



HAL
open science

Étude de la variabilité génétique de populations sauvages et captives de la perche eurasienne *Perca fluviatilis*, espèce en cours de domestication

Sana Ben Khadher

► **To cite this version:**

Sana Ben Khadher. Étude de la variabilité génétique de populations sauvages et captives de la perche eurasienne *Perca fluviatilis*, espèce en cours de domestication. Sciences agricoles. Université de Lorraine, 2015. Français. NNT : 2015LORR0197 . tel-01754452

HAL Id: tel-01754452

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01754452>

Submitted on 1 Oct 2020

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

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



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Université de Lorraine
Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits
Environnement (RP2E)
Unité de Recherche Animal Fonctionnalités des Produits Animaux (UR AFPA)

THESE

Présentée à l'Université de Lorraine pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Lorraine

Discipline : Sciences Agronomiques

Présentée et soutenue publiquement par

Sana Ben Khadher

Le 29/09/2015

**Etude de la variabilité génétique de populations sauvages et captives
de la perche eurasienne *Perca fluviatilis*, espèce en cours de
domestication**

Composition du jury

Président du jury	Jean-François Agnès	Directeur de recherche, IRD, ISEM, Montpellier
Rapporteur	Béatrice Chatain	Cadre de recherche C3, IFREMER Palavas-Les-Flots
	Guillaume Evanno	Chargé de recherche, INRA UMR ESE, Rennes
Examineur	Charles Mélard	Professeur, CEFRA, Université de Liège, Belgique
Directeur de thèse	Pascal Fontaine	Professeur, Université de Lorraine, Nancy
Co-directeur de thèse	Fabrice Teletchea	Maître de conférences, Université de Lorraine, Nancy

Remerciements

En premier lieu, je souhaite remercier profondément mon directeur de thèse, M. **Pascal Fontaine**, Professeur des Universités et directeur de l'équipe domestication en aquaculture continentale, pour m'avoir accueillie au sein de son équipe. Je lui suis très reconnaissante pour le temps conséquent qu'il m'a accordé, ses qualités pédagogiques et scientifiques, sa franchise, sa sympathie et pour le soutien scientifique et moral qu'il m'a apporté tout au long de cette thèse. Son énergie et sa confiance ont été des éléments moteurs pour moi.

J'adresse de chaleureux remerciements à mon co-encadrant de thèse, M. **Fabrice Teletchea**, Maître de conférences à l'université de Lorraine, pour son attention de tout instant sur mes travaux, pour ses nombreuses suggestions, ses conseils avisés et son écoute qui ont été prépondérants pour la bonne réussite de cette thèse. Son œil critique m'a été très précieux pour structurer ce travail, pour améliorer la qualité des différentes sections. Nos échanges m'ont permis d'acquérir une culture scientifique au-delà de mon sujet de recherche et m'ont fourni l'occasion d'améliorer ma façon d'exposer. J'ai pris un grand plaisir à travailler avec lui.

Je tiens à remercier les membres du jury pour avoir consacré de leur temps à l'évaluation de ce manuscrit. Je voudrais remercier Mme **Béatrice Chatain**, cadre de recherche C3 à l'IFREMER Palavas-Les-Flots, et M. **Guillaume Evanno**, chargé de recherche à l'UMR ESE à Rennes, qui m'ont fait l'honneur d'être les rapporteurs de ma thèse et pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail.

J'associe à ces remerciements M. **Charles Mélard**, Professeur des Universités de Liège pour avoir accepté d'examiner mon travail et être membre de mon jury.

J'adresse aussi des remerciements très particuliers à M. **Jean-François Agnèse**, directeur de recherche à l'IRD et directeur adjoint de l'ISEM, qui m'a beaucoup aidé pendant mes stages à l'ISEM de Montpellier. Outre son appui scientifique, il a toujours été disponible pour me soutenir et me conseiller au cours de l'élaboration de mes articles. Nos échanges par mail ou

par téléphone m'ont été d'une très grande utilité. J'ai beaucoup appris à ses côtés et je lui adresse ma gratitude pour tout cela.

Tout le travail présenté dans ce manuscrit n'aurait pas été possible sans l'appui du *ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique de la Tunisie* qui m'a accordé une bourse de recherche pour mon master en Belgique puis pour ma thèse durant trois années.

Je suis reconnaissante envers *Sylvain Milla* pour ses relectures enrichissantes et ses conseils pertinents pour améliorer mes capacités de rédaction ainsi qu'*Alain Pasquet* pour ses conseils qui m'ont beaucoup aidé et ses enrichissantes conversations.

Je voulais aussi exprimer toute ma gratitude à toute l'équipe de l'ISEM, plus particulièrement *Frédérique Cerqueira* et *Erick Desmarais*, qui m'ont accueillie pour une période totale de six mois. Un grand merci pour Frédérique de m'avoir toujours privilégié pour le passage des plaques au séquenceur, et pour les conversations sympathiques.

Je n'oublierai pas les aides permanentes reçues du personnel administratif : *Patricia Erndt* et *Catherine Larrière* pour leur gentillesse. Et comment oublier notre sympathique et agréable secrétaire de l'école doctorale *Christine Fivet* !

Bien sûr, atteindre ces objectifs n'aurait pas été possible sans l'aide des pêcheurs français et suisses, je cite *Michael Dumaz, David Bened, Daniel Champier, Jean-Jacques Beausire, André Gay, Frédéric Clerc, Claude Delley, Didier Magnin* et *François Schmid*, je n'oublierai jamais leur accueil chaleureux et leur curiosité pour comprendre ce qui se passe dans les lacs Léman et Neuchâtel. Leur gratitude fût l'un des moments les plus joyeux de ma thèse. Un grand merci aussi pour les perculteurs pour m'avoir fourni des échantillons de poissons.

Je pense également aux doctorants et collègues de bureau avec qui j'ai partagé des moments inoubliables de ma vie, des discussions intéressantes ainsi que les repas de midi : *Maud, Tatiana, Imen, Amine, Jennifer, Brian, Evelyne* et *Juliette*. Une pensée toute particulière à ma copine *Emilie* avec qui j'ai eu beaucoup de complicité et d'entente, "Gwen" je ne t'oublierai jamais !! Merci *Didier* pour tes conseils et tes relectures d'anglais. Mes sincères gratitude à tous les collègues de l'équipe, plus particulièrement : *Marielle, Bérénice,*

Dominique, Damien, Daniel, Yannick, Alain et *Joëlle*, pour leurs conseils et bonne humeur. Je ne peux pas oublier mon unique stagiaire, *Marc*. Je te remercie pour ton assiduité et gentillesse.

Mes remerciements vont aussi à mon père *Khemaies* et ma mère *Samira*, qui m'ont encouragé depuis mes premiers pas et m'ont permis de ne jamais dévier de mon objectif final. Je les remercie pour le soutien moral mais aussi financier qu'ils m'ont apporté. Sans votre amour et votre force que vous me transmettez, je n'aurai jamais réussi ma vie !! Merci également à mon frère, mes sœurs, mes belles-sœurs, ma nièce, mon neveu, mes beaux-parents, mes cousines, et mes amis pour m'avoir toujours remonté le moral. Je voudrais également remercier mon oncle *Salem* et ma tante *Nicole* de m'avoir accueillie chez eux pendant mon Master et de m'avoir encouragé à poursuivre ma thèse à Nancy.

Enfin, je remercie mon cher époux, *Haykel*, et à qui je dédie cette thèse pour son soutien quotidien indéfectible même dans les périodes angoissantes et fréquentes de doutes et son enthousiasme contagieux à l'égard de mes travaux comme de la vie en général, pour sa présence à Nancy malgré ses engagements d'enseignant en Tunisie. Je te remercie d'être professionnel et franc dans tes commentaires et d'être aimant et tendre dans les moments de faiblesse et de doute. Merci pour ton affection et ton réconfort sans limite.

Table des matières

<i>Remerciements</i>	2
<i>Résumé</i>	8
<i>Abstract</i>	9
<i>Liste des figures</i>	10
<i>Liste des tableaux</i>	12
<i>Glossaire</i>	13
<i>Introduction</i>	14
<i>Contexte scientifique</i>	16
<i>Partie I : La Domestication</i>	17
I. Définitions	18
1. Qu'est-ce que la domestication ?.....	18
2. Qu'est-ce qu'un animal domestique ?.....	21
3. Processus génétiques de la domestication.....	22
II. La domestication d'animaux terrestres	24
1. Historique.....	24
2. Effets de la domestication sur les animaux terrestres.....	25
III. La domestication des animaux aquatiques	27
1. Historique.....	27
2. Effets de la domestication sur les animaux aquatiques.....	31
<i>Partie II : Domestication et variabilité génétique chez les poissons</i>	33
I. Lien entre niveau de domestication et variabilité génétique	34
II. Niveau 0	34
III. Niveau 1	35
IV. Niveau 2	36
V. Niveau 3	36
VI. Niveau 4	39
VII. Niveau 5	42
VIII. Conclusions générales	45

<i>Partie III : La perche eurasienne <i>Perca fluviatilis</i></i>	48
I. Biologie de la perche	49
II. Importance économique : pêche et aquaculture	51
III. Phylogéographie de la perche	53
IV. Structure génétique de la perche eurasienne à petite échelle.....	56
<i>Problématique</i>	63
<i>Matériels et Méthodes</i>	64
I. Description des hydrosystèmes naturels étudiés et des sites d'échantillonnage	65
1. Le Lac Léman	65
2. Le Lac Neuchâtel	67
3. Choix des sites d'échantillonnage.....	68
2.1. La nature des rives et du fond	68
2.2. La bathymétrie	69
2.3. La morphométrie.....	69
2.4. Les sites d'échantillonnage	69
3. Campagnes d'échantillonnage.....	71
4. Echantillonnage en milieu captif.....	71
4.1. Ferme (X)	71
4.2. Ferme (Y) :	72
II. Analyses moléculaires	73
1. Préparation des échantillons	73
2. Extraction.....	73
3. Choix des marqueurs moléculaires et amplification	74
4. Génotypage des microsatellites	76
III. Paramètres étudiés et analyses statistiques	76
1. Etude de la diversité génétique.....	76
2. Approches statistiques	78
3. Logiciels utilisés	78
<i>Résultats</i>	80
<i>Partie I</i>	81

<i>Partie II</i>	90
<i>Partie III</i>	127
<i>Partie IV</i>	153
<i>Discussion générale et conclusion</i>	198
<i>Références bibliographiques</i>	212
<i>Liste des publications et communications</i>	225

Résumé

La diversification de la production, par la domestication de nouvelles espèces de poissons, constitue l'une des solutions pour une aquaculture durable. Dans ce contexte, l'élevage de la perche Eurasiennne, *Perca fluviatilis*, s'est bien développé ces dernières années permettant aujourd'hui une production assez stable. Le progrès de la filière requiert la mise en œuvre de programmes de sélection génétique pour améliorer, entre-autres, la croissance, la reproduction et la résistance aux maladies. Pour ce faire, la caractérisation génétique des stocks de poisson actuellement en élevage est un pré-requis indispensable afin d'évaluer si la variabilité génétique est suffisante.

Au cours de ce travail, nous avons analysé la variabilité génétique entre les populations sauvages de deux lacs alpins (lacs Léman et Neuchâtel) dont les populations sont utilisées comme fondatrices par les perculculteurs et les stocks de deux fermes d'élevage. Nous avons trouvé une seule population panmictique dans le lac Léman, alors que deux sous-populations ont été identifiées dans le lac Neuchâtel et dont la variabilité génétique est plus forte. Par contre, ces populations sauvages ne sont pas représentées dans les stocks d'élevage bien qu'elles étaient utilisées pour fonder les stocks de géniteurs. De plus, la variabilité génétique est plus forte dans les populations captives. Entre les géniteurs et leurs descendances, la diversité génétique n'a pas diminué malgré une faible augmentation de la consanguinité.

Ce travail permettra aux perculculteurs de mettre en place une réelle gestion génétique de leurs cheptels et par la suite de développer des programmes de sélection.

Abstract

The diversification of production, by the domestication of new fish species, is one of the possible solutions for sustainable aquaculture. In this context, the farming of the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, has developed well in recent years allowing today a stable and increasing production. The progress of the sector requires, among others, the establishment of breeding programs to improve, growth, reproduction and disease resistance. For this, the genetic characterization of currently farmed fish stocks is an essential prerequisite to assess whether genetic variation is sufficient.

In this work, we analyzed the genetic variability among wild populations of two alpine lakes (lakes Geneva and Neuchâtel) whose populations are used by fish farmers to establish their stocks. We found one panmictic population in Lake Geneva, while two sub-populations were identified in Lake Neuchâtel, whose genetic variability is higher. However, those wild populations are not found in captive stocks. In addition, the genetic variability is higher in captive populations. Between parents and their offspring, the genetic diversity has not decreased despite a small increase in inbreeding.

Thus, this work will allow fish farmers to set up a real genetic management of their stocks and subsequently to develop breeding programs. Moreover, it provides a better understanding of the possible links between the process of domestication and the evolution of genetic variability.

Liste des figures

Figure 1 : Comparaison entre des espèces sauvages domestiquées (à gauche) et des espèces proches jamais domestiquées (à droite) en lien avec des verrous biologiques qui ont pu faire échouer la domestication (Diamond, 2002).

Figure 2 : Centres anciens de domestication (9 foyers) en couleur orange et zones agricoles modernes les plus productives en couleur jaune (Diamond, 2002).

Figure 3 : Evolution du pourcentage d'espèces terrestres et marines "domestiques" au cours du temps (Duarte et al., 2007). Voir chapitre III.1

Figure 4 : Processus génétiques intervenant au cours du processus de domestication en fonction des cinq niveaux de domestication (Mignon-Grasteau et al., 2005 ; Groeneveld et al., 2010; Zeder, 2012 ; Teletchea & Fontaine, 2014).

Figure 5 : Répartition native et invasive de la perche eurasiennne (*Perca fluviatilis*) (en vert) dans le monde (Stepien et al., in press).

Figure 6 : Evolution des volumes de capture (tonnes) de perche eurasiennne (*Perca fluviatilis*) par la pêche selon les données de la FAO (2014).

Figure 7 : Evolution des volumes de perche eurasiennne (*Perca fluviatilis*) issus de l'aquaculture selon les données de la FAO (2014).

Figure 8 : Distribution des haplotypes de la perche eurasiennne *Perca fluviatilis* (Nesbo et al., 1999). Les numéros correspondent aux populations étudiées, celle de la Sibérie n'est pas représentée. Les différentes couleurs correspondent aux différents haplotypes. Les régions blanches indiquent les zones d'extension de la glace durant les dernières glaciations.

Figure 9 : Zones potentielles de refuge durant les périodes de glaciation et voies de colonisation possible (? indique que la zone de refuge n'est pas connue) (Nesbo et al., 1999).

Figure 10 : Localisation des sites d'étude définis au niveau des lac Constance, lac de Zurich et lac du Walensee pour l'étude de Gerlach et al. (2001) (Le Lac Grosser Vätersee en Allemagne n'est pas représenté).

Figure 11 : Localisation des neuf sites d'étude au niveau du lac Erken (Bergek & Bjorklund, 2007).

Figure 12 : Localisation des sites d'étude (points rouges) au niveau du littoral suédois de la mer Baltique analysés par Olsson et al. (2011). Les bars et leurs épaisseurs indiquent les différentes barrières de structuration génétique.

