



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 8536](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints/ID/8536)

To cite this version :

Brus, Guillaume. *Structure génétique et taux de dispersion d'un parasite, Tracheliastes polycolpus, et de son hôte, la vandoise (Leuciscus leuciscus) : implications pour l'adaptation locale.* Thèse d'exercice, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2012, 70 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

STRUCTURE GENETIQUE ET TAUX DE DISPERSION D'UN PARASITE, *TRACHELIASTES POLYCOLPUS*, ET DE SON HOTE, LA VANDOISE (*LEUCISCUS LEUCISCUS*) : IMPLICATIONS POUR L'ADAPTATION LOCALE

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BRUS Guillaume

Né le 13 Septembre 1987 à MONT DE MARSAN (40)

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :

M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSEESSEURS :

M. Philippe JACQUIET
M. Emmanuel LIENARD

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :

M. Simon BLANCHET
Mme. Géraldine LOOT

Chercheur au Laboratoire d'Ecologie Expérimentale de MOULIS
Maître de Conférences à l'Université Paul Sabatier de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : M. A. MILON

Directeurs honoraires M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS

Professeurs honoraires :

M. L. FALIU	M. J. CHANTAL	M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE
M. C. LABIE	M. JF. GUELFY	M. DORCHIES
M. C. PAVAU	M. ECKHOUTTE	
M. F. LESCURE	M. D.GRIESS	
M. A. RICO	M. CABANIE	
M. A. CAZIEUX	M. DARRE	
Mme V. BURGAT	M. HENROTEAUX	

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. AUTEFAGE André, *Pathologie chirurgicale*
M. BRAUN Jean-Pierre, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. EUZEBY Jean, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. FRANC Michel, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. MARTINEAU Guy, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. PETIT Claude, *Pharmacie et Toxicologie*
M. TOUTAIN Pierre-Louis, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1° CLASSE

M. BERTHELOT Xavier, *Pathologie de la Reproduction*
Mme CLAUW Martine, *Pharmacie-Toxicologie*
M. CONCORDET Didier, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. CORPET Denis, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. DELVERDIER Maxence, *Anatomie Pathologique*
M. ENJALBERT Francis, *Alimentation*
M. REGNIER Alain, *Physiopathologie oculaire*
M. SAUTET Jean, *Anatomie*
M. SCHELCHER François, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 2° CLASSE

Mme BENARD Geneviève, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. BOUSQUET-MELOU Alain, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, *Pathologie de la Reproduction*
M. DUCOS Alain, *Zootechne*
M. DUCOS DE LAHITTE Jacques, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. FOUCRAS Gilles, *Pathologie des ruminants*
Mme GAYRARD-TROY Véronique, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. GUERRE Philippe, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme HAGEN-PICARD Nicole, *Pathologie de la Reproduction*
M. JACQUIET Philippe, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. LEFEBVRE Hervé, *Physiologie et Thérapeutique*
M. LIGNEREUX Yves, *Anatomie*
M. PICAVET Dominique, *Pathologie infectieuse*
M. SANS Pierre, *Productions animales*
Mme TRUMEL Catherine, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
M. **MAGNE Laurent**, *Urgences soins-intensifs*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
M **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants.*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
Mme **TROEGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

M. **SOUBIES Sébastien**, *Microbiologie et infectiologie*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales*
Mlle **TREVENNEC Karen**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*

A Monsieur le Professeur Alexis VALENTIN, professeur de l'Université Paul Sabatier de Toulouse en Zoologie et Parasitologie, qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse,

Hommage respectueux.

A Monsieur le Professeur Philippe JACQUIET, professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse en Parasitologie et Maladies parasitaires, qui nous fait l'honneur d'accepter la direction de cette thèse, pour son aide et ses conseils tout au long de ce travail,

Sincères remerciements

A Monsieur le Professeur Emmanuel LIENARD, Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse Parasitologie et Zoologie, pour avoir accepté de participer à notre jury,

Hommage respectueux

A Madame le Professeur Géraldine LOOT, professeur de l'Université Paul Sabatier en Parasitologie, qui nous a fait l'honneur d'accepter la présence dans le jury mais aussi pour son ample participation dans l'élaboration de ce travail,

Qu'elle trouve ici le témoignage de notre sincère reconnaissance.

A Monsieur Simon BLANCHET, chercheur en Ecologie des écosystèmes aquatiques à la station d'Ecologie Expérimentale de Moulis, qui nous a fait l'honneur d'accepter d'assister à cette thèse,

Qu'il soit remercié pour son aide précieuse.

Aux autres personnes ayant participé à l'élaboration de cette thèse et sans qui sa réalisation aurait été impossible :

A Charlotte VEYSSIERES et Roseline ETIENNE, du laboratoire Evolution et Diversité Génétique pour leur aide précieuse pour les manipulations génétiques,

Un grand merci à vous pour votre convivialité.

A Ivan PAZ, doctorant au laboratoire Evolution et Diversité Génétique, pour les conseils avisés qu'il m'a procuré tout au long de ce travail,

Un grand merci à toi et puisse ta future carrière être remplie de bonheur.

A toute l'équipe AQUAECO du laboratoire Evolution et Diversité Génétique, pour son accueil chaleureux et sa grande compétence,

Qu'elle soit récompensée par de grandes découvertes scientifiques.

A toute ma famille, pour son soutien constant et son amour sans limite, et sans qui je n'aurais jamais pu mener de telles études. Que cette thèse puisse récompenser aujourd'hui une infime partie de ce que vous m'apportez tous les jours.

A tous mes amis, pour avoir partagé des moments inoubliables tout au long de mes études.

Table des matières

Table des matières.....	9
Table des annexes.....	11
Table des illustrations.....	13
I – Introduction.....	15
II - Matériel et méthodes.....	21
A) Système d'étude.....	21
B) Échantillonnage.....	23
C) Analyses génétiques.....	23
D) Analyses statistiques.....	24
1. <u>L'approche par groupage paysager</u>	24
<i>Analyses génétiques descriptives.....</i>	25
<i>Isolement par la distance.....</i>	25
<i>Comparaison des structures génétiques de l'hôte et du parasite.....</i>	26
2. <u>L'approche par groupage génétique</u>	26
<i>Détermination des groupes génétiques.....</i>	27
<i>Analyses génétiques descriptives.....</i>	28
<i>Taux de migration.....</i>	28
III – Résultats.....	31
A) Échantillonnage.....	31
B) Analyses statistiques.....	31
1. <u>L'approche par groupage paysager</u>	29
<i>Analyses génétiques descriptives.....</i>	32
<i>Isolement par la distance.....</i>	32
<i>Comparaison des structures génétiques de l'hôte et du parasite.....</i>	35

2. <u>L'approche par groupage génétique</u>	36
<i>Détermination des groupes génétiques</i>	36
<i>Analyses génétiques descriptive</i>	38
<i>Taux de migration</i>	39
IV- Discussion	41
A) Structure génétique de <i>L. leuciscus</i>	41
B) Structure génétique de <i>T. polycolpus</i>	43
C) Comparaison des taux de migration de l'hôte et du parasite.....	43
D) Implications pour l'adaptation locale.....	46
Bibliographie	49
Annexes	57

Table des annexes

<u>Annexe 1</u> : Description de l'échantillonnage réalisé.....	57
<u>Annexe 2</u> : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de <i>L. leuciscus</i> au sein des populations paysagères.....	59
<u>Annexe 3</u> : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de <i>T. polycolpus</i> au sein des populations paysagères.....	60
<u>Annexe 4</u> : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de <i>L. leuciscus</i> au sein des groupes génétiques identifiés avec le logiciel STRUCTURE.....	61
<u>Annexe 5</u> : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de <i>T. polycolpus</i> au sein des groupes génétiques identifiés avec le logiciel STRUCTURE.....	65
<u>Annexe 6</u> : <i>p-values</i> issues du test de déficit en hétérozygotes au sein des sous-populations identifiées avec le logiciel STRUCTURE.....	67
<u>Annexe 7</u> : Courbes représentant les statistiques ΔK et ΔF_{st} pour les différentes valeurs de <i>K</i>	68

Table des illustrations

Illustrations

Illustration1 : Photographie de *T. polycolpus* (femelle adulte).....21

Illustration2 : Conséquences de l'infestation de la vandoise par *T. polycolpus*.....23

Cartes

Carte 1 : Carte représentant les populations définies *a priori* d'après les caractéristiques du paysage (valable à la fois pour *L. leuciscus* et *T. polycolpus*).....25

Carte 2 : Carte représentant la prévalence de *T. polycolpus* pour chaque site échantillonné...31

Carte 3 : Cartes représentant les groupes génétiques obtenus pour *L. leuciscus* avec le logiciel STRUCTURE.....37

Carte 4 : Cartes représentant les groupes génétiques obtenus pour *T. polycolpus* avec le logiciel STRUCTURE.....38

Figures

Figure 1 : Cycle de vie de *T. polycolpus*.....22

Figure 2 : Graphiques représentant les distances génétiques en fonction des distances géographiques pour l'hôte et le parasite.....34

Figure 3 : Corrélation entre les distances génétiques standardisées de *L. leuciscus* et de *T. polycolpus*.....36

Figure 4 : Diagramme en boîte représentant le taux de migration par génération calculé pour chaque espèce avec le logiciel BAYESASS.....39

Tableaux

Tableau 1 : Niveau de significativité des patrons d'IBD et comparaison de la performance des régressions simple et par pièce pour expliquer nos données.....35

I - Introduction

La coévolution entre un parasite et son hôte est un processus déterminant pour l'écologie et l'évolution de ces deux espèces (Thompson 1999, Woolhouse et al. 2002, Thompson 2005). Elle correspond à l'évolution de la résistance de l'hôte et de la virulence du parasite sous l'effet d'une pression de sélection réciproque. Une telle coévolution antagoniste est souvent décrite comme une course aux armements, c'est-à-dire une augmentation graduelle de la résistance de l'hôte et de la virulence du parasite au cours du temps (scénario de la Reine Rouge, Leigh Van Vaalen 1973, Gefferey et al. 2002). Cependant, outre cette dimension temporelle, il est aussi très important de s'intéresser à la dimension spatiale de la coévolution entre antagonistes. En effet, les populations sauvages occupent souvent un ensemble de parcelles d'habitat séparées par des zones défavorables. Lorsque l'échange d'individus entre les parcelles d'habitat est faible, c'est-à-dire qu'elles sont séparées par des barrières fortes à la migration, les populations vivant dans ces différentes zones d'habitat vont évoluer séparément sous l'effet de la sélection liée aux conditions environnementales et de la dérive génétique. Cela va se manifester par des différences de fréquences alléliques dans les différentes parcelles, c'est-à-dire une structure génétique. Dans le cas de systèmes hôte-parasite, les deux espèces connaissent en plus des différences locales dans l'intensité de la pression de sélection réciproque, liées au nombre et aux caractéristiques des antagonistes présents localement. La structure génétique des deux espèces antagonistes influence donc fortement leur interaction, et la capacité d'une espèce à coloniser une parcelle d'habitat nécessite son adaptation à la population locale de son antagoniste (Gandon et al. 1996, Gandon and Michalakis 2002).

Dans un tel contexte de coévolution spatiale, le concept d'adaptation locale a été mis en avant. L'adaptation locale du parasite est définie comme un meilleur succès d'infestation sur des hôtes sympatriques (c'est-à-dire qui vivent dans la même parcelle) que sur des hôtes allopatriques (c'est-à-dire qui vivent dans une parcelle différente) (Greischar and Koskella 2007). Inversement, l'adaptation locale de l'hôte correspond à une plus grande résistance à des parasites sympatriques par rapport à des parasites allopatriques (Greischar and Koskella 2007). Il est possible de déterminer le patron d'adaptation locale dans un système hôte-parasite naturel en réalisant des expériences d'infestation croisées, c'est-à-dire en mettant en contact des hôtes et des parasites provenant de zones différentes afin de comparer le taux d'infestation à celui observé dans une association sympatrique. Trois patrons d'adaptation locale peuvent ainsi être rencontrés : une adaptation locale du parasite, une adaptation locale de l'hôte ou aucune adaptation locale (c'est-à-dire une performance similaire quelle que soit

la combinaison hôte-parasite). Bien que quelques études à ce sujet n'aient trouvé aucune adaptation locale (Morand et al. 1996), la majorité a mis en évidence l'existence d'adaptation locale au sein de systèmes hôtes-parasites naturels (Kaltz et al. 1999, Oppliger et al. 1999, Ebert 1994, Koskela et al. 2000, King et al. 2009). En particulier, un grand nombre de ces travaux a démontré une adaptation locale du parasite (Ebert 1994, Koskela et al. 2000, King et al. 2009), et cette observation a été expliquée par un rythme de coévolution plus élevé pour les parasites que pour leurs hôtes (Gandon and Michalakis 2002). Les rythmes relatifs de coévolution des deux antagonistes seraient donc les facteurs déterminant la mise en place d'adaptation locale dans un système hôte-parasite. Ils sont liés à l'intensité de la pression de sélection exercée par l'antagoniste ainsi qu'à la disponibilité en variabilité génétique sur laquelle la sélection peut agir. La sélection réciproque est liée à la nature de l'interaction, les parasites fortement pathogènes, très spécifiques et/ou transmis verticalement induisant une forte pression de sélection (Gandon 2002, Gandon and Michalakis 2002). Etant donné que cette pression de sélection est réciproque, ces caractéristiques vont favoriser la mise en place d'adaptation locale dans une association, mais sans l'orienter en faveur d'un des deux antagonistes. En revanche, la disponibilité en variabilité génétique est souvent très différente en fonction des espèces ; elle est favorisée par un taux de mutation et de migration élevé, une grande taille de population, une reproduction sexuée et un temps de génération court. Plusieurs travaux ont été réalisés pour examiner l'importance de ces différents facteurs sur la mise en place d'adaptation locale dans un système hôte-parasite, et le taux de migration relatif des deux antagonistes est ressorti comme ayant une influence majeure (Lively 1999, Gandon and Michalakis 2002, Lenormand 2002, Vogwill et al. 2008). Plus particulièrement, les modèles théoriques prédisent que si les taux de migration sont suffisamment faibles pour permettre la différenciation génétique des populations vivant dans les différents parcelles, l'espèce qui migre le plus sera adaptée localement (Gandon et al. 1996, Lively 1999, Gandon and Michalakis 2002). Cette règle a été confirmée expérimentalement par la manipulation des taux de migration dans un système bactérie-bactériophage (Forde et al. 2004, Morgan et al. 2005).

L'adaptation locale des parasites peut avoir des conséquences écologiques drastiques. La spécialisation d'un parasite sur une population d'hôte peut empêcher la colonisation de zones d'habitat occupées par des populations d'hôte génétiquement différentes et ainsi restreindre son extension à de nouvelles zones géographiques (Kirkpatrick and Barton 1997, Kawecki and Ebert 2004). La détermination du niveau d'adaptation locale dans un système hôte-parasite naturel est donc d'une importance capitale pour comprendre la répartition et la propagation du parasite. Cependant, la mesure directe du niveau d'adaptation locale impose

la réalisation d'expériences d'infestation croisée, souvent très difficile à mettre en œuvre car cela nécessite la collecte d'individus des deux espèces dans la nature et leur élevage en laboratoire tout en contrôlant les conditions environnementales (Kawecki and Ebert 2004, King et al. 2009). Une alternative très intéressante est donc de comparer les taux de migration du parasite et de son hôte pour prédire le patron d'adaptation locale en utilisant la règle mentionnée plus haut.

A grande échelle spatiale, les données génétiques sont souvent utilisées dans ce but, en se basant sur le fait que la migration tend à homogénéiser génétiquement les populations (Leblois et al. 2000, Segelbacher et al. 2003). La relation entre le niveau de différenciation génétique des populations, calculée grâce la statistique F_{st} (Weir et Cokerham 1984) qui prend en compte les différences en fréquences alléliques, et la distance géographique les séparant est ainsi souvent explorée. Lorsque la migration diminue avec la distance géographique, un équilibre s'établit avec la dérive génétique et on observe une corrélation entre les distances géographiques et génétiques : on parle de patron d'isolement par la distance (IBD, Hutchison and Templeton 1999). La détermination de la droite de régression linéaire permet alors d'estimer le taux de migration. De la même façon la comparaison entre les niveaux de différenciation de deux espèces antagonistes a souvent été utilisée pour estimer leur taux de migration relatif, l'espèce qui migre le plus étant supposée présenter le moins de différenciation génétique (McCoy et al. 2005, Criscione and Blouin 2007, Keeney et al. 2009). Par exemple, en utilisant des marqueurs microsatellites, McCoy et al. (2005) ont montré que les populations de mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) étaient moins différenciées que celles d'un ectoparasite commun et spécifique de cette espèce de mouette, la tique *Ixodes uriae*. Ces résultats suggèrent un taux de migration plus élevé pour l'hôte, ce qui permet de prédire une adaptation locale de ce dernier. Dans ce type d'approche la migration est estimée entre des populations définies *a priori* selon les caractéristiques du paysage. Récemment, des méthodes d'assignation de génotypes basées sur les statistiques Bayésiennes ont été développées dans le but d'identifier la structure génétique d'une espèce (Pritchard et al. 2000, Dawson and Belkhir 2001, Wilson and Rannala 2003). Elles permettent ainsi de définir les populations sur une base génétique plutôt qu'en se basant sur les données environnementales, offrant ainsi une alternative très intéressante aux approches traditionnelles. De plus, en identifiant l'origine la plus probable d'un génotype parmi différentes populations, elles permettent d'estimer précisément des taux de migration. Cependant, bien que ces méthodes aient été utilisées dans de nombreux domaines en écologie, elles n'ont jamais été appliquées à la comparaison des structures génétiques et des taux de migration dans un système hôte-parasite.

