références bibliographiques

- ACEVEDO-WHITEHOUSE K., SPRAKER T.R., LYONS E., *et al.* (2006) Contrasting effects of heterozygosity on survival and hookworm resistance in California sea lion pups. *Mol. Ecol.* 15(7), 1973-1982
- ACKERMAN J.T., HARTMAN C.A., HERZOG M.P. (2019) Mercury contamination in resident and migrant songbirds and potential effects on body condition. *Environ. Pollut.* 246, 797-810
- ALLENDORF F.W., HOHENLOHE P.A., LUIKART G. (2010) Genomics and the future of conservation genetics. *Nat. Rev. Genet.* 11(10), 697-709
- AMUNDSEN P.-A., KNUDSEN R., KLEMETSEN A. (2007) Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *J. Anim. Ecol.* 76(1), 149-158
- AMUNDSEN P.-A., GABLER H.-M. (2008) Food consumption and growth of Atlantic salmon *Salmo salar* parr in sub-Arctic rivers: empirical support for food limitation and competition. *J. Fish Biol.* 73(1), 250-261
- ANDERSON E.C., THOMPSON E.A. (2002) A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160(3), 1217-1229
- APARICIO J.M., ORTEGO J., CORDERO P.J. (2006) What should we weigh to estimate heterozygosity, alleles or loci? *Mol. Ecol.* 15(14), 4659-4665
- ARAKI H., COOPER B., BLOUIN M.S. (2007) Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318(5847), 100-103
- ARDIA D.R. (2005) Super size me: an experimental test of the factors affecting lipid content and the ability of residual body mass to predict lipid stores in nestling European Starlings. *Funct. Ecol.* 19(3), 414-420
- ARENDET J., WILSON D.S., STARK E. (2001) Scale strength as a cost of rapid growth in sunfish. *Oikos* 93(1), 95-100
- ARMSTRONG D., SEDDON P. (2008) Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* 23(1), 20-25
- ÁRNASON T., BJÖRNSSON B., STEINARSSON A., ODDGEIRSSON M. (2009) Effects of temperature and body weight on growth rate and feed conversion ratio in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 295(3), 218-225
- BARBA M.D., WAITS L.P., GARTON E.O., *et al.* (2010) The power of genetic monitoring for studying demography, ecology and genetics of a reintroduced brown bear population. *Mol. Ecol.* 19(18), 3938-3951
- BARBARY S. (2015) Analyses de parenté et évaluation d'un programme de réintroduction d'une espèce en danger d'extinction : l'apron du Rhône (*Zingel asper*, L. 1758). Mémoire de Master 2 Écologie Évolution Biométrie. Université Claude Bernard Lyon I, UMR IMBE
- BEAUPLET G., GUINET C. (2007) Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274(1620), 1877-1883
- BECK B.B., RAPAPORT L.G., PRICE M.S., WILSON A.C. (1994) Reintroduction of captive-born animals. In *Creative conservation, interactive management of wild and captive animals*. Eds Olney P.J.S., Mace G.M., Feistner A.T.C. Dordrecht, Springer, pp 265-286

- BÉJEAN M. (2019a) Reproduction of *Zingel asper* (Linnaeus, 1758) in controlled conditions: an assessment of the experiences realized since 2005 at the Besançon Natural History Museum. *Cybium* 43(1), 17-32
- BÉJEAN M. (2019b) Maîtriser la reproduction de l'apron en conditions artificielles contrôlées. *Sci. Eaux Territ.* Numéro spécial(IV), 20-23
- BÉJEAN M., KUPFER M. (2014) DORIS: *Zingel asper* (Linnaeus, 1758). [<https://doris.ffessm.fr/Especes/Apron-du-Rhone3>] (consulté le 20/09/2021).
- BIGGINS D.E., VARGAS A., GODBEY J.L., ANDERSON S.H. (1999) Influence of prerelease experience on reintroduced black-footed ferrets (*Mustela nigripes*). *Biol. Conserv.* 89(2), 121-129
- BIJLSMA R., BUNDEGAARD J., BOEREMA A.C. (2000) Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from *Drosophila*. *J. Evol. Biol.* 13(3), 502-514
- BLANCK A., LAMOUREUX N. (2007) Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *J. Biogeogr.* 34(5), 862-875
- BOLUND E., MARTIN K., KEMPENAERS B., FORSTMEIER W. (2010) Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Anim. Behav.* 79(4), 947-955
- BOSSÉ P. (2017) Génétique des populations : consanguinité. École nationale vétérinaire d'Alfort, UC 0223 "Approche génétique de l'amélioration et de la santé des animaux domestiques"
- BOTERO-DELGADILLO E., GILSENAN C., MUELLER J.C., KEMPENAERS B. (2020) Negative effects of individual heterozygosity on reproductive success in a wild bird population. *Mol. Ecol.* 29(17), 3196-3216
- BRICHERI-COLOMBI T.A., MOEHRENSCHLAGER A. (2016) Alignment of threat, effort, and perceived success in North American conservation translocations. *Conserv. Biol.* 30(6), 1159-1172
- BRIGHT ROSS J.G., NEWMAN C., BUESCHING C.D., *et al.* (2021) A fat chance of survival: body condition provides life-history dependent buffering of environmental change in a wild mammal population. *Clim. Change Ecol.* 2, 100022
- BRITTEN H.B. (1996) Meta-analyses of the association between multilocus heterozygosity and fitness. *Evolution* 50(6), 2158-2164
- BRITTON J.R., DAVIES G.D., PEGG J. (2013) Spatial variation in the somatic growth rates of European barbel *Barbus barbus*: a UK perspective. *Ecol. Freshw. Fish* 22(1), 21-29
- BROCKMANN G.A., HALEY C.S., RENNE U., KNOTT S.A., SCHWERIN M. (1998) Quantitative Trait Loci affecting body weight and fatness from a mouse line selected for extreme high growth. *Genetics* 150(1), 369-381
- BRODEUR J.C., SANCHEZ M., CASTRO L., *et al.* (2017) Accumulation of current-use pesticides, cholinesterase inhibition and reduced body condition in juvenile one-sided livebearer fish (*Jenynsia multidentata*) from the agricultural Pampa region of Argentina. *Chemosphere* 185, 36-46
- BRODEUR J.C., DAMONTE M.J., VERA CANDIOTI J., *et al.* (2020) Frog body condition: basic assumptions, comparison of methods and characterization of natural variability with field data from *Leptodactylus latrans*. *Ecol. Indic.* 112, 106098
- BROMMER J.E. (2000) The evolution of fitness in life-history theory. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 75(3), 377-404
- BROWN C., LALAND K. (2001) Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *J. Fish Biol.* 59(3), 471-493

- BROWN W., ROTH R. (2004) Juvenile survival and recruitment of wood thrushes *Hylocichla mustelina* in a forest fragment. *J. Avian Biol.* 35(4), 316-326
- BUBAC C.M., JOHNSON A.C., FOX J.A., CULLINGHAM C.I. (2019) Conservation translocations and post-release monitoring: Identifying trends in failures, biases, and challenges from around the world. *Biol. Conserv.* 238, 108239
- CANTAFARO A., ARDIZZONE G., ENEA M., LIGAS A., COLLOCA F. (2017) Assessing the importance of nursery areas of European hake (*Merluccius merluccius*) using a body condition index. *Ecol. Indic.* 81, 383-389
- CARLSON S.M., SEAMONS T.R. (2008) A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change. *Evol. Appl.* 1(2), 222-238
- CARO T.M., LAURENSEN M.K. (1994) Ecological and genetic factors in conservation: a cautionary tale. *Science* 263(5146), 485-486
- CASSELMAN J.M. (1990) Growth and relative size of calcified structures of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119(4), 673-688
- CAUGHLEY G. (1994) Directions in Conservation Biology. *J. Anim. Ecol.* 63(2), 215-244
- CAVALLI L., PECH N., CHAPPAZ R. (2003) Diet and growth of the endangered *Zingel asper* in the Durance River. *J. Fish Biol.* 63(2), 460-471
- CAVALLI L., KNIGHT C.M., DURBEC M., CHAPPAZ R., GOZLAN R.E. (2009) Twenty-four hours in the life of *Zingel asper*. *J. Fish Biol.* 75(3), 723-727
- CAVRARO F., BETTOSO N., ZUCCHETTA M., *et al.* (2019) Body condition in fish as a tool to detect the effects of anthropogenic pressures in transitional waters. *Aquat. Ecol.* 53(1), 21-35
- CHANGEUX T., PONT D. (1995) Current status of the riverine fishes of the French Mediterranean basin. *Biol. Conserv.* 72(2), 137-158
- CHAPMAN J.R., NAKAGAWA S., COLTMAN D.W., SLATE J., SHELDON B.C. (2009) A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations. *Mol. Ecol.* 18(13), 2746-2765
- CHARLESWORTH D., WILLIS J.H. (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nat. Rev. Genet.* 10(11), 783-796
- CHEVALIER C., DE CONTO C., GOUBIER V., HARDY I., EXBRAYAT J.-M. (2005) Étude du développement folliculaire ovarien chez *Zingel asper* (Percidae). *Cybium* 29(4), 327-338
- CHEVALIER C., DE CONTO C., EXBRAYAT J.-M. (2011) Reproductive biology of the endangered percid *Zingel asper* in captivity: a histological description of the male reproductive cycle. *Folia Histochem Cytobiol* 49(3), 486-496
- CHRISTIE M.R., MARINE M.L., FRENCH R.A., BLOUIN M.S. (2012) Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109(1), 238-242
- CIVANTOS E., FORSMAN A. (2000) Determinants of survival in juvenile *Psammmodromus algirus* lizards. *Oecologia* 124(1), 64-72
- COCHRAN-BIEDERMAN J.L., WYMAN K.E., FRENCH W.E., LOPPNOW G.L. (2015) Identifying correlates of success and failure of native freshwater fish reintroductions: Native Freshwater Fish Reintroduction. *Conserv. Biol.* 29(1), 175-186
- COLTMAN D.W., SLATE J. (2003) Microsatellite measures of inbreeding: a meta-analysis. *Evolution* 57(5), 971-983