Figure 13 : Courants de surface moyens durant le mois d'octobre 2005, avec une grande gire tournant dans le sens antihoraire dans le Grand-Lac (Le Thi et al., 2012).

Figure 14 : Systèmes hydrographiques reliés aux lac Léman et lac Neuchâtel.

Figure 15 : Répartition des 11 stations d'échantillonnage sur le lac Léman et le lac Neuchâtel.

Figure 16 : Nombres, références et affiliations des différents stocks de perches échantillonnés dans les fermes percolées « X » et « Y ». B : géniteurs ; F1 : descendance de première génération.

Figure 17 : Illustration des pics d'allèles de trois microsattellites en multiplex avec le logiciel GENEMAPPER.

Figure 18 : Classification des structures génétiques des poissons selon trois types de classement ou de combinaison (Laikre et al., 2005).

Figure 19 : La dispersion sous l'effet du mécanisme de l'isolation par le temps de reproduction (IBT) pour les organismes sexués. Chaque ligne horizontale représente une génération. Les lignes verticales représentent la relation entre la valeur d'un trait phénotypique particulier pour un temps de reproduction donné et la moyenne des temps de reproduction des individus manifestant ce trait. Les courbes correspondantes représentent la dispersion de la descendance depuis ce temps de reproduction sous d'éventuels effets environnementaux. Les lignes verticales interrompues représentent la relation entre la valeur moyenne d'un trait phénotypique résultant d'un accouplement de deux individus appartenant à deux groupes différents (a et b) et leur descendance (Hendry & Day, 2005).

Figure 20 : Schéma des processus génétiques intervenant au cours du processus de domestication en fonction des cinq niveaux de domestication et les différents flux d'introgession et d'hybridation possibles. Les flèches en vert présentent les introgressions possibles pour les niveaux 1, 2 et 3. Les flèches en bleu présentent les introgressions possibles pour les niveaux 4 et 5. Les flèches interrompues en bleu représentent les échanges entre les lignées domestiquées.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Niveaux de domestication des poissons, leurs caractéristiques et le nombre d'espèces (Teletchea & Fontaine, 2014).

Tableau 2 : Principales caractéristiques des douze études analysant la variabilité génétique de populations de perche eurasienne à l'aide de microsatellites.

Tableau 3 : Caractéristiques des deux sous lacs du Lac Léman (CIPEL, 2012).

Tableau 4 : Caractéristiques du lac Léman et Lac Neuchâtel.

Tableau 5 : Différents sites d'échantillonnage et leurs caractéristiques.

Tableau 6 : Marqueurs microsatellites utilisés et nombre d'individus analysés par site lors de précédentes études de la variabilité génétique de populations de perche eurasienne.

Tableau 7 : Caractéristiques des multiplex, séquences des amorces des microsatellites, marquages fluorescents correspondant, température d'hybridation (T_a) et numéro dans la banque de gènes.

Tableau 8 : Logiciels utilisés pour les analyses génétiques de ce travail.

Glossaire

- **Consanguinité** : conséquence de croisement entre individus apparentés.
- **Dérive génétique** : évolution aléatoire des fréquences alléliques, d'une génération à une autre, indépendamment des mutations, des migrations et de la sélection naturelle.
- **Effets fondateurs** : fluctuation des fréquences alléliques créée par la migration d'un nombre restreint d'individus d'une population mère pour fonder une nouvelle population.
- **Fitness** : succès reproducteur et valeur adaptative d'un individu d'un certain génotype.
- **Haplotype** : ensemble d'allèles situés côte à côte sur un chromosome et transmis à la génération suivante.
- **Introgression** : transfert de gène d'une espèce à une autre interféconde ou entre deux populations différentes de la même espèce.
- **Migration (flux génétique)** : échange d'individus, et donc de gènes, entre populations qui entraînera des changements des fréquences alléliques de la population réceptrice.
- **Mutations** : toute modification du matériel génétique, par le biais de mutations ponctuelles (substitutions), d'insertions, de délétions, ou de réarrangements de segments chromosomiques.
- **Panmictique** : une population où les individus s'apparient au hasard.
- **Population** : un ensemble d'êtres vivants qui s'unissent et échangent du matériel génétique et donc qui possèdent un patrimoine génétique commun.

Introduction

« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. » **Charles Darwin**

D'une manière générale, le statut des populations animales est établi en fonction de leur capacité de survie vis-à-vis des changements qu'elles subissent. En milieu naturel, les poissons doivent s'adapter aux changements climatiques, à la pollution des eaux, à l'invasion d'autres espèces dans leur milieu, etc. Face à ces diverses pressions, les poissons développent de nouveaux caractères morphologiques et physiologiques, changent de comportements ou migrent vers d'autres milieux plus propices. En milieu captif, les poissons doivent aussi s'adapter aux changements de leur environnement et à l'action de l'homme. Le génome des espèces porte la trace de tout changement et peut traduire l'histoire de vie des animaux. Certaines espèces terrestres domestiques ont perdu leurs ancêtres sauvages ainsi que les diverses formes intermédiaires aboutissant aux formes actuelles. C'est la domestication exercée par l'homme qui est responsable de l'évolution de ces espèces. Comparée à celle des animaux terrestres, la domestication des animaux aquatiques est une activité récente qui s'appuie toujours sur des populations sauvages. Cette situation permet d'étudier les effets du processus de domestication, notamment lors de ses premières étapes. Dans cette thèse, nous avons choisi comme modèle d'étude la perche eurasienne *Perca fluviatilis*.

En lien avec les premiers essais d'élevage à destination des marchés de la consommation, la perche eurasienne est engagée dans un processus de domestication depuis une trentaine d'années. L'ensemble du cycle de vie de la perche est maintenant maîtrisé en captivité avec ou sans l'ajout d'individus sauvages selon les stratégies de développement des fermes percicoles. Le marché de cette espèce étant un marché de niche (pays du pourtour alpin), les zones ou écosystèmes aquatiques utilisés pour constituer les premières populations fondatrices des élevages sont relativement bien identifiés (lacs alpins). Aussi, ce contexte semble particulièrement adapté pour étudier les effets du processus de domestication sur l'évolution de la variabilité génétique des populations en cours de domestication. Une telle étude permettra également de jeter les bases génétiques pour la mise en œuvre de futurs programmes d'amélioration génétique pour optimiser les futures performances d'élevage.

Aussi, ma thèse a comporté deux volets:

Le premier volet s'est focalisé sur l'étude de la structure génétique des populations sauvages de perche de deux lacs : le lac Léman et le lac Neuchâtel. En se basant sur la biologie de la perche qui migre pour se reproduire (Thorpe, 1977), nous avons décidé d'étudier la structure spatio-temporelle dans ces deux lacs. L'échantillonnage a donc concerné quatre campagnes différentes, en considérant notamment deux saisons de ponte successives.

Le deuxième volet a consisté à évaluer la variabilité génétique des populations captives de perche, présents dans deux fermes percicoles (SARL Lucas perches et Asialor, Moselle, France).

Ce travail permet, d'une part, de dessiner la structure génétique des populations sauvages et leurs caractéristiques pour une meilleure gestion et exploitation des stocks par les pêcheurs professionnels et d'autre part, de caractériser le pool génétique existant au niveau des fermes d'élevage de perche, pré-requis nécessaire à la mise en place de futurs programmes de sélection.

Contexte scientifique

Partie I : *La Domestication*

I. Définitions

La domestication est un processus très ancien qui a pris naissance avec la volonté de l'être humain de maintenir des animaux (et/ou des plantes) en captivité. Pourtant, définir ce qu'est la domestication et un animal domestique est encore aujourd'hui un sujet de débat et de confusion. Quels sont les mécanismes qui caractérisent ce processus? Quand un animal captif est-il considéré comme domestiqué?

1. Qu'est-ce que la domestication ?

La domestication a débuté lorsque l'Homme a commencé à changer et manipuler l'environnement des animaux et à contrôler leurs modes de vie en captivité et ceci pour différents objectifs : production animale, compagnie, protection.... Quittant leur milieu sauvage, les animaux ont été forcés de s'adapter à leur nouveau milieu captif, de subir des changements environnementaux et de se soumettre à l'action modificatrice de l'Homme, tout au long de générations successives (Price, 1984 ; Lickliter & Ness, 1990). Gautier (1990) a défini la domestication comme un processus micro-évolutif et une forme de contrôle des animaux les forçant à vivre et à se reproduire en captivité. Au cours de cette adaptation progressive, les animaux acquièrent des traits dits « domestiques » (Gautier, 1990). Ces changements, incluant notamment des modifications phénotypiques et génétiques, ne sont pas temporaires et liés à des circonstances précises, mais sont permanents et transmis aux générations suivantes par un contrôle continu de la reproduction (Bilio, 2007a ; Driscoll et al., 2009).

Au début du processus de domestication, le « choix » des caractères transmis au fil des générations captives est souvent involontaire d'où le terme de phase de « domestication non intentionnelle » définie par Dunham et al. (2001). La domestication « intentionnelle ou réelle » se traduit par un élevage sélectif des animaux (Dunham et al., 2001 ; Bilio, 2007a). La production en captivité de plusieurs générations exige donc un contrôle continu de la reproduction et, selon Bilio (2007a), l'apport d'individus sauvages ne doit avoir lieu que dans le cas extrême d'une forte consanguinité. Une fois le cycle de vie maîtrisé, la sélection volontaire des critères désirés peut être appliquée pour produire différentes souches ou races. Parfois l'Homme réussit à apprivoiser un animal, mais ne réussit pas à le domestiquer (le tigre, le gorille, l'ours polaire). Par conséquent, il ne faut pas confondre « apprivoisement » et « domestication » lesquels sont deux notions différentes (Price, 1999 ; Bilio, 2007a ; Driscoll

et al., 2009). Selon Diamond (2002), six points de blocage peuvent empêcher ou freiner le processus de domestication des mammifères terrestres : l'approvisionnement en nourriture (e.g. les fourmiliers), la faible croissance, la durée des périodes de gestation (e.g. les éléphants et les gorilles) et la mauvaise disposition à la reproduction en captivité (e.g. les pandas et les guépards), l'absence de hiérarchie avec un meneur (e.g. le mouflon canadien et les antilopes), les comportements belliqueux (e.g. le grizzly et les rhinocéros) et la tendance à paniquer en captivité (e.g. les gazelles et les cerfs mais pas les rennes) (figure 1).

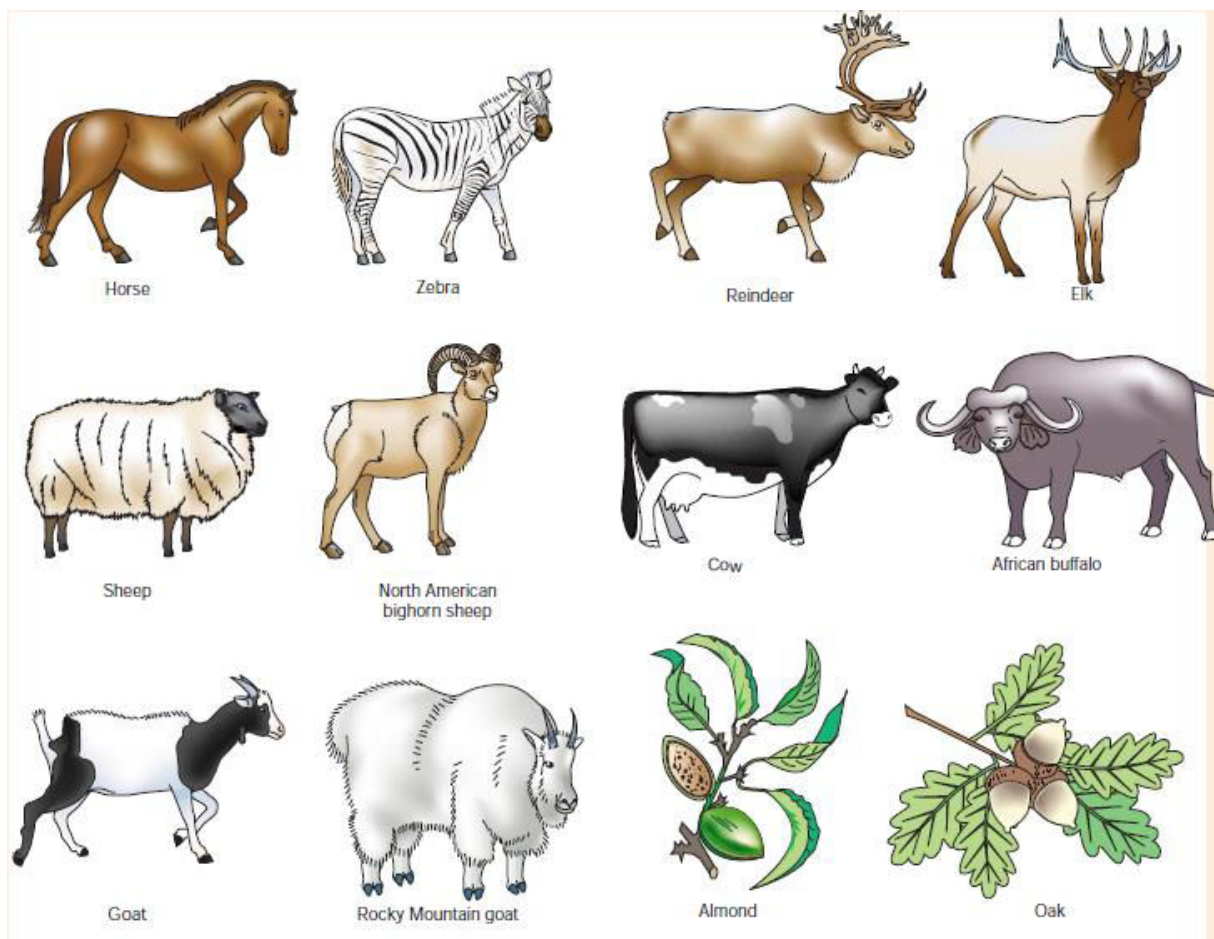


Figure 1 : Comparaison entre des espèces sauvages domestiquées (à gauche) et des espèces proches jamais domestiquées (à droite) en lien avec des verrous biologiques qui ont pu faire échouer la domestication (Diamond, 2002).

La notion de domestication est aussi spatiale et des « centres ou foyers de domestication » ont été mis en évidence pour plusieurs espèces (figure 2).