Les écosystèmes d'eau douce représentent d'excellents milieux pour étudier l'effet de la structuration génétique des populations sur la coévolution entre hôtes et parasites (Ward et al. 2002). En effet, les bassins versants sont, pour les espèces strictement aquatiques, des parcelles d'habitat hétérogènes isolées les unes des autres par des milieux terrestres qui empêchent la migration (Hugueny 1989). En revanche, au sein des bassins versants tous les cours d'eau sont connectés par voie aquatique ce qui offre une possibilité de migration, mais celle-ci est souvent limitée par les obstacles naturels et anthropogéniques. De plus, le flux au sein des cours d'eau est généralement asymétrique, la plupart des individus migrant vers l'amont en suivant la direction du courant (Hanfling and Weetman 2006, Morrissey and de Kerckhove 2009). Cette connectivité limitée favorise la différenciation génétique des populations à ces deux échelles (Mock et al., Laroche et al. 1999, Castric et al. 2001). Les espèces d'eau douce présentent ainsi souvent une importante structure génétique (Gyllensten 1985), se conformant généralement à un patron hiérarchique (modèle hiérarchique des rivières, Meffe and Vrijenhoek 1988, Slatkin and Voelm 1991), c'est-à-dire une différenciation génétique plus forte entre les bassins versants qu'à l'intérieur de ceux-ci.

Dans cette étude nous nous intéressons plus particulièrement à l'association entre *Tracheliastes polycolpus*, un ectoparasite appartenant à l'ordre des Crustacées, et son hôte la vandoise (*Leuciscus leuciscus*), un poisson de la famille des Cyprinidés. Notre but est de comparer les structures génétiques et les taux de dispersion de ces deux espèces à l'échelle de la France continentale pour en déduire le patron d'adaptation locale dans ce système hôte-parasite. Pour ce faire, nous avons recours à deux approches en parallèle : l'utilisation de la méthode traditionnelle basée sur la statistique *Fst* d'une part et l'utilisation de méthodes Bayésiennes d'autre part. Nous testons l'hypothèse que *L. leuciscus* présente une structure génétique inter et intra-bassin versant. Nous nous attendons à une forte structure génétique entre les bassins versants mais pas à l'intérieur des ceux-ci, car ce poisson est connu pour avoir une grande mobilité (Blanchet et al.). De même nous testons si *T. polycolpus* est structuré génétiquement. La vandoise étant supposée être un vecteur du parasite, ce dernier doit donc également être faiblement structuré à l'intérieur des bassins versants. De plus, plusieurs espèces de Crustacées sont capables d'être déplacés par voie terrestre sous forme d'œuf en utilisant des vecteurs tels que le vent, les oiseaux ou les mammifères (Brendonck and Riddoch 1999, Figuerola et al. 2005, Vanschoenwinkel et al. 2008). Si c'est également le cas pour *T. polycolpus*, cela devrait se manifester par une faible structure génétique entre les bassins versants. Finalement, nous testons l'hypothèse que les taux de migration des deux espèces diffèrent. D'après ce que nous venons de dire les taux de migration sont supposés être assez proches à l'intérieur des bassins mais celui du parasite devrait être supérieur entre les

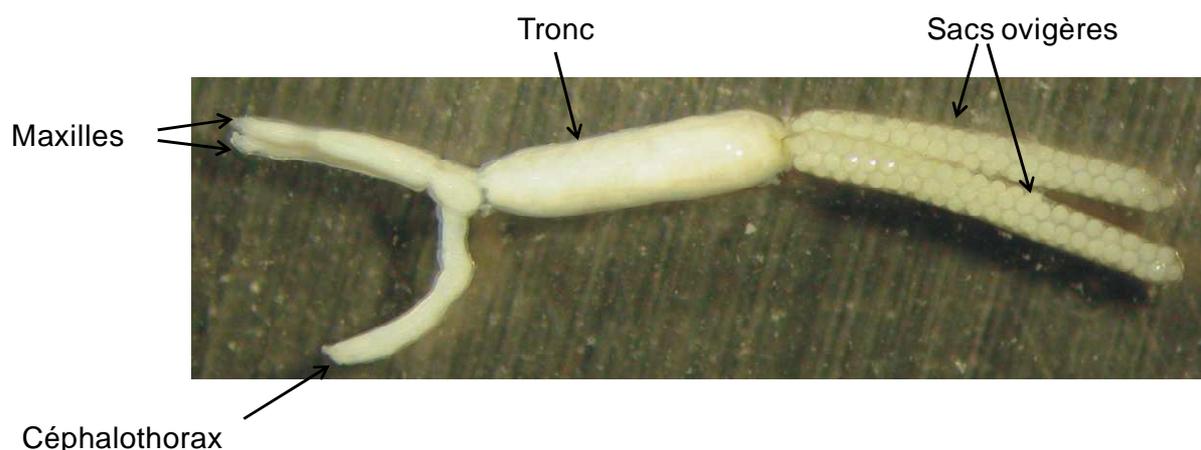
bassins. Ainsi, nous nous attendons donc à une adaptation locale du parasite à l'échelle des bassins versants dans cette association.

II - Matériel et méthodes

A) Système d'étude

La vandoise est un poisson d'eau douce de la famille des Cyprinidés vivant dans les zones d'eau courante. Son aire de répartition s'étend de l'Ouest de l'Asie jusqu'à l'océan Atlantique ; elle est commune presque partout en Europe. Sa taille reste modérée (jusqu'à 30cm) et elle se nourrit principalement de petits invertébrés. Les adultes, vivant une dizaine d'années, se regroupent en bancs denses pouvant atteindre plusieurs milliers d'individus. La reproduction a lieu entre Mars et Mai quand la température de l'eau atteint 9°C, les vandoises pouvant parcourir des dizaines de kilomètres pour rejoindre les frayères situées dans de petits affluents à fond pierreux.

En France, ce poisson est souvent infecté par *T. polycolpus*, un ectoparasite appartenant à la classe des Copépodes (ordre des Crustacés). Cette espèce est originaire d'Europe centrale et de l'Europe l'Est, où elle infecte quasi-exclusivement l'ide (*Leuciscus idus*), une espèce du même genre que la vandoise (Galicka and Penczak 1989, Sobecka et al 2004). Elle a été observée pour la première fois en France dans les années 1930 (Fryer 1982) et s'est ensuite étendue rapidement au point de devenir abondante dans de nombreux cours d'eau. L'ide étant très rare en France, ce parasite semble s'être adapté en changeant d'espèce d'hôte pour la vandoise, alors que cette espèce est exceptionnellement infectée dans le reste de l'Europe. En France, ce parasite est aussi occasionnellement retrouvé sur le goujon (*Gobio gobio*) ou le toxostome (*Chondrostoma toxostoma*).



III.1: Photographie de *T. polycolpus* (femelle adulte) (x10). Les différentes parties du corps du parasite sont indiquées.

T. polycolpus est une espèce monoxène ; seules les femelles adultes, mesurant de 1 à 3cm, sont parasites (Fig. 1, Ill. 1). La fécondation a lieu pendant la deuxième phase larvaire (stade copépodite), aquatique et libre. La femelle se fixe ensuite aux nageoires d'un hôte grâce à ses maxilles pour se nourrir de cellules épithéliales et de mucus durant la maturation des œufs qu'elle porte dans deux sacs caudaux (Loot et al. 2004). A l'issue de leur éclosion, elle se détache et meurt. La durée des différentes phases et le cycle de vie des mâles restent mal connus.

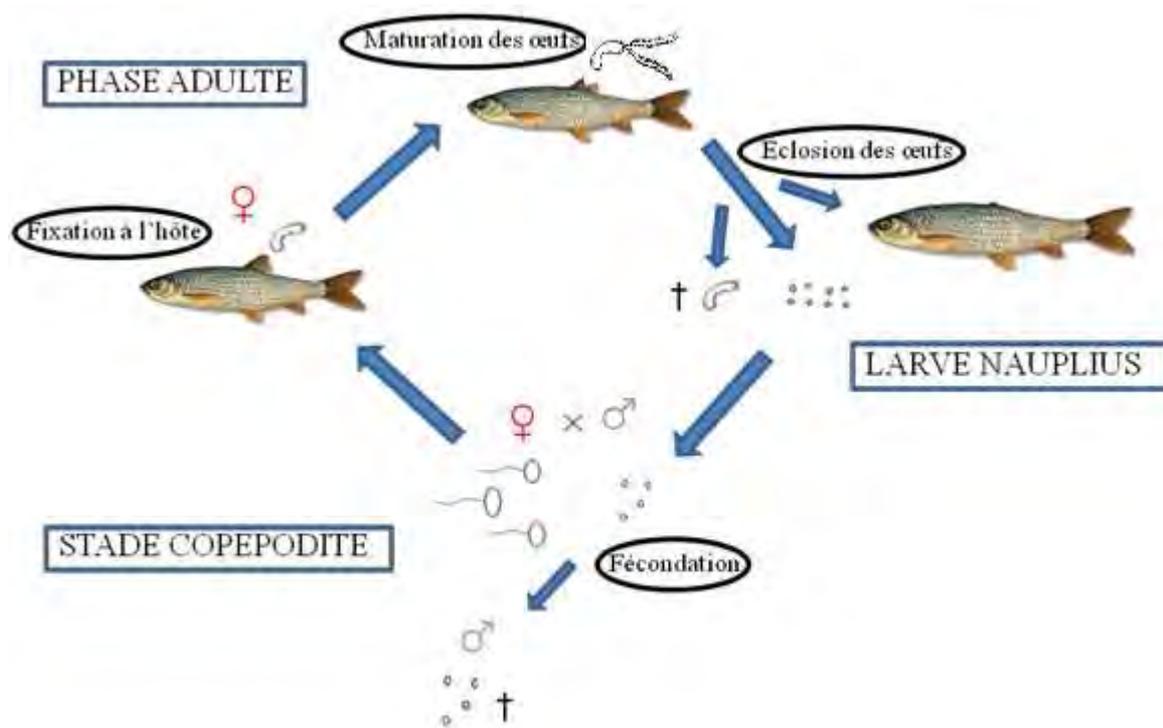
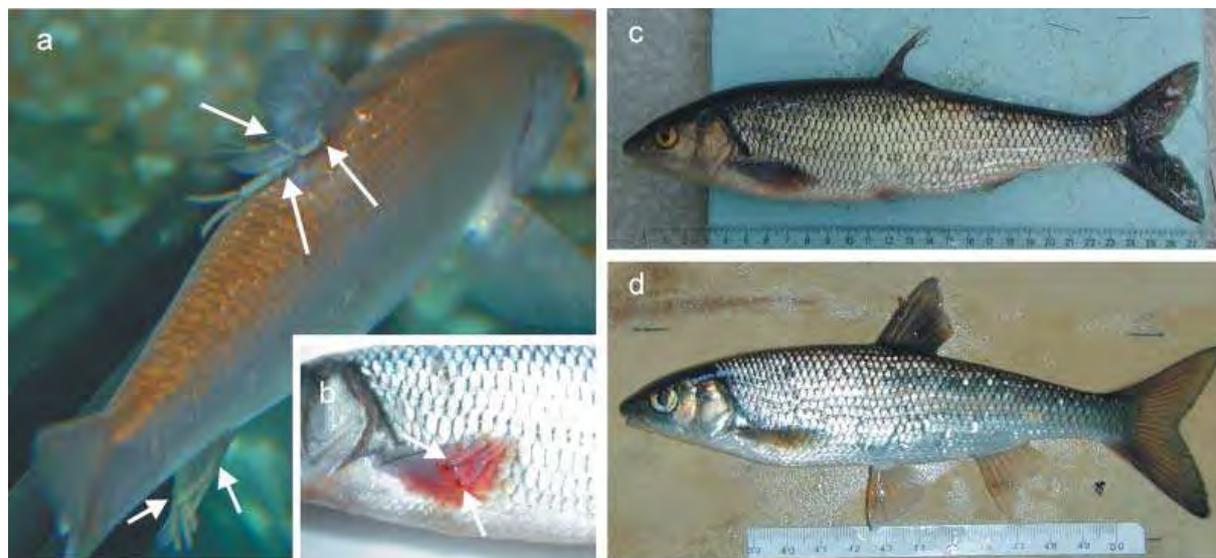


Fig. 1: Cycle de vie de *T. polycolpus*. Les trois phases de la vie du parasite et les événements majeurs du cycle sont indiqués.

T. polycolpus se localise préférentiellement au niveau des nageoires dorsales, pelviennes et annales de *L. leuciscus* (Loot et al. 2004, Ill. 2). Cependant en cas d'infestation massive (c'est-à-dire plusieurs dizaines de parasites) les autres nageoires peuvent également être atteintes. L'activité alimentaire des parasites fixés provoque la destruction progressive des nageoires de l'hôte, parfois même totale (Blanchet et al. 2009). Sa mobilité, et par conséquent sa capacité d'alimentation et d'évitement des prédateurs, s'en trouve alors fortement réduite (Lauder and Drucker 2002). De plus, les surinfections bactériennes au niveau des lésions sont fréquentes et ont souvent des répercussions sur l'état général de l'hôte.

Finalement pour ces deux raisons l'infestation par *T. polycolpus* entraîne un important taux de mortalité pour l'hôte ; nous pouvons ainsi supposer qu'il existe une forte pression de sélection réciproque dans ce système, favorisant la mise en place d'adaptation locale.



Ill. 2: Conséquences de l'infestation de la vandoise par *T. polycolpus*. Photographies montrant la localisation de *T. polycolpus* sur son hôte *L. leuciscus* (a), l'inflammation causée par la présence du parasite (b), une vandoise fortement parasitée ayant les nageoires pelvienne, anale, dorsale et caudale partiellement à totalement détruites (c) et une vandoise non infestée en comparaison (d) (source : Géraldine Loot).

B) Echantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé à l'échelle de la France continentale dans les cinq principaux bassins versants (Cart. 2, Ann. 1). Dans le bassin Adour-Garonne la collecte des échantillons a été effectuée par notre équipe, c'est le bassin pour lequel nous disposons du plus grand nombre de données (n=47 sites). Pour les autres bassins (Loire, Seine, Rhin et Rhône) les prélèvements ont été effectués par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA), une organisation nationale dont le rôle est la protection des écosystèmes aquatiques français (n=63 sites).

Pour chaque site échantillonné, au maximum 25 vandoises ont été capturées par pêche électrique (en moyenne : $9,75 \pm 5,46$) puis anesthésiées dans une solution d'eugénol à 5%. Un morceau de nageoire pelvienne (environ 5 mm²) a ensuite été prélevé sur chaque poisson et stocké dans une solution d'éthanol à 70% pour les analyses génétiques. Pour chaque vandoise parasitée, un *T. polycolpus* a été également prélevé et stocké dans une solution d'éthanol à 70%. Tous les poissons ont finalement été relâchés dans leur site d'origine.

C) Analyses génétiques

L'ADN total a été extrait grâce à la méthode au sel décrite par Aljanabi et Martinez (1997), à partir du morceau de nageoire pour l'hôte et du tronc pour le parasite. Pour *L. leuciscus*, les génotypes individuels ont été établis au niveau de 9 locus microsatellites déjà isolés sur des espèces de Cyprinidés proches (Blanchet et al. 2009). Pour les parasites notre équipe de recherche a développé spécialement 8 marqueurs microsatellites en collaboration avec le projet EcoMicro (INRA Sophia-Antipolis), en utilisant une technique de pyroséquençage (454 GS-FLX Titanium pyrosequencing technology) comme décrit dans Dubut et al. Pour les deux espèces les locus microsatellites ont été co-amplifiés par PCR en utilisant un kit QIAGEN Multiplex (Blanchet et al. 2009). Les fragments amplifiés ont ensuite été séparés grâce un séquenceur automatique par capillarité (ABI PRISM 3730, Applied Biosystems). Les tailles alléliques ont finalement été évaluées grâce au logiciel GeneMapper version 4.0 (Applied Biosystems).

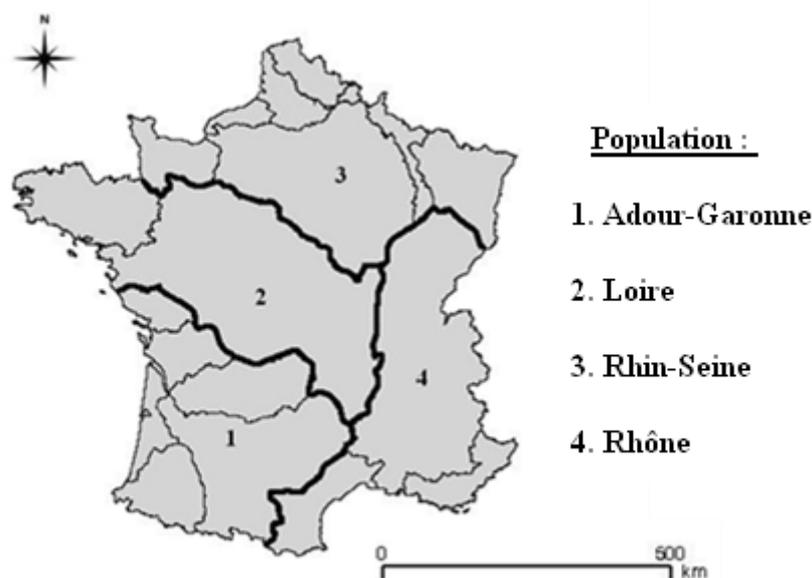
D) Analyses statistiques

Nous avons combiné deux approches (« l'approche par groupage paysager » et « l'approche par groupage génétique » voir ci-dessous) afin d'évaluer et de comparer les structures génétiques et les taux de migration de *L. leuciscus* et *T. polycolpus*. Dans chacune d'elles nous présentons les principales statistiques utilisées et nous décrivons la méthode employée. En raison de l'étendue de la zone géographique échantillonnée dans cette étude, et notamment l'analyse de différents bassins versants isolés, les déviations à l'équilibre de Hardy-Weinberg (c'est-à-dire les déficits en hétérozygotes) ont été testées uniquement à l'intérieur des sous-populations identifiées dans la seconde approche (voir ci-dessous).