- CONSERVATOIRE D'ESPACES NATURELS RHÔNE-ALPES (2015) Plan national d'actions en faveur de l'Apron du Rhône 2012-2016 - Action 21: Stratégie de réintroduction de l'apron. [<http://apronduhone.fr/index.php/telechargements-doc/category/12-rapports-d-etudes-etsyntheses#>] (consulté le 12/09/2021).
- CONSUEGRA S., GARCIA DE LEANIZ C. (2008) MHC-mediated mate choice increases parasite resistance in salmon. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275(1641), 1397-1403
- COULON A. (2010) GENHET: an easy-to-use R function to estimate individual heterozygosity. *Mol. Ecol. Resour.* 10(1), 167-169
- COULSON T., MACE G.M., HUDSON E., POSSINGHAM H. (2001) The use and abuse of population viability analysis. *Trends Ecol. Evol.* 16(5), 219-221
- COX R.M., CALSBEEK R. (2015) Survival of the fattest? Indices of body condition do not predict viability in the brown anole (*Anolis sagrei*). *Funct. Ecol.* 29(3), 404-413
- CRIVELLI A.J. (2006) *Zingel asper*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T23207A9427850. [<https://www.iucnredlist.org/species/23207/9427850>] (consulté le 17/09/2021).
- CRNOKRAK P., ROFF D.A. (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83(3), 260-270
- DANANCHER D., LABONNE J., PRADEL R., GAUDIN P. (2004) Capture–recapture estimates of space used in streams (CRESUS) at the population scale: case study on *Zingel asper* (percid), a threatened species of the Rhône catchment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(3), 476-486
- DANANCHER D., LABONNE J., GAUDIN P., JOLY P. (2007) Scale measurements as a conservation tool in endangered *Zingel asper* (Linnaeus, 1758). *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 17(7), 712-723
- DANANCHER D., IZQUIERDO J.I., GARCIA-VAZQUEZ E. (2008) Microsatellite analysis of relatedness structure in young of the year of the endangered *Zingel asper* (Percidae) and implications for conservation. *Freshw. Biol.* 53(3), 546-557
- DARWIN C. (1876) The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. London, John Murray
- DAVIDSON R.S., LETCHER B.H., NISLOW K.H. (2010) Drivers of growth variation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): an elasticity analysis approach. *J. Anim. Ecol.* 79(5), 1113-1121
- DAWSON A., HINSLEY S.A., FERNS P.N., BONSER R.H.C., ECCLESTON L. (2000) Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267(1457), 2093-2098
- DEROSE M.A., ROFF D.A. (1999) A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals. *Evolution* 53(4), 1288-1292
- DEY C.J., RICHARDSON E., MCGEACHY D., *et al.* (2017) Increasing nest predation will be insufficient to maintain polar bear body condition in the face of sea ice loss. *Glob. Change Biol.* 23(5), 1821-1831
- DIBATTISTA J.D., FELDHEIM K.A., GRUBER S.H., HENDRY A.P. (2007) When bigger is not better: selection against large size, high condition and fast growth in juvenile lemon sharks. *J. Evol. Biol.* 20(1), 201-212
- DMITRIEW C.M. (2011) The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? *Biol. Rev.* 86(1), 97-116
- DO C., WAPLES R.S., PEEL D., *et al.* (2014) NEESTIMATOR v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Mol. Ecol. Resour.* 14(1), 209-214

- DONELSON J.M., MCCORMICK M.I., MUNDAY P.L. (2008) Parental condition affects early life-history of a coral reef fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 360(2), 109-116
- DOYLE R.M., PEREZ-ENRIQUEZ R., TAKAGI M., TANIGUCHI N. (2001) Selective recovery of founder genetic diversity in aquacultural broodstocks and captive, endangered fish populations. *Genetica* 111(1), 291-304
- DUBUT V., GRENIER R., MEGLÉCZ E., *et al.* (2010) Development of 55 novel polymorphic microsatellite loci for the critically endangered *Zingel asper* L. (Actinopterygii: Perciformes: Percidae) and cross-species amplification in five other percids. *Eur. J. Wildl. Res.* 56(6), 931-938
- DUBUT V. (2020) Suivi de l'opération de réintroduction de l'apron (*Zingel asper* (L.)) dans la rivière Drôme. UMR 7263 IMBE - Aix-Marseille Université, Université d'Avignon, CNRS, IRD
- DUBUT V. (2021) Communication orale
- DUBUT V., CHAPPAZ R. (2017) Plan national d'actions en faveur de l'Apron du Rhône 2012-2016 - Action 7 : Etude génétique. [<http://apronduhone.fr/index.php/telechargements-doc/category/12-rapports-d-etudes-et-syntheses#>] (consulté le 04/09/2021).
- DUCATEZ S., SHINE R. (2019) Life-history traits and the fate of translocated populations. *Conserv. Biol.* 33(4), 853-860
- DUDGEON D., ARTHINGTON A.H., GESSNER M.O., *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81(2), 163-182
- DUNHAM J., GALLO K., SHIVELY D., ALLEN C., GOEHRING B. (2011) Assessing the feasibility of native fish reintroductions: a framework applied to threatened bull trout. *North Am. J. Fish. Manag.* 31(1), 106-115
- DUPONT-NIVET M., VANDEPUTTE M., VERGNET A., *et al.* (2008) Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* 275(1), 81-87
- EDMANDS S. (2007) Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* 16(3), 463-475
- ELLISON A., CABLE J., CONSUEGRA S. (2011) Best of both worlds? Association between outcrossing and parasite loads in a selfing fish. *Evolution* 65(10), 3021-3026
- ELSBETH MCPHEE M. (2004) Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biol. Conserv.* 115(1), 71-77
- ENDERS L.S., NUNNEY L. (2012) Seasonal stress drives predictable changes in inbreeding depression in field-tested captive populations of *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279(1743), 3756-3764
- EWEN J.G., ARMSTRONG D.P. (2007) Strategic monitoring of reintroductions in ecological restoration programmes. *Écoscience* 14(4), 401-409
- EXCOFFIER L., HOFER T., FOLL M. (2009) Detecting loci under selection in a hierarchically structured population. *Heredity* 103(4), 285-298
- EXCOFFIER L., LISCHER H.E.L. (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10(3), 564-567
- FALK B.G., SNOW R.W., REED R.N. (2017) A validation of 11 body-condition indices in a giant snake species that exhibits positive allometry. *PLoS One* 12(7), e0180791

- FALUSH D., STEPHENS M., PRITCHARD J.K. (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Mol. Ecol. Notes* 7(4), 574-578
- FISCHER J., LINDENMAYER D.B. (2000) An assessment of the published results of animal relocations. *Biol. Conserv.* 96(1), 1-11
- FORD M.J. (2002) Selection in captivity during supportive breeding may reduce fitness in the wild. *Conserv. Biol.* 16(3), 815-825
- FOULLEY J.-L., OLLIVIER L. (2006) Estimating allelic richness and its diversity. *Livest. Sci.* 101(1), 150-158
- FRANK B.M., PICCOLO J.J., BARET P.V. (2011) A review of ecological models for brown trout: towards a new demogenetic model. *Ecol. Freshw. Fish* 20(2), 167-198
- FRANKHAM R., BALLOU S.E.J.D., BRISCOE D.A., BALLOU J.D. (2002) Introduction to Conservation Genetics. Cambridge, Cambridge University Press
- FRANKHAM R. (2005) Stress and adaptation in conservation genetics. *J. Evol. Biol.* 18(4), 750-755
- FRANKHAM R. (2008) Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. *Mol. Ecol.* 17(1), 325-333
- FRANKHAM R. (2010) Where are we in conservation genetics and where do we need to go? *Conserv. Genet.* 11(2), 661-663
- FRANKHAM R., BALLOU J.D., ELDRIDGE M.D.B., *et al.* (2011) Predicting the probability of outbreeding depression. *Conserv. Biol.* 25(3), 465-475
- FRASER D.J. (2008) How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evol. Appl.* 1(4), 535-586
- FREDRICKSON R.J., SIMINSKI P., WOOLF M., HEDRICK P.W. (2007) Genetic rescue and inbreeding depression in Mexican wolves. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274(1623), 2365-2371
- FUNK W.C., MCKAY J.K., HOHENLOHE P.A., ALLENDORF F.W. (2012) Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends Ecol. Evol.* 27(9), 489-496
- GAILLARD J.-M., FESTA-BIANCHET M., DELORME D., JORGENSON J. (2000) Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267(1442), 471-477
- GAO B., LIU P., LI J., WANG Q., HAN Z. (2015) Effect of inbreeding on growth and genetic diversity of *Portunus trituberculatus* based on the full-sibling inbreeding families. *Aquac. Int.* 23(6), 1401-1410
- GEORGE A.L., KUHAJDA B.R., WILLIAMS J.D., *et al.* (2009) Guidelines for propagation and translocation for freshwater fish conservation. *Fisheries* 34(11), 529-545
- GEORGET M. (2017) Bilan et évaluation du plan national d'actions en faveur de l'apron du Rhône 2012-2016. [<http://apronduhone.fr/index.php/telechargements-doc/category/11-rapports-annuels>] (consulté le 02/09/2021).
- GEORGET M. (2019) Retours sur deux programmes Life et un plan national d'action en faveur de l'apron du Rhône. *Sci. Eaux Territ.* Numéro spécial(IV), 2
- GIBBS H.L., CHIUCCHI J.E. (2012) Inbreeding, body condition, and heterozygosity-fitness correlations in isolated populations of the endangered eastern massasauga rattlesnake (*Sistrurus c. catenatus*). *Conserv. Genet.* 13(4), 1133-1143
- GJERDE B., GUNNES K., GJEDREM T. (1983) Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture* 34(3), 327-332

- GOTTHARD K. (2000) Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *J. Anim. Ecol.* 69(5), 896-902
- GREEN A.J. (2001) Mass/Length Residuals: Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results? *Ecology* 82(5), 1473-1483
- GRIFFITH B., SCOTT J.M., CARPENTER J.W., REED C. (1989) Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science* 245(4917), 477-480
- GRIMARD B. (2021) Hérité des caractères quantitatifs. École nationale vétérinaire d'Alfort, UC 0223 "Approche génétique de l'amélioration et de la santé des animaux domestiques"
- GROSBURG R.K., VERMEIJ G.J., WAINWRIGHT P.C. (2012) Biodiversity in water and on land. *Curr. Biol.* 22(21), R900-R903
- GRUEBER C.E., WATERS J.M., JAMIESON I.G. (2011) The imprecision of heterozygosity-fitness correlations hinders the detection of inbreeding and inbreeding depression in a threatened species. *Mol. Ecol.* 20(1), 67-79
- GU S. (2016) Growing degree hours - a simple, accurate, and precise protocol to approximate growing heat summation for grapevines. *Int. J. Biometeorol.* 60(8), 1123-1134
- GUAN J., HU Y., WANG M., *et al.* (2016) Estimating genetic parameters and genotype-by-environment interactions in body traits of turbot in two different rearing environments. *Aquaculture* 450, 321-327
- HAMEL S., CÔTÉ S.D., GAILLARD J.-M., FESTA-BIANCHET M. (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *J. Anim. Ecol.* 78(1), 143-151
- HAMIDAN N., BRITTON J.R. (2015) Age and growth rates of the critically endangered fish *Garra ghorensis* can inform their conservation management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 25(1), 61-70
- HANSEN M.M., JENSEN L.F. (2005) Sibship within samples of brown trout (*Salmo trutta*) and implications for supportive breeding. *Conserv. Genet.* 6(2), 297-305
- HANSKI I., SACCHERI I. (2006) Molecular-Level Variation Affects Population Growth in a Butterfly Metapopulation. *PLoS Biol.* 4(5), e129
- HANSSON B., WESTERDAHL H., HASSELQUIST D., AKESSON M., BENSCH S. (2004) Does Linkage Disequilibrium Generate Heterozygosity-Fitness Correlations in Great Reed Warblers? *Evolution* 58(4), 870-879
- HARRISSON K.A., PAVLOVA A., TELONIS-SCOTT M., SUNNUCKS P. (2014) Using genomics to characterize evolutionary potential for conservation of wild populations. *Evol. Appl.* 7(9), 1008-1025
- HARRISSON K.A., YEN J.D.L., PAVLOVA A., *et al.* (2016) Identifying environmental correlates of intraspecific genetic variation. *Heredity* 117(3), 155-164
- HARTMAN T., TYSON J., PAGE K., STOTT W. (2019) Evaluation of potential sources of sauger *Sander canadensis* for reintroduction into Lake Erie. *J. Gt. Lakes Res.* 45(6), 1299-1309
- HARWOOD L.A., SMITH T.G., GEORGE J.C., *et al.* (2015) Change in the Beaufort Sea ecosystem: Diverging trends in body condition and/or production in five marine vertebrate species. *Prog. Oceanogr., Synthesis of Arctic Research* 136, 263-273
- HASSELGREN M., NORÉN K. (2019) Inbreeding in natural mammal populations: historical perspectives and future challenges. *Mammal Rev.* 49(4), 369-383
- HEDRICK P.W., GARCIA-DORADO A. (2016) Understanding Inbreeding Depression, Purging, and Genetic Rescue. *Trends Ecol. Evol.* 31(12), 940-952