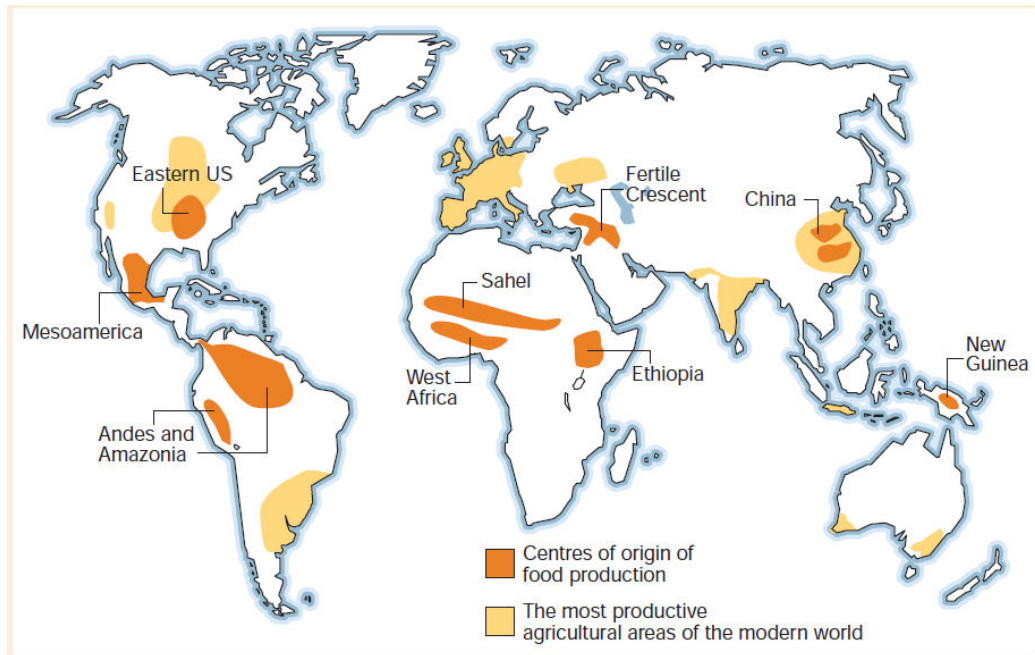


Figure 2 : Centres anciens de domestication (9 foyers) en couleur orange et zones agricoles modernes les plus productives en couleur jaune (Diamond, 2002).

Depuis un ou plusieurs foyers, la domestication d'une espèce débute puis se propage spatialement et parfois plusieurs populations domestiquées indépendamment d'une même espèce se chevauchent (Diamond, 2002 ; Mignon-Grasteau et al., 2005 ; Larson et al., 2014). Par conséquent, au cours de l'histoire d'un animal donné, qu'il soit aujourd'hui domestiqué ou non, des individus sauvages et domestiques ont pu coexister pendant très longtemps (Digard, 2003). Cette sympatrie entre les populations domestiques et leurs ancêtres sauvages a généralement entraîné des flux génétiques domestiqués / sauvages (Driscoll et al., 2009) et a joué un grand rôle dans l'évolution des espèces domestiques (Larson & Burger, 2013). En fait, lorsque l'Homme se déplaçait, il était très souvent accompagné d'animaux qu'il avait domestiqués et qui se trouvaient alors en contact avec d'autres formes sauvages ou domestiques de l'espèce concernée. Le plus souvent, ces animaux domestiqués partageaient des ancêtres communs avec les populations sauvages co-existantes ; ils pouvaient se reproduire entre-eux et donnaient des descendance fertiles lesquelles se présentent sous deux aspects. D'une part, les hybridations répétitives entre une population domestiquée et une population sauvage plus large, produisaient des descendance domestiquées génétiquement

plus divergentes que leur propre population domestiquée d'origine (Currat et al., 2008 ; Larson & Burger, 2013). D'autre part, les introgressions génétiques populations domestiquées « migrantes ou introduites » et populations sauvages « indigènes » ont fait que les lignées domestiques ont remplacé les populations sauvages indigènes pour certaines espèces comme dans le cas du porc (*Sus domesticus*) à l'Est de l'Asie (Larson & Burger, 2013). Ces phénomènes de « brassage » et d'« introgression » génétiques sont des processus à part entière, mais souvent mal interprétés et perçus à tort comme de la « domestication » (Larson & Burger, 2013 ; Larson et al., 2014). Par exemple, le porc n'a jamais été domestiqué en Europe alors que les formes domestiques actuelles partagent d'importantes composantes génétiques avec les populations sauvages indigènes (sanglier *Sus scrofa*) suites aux multiples introgressions et brassages entre les deux formes (Larson & Burger, 2013).

En conclusion, la domestication est un processus plus complexe qu'il n'y paraît. En plus du processus « originel » préalablement défini, on ne peut pas négliger le rôle du brassage et de l'introgression génétique ; mais aussi d'autres phénomènes qui ont fortement influencé l'histoire évolutive des animaux, tels que la dérive génétique, le flux génétique et les migrations (Larson & Burger, 2013 ; Larson et al., 2014).

2. Qu'est-ce qu'un animal domestique ?

Un animal domestique peut être défini comme un animal ayant un intérêt socio-économique mis en captivité par l'Homme avec un contrôle total de sa reproduction, de son organisation sociale et de son alimentation d'où sa divergence vis-à-vis de ces ancêtres sauvages (Clutton-Brock, 1999 ; Diamond, 2002). Ce contrôle continu a pour objectif la modification progressive des caractéristiques comportementales, physiologiques et morphologiques des animaux selon les besoins humains. Ainsi Balon (2004) a-t-il défini cinq critères qui caractérisent un animal « réellement » domestiqué : c'est un organisme qui (1) présente un intérêt spécifique, (2) dont l'élevage est contrôlé par l'Homme, (3) dont le comportement diffère de celui de ces ancêtres sauvages, (4) qui présente des variations morphologiques et physiologiques jamais observées chez ses congénères sauvages et (5) dont certains individus ne survivraient plus sans la protection humaine. En conclusion, selon ces critères et la définition même de la domestication, toutes les espèces animales élevées ne sont pas domestiquées. Par ailleurs, l'action de domestication n'implique pas forcément l'ensemble de tous les individus d'une espèce donnée, mais plutôt un groupe d'animaux

restreint (Digard, 2003; Denis, 2004). Par conséquent, parler d'espèces domestiques n'est pas exact ; il faudrait plus logiquement parler d'animaux domestiques.

Certaines espèces présentent de meilleures aptitudes que d'autres à supporter la captivité et l'intervention humaine, surtout en ce qui concerne la reproduction et l'alimentation (Denis, 2004 ; Driscoll et al., 2009). Par exemple, l'éléphant présente un comportement qualifié de « domestique » alors que sa reproduction n'a jamais été contrôlée par l'être humain. A l'inverse, la reproduction du tigre, du gorille et de l'ours polaire a été contrôlée, mais l'Homme n'a jamais réussi à domestiquer ces espèces (Driscoll et al., 2009). La pré-disposition d'un animal à subir la domestication dépend fortement du degré de plasticité du développement de l'espèce et de l'environnement captif qui permettra le développement et l'expression de nouveaux traits compatibles avec les conditions d'élevage (Price, 1999). Finalement, les états « sauvage » et « domestique » représentent les deux extrêmes d'un long processus (Dobney & Larson, 2006) au cours duquel un long et continu flux génétique existe entre les deux formes.

Qualifier une espèce animale de domestique n'est pas simple puisque la domestication est un processus continu qui dépend de l'espèce elle-même, de l'interaction entre les gènes et l'environnement et qui produit des critères sélectionnables et variables selon les conditions (Driscoll et al., 2009).

3. Processus génétiques de la domestication

Les processus génétiques responsables de la diversité des populations sauvages et de l'apparition des phénotypes domestiques sont sélectifs ou aléatoires. Les forces évolutives aléatoires non contrôlées consistent en la mutation, l'isolement reproductif, la consanguinité et la dérive génétique (Mignon-Grasteau et al., 2005 ; Groeneveld et al., 2010; Zeder, 2012). La dérive génétique engendre des divergences par rapport aux populations sauvages, non orientées positivement ou négativement alors que la consanguinité engendre souvent des effets négatifs sur la productivité. Les processus sélectifs sont la sélection artificielle (processus contrôlé), la sélection naturelle et le relâchement de la sélection naturelle (deux processus partiellement contrôlés) (Groeneveld et al., 2010; Zeder, 2012). Ce dernier processus consiste en une réduction de la pression de sélection appliquée sur les caractères importants en milieu sauvage, mais pas en milieu captif comme la recherche de la nourriture et la fuite des prédateurs (Mignon-Grasteau et al., 2005). Alors que la sélection naturelle est une sélection involontaire liée à l'environnement d'élevage qui élimine les animaux

incapables de survivre et de se reproduire en captivité et qui est très forte lors de la première génération en captivité (Vandeputte & Launey, 2004 ; Mignon-Grasteau et al., 2005), la sélection artificielle est une sélection active appliquée par l'Homme selon des objectifs bien déterminés et qui entraîne la création de souches (Beaumont et al., 2002). Les mécanismes de la sélection artificielle et leur efficacité ont énormément évolué aujourd'hui avec le développement de la génétique quantitative et les progrès techniques en génétique moléculaire (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Pour interpréter le résultat et les changements liés à la domestication suite à ces mécanismes qui œuvrent dans des directions différentes, trois approches peuvent être adoptées : la comparaison entre les populations sauvages et domestiques (pour les animaux terrestres parfois il est difficile de trouver des animaux sauvages alors que pour les poissons, il est plus difficile de trouver des animaux domestiques), l'analyse longitudinale des animaux sauvages mis en captivité (c'est une approche qui se base sur le suivi des changements phénotypiques des animaux sauvages en les mettant en captivité) et les résultats apportés par la génétique moléculaire (comme l'analyse des ADNmt, l'identification de QTL impliqués dans la détermination des traits relatifs à la capacité d'adaptation...). D'ailleurs, à l'aide des marqueurs moléculaires, l'effet de la domestication a été démontré sur la variabilité génétique (hétérozygotie et richesse allélique), la consanguinité, l'isolement génétique, les goulots d'étranglement (forte réduction de la taille de population qui transmet seulement une fraction de la diversité génétique pour constituer la nouvelle population), les introgressions et les subdivisions des populations (Groeneveld et al., 2010). D'une manière générale, la variabilité génétique des animaux domestiques terrestres diminue au fur et à mesure qu'ils s'éloignent de leurs « foyers de domestication », comme cela a été démontré chez le porc, les ovins, les caprins, les bovins et le poulet (Groeneveld et al., 2010).

De plus, comme il a été mentionné plus haut pour l'hybridation entre sauvages et domestiques, le flux génétique depuis les populations sauvages peut avoir un grand effet sur les modèles de variabilité génétique. En effet, l'interaction génétique peut être particulièrement complexe quand l'introgression entre domestiques et plusieurs taxa sauvages est possible. La cartographie génétique ou bien la modélisation démographique permettraient de comprendre la complexité biologique d'une espèce dont la domestication a engagé au moins deux populations différentes et/ou de multiples hybridations au cours d'une longue période (Gerbault et al., 2014).

Finalement, tous ces mécanismes génétiques sont responsables de la fixation des différents traits phénotypiques domestiques. La monophylie a été interprétée comme indice de fixation

rapide des traits domestiques. Cependant, ce n'est pas toujours le cas car certains traits phénotypiques nécessitent des siècles voir des millénaires pour se fixer (Gerbault et al., 2014). Il existe des effets réversibles (e.g. longueur des museaux chez les sangliers européens) et des effets irréversibles (e.g. taille et fonctions du cerveau chez les chiens et chats sauvages) de la domestication (Zeder, 2012).

Au cours des dernières décennies, les progrès génétiques et moléculaires ont permis le développement des programmes d'amélioration et de sélection génétique pour stimuler la productivité de certaines souches (e.g. bovins, porcs..). Par conséquent, ces populations sont génétiquement plus divergentes de leurs congénères sauvages, au cas où ces dernières existeraient encore (Barker, 2001). En effet, la plupart des populations sauvages, originaires des animaux domestiques d'aujourd'hui, ont disparu (e.g *Bos primigenius*).

II. La domestication d'animaux terrestres

1. Historique

Il y a environ 12 milles ans, l'être humain a commencé à élever des animaux et cultiver des plantes (figure 3).

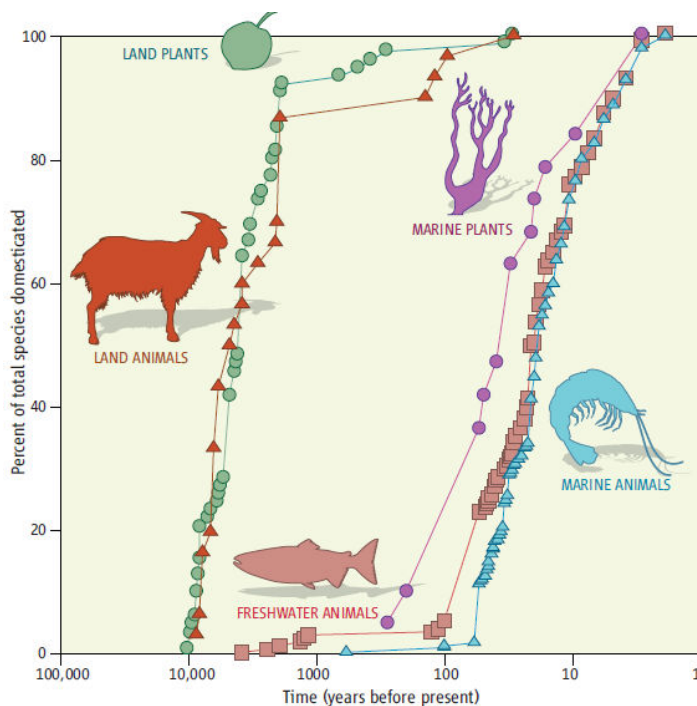


Figure 3 : Evolution du pourcentage d'espèces terrestres et marines "domestiques" au cours du temps (Duarte et al., 2007). Voir chapitre III.1

Les premiers essais de domestication ont accompagné le passage de la vie nomade à la vie sédentaire de l'être humain (Diamond, 2002). Cependant, le loup (*Canis lupus*), dont la domestication a débuté il y a 15 milles ans, présente un cas particulier car elle serait au départ

non intentionnelle, puis elle a été redirigée par l'Homme pour sa protection dans sa vie de chasseur (Braastad & Bakken, 2002).

Etant donné son environnement, ses moyens et ses besoins, l'Homme s'est intéressé, en premier, aux animaux terrestres. Ces animaux lui servaient pour le transport, l'alimentation, l'agriculture, l'habillement et même pour le divertissement (sport et combat) (Price, 2002). Les raisons de l'élevage des animaux se sont élargies plus tard, incluant par exemple la compagnie, les études scientifiques, la conservation et l'exposition au public (Price, 2002). Les essais de domestication des espèces animales terrestres ont soit abouti aux animaux domestiques d'aujourd'hui, soit échoué. Parmi les 148 espèces de mammifères non carnivores et pesant plus de 45 Kg qui étaient d'après Diamond (2002) des candidates possibles à la domestication, seulement 14 ont été domestiquées. De plus, seulement 10 espèces d'oiseaux parmi les 10 000 espèces décrites dans le monde ont été domestiquées (Diamond, 1997). Plus généralement, seul un nombre réduit d'animaux (et de plantes) a été domestiqué au cours des derniers millénaires (Diamond, 2002). Les animaux dont le statut de domestiqué n'est pas débattu ne sont pas nombreux : seulement 26 espèces animales terrestres ont été inventoriées par Denis (2004) et 44 animaux terrestres, aquatiques et insectes par Corbet & Clutton-Brock (1984).

2. Effets de la domestication sur les animaux terrestres

Les changements observables chez un animal domestiqué dépendent de l'intérêt de sa domestication, de l'espèce et de son environnement. Il se trouve que « le comportement » des animaux est le caractère primordial qui influence leur aptitude à la domestication et aussi le premier qui manifeste des réponses suite à cette sélection (animaux moins agressifs, plus calmes, plus sociables...) (Clutton-Brock 1981 ; Price 1984, 2002 ; Zeder, 2012). Les comportements qui ne sont plus bénéfiques à ces animaux en milieu d'élevage sont éliminés au profit de ceux qui sont susceptibles d'améliorer leur fitness en captivité (Eklund & Jensen, 2011).