1. L'approche par groupage paysager

Dans cette approche, les populations ont été définies *a priori* selon les caractéristiques du paysage (d'où le terme de « populations paysagères » utilisé par la suite), et plus particulièrement du réseau hydrographique. Nous avons supposé ici que ces deux espèces se déplacent à l'intérieur des bassins versant par voie aquatique mais qu'entre eux les échanges d'individus restent exceptionnels à une échelle de temps écologique, et donc que chaque bassin versant isolé est occupé par une population différenciée. Nous avons alors considéré la subdivision de la France continentale en quatre bassins versant indépendants (le bassin Adour-Garonne, le bassin de la Loire, le bassin Rhin-Seine et le bassin du Rhône, Cart. 1) et nous avons ainsi regroupé tous les sites appartenant à un même bassin dans certaines de nos analyses. Les bassins du Rhin et de la Seine ont été traités conjointement en raison de leur importante connexion par des canaux de navigation, supposée permettre un taux de migration

non-négligeable (Hanfling and Brandl 1998). Pour chaque espèce, nous évaluons le niveau de différenciation génétique et nous estimons le taux de migration entre et au sein de ces quatre populations, afin d'explorer si les écosystèmes terrestres représentent réellement d'importantes barrières à la migration.



Cart. 1 : Carte représentant les populations définies *a priori* d'après les caractéristiques du paysage (valable à la fois pour *L. leuciscus* et *T. polycolpus*).

Analyses génétiques descriptives

Nous avons calculé les statistiques descriptives pour chacune des quatre populations définies *a priori* et pour chaque espèce. Le nombre d'allèles échantillonnés, les fréquences alléliques, et les niveaux d'hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e) ont été évalués en utilisant le logiciel GENETIX version 4.03. Les richesses alléliques globale et par locus (A_r) et le nombre d'allèles privés (N_p) ont été déterminés en utilisant le logiciel ADZE version 1.0 (Petit et al. 1998, Szpiech et al. 2008). Le coefficient de consanguinité F_{is} (Weir et Cockerham 1984) a été calculé grâce au logiciel FSTATS version 2.9.3 (Goudet 1995) et sa significativité a été estimée par 1000 permutations aléatoires.

Les estimations de F_{st} (Weir and Cockerham 1984) présentées dans cette approche ont également été établies avec le logiciel FSTATS version 2.9.3 (1000 permutations). Pour chaque espèce nous avons calculé cette statistique pour chaque paire de sites représentés par au moins cinq individus ainsi que pour chaque paire de populations paysagères.

Isolement par la distance

Pour chaque espèce nous avons testé les patrons d'isolement par la distance (IBD) à deux échelles spatiales : à l'échelle de la France et à l'intérieur des quatre populations. Pour chaque site échantillonné nous avons enregistré les coordonnées géographiques grâce à un système d'information géographique et nous avons calculé la distance séparant chaque paire de sites (en considérant la plus courte distance entre eux). La distance génétique entre chaque paire de sites a été estimée grâce à la statistique $F_{st}/(1 - F_{st})$ (Rousset 1997). Les corrélations entre les matrices de distances génétiques et géographiques ont été évaluées par des tests de Mantel et la significativité du coefficient de Pearson (r) a été établie en effectuant 1000 permutations.

Afin d'explorer l'importance relative de la migration et de la dérive génétique, dans chaque cas nous avons représenté les distances génétiques par paires en fonction des distances géographiques par paires. Nous avons ensuite réalisé deux types de régression : une régression linéaire simple et une régression par pièce (Toms and Lesperance 2003). La seconde permet de détecter un changement de pente dans la relation linéaire pour une distance seuil et donc de rechercher une diminution de l'effet de la migration au-delà d'une certaine distance. Nous avons évalué la performance relative de ces deux types de régression pour décrire nos données en comparant leurs AIC respectives (Akaike Information Criterion, Akaike 1987), une statistique qui permet de comparer des modèles en évaluant l'écart entre les données réelles et chaque modèle. Le modèle présentant l'AIC la plus faible est ainsi considéré comme le meilleur.

Comparaison des structures génétiques de l'hôte et du parasite

Nous avons exploré la congruence entre les structures génétique de *L. Leuciscus* et de *T. polycolpus*, là encore à l'échelle de la France et au sein des populations paysagères. Pour cela nous avons testé si les distances génétiques de l'hôte et du parasite (calculées entre chaque paire de sites) étaient corrélées. Dans cette analyse la distance génétique utilisée correspond à des valeurs standardisées de F_{st} (chaque valeur de F_{st} a été divisée par la valeur maximale observée pour cette espèce) afin de faciliter la comparaison des niveaux de structuration génétique des deux espèces (Hedrick 2005, Criscione and Blouin 2007). Les corrélations entre les matrices de distances génétiques ont été analysées avec des tests de Mantel simples ainsi que des tests de Mantel partiels afin de contrôler l'effet de la distance géographique dans la relation entre les distances génétiques des deux espèces.

2. L'approche par groupage génétique

Dans cette approche nous avons défini les populations *a posteriori* d'après la répartition de la variabilité génétique (d'où l'utilisation du terme « groupes génétiques » par la suite). Nous avons premièrement recherché la subdivision de notre échantillon la plus vraisemblable d'un point de vue génétique, c'est-à-dire les populations les plus différenciées génétiquement. Nous avons ensuite recherché le niveau de structuration le plus poussé que nous pouvions déduire de nos données génétiques, c'est-à-dire le plus de groupes génétiquement différenciés. Les analyses statistiques, notamment l'estimation des taux de migration, ont ensuite été réalisées entre et à l'intérieur de ces groupes génétiques. Cette approche basée sur des méthodes Bayésiennes offre un complément pour l'estimation des taux de migration et permet de rechercher des barrières ou des voies de migration non prises en compte dans l'approche précédente.

Détermination des groupes génétiques

Pour chaque espèce, la structure génétique a été analysée grâce au logiciel STRUCTURE 2.3.3 (Pritchard et al. 2000). Cet algorithme Bayésien utilise une chaîne de Markov Monte Carlo pour assigner les génotypes individuels en un nombre fixé de populations génétiques (K) de manière à minimiser les déviations à l'équilibre de Hardy-Weinberg et les déséquilibres de liaison. Nous avons réalisé 10 chaînes indépendantes pour chaque valeur de K ($1 < K < 15$) en utilisant le modèle de Falush et al. (2003). Ce modèle suppose un flux de gènes récent entre les différentes populations (modèle avec « admixture ») ainsi qu'une corrélation des fréquences alléliques ce qui permet le calcul en cas de déséquilibre de liaison au sein des populations. Pour le parasite, étant donné que plusieurs sites étaient représentés par très peu d'individus, la performance de l'assignation a été améliorée en incluant la localisation géographique comme information supplémentaire (Hubisz et al. 2009). Les chaînes de calcul ont été conduites avec une période initiale de 50 000 itérations (« burn-in ») suivies de 300 000 itérations pour *L. leuciscus* et de 500 000 itérations pour *T. polycolpus*.

Afin de déterminer le nombre de populations génétiques représentées dans notre échantillon, la dérivée seconde de la fonction de vraisemblance (ΔK) a été calculée selon la méthode d'Evanno et al. (2005) et la dérivée seconde de la fonction d'estimation de F_{st} (ΔF_{st} , Campana et al.) a été utilisée en complément. Chaque mode dans la courbe représentant ces statistiques indique un nombre vraisemblable de populations génétiques. En effet plusieurs valeurs de K , correspondant à différents niveaux de structuration génétique, peuvent être retenues pour décrire un échantillon génétique. Ici nous nous sommes intéressés à deux valeurs possibles : la valeur marquée par les plus grands pics dans les statistiques ΔK et ΔF_{st} ,

correspondant au plus fort niveau de structuration de l'échantillon et la valeur la plus élevée mise en évidence dans notre analyse, c'est-à-dire le niveau le plus poussé de structuration génétique que nous avons pu identifier. Par la suite les termes « populations » et « sous-populations » font respectivement référence à ces deux niveaux de structuration.

Pour les valeurs retenues, nous avons cherché à identifier à quelle population (ou sous-population) chaque site appartenait, en analysant conjointement les génotypes de tous les individus prélevés au même endroit. Pour cela nous avons fait la moyenne des probabilités d'assignation de chaque site obtenues avec les dix chaînes pour cette valeur de K . Les sites assignés avec une probabilité supérieure à 75% à un des groupes génétiques ont été classés dans ce groupe, les autres ont été considérés comme « mixtes » et exclus de nos analyses par la suite.

Analyses génétiques descriptives

Pour chaque niveau de structuration génétique retenu et pour chaque espèce nous avons estimé la distance génétique entre les groupes grâce aux valeurs de F_{st} par paire en suivant la méthode présentée dans la première approche. Nous avons également calculé les mêmes statistiques de diversité génétique mais cette fois à l'échelle des groupes génétiques. Nous avons finalement testé les déviations à l'équilibre de Hardy-Weinberg au sein de chaque sous-population avec un test de Fischer exact sur le logiciel GENEPOP version 3.4 (Raymond and Rousset 1995). Les niveaux de significativité ont été corrigés avec un ajustement séquentiel de Bonferroni.

Taux de migration

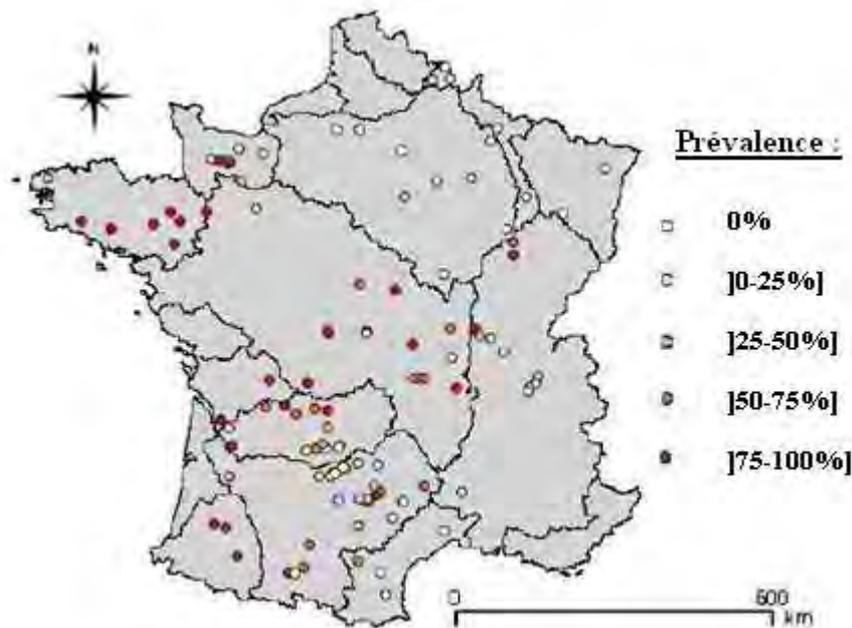
Pour les deux espèces nous avons utilisé le logiciel BAYESASS 1.3 (Wilson and Rannala 2003) pour estimer le taux de migration récent (c'est-à-dire de l'ordre une dizaine de générations) entre les différents groupes génétiques. Ce programme utilise une méthode Bayésienne d'assignation de génotypes pour déterminer le flux de gènes (potentiellement asymétriques) entre des groupes génétiques prédéterminés. Les chaînes de calcul ont été exécutées avec une période initiale de 20 000 itérations (« burn-in ») suivie de 300 000 itérations. La valeur des différents paramètres de calcul (taux de variation par itérations des fréquences alléliques, des taux de migration et du coefficient de consanguinité) ont été fixées à 0,15, leur valeur par défaut. Pour chaque niveau de structuration génétique, nous avons réalisé trois chaînes de calcul afin de vérifier la stabilité des résultats. Nous avons ensuite fait la moyenne des taux de migration entre populations et à l'intérieur des populations (c'est-à-dire entre les sous-populations appartenant à une même population). Finalement les taux de

migration moyens de l'hôte et du parasite ont été comparés grâce à des modèles linéaires généraux (GLM).

III - Résultats

A) Échantillonnage

Les vandoises ont été prélevées au niveau de 110 sites sur 86 rivières et au total 1071 échantillons génétiques ont été inclus dans nos analyses (Ann. 1). Nous avons rencontré des vandoises parasitées dans 56 rivières (70 sites) et au total 453 spécimens de *T. polycolpus* ont été collectés (Ann. 1). La prévalence parasitaire que nous avons observée est très hétérogène à l'échelle de la France (Cart. 2). *T. polycolpus* est complètement absent du bassin du Rhin. On le rencontre uniquement dans la partie Nord-Ouest du bassin de la Seine (n=8 sites), plus précisément dans les rivières côtières de la Normandie où la prévalence est élevée ($82\% \pm 14\%$). Dans le bassin du Rhône, le parasite a été observé seulement dans 5 sites échantillonnés, également à un fort niveau de prévalence ($>50\%$). Au contraire, dans le bassin Adour-Garonne, la prévalence est variable entre les différentes rivières, ainsi qu'au sein de la plupart d'entre elles, mais dans l'ensemble sur les 33 rivières échantillonnées seulement trois ne présentent aucune vandoise parasitée. De même dans le bassin de la Loire le parasite est absent seulement dans 3 rivières sur les 21 incluses dans l'étude, et la prévalence est globalement élevée ($76\% \pm 22\%$).



Cart. 2 : Carte représentant la prévalence de *T. polycolpus* pour chaque site échantillonné.

B) Analyses statistiques

1. L'approche par groupage paysager

Analyses génétiques descriptives

Pour *L. leuciscus*, la diversité génétique est importante et relativement homogène au sein des quatre populations paysagères ($Ar=6,20\pm 0,24$, $He=0,85\pm 0,02$, Ann. 2). Au contraire *T. polycolpus* présente une diversité génétique beaucoup plus faible ($Ar=3,25\pm 0,36$, $He=0,61\pm 0,03$, Ann. 3), notamment pour la population du bassin Rhin-Seine où la prévalence est faible.

La plupart des estimations de F_{st} entre les paires de sites échantillonnés sont fortement significatives à la fois pour *L. leuciscus* et pour *T. polycolpus*. A l'échelle de la France, les valeurs varient respectivement de 0 à 0,31 et de 0 à 0,53, la moyenne étant plus élevée pour le parasite ($F_{st}=0,20\pm 0,11$, Fig. 2B) que pour son hôte ($F_{st}=0,13\pm 0,06$, Fig. 1A). Au sein des populations paysagères, les valeurs moyennes de F_{st} par paires de sites sont faibles pour *L. leuciscus* ($F_{st}=0,08\pm 0,03$, Fig. 2C-E-G-H) et la population du bassin du Rhône est particulièrement homogène d'un point de vue génétique ($F_{st}=0,04\pm 0,00$ NS). Pour *T. polycolpus* le niveau de différenciation est variable mais globalement élevé au sein de la population du bassin Adour-Garonne ($F_{st}=0,38\pm 0,02$, Fig. 2D), alors que la population du bassin de la Loire est beaucoup moins structurée ($F_{st}=0,03\pm 0,00$ NS, Fig. 2F).

En revanche, la différenciation génétique entre les quatre populations paysagères est plus forte pour la vandoise ($F_{st}=0,09\pm 0,02$) que pour l'ectoparasite ($F_{st}=0,06\pm 0,04$). On peut noter que pour les deux espèces la population du bassin Adour-Garonne est la plus éloignée génétiquement des populations occupant les autres bassins versants (*L. leuciscus* : $F_{st}=0,10\pm 0,03$, *T. polycolpus* : $F_{st}=0,07\pm 0,27$), et que pour le parasite la population de la Loire est faiblement différenciée des autres populations ($F_{st}=0,04\pm 0,01$).

Isolement par la distance

En ce qui concerne *L. leuciscus*, nous avons observé une corrélation significative entre les distances génétiques et géographiques à l'échelle de la France ($r=0,55$, $p<0,001$, Tabl. 1, Fig. 2A), en faveur d'un patron d'IBD. Les AIC sont très proches pour les deux types de régression ($\Delta AIC<2$), ce qui montre que les deux sont cohérentes avec nos données (Tabl. 1, Fig. 2A). La régression par pièce indique un changement dans la relation pour une distance d'environ 290km (Tabl. 1). Au sein des populations paysagères les patrons d'IBD sont également significatifs (Fig. 2B à 2E, Tabl. 1), bien que la relation soit moins forte pour les populations du bassin Adour-Garonne et du bassin Rhin-Seine. Dans tous les cas les deux types de régression expliquent de manière égale nos données ($\Delta AIC<2$, Tabl. 1). La distance seuil identifiée par la régression par pièce se situe aux alentours de 150-200 km pour les

populations des bassins de la Loire et du Rhône et de 350-400 km pour celles du bassin Adour-Garonne et Rhin-Seine (Tabl. 1).

Pour *T. polycolpus*, nous avons également mis en évidence un patron significatif d'IBD à l'échelle de la France ($r=0,31$, $p<0,001$, Tabl. 1, Fig. 2F). Cependant malgré la significativité de la relation, l'importante dispersion des points, y compris pour de faibles distances géographiques, suggère une absence d'équilibre entre la migration et la dérive génétique (Fig. 2B). De plus, la régression par pièce permet de mieux expliquer nos données et détecte un changement pour une distance d'environ 600 km (Tabl. 1). À l'intérieur des populations nous avons testé les patrons d'IBD uniquement pour les bassins Adour-Garonne et de la Loire car nous ne disposons pas de suffisamment de données génétiques pour faire une analyse statistique au sein des autres populations. Nous avons mis en évidence une corrélation significative entre les distances génétiques et géographiques pour la population du bassin Adour-Garonne ($r=0,32$, $p<0,002$), mais pas pour celle du bassin de la Loire ($r=0,23$, $p=0,18$). Les deux types de régressions permettent de décrire les données de manière égale de la population du bassin Adour-Garonne et la seconde indique une distance seuil de l'ordre d'une centaine de kilomètres (Tabl. 1).