- HEDRICK P.W., KALINOWSKI S.T. (2000) Inbreeding Depression in Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 139-162
- HELFMAN G.S. (2007) Fish conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources. Washington, Island Press
- HEMPEL C.A., PEINERT B., BEERMANN A.J., *et al.* (2020) Using Environmental DNA to Monitor the Reintroduction Success of the Rhine Sculpin (*Cottus rhenanus*) in a Restored Stream. *Front. Ecol. Evol.* 8, 81
- HENDRY A.P., LETCHER B.H., GRIES G. (2003) Estimating Natural Selection Acting on Stream-Dwelling Atlantic Salmon: Implications for the Restoration of Extirpated Populations. *Conserv. Biol.* 17(3), 795-805
- HENLE K., DAVIES K.F., KLEYER M., MARGULES C., SETTELE J. (2004) Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodivers. Conserv.* 13(1), 207-251
- HEREFORD J. (2009) A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness Trade-Offs. *Am. Nat.* 173(5), 579-588
- HIRZEL A.H., POSSE B., OGGIER P.-A., *et al.* (2004) Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *J. Appl. Ecol.* 41(6), 1103-1116
- HOFFMAN J.I., FORCADA J., AMOS W. (2006) No relationship between microsatellite variation and neonatal fitness in Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*. *Mol. Ecol.* 15(7), 1995-2005
- HOUDE A.L.S., GARNER S.R., NEFF B.D. (2015) Restoring species through reintroductions: strategies for source population selection: Strategies for source population selection. *Restor. Ecol.* 23(6), 746-753
- HUET M. (1959) Profiles and biology of western European streams as related to fish management. *Trans. Am. Fish. Soc.* 88(3), 155-163
- HUFF D.D., MILLER L.M., CHIZINSKI C.J., VONDRACEK B. (2011) Mixed-source reintroductions lead to outbreeding depression in second-generation descendants of a native North American fish. *Mol. Ecol.* 20(20), 4246-4258
- HUGHES A.R., INOUYE B.D., JOHNSON M.T.J., UNDERWOOD N., VELLEND M. (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol. Lett.* 11(6), 609-623
- IGUCHI K., MOGI M. (2007) Effect of introducing wild paternity on stock performance of hatchery-reared ayu. *Fish. Sci.* 73(4), 845-850
- INGRAM B.A., HAYES B., ROURKE M.L. (2011) Impacts of stock enhancement strategies on the effective population size of Murray cod, *Maccullochella peelii*, a threatened Australian fish. *Fish. Manag. Ecol.* 18(6), 467-481
- IRONS K.S., SASS G.G., MCCLELLAND M.A., STAFFORD J.D. (2007) Reduced condition factor of two native fish species coincident with invasion of non-native Asian carps in the Illinois River, U.S.A. Is this evidence for competition and reduced fitness? *J. Fish Biol.* 71(sd), 258-273
- IUCN (1996) 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. [<https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-1996-001.pdf>] (consulté le 18/09/2021).
- IUCN/SSC (2013) Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. [<https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/2013-009.pdf>] (consulté le 19/09/2021).
- JAKOB E.M., MARSHALL S.D., UETZ G.W. (1996) Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos* 77(1), 61-67

- JAMIESON I.G. (2011) Founder Effects, Inbreeding, and Loss of Genetic Diversity in Four Avian Reintroduction Programs. *Conserv. Biol.* 25(1), 115-123
- JENSEN H., SÆTHER B.-E., RINGSBY T.H., *et al.* (2003) Sexual variation in heritability and genetic correlations of morphological traits in house sparrow (*Passer domesticus*). *J. Evol. Biol.* 16(6), 1296-1307
- JENSEN H., BREMSET E.M., RINGSBY T.H., SÆTHER B.-E. (2007) Multilocus heterozygosity and inbreeding depression in an insular house sparrow metapopulation. *Mol. Ecol.* 16(19), 4066-4078
- JESCHKE J.M., KOKKO H. (2009) The roles of body size and phylogeny in fast and slow life histories. *Evol. Ecol.* 23(6), 867-878
- JONES O.R., WANG J. (2010) COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol. Ecol. Resour.* 10(3), 551-555
- JUSSIAU R., PAPET A., RIGAL J. (2013) Amélioration génétique des animaux d'élevage. Dijon, Educagri Editions
- KEITH P., ALLARDI J. (2001) Atlas des poissons d'eau douce de France. Paris, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle
- KELLER L.F. (1998) Inbreeding and Its Fitness Effects in an Insular Population of Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution* 52(1), 240-250
- KELLER L.F., GRANT P.R., GRANT B.R., PETREN K. (2002) Environmental Conditions Affect the Magnitude of Inbreeding Depression in Survival of Darwin's Finches. *Evolution* 56(6), 1229-1239
- KELLER L.F., WALLER D.M. (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17(5), 230-241
- KEMPE R., KOSKINEN N., MÄNTYSAARI E., STRANDÉN I. (2010) The genetics of body condition and leg weakness in the blue fox (*Alopex lagopus*). *Acta Agric. Scand. Sect. — Anim. Sci.* 60(3), 141-150
- KLEIMAN D.G. (1989) Reintroduction of Captive Mammals for Conservation. *BioScience* 39(3), 152-161
- KONGSURAKAN P., CHAIYARAT R., NAKBUN S., THONGTHIP N., ANURACPREEDA P. (2020) Monitoring body condition score of reintroduced banteng (*Bos javanicus* D'Alton, 1923) into Salakphra Wildlife Sanctuary, Thailand. *PeerJ* 8, e9041
- KOZŁOWSKI J. (1992) Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *Trends Ecol. Evol.* 7(1), 15-19
- KRUUK L.E.B., SHELDON B.C., MERILÄ J. (2002) Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269(1500), 1581-1589
- KUTHU Z.H., JAVED K., BABAR M.E., SATTAR A., ABDULLAH M. (2017) Estimation of genetic parameters for pre-weaning growth traits in teddy goats. *J. Anim. Plant Sci.* 27(5), 1408-1414
- LABONNE J. (2002) Contribution à la conservation de l'apron du Rhône (*Zingel asper*): Dynamique des populations, sélection de l'habitat et modélisation. Thèse de doctorat universitaire. Université de Lyon I
- LABONNE J., ALLOUCHE S., GAUDIN P. (2003) Use of a generalised linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper*, an endemic endangered percid of the River Rhône. *Freshw. Biol.* 48(4), 687-697
- LABONNE J., GAUDIN P. (2000) Éléments de dynamique des populations d'aprons sur la rivière Beaume. Rapport de fin de travaux (rapport du programme LIFE-Nature). Université Claude Bernard Lyon I

- LABONNE J., GAUDIN P. (2005) Exploring Population Dynamics Patterns in a Rare Fish, *Zingel asper*, through Capture-Mark-Recapture Methods. *Conserv. Biol.* 19(2), 463-472
- LABONNE J., GAUDIN P. (2006) Modelling population viability in fragmented environments: contribution to the conservation of an endangered percid (*Zingel asper*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63(3), 650-659
- LANDE R., ENGEN P. of B.S., ENGEN S., SÆTHER B.-E., SAETHER P. of P.E.B.-E. (2003) Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Oxford, Oxford University Press
- LANDETE-CASTILLEJOS T., GARCIA A., LOPEZ-SERRANO F.R., GALLEGO L. (2005) Maternal quality and differences in milk production and composition for male and female Iberian red deer calves (*Cervus elaphus hispanicus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57(3), 267-274
- LARDNER B., LOMAN J. (2003) Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria*. *Oecologia* 137(4), 541-546
- LAROCHE J., DURAND J.D. (2004) Genetic structure of fragmented populations of a threatened endemic percid of the Rhône river: *Zingel asper*. *Heredity* 92(4), 329-334
- LAROUSSE P. (2021a) Définitions : benthique - Dictionnaire de français Larousse. [<https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/benthique/8768>] (consulté le 24/10/2021).
- LAROUSSE P. (2021b) Définitions : radier - Dictionnaire de français Larousse. [<https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/radier/66009>] (consulté le 22/10/2021).
- LEE W.-S., MONAGHAN P., METCALFE N.B. (2013) Experimental demonstration of the growth rate–lifespan trade-off. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280(1752), 20122370
- LI Y., ZHANG B., LU S., *et al.* (2018) Genetic parameters estimates for growth performance traits at harvest in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture* 489, 56-61
- LINTERMANS M., LYON J.P., HAMMER M.P., ELLIS I., EBNER B.C. (2015) Underwater, out of sight: lessons from threatened freshwater fish translocations in Australia. *In Advances in Reintroduction Biology of Australian and New Zealand Fauna*, CSIRO Publishing, Clayton South, pp 18
- LUSH J.L. (1937) Animal breeding plans. Ames, Iowa State College Press
- LUTZ M.L., TONKIN Z., YEN J.D.L., *et al.* (2020) Using multiple sources during reintroduction of a locally extinct population benefits survival and reproduction of an endangered freshwater fish. *Evol. Appl.* 14(4), 950-964
- LYNCH M. (1991) The Genetic Interpretation of Inbreeding Depression and Outbreeding Depression. *Evolution* 45(3), 622-629
- MAAZOUZI C., OLIVIER J.M. (2017) Plan national d'actions en faveur de l'Apron du Rhône 2012-2016 - Action 15 : Valorisation des données thermiques et hydrologiques acquises sur les secteurs de présence de l'apron. [<http://apronduhone.fr/index.php/telechargements-doc/category/12-rapports-d-etudes-et-syntheses#>] (consulté le 02/09/2021).
- MACDOUGALL-SHACKLETON E.A., DERRYBERRY E.P., FOUFOPOULOS J., DOBSON A.P., HAHN T.P. (2005) Parasite-mediated heterozygote advantage in an outbred songbird population. *Biol. Lett.* 1(1), 105-107
- MACEDA-VEIGA A., GREEN A.J., SOSTOA A.D. (2014) Scaled body-mass index shows how habitat quality influences the condition of four fish taxa in north-eastern Spain and provides a novel indicator of ecosystem health. *Freshw. Biol.* 59(6), 1145-1160
- MAGDELDIN S., UCHIDA K., HIRANO T., *et al.* (2007) Effects of environmental salinity on somatic growth and growth hormone/insulin-like growth factor-I axis in juvenile tilapia *Oreochromis mossambicus*. *Fish. Sci.* 73(5), 1025-1034