Outre ces changements de comportement, les changements morphologiques sont les plus visibles (changement de voix, diminution de la taille et de la taille des membres, faces plus réduites, changements de couleurs...) (Price, 1984 ; Clutton-Brock, 1999 ; Vigne, 2011 ; Zeder, 2012). Parallèlement, des changements anatomiques peuvent aussi caractériser les animaux domestiques (volume cérébral réduit, changement de la longueur des intestins...) (Jensen, 2006). Ces transformations résultent du fait que ces organes qui permettaient aux

animaux sauvages de survivre dans leur milieu naturel deviennent inutiles et présentent donc une perte d'énergie pour les animaux domestiqués vivant sous contrôle et sous protection humaine (Jackson & Diamond, 1996 ; Diamond, 2002).

Notons qu'au-delà de ces changements phénotypiques, des changements au niveau des réponses endocriniennes et des cycles de reproduction (e.g. rétention du sperme et des ovules) sont souvent observés chez les animaux domestiques (Kuenzl & Sachser, 1999), en plus des changements dits de développement comme la maturité sexuelle précoce.

Toutefois, aucun nouveau trait n'apparaît d'une manière inattendue ; les changements surviennent plutôt suite aux changements progressifs des différents profils génétiques (Eklund & Jensen, 2011). L'adaptation à l'Homme et à l'environnement captif est acquise à travers les changements génétiques survenant au cours des générations successives et impliquant les processus évolutifs ainsi qu'à travers les stimulations de l'environnement et les expériences au cours de la vie d'un animal qui impliquent des processus ontogénétiques (Price, 1984). Selon la théorie de l'allocation des ressources énergétiques, les ressources utilisées par un animal, sous sélection dans un environnement donné, sont distribuées entre les traits les plus importants. Donc, toute nouvelle sélection qui améliore les performances relatives à un trait visé, induit une diminution des performances d'autres traits suite à la réallocation des ressources. Ces tendances sont proportionnelles à l'héritabilité des facteurs d'allocation relatifs à chaque caractère (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Les analyses moléculaires ont permis de tracer une partie de l'histoire de domestication pour certaines espèces et d'évaluer le degré de changement des fréquences des gènes entre les animaux sauvages et domestiques (Mignon-Grasteau et al., 2005). Par exemple, l'identification de loci de caractères quantitatifs (QTL) impliqués dans des traits d'adaptation permet d'étudier les sources de la variabilité génétique, surtout si le travail est réalisé entre des animaux sauvages et domestiques, sinon entre des souches domestiques dont l'intensité de la relation avec l'Homme diffère. De plus, les informations moléculaires peuvent renseigner sur les différents flux génétiques et introgressions entre animaux sauvages et domestiques ou bien entre différentes souches domestiques (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Prenant l'exemple des bovins, Scheu et al. (2015) ont analysé l'ADNmt d'échantillons préhistoriques et modernes d'animaux domestiques couvrant une vaste zone géographique (depuis l'Iran et la Syrie, en passant par l'Anatolie jusqu'en Europe de l'Ouest). Une diminution de la variabilité génétique a été montrée depuis le Sud-est vers le Nord-ouest, ainsi qu'une forte corrélation entre la distance génétique et la distance géographique. De plus, le nombre de femelles fondatrices a été estimé à 81 au début de la domestication confirmant

l'occurrence de goulots d'étranglement au Proche-Orient. Il a donc été conclu que la domestication des bovins avait une origine localisée en Anatolie du Sud et au Proche-Orient, depuis laquelle elle s'est étendue vers l'Europe du Sud-est jusqu'en Europe de l'Ouest ce qui concorde avec l'hypothèse d'une série de dilutions de la diversité génétique et d'haplotypes suite à une série d'effets fondateurs. En plus des flux génétiques, les introgressions des gènes de la population locale vers la population domestique importée en Europe excluent l'hypothèse d'une domestication séparée des aurochs de l'Europe (Scheu et al., 2015).

III. La domestication des animaux aquatiques

1. Historique

La domestication des animaux aquatiques est très récente (figure 3); par conséquent contrairement aux animaux terrestres, les représentants sauvages des espèces aquatiques coexistent encore avec les populations domestiques. Le développement de la production aquacole a en effet connu une croissance exponentielle ces dernières décennies (Liao, 2000; Harache, 2002 ; Balon, 2004 ; Duarte et al., 2007). Les premiers essais d'élevage de poissons ont été effectués sur le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*), il y a 1500 ans avant J.C. en Egypte et sur la carpe commune (*Cyprinus carpio*), 500 ans avant J.C. en Chine (Liao, 2000; Harache, 2002). L'élevage de la carpe a été incité par l'empereur de la Chine qui voulait que son poisson préféré soit disponible. Habités à élever et à consommer du poisson, les chinois ont cherché à produire d'autres espèces comme la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), la carpe à grosse tête (*Aristichthys nobilis*) et la carpe amour (*Ctenopharyngodon idella*) (Liao, 2000). L'aquaculture continentale s'est développée et s'est diversifiée doucement dans toute l'Asie, puis en Europe (carpe commune, truite commune *Salmo trutta*), jusqu'à la grande expansion du 19^{ième} siècle, engageant les espèces dulcicoles et marines. Environ 97% des espèces aquatiques élevées aujourd'hui ont subi une action domesticatoire durant le vingtième siècle, dont 106 au cours de la dernière décennie (Balon, 2004; Bilio, 2007a; Duarte et al., 2007). Néanmoins, il est encore plus difficile de qualifier un animal aquatique de domestique qu'un animal terrestre étant donné que pour la plupart des poissons, la domestication ne fait que débiter et la divergence des formes captives n'est pas bien établie à cause des échanges avec les formes sauvages. Ainsi, Duarte et al. (2007) ont répertorié 430 espèces aquatiques domestiques, alors que Bilio (2007b) n'en définit que quarante-deux et Balon (2004) deux. Pour considérer un animal de « domestique », comme indiqué précédemment, il faut que l'ensemble de son cycle de vie soit maîtrisé en captivité au cours de générations successives. Par conséquent, il faut maîtriser la gonadogénèse et la qualité des

gamètes des deux sexes, la reproduction en captivité sans apport de sauvages pendant plusieurs générations, l'incubation des œufs, l'élevage larvaire et les exigences alimentaires des juvéniles et des adultes (Bilio, 2007a ; Mylonas et al., 2010 ; Teletchea & Fontaine, 2014). Cependant, la maîtrise complète du cycle de vie de certaines espèces de poissons en captivité n'est pas possible à l'heure actuelle (e.g. Thon rouge *Thynnus thunnus*, Anguille européenne *Anguilla anguilla*). Il convient de noter que la définition des conditions optimales de survie et de reproduction des animaux aquatiques sont souvent méconnues et plus difficiles à maîtriser par rapport à l'environnement terrestre. Etant donné ces limites, la production de certaines espèces ne dépasse pas quelques années.

De nos jours, 310 espèces de poisson et de crustacé sont élevées, mais seulement vingt-deux espèces représentent 74% de la production aquacole mondiale. Pour la plupart des espèces en cours de domestication, la reproduction n'est pas contrôlée et la production s'appuie encore sur l'apport de sauvages (Teletchea & Fontaine, 2014). En conséquence, des espèces aquatiques sont parfois qualifiées de « domestique », alors qu'elles représentent des états ou statuts très différents. Pour clarifier la diversité de ces états, Teletchea & Fontaine (2014) ont défini 5 niveaux de domestication en fonction du degré de maîtrise du cycle de vie des animaux en captivité et de l'apport ou non d'individus sauvages dans le cycle de production (Tableau 1).

Tableau 1 : Niveaux de domestication des poissons, leurs caractéristiques et le nombre d'espèces (Teletchea & Fontaine, 2014).

Niveau de domestication	Description	Nombre d'espèces	Exemple
0	Production basée sur la capture par pêche	4671	Hareng (<i>Clupea harengus</i>)
1	Premiers essais d'acclimatation en milieu captif	39	Flet d'Europe (<i>Platichthys flesus</i>)
2	Seulement une partie du cycle de vie contrôlé en captivité	75	Anguille (<i>Anguilla anguilla</i>), thon rouge de l'Atlantique (<i>Thunnus thynnus</i>)
3	Cycle de vie entièrement contrôlé en captivité, production avec ajout de poissons sauvages	61	Sole sénégalaise (<i>Solea senegalensis</i>), gardon (<i>Rutilus rutilus</i>)
4	Cycle de vie entièrement contrôlé en captivité pendant des générations successives et sans apport de poissons sauvages	45	Sandre (<i>Sander lucioperca</i>), perche eurasiennne (<i>Perca fluviatilis</i>)
5	Programmes de sélections mis en œuvre pour l'amélioration des performances des animaux (taux de croissance, rendement de filetage...)	30	Saumon de l'Atlantique (<i>Salmo salar</i>), bar (<i>Dicentrarchus labrax</i>)

Le niveau 0 concerne les espèces capturées en milieu sauvage, c'est-à-dire par la pêche. Le premier niveau comprend les espèces qui ont subi les premiers essais d'acclimatation en milieu captif et dont la production ne dépasse pas cinq années successives (exemple : le flet d'Europe *Platichthys flesus* et le saumon du masou *Oncorhynchus masou*). Le niveau 2 regroupe les espèces dont seulement une partie de leur cycle de vie est contrôlée en captivité car des points de blocage affectant surtout la reproduction, la croissance ou l'état sanitaire empêchent de maîtriser le cycle en entier en captivité (Liao & Huang, 2000 ; Teletchea & Fontaine, 2014). Afin d'assurer la production, l'apport d'animaux sauvages sous forme d'œufs, de larves, de juvéniles ou d'adultes est indispensable. Cette pratique qualifiée « d'aquaculture basée sur la capture » ou « capture-based aquaculture » concerne les espèces produites à partir d'individus sauvages comme dans le cas de l'anguille (*Anguilla anguilla*) et du thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*) (Ottolenghi et al. 2004 ; Teletchea & Fontaine, 2014).

A partir du moment où le cycle de vie est entièrement contrôlé en captivité depuis le contrôle du cycle de reproduction jusqu'à l'élevage des juvéniles et des adultes, les animaux atteignent le troisième niveau de domestication. A ce stade, l'ajout d'individus sauvages est encore pratiqué afin de produire des générations successives en captivité et d'éviter en même temps la dérive génétique ou la divergence par rapport aux populations naturelles ; c'est notamment le cas pour l'aquaculture de conservation et la production de poissons destinés au repeuplement (Lorenzen et al., 2012 ; Teletchea & Fontaine, 2014).

Ces trois niveaux (1, 2 et 3) correspondent à ce que Bilio (2007b) a considéré comme la phase de « pré-domestication ». Alors que les niveaux 4 et 5, décrits ci-après, sont ceux que Bilio (2007b) a défini comme « la vraie domestication ».

Le quatrième niveau comprend les animaux dont le cycle de vie est entièrement contrôlé en captivité pendant des générations successives et sans apport d'animaux sauvages. Pour atteindre le cinquième et dernier niveau, il faut que des programmes de sélection soient mis en œuvre pour l'amélioration des performances des animaux. Dans les structures d'élevage, les traits les plus importants que visent ces programmes de sélection sont essentiellement le taux de croissance, la résistance aux maladies et aux parasites et la qualité de la chair (Vandeputte et al., 2009 ; Teletchea & Fontaine, 2014). Cependant, cela ne signifie pas que toutes les espèces qui ont atteint le niveau 5 soient produites uniquement à partir de stocks sélectionnés ou améliorés. Par exemple, seulement 9% de la production mondiale de Tilapia (*Oreochromis niloticus*) seraient produits à partir de stocks génétiquement améliorés (Gjedrem & Baranski, 2009) alors que 95% de la production du saumon atlantique sont basés sur des stocks

génétiqnement améliorés (Gjerdrem, 2010). De plus, atteindre le cinquième niveau n'implique pas que tous les stocks d'une espèce donnée sont produits sans ajout d'animaux sauvages. Par exemple pour le bar (*Dicentrarchus labrax*), malgré la maîtrise totale de son cycle de reproduction en captivité, un grand nombre de fermes introduisent encore des animaux sauvages dans leurs stocks ou n'utilisent que des individus sauvages (Vandeputte et al., 2009 ; Teletchea & Fontaine, 2014). Notons que dans le cas d'une sélection visant la production d'organismes infertiles (e.g., triploïdie), la production de générations successives et l'amélioration génétique n'intéressent que les souches fertiles séparées des souches infertiles (Bilio, 2008).

Selon ces niveaux de domestication, 30% des espèces citées par le FAO peuvent être considérées comme domestiquées puisqu'elles ont atteint les niveaux 4 et 5. Les autres espèces qui appartiennent au 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} niveaux sont considérées en cours de domestication (Teletchea & Fontaine, 2014).

2. Effets de la domestication sur les animaux aquatiques

La carpe commune et le poisson rouge (*Carassius auratus*) sont toutes deux considérées comme les espèces les plus domestiquées et qui ont subi le plus de changements avec comme résultat un très grand nombre de souches et de formes différentes (Balon, 2004). En prenant la carpe commune sauvage du Danube comme le plus ancien ancêtre sauvage, une très riche variété de souches de carpe est apparue non seulement suite aux changements physiques externes (agencement des écailles, ouverture de la bouche et couleur de la robe), mais aussi suite aux changements anatomiques et physiologiques (longueur de l'intestin, dimensions de la vessie natatoire, proportions de certains composants du sang et des muscles) (Balon, 2004). De même, la domestication du poisson rouge a généré une grande diversité dans les variétés de cette espèce avec une forme sauvage portant un autre nom « la carpe prussienne (*Carassius gibelio*) ».

Hormis ces deux espèces, la domestication des poissons a généré divers changements morphologiques, comportementaux, physiologiques et génétiques, mais sans une vraie dichotomie entre individus sauvages et domestiques chez d'autres espèces. Ceci est dû en partie à la courte histoire de domestication qui se compte en dizaines d'années pour la truite et le saumon (Harache, 2002). En outre, il ne faut pas négliger le flux génétique entre les deux formes dû notamment aux échappés des stocks domestiques vers le milieu sauvage (Harache, 2002).

Selon le niveau de domestication atteint, les animaux aquatiques présentent des modifications comportementales, morphologiques et physiologiques. Globalement, il existe peu d'informations sur ces changements par comparaison aux données disponibles sur les animaux terrestres (Lorenzen et al., 2012). Cependant, il a été décrit que l'agressivité et la recherche alimentaire des poissons élevés en captivité tendent à diminuer et même à disparaître puisque la nourriture est distribuée en quantité suffisante et d'une manière prévisible. De plus, les poissons sont moins territoriaux en captivité, surtout à forte densité d'élevage et leur activité de reproduction tend à devenir moins complexe et plus efficace car elle est très souvent contrôlée par l'Homme (Huntingford, 2004; Lorenzen et al., 2012).

D'un point de vue développemental, les poissons d'élevage sont plus précoces par rapport à ceux du milieu naturel (Lorenzen et al., 2012). En fait, ils présentent une croissance plus rapide, se métamorphosent plus promptement, et deviennent matures plus tôt (Thorpe, 1991; Lorenzen et al., 2012). Cette accélération du cycle de vie peut être expliquée par une accumulation plus rapide des ressources étant donné que les animaux d'élevage sont nourris en continu. Le revers de cette accélération c'est que les animaux d'élevage pourraient présenter une plus faible longévité physiologique et donc vivre moins longtemps (Lorenzen et al., 2012). Pourtant, ce n'est pas toujours le cas car cette réduction de la longévité est compensée par un milieu d'élevage optimal répondant aux besoins physiologiques des poissons sans avoir à affronter les prédateurs ; aussi ils survivent plus longtemps.