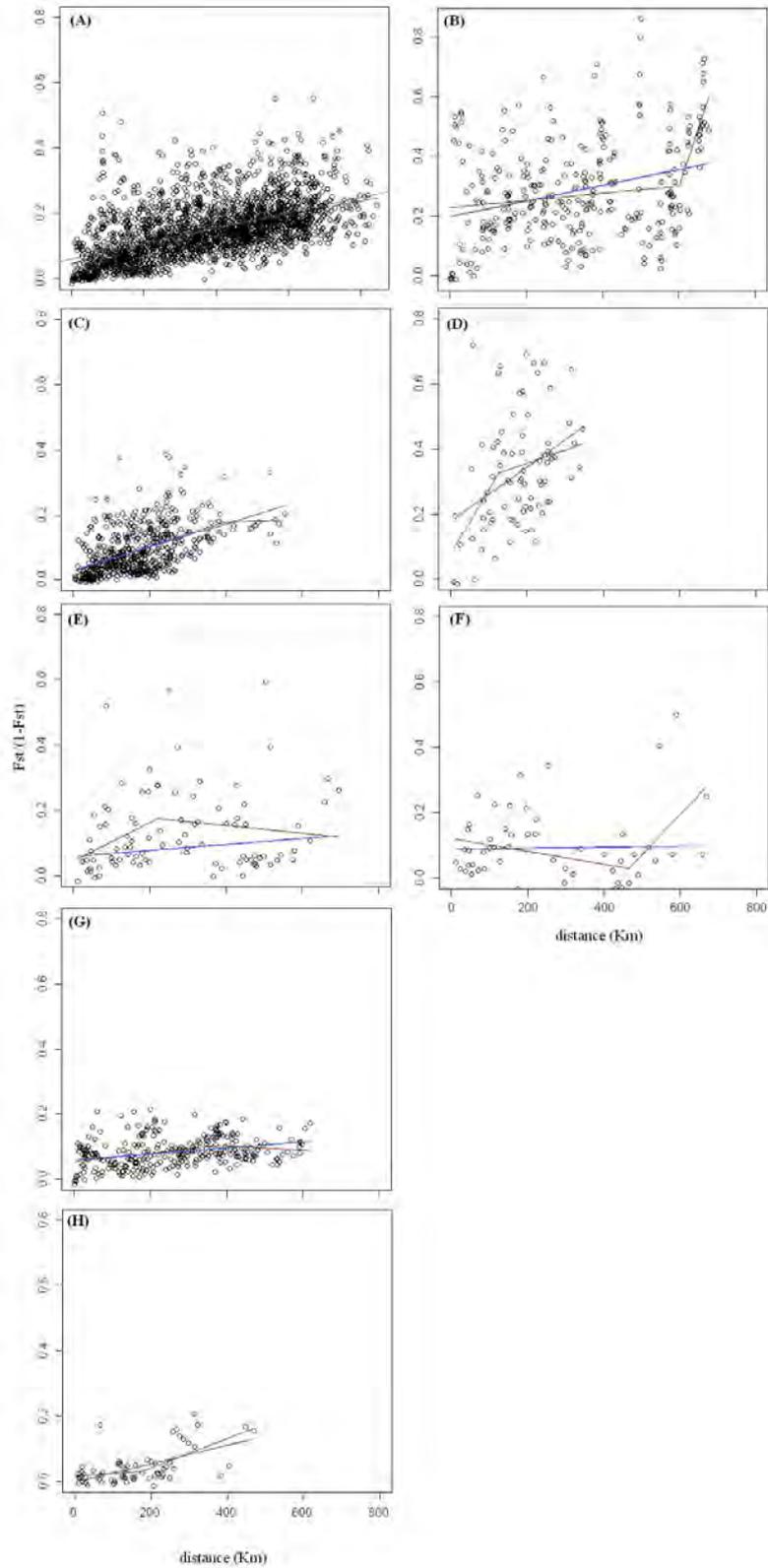


Fig. 2 : Graphiques représentant les distances génétiques en fonction des distances géographiques pour l'hôte (partie de gauche) et le parasite (partie de droite). A l'échelle de la France (**A-B**) ; au sein des populations : Adour-Garonne (**C-D**), Loire (**E-F**), Rhin-Seine (**G**), Rhône (**H**). Les droites issues de la régression linéaire simple (traits bleus) et par pièce (traits rouges) sont représentées dans chaque cas.

	Régression linéaire simple		Régression par pièce	
	r de Mantel	AIC	distance seuil	AIC
<i>L. leuciscus</i>				
France	0,552**	-6198,0	290,1 [84,2-323,2]	-6206,4
Adour-Garonne	0,363*	-1543,0	395,6 [168,2-457,0]	-1542,5
Loire	0,585*	-118,9	222,3[80,9-621,7]	-119,8
Rhin-Seine	0,319**	-1031,0	374 [34,0-396,4]	-1035,9
Rhône	0,586	221,8	175 [95,9-322,7]	-222,7
<i>T. polycolpus</i>				
France	0,310**	-254,8		
Adour-Garonne	0,320*	-59,2		
Loire	0,229NS	-72,0		
Rhin-Seine	NA	NA	NA	NA
Rhône	NA	NA	NA	NA

Tabl. 1 : Niveau de significativité des patrons d'IBD et comparaison de la performance des régressions simple et par pièce pour expliquer nos données. Pour chaque espèce ces résultats sont présentés à l'échelle de la France et au sein de chaque population.

Comparaison des structures génétiques de l'hôte et du parasite

A l'échelle de la France, les tests de Mantel simple ($r=0,45$, $p<0,001$) et partiel ($r=0,31$, $p<0,05$) ont révélé une corrélation significative entre les distances génétiques de l'hôte et du parasite (Fig. 3A). Nous pouvons noter que la pente de la droite issue de la régression linéaire est inférieure à 1 et croise la droite $y=x$ pour une valeur de $F_{st}\approx 0,4$ (Fig. 3A). En dessous de cette valeur, les parasites rencontrés sont donc globalement plus différenciés génétiquement que les hôtes occupant les mêmes sites, ce qui suggère que le parasite migre moins que son hôte entre des sites peu différenciés génétiquement. Inversement, au-delà de cette valeur *L. Leuciscus* présente un niveau plus fort de différenciation que *T. polycolpus*, et l'hôte semble donc migrer moins entre des populations fortement différenciées génétiquement.

Les tests ont ensuite été réalisés à l'intérieur des populations du bassin Adour-Garonne et du bassin de la Loire uniquement, car nous ne disposons pas d'assez de données pour le parasite dans les autres populations. Dans les deux cas nous avons mis en évidence une corrélation significative entre les distances génétiques des deux espèces (Fig. 3B-C), y compris en contrôlant l'effet de la distance géographique (test de Mantel partiel: $r=0,26$,

$p < 0,05$; $r = 0,27$, $p < 0,05$, respectivement). Pour la population du bassin Adour-Garonne la droite de régression est très proche de celle obtenue à l'échelle de la France (Fig. 3B), alors que pour la population du bassin de la Loire l'hôte semble être plus structuré que le parasite dès la valeur de $F_{st} \approx 0,1$ (Fig. 3C). Ce résultat pourrait indiquer que dans le bassin de la Loire le parasite migre relativement plus (ou l'hôte migre moins) que dans le bassin Adour-Garonne.

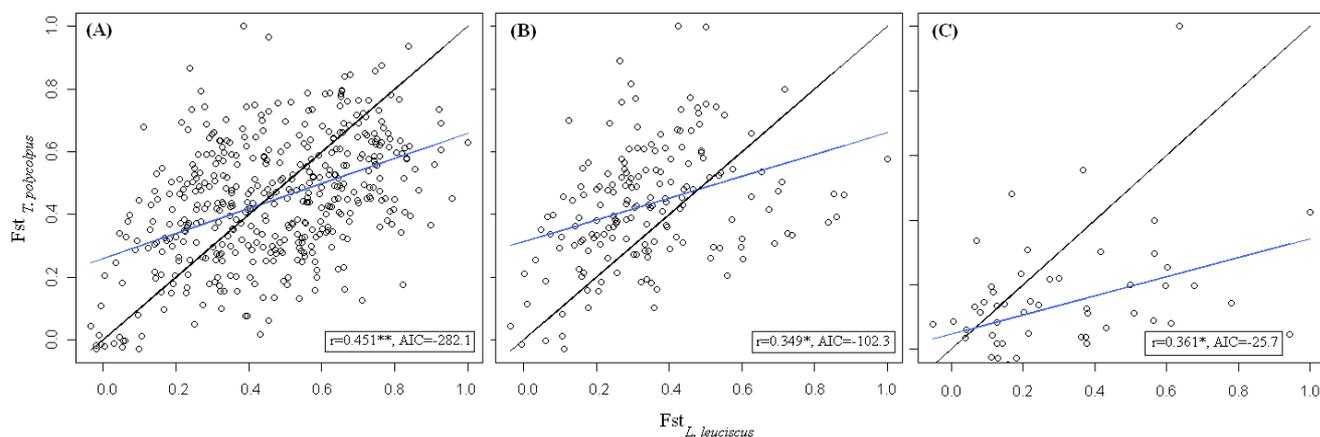


Fig. 3 : Corrélation entre les distances génétiques standardisées de *L. leuciscus* et de *T. polycolpus* : à l'échelle de la France (A), au sein des populations : Adour-Garonne (B), Loire (C). La droite issue de la régression linéaire (en bleu) et la droite $y=x$ (en noir) sont tracées et le r de Mantel et l'AIC sont indiqués dans chaque cas.

2. L'approche par groupage génétique

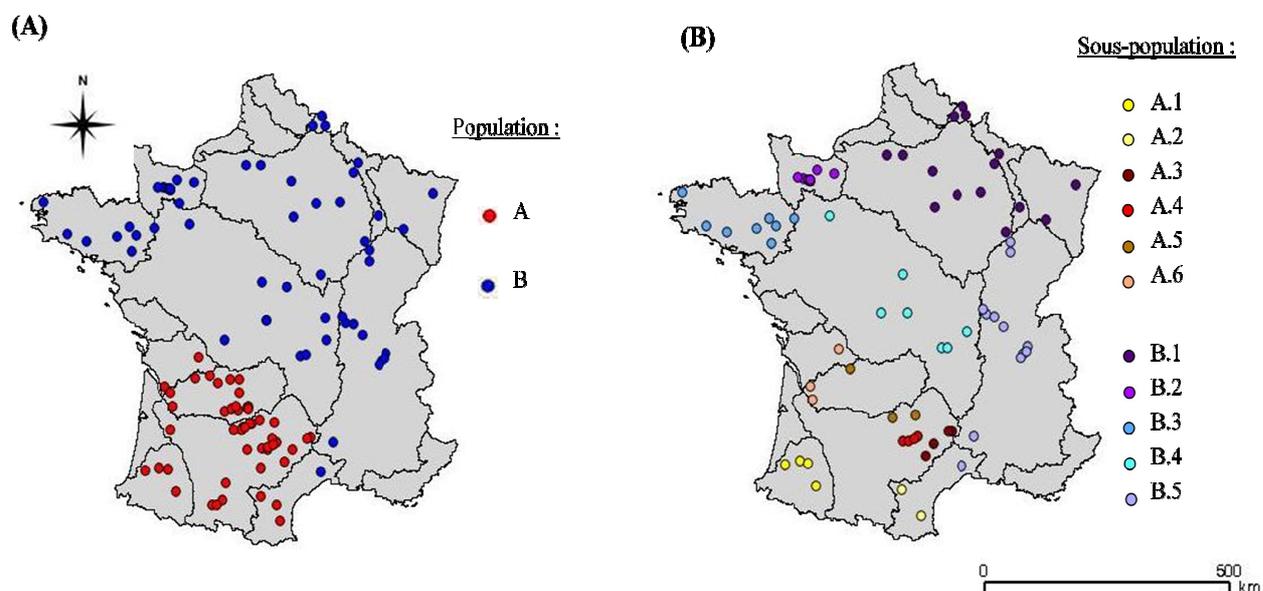
Détermination des groupes génétiques

L. leuciscus.

D'après les statistiques ΔK et ΔF_{st} , le niveau le plus significatif de structuration génétique correspond à la subdivision de notre échantillon en deux populations ($K=2$; Ann. 7A). Pour ce niveau de structuration, la plupart des sites sont fortement assignés à l'une des deux populations et seulement 5 sites localisés dans le bassin de la Loire sont considérés comme mixtes. Ce groupage génétique indique une différenciation significative ($F_{st}=0,08$, $p < 0,001$) entre les sites appartenant au bassin Adour-Garonne (population A) et les sites appartenant aux autres bassins versants français (population B, Cart. 3A).

Le niveau le plus poussé de structuration génétique que nous avons pu détecter correspond à 11 sous-populations ($K=11$, Ann. 7A). Dans ce cas les deux populations décrites précédemment sont découpés en différentes sous-populations (Cart. 3B). Dans cette analyse

39 sites ont été identifiés comme mixtes, la plupart situés dans le bassin Adour-Garonne (n=28) ou dans le bassin de la Loire (n=8). La population du bassin Adour-Garonne est composée de 6 sous-populations différenciées (A.1 à A.6) suivant un patron globalement amont-aval; la seconde population est quant à elle formée de 5 sous-populations (B.1 à B.5) occupant des grandes zones hydrographiques.



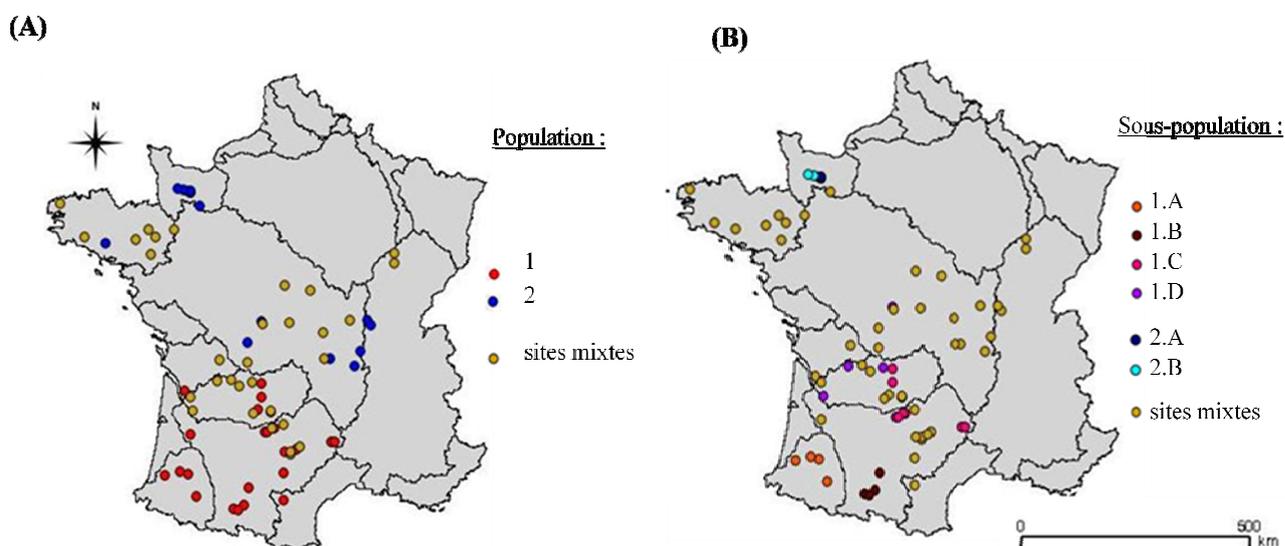
Cart. 3 : Cartes représentant les groupes génétiques obtenus pour *L. leuciscus* avec le logiciel STRUCTURE (**A**: K=2, **B**: K=11). Les sites mixtes ne sont pas représentés.

T. polycolpus.

Les statistiques ΔK et ΔF_{st} indiquent que le niveau le plus significatif de structuration génétique correspond à deux populations (K=2, Ann. 7B). Il s'agit d'une très forte différenciation ($F_{st}=0,14$, $p<0,001$) entre les sites localisés dans le bassin Adour-Garonne (population 1) et le restes des sites où nous avons rencontré le parasite (population 2, Cart. 4A). Un résultat remarquable dans cet analyse est la présence d'un très grand nombre de sites mixtes entre ces deux populations (n=31, soit ~44%), notamment dans le bassin de la Loire et dans la partie Nord du bassin Adour-Garonne, ce qui pourrait indiquer un mélange des génotypes des deux populations au niveau de ces zones.

Le niveau le plus poussé de structuration génétique que nous avons pu mettre en évidence avec le logiciel STRUCTURE correspond à 6 sous-populations (K=6, Ann. 7B). Cependant, pour ce niveau de structuration la plupart des sites sont considérés comme mixtes

(n=43 soit ~62%), et notamment tous les sites localisés dans le bassin de la Loire sauf un ne sont assignés à aucune des 6 sous-populations. La population du bassin Adour-Garonne identifiée précédemment est séparée en 4 sous-populations (1.A à 1.D) et la seconde population en deux sous-populations (2.A et 2.B, Cart. 4B) suivant un patron amont-aval.



Cart. 4 : Cartes représentant les groupes génétiques obtenus pour *T. polycolpus* avec le logiciel STRUCTURE (A: K=2, B: K=6).

Analyses génétiques descriptives

Pour *L. leuciscus* les indices de diversité génétique des deux populations sont relativement élevés et légèrement plus importants dans la population B ($Ar=6,85$, $He=0,89$) que dans la population A ($Ar=6,22$, $He=0,84$, Ann. 5). Au sein des sous-populations la diversité génétique reste forte ($Ar=5,47\pm 0,80$, $He=0,79\pm 0,08$) et aucune différence majeure n'est observée entre elles (Ann. 4).

Pour *T. polycolpus* la variabilité génétique est relativement faible et la population 2 présente moins de diversité ($Ar=2,87$, $He=0,58$) que la population 1 ($Ar=3,38$, $He=0,59$, Ann. 5). La diversité génétique est très faible au sein de toutes les sous-populations identifiées ($Ar=2,65\pm 0,40$, $He=0,50\pm 0,06$).

Nous avons testé les déficits en hétérozygotes pour chaque espèce et chaque *locus* au sein des sous-populations. Après les corrections de Bonferonni, aucune sous-population de *T. polycolpus* ne semble dévier significativement de l'équilibre de Hardy-Weinberg (Ann. 6B). Par contre pour *L. leuciscus* nous avons mis en évidence un déficit en hétérozygotes significatif pour plusieurs *loci* dans plusieurs sous-populations (Ann. 6A). Cependant, étant

donné qu'aucun marqueur particulier ne présente un déficit significatif dans la plupart des sous-populations, nous supposons qu'une telle déviation à l'équilibre de Hardy-Weinberg n'est pas due à des allèles nuls.