- MALAVOI J.-R. (1989) Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bull Fr Pêche Piscic* 315, 189-210
- MARGALIDA A., CARRETE M., HEGGLIN D., *et al.* (2013) Uneven Large-Scale Movement Patterns in Wild and Reintroduced Pre-Adult Bearded Vultures: Conservation Implications. *PLoS One* 8(6), e65857
- MARKERT J.A., GRANT P.R., GRANT B.R., *et al.* (2004) Neutral locus heterozygosity, inbreeding, and survival in Darwin's ground finches (*Geospiza fortis* and *G. scandens*). *Heredity* 92(4), 306-315
- MARKERT J.A., CHAMPLIN D.M., GUTJAHR-GOBELL R., *et al.* (2010) Population genetic diversity and fitness in multiple environments. *BMC Evol. Biol.* 10(205), 1-13
- MASEL J. (2011) Genetic drift. *Curr. Biol.* 21(20), 837-838
- MATTHIAS B.G., AHRENS R.N.M., ALLEN M.S., *et al.* (2018) Understanding the effects of density and environmental variability on the process of fish growth. *Fish. Res.* 198, 209-219
- MCSHEA W.J., KOY K., CLEMENTS T., *et al.* (2005) Finding a needle in the haystack: Regional analysis of suitable Eld's deer (*Cervus eldi*) forest in Southeast Asia. *Biol. Conserv.* 125(1), 101-111
- MENSINGER A.F., TUBBS M.E. (2006) Effects of Temperature and Diet on the Growth Rate of Year 0 Oyster Toadfish, *Opsanus tau*. *Biol. Bull.* 210(1), 64-71
- MERILÄ J., KRUIK L.E.B., SHELDON B.C. (2001) Natural selection on the genetical component of variance in body condition in a wild bird population. *J. Evol. Biol.* 14(6), 918-929
- METCALFE N.B., MONAGHAN P. (2003) Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Exp. Gerontol.* 38(9), 935-940
- MILLER P.S. (1994) Is inbreeding depression more severe in a stressful environment? *Zoo Biol.* 13(3), 195-208
- MIMS M.C., OLDEN J.D., SHATTUCK Z.R., POFF N.L. (2010) Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America: Life histories of North American freshwater fishes. *Ecol. Freshw. Fish* 19(3), 390-400
- MINER J.G., STEIN R.A. (1993) Interactive Influence of Turbidity and Light on Larval Bluegill (*Lepomis macrochirus*) Foraging. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(4), 781-788
- MINISTÈRE DE LA TRANSITION ECOLOGIQUE (2021) Plan national d'actions en faveur de l'apron du Rhône 2020-2030. [https://www.ecologie.gouv.fr/plans-nationaux-dactions-en-faveur-des-especes-menacees#scroll-nav__7] (consulté le 08/10/2021).
- MIRANDA E.B.P., MENEZES J.F.S., FARIAS C.C.L., MUNN C., PERES C.A. (2019) Species distribution modeling reveals strongholds and potential reintroduction areas for the world's largest eagle. *PLoS One* 14(5), e0216323
- MONNET G. (2016) Étude des patrons de croissance de l'apron du Rhône (*Zingel asper* L.). Mémoire de Master 2 Sciences de l'Environnement Terrestre. Aix-Marseille Université, UMR IMBE
- MONTGOMERY M.E., BALLOU J.D., NURTHEN R.K., *et al.* (1997) Minimizing kinship in captive breeding programs. *Zoo Biol.* 16(5), 377-389
- MORGAN I.J., MCCARTHY I.D., METCALFE N.B. (2000) Life-history strategies and protein metabolism in overwintering juvenile Atlantic salmon: growth is enhanced in early migrants through lower protein turnover. *J. Fish Biol.* 56(3), 637-647
- MORSE D.H. (1980) Behavioral Mechanisms in Ecology. Cambridge, Harvard University Press

- MOST P.J. van der, JONG B. de, PARMENTIER H.K., VERHULST S. (2011) Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Funct. Ecol.* 25(1), 74-80
- MOULLEC P., CHAPPAZ R., CAVALLI L. (2000) L'apron, *Zingel asper*, dans le bassin de la Durance sur l'axe Serre-Ponçon-Sisteron (Département des Hautes-Alpes). Biologie et répartition de l'espèce. Rapport d'avancement. Université de Provence-Marseille
- MOUSSEAU T.A., ROFF D.A. (1987) Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59(2), 181-197
- NADEAU P.S., HINCH S.G., HRUSKA K.A., PON L.B., PATTERSON D.A. (2010) The effects of experimental energy depletion on the physiological condition and survival of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during spawning migration. *Environ. Biol. Fishes* 88(3), 241-251
- NAVARRO A., ZAMORANO M.J., HILDEBRANDT S., *et al.* (2009) Estimates of heritabilities and genetic correlations for body composition traits and G×E interactions, in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.). *Aquaculture* 295(3), 183-187
- NEFF B.D., GARNER S.R., PITCHER T.E. (2011) Conservation and enhancement of wild fish populations: preserving genetic quality versus genetic diversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68(6), 1139-1154
- NIP E.J., FREI B., ELLIOTT K.H. (2018) Seasonal and temporal variation in scaled mass index of Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*). *Can. Field-Nat.* 132(4), 368-377
- NORTE A.C., RAMOS J.A., SOUSA J.P., SHELDON B.C. (2009) Variation of adult Great Tit *Parus major* body condition and blood parameters in relation to sex, age, year and season. *J. Ornithol.* 150(3), 651
- O'GRADY J.J., BROOK B.W., REED D.H., *et al.* (2006) Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biol. Conserv.* 133(1), 42-51
- OLSSON M., SHINE R. (2002) Growth to Death in Lizards. *Evolution* 56(9), 1867-1870
- OMBREDANE D., BAGLINIÈRE J.L. (1992) Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*. Eds Baglinière J.L., Castanet J., Conan F., Meunier F.J. Paris, ORSTOM, INRA, pp 151-193
- ORR H.A. (2009) Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat. Rev. Genet.* 10(8), 531-539
- ORTEGO J., CALABUIG G., BONAL R., *et al.* (2009) Temporal variation of heterozygosity-based assortative mating and related benefits in a lesser kestrel population. *J. Evol. Biol.* 22(12), 2488-2495
- OSBORNE M.J., BENAVIDES M.A., ALÒ D., TURNER T.F. (2006) Genetic Effects of Hatchery Propagation and Rearing in the Endangered Rio Grande Silvery Minnow, *Hybognathus amarus*. *Rev. Fish. Sci.* 14(1-2), 127-138
- PARKER R.A. (1974) Empirical Functions Relating Metabolic Processes in Aquatic Systems to Environmental Variables. *J. Fish. Res. Board Can.* 31(9), 1550-1552
- PAVLOVA A., BEHEREGARAY L.B., COLEMAN R., *et al.* (2017) Severe consequences of habitat fragmentation on genetic diversity of an endangered Australian freshwater fish: A call for assisted gene flow. *Evol. Appl.* 10(6), 531-550
- PAWLOWSKI J., APOTHÉLOZ-PERRET-GENTIL L., ALTERMATT F. (2020) Environmental DNA: What's behind the term? Clarifying the terminology and recommendations for its future use in biomonitoring. *Mol. Ecol.* 29(22), 4258-4264
- PE'ER G., TSIANOU M.A., FRANZ K.W., *et al.* (2014) Toward better application of minimum area requirements in conservation planning. *Biol. Conserv.* 170, 92-102

- PEIG J., GREEN A.J. (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118(12), 1883-1891
- PEMBERTON J. (2004) Measuring inbreeding depression in the wild: the old ways are the best. *Trends Ecol. Evol.* 19(12), 613-615
- PÉREZ-TRIS J., LLANOS-GARRIDO A., BLOOR P., *et al.* (2019) Increased individual homozygosity is correlated with low fitness in a fragmented lizard population. *Biol. J. Linn. Soc.* 128(4), 952-962
- PIANKA E.R. (1970) On r- and K-Selection. *Am. Nat.* 104(940), 592-597
- PIETIAINEN H., KOLONEN H. (1993) Female Body Condition and Breeding of the Ural Owl *Strix uralensis*. *Funct. Ecol.* 7(6), 726-735
- PIMM S.L., DOLLAR L., BASS O.L. (2006) The genetic rescue of the Florida panther. *Anim. Conserv.* 9(2), 115-122
- PLOURDE S., GRÉGOIRE F., LEHOUX C., *et al.* (2015) Effect of environmental variability on body condition and recruitment success of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the Gulf of St. Lawrence. *Fish. Oceanogr.* 24(4), 347-363
- POST J.R., EVANS D.O. (1989) Size-Dependent Overwinter Mortality of Young-of-the-Year Yellow Perch (*Perca flavescens*): Laboratory, In Situ Enclosure, and Field Experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46(11), 1958-1968
- PREMACHANDRA H.K.A., NGUYEN N.H., MILLER A., D'ANTIGNANA T., KNIBB W. (2017) Genetic parameter estimates for growth and non-growth traits and comparison of growth performance in sea cages vs land tanks for yellowtail kingfish *Seriola lalandi*. *Aquaculture* 479, 169-175
- PRICE T., SCHLUTER D. (1991) On the Low Heritability of Life-History Traits. *Evolution* 45(4), 853-861
- PUJOLAR J.M., MAES G.E., VANCOILLIE C., VOLCKAERT F. a. M. (2005) Growth Rate Correlates to Individual Heterozygosity in the European Eel, *Anguilla Anguilla* L. *Evolution* 59(1), 189-199
- QUADER S. (2005) Mate choice and its implications for conservation and management. *Curr. Sci.* 89(7), 1220-1229
- RALLS K., BALLOU J.D. (2013) Captive Breeding and Reintroduction. In *Encyclopedia of Biodiversity*. Eds Levin S.H., San Diego, Academic Press, pp 662-667
- REED D.H., BRISCOE D.A., FRANKHAM R. (2002) Inbreeding and extinction: The effect of environmental stress and lineage. *Conserv. Genet.* 3(3), 301-307
- REID J.M., NIETLISBACH P., WOLAK M.E., KELLER L.F., ARCESE P. (2019) Individuals' expected genetic contributions to future generations, reproductive value, and short-term metrics of fitness in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evol. Lett.* 3(3), 271-285
- REISS J.O. (2013) Does selection intensity increase when populations decrease? Absolute fitness, relative fitness, and the opportunity for selection. *Evol. Ecol.* 27(3), 477-488
- RÉSERVES NATURELLES DE FRANCE (2001) Guide de gestion pour la conservation de l'apron du Rhône. [<http://apronduhone.fr/index.php/telechargements-doc/category/3-documents-life-apron-i>] (consulté le 01/09/2021).
- REYNOLDS J. (2003) Life histories and extinction risk. In *Macroecology, concepts and consequences*. Eds Blackburn T.M., Gaston K.J. Oxford, Blackwell Publishing, pp 195-217
- RIAZ M., KUEMMERLEN M., WITTEWER C., *et al.* (2020) Combining environmental DNA and species distribution modeling to evaluate reintroduction success of a freshwater fish. *Ecol. Appl.* 30(2), e02034