Les caractères externes les plus modifiés au cours de la domestication sont la taille des individus qui sont plus larges en captivité (par exemple le saumon et la truite dont le filet des poissons d'élevage est plus large) (Harache, 2002) et les changements de couleur (Fairchild & Howell, 2004). Les changements morphologiques sont plus complexes car ils changent en fonction de l'environnement dans lequel une souche ou un stock est élevé et des pratiques aquacoles appliquées.

Comme pour les animaux terrestres, les changements phénotypiques observés chez les animaux aquatiques en cours de domestication sont toujours accompagnés par des changements génétiques. En plus des réponses intentionnelles induites soit par sélection active, soit par introduction de gènes (OGM), les changements génétiques aléatoires sont inévitables (Waples, 1999). La réduction de la variabilité génétique et de la consanguinité peuvent apparaître dès les premiers essais de domestication.

Dans la partie suivante, je vais exposer les connaissances sur les changements génétiques et la variabilité génétique des poissons mis en élevage en fonction des niveaux de domestication définis par Teletchea & Fontaine (2014).

**Partie II : *Domestication et variabilité
génétique chez les poissons***

I. Lien entre niveau de domestication et variabilité génétique

Les composantes génétique et phénotypique sont très importantes dans le processus de domestication. Nous avons vu que pour les animaux terrestres, les introgressions et les flux génétiques entre les formes « domestiques » ou en début de domestication et les formes sauvages ont perduré longtemps au cours du processus de domestication jusqu'à la disparition des ancêtres sauvages pour certaines espèces. Dans le cas des animaux aquatiques, les formes sauvages existent encore, même pour les espèces les plus domestiquées, avec des flux génétiques entre les deux, contrôlés ou non par l'Homme.

La diversité génétique au sein des animaux d'élevage se réfère à la variation génétique à l'intérieur et entre les souches, les races et les lignées. Maintenir cette variabilité est très important pour les futures stratégies d'élevage afin de permettre aux animaux de pouvoir s'adapter aux différents environnements et systèmes d'élevage. De plus, connaître la diversité génétique des cheptels permettra de bien comprendre la variation phénotypique qui intéresse les éleveurs (Lenstra et al., 2012). La caractérisation génétique des populations d'élevage permet de répondre à plusieurs questions liées : à l'ancêtre sauvage de l'espèce, au foyer de domestication, à l'histoire démographique et évolutive des cheptels à partir des modèles spatio-temporels des lignées parentales (maternelles et paternelles) et de la diversité autosomique, à l'implication des loci génétiques dans la variation phénotypique et sur la gestion de la diversité génétique des stocks d'élevage (Lenstra et al., 2012). Pour répondre à la dernière question, une caractérisation de la variabilité génétique des stocks d'élevage, ainsi que celle des populations sauvages fondatrices, est indispensable.

Les études réalisées sur la diversité génétique des espèces aquatiques élevées ne sont pas très nombreuses et dépendent principalement de l'importance économique de l'espèce en question. Selon l'information disponible en bibliographie, ce qui suit est un diagnostic de la variabilité génétique des espèces domestiquées ou en cours de domestication en fonction de leur niveau de domestication.

II. Niveau 0

Le niveau 0 correspond aux espèces du milieu naturel qui n'ont subi aucun effort d'élevage. A ce niveau, la variabilité génétique est souvent étudiée dans un but de conservation génétique, de protection des espèces menacées et/ou de caractérisation de la structure génétique des stocks exploités par la pêche notamment.

L'effort de la pêche n'a pas cessé de s'amplifier au cours du siècle dernier se traduisant par des captures en forte augmentation, qui ont atteint les 91 millions tonnes en 2012 (FAO, 2015). En 2009, 20% des ressources halieutiques sont modérément exploités, 52% sont entièrement exploités sans augmentation possible, 19% sont surexploités, 8% sont épuisés et 1% est en reconstitution après épuisement (Garcia & Rosenberg, 2010). D'autres chiffres montrent qu'au cours des dernières décennies, la production a augmenté dans 30% des zones de pêche, est en stagnation dans 30% et a baissé dans 40% de ces zones (Garcia & Rosenberg, 2010). La surpêche entraîne notamment l'effondrement des stocks suite à la réduction de l'abondance des populations ou dans le cas extrême suite à la disparition des populations de leurs aires de répartition (Hutchings & Baum, 2005). La réduction de l'abondance d'une population se traduit par des changements qualitatifs et quantitatifs (e.g. les changements de l'âge et la taille à maturité sexuelle peuvent affecter la croissance des populations), mais aussi par une réduction de la taille des populations et des changements de l'histoire de vie et de la démographie des populations. D'un point de vue génétique, une réduction de la taille des populations entraîne une perte de variabilité génétique par génération, en l'absence d'immigration. Généralement, la diversité génétique est considérée comme non affectée par la pêche en considérant qu'elle n'est significativement réduite que pour des très petites populations (Hauser et al., 2002). Cependant en étudiant les stocks naturels surexploités, des études ont montré une réduction de la variabilité génétique en relation avec le déclin des stocks concernés. Ceci a été reporté chez le cabillaud de la mer du Nord *Gadus morhua* qui appartient à la liste rouge des espèces menacées (IUCN, 2002 ; Hutchinson et al. 2003), ainsi que chez le pagre fine *Lutjanus campechanus* (Saillant & Gold, 2006). De même chez la dorade *Pagrus auratus*, Hauser et al. (2002) ont mis en évidence, à l'aide de sept microsattellites, une réduction de la diversité génétique et de la taille efficace tout au long de son exploitation.

Cette réduction de la variabilité génétique associée à la réduction de la taille des populations est une réponse à la surexploitation et est considérée comme défavorable au retour à l'équilibre suite au déclin des stocks (Hutchings & Reynolds, 2004).

III. Niveau 1

A ce niveau, la variabilité génétique est souvent négligée étant donné que tous les efforts sont investis pour maintenir les animaux en captivité. Parmi les 39 espèces positionnées à ce niveau, l'évaluation de la diversité génétique des populations naturelles et des stocks captifs a

été investiguée seulement pour deux espèces que sont le saumon Masou *Oncorhynchus masou ishikawae* (Kawamura et al., 2007; Yu et al., 2012) et le Mudfish *Clarias anguillaris* (Na-Nakorn & Brummett, 2009). Pour le saumon Masou, Kawamura et al. (2007) ont estimé la variabilité génétique des poissons d'élevage dans le but d'évaluer l'impact de ces poissons sur les populations naturelles. Ils ont analysé, en utilisant les microsatellites et l'ADNmt, neuf populations sauvages (stations 1-9) et une population d'écloserie annuellement stockée (chaque année) dans la station 1, situées dans les rivières Koza et Hirai (Japon). La diversité génétique était plus faible dans les populations naturelles isolées (jamais mises en contact avec les populations captives) par rapport à celles trouvées dans les autres populations naturelles stockées avec les populations captives (non isolées). Les populations captives partageaient des haplotypes communs avec les populations naturelles non isolées, alors que les populations naturelles isolées présentaient un haplotype spécifique. Dans les stations de stockage, des introgressions entre les populations captives et sauvages ont été mises en évidence. De plus, la différence génétique entre les deux populations captives a été expliquée par une hétérogénéité des stocks d'écloserie et un ajout régulier de poissons sauvages de différentes rivières et d'autres écloseries.

IV. Niveau 2

Pour le deuxième niveau, la variabilité génétique entre les populations captives et sauvages n'est pas renseignée. Aucune espèce recensée dans ce niveau n'a été étudiée génétiquement, afin de comparer les populations captives et sauvages (Tableau 1).

V. Niveau 3

Pour le troisième niveau, l'ajout de poissons sauvages dans les stocks captifs est pratiqué d'une part pour éviter une forte divergence entre les individus sauvages et captifs produits dans le but de renforcer les populations sauvages et d'autre part, afin d'éviter les dérives génétiques dans les stocks d'élevage (Tableau 1). Parmi les 61 espèces classées à ce niveau par Teletchea & Fontaine (2014), l'évaluation de la diversité génétique des populations sauvages et captives n'a été étudiée que pour cinq espèces que sont : la morue de Murray (*Maccullochella peelii peelii*), la sole sénégalaise (*Solea senegalensis*), la sole commune (*Solea solea*), le poisson-chat hybride (obtenu par insémination artificielle) (*Clarias macrocephalus** *C. gariepinus*) et le Sampa (*Heterobranchus longifilis*). Ces espèces ne

représentent pas forcément la plus grande part de la production mondiale des poissons classés au niveau 3. Par exemple, la morue de Murray n'a été produite qu'entre 1988 et 1994 (Fishbase, 2015) ; depuis aucune production n'a été répertoriée par la FAO. Pour cette espèce, 13 haplotypes ont été analysés au sein des populations sauvages dans le bassin Murray-Darling (Australie), ainsi qu'au sein des stocks de géniteurs captifs issus de ces populations sauvages et de leurs descendances stockés dans les eaux victoriennes en 2001/2002. Les analyses ont montré que les géniteurs reflètent bien la distribution et l'abondance des haplotypes dans le milieu naturel alors que la descendance n'est pas représentative de la population sauvage en nombre et en proportions des haplotypes. Parmi les haplotypes analysés, six sont présents chez les larves et un nouveau est apparu sans qu'il ne soit présent dans la population sauvage d'origine (Bearlin & Tikel, 2003).

Des populations captives de poisson chat *H. longifilis*, élevées dans une station de recherche durant quatre générations (poissons issus de poissons sauvages, âgés de trois ans et mûres depuis leur première année) ont été analysées à l'aide de 23 isoenzymes. Ces poissons sont issus de trois croisements consanguins d'une femelle et d'un mâle pour chaque génération. L'analyse de la variation isoenzymatique a montré une diminution de la diversité génétique entre les F1 et les F4, en plus d'une diminution des taux de survie et de croissance des larves, une augmentation du taux de malformation et une plus forte variabilité dans les taux de croissance (Otémé, 1998).

Du point de vue de la variabilité génétique, les poissons plats sont les espèces les plus ciblées pour ce niveau de domestication, notamment la sole commune (Exadactylos et al., 1999; 2007; Danancher & Garcia-Vazquez, 2011) et la sole sénégalaise (Porta et al., 2006a; 2006b; 2007). Pour la sole commune, une réduction de la diversité génétique (sur la base de l'analyse des allozymes) des individus hétérozygotes et des changements des fréquences des allèles ont été observés au niveau des stocks captifs par rapport à la population sauvage d'origine. De plus, il a été montré que des larves de sole d'écloserie en Norvège et d'écloserie en Irlande présentent des croissances et des temps de métamorphose différents, mais aucun lien n'a été établi avec la différence génétique observée entre les deux stocks (Exadactylos et al., 1999; 2007; Danancher & Garcia-Vazquez, 2011). Exadactylos et al. (2007) ont analysé des juvéniles de sole de deux populations captives issues de différentes origines (Irlande et Norvège) et trois populations sauvages différentes de la mer d'Irlande, à l'aide de 14 allozymes. La réduction de variabilité génétique dans les stocks d'élevage a été attribuée aux effets de la consanguinité associée au faible nombre de parents utilisés. Par contre, la distance

génétique entre les cinq stocks étudiés a révélé une homogénéité relative tout en excluant une subdivision des populations.

Dans le cas de la sole sénégalaise, une forte réduction de la variabilité génétique, évaluée à l'aide de microsatellites, entre deux stocks de première génération F1 et leurs géniteurs sauvages a été mise en évidence avec une réduction de 50% du nombre d'allèles par locus et une réduction de l'hétérozygotie de 16 et de 26% pour chaque stock F1 (Porta et al., 2006b). Cette forte diminution du potentiel génétique causée par une forte consanguinité serait responsable de la mauvaise performance de reproduction (augmentation du taux de mortalité des larves, mauvaise qualité de sperme..) des stocks (Porta et al., 2006b). De plus, en aquaculture, ajouter des individus sauvages dans les stocks d'élevage rend la gestion des ressources génétiques très difficile, comme ici dans le cas des soles (Danancher & Garcia-Vazquez, 2011). En effet, la caractérisation génétique des géniteurs pour cette espèce était complexe puisque ces stocks sont un mélange de différentes origines, en plus de l'ajout de poissons sauvages (Porta et al., 2007).

En outre, comme expliqué précédemment, le troisième niveau comprend des espèces élevées soit pour la consommation, soit pour le repeuplement ou le renforcement des populations naturelles dans une stratégie de conservation. Pour la conservation, l'ajout d'individus sauvages est voulu pour ne pas créer des souches trop divergentes des populations sauvages. Par ailleurs, la perte de variabilité au niveau des loci neutres reflète souvent ce qui se passe dans les loci sélectionnés et/ou liés à des gènes impliqués dans la performance de l'espèce (Danancher & Garcia-Vazquez, 2011). Donc ces informations relatives à la diversité génétique ne sont pas uniquement fondamentales pour la gestion des stocks en élevage, mais aussi pour l'évaluation du relâchement des poissons en milieu naturel. Bien que les poissons d'élevage relâchés (volontaire) ou échappés (involontaire ou accidentel) soient généralement moins performants que leurs congénères sauvages pour survivre dans le milieu naturel, ils présentent des interactions écologiques et génétiques, soit positives (contrebalancer les risques écologiques et génétiques des populations menacées, augmenter l'abondance des populations pour supporter la pression de pêche) soit négatives avec les populations sauvages (Lorenzen et al., 2012). Les interactions négatives ou « problématiques » d'ordre génétique consistent en une réduction de la fitness et de la diversité génétique des populations sauvages. En fait, les stocks captifs présentant des dépressions de consanguinité et une réduction de variabilité génétique peuvent altérer la diversité génétique des populations naturelles par le biais d'introgessions et de flux génétiques. Les flux génétiques unidirectionnels à long terme peuvent même changer et remplacer la composition génétique des populations naturelles. Par

la suite, même la fitness des populations naturelles réceptrices pourrait être touchée (Bearlin & Tikel, 2003). Les interactions négatives résident dans le déplacement des populations sauvages, les changements de la dynamique des maladies infectieuses et l'augmentation de la pression de pêche suite à l'augmentation de l'abondance totale des populations.

VI. Niveau 4

L'évolution de la variabilité génétique entre les populations naturelles et d'élevage a été étudiée chez sept espèces parmi les 45 appartenant au quatrième niveau (tableau 1). Quatre espèces d'eau douce : la carpe de vase *Cirrhinus molitorella* (Nguyen & Sunnucks, 2012), le poisson-chat africain *Clarias gariepinus* (Van der Walt et al., 1993 ; Hoffman et al., 1995 ; Van der Bank, 1998 ; Na-Nakorn & Brummett, 2009), le poisson-chat à grosse tête *Clarias macrocephalus* (Na-Nakorn et al., 2004) et le panga *Pangasianodon hypophthalmus* et trois espèces marines : la dorade japonaise *Pagrus major* (Perez-Enriquez et al., 1999 ; Gonzalez et al., 2013), le flétan de l'Atlantique *Hippoglossus hippoglossus* (Stefánsson et al., 2001 ; Jackson et al., 2003 ; Franck-Lawale, 2005) et le pagre tête noire *Acanthopagrus schlegelii* (Gonzalez et al., 2008).