Taux de migration

Le calcul du taux de migration entre les populations principales (A et B pour *L. leuciscus* et 1 et 2 pour *T. polycolpus*) donne un résultat supérieur pour le parasite que pour l'hôte (Fig. 4A). La différence n'a cependant pas pu être testée statistiquement car nous ne disposons que de deux estimations pour chaque espèce. Plus spécifiquement, en ce qui concerne *L. leuciscus* le taux de migration de la population A vers la population B ($0,35\% \pm 0,194$ migrants par génération) semble supérieur au taux de migration réciproque ($0,17\% \pm 0,16$). De même pour *T. polycolpus*, le taux de migration calculé de la population 1 vers la population 2 ($0,82\% \pm 0,74$) est plus élevé que le taux de migration réciproque ($0,33\% \pm 0,30$).

Nous avons ensuite quantifié la migration entre les sous-populations appartenant à la même population. Pour l'hôte le taux de migration est significativement supérieur au sein des populations ($1.75\% \pm 5.08$) qu'entre elles. Nous pouvons remarquer que le taux de migration estimé entre les sous-populations est parfois très élevé (jusqu'à 25% de migrants par génération, Fig. 4B). Par contre pour le parasite les taux de migration obtenus ($0.60\% \pm 0.29$) sont très proches de ceux calculés entre les deux populations. Finalement, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les deux espèces (Fig. 4B).

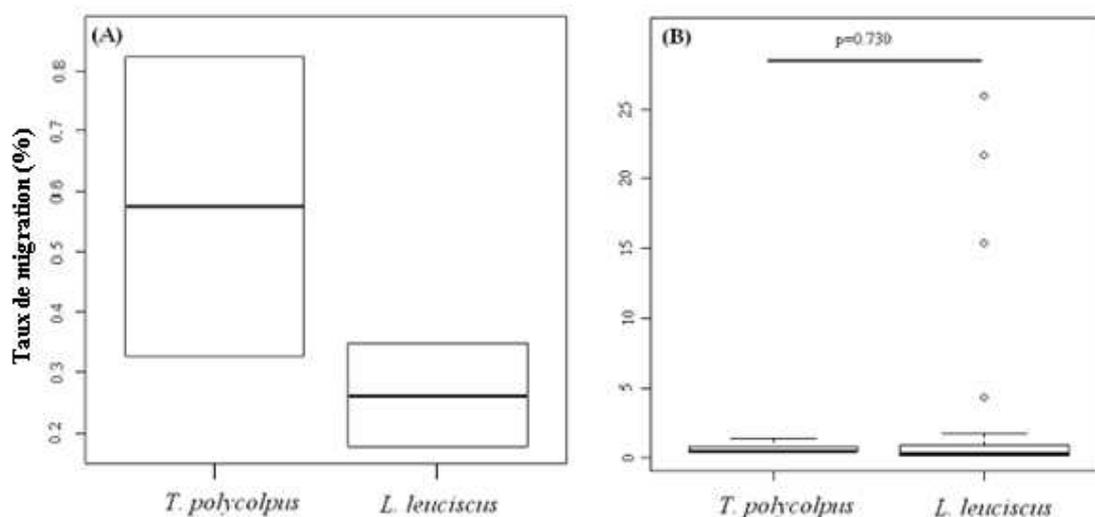


Fig. 4 : Diagramme en boîte représentant le taux de migration par génération calculé pour chaque espèce avec le logiciel BAYESASS. (A: taux de migration entre populations ; B: au sein des populations). Pour la migration

entre sous-populations, la p-value issue de la comparaison du taux de migration de l'hôte et du parasite est indiquée.

IV - Discussion

La comparaison de la structure génétique de deux espèces coévoluant de manière antagoniste permet d'apprendre de nombreuses choses. Elle nous renseigne non seulement sur l'écologie et la dynamique des populations de chaque espèce, mais aussi sur l'échelle spatiale à laquelle a lieu la coévolution ainsi que les facteurs qui l'influencent (McCoy et al. 2005, Bruyndonckx et al. 2009). De plus, cela permet de déduire les taux de migration relatifs des deux espèces à différentes échelles, ce qui fournit des informations importantes pour prédire l'issue de la coévolution (Gandon and Michalakis 2002).

Les avancées récentes en génétique moléculaire ont permis de définir les unités populationnelles utilisées dans les analyses statistiques de manière génétique plutôt qu'en se basant sur les caractéristiques du paysage. Plusieurs algorithmes Bayesiens d'assignation de génotypes ont été développés dans ce but et ce sont révélés être très efficaces dans de nombreuses situations (Pritchard et al. 2000, Dawson and Belkhir 2001). Ils offrent une alternative aux méthodes traditionnelles, pour lesquelles la définition *a priori* des populations peut gêner la caractérisation précise de la structure des populations (Latch and Rhodes 2006). Cependant dans tous les cas l'utilisation de données génétiques dans le but d'évaluer la structuration des populations et d'estimer des taux de migration est souvent difficile à cause du grand nombre d'hypothèses sur lesquelles reposent les calculs (Whitlock and McCauley 1999), ainsi qu'en raison de l'influence de l'histoire passée des populations. De plus, la capacité des algorithmes Bayesiens à détecter une structure génétique lorsqu'un patron d'IBD existe a été récemment remise en question (Rowe and Beebe 2007, Guillot 2008, Frantz et al. 2009) et dans de tels cas la surestimation de la structuration génétique a été rapportée (Frantz et al. 2009). Par conséquent, la combinaison d'une approche basée sur les fréquences alléliques dans des populations définies *a priori* et d'une approche reposant sur des méthodes d'assignation de génotypes est d'une grande utilité pour d'interpréter au mieux les patrons complexes de répartition de la variabilité génétique.

A) Structure génétique de *L. leuciscus*

La vandoise présente une forte diversité génétique au sein de chaque rivière échantillonnée. L'approche par groupage paysager indique tout d'abord une différenciation génétique importante entre les quatre populations paysagères, ce qui suggère un taux de migration faible entre elles comme nous l'avions supposé. En revanche, au sein des populations paysagères le niveau de différenciation est beaucoup plus faible, ce qui est en

faveur d'un taux de migration important à cette échelle. Ce résultat est cohérent avec des études précédentes qui ont montré la forte capacité de migration de cette espèce par voie aquatique (Blanchet et al.). Cependant, les patrons d'IBD mis en évidence indiquent que la migration décroît avec la distance et qu'un équilibre entre la migration et la dérive génétique est en place. Le changement de pente identifié avec la régression par pièce suggère une diminution plus importante de l'effet de la migration, à l'échelle de la France en raison de la migration limitée entre les bassins mais aussi au sein des populations pour de grandes distances géographiques.

L'approche par groupage génétique montre que le niveau le plus fort de structuration génétique n'est pas la séparation en quatre populations comme nous l'avons supposé dans la première approche, mais plutôt la divergence de la population du bassin Adour-Garonne par rapport au reste des bassins versants français. Il est intéressant de noter que ce bassin est le seul qui n'est pas connecté aux autres bassins par des canaux de navigation. Une exception est le canal du midi qui relie la Garonne à l'extrémité Sud-ouest du bassin du Rhône, or les sites situés dans cette zone géographique sont assignés à la population génétique du bassin Adour-Garonne. Les échanges d'individus via les canaux pourraient donc être suffisants pour limiter la différenciation des populations ainsi connectées, ce qui est en accord avec la très grande capacité de migration par voie aquatique de cette espèce. Néanmoins, la connectivité par canalisation n'est pas suffisante pour une homogénéisation génétique complète des populations puisque chaque bassin versant canalisé est occupé par une sous-population différenciée. Les analyses de groupage génétique révèlent aussi qu'une structuration existe à une échelle spatiale plus fine, notamment au sein des bassins Adour-Garonne, Rhin-Seine et de la Loire. Les estimations obtenues avec le logiciel BAYESASS sont en accord avec nos conclusions précédentes, le taux de migration calculé entre les populations étant environ trois fois plus faible que celui obtenu au sein de ces populations.

Dans l'ensemble, nos résultats sont en accord avec le modèle hiérarchique des rivières, qui stipule une forte différenciation génétique entre les populations occupant différents bassins versants et une plus faible structuration au sein de ces derniers (Meffe and Vrijenhoek 1988). Le rôle des canaux de navigation dans la structuration génétique de la vandoise reste hypothétique car un tel découpage génétique pourrait aussi refléter l'histoire de la colonisation des bassins français par cette espèce (Costedoat et al. 2006). D'autres analyses reposant sur des gènes mitochondriaux pourraient être très utiles pour différencier le rôle des processus passés et contemporains dans la mise en place d'une telle structure génétique. Dans tous les cas, nos analyses confirment notre hypothèse que le flux de gènes est largement

supérieur au sein des bassins qu'entre ceux-ci, et supporte donc le consensus que les écosystèmes terrestres sont de fortes barrières à la migration des poissons.

B) Structure génétique de *T. polycolpus*

Les patrons de diversité génétique sont assez différents pour *T. polycolpus*. Tout d'abord à chaque niveau d'analyse, le parasite présente très peu de variabilité génétique et des niveaux très faibles d'hétérozygotie. Etant donné que son introduction en France est relativement récente (Fryer 1982), nous pensons qu'une aussi faible diversité génétique pourrait donc être la conséquence d'une translocation récente d'un nombre limité de spécimens, induisant un goulot d'étranglement lié à un effet de fondation (Broders et al. 1999, Grandjean et al. 2001, Williams et al. 2002).

Dans la première approche nous avons trouvé des valeurs élevées de F_{st} à la fois pour les paires de populations paysagères et pour les paires de sites appartenant à une même population. Il faut toutefois noter que ces fortes estimations sont générées par les fortes fréquences alléliques qui résultent d'un faible nombre d'allèles. Le patron d'IBD à l'échelle de la France, bien que significatif, n'est pas satisfaisant pour expliquer la structure génétique complexe de *T. polycolpus*, comme le montre la très forte variabilité des valeurs de F_{st} pour toutes les classes de distances géographiques. Une telle observation peut être expliquée par (i) un équilibre où l'effet de la dérive génétique prédomine l'effet de la migration ou (ii) la juxtaposition récente de populations différenciées et qui sont donc en cours d'homogénéisation suite à la migration qui s'est établie (Whitlock 1992, Hutchison and Templeton 1999). Etant donné que le parasite a été introduit depuis seulement quelques décennies, il est peu probable qu'un équilibre où la dérive est la force dominante se soit déjà établi et ait conduit au patron observé. Cette hypothèse est également discréditée par la détection de groupes génétiques différenciés dans la seconde approche. En revanche la seconde hypothèse est possible si plusieurs événements d'introduction ont eu lieu à partir de différentes populations sources ou si des effets de fondation ont conduit à la divergence rapide de différentes populations fondées à partir d'une même population source. Le patron actuel de différenciation génétique pourrait alors être le résultat de la rencontre de ces différentes populations suite à leur expansion, qui échangent maintenant des individus. Les prédictions théoriques suggèrent que dans ce cas le flux de gène en cours tend à réduire la différenciation génétique de ces populations et que les groupes proches approchent l'équilibre plus vite que ceux qui sont éloignés (Whitlock 1992, Slatkin 1993, Hutchison and Templeton 1999). Dans le bassin Adour-Garonne nous avons trouvé une différenciation

significativement plus faible pour les paires de sites séparés par moins de 150 km alors que dans le bassin de la Loire le niveau de différenciation est très bas et homogène pour toutes les classes de distance géographiques. Ces résultats pourraient indiquer que la connectivité est plus ancienne dans le bassin de la Loire et a déjà entraîné l'homogénéisation de cette population, alors que dans le bassin Adour-Garonne l'effet de la migration est en cours et va conduire vers le même type de patron. Finalement ces résultats suggèrent que la migration doit avoir une influence déterminante sur la structuration génétique de *T. polycolpus*.

Dans l'approche par groupage génétique nous avons identifié deux populations fortement différenciées, l'une localisée dans le bassin Adour-Garonne (1) et l'autre dans le réseau hydrographique côtier de la Normandie (2), et nous avons mis en évidence une structuration génétique au sein de ces deux populations. Néanmoins, il faut souligner la détection d'un très grand nombre de sites mixtes. La faible diversité génétique du parasite, le faible nombre de *loci* pris en compte et le faible nombre de spécimens échantillonnés dans plusieurs sites représentent des limites évidentes à la performance des algorithmes d'assignation. Cependant pour le premier niveau de structuration, on peut noter que la majorité des sites mixtes sont situés dans le bassin de la Loire. Cette observation pourrait s'expliquer par (i) un mélange génétique des populations 1 et 2 au niveau de cette zone de contact, c'est-à-dire que le bassin de la Loire recevrait des individus (et donc des génotypes) qui auraient évolué en allopatrie dans le bassin Adour-Garonne et en Normandie. Alternativement, on peut proposer l'explication inverse (ii): le parasite pourrait avoir été introduit en premier dans le bassin de la Loire et s'être étendu par la suite au bassin Adour-Garonne et à la Normandie, où la dérive génétique et les effets de fondation auraient conduit à la divergence des deux populations. Dans ce cas, le fait que la population du bassin de la Loire présente des génotypes qui se sont répandus dans les deux populations génétiquement différenciées expliquerait son assignation mixte. De même, deux hypothèses peuvent également être émises au sujet de la sub-structuration de ces populations. (i) Chaque sous-population identifiée pourrait être issue de l'expansion d'une population de faible taille résultant d'un événement de colonisation indépendant. Au contraire, (ii) la différenciation pourrait être apparue *a posteriori* en raison d'une sélection divergente dans l'espace induite par les conditions environnementales et/ou par l'hôte. Bien qu'il soit difficile de trancher entre ces différentes hypothèses, ces résultats suggèrent un effet non-négligeable de la migration à la fois au sein des bassins versants mais aussi entre ceux-ci. Conformément à cela, les estimations de taux de migration entre les populations 1 et 2 obtenues avec le logiciel BAYESASS sont relativement élevées et comparables à celles obtenues au sein de ces deux

populations. Les habitats terrestres ne semblent donc pas être une forte barrière à la dispersion pour cette espèce.

Globalement la structure génétique de *T. polycolpus* n'est pas claire et d'autres études sont nécessaires pour explorer nos différentes hypothèses, notamment en s'intéressant aux populations sources et aux voies d'invasion (Estoup and Guillemaud, Storz and Beaumont 2002). Néanmoins, nous pensons que l'histoire de son introduction a eu une forte influence sur le patron de diversité génétique que nous observons actuellement. Il faut noter que le bassin de la Loire est le seul bassin français à abriter une population non-indigène d'ide (*Leuciscus idus*) (Fryer), l'hôte naturel de *T. polycolpus* en Europe centrale et de l'Est. Il est donc probable que ce poisson, probablement introduit dans un but d'ornement, a été le vecteur du parasite dans ce bassin, qui s'est ensuite développé en changeant son spectre d'hôte. La Normandie et le bassin Adour-Garonne auraient été colonisés secondairement à partir de la population du bassin de la Loire. Plusieurs événements indépendants de colonisation suivis d'effets de fondation pourraient donc être responsables de la structure génétique observée actuellement, qui pourrait n'être que transitoire. Mais dans tous les cas le résultat le plus important pour notre étude est que nous avons mis en évidence un taux de migration fort pour le parasite et particulièrement entre les bassins versants.

C) Comparaison des taux de migration de l'hôte et du parasite

Dans la première approche, il était d'une importance majeure de standardiser les valeurs de *Fst* pour comparer les structures génétiques des deux espèces. En effet les fortes estimations pour le parasite, induites comme nous l'avons mentionné par les fortes fréquences alléliques, auraient conduit à la conclusion que les populations de *T. polycolpus* sont toujours plus structurées et donc que cette espèce migre significativement moins. Bien que les structures génétiques des deux espèces soient corrélées, la congruence n'est pas parfaite. En effet, nos résultats montrent que la différenciation génétique du parasite n'atteint jamais des valeurs faibles, c'est-à-dire que chaque paire de sites présente une divergence relativement forte. Ainsi, à une échelle spatiale fine l'hôte présente donc une plus faible différenciation génétique, ce qui indique que son taux de migration est plus fort. Au contraire, la relation suggère que pour des fortes distances géographiques le parasite présente un niveau de différenciation plus faible que son hôte et donc que son taux de migration est plus fort.

Les estimations de taux de migration obtenues grâce aux méthodes Bayésiennes sont en accord avec ces conclusions. Les taux de migration sont proches au sein des populations génétiques, celui de l'hôte étant légèrement supérieur. Au contraire, le parasite semble capable de migrer plus que son hôte entre les différentes populations.

Pour conclure, nos résultats indiquent que les niveaux relatifs de migration dépendent de l'échelle spatiale : ils sont proches (mais légèrement plus fort pour *L. leuciscus*) à l'échelle locale (au sein des populations, qu'elles soient définies génétiquement ou d'après le paysage), mais le parasite migre sensiblement plus à une grande échelle (entre les populations génétiques et les bassins versants), probablement en raison d'une capacité de dispersion non-aquatique. Ce résultat indique que la vandoise n'est pas le seul vecteur de *T. polycolpus*, et notamment que ce dernier est capable d'utiliser des vecteurs non-aquatiques (que ce soit sous forme d'œuf, de larve ou à l'état adulte). Par exemple si les œufs sont capables de résister à l'ingestion, les oiseaux piscivores pourraient être des vecteurs importants de ce parasite (Figuerola et al. 2005, Vanschoenwinkel et al. 2008).

D) Implications pour l'adaptation locale

Pour commencer, la structure génétique des deux antagonistes nous informe sur l'échelle spatiale à laquelle a lieu la coévolution. La congruence imparfaite entre les structures génétiques de *L. leuciscus* et *T. polycolpus* est en faveur d'une dynamique qui suit le concept de la mosaïque géographique de coévolution (Thompson 1999, McCoy et al. 2005). D'après cette théorie différents patrons d'adaptation locale interviennent à différentes échelles spatiales. Pour ces deux espèces, la migration se fait majoritairement par voie aquatique et au sein du réseau aquatique *L. leuciscus* semble migrer légèrement plus que *T. polycolpus*. Si cette différence est suffisante pour permettre la mise en place un patron d'adaptation locale à l'échelle de sous-populations connectées par voie aquatique, il est en faveur de l'hôte. Au contraire, nous avons montré que *T. polycolpus* migre substantiellement plus que *L. leuciscus* par voie non-aquatique, et par conséquent nous supposons une forte tendance à l'adaptation locale du parasite à l'échelle de populations séparées par des habitats terrestres.