- ROBERT A., COLAS B., GUIGON I., *et al.* (2015) Defining reintroduction success using IUCN criteria for threatened species: a demographic assessment. *Anim. Conserv.* 18(5), 397-406
- ROFF D.A. (1992) The evolution of life histories, theory and analysis. New York, Chapman and Hall.
- ROFF D.A. (2002) Inbreeding Depression: Tests of the Overdominance and Partial Dominance Hypotheses. *Evolution* 56(4), 768-775
- ROLLO C.D. (2002) Growth negatively impacts the life span of mammals. *Evol. Dev.* 4(1), 55-61
- ROMANO A., ANDERLE M., FORTI A., PARTEL P., PEDRINI P. (2018) Population density, sex ratio and body size in a population of *Salamandra atra atra* on the Dolomites. *Acta Herpetol.* 13(2), 195-199
- ROQUES S., BERREBI P., ROCHARD E., ACOLAS M.L. (2018) Genetic monitoring for the successful re-stocking of a critically endangered diadromous fish with low diversity. *Biol. Conserv.* 221, 91-102
- ROULIN A., BIZE P., RAVUSSIN P.-A., BROCH L. (2004) Genetic and environmental effects on the covariation between colour polymorphism and a life-history trait. *Evol. Ecol. Res.* 6(8), 1253-1260
- RUEDA-ZOZAYA P., PLASMAN M., REYNOSO V.H. (2021) Good alimentionation can overcome the negative effects of climate change on growth in reptiles. *Biol. J. Linn. Soc.* 133(1), 81-92
- SACCHERI I., KUUSSAARI M., KANKARE M., *et al.* (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392(6675), 491-494
- SÆTHER B.-E., ENGEN S., MØLLER A.P., *et al.* (2005) Time to Extinction of Bird Populations. *Ecology* 86(3), 693-700
- SARMENTO P., CARRAPATO C. (2019) The use of spatially explicit capture-recapture models for estimating Iberian lynx abundance in a newly reintroduced population. *Mamm. Biol.* 98, 11-16
- SARRAZIN F. (2007) Introductory remarks: A demographic frame for reintroductions. *Ecoscience* 14(4), DOI:10.2980/1195-6860(2007)14[iv:IR]2.0CO;2
- SARRAZIN F., BARBAULT R. (1996) Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11(11), 474-478
- SAVOLAINEN O., HEDRICK P. (1995) Heterozygosity and fitness: no association in Scots pine. *Genetics* 140(2), 755-766
- SAVOURÉ-SOUBELET A. (2015) Liste hiérarchisée d'espèces pour la conservation en France. Espèces prioritaires pour l'action publique. V1.1. Muséum national d'histoire naturelle – Service du Patrimoine naturel [http://spn.mnhn.fr/spn_rapports/archivage_rapports/2015/SPN%202015%20-%2041%20-%20Hierarchisation_espece_V1.1.pdf] (consulté le 09/09/2021).
- SCANTLEBURY M., MAHER MCWILLIAMS M., MARKS N.J., *et al.* (2010) Effects of life-history traits on parasite load in grey squirrels. *J. Zool.* 282(4), 246-255
- SCHAUB M., ZINK R., BEISSMANN H., SARRAZIN F., ARLETTAZ R. (2009) When to end releases in reintroduction programmes: demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *J. Appl. Ecol.* 46(1), 92-100
- SCHLUTER D., GUSTAFSSON L. (1993) Maternal Inheritance of Condition and Clutch Size in the Collared Flycatcher. *Evolution* 47(2), 658-667
- SCHULTE-HOSTEDDE A.I., ZINNER B., MILLAR J.S., HICKLING G.J. (2005) Restitution of mass–size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86(1), 155-163

- SCHWARTZ M., LUIKART G., WAPLES R. (2007) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends Ecol. Evol.* 22(1), 25-33
- SEDDON N., AMOS W., MULDER R.A., TOBIAS J.A. (2004) Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271(1550), 1823-1829
- SEDDON P.J., ARMSTRONG D.P., MALONEY R.F. (2007) Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conserv. Biol.* 21(2), 303-312
- SEIGNOBOSC M., HEMERIK L., KOELEWIJN H.P. (2011) A Demo-Genetic Analysis of a Small Reintroduced Carnivore Population: The Otter (*Lutra lutra*) in The Netherlands. *Int. J. Ecol.* 2011, e870853
- SEKINO M., HARA M., TANIGUCHI N. (2002) Loss of microsatellite and mitochondrial DNA variation in hatchery strains of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture* 213(1), 101-122
- SEPP T., MCGRAW K.J., KAASIK A., GIRAUDEAU M. (2018) A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life? *Glob. Change Biol.* 24(4), 1452-1469
- SLATE J., KRUIK L.E.B., MARSHALL T.C., PEMBERTON J.M., CLUTTON-BROCK T.H. (2000) Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267(1453), 1657-1662
- SLATE J., DAVID P., DODDS K.G., *et al.* (2004) Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: theoretical expectations and empirical data. *Heredity* 93(3), 255-265
- SLOBODKIN L.B. (1968) How To Be a Predator. *Am. Zool.* 8(1), 43-51
- SMERALDO S., DI FEBBRARO M., ČIROVIĆ D., *et al.* (2017) Species distribution models as a tool to predict range expansion after reintroduction: A case study on Eurasian beavers (*Castor fiber*). *J. Nat. Conserv.* 37, 12-20
- SNYDER N.F.R., DERRICKSON S.R., BEISSINGER S.R., *et al.* (1996) Limitations of Captive Breeding in Endangered Species Recovery. *Conserv. Biol.* 10(2), 338-348
- SNYDER D.E. (2003) Invited overview: conclusions from a review of electrofishing and its harmful effects on fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 13(4), 445-453
- SOLER J.J., NEVE L. de, PÉREZ-CONTRERAS T., SOLER M., SORCI G. (2003) Trade-off between immunocompetence and growth in magpies: an experimental study. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270(1512), 241-248
- SONG C.B., NEAR T.J., PAGE L.M. (1998) Phylogenetic Relations among Percid Fishes as Inferred from Mitochondrial Cytochrome b DNA Sequence Data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 10(3), 343-353
- SOORAE P.S. (2008) Global re-introduction perspectives: Re-introduction case-studies from around the globe. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group & Environment Agency-Abu Dhabi
- SOORAE P.S. (2011) Global re-introduction perspectives, 2011: more case studies from around the globe. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group & Environment Agency-Abu Dhabi
- SOULSBURY C.D., LEBIGRE C. (2018) Viability selection creates negative heterozygosity–fitness correlations in female Black Grouse *Lyrurus tetrix*. *J. Ornithol.* 159(1), 93-101
- SOUZA U.P., FERREIRA F.C., BRAGA F.M. de S., WINEMILLER K.O. (2015) Feeding, body condition and reproductive investment of *Astyanax intermedius* (Characiformes, Characidae) in relation to rainfall and temperature in a Brazilian Atlantic Forest stream. *Ecol. Freshw. Fish* 24(1), 123-132

- SPARKMAN A.M., ARNOLD S.J., BRONIKOWSKI A.M. (2007) An empirical test of evolutionary theories for reproductive senescence and reproductive effort in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274(1612), 943-950
- SPIELMAN D., BROOK B.W., FRANKHAM R. (2004) Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101(42), 15261-15264
- SRIMAI W., KOONAWOOTRITTRIRON S., MANEE-APHAI W., *et al.* (2019) Genetic parameters and genotype-environment interaction for growth traits of North African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822). *Aquaculture* 501, 104-110
- STAUB N.L. (2002) Teaching Evolutionary Mechanisms: Genetic Drift and M&M's®. *BioScience* 52(4), 373
- STEVENS V.M., TROCHET A., BLANCHET S., *et al.* (2013) Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evol. Appl.* 6(4), 630-642
- STEVENSON R.D., WOODS W.A. Jr (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integr. Comp. Biol.* 46(6), 1169-1190
- STEYERMARK A.C. (2002) A high standard metabolic rate constrains juvenile growth. *Zoology* 105(2), 147-151
- STOCKWELL C.A., MULVEY M., VINYARD G.L. (1996) Translocations and the Preservation of Allelic Diversity. *Conserv. Biol.* 10(4), 1133-1141
- SUTHERLAND W.J., ARMSTRONG D., BUTCHART S.H.M., *et al.* (2010) Standards for documenting and monitoring bird reintroduction projects. *Conserv. Lett.* 3(4), 229-235
- SZPIECH Z.A., JAKOBSSON M., ROSENBERG N.A. (2008) ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinforma. Oxf. Engl.* 24(21), 2498-2504
- TAYLOR S.S., SARDELL R.J., REID J.M., *et al.* (2010) Inbreeding coefficient and heterozygosity–fitness correlations in unhatched and hatched song sparrow nestmates. *Mol. Ecol.* 19(20), 4454-4461
- TAYLOR G., CANESSA S., CLARKE R.H., *et al.* (2017) Is Reintroduction Biology an Effective Applied Science? *Trends Ecol. Evol.* 32(11), 873-880
- TEIXEIRA C.P., DE AZEVEDO C.S., MENDEL M., CIPRESTE C.F., YOUNG R.J. (2007) Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Anim. Behav.* 73(1), 1-13
- TEMPLE S.A. (1987) Do Predators Always Capture Substandard Individuals Disproportionately From Prey Populations? *Ecology* 68(3), 669-674
- TEUBNER D., PAULUS M., VEITH M., KLEIN R. (2015) Biometric parameters of the bream (*Abramis brama*) as indicators for long-term changes in fish health and environmental quality—data from the German ESB. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22(3), 1620-1627
- THELEN G.C., ALLENDORF F.W. (2001) Heterozygosity-Fitness Correlations in Rainbow Trout: Effects of Allozyme Loci or Associative Overdominance? *Evolution* 55(6), 1180-1187
- TOCKNER K., UEHLINGER U., ROBINSON C.T. (2009) Rivers of Europe. Amsterdam, Academic Press
- Toupview (2020) [Logiciel], Evreux, Jeulin
- TRACY L.N., WALLIS G.P., EFFORD M.G., JAMIESON I.G. (2011) Preserving genetic diversity in threatened species reintroductions: how many individuals should be released? *Anim. Conserv.* 14(4), 439-446