Dans le cas du poisson-chat africain, l'évaluation de la diversité génétique a démontré que le taux d'hétérozygotie était plus faible dans les populations d'élevage que dans les populations sauvages (Van der Walt et al., 1993 ; Hoffman et al., 1995 ; Van der Bank, 1998 ; Na-Nakorn & Brummett, 2009). Hoffman et al. (1995) ont montré que les poissons sauvages ont une meilleure croissance, comprise entre 15 et 43%, en conditions d'élevage que les poissons en captivité ; cependant cette réduction du taux de croissance n'est pas corrélée à la perte de diversité génétique. Une autre étude a démontré que la réduction de la variabilité génétique chez cette espèce est due à une forte consanguinité, à la dérive génétique et aux effets fondateurs de la majorité des stocks captifs (Van der Walt et al., 1993). Pour remédier à cette réduction génétique, le croisement entre différents stocks captifs a permis d'augmenter le taux d'hétérozygotie par rapport à la population sauvage (Van der Bank & Steyn, 1992 ; Grobler et al., 1997). Pour le poisson-chat à grosse tête (Na-Nakorn et al., 2004), 25 populations naturelles et une seule population captive échantillonnées en Thaïlande (bassin versant du Mekong, de Chaophraya, province de l'Est à Jantaburi et province du Sud au-delà de Isthme de Khra) ont été analysées à l'aide de 12 enzymes et d'une protéine. Cette étude a montré que la diversité génétique est presque similaire pour toutes les populations. Des allèles privés ont été observés au sein de 12 populations naturelles et de la population captive ce qui pourrait

révéler de fortes introgressions entre-elles probablement pendant plusieurs générations (Na-Nakorn et al., 2004). L'introgression entre les populations captives et sauvages a aussi été montrée, à l'aide de cinq microsatellites, chez le panga qui est une espèce dont la domestication a débuté il y a plus de quatre décennies avec plus de 20 générations de production. La diversité génétique a été étudiée chez six populations captives issues de cinq écloséries ayant différentes stratégies de recrutement de géniteurs (plus de 10 ans d'élevage) et chez trois populations naturelles échantillonnées au niveau des bassins du Mékong et de Chaophraya. Les populations captives ont subi deux stratégies différentes de reproduction (1. sans ajout de poissons externes ni de sauvages ni d'autres écloséries = population fermée ; 2. avec ajout de poissons, soit depuis la population d'origine, soit depuis une autre population) (Na-Nakorn & Moeikum, 2009). D'une part, la richesse allélique était la plus forte chez les populations captives qui avaient eu un ajout de poissons n'appartenant pas à la population d'origine en comparant avec les autres stocks captifs. D'autre part, la plus faible diversité allélique a été trouvée chez les populations naturelles qui ne sont pas génétiquement différentes des stocks d'élevage suite aux introgressions du génome captif au sein du milieu naturel (Na-Nakorn & Moeikum, 2009). Dans le cas de la carpe de vase, une étude de la structure génétique, à l'aide de huit microsatellites, a été réalisée incluant six populations sauvages, quatre stocks de géniteurs et une population d'élevage (d'origine inconnue), réparties tout au long de trois rivières du système hydrographique du Mékong. Dans cette étude, l'effet de la domestication sur la variabilité génétique n'est visible que pour un seul stock de deuxième génération qui présentait une diversité génétique significativement plus faible (hétérozygotie attendue, nombre d'allèles par locus et richesse allélique) et un groupe génétique fortement différent de tous les autres groupes (Nguyen & Sunnucks, 2012).

En ce qui concerne le flétan de l'Atlantique, plusieurs études ont analysé la variabilité génétique des populations d'élevage de première génération F1 et des populations fondatrices sauvages F0, que ce soit à l'aide des allozymes ou des microsatellites. Ces études concernent des populations différentes et montrent une diminution de la diversité génétique, en particulier de la diversité allélique, entre les populations sauvages et captives pour les souches du Canada et de l'Islande et pas de réduction pour la souche d'origine norvégienne (Stefánsson et al., 2001 ; Jackson et al., 2003 ; Franck-Lawale, 2005). De plus, une différenciation génétique a été observée entre les différents stocks de géniteurs (Stefánsson et al., 2001), qui pourrait être expliquée par les origines différentes des géniteurs surtout si certains stocks sont formés par des poissons captifs de différentes origines et par la différence du nombre efficace des géniteurs fondateurs (Stefánsson et al., 2001).

D'autres études ont comparé la variabilité génétique de populations sauvages et captives dans le but de mettre en évidence l'effet du repeuplement sur les populations naturelles, comme dans le cas de la dorade japonaise. Des juvéniles sont produits chaque année dans une éclosérie du centre de l'île Kochi au Japon pour être ensuite relâchés en milieu naturel. La moitié des géniteurs de cette éclosérie provient du milieu naturel, l'autre moitié de deux autres écloséries situées de part et d'autre de l'île (Ehime et Tokushima). L'évaluation de la variabilité génétique des géniteurs et des juvéniles, à l'aide de cinq microsatellites, a révélé l'absence de différence significative en nombre d'hétérozygotes, mais une réduction significative du nombre d'allèles par locus de l'ordre de 25% ; de plus le taux de consanguinité chez les juvéniles a été évalué à 0,8%. Cette étude a conclu que la variabilité génétique en terme d'hétérozygotie observée n'a pas diminué chez les juvéniles (Perez-Enriquez et al., 1999), alors que le nombre d'allèles par locus a significativement diminué. C'est pour cela que Perez-Enriquez et al. (1999) ne recommandent pas l'utilisation de cette descendance comme géniteurs pour produire des F2 destinés au repeuplement. Quatorze ans plus tard, une autre étude ayant pour but de déceler l'effet d'un tel repeuplement sur les populations naturelles des baies de Sagami et Tokyo (Kanagawa, Japon), à l'aide de 15 marqueurs microsatellites et de l'ADN mitochondrial, a été publiée (Gonzalez et al., 2013). L'échantillonnage a couvert deux populations sauvages (au niveau des deux baies), deux populations élevées dans deux écloséries avant leur réintroduction en 2007 (A et B) et des individus captifs relâchés et capturés en 2007 (C). Les analyses ont révélé que les populations naturelles présentaient une forte diversité génétique alors que les juvéniles issus d'écloséries présentaient une forte réduction de la variabilité génétique en terme d'hétérozygotie, d'allèles rares et de nombres d'haplotypes. De plus, toutes les populations sont génétiquement différentes sauf les deux populations sauvages. L'analyse de l'ADNmt suppose une similitude des haplotypes entre la population sauvage de Sagami et les individus captifs relâchés (C) et non relâchés (A). A la lumière de ces résultats, les auteurs proposent de revoir les stratégies de reproduction appliquées en éclosérie, surtout concernant le nombre de femelles efficaces. De même, dans le but d'évaluer l'effet des rempoissonnements en juvéniles sur les populations naturelles de pagre à tête noire dans la baie d'Hiroshima, Gonzalez et al. (2008) ont démontré, à l'aide de six microsatellites, une diminution de la diversité allélique chez les juvéniles ayant survécu en milieu naturel. De plus, les juvéniles ne sont pas génétiquement différents des populations sauvages. La reconstruction des pédigrées a confirmé la diminution de la variabilité génétique avec une augmentation de la consanguinité (Gonzalez et al., 2008).

Un taux de survie élevé des poissons relâchés aurait favorisé l'hybridation avec la population sauvage.

Bien que le quatrième niveau de domestication regroupe des espèces dont le cycle de vie est entièrement maîtrisé en captivité et sans apport d'individus sauvages, on constate qu'en aquaculture, une partie variable de la production de nombreuses espèces dépend toujours de l'apport d'individus externes afin d'éviter les fortes réductions de diversité génétique. De plus, on remarque que le volet génétique est encore négligé pour ces espèces pour lesquelles on ne cherche pas à comprendre ce qui se passe dans les stocks d'élevage. Généralement, la variabilité génétique n'est étudiée que lorsque des problèmes de performances et de fitness commencent à être détectés dans les stocks d'élevage ou pour évaluer les conséquences des fuites de poissons d'élevage sur les populations naturelles.

VII. Niveau 5

Le cinquième niveau de domestication comprend 30 espèces de poisson et se caractérise par l'application de programmes de sélection et d'amélioration génétique pour ces espèces (tableau 1). Cependant la variabilité génétique entre les populations naturelles d'origine et captives et entre générations captives successives n'a été étudiée que pour 12 espèces, dont quatre marines : le cardeau hirame *Paralichthys olivacea* (Coughlan et al., 1998 ; Liu et al., 2005 ; Bouza et al., 2007 ; Exadactylos et al., 2007), le turbot *Scophthalmus maximus* (*Psetta maxima*) (Bouza et al., 1997 ; Coughlan et al., 1998 ; Stefansson et al., 2001 ; Bouza et al., 2002, 2007 ; Exadactylos et al., 2007), la daurade royale *Sparus aurata* (Youngson et al., 2001) et le bar *Dicentrarchus labrax* (Youngson et al., 2001 ; Chatain & Chavanne, 2009); six espèces dulcicoles : l'ombre chevalier *Salvelinus alpinus* (Lundrigan et al., 2005 ; Wolters et al., 2013), le tilapia *Oreochromis niloticus* (Brummett et al., 2004), le poisson rouge *Carassius auratus* (Wang et al., 2013), la carpe commune *Cyprinus carpio*, le barbus de rivière *Ictalurus punctatus* et la perche argentée *Bidyanus bidyanus* (Rowland, 2009); et trois espèces diadromes : la truite commune *Salmo trutta* (Moran et al., 1996), le saumon de l'Atlantique *Salmo salar* (Youngson et al., 2001) et la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (White et al., 2013).

En se référant aux quatre niveaux évoqués précédemment, on constate qu'au cours d'un processus de domestication, la prise en compte de la variabilité génétique survient toujours tardivement. En effet, la caractérisation génétique des stocks d'élevage est souvent réalisée après avoir déjà mis en place les programmes de sélection et développé différentes souches.

Donc la plupart des études comparant la variabilité génétique entre populations naturelles et captives et entre différentes générations captives, ont utilisé des stocks sélectionnés, c'est-à-dire des populations déjà très avancées dans le processus de domestication. Par exemple, pour le cardeau hirame, la comparaison entre une population sauvage non sélectionnée et deux populations sélectionnées a démontré que la diversité génétique a fortement diminué chez ces dernières (en terme de nombre d'allèles, de fréquences alléliques et d'allèles privés) (Liu et al., 2005). Pour le turbot, une réduction de la variabilité génétique est détectée au sein de plusieurs stocks d'élevage ; elle atteint les 86% (de l'hétérozygotie observée) par rapport aux poissons sauvages capturés dans certains cas (Exadactylos et al., 2007). Coughlan et al. (1998) et Bouza et al. (2007) sont les seuls à ne pas détecter une réduction de variabilité génétique ; mais ils montrent une perte d'allèles rares.

Pour bien expliquer l'évolution de la variabilité génétique d'une espèce domestiquée et décrire les différentes conséquences sur les populations non domestiquées, je vais prendre le saumon de l'Atlantique comme exemple. En fait, cette espèce est l'une des espèces qui dominent l'aquaculture marine. Son élevage a débuté vers les années 1970 avec une forte expansion au cours des années 80 jusqu'à nos jours. Le saumon et la truite arc-en-ciel sont les plus étudiées du point de vue génétique. La distribution génétique des populations en milieu naturel est fortement structurée, étant donné que c'est une espèce anadrome et que la reproduction se déroule dans des frayères d'eau douce bien précises (Verspoor et al. 1991, 1999; Jordan et al. 1992; Garant et al. 2000). En comparant les populations captives avec les populations sauvages fondatrices, plusieurs études ont montré des différences du pool génétique (Cross & King, 1983; Stahl, 1983; Crozier & Moffett, 1989; Koljonen, 1989; Cross & Challanain, 1991). Une réduction de la variabilité génétique a été détectée au niveau des stocks captifs par rapport aux populations naturelles, en terme de richesse allélique, d'hétérozygotie ou même d'équilibre Hardy-Weinberg (Cross & King, 1983 ; Stahl, 1983 ; Crozier & Moffett, 1989; Koljonen, 1989). L'analyse de deux stocks issus d'une cinquième génération d'élevage au sein d'une éclosérie en Irlande a montré une forte réduction de variabilité génétique par rapport à la population naturelle (Cross & King, 1983). Huit ans plus tard, Cross & Challanain (1991) ont analysé les cinq lignées captives qui constituaient 90% de la production du saumon en Irlande avec la population naturelle ; ils ont trouvé que quatre stocks captifs présentaient la même diversité génétique que la population naturelle et qu'un seul stock manifestait une diversité moindre. De plus, les cinq stocks captifs présentaient des compositions génétiques différentes les unes des autres bien qu'ils aient la même origine sauvage. Ceci peut être expliqué par une introgression progressive entre les poissons

d'élevage échappés dans le milieu naturel et les individus sauvages. En effet, chaque année, des saumons échappés sont trouvés dans le milieu naturel. Entre les années 1989/1991, 40% des captures totales de saumon correspondaient aux poissons échappés (Youngson et al., 2001). Généralement, les performances de reproduction des poissons sauvages sont meilleures que celles des poissons d'élevage qui manifestent des déficiences comportementales lors de la reproduction en milieu naturel. Cependant, étant donné que le nombre de poissons issus d'aquaculture dépasse largement le nombre de poissons sauvages, un faible taux d'échappés correspond à une fréquence élevée dans le milieu naturel. Ces poissons se reproduisent avec les individus sauvages et des interactions de compétition se mettent en place entre les deux populations. En conséquence, un stock de poissons domestiqués ayant subi une dépression de sa variabilité génétique se retrouve avec un stock ayant une plus forte variabilité génétique. Suite aux introgressions, aux flux génétiques et à la consanguinité, la variabilité génétique « s'équilibre » entre les deux groupes (sauvages et captifs), au bout de plusieurs années. En milieu naturel, les échappés et les sauvages interagissent, se reproduisent et s'adaptent aux nouvelles conditions. Par conséquent, après un certain temps, les populations naturelles ne représenteraient plus les populations sauvages d'origine.