Ces prédictions peuvent nous aider à comprendre la répartition complexe de *T. polycolpus* au sein des rivières françaises. Si l'adaptation locale de l'hôte existe réellement à l'échelle locale, cela pourrait jouer dans la structuration génétique de ce poisson au sein des bassins versants malgré un taux de migration non-négligeable, comme c'est par exemple le cas dans le bassin Adour-Garonne. En effet, dans ce cas les individus migrants présenteraient un plus fort taux d'infestation par le parasite que les résidents (Hendry et al. 2002) et donc un

plus faible succès de reproduction, limitant ainsi le flux de gènes. Ce patron d'adaptation locale de l'hôte à l'échelle locale pourrait aussi conduire à des extinctions fréquentes de sous-populations de parasites, cohérentes avec la prévalence hétérogène de *T. polycolpus* au sein des bassins Adour-Garonne et de la Loire. En revanche, la colonisation de nouvelles zones par des parasites migrant au sein d'un bassin versant serait favorisée par leur meilleur succès d'infestation sur des hôtes étrangers. Le patron d'adaptation locale du parasite à grande échelle pourrait expliquer la présence du parasite uniquement dans la partie Ouest de la France malgré l'utilisation potentielle de vecteurs non-aquatiques : suite à une introduction focale dans cette zone la population de parasite qui s'est établie serait inapte à s'étendre en raison d'une faible succès d'infestation sur des hôtes ayant évolué dans des bassins versants différents (Hendry et al. 2002).

Cependant, lorsque l'on analyse la répartition d'un parasite d'après sa capacité d'adaptation locale, on doit garder à l'esprit que la coévolution est processus hautement dynamique. Au sein d'une telle mosaïque de structure génétique, les fluctuations temporelles ont une forte influence sur la répartition du parasite et les performances locales observées à un instant donné (Lively and Dybdahl 2000, Lambrechts et al. 2006). De plus, dans ce système le parasite a été introduit récemment et la coévolution entre ces deux espèces en France est donc également récente. Il est donc peu probable que cette coévolution ait déjà atteint un équilibre, s'il en existe un. Les études futures vont être d'une grande aide pour mieux comprendre cette interaction hôte-parasite complexe. En particulier l'analyse de marqueurs mitochondriaux peut fournir des informations très utiles pour clarifier la structure génétique de *T. polycolpus* et son histoire d'introduction. L'évaluation de la diversité génétique dans des populations indigènes de parasite en Europe de l'Est et centrale peut permettre de vérifier l'hypothèse d'un goulot d'étranglement durant l'introduction du parasite en France. Finalement, le seul moyen de confirmer les tendances à l'adaptation locale que nous avons trouvées dans un système aussi complexe pourrait être de réaliser des expériences d'infestation croisées en laboratoires à différentes échelles spatiales (Kawecki and Ebert 2004, Greischar and Koskella 2007).

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

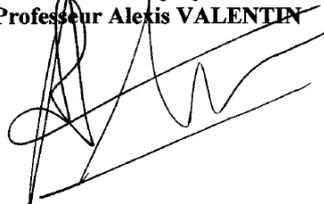
Je soussigné, **Philippe JACQUIET**, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Guillaume BRUS** intitulée « *Structure génétique et taux de dispersion d'un parasite, Tracheliaste polycolpus, et de son hôte, la vandoise, Leuciscus (leuciscus) : implications pour l'adaptation locale* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 17 Novembre 2011
Professeur **Philippe JACQUIET**
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur **Alain MILON**




Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Alexis VALENTIN**



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur **Gilles FOURTANIER**



Conformément à l'Arrêté du 20 avril 2007, article 6, la soutenance de la thèse ne peut être autorisée qu'après validation de l'année d'approfondissement.

Bibliographie

- Akaike, H. 1987. Factor-Analysis and Aic. *Psychometrika* **52**:317-332.
- Aljanabi, S. M., and I. Martinez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research* **25**:4692-4693.
- Blanchet, S., L. Mejean, J. F. Bourque, S. Lek, F. Thomas, D. J. Marcogliese, J. J. Dodson, and G. Loot. 2009. Why do parasitized hosts look different? Resolving the "chicken-egg" dilemma. *Oecologia* **160**:37-47.
- Blanchet, S., O. Rey, and G. Loot. Evidence for host variation in parasite tolerance in a wild fish population. *Evolutionary Ecology* **24**:1129-1139.
- Brendonck, L., and B. J. Riddoch. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea : Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* **67**:87-95.
- Broders, H. G., S. P. Mahoney, W. A. Montevecchi, and W. S. Davidson. 1999. Population genetic structure and the effect of founder events on the genetic variability of moose, *Alces alces*, in Canada. *Molecular Ecology* **8**:1309-1315.
- Bruyndonckx, N., I. Henry, P. Christe, and G. Kerth. 2009. Spatio-temporal population genetic structure of the parasitic mite *Spinturnix bechsteini* is shaped by its own demography and the social system of its bat host. *Molecular Ecology* **18**:3581-3592.
- Campana, M. G., H. V. Hunt, H. Jones, and J. White. CorrSieve: software for summarizing and evaluating Structure output. *Molecular Ecology Resources* **11**:349-352.
- Castric, V., F. Bonney, and L. Bernatchez. 2001. Landscape structure and hierarchical genetic diversity in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* **55**:1016-1028.
- Costedoat, C., R. Chappaz, B. Barascud, O. Guillard, and A. Gilles. 2006. Heterogeneous colonization pattern of European Cyprinids, as highlighted by the dace complex (Teleostei : Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **41**:127-148.
- Criscione, C. D., and M. S. Blouin. 2007. Parasite phylogeographical congruence with salmon host evolutionarily significant units: implications for salmon conservation. *Molecular Ecology* **16**:993-1005.
- Dawson, K. J., and K. Belkhir. 2001. A Bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. *Genetical Research* **78**:59-77.
- Dubut, V., R. Grenier, E. Meglecz, R. Chappaz, C. Costedoat, D. Danancher, S. Descloux, T. Malausa, J. F. Martin, N. Pech, and A. Gilles. 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. *European Journal of Wildlife Research* **56**:931-938.
- Ebert, D. 1994. Virulence and Local Adaptation of a Horizontally Transmitted Parasite. *Science* **265**:1084-1086.
- Estoup, A., and T. Guillemaud. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology* **19**:4113-4130.
- Evanno, G., S. Regnaut, and J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* **14**:2611-2620.
- Falush, D., M. Stephens, and J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**:1567-1587.
- Figuerola, J., A. J. Green, and T. C. Michot. 2005. Invertebrate eggs can fly: Evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *American Naturalist* **165**:274-280.
- Forde, S. E., J. N. Thompson, and B. J. M. Bohannan. 2004. Adaptation varies through space and time in a coevolving host-parasitoid interaction. *Nature* **431**:841-844.
- Frantz, A. C., S. Cellina, A. Krier, L. Schley, and T. Burke. 2009. Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: clusters or isolation by distance? *Journal of Applied Ecology* **46**:493-505.
- Fryer, G. 1982. The parasitic copepoda and branchiura of british freshwater fishes. A handbook and key. Freshwater Biological Association, The Ferry House, Ambleside, Cumbria, 87 p.
- Galicka, W., and T. Penczak. 1989. *Tracheliastes-Polycolpus Nordm. 1832 Lernaeopodidae* in the Narew River Poland. *Wiadomosci Parazytologiczne* **35**:247-250.
- Gandon, S. 2002. Local adaptation and the geometry of host-parasite coevolution. *Ecology Letters* **5**:246-256.
- Gandon, S., Y. Capowiez, Y. Dubois, Y. Michalakis, and I. Olivieri. 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **263**:1003-1009.
- Gandon, S., and Y. Michalakis. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* **15**:451-462.

- Goudet, J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* **86**:485-486.
- Grandjean, F., N. Gouin, C. Souty-Grosset, and J. Dieguez-Urbeondo. 2001. Drastic bottlenecks in the endangered crayfish species *Austroptamobius pallipes* in Spain and implications for its colonization history. *Heredity* **86**:431-438.
- Greischar, M. A., and B. Koskella. 2007. A synthesis of experimental work on parasite local adaptation. *Ecology Letters* **10**:418-434.
- Guillot, G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation-the correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics* **24**:2222-2228.
- Gyllensten, U. 1985. The Genetic-Structure of Fish - Differences in the Intraspecific Distribution of Biochemical Genetic-Variation between Marine, Anadromous, and Fresh-Water Species. *Journal of Fish Biology* **26**:691-699.
- Hanfing, B., and R. Brandl. 1998. Genetic and morphological variation in a common European cyprinid, *Leuciscus cephalus* within and across central European drainages. *Journal of Fish Biology* **52**:706-715.
- Hanfing, B., and D. Weetman. 2006. Concordant genetic estimators of migration reveal anthropogenically enhanced source-sink population structure in the River Sculpin, *Cottus gobio*. *Genetics* **173**:1487-1501.
- Hedrick, P. W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* **59**:1633-1638.
- Hendry, A. P., E. B. Taylor, and J. D. McPhail. 2002. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: Lake and stream stickleback in the misty system. *Evolution* **56**:1199-1216.
- Hubisz, M. J., D. Falush, M. Stephens, and J. K. Pritchard. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* **9**:1322-1332.
- Hugueny, B. 1989. West-African Rivers as Biogeographic Islands - Species Richness of Fish Communities. *Oecologia* **79**:236-243.
- Hutchison, D. W., and A. R. Templeton. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: Inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* **53**:1898-1914.
- Kaltz, O., S. Gandon, Y. Michalakis, and J. A. Shykoff. 1999. Local maladaptation in the anther-smut fungus *Microbotryum violaceum* to its host plant *Silene latifolia*: Evidence from a cross-inoculation experiment. *Evolution* **53**:395-407.

- Kawecki, T. J., and D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**:1225-1241.
- Keeney, D. B., T. M. King, D. L. Rowe, and R. Poulin. 2009. Contrasting mtDNA diversity and population structure in a direct-developing marine gastropod and its trematode parasites. *Mol Ecol* **18**.
- King, K. C., L. F. Delph, J. Jokela, and C. M. Lively. 2009. The Geographic Mosaic of Sex and the Red Queen. *Current Biology* **19**:1438-1441.
- Kirkpatrick, M., and N. H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* **150**:1-23.
- Koskela, T., V. Salonen, and P. Mutikainen. 2000. Local adaptation of a holoparasitic plant, *Cuscuta europaea*: variation among populations. *Journal of Evolutionary Biology* **13**:749-755.
- Lambrechts, L., S. Fellous, and J. C. Koella. 2006. Coevolutionary interactions between host and parasite genotypes. *Trends in Parasitology* **22**:12-16.
- Laroche, J., J. D. Durand, Y. Bouvet, B. Guinand, and B. Brohon. 1999. Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**:1659-1667.
- Latch, E. K., and E. Rhodes. 2006. Evidence for bias in estimates of local genetic structure due to sampling scheme. *Animal Conservation* **9**:308-315.
- Lauder, G. V., and E. G. Drucker. 2002. Forces, fishes, and fluids: Hydrodynamic mechanisms of aquatic locomotion. *News in Physiological Sciences* **17**:235-240.
- Leblois, R., F. Rousset, D. Tikel, C. Moritz, and A. Estoup. 2000. Absence of evidence for isolation by distance in an expanding cane toad (*Bufo marinus*) population: an individual-based analysis of microsatellite genotypes. *Molecular Ecology* **9**:1905-1909.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:183-189.
- Lively, C. M. 1999. Migration, virulence, and the geographic mosaic of adaptation by parasites. *American Naturalist* **153**:S34-S47.
- Lively, C. M., and M. F. Dybdahl. 2000. Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature* **405**:679-681.
- Loot, G., N. Poulet, Y. Reyjol, S. Blanchet, and S. Lek. 2004. The effects of the ectoparasite *Tracheliastes polycolpus* (Copepoda : Lernaeopodidae) on the fins of rostrum dace (*Leuciscus leuciscus burdigalensis*). *Parasitology Research* **94**:16-23.

- Meffe, G. K. and R. C. Vrijenhoek 1988. Conservation genetics and the management of desert fishes. *Conservation Biology*, **2**:157–169.
- McCoy, K. D., T. Boulinier, and C. Tirard. 2005. Comparative host-parasite population structures: disentangling prospecting and dispersal in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Molecular Ecology* **14**:2825-2838.
- Mock, K. E., J. C. B. Box, J. P. Chong, J. K. Howard, D. A. Nez, D. Wolf, and R. S. Gardner. Genetic structuring in the freshwater mussel *Anodonta* corresponds with major hydrologic basins in the western United States. *Molecular Ecology* **19**:569-591.
- Morand, S., S. D. Manning, and M. E. J. Woolhouse. 1996. Parasite-host coevolution and geographic patterns of parasite infectivity and host susceptibility. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **263**:119-128.
- Morgan, A. D., S. Gandon, and A. Buckling. 2005. The effect of migration on local adaptation in a coevolving host-parasite system. *Nature* **437**:253-256.
- Morrissey, M. B., and D. T. de Kerckhove. 2009. The Maintenance of Genetic Variation Due to Asymmetric Gene Flow in Dendritic Metapopulations. *American Naturalist* **174**.
- Oppliger, A., R. Vernet, and M. Baez. 1999. Parasite local maladaptation in the Canarian lizard *Gallotia galloti* (Reptilia : Lacertidae) parasitized by haemogregarian blood parasite. *Journal of Evolutionary Biology* **12**:951-955.
- Petit, R. J., A. El Mousadik, and O. Pons. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* **12**:844-855.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**:945-959.
- Raymond, M., and F. Rousset. 1995. Genepop (Version-1.2) - Population-Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**:248-249.
- Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* **145**:1219-1228.
- Rowe, G., and T. J. C. Beebee. 2007. Defining population boundaries: use of three Bayesian approaches with microsatellite data from British natterjack toads (*Bufo calamita*). *Molecular Ecology* **16**:785-796.
- Segelbacher, G., J. Hoglund, and I. Storch. 2003. From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe. *Molecular Ecology* **12**:1773-1780.

- Slatkin, M. 1993. Isolation by Distance in Equilibrium and Nonequilibrium Populations. *Evolution* **47**:264-279.
- Slatkin, M., and L. Voelm. 1991. Fst in a Hierarchical Island Model. *Genetics* **127**:627-629.
- Sobecka E., E. Jurkiewicz and W. Piasecki. 2004. Parasite fauna of ide, *Leuciscus idus* (L.) in lake Dñbie, Poland. *Acta Ichthyologica et piscatoria* **34**:33–42.
- Storz, J. F., and M. A. Beaumont. 2002. Testing for genetic evidence of population expansion and contraction: An empirical analysis of microsatellite DNA variation using a hierarchical Bayesian model. *Evolution* **56**:154-166.
- Szpiech, Z. A., M. Jakobsson, and N. A. Rosenberg. 2008. ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* **24**:2498-2504.
- Thompson, J. N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *American Naturalist* **153**:S1-S14.
- Thompson, J. N. 2005. Coevolution: The geographic mosaic of coevolutionary arms races. *Current Biology* **15**:R992-R994.
- Toms, J. D., and M. L. Lesperance. 2003. Piecewise regression: A tool for identifying ecological thresholds. *Ecology* **84**:2034-2041.
- Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, H. Vandewaerde, M. Seaman, and L. Brendonck. 2008. Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography* **31**:567-577.
- Vogwill, T., A. Fenton, and M. A. Brockhurst. 2008. The impact of parasite dispersal on antagonistic host-parasite coevolution. *Journal of Evolutionary Biology* **21**:1252-1258.
- Ward, J. V., F. Malard, and K. Tockner. 2002. Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landscape Ecology* **17**:35-45.
- Weir, B. S. and C. C. Cockerham (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**:1358–1370.
- Whitlock, M. C. 1992. Temporal Fluctuations in Demographic Parameters and the Genetic Variance among Populations. *Evolution* **46**:608-615.
- Whitlock, M. C., and D. E. McCauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal $1/(4Nm+1)$. *Heredity* **82**:117-125.
- Williams, C. L., T. L. Serfass, R. Cogan, and O. E. Rhodes. 2002. Microsatellite variation in the reintroduced Pennsylvania elk herd. *Molecular Ecology* **11**:1299-1310.

Wilson, G. A., and B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* **163**:1177-1191.

Woolhouse, M. E. J., J. P. Webster, E. Domingo, B. Charlesworth, and B. R. Levin. 2002. Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics* **32**:569-577.