- TURKO A.J., LECLAIR A.T.A., MANDRAK N.E., *et al.* (2021) Choosing source populations for conservation reintroductions: lessons from variation in thermal tolerance among populations of the imperilled reidside dace ¹. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(9), 1347-1355
- UICN (2012) Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN: Version 3.1, deuxième édition. [https://uicn.fr/wp-content/uploads/2016/06/UICN_2012_Categories_et_criteres_Liste_rouge.pdf] (consulté le 15/09/2021).
- UICN (2021) A propos de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature. [<https://www.iucn.org/fr/a-propos>] (consulté le 13/07/2021).
- UICN COMITÉ FRANÇAIS, MNHN, SFI, AFB (2019) La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Poissons d'eau douce de France métropolitaine. [<https://uicn.fr/wp-content/uploads/2019/08/liste-rouge-poissons-d'eau-douce-de-france-metropolitaine.pdf>] (consulté le 15/09/2021).
- VALIÈRE N. (2002) GIMLET: a computer program for analysing genetic individual identification data. *Mol. Ecol. Notes* 2(3), 377-379
- VANDEPUTTE M., KOCOUR M., MAUGER S., *et al.* (2008) Genetic variation for growth at one and two summers of age in the common carp (*Cyprinus carpio* L.): Heritability estimates and response to selection. *Aquaculture* 277(1), 7-13
- VIÉ J.-C., HILTON-TAYLOR C., STUART S.N. (2009) Wildlife in a Changing World: An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. [<https://www.iucn.org/content/wildlife-a-changing-world-analysis-2008-iucn-red-list-threatened-species>] (consulté le 15/09/2021).
- VILAS A., PÉREZ-FIGUEROA A., QUESADA H., CABALLERO A. (2015) Allelic diversity for neutral markers retains a higher adaptive potential for quantitative traits than expected heterozygosity. *Mol. Ecol.* 24(17), 4419-4432
- VILLSEN K., CORSE E., MEGLÉCZ E., *et al.* (2021) DNA metabarcoding reveals adaptive seasonal variation of individual trophic traits in a critically endangered fish. [<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.01.25.428043v1>] (consulté le 07/11/2021).
- VINCENZI S., JESENŠEK D., GARZA J.C., CRIVELLI A.J. (2018) Stronger effects of heterozygosity on survival in harsher environments. *J. Fish Biol.* 93(6), 1102-1106
- VISSCHER P.M., HILL W.G., WRAY N.R. (2008) Heritability in the genomics era - concepts and misconceptions. *Nat. Rev. Genet.* 9(4), 255-266
- VRIJENHOEK R.C. (1998) Conservation genetics of freshwater fish. *J. Fish Biol.* 53, 394-412
- WALKER S.F., BOSCH J., JAMES T.Y., *et al.* (2008) Invasive pathogens threaten species recovery programs. *Curr. Biol.* 18(18), R853-R854
- WANG J. (2007) Triadic IBD coefficients and applications to estimating pairwise relatedness. *Genet. Res.* 89(3), 135-153
- WANG J. (2011) COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Mol. Ecol. Resour.* 11(1), 141-145
- WANG J. (2016) Pedigrees or markers: Which are better in estimating relatedness and inbreeding coefficient? *Theor. Popul. Biol.* 107, 4-13
- WAPLES R.S. (2006) A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conserv. Genet.* 7(2), 167-184
- WAPLES R.S., DO C. (2008) Idne: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Mol. Ecol. Resour.* 8(4), 753-756

- WARNER D.A., JOHNSON M.S., NAGY T.R. (2016) Validation of Body Condition Indices and Quantitative Magnetic Resonance in Estimating Body Composition in a Small Lizard. *J. Exp. Zool. Part Ecol. Genet. Physiol.* 325(9), 588-597
- WEBER M.J., BROWN M.L. (2012) Maternal effects of common carp on egg quantity and quality. *J. Freshw. Ecol.* 27(3), 409-417
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C. (1973) Mixed self and random mating at two loci. *Genet. Res.* 21(3), 247-262
- WELLS K., O'HARA R.B., COOKE B.D., *et al.* (2016) Environmental effects and individual body condition drive seasonal fecundity of rabbits: identifying acute and lagged processes. *Oecologia* 181(3), 853-864
- WIESER W., MEDGYESY N. (1991) Metabolic rate and cost of growth in juvenile pike (*Esox lucius* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.): the use of energy budgets as indicators of environmental change. *Oecologia* 87(4), 500-505
- WILLI Y., VAN BUSKIRK J., HOFFMANN A.A. (2006) Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37(1), 433-458
- WILLIAMS S.E., HOFFMAN E.A. (2009) Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biol. Conserv.* 142(11), 2388-2400
- WILLOUGHBY J.R., SUNDARAM M., WIJAYAWARDENA B.K., *et al.* (2015) The reduction of genetic diversity in threatened vertebrates and new recommendations regarding IUCN conservation rankings. *Biol. Conserv.* 191, 495-503
- WILSON A.J., PEMBERTON J.M., PILKINGTON J.G., *et al.* (2006) Environmental Coupling of Selection and Heritability Limits Evolution. *PLoS Biol.* 4(7), e216
- WIRSING A.J., STEURY T.D., MURRAY D.L. (2002) Relationship Between body Condition and Vulnerability to Predation in red Squirrels and Snowshoe Hares. *J. Mammal.* 83(3), 707-715
- WOLF C.M., GRIFFITH B., REED C., TEMPLE S.A. (1996) Avian and Mammalian Translocations: Update and Reanalysis of 1987 Survey Data. *Conserv. Biol.* 10(4), 1142-1154
- WRIGHT S. (1931) Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16(2), 97-159
- WRIGHT S. (1951) The genetical structure of populations. *Ann Eugen* 15, 323-354
- WRIGHT L.I., TREGENZA T., HOSKEN D.J. (2008) Inbreeding, inbreeding depression and extinction. *Conserv. Genet.* 9(4), 833-843
- YATES M.C., BOWLES E., FRASER D.J. (2019) Small population size and low genomic diversity have no effect on fitness in experimental translocations of a wild fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286(1916), 20191989
- YE B., WAN Z., WANG L., *et al.* (2017) Heritability of growth traits in the Asian seabass (*Lates calcarifer*). *Aquac. Fish.* 2(3), 112-118
- ZENG Y., LI C., ZHANG L., ZHONG Z., JIANG Z. (2013) No correlation between neonatal fitness and heterozygosity in a reintroduced population of Père David's deer. *Curr. Zool.* 59(2), 249-256
- ZHAO H., BECK B., FULLER A., PEATMAN E. (2020) EasyParallel: A GUI platform for parallelization of STRUCTURE and NEWHYBRIDS analyses. *PLoS One* 15(4), e0232110

Annexe 1

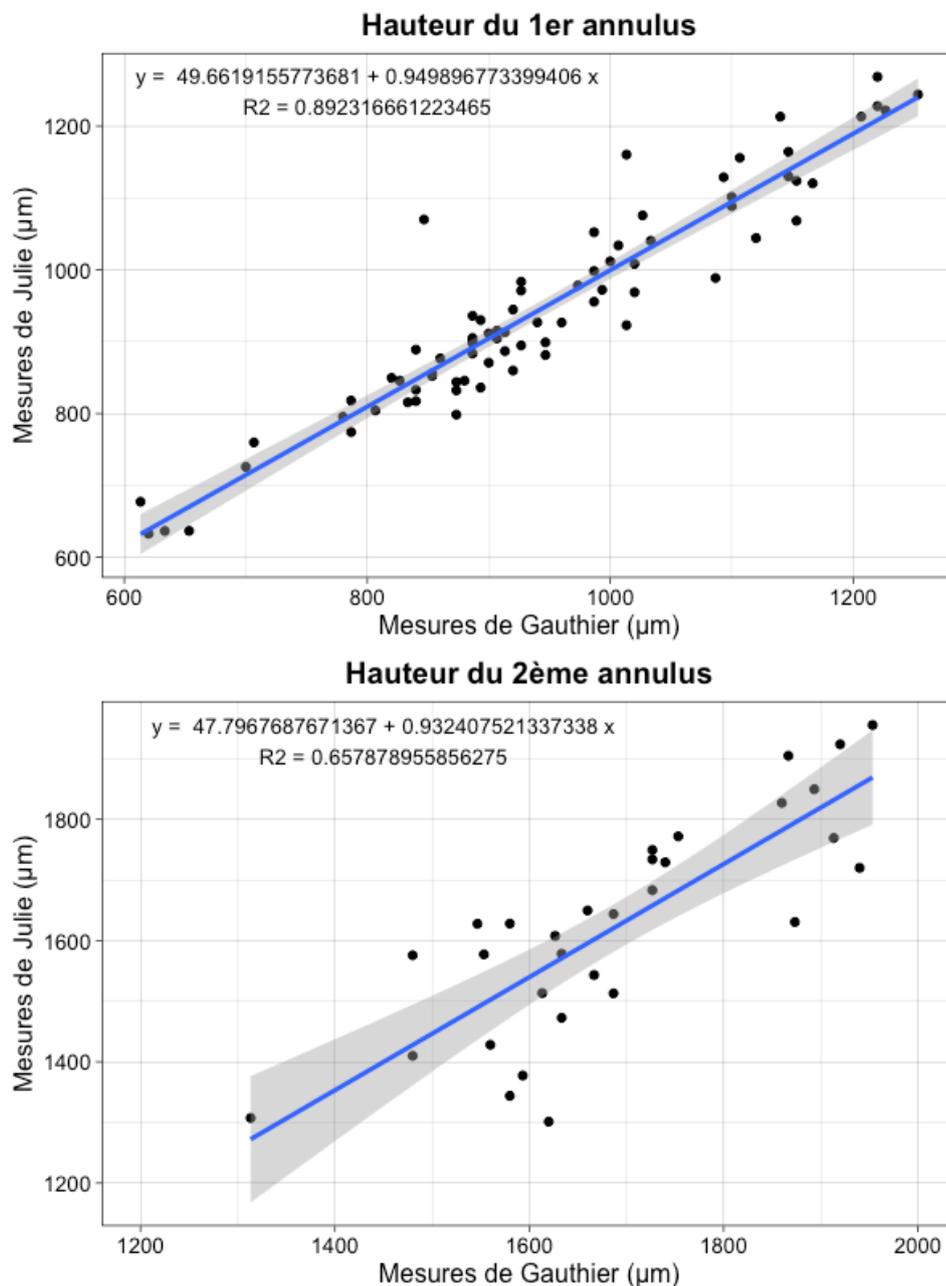
Tableau 11 : Bilan des effectifs d'aprons du Rhône réintroduits dans la rivière Drôme entre 2006 et 2018 (d'après Georget *et al.*, 2017). Sont mentionnés le site de réintroduction, l'âge des aprons réintroduits et leur souche génétique. 0+ : entre 0 et 1 an d'âge, 1+ : entre 1 et 2 ans d'âge, 2+ : entre 2 et 3 ans d'âge, 3+ : entre 3 et 4 ans d'âge.