Dans la majorité des fermes d'élevage de saumon, des programmes d'amélioration génétique sont appliqués à chaque nouvelle génération visant des traits biologiques bien précis comme les taux de croissance et de résistance aux maladies. En plus de cette sélection active, il ne faut pas oublier la sélection non volontaire. En outre, des échanges de souches génétiquement améliorées a toujours lieu entre les entreprises et autres partenaires (laboratoires) qui les ont aussi croisées avec d'autres souches. Les croisements de différentes souches et différentes origines conduisent souvent à une augmentation de la diversité génétique de ces populations domestiques qui divergent génétiquement et au niveau de leur fitness (taux de croissance, âge à maturité sexuelle, durée de ponte, résistance aux maladies) des populations sauvages d'origine (Youngson et al., 2001). Le maintien de la variabilité génétique dans les stocks d'élevage ne dépend pas que de l'origine des poissons, mais aussi des stratégies de reproduction et des pratiques d'élevage mises en œuvre en captivité. Avant de commencer un programme de sélection, certaines informations sont primordiales. Tout d'abord, il faut maîtriser entièrement le cycle de vie de l'espèce pour pouvoir contrôler et suivre les traits sélectionnés. Puis, il faut bien déterminer les objectifs de sélection et les traits à améliorer. Ensuite, il faut qu'une variation génétique soit associée à la variabilité phénotypique observée pour ces traits. Enfin, l'ampleur et l'intensité de la variation phénotypique et génétique des traits visés doivent être connues. Cette ampleur peut être déterminée à partir d'un certain

nombre de paramètres : les variations phénotypique et génétique, la moyenne et la déviation standard ou le coefficient de la variation génétique et phénotypique, l'héritabilité du trait en question et la corrélation phénotype - génotype entre les différents traits (Gjedrem, 2000). Pour résumer, maintenir la diversité génétique dans les stocks d'élevage est un enjeu très important pour les futures stratégies de reproduction, pour les futurs programmes de sélection et l'adaptation des animaux aux différents systèmes d'élevage et changements environnementaux. D'ailleurs, pour certaines espèces de poisson et dans certaines structures d'élevage, des poissons sauvages sont toujours ajoutés malgré une maîtrise totale du cycle de vie et la mise en place de programmes de sélection. Le bar, une espèce produite surtout dans les pays du bassin méditerranéen, est le meilleur exemple pour l'illustrer (Vandeputte et al., 2009). En Méditerranée, les populations de bar sauvages sont structurées en trois métapopulations: celles de l'Atlantique et de la mer d'Alboran, de la Méditerranée de l'Ouest et de la Méditerranée de l'Est (Quéré et al., 2012). En aquaculture, comme pour les autres espèces marines, les stocks de géniteurs sont établis à partir d'individus sauvages capturés. Dans certains cas, ces stocks sont fondés à partir de la population locale et dans d'autres des œufs sont importés depuis d'autres régions et d'autres fermes. Aucune information publiée n'est disponible à ce sujet, mais selon les pratiques et les informations communiquées (par les aquaculteurs et les chercheurs), il est certain que certaines fermes ont des stocks composés de populations sauvages différentes (Vandeputte, 2012). Aujourd'hui encore, l'ajout d'individus sauvages de différentes origines et l'importation de larves ou de juvéniles depuis d'autres écloséries sont toujours pratiqués, malgré l'intérêt de développer des programmes de sélection (Youngson et al., 2001). Par conséquent, les stocks d'élevage de bar divergent fortement des populations sauvages situées à proximité des fermes d'élevage et présentent une variabilité génétique plus élevée dans certains cas (communication personnelle de Pierrick Haffray, 2014).

VIII. Conclusions générales

Chez les poissons en cours de domestication, la variabilité génétique des populations captives est peu documentée, et ceci pour tous les niveaux de domestication. On remarque que l'intérêt accordé au volet génétique intervient souvent tardivement car il y a toujours un maillon qui manque pour suivre l'évolution de la variabilité génétique et expliquer l'état actuel des populations (manque d'information sur le parcours de domestication des animaux, faible traçabilité au sein des piscicultures). En réalité, étudier la diversité génétique en aquaculture est souvent lié à l'intérêt économique. S'il y a des problèmes de performances zootechniques

et une volonté de développer des programmes d'amélioration génétique visant des traits économiques, c'est qu'il est important de s'intéresser à la caractérisation génétique. En général, au cours des premières générations d'élevage, la variabilité génétique des populations s'appauvrit et l'ajout d'individus sauvages ou captifs, souvent de différentes origines, remédie à cette réduction pour obtenir des stocks assez riches génétiquement qui divergent des populations fondatrices. La différence génétique parfois observée entre les populations domestiques et les populations sauvages vivant à proximité des fermes d'élevage peut-être due, soit au fait que les stocks captifs sont issus d'une population non locale, soit qu'ils ont développé de nouvelles caractéristiques génétiques au cours du processus de domestication. La domestication, à tous ces niveaux, pourrait engendrer rapidement des modifications génétiques suite à la consanguinité et à la sélection intentionnelle et/ou non-intentionnelle. Ces changements peuvent aussi être responsables des changements phénotypiques de certains traits comme la croissance et l'agressivité (figure 4).

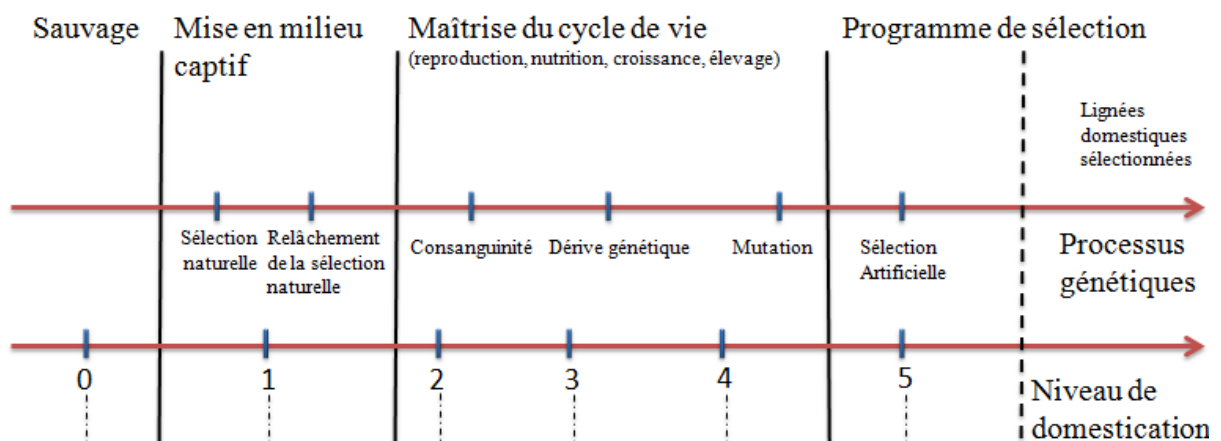


Figure 4 : Processus génétiques intervenant au cours du processus de domestication en fonction des cinq niveaux de domestication (Mignon-Grasteau et al., 2005 ; Groeneveld et al., 2010; Zeder, 2012 ; Teletchea & Fontaine, 2014).

La gestion génétique des populations au cours de la domestication est très importante pour assurer l'efficacité de la production et le maintien de la variabilité génétique. Une bonne gestion de l'élevage peut même inverser les conséquences négatives de la domestication (surtout de la consanguinité) et améliorer les performances d'élevage.

La relation entre le taux de consanguinité et la performance des souches a été démontrée chez plusieurs espèces, cependant il n'existe pas une corrélation évidente entre le niveau

d'hétérozygotie et la performance, même si cela a été montré dans certains cas (Vandeputte & Launey, 2004). L'effet de la consanguinité sur les traits phénotypiques a été largement étudié chez la truite arc-en-ciel. Par exemple, Su et al. (1996) ont regardé, chez la truite arc-en-ciel, l'effet de la consanguinité sur la croissance, l'âge de fraie, le poids corporel à différents moments et le poids de fraie, la taille et le nombre des œufs et le taux d'éclosion. La dépression de la consanguinité pour le poids corporel a tendance à augmenter pour les individus les plus âgés (>364 jours). De plus, une dépression de la consanguinité fortement significative a été trouvée pour l'âge de fraie des femelles et le nombre des œufs : une augmentation de 10% du taux de consanguinité retarde l'âge de fraie des femelles de 0,53% et diminue le nombre d'œufs de 6,1% en moyenne. Cependant, la consanguinité n'affecte pas l'âge de fraie des mâles ni la taille des œufs. Il a été montré aussi que la consanguinité des mâles n'affecte pas le taux d'éclosion alors que la consanguinité des femelles affecte négativement ce trait : une augmentation de 10% de la consanguinité des femelles réduit le taux de fertilité-éclosion de 11,6%.

Afin de minimiser les effets de la consanguinité, déterminer le niveau de diversité génétique surtout des géniteurs et leurs degrés de similitude ou de différence permet d'établir les bonnes stratégies de reproduction à mettre en œuvre entre les souches.

**Partie III : *La perche eurasienne Perca
fluviatilis***

I. Biologie de la perche

La perche eurasiennne, *Perca fluviatilis* L., est une espèce dulcicole tempérée, vivant en Sibérie et en Europe sauf dans les régions méridionales incluant la péninsule ibérique, le centre de l'Italie, le bassin Adriatique et le bassin de la mer Egée (Kottelat & Freyhof, 2007) (Figure 5).

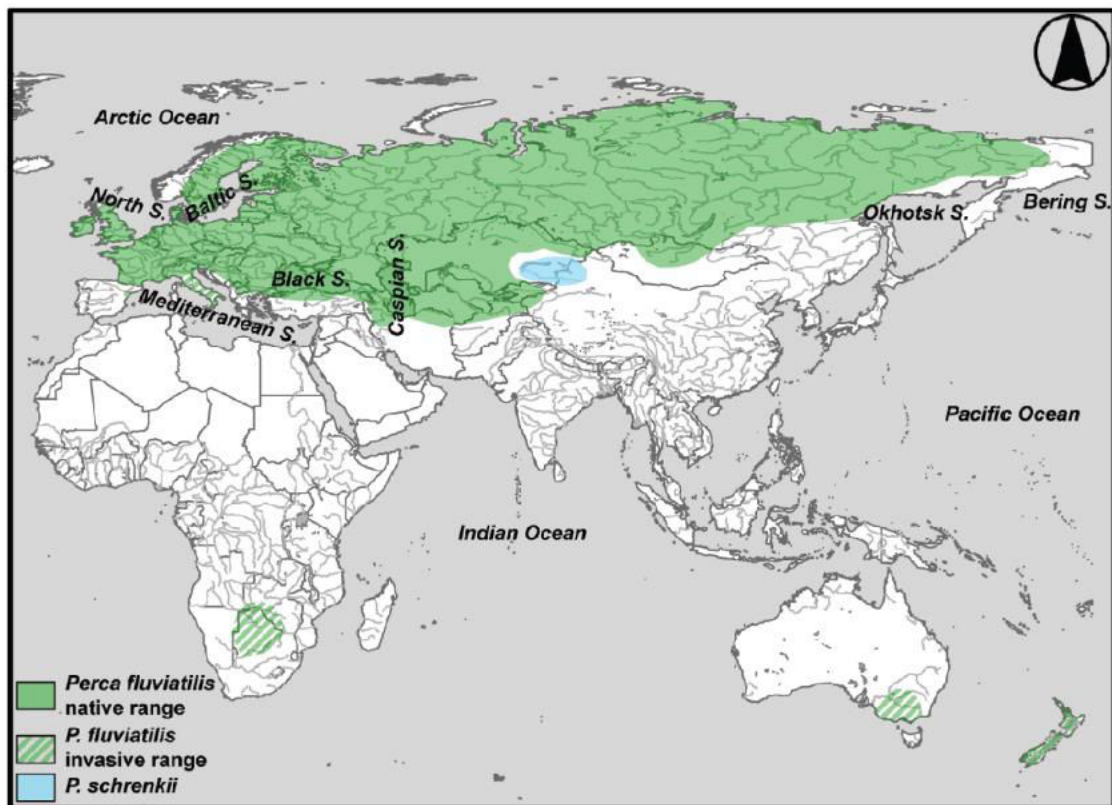


Figure 5 : Répartition native et invasive de la perche eurasiennne (*Perca fluviatilis*) (en vert) dans le monde (Stepien et al., in press).

C'est un poisson qui fréquente les eaux à courant modéré des cours d'eau (rivières, fleuves) et des eaux stagnantes (étangs, lacs, retenues artificielles). La perche est une espèce benthophage, carnassière avec un comportement alimentaire de type opportuniste ; à l'âge adulte, elle est essentiellement piscivore et cannibale. Elle vit le plus souvent en bancs d'une même cohorte près des berges et de divers ouvrages anthropiques. Sa tendance au gréganisme diminue avec l'âge, elle devient solitaire (Bruslé & Quignard, 2001). La perche eurasiennne est

un pondueur printanier précoce (Teletchea et al., 2009). Sa saison de ponte se déroule généralement de fin février jusqu'à début juin selon la température de l'eau (Thorpe, 1977). La saison de ponte varie aussi en fonction de la latitude : plus la latitude est élevée, plus tard se déroule la ponte (Thorpe, 1977) et de la durée de la saison froide : plus il fait froid en hiver, plus tôt se déroule la ponte (la température de ponte est négativement corrélée à la durée de la période froide) (Hokanson, 1977). La perche pond ses œufs sous la forme d'un ruban à des profondeurs comprises entre 3 et 12 mètres (Gillet & Dubois, 1995).

La perche eurasienne est peu sensible à l'eutrophisation et la qualité de l'eau. Elle est présente dans des lacs aux conditions trophiques différentes (Jeppesen et al., 2000) et son recrutement semble peu affecté par ces conditions variables (Massol et al., 2007). En revanche, les larves et les juvéniles sont assez sensibles aux conditions climatiques. De plus, elles subissent la prédation des autres espèces carnassières (sandre, brochet, ombre chevalier) et le cannibalisme, ce qui pourrait affecter leur recrutement au niveau des lacs. Les changements trophiques affectent la disponibilité des ressources au niveau des lacs et donc indirectement la croissance et la survie des populations de perche. La croissance des perches est plus élevée lors des périodes d'eutrophisation des lacs, comme cela a été démontré dans le lac de Constance (Hartmann, 1975), le lac Hjälmaren, le lac Mälär (Rundberg, 1977) et le lac Léman (Dubois et al., 2008). La croissance des perches est également affectée par la densité de l'espèce dans le milieu : il a été démontré dans le lac Windermere que plus la densité est importante plus la croissance est lente (Le Cren, 1958).

Chez la perche eurasienne, on observe une activité nyctémérale liée à son alimentation et à la distribution des proies (Jamet, 1994). Après l'éclosion, les larves sont pélagiques et se nourrissent principalement de zooplancton. Les juvéniles se rapprochent des rives en cherchant plus de zooplancton (Guma'a, 1978). Devenues adultes, les perches s'écartent des rives et se déplacent verticalement et horizontalement à la recherche d'autres poissons plus petits. De plus, juste après la ponte, les adultes se dispersent depuis les zones de frayère en cherchant à se nourrir, ce que Thorpe (1977) a désigné par les migrations pour l'alimentation.

En hiver, les perches migrent dans les couches plus profondes des lacs où la température de l'eau est de 4°C, c'est la migration d'hivernage (Thorpe, 1977). En plus de ces deux types de migration, on observe une migration des géniteurs pour la reproduction, qu'on appelle aussi « homing » (Jaerv, 2000 ; Zomora & Moreno-Amich, 2002), soit un retour des géniteurs vers leur site de naissance pour se reproduire à leur tour. En fonction de la nature et de la taille des

plans d'eau, de courtes ou longues distances sont parcourues par les géniteurs ; par exemple, différents foyers de reproduction distants de 100 m ont été signalés dans des étangs en Finlande (Thorpe, 1977). Des comportements analogues de homing ont été mis en évidence chez la perche jaune (*Perca flavescens*) (Aalto & Newsome, 1990 ; Hodgson et al., 1998).

II. Importance économique : pêche et aquaculture

La perche présente une grande valeur socio-économique avec une vaste zone géographique de consommation (France, Suisse, Italie du Nord, Sud de l'Allemagne et Pays Scandinaves). La consommation est assurée essentiellement par les captures issues de la pêche. Cependant, la pêche dépend fortement de l'évolution des populations de perche et subit donc d'importantes fluctuations. Les captures par pêche ont connu une forte augmentation à partir de 1975 (Figure 6).