Annexes

Bassin	Rivière	Site	N _(vandoise)	He _(vandoise)	Ho _(vandoise)	Fis _(vandoise)	N _(parasite)	He _(parasite)	Ho _(parasite)	Fis _(parasite)
Adour-Garonne										
	Célé	Amis	13	0,811	0,821	0,028	3	0,403	0,458	0,064
	Gabas	Arrien	9	0,655	0,753	-0,092	8	0,472	0,422	0,171
	Livenne	St Aubin Blaye	2	0,500	0,667	0	2	0,484	0,563	0,182
	Bonnieure	Aux Pins	13	0,699	0,805	-0,108	12	0,552	0,615	-0,071
	Célé	Bagnac	10	0,759	0,800	-0,001	2	0,391	0,563	-0,125
	Gabas	Banos	15	0,693	0,724	-0,011	14	0,471	0,455	0,07
	Célé	Boussac	25	0,785	0,790	0,015	3	0,444	0,583	-0,12
	Lot	Bouziès	10	0,769	0,802	0,014	0	NA	NA	NA
	Cère	Bretenoux	9	0,779	0,778	0,061	2	0,547	0,750	-0,043
	Lot	Cahors	3	0,657	0,796	0,055	0	NA	NA	NA
	Viaur	Calquièrre	14	0,720	0,781	-0,045	3	0,451	0,458	0,185
	Viaur	Capelle	19	0,683	0,671	0,044	18	0,533	0,500	0,09
	Dordogne	Cenac	14	0,777	0,781	0,035	0	NA	NA	NA
	Bahus	Classun	6	0,590	0,574	0,117	1	0,125	0,250	NA
	Tarnon	Coudoulous	6	0,628	0,704	-0,03	6	0,418	0,500	-0,106
	Aveyron	Druelle	10	0,671	0,664	0,063	0	NA	NA	NA
	Lot	Entraygues	2	0,667	1,000	-0,2	0	NA	NA	NA
	Célé	Ste Eulalie	4	0,764	0,861	0,021	1	0,188	0,375	NA
	Aveyron	Feneyrols	7	0,738	0,816	-0,024	0	NA	NA	NA
	Dronne	St Front la riviere	12	0,698	0,796	-0,099	11	0,444	0,500	-0,078
	Lizonne	Gurat	15	0,752	0,793	-0,019	8	0,527	0,531	0,063
	Isle	St Jory Las Bloux	15	0,800	0,763	0,08	6	0,444	0,438	0,106
	Dordogne	Saint Julien de Lampon	5	0,764	0,844	0,007	3	0,562	0,708	-0,063
	Viaur	Saint Just	17	0,750	0,778	-0,007	14	0,554	0,580	-0,011
	Touch	Lamasquère	8	0,747	0,788	0,013	5	0,515	0,550	0,043
	Barangeon	Saint-Laurent	4	0,825	0,830	0,035	3	0,528	0,625	0,016
	Correze	Malemort	7	0,729	0,765	0,04	3	0,333	0,458	-0,189
	Célé	Merlie	25	0,798	0,803	0,016	5	0,425	0,475	-0,007
	Dordogne	Meyraguet	4	0,690	0,796	0,114	0	NA	NA	NA
	Tarn	Millau	3	0,623	0,778	-0,05	0	NA	NA	NA
	Tarn	Montbrun	10	0,725	0,774	-0,014	6	0,523	0,625	-0,107
	Garonne	Montespan	14	0,788	0,853	-0,045	14	0,385	0,366	0,085
	Dourdou	Montlaur	9	0,578	0,667	-0,095	0	NA	NA	NA
	Viaur	Navech	5	0,658	0,667	0,098	4	0,441	0,438	0,152
	Le volp	le Plan	23	0,768	0,821	-0,047	15	0,502	0,486	0,066
	Dordogne	Prudhomat	15	0,830	0,780	0,097	0	NA	NA	NA
	Bave	Prudhomat	5	0,793	0,785	0,131	5	0,550	0,650	-0,72
	Dadou	Réalmon	19	0,743	0,669	0,131	6	0,163	0,125	0,318
	Luy	Saugnac	1	0,500	1,000	NA	1	0,375	0,750	NA
	Auvézère	Séguir-le-Château	4	0,528	0,417	0,343	3	0,257	0,333	-0,103
	Viaur	Serres	6	0,660	0,778	0,023	6	0,507	0,396	0,304
	Borrèze	Souillac	15	0,777	0,785	0,024	6	0,495	0,521	0,038
	Salat	Touille	14	0,725	0,751	0,001	6	0,408	0,438	0,019
	Vézère	Uzerche	7	0,797	0,778	0,101	6	0,391	0,396	0,078
	Gestas	Vayres	1	0,444	0,889	NA	1	0,250	0,500	NA
	Ciron	Villandraut	15	0,789	0,774	0,055	13	0,367	0,334	0,13
	Saye	Saint-Yzan-de-Soudiac	15	0,770	0,843	-0,059	12	0,564	0,594	-0,01
Loire										
	Aurence	Aixe/Vienne	10	0,827	0,825	0,061	9	0,436	0,500	-0,089
	Aber Wrac'h	S1	5	0,418	0,533	-0,171	2	0,297	0,313	0,286
	Arnon	Arpentin	4	0,792	0,806	0,126	4	0,574	0,750	-0,171
	Sarthe	St Aubin de Locquenay	11	0,831	0,849	0,026	0	NA	NA	NA
	Recorne	Ballore	3	0,610	0,870	0	2	0,271	0,313	-0,25
	Evel	Baud	7	0,709	0,708	0,068	8	0,508	0,625	-0,167
	Vilaine	Bourgon	15	0,577	0,548	0,084	15	0,580	0,583	0,028
	Loire	Briennon	14	0,849	0,848	0,045	0	NA	NA	NA
	Creuse	Ceaulmont	3	0,444	0,852	-0,143	1	0,375	0,750	NA

	Creuse	Chaumerette	4	0,613	0,889	-0,231	1	0,250	0,500	NA
	Sioule	Contigny	6	0,774	0,807	0,05	3	0,549	0,500	0,284
	Litroux	Culhat	9	0,855	0,761	0,169	5	0,628	0,800	-0,169
	Dore	Dorat	5	0,756	0,844	-0,007	2	0,344	0,625	0
	Semme	Droux	1	0,389	0,778	NA	1	0,250	0,500	NA
	Aron	Grand-Fougeray	12	0,767	0,787	0,027	10	0,619	0,688	-0,059
	Vauvise	Jussy le chaudrier	12	0,808	0,833	0,012	12	0,480	0,469	0,066
	Cure	Marigny l'Eglise	7	0,755	0,778	0,047	0	NA	NA	NA
	Yaigne	Nouvoitou	4	0,736	0,806	0,049	4	0,457	0,469	0,118
	Flume	Pacé	7	0,703	0,794	-0,053	7	0,574	0,607	0,019
	Lignon	Poncins	3	0,759	0,889	0,03	3	0,458	0,625	-0,176
	Aff	Quelneuc	14	0,800	0,833	-0,005	11	0,487	0,489	0,043
	Isole	St Thurien	4	0,632	0,778	-0,091	4	0,434	0,406	0,204
Rhin										
	Moselle	Archettes	14	0,776	0,807	-0,003	0	NA	NA	NA
	Zorn	Rosenwiller	15	0,809	0,868	-0,037	0	NA	NA	NA
	Meuse	Sassey/Meuse	15	0,801	0,812	0,021	0	NA	NA	NA
	Vair	Soulosse-sous-saint-Eloph	9	0,789	0,778	0,073	0	NA	NA	NA
Rhône										
	Lampy	Alzonne	13	0,726	0,764	-0,011	8	0,427	0,516	-0,144
	Furans	Belley	9	0,799	0,790	0,07	0	NA	NA	NA
	Rhone	Brégnier	15	0,801	0,728	0,131	0	NA	NA	NA
	Veyle	Buellas	15	0,817	0,825	0,033	0	NA	NA	NA
	Resaigne	Coublanc	8	0,814	0,792	0,094	6	0,587	0,604	0,061
	Rhone	Culoz	11	0,822	0,860	0,019	0	NA	NA	NA
	Arnon	Fougères	1	0,278	0,556	NA	0	NA	NA	NA
	Grosne	Lournand	17	0,752	0,766	0,068	4	0,348	0,375	0,089
	Rhône	Massignieu de rives	5	0,789	0,933	-0,073	0	NA	NA	NA
	Vingeanne	St Maurice	5	0,760	0,756	0,121	5	0,598	0,550	0,189
	Lez	Prades	6	0,622	0,648	0,049	0	NA	NA	NA
	Orbieu	Ribaute	15	0,764	0,859	-0,09	0	NA	NA	NA
	Mouge	La Salle	4	0,750	0,741	0,162	0	NA	NA	NA
	La Guye	Sigy le Chatel	5	0,760	0,794	0,071	5	0,447	0,431	0,155
	Verdouble	Tautavel	15	0,593	0,606	0,017	0	NA	NA	NA
	Cèze	St Victor	6	0,723	0,709	0,121	0	NA	NA	NA
Seine										
	Epte	Bouchevilliers	7	0,689	0,794	-0,075	2	NA	NA	NA
	Soulevre	Carville	15	0,677	0,674	0,038	15	0,443	0,467	-0,019
	Orne	Clinchamp	6	0,682	0,822	-0,11	0	NA	NA	NA
	Thérain	Rochy Condé	5	0,628	0,628	0,116	0	NA	NA	NA
	Vie	Coupesarte	3	0,525	0,667	-0,075	0	NA	NA	NA
	Helpe majeure	Eppe sauvage	19	0,741	0,761	0,008	0	NA	NA	NA
	Rouvre	Faverolles	6	0,670	0,741	-0,015	5	0,518	0,625	-0,099
	Helpe mineure	Grand Fayt	7	0,687	0,734	0,03	0	NA	NA	NA
	Marne	Frignicourt	10	0,739	0,747	0,044	0	NA	NA	NA
	Sambre canalise	Jeumont	4	0,691	0,806	-0,024	0	NA	NA	NA
	Druance	Lassy	13	0,719	0,697	0,077	9	0,460	0,472	0,032
	Superbe	Pleurs	15	0,808	0,838	-0,001	0	NA	NA	NA
	Vire	Pont Bellanger	13	0,629	0,593	0,101	10	0,418	0,438	0,006
	Marne	Rolampont	15	0,783	0,865	-0,071	0	NA	NA	NA
	Druance	S1	14	0,713	0,730	0,016	14	0,452	0,473	-0,01
	Druance	S2	15	0,753	0,723	0,075	1	0,250	0,500	NA
	Druance	S3	15	0,734	0,722	0,054	15	0,461	0,483	-0,013
	Druance	S4	15	0,729	0,716	0,051	14	0,418	0,429	0,012
	Aire	Varennes-en-Argonne	15	0,755	0,748	0,043	0	NA	NA	NA
	Clignion	Vasset	9	0,751	0,827	-0,043	0	NA	NA	NA
	Auxence	Vimpelles	7	0,786	0,857	-0,012	0	NA	NA	NA

Ann. 1 : Description de l'échantillonnage réalisé. Pour chaque site échantillonné et pour chaque espèce le nombre d'individus collectés (N), les hétérozygoties attendue (H_e) et observée (H_o) et le coefficient de consanguinité (F_{is}) sont indiqués.

Population	Microsatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
Adour-Garonne							
	Global	281	6,217	2,953	0,835	0,767	0,082
	Lid8	31	3,044	6,742	0,893	0,837	0,064
	CypG24	51	4,044	8,328	0,956	0,843	0,119
	LC290	16	1,434	3,886	0,722	0,663	0,082
	CypG30	31	3,798	6,248	0,875	0,817	0,067
	LceC1	18	1,283	5,876	0,859	0,804	0,065
	Lid2	23	2,605	4,952	0,748	0,672	0,102
	Lid11	27	1,153	4,131	0,580	0,510	0,122
	CypG03	53	6,068	8,010	0,940	0,892	0,052
	LC27	31	3,144	7,778	0,940	0,868	0,077
Loire							
	Global	199	6,276	2,634	0,855	0,764	0,110
	Lid8	17	1,986	6,200	0,873	0,827	0,057
	CypG24	31	3,724	7,920	0,940	0,883	0,065
	LC290	10	2,001	4,739	0,731	0,682	0,072
	CypG30	28	3,579	7,166	0,910	0,673	0,265
	LceC1	15	1,076	5,609	0,845	0,675	0,205
	Lid2	20	2,721	6,080	0,850	0,741	0,132
	Lid11	21	3,332	6,365	0,874	0,815	0,072
	CypG03	34	2,990	5,754	0,772	0,672	0,133
	LC27	23	2,297	6,653	0,895	0,906	-0,009
Rhin-Seine							
	Global	260	5,895	2,754	0,829	0,761	0,084
	Lid8	17	1,119	3,811	0,658	0,636	0,036
	CypG24	47	3,879	7,580	0,928	0,843	0,093
	LC290	13	1,050	4,286	0,737	0,658	0,110
	CypG30	26	2,264	5,646	0,828	0,738	0,110
	LceC1	19	0,997	5,239	0,795	0,704	0,116
	Lid2	53	7,064	8,456	0,958	0,902	0,060
	Lid11	30	2,480	5,650	0,826	0,750	0,093
	CypG03	18	1,551	5,351	0,828	0,754	0,092
	LC27	37	4,378	7,035	0,905	0,865	0,047
Rhône							
	Global	213	6,493	3,031	0,866	0,785	0,098
	Lid8	26	2,701	6,584	0,879	0,781	0,117
	CypG24	38	4,692	7,789	0,933	0,822	0,124
	LC290	10	0,867	4,182	0,723	0,702	0,034
	CypG30	22	2,886	5,442	0,815	0,728	0,111
	LceC1	13	1,038	5,685	0,843	0,813	0,040
	Lid2	37	4,856	8,041	0,942	0,916	0,032
	Lid11	33	5,517	8,594	0,959	0,833	0,138
	CypG03	11	1,465	4,666	0,770	0,667	0,139
	LC27	23	3,261	7,452	0,926	0,802	0,139

Ann. 2 : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de *L. leuciscus* au sein des populations paysagères : nombre d'allèles échantillonnés (**Na**), richesse allélique (**Ar**), nombre d'allèles privés (**Np**), hétérozygoties attendue (**He**) et observée (**Ho**), coefficient de consanguinité (**Fis**).

Population	Microsatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
Adour-Garonne							
	Global	46	3,479	0,462	0,623	0,486	0,223
	TRA12	8	3,701	0,281	0,656	0,538	0,182
	TRA42	8	4,760	1,242	0,800	0,556	0,307
	TRA44	3	2,921	0,000	0,649	0,478	0,265
	TRA58	7	3,595	0,800	0,604	0,432	0,286
	TRA59	3	2,259	0,281	0,474	0,394	0,171
	TRA76	9	5,163	1,023	0,822	0,657	0,202
	TRA81	4	2,571	0,059	0,518	0,426	0,179
	TRA90	4	2,862	0,007	0,463	0,403	0,131
Loire							
	Global	43	3,359	0,298	0,614	0,600	0,034
	TRA12	6	3,886	0,457	0,673	0,614	0,099
	TRA42	10	4,819	1,077	0,783	0,773	0,024
	TRA44	4	3,067	0,117	0,670	0,674	0,005
	TRA58	4	2,480	0,044	0,437	0,357	0,194
	TRA59	2	1,904	0,000	0,317	0,349	-0,088
	TRA76	9	4,296	0,531	0,752	0,750	0,014
	TRA81	4	2,790	0,105	0,572	0,568	0,017
	TRA90	4	3,631	0,055	0,706	0,714	0,001
Rhin-Seine							
	Global	30	2,708	0,111	0,563	0,471	0,168
	TRA12	4	2,952	0,008	0,628	0,410	0,353
	TRA42	6	3,030	0,569	0,633	0,602	0,054
	TRA44	3	2,876	0,000	0,618	0,554	0,110
	TRA58	3	2,058	0,046	0,499	0,349	0,306
	TRA59	2	1,932	0,000	0,353	0,145	0,594
	TRA76	5	3,149	0,181	0,636	0,602	0,058
	TRA81	3	2,907	0,041	0,640	0,627	0,028
	TRA90	4	2,758	0,045	0,494	0,482	0,031
Rhône							
	Global	36	3,440	0,310	0,630	0,504	0,225
	TRA12	5	3,807	0,284	0,683	0,632	0,102
	TRA42	5	4,016	0,454	0,718	0,474	0,363
	TRA44	3	2,781	0,000	0,599	0,450	0,272
	TRA58	4	3,367	0,327	0,658	0,250	0,635
	TRA59	3	2,235	0,250	0,454	0,450	0,034
	TRA76	8	4,870	0,831	0,785	0,750	0,070
	TRA81	4	3,259	0,328	0,639	0,579	0,120
	TRA90	4	3,184	0,009	0,509	0,450	0,141

Ann. 3 : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de *T. polycolpus* au sein des populations paysagères : nombre d'allèles échantillonnés (*Na*), richesse allélique (*Ar*), nombre d'allèles privés (*Np*), hétérozygoties attendue (*He*) et observée (*Ho*), coefficient de consanguinité (*Fis*).