Année	Lieu	Effectifs réintroduits	Date	Classe d'âge	Commentaires
2006	Confluence Bès	50	01/06/2006	1+ = 30	30 aprons issus de captivité (souche Beaume)
				Adultes = 10 Sub-adultes et adultes = 10	20 aprons de souche Durance (pêche de sauvetage : curage usine de Salignac)
2008	Confluence Bès	438	02/07/2008	0+	souche Beaume
	Sainte Croix	490	02/07/2008	0+	souche Beaume
2009	Confluence Bès	328	29/06/2009	0+	souche Beaume
	Sainte Croix	333	29/06/2009	0+	souche Beaume
	Sainte Croix	49	29/06/2009	1+	souche Beaume
2010	Sainte Croix	675	01/07/2010	0+	souche Beaume
2011	Pont de Blacons	959	05/07/2011	0+ = 934 3+ = 25	souche Beaume
	Aval pont d'Aouste	636	18/10/2011	0+	Juveniles préalablement stabulés au fluviarium de la gare des Ramières de juin à octobre souche Beaume
2012	Pont de Blacons	434	18/06/2012	0+	souche Beaume

2013	Aval Pont d'Aouste	2166	03/07/2013	0+	souche Beaume
	Pont de Blacons	2477	03/07/2013	0+	souche Beaume
	Pontaix	385	03/07/2013	0+	souche Durance
	Ste Croix amont (parking)	510	03/07/2013	0+	souche Durance
	Pont de Sainte-Croix	612	03/07/2013	0+	souche Durance
2014	Blacons-Aouste	5413	12/05/2014	0+	souche Beaume
	Pont de Sainte-Croix	1869	12/05/2014	0+	souche Durance
2015	Pont de Blacons	1044	28/05/2015	0+	souche Beaume
	Pont de Sainte-Croix	1975	28/05/2015	0+	souche Durance
	Pontaix	31	28/05/2015	1+	souche Durance
	Pontaix	38	28/05/2015	2+	souche Durance
2016	Saillans-Espenel	1538	30/05/2016	0+	souche Durance
	Saillans-Espenel	26	30/05/2016	Géniteurs adultes	souche Durance
	Pont de Blacons (Aval)	1500	30/05/2016	0+	souche Durance
	Pont de Sainte-Croix	1666	30/05/2016	0+	souche Durance
2017	Sainte-Croix	793	31/05/2017	0+	souche Durance
	Blacons - Aouste				
2018	Sainte- Croix	4000 alevins + 46 géniteurs	01/06/2018	0+	souche Durance
	Saillans-Espenel				
	Blacons-Aouste			Géniteurs adultes	

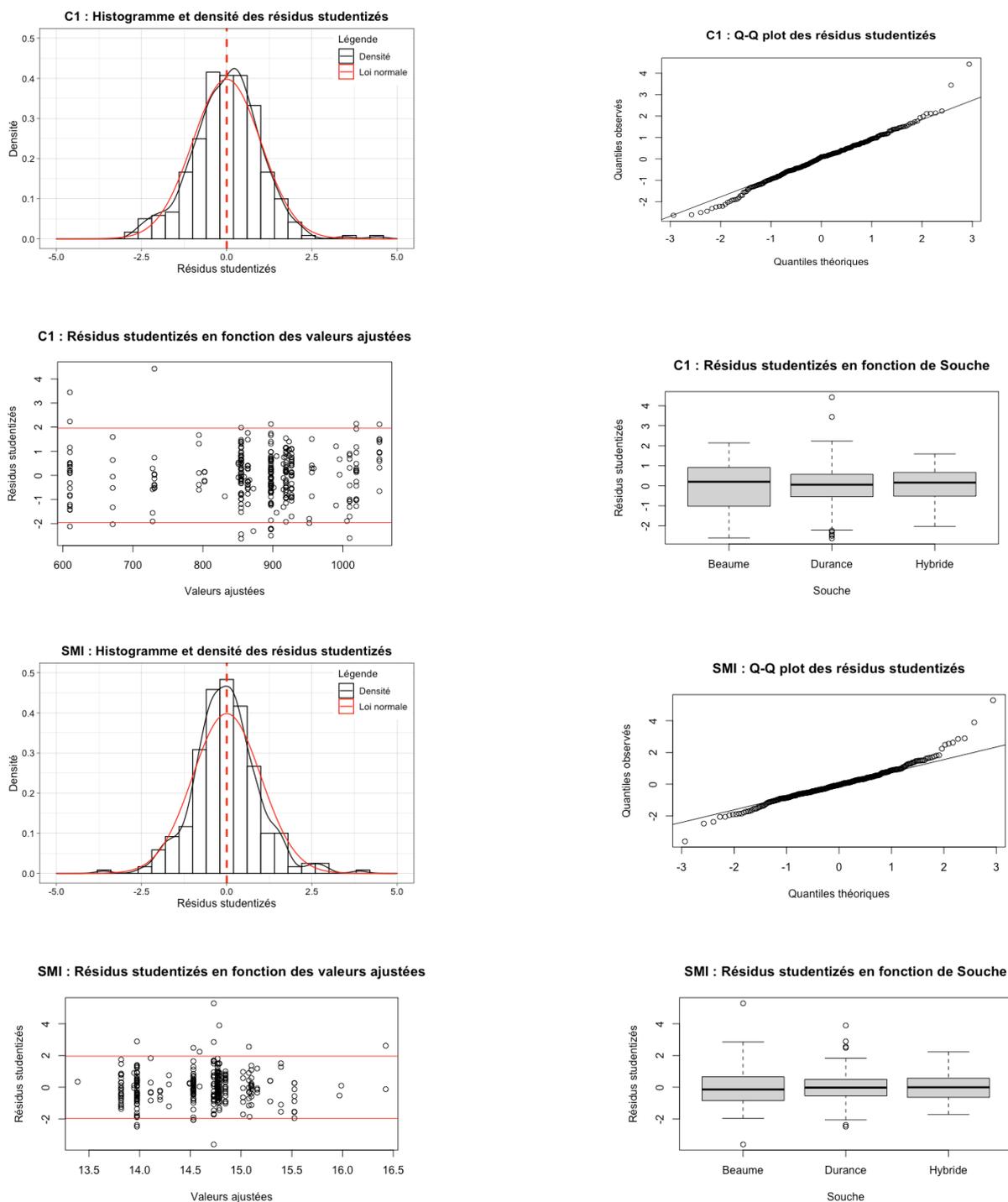
Annexe 2

Figure 25 : Analyse comparative de mes mesures scalimétriques et de celles de Gauthier Monnet (Monnet, 2016) sur les aprons échantillonnés dans la rivière Drôme en 2015 (n=76). Les mesures de Gauthier Monnet ont été réalisées à l'oculaire micrométrique de la loupe binoculaire et les miennes sur l'écran de l'ordinateur (logiciel Toupview, Jeulin). Le package R ggplot2 a été utilisé pour construire les graphiques. R2 : coefficient de corrélation. Les mesures apparaissent similaires donc il nous semble que nous pouvons utiliser les données scalimétriques de Gauthier Monnet sur les aprons des rivières Beaume et Durance pour nos comparaisons entre rivières.



Annexe 3

Figure 26 : Vérification graphique des hypothèses pour les modèles linéaires mixtes de la croissance la 1^{ère} année (C1, n=301) et du *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les figures ont été tracées à l'aide du package R *ggplot2*. Cf. Tableau 10 pour le détail des modèles.



Annexe 4

Tableau 12 : Test d'un potentiel effet d'interaction du site d'échantillonnage et de la souche génétique sur la relation entre la longueur à la fourche et la taille moyenne des écailles des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019 à l'aide d'une ANCOVA (n=307). Site : site d'échantillonnage, Souche : souche génétique, LF : longueur à la fourche, tE : taille moyenne des écailles, p : p -value, F : F -value. tE a été obtenue en moyennant les valeurs mesurées à la loupe binoculaire (grossissement x2, logiciel Toupview, Jeulin) sur trois écailles pour chaque individu, La fonction R *anova* a été utilisée pour les comparaisons. Nous prenons un seuil $\alpha=5\%$ et considérons donc que ni le site ni la souche ne biaisent la relation entre LF et tE.

Nom du modèle	Formule
mod_Site	LF ~ tE + Site
mod_inter_Site	LF ~ tE + Site + tE*Site
mod_Souche	LF ~ tE + Souche
mod_inter_Souche	LF ~ tE + Souche + tE*Souche

Test	F	p
ANCOVA(mod_Site, mod_inter_Site)	2,6389	0,0498
ANCOVA(mod_Souche, mod_inter_Souche)	1,1697	0,3119

Annexe 5

Tableau 13 : Test d'un éventuel biais de la classe d'âge sur les modèles complets construits pour la croissance les 1^{ère} (C1, n=301) et 2^{ème} année (C2, n=131) ainsi que le *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Les modèles linéaires mixtes sont construits avec le package R *lme4*. Les *p-values* obtenues par des tests de Tukey (package R *emmeans*) sont données dans les tableaux. Souche : souche génétique, HL : homozygotie par locus, Age : classe d'âge, Site : site d'échantillonnage, AnnéeC1 et AnnéeC2 : années calendaires de croissance, AnnéeCapture : année de capture. 0+ : entre 0 et 1 an d'âge, 1+ : entre 1 et 2 ans d'âge, 2+ : entre 2 et 3 ans d'âge, 3+ : entre 3 et 4 ans d'âge, 4+ : entre 4 et 5 ans d'âge, 5+ : entre 5 et 6 ans d'âge. La classe d'âge ne biaise aucun des modèles pour $\alpha=5\%$.

C1 ~ Souche*HL + Age + (1 Site) + (1 AnneeC1)	1+	2+	3+	4+
1+				
2+	1,0000			
3+	0,9999	0,9999		
4+	0,9912	0,9915	0,9948	
5+	0,9997	0,9997	0,9996	0,9951

C2 ~ Souche*HL + Age + (1 Site) + (1 AnneeC2)	2+	3+	4+
2+			
3+	0,9996		
4+	0,3723	0,4018	
5+	0,4794	0,4801	0,9595

SMI ~ Souche*HL + Age + (1 Site) + (1 AnneeCapture)	0+	1+	2+	3+	4+
0+					
1+	0,9867				
2+	0,8732	0,5234			
3+	0,6564	0,2776	0,8775		
4+	0,5720	0,6173	0,8797	0,9919	
5+	0,9990	0,9743	0,9178	0,8206	0,7163

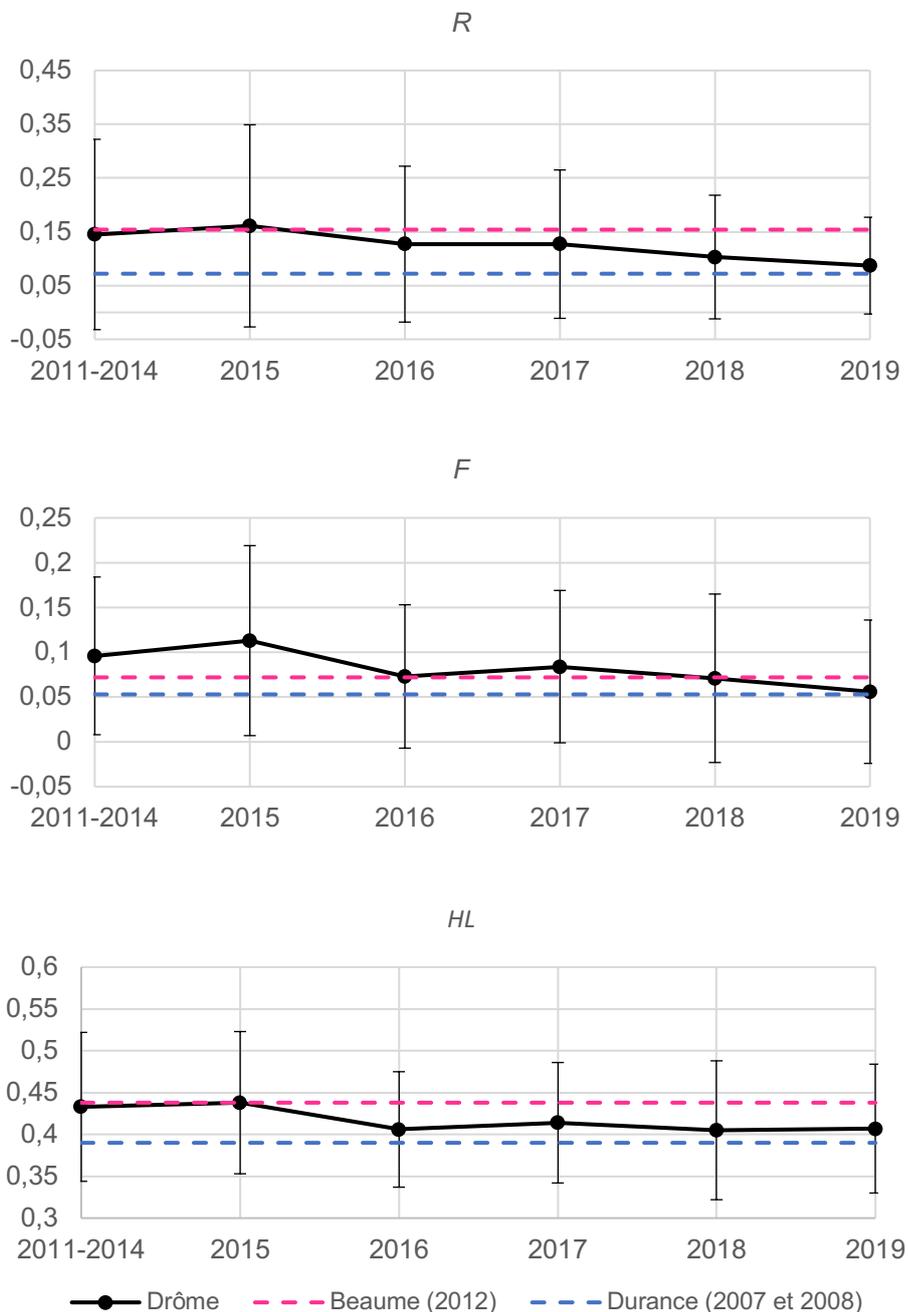
Annexe 6

Tableau 14 : Test d'un éventuel biais du mois de capture sur le modèle complet construit pour le *Scaled Mass Index* (SMI, n=301) des aprons échantillonnés dans la Drôme entre 2015 et 2019. Le modèle linéaire mixte est construit avec le package R *lme4*. Les *p-values* obtenues par des tests de Tukey (package R *emmeans*) sont données dans les tableaux. Souche : souche génétique, HL : homozygotie par locus, Site : site d'échantillonnage, MoisCapture : mois de capture, AnneeCapture : année de capture. Pour un seuil $\alpha=5\%$, il n'y a pas de biais du mois de capture sur le modèle du SMI.

SMI ~ Souche*HL + MoisCapture + (1 Site) + (1 AnneeCapture)	mai	juillet	août	septembre
mai				
juillet	0,6143			
août	0,9487	0,9501		
septembre	0,1108	0,8883	0,6977	
octobre	0,3995	0,9046	0,7704	0,9971

Annexe 7

Figure 27 : Variation temporelle du coefficient d'apparentement (R), du coefficient de consanguinité (F) et de l'homozygotie par locus (HL) de la population d'aprons dans la rivière Drôme. Les barres d'erreur représentent les écart-types.



Annexe 8

Tableau 15 : Comparaison des paramètres démogénétiques estimés pour 54 et 50 microsatellites. Pour l'estimation avec 50 microsatellites, les loci SviL8, Za011, Za030 et Za077 ont été écartés car potentiellement soumis à sélection (Dubut et Chappaz, 2017). IC : intervalle de confiance, n : effectif.

Groupe étudié	Année	n	<i>Ne(LD)</i> [IC 95%]		<i>Ne(parenté)</i> [IC 95 %]	
			54 microsatellites	50 microsatellites	54 microsatellites	50 microsatellites
Drôme	2015	81	15,0 [14,4 ; 15,7]	15,4 [14,7 ; 16,1]	12 [6 ; 26]	12 [6 ; 26]
	2019	25	203,9 [121,9 ; 573,0]	202,4 [116,6 ; 678,5]	32 [18 ; 59]	35 [21 ; 64]
Beaume	2012	60	175,1 [136,7 ; 239,3]	182,1 [139,0 ; 258,3]	49 [33 ; 75]	48 [32 ; 75]
Durance	2007 et 2008	66	∞ [1884,4 ; ∞]	∞ [7926,2 ; ∞]	100 [73 ; 145]	95 [68 ; 135]

Groupe étudié	Année	n	<i>Ar</i>		<i>R</i>	
			54 microsatellites	50 microsatellites	54 microsatellites	50 microsatellites
Drôme	2015	81	3,319 ± 0,250	3,320 ± 0,264	0,161 ± 0,188	0,161 ± 0,188
	2019	25	3,589 ± 0,336	3,547 ± 0,347	0,087 ± 0,090	0,088 ± 0,090
Beaume	2012	60	3,038 ± 0,235	3,096 ± 0,252	0,154 ± 0,114	0,143 ± 0,115
Durance	2007 et 2008	66	3,730 ± 0,338	3,726 ± 0,353	0,072 ± 0,074	0,072 ± 0,075

Groupe étudié	Année	n	<i>F</i>		<i>HL</i>	
			54 microsatellites	50 microsatellites	54 microsatellites	50 microsatellites
Drôme	2015	81	0,113 ± 0,106	0,104 ± 0,102	0,438 ± 0,085	0,433 ± 0,088
	2019	25	0,056 ± 0,080	0,054 ± 0,075	0,407 ± 0,077	0,385 ± 0,081
Beaume	2012	60	0,072 ± 0,063	0,065 ± 0,059	0,438 ± 0,068	0,428 ± 0,070
Durance	2007 et 2008	66	0,053 ± 0,057	0,051 ± 0,059	0,390 ± 0,074	0,386 ± 0,076

ÉVALUATION D'UNE OPÉRATION DE RÉINTRODUCTION D'UNE ESPÈCE MENACÉE (*ZINGEL ASPER* (LINNÆUS, 1758)) : CROISSANCE, ÉTAT CORPOREL ET DÉMOGÉNÉTIQUE

AUTEUR : Julie DEGEN

RÉSUMÉ :

Le recours à des opérations de réintroduction pour la sauvegarde d'espèces menacées d'extinction est de plus en plus fréquent. Cependant, de telles opérations engendrent généralement une perte de diversité génétique et une augmentation de la consanguinité. Ces effets démogénétiques font diminuer la valeur sélective des individus et augmenter le risque d'extinction de la population réintroduite, compromettant ainsi le succès des réintroductions. De nombreuses recommandations ont été formulées par les scientifiques et les gestionnaires dans le but de limiter ces effets et leurs conséquences.

L'apron du Rhône, *Zingel asper* (Linnæus, 1758), est un percidé benthique en danger critique d'extinction endémique du bassin du Rhône. Il a été réintroduit dans la rivière Drôme à partir de la multiplication en captivité de deux souches, issues des rivières Beaume et Durance. Nous avons évalué la stratégie adoptée par le suivi démogénétique de la population réintroduite sur cinq années en analysant les données microsatellites issues de 376 aprons échantillonnés dans la Drôme. Nous avons testé également un éventuel effet de la souche et de la diversité génétique individuelle sur deux traits d'histoire de vie : la croissance et l'état corporel.

L'application des recommandations a permis de limiter la perte de diversité génétique et la consanguinité lors de la réintroduction de l'apron du Rhône dans la rivière Drôme. La souche génétique influe sur la croissance et l'état corporel mais pas la diversité génétique individuelle. La souche Durance, la plus diverse du point de vue génétique, ne présente pas d'altération significative de ses traits d'histoire de vie dans la Drôme. Enfin, un secteur de la Drôme moins favorable pour l'espèce a été identifié. Cette étude est un retour d'expérience important sur lequel les gestionnaires pourront s'appuyer pour la planification de potentielles réintroductions futures.

MOTS CLÉS :

CONSERVATION DES ESPÈCES, RÉINTRODUCTION DES ESPÈCES, POISSON D'EAU DOUCE, SUIVI GÉNÉTIQUE, CROISSANCE, ÉTAT CORPOREL, SCALIMÉTRIE, CONSANGUINITÉ, HOMOZYGOTIE

JURY :

Président : Pr Grégory JOUVION

Directeur de thèse : Dr Pascal ARNÉ

Examinatrice : Dr Alline DE PAULA REIS

Invité : Dr Vincent DUBUT

EVALUATION OF A THREATENED SPECIES' REINTRODUCTION PROGRAMME (*ZINGEL ASPER* (LINNÆUS, 1758)) : GROWTH, BODY CONDITION AND DEMOGENETICS

AUTHOR: Julie DEGEN

SUMMARY:

Reintroduction programmes are more and more frequently undertaken to save species threatened with extinction. However, they generally engender a genetic diversity loss and an inbreeding increase. These demogenetic effects reduce individuals' fitness and increase the reintroduced population's extinction risk, therefore compromising the reintroduction's success. Numerous guidelines have been formulated by scientists and managers in order to limit these effects and their consequences.

The Rhône streber, *Zingel asper* (Linnæus, 1758), is a critically endangered benthic percid endemic to the Rhône catchment. It was reintroduced in the Drôme river from the propagation in captivity of two source populations, the Beaume and Durance rivers. We evaluated the adopted strategy through a five years demogenetic monitoring of the reintroduced population based on the microsatellite data from 376 Rhône strebers sampled in the Drôme river. We also tested the effect of the source population and the individual genetic diversity on two life-history traits : growth and body condition.

The guidelines' application enabled to limit genetic diversity loss and inbreeding during the reintroduction of the Rhône streber in the Drôme river. Source population influenced growth and body condition but individual genetic diversity did not. The Durance source population, the most genetically diverse, showed no significant alteration of its life-history traits in the Drôme river. Lastly, a less favorable sector of the Drôme river for the species was identified. This study provides important feedback on the reintroduction programme which will be useful for the planning of potential future reintroductions.

KEYWORDS:

SPECIES' CONSERVATION, SPECIES' REINTRODUCTION, FRESHWATER FISH, GENETIC MONITORING, GROWTH, BODY CONDITION, SCALE READING, INBREEDING, HOMOZYGOSITY

JURY:

Chairperson: Pr Grégory JOUVION

Thesis Director: Dr Pascal ARNÉ

Reviewer: Dr Alline DE PAULA REIS

Guest: Dr Vincent DUBUT