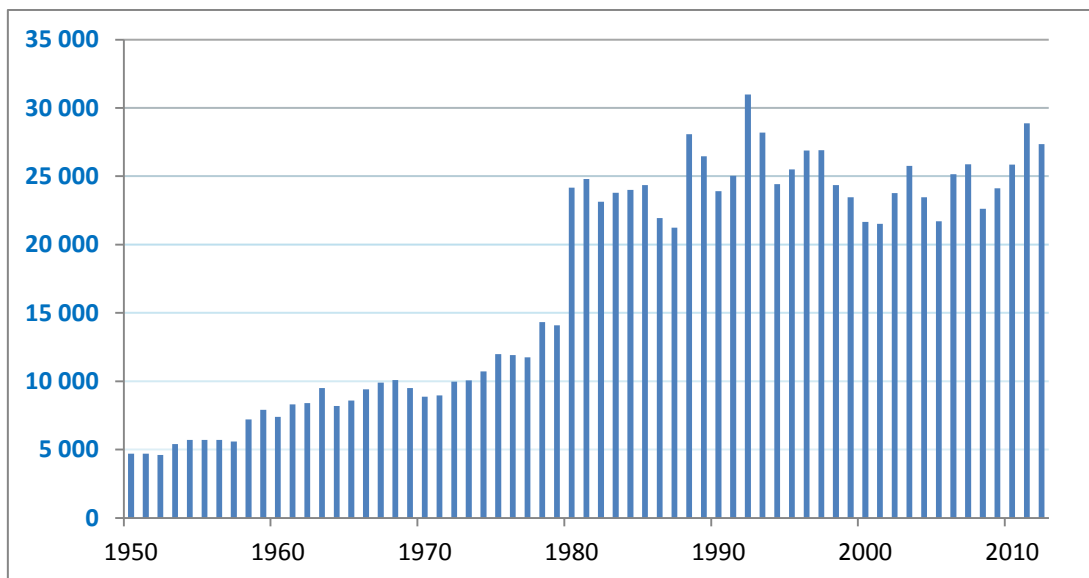


Figure 6 : Evolution des volumes de capture (tonnes) de perche eurasienne (*Perca fluviatilis*) par la pêche selon les données de la FAO (2014).

Cet accroissement est dû en partie à l'augmentation de l'effort de pêche par le remplacement des anciens filets en coton par des filets en nylon, mais aussi par l'eutrophisation des lacs dans le cas du lac Léman (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman CIPEL, 2009). Les données de la FAO indiquent un pic de production mondiale à partir de 1980. En ce qui concerne, le lac Léman, situé entre la Suisse et la France, les données de la CIPEL ont montré un pic de production de perche en 1975 faisant suite à une eutrophisation

des eaux du lac, qui s'est traduite par une augmentation de la production primaire. Ensuite une chute des captures de perche est survenue pour ne reprendre qu'en 1983. Cet incident a pesé lourd sur la pêche professionnelle et il est probablement dû à la surpêche, aux mauvaises conditions climatiques et écologiques et à un problème de parasitisme qui a touché les perches (Dubois et al., 2008). Le renouvellement des populations de perche est entièrement naturel, pas de repeuplement connu dans ce lac. Il a donc fallu quelques années pour la reconstitution des stocks qui dépend fortement des conditions climatiques mais aussi de l'importance des cohortes de géniteurs. Depuis 1993, les captures de perche oscillent autour de 300 tonnes par an. Entre 1991 et 1995, la production de perche représentait 66.2 % du volume total des captures effectuées dans le lac Léman, le reste étant assuré par quatre espèces : corégone (*Coregonus albula*), omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), truite (*Salmo trutta*) et brochet (*Esox lucius*). Les captures de perche ont connu d'importantes baisses et ne représentaient que 40,8% en 2005-2009. Entre 2009 et 2012, les captures de perche ne représentent plus que 35,5% du total des captures.

Parallèlement aux captures par pêche, un développement de l'élevage de la perche permettrait une production plus régulière. Les premiers essais de domestication de la perche ont débuté dans les années 1980. La première production de perche a été enregistrée en 1984 par la FAO. Cependant, les premières fermes d'élevage ont réellement commencé à produire vers 1993. Par la suite, l'élevage en systèmes intensifs (système d'eau recirculée) s'est développé pour la perche. En 2012, la perciculture a totalisé une production de 435 tonnes (Figure 7).

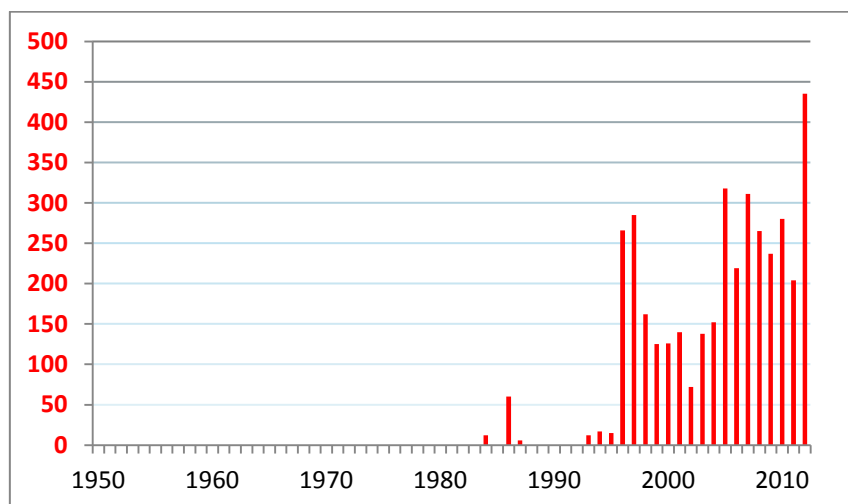


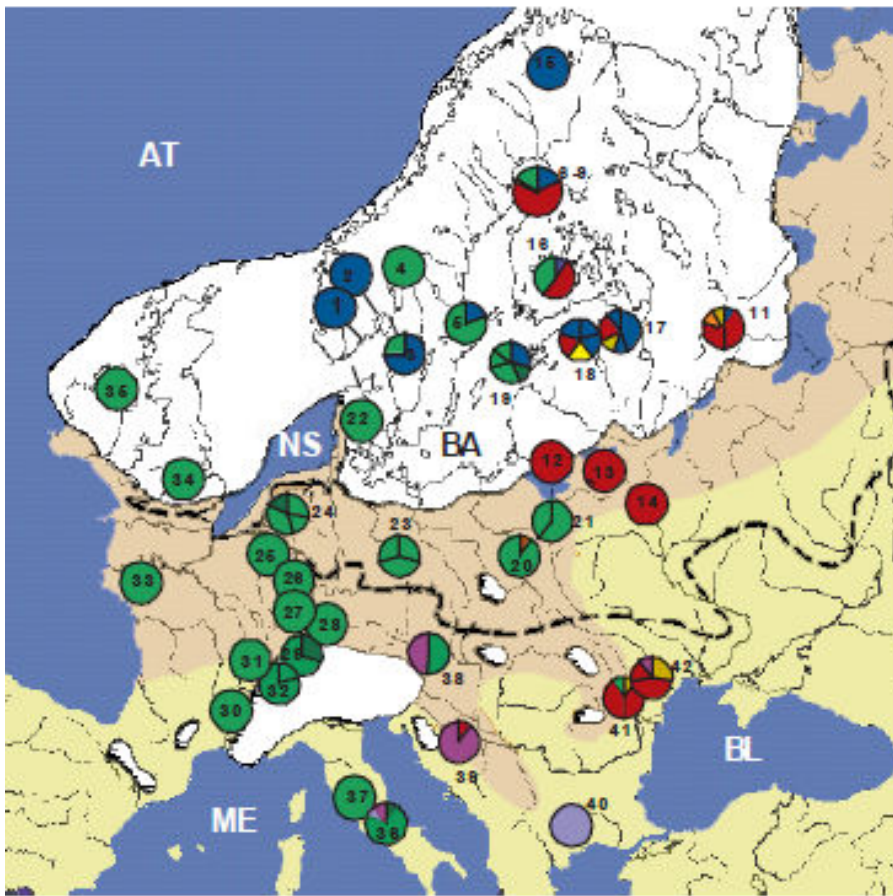
Figure 7 : Evolution des volumes (tonnes) de perche eurasienne (*Perca fluviatilis*) issus de l'aquaculture selon les données de la FAO (2014)

Aujourd'hui, on compte neuf fermes d'élevage intensif de perche en Europe : quatre en France (Lucas Perches, Asialor, Bresse Aquaculture et PerciFrance), deux en Suisse (Percitech, Valperca) et trois en Irlande (Emlagh Fisheries, Clune Fisheries et Ballybay Perch Ltd) (Communication personnelle de Pascal Fontaine).

III. Phylogéographie de la perche

La phylogéographie de la perche a été étudiée par Nesbo et al. (1999) pour établir les voies de colonisation postglaciales de cette espèce et déterminer la variabilité génétique au sein et entre 55 populations. L'étude phylogéographique s'est appuyée sur l'analyse de la région hypervariable ou D-loop de l'ADN mitochondrial (365 paires de bases à partir de l'extrémité 5' correspondant aux positions 65-430) et des marqueurs moléculaires RAPD (Random Amplification of Polymorphic DNA). Au total, 56 populations (55 populations en Europe et une population en Sibérie, soit un total de 488 individus étudiés) ont été analysées à l'aide de l'ADN mitochondrial et 35 populations (202 individus) à l'aide de trois marqueurs moléculaires RAPD (Figure 8A et B). 34 populations (313 individus) ont été échantillonnées lors de cette étude, et 22 autres proviennent de deux études précédentes (Nesbo et al., 1998 ; Refseth et al., 1998).

A



B

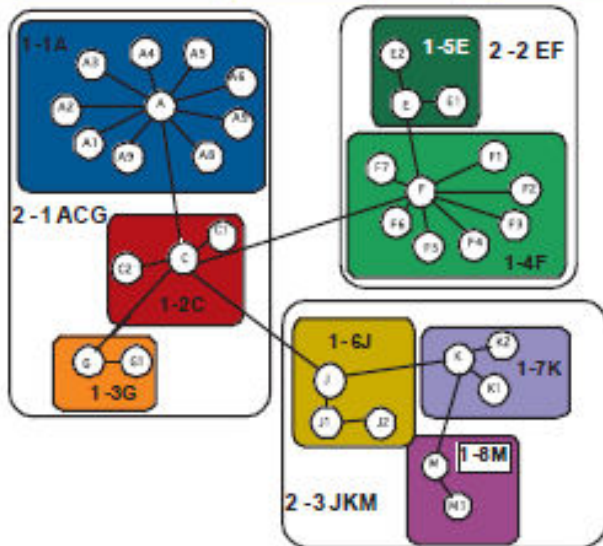


Figure 8 : Distribution des haplotypes de la perche eurasienne *Perca fluviatilis* (Nesbo et al., 1999). Les numéros correspondent aux populations étudiées, celle de la Sibérie n'est pas représentée. Les différentes couleurs correspondent aux différents haplotypes. Les régions blanches indiquent les zones d'extension de la glace durant les dernières glaciations.

Cette étude a permis de mettre en évidence que les différentes populations de perche eurasienne de l'Europe et de la Sibérie appartiennent à quatre principaux groupes (Figure 9).

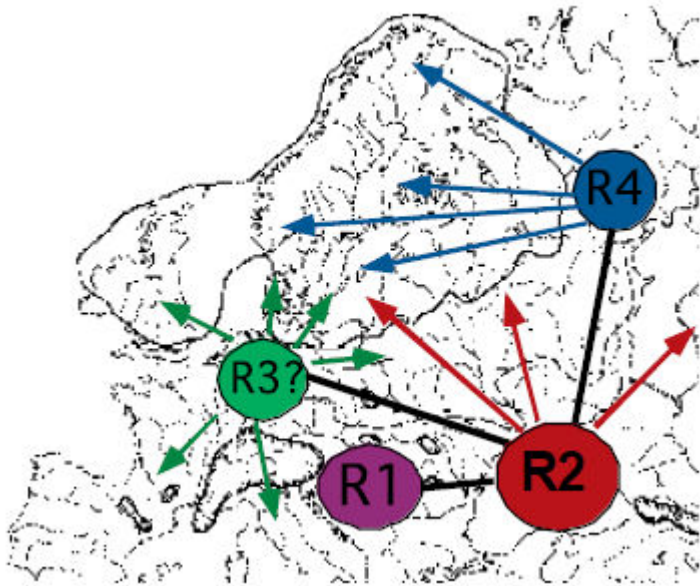


Figure 9 : Zones potentielles de refuge durant les périodes de glaciation et voies de colonisation possible (? indique que le refuge n'est pas clair) (Nesbo et al., 1999).

De plus, l'analyse cladistique imbriquée (Nested cladistic analysis) a permis d'établir les relations entre ces groupes et les zones possibles de refuge qui ont été utilisées pendant la période glaciaire. Le groupe de l'Europe du Sud inclut les populations grecques et celles du Danube du sud. L'haplotype du Danube du sud représente le plus ancien des haplotypes de perche. Le refuge danubien pourrait être, mais cela reste à confirmer, à l'origine de l'ensemble de la lignée de perche qui s'est différenciée suite aux « goulots d'étranglement » au cours des périodes de glaciations antérieures bien qu'il ne contribue pas directement à la recolonisation de l'Europe de l'Ouest et du Nord (Nesbo et al., 1999). Ce dernier groupe qui est de l'Europe du Nord inclut les populations de la Norvège du Nord et celles du côté ouest du fjord d'Oslo. Un troisième groupe représente l'Europe de l'Est et les populations sibériennes. Ce groupe est limité au sud par la mer Baltique ainsi que le groupe de l'Europe de Sud ; et au nord par la mer du Nord et les populations d'Estonie. Ce groupe aurait probablement migré depuis l'ensemble mer Noire-mer Caspienne qui formait, durant les glaciations saliennes et les premières phases des dernières glaciations, un système d'eau douce fermé et isolé de la mer Méditerranée. C'était le refuge de certaines populations du Sud

et de celles de l'Europe de l'Est. Le dernier groupe rassemble toutes les populations de l'Europe de l'Ouest qui ont aussi une origine post-glaciaire. En fait, l'haplotype (F) spécifique de l'Europe de l'Ouest (Figure 8B) a été observé avec une forte fréquence dans le Danube supérieur qui pourrait en être le refuge. Cependant, un autre haplotype (M) s'y trouve aussi avec une forte divergence de l'haplotype (F) (1% de divergence). Alors, il serait possible qu'après la colonisation de l'Europe de l'Ouest, la perche ait migré jusqu'au Danube. En plus, les plus fortes variations d'ADN-nucléaire et d'ADN-mitochondrial sont observées dans les bassins hydrographiques du Nord de l'Europe de l'Ouest (Vistule, Elbe et Rhin). Ces bassins versants ont probablement subi une introgression depuis d'autres refuges comme la mer Baltique. Ceci peut être expliqué par le fait que les différents plans d'eau et rivières du Nord et du Sud de l'Europe de l'Ouest étaient en contact lors de la déglaciation, mais le refuge glaciaire reste encore à déterminer avec