(A)

Population	Micriosatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
A							
	Overall	281	6,218	4,431	0,835	0,767	0,082
	Lid8	31	6,744	4,928	0,893	0,837	0,064
	CypG24	51	8,326	6,407	0,956	0,844	0,118
	LC290	16	3,881	1,730	0,722	0,665	0,079
	CypG30	31	6,243	5,166	0,874	0,815	0,068
	LceC1	18	5,868	2,616	0,859	0,801	0,068
	Lid2	23	4,964	4,028	0,749	0,673	0,103
	Lid11	27	4,140	2,329	0,581	0,511	0,122
	CypG03	53	8,016	7,070	0,940	0,891	0,054
	LC27	31	7,778	8,142	0,940	0,869	0,076
B							
	Overall	355	6,853	5,066	0,885	0,768	0,133
	Lid8	34	5,827	4,010	0,833	0,704	0,156
	CypG24	59	8,365	6,446	0,956	0,847	0,116
	LC290	15	4,716	2,565	0,755	0,679	0,102
	CypG30	37	7,138	6,061	0,912	0,722	0,209
	LceC1	19	5,667	2,415	0,838	0,723	0,138
	Lid2	62	8,740	7,804	0,968	0,867	0,105
	Lid11	41	4,140	5,398	0,912	0,783	0,142
	CypG03	45	5,875	4,929	0,838	0,720	0,142
	LC27	43	8,142	5,968	0,950	0,865	0,091

(B)

Sous-population	Microsatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
A.1							
	Global	79	4,821	0,961	0,733	0,707	0,051
	Lid8	11	5,352	1,982	0,797	0,844	-0,042
	CypG24	12	5,385	0,465	0,810	0,781	0,051
	LC290	4	3,417	1,242	0,648	0,438	0,339
	CypG30	12	4,216	0,015	0,703	0,719	-0,007
	LceC1	7	4,416	0,130	0,688	0,719	-0,030
	Lid2	7	3,730	0,605	0,649	0,594	0,101
	Lid11	5	4,889	0,775	0,789	0,742	0,076
	CypG03	12	7,805	2,953	0,924	0,786	0,035
	LC27	9	4,177	0,484	0,590	0,625	-0,044
A.2							
	Global	78	4,744	0,716	0,717	0,685	0,064
	Lid8	9	6,046	0,823	0,857	0,792	0,097
	CypG24	10	5,404	0,839	0,798	0,800	0,018
	LC290	4	3,255	0,001	0,650	0,640	0,035
	CypG30	7	6,728	1,563	0,883	0,826	0,086
	LceC1	8	4,033	0,553	0,678	0,607	0,122
	Lid2	7	3,934	0,286	0,700	0,750	-0,053
	Lid11	10	2,175	0,246	0,237	0,222	0,082
	CypG03	13	5,860	1,719	0,839	0,906	0,082
	LC27	10	5,256	0,415	0,810	0,741	0,104
A.3							
	Global	98	4,756	0,541	0,723	0,716	0,023
	Lid8	9	4,688	0,186	0,783	0,805	-0,016
	CypG24	15	6,772	1,118	0,884	0,756	0,156
	LC290	6	3,157	0,002	0,645	0,683	-0,047
	CypG30	9	5,314	0,359	0,818	0,805	0,028
	LceC1	10	5,609	0,802	0,834	0,795	0,059
	Lid2	9	3,833	2,822	0,687	0,641	0,080
	Lid11	8	1,855	0,052	0,189	0,206	-0,072
	CypG03	17	5,825	2,057	0,820	0,846	-0,020
	LC27	15	5,750	0,090	0,849	0,902	-0,050

A.4

Global	376	4,709	0,616	0,724	0,724	0,017
Lid8	34	5,773	1,011	0,837	0,857	-0,006
CypG24	60	5,923	1,072	0,855	0,786	0,099
LC290	18	2,913	0,001	0,478	0,464	0,046
CypG30	40	3,974	0,211	0,679	0,607	0,124
LceC1	20	4,440	0,328	0,737	0,714	0,048
Lid2	64	5,039	0,719	0,806	0,786	0,043
Lid11	41	4,239	0,603	0,604	0,556	0,098
CypG03	56	5,370	1,463	0,770	0,821	-0,048
LC27	43	4,706	0,139	0,747	0,929	-0,226

A.5

Global	128	5,766	0,659	0,804	0,803	0,015
Lid8	11	6,185	0,910	0,864	0,943	-0,077
CypG24	21	7,954	1,008	0,934	0,842	0,111
LC290	8	3,564	0,014	0,703	0,816	-0,147
CypG30	17	4,978	0,074	0,756	0,763	0,004
LceC1	11	5,608	0,326	0,841	0,821	0,037
Lid2	12	5,028	0,174	0,768	0,667	0,144
Lid11	16	3,668	0,937	0,543	0,579	-0,054
CypG03	20	7,846	2,015	0,928	0,949	-0,009
LC27	12	7,063	0,469	0,901	0,846	0,074

A.6

Global	231	5,463	0,591	0,787	0,826	-0,031
Lid8	16	4,568	0,295	0,744	0,828	-0,095
CypG24	43	6,236	0,701	0,833	0,852	-0,004
LC290	10	3,689	0,196	0,660	0,667	0,008
CypG30	22	5,785	0,180	0,839	0,963	-0,129
LceC1	19	5,725	0,410	0,829	0,815	0,036
Lid2	49	4,761	0,335	0,768	0,926	-0,187
Lid11	23	3,873	0,322	0,600	0,640	-0,046
CypG03	14	7,327	2,435	0,907	0,889	0,039
LC27	35	7,203	0,440	0,902	0,852	0,074

B.1

Global	93	6,175	1,482	0,838	0,800	0,049
Lid8	13	4,178	0,319	0,662	0,681	-0,026
CypG24	10	7,679	1,386	0,928	0,858	0,078
LC290	5	4,291	0,374	0,707	0,669	0,057
CypG30	8	5,781	0,922	0,828	0,789	0,051
LceC1	8	5,810	0,611	0,844	0,798	0,058
Lid2	8	8,507	5,447	0,958	0,905	0,059
Lid11	8	6,525	1,906	0,876	0,838	0,047
CypG03	23	5,008	0,267	0,808	0,758	0,065
LC27	10	7,799	2,103	0,936	0,907	0,033

B.2

Global	172	5,244	0,978	0,791	0,723	0,090
Lid8	11	3,563	0,480	0,654	0,592	0,100
CypG24	27	6,376	1,306	0,875	0,846	0,038
LC290	11	4,282	0,257	0,759	0,663	0,131
CypG30	19	5,660	0,302	0,836	0,660	0,215
LceC1	15	4,365	0,448	0,688	0,615	0,110
Lid2	31	7,649	3,844	0,932	0,912	0,026
Lid11	16	4,104	0,487	0,732	0,642	0,128
CypG03	18	5,498	0,957	0,812	0,779	0,046
LC27	24	5,701	0,723	0,829	0,798	0,042

B.3

Global	210	5,433	0,764	0,801	0,716	0,113
Lid8	26	5,767	0,586	0,855	0,800	0,072
CypG24	38	6,931	0,863	0,901	0,892	0,017
LC290	9	3,634	0,911	0,601	0,615	-0,016
CypG30	21	5,882	1,495	0,852	0,662	0,231
LceC1	13	5,046	0,159	0,816	0,609	0,261
Lid2	37	5,023	0,940	0,781	0,609	0,228
Lid11	33	5,792	0,545	0,849	0,783	0,085
CypG03	11	4,929	1,160	0,691	0,594	0,147
LC27	22	5,894	0,221	0,863	0,884	-0,018

B.4

Global	165	6,554	0,991	0,872	0,782	0,114
Lid8	18	6,031	0,654	0,843	0,809	0,052
CypG24	23	7,539	0,685	0,918	0,809	0,129
LC290	10	5,206	0,811	0,812	0,739	0,101
CypG30	23	7,642	1,281	0,919	0,674	0,277
LceC1	13	5,405	0,337	0,817	0,646	0,219
Lid2	20	7,182	2,174	0,908	0,894	0,026
Lid11	18	6,501	0,777	0,875	0,787	0,111
CypG03	23	6,438	1,224	0,853	0,723	0,162
LC27	17	7,044	0,976	0,903	0,958	-0,051

B.5

Global	93	6,467	1,759	0,864	0,787	0,095
Lid8	9	6,538	1,044	0,877	0,779	0,117
CypG24	19	7,766	2,424	0,932	0,820	0,125
LC290	4	4,104	0,418	0,718	0,709	0,017
CypG30	11	5,382	2,259	0,811	0,726	0,110
LceC1	11	5,707	0,431	0,845	0,821	0,033
Lid2	9	8,021	2,822	0,941	0,925	0,022
Lid11	4	8,580	3,763	0,958	0,831	0,140
CypG03	15	4,684	1,089	0,773	0,673	0,134
LC27	11	7,419	1,582	0,925	0,800	0,140

Ann. 4 : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de *L. leuciscus* au sein des groupes génétiques identifiés avec le logiciel STRUCTURE (**A** : K=2 ; **B** : K=11) : nombre d'allèles échantillonnés (*Na*), richesse allélique (*Ar*), nombre d'allèles privés (*Np*), hétérozygoties attendue (*He*) et observée (*Ho*), coefficient de consanguinité (*Fis*).

(A)

Population	Microsatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
1							
	Global	44	3,384	1,192	0,593	0,448	0,247
	TRA12	8	3,663	0,908	0,651	0,487	0,256
	TRA42	7	4,777	2,751	0,797	0,541	0,325
	TRA44	3	2,891	0,105	0,626	0,376	0,402
	TRA58	6	3,484	1,935	0,601	0,369	0,388
	TRA59	3	2,225	0,320	0,478	0,436	0,091
	TRA76	9	5,252	2,737	0,830	0,667	0,200
	TRA81	4	2,477	0,144	0,437	0,400	0,088
	TRA90	4	2,307	0,637	0,321	0,311	0,035
2							
	Global	37	2,874	0,681	0,584	0,488	0,169
	TRA12	6	3,442	0,687	0,662	0,446	0,331
	TRA42	9	3,373	1,347	0,661	0,618	0,070
	TRA44	3	2,890	0,104	0,631	0,559	0,119
	TRA58	3	2,046	0,497	0,496	0,333	0,332
	TRA59	2	1,920	0,015	0,342	0,185	0,464
	TRA76	6	3,267	0,753	0,636	0,612	0,043
	TRA81	4	2,958	0,625	0,648	0,644	0,012
	TRA90	4	3,093	1,423	0,597	0,510	0,150

(B)

Sous-population	Microsatellite	Na	Ar	Np	He	Ho	Fis
1.A							
	Global	22	2,424	0,241	0,482	0,448	0,092
	TRA12	3	2,204	0,034	0,494	0,458	0,093
	TRA42	3	2,449	0,095	0,378	0,417	-0,082
	TRA44	3	2,952	0,000	0,656	0,500	0,258
	TRA58	3	2,899	0,812	0,612	0,333	0,472
	TRA59	2	1,999	0,000	0,492	0,625	-0,250
	TRA76	4	3,381	0,989	0,650	0,583	0,124
	TRA81	2	1,993	0,000	0,458	0,542	-0,163
	TRA90	2	1,512	0,000	0,117	0,125	-0,045

1.B

Global	35	2,855	0,219	0,490	0,445	0,105
TRA12	6	2,878	0,259	0,444	0,425	0,056
TRA42	5	3,338	0,982	0,603	0,550	0,101
TRA44	3	2,140	0,000	0,283	0,275	0,042
TRA58	5	2,666	0,268	0,562	0,300	0,476
TRA59	3	2,509	0,101	0,465	0,500	-0,062
TRA76	6	4,407	0,132	0,775	0,775	0,013
TRA81	3	2,716	0,010	0,513	0,425	0,185
TRA90	4	2,190	0,000	0,273	0,308	-0,114

1.C

Global	32	2,961	0,305	0,539	0,496	0,095
TRA12	6	3,637	0,519	0,687	0,576	0,177
TRA42	5	4,023	0,911	0,728	0,636	0,141
TRA44	3	2,824	0,000	0,610	0,606	0,021
TRA58	3	2,207	0,000	0,380	0,303	0,218
TRA59	2	1,939	0,000	0,351	0,333	0,066
TRA76	7	4,425	1,012	0,733	0,667	0,105
TRA81	2	1,981	0,000	0,422	0,424	0,011
TRA90	4	2,650	0,000	0,401	0,424	-0,043

1.D

Global	29	3,152	0,341	0,593	0,497	0,202
TRA12	5	3,981	0,585	0,675	0,692	0,014
TRA42	2	1,878	0,000	0,260	0,154	0,442
TRA44	3	2,973	0,000	0,653	0,583	0,149
TRA58	5	4,091	1,069	0,734	0,692	0,096
TRA59	3	2,819	0,358	0,594	0,500	0,200
TRA76	4	3,474	0,301	0,627	0,462	0,301
TRA81	3	2,381	0,385	0,500	0,308	0,418
TRA90	4	3,618	0,034	0,698	0,583	0,206

2.A

Global	27	2,420	0,038	0,458	0,465	-0,005
TRA12	4	2,494	0,000	0,419	0,396	0,063
TRA42	6	3,080	0,218	0,617	0,547	0,122
TRA44	3	2,859	0,000	0,605	0,566	0,074
TRA58	3	2,082	0,006	0,461	0,509	-0,096
TRA59	1	0,000	0,000	0,000	0,000	NA
TRA76	3	2,503	0,000	0,540	0,604	-0,109
TRA81	3	2,919	0,077	0,647	0,679	-0,041
TRA90	4	2,426	0,000	0,374	0,415	-0,099

2.B

Global	18	2,095	0,021	0,439	0,455	-0,015
TRA12	2	1,999	0,000	0,493	0,400	0,208
TRA42	3	2,811	0,154	0,557	0,640	-0,129
TRA44	3	2,494	0,000	0,553	0,520	0,080
TRA58	1	0,000	0,000	0,000	0,000	NA
TRA59	2	1,966	0,000	0,385	0,440	-0,123
TRA76	2	1,999	0,013	0,493	0,560	-0,116
TRA81	2	1,999	0,000	0,497	0,520	-0,026
TRA90	3	2,492	0,000	0,538	0,560	-0,020

Ann. 5 : Statistiques descriptives concernant la diversité génétique de *T. polycopus* au sein des groupes génétiques identifiés avec le logiciel STRUCTURE (**A** : K=2 ; **B** : K=6) : nombre d'allèles échantillonnés (*Na*), richesse allélique (*Ar*), nombre d'allèles privés (*Np*), hétérozygoties attendue (*He*) et observée (*Ho*), coefficient de consanguinité (*Fis*).

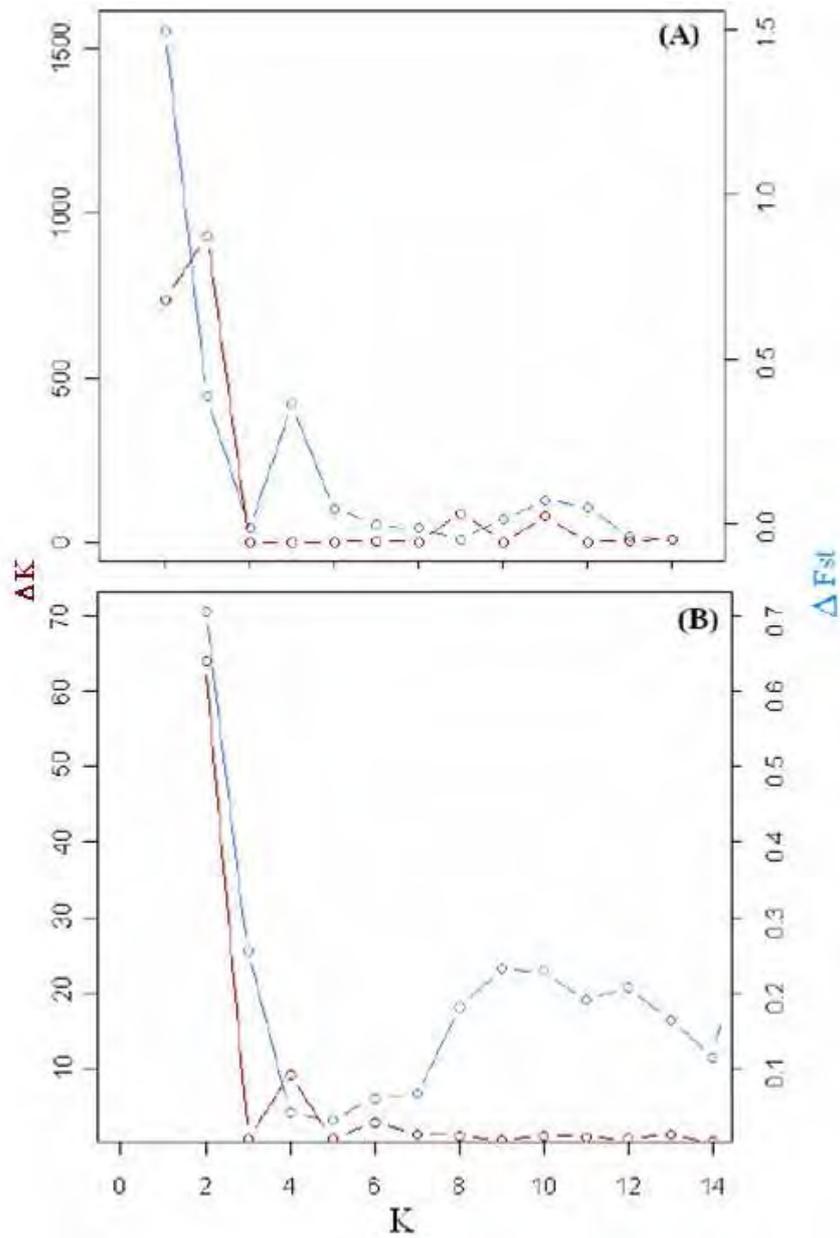
(A)

Microsatellite	Groupe génétique										
	A.1	A.2	A.3	A.4	A.5	A.6	B.1	B.2	B.3	B.4	B.5
Lid8	0,421	0,166	0,677	0,417	0,921	0,897	0,319	0,041	0,103	0,000	0,000
CypG24	0,294	0,304	0,029	0,260	0,000	0,066	0,008	0,013	0,203	0,002	0,000
LC290	0,000	0,337	0,636	0,431	0,943	0,635	0,022	0,002	0,700	0,082	0,613
CypG30	0,268	0,133	0,530	0,331	0,811	0,988	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000
LceC1	0,535	0,019	0,132	0,415	0,090	0,523	0,002	0,052	0,001	0,004	0,044
Lid2	0,012	0,698	0,223	0,480	0,241	0,972	0,000	0,033	0,001	0,370	0,011
Lid11	0,177	0,359	1,000	0,406	0,862	0,615	0,146	0,060	0,155	0,232	0,000
CypG03	0,001	0,320	0,175	0,912	0,275	0,116	0,075	0,256	0,000	0,000	0,000
LC27	0,294	0,068	0,826	1,000	0,136	0,263	0,009	0,373	0,542	0,809	0,001

(B)

Microsatellite	Groupe génétique					
	1.A	1.B	1.C	1.D	2.A	2.B
TRA12	0,408	0,015	0,143	0,650	0,434	0,256
TRA42	0,769	0,174	0,020	0,239	0,198	0,859
TRA44	0,060	0,440	0,215	0,289	0,178	0,421
TRA58	0,003	0,000	0,136	0,313	0,826	NA
TRA59	0,950	0,260	0,521	0,322	NA	0,881
TRA76	0,148	0,632	0,218	0,096	0,832	0,836
TRA81	0,901	0,106	0,627	0,087	0,613	0,704
TRA90	1,000	1,000	0,733	0,228	0,774	0,638

Ann. 6 : *p-values* issues du test de déficit en hétérozygotes au sein des sous-populations identifiées avec le logiciel STRUCTURE pour *L. leuciscus* (A) et *T. polycopus* (B).



Ann. 7 : Courbes représentant les statistiques ΔK et ΔFst pour les différentes valeurs de K : *L. leuciscus* (A) et *T. polycolpus* (B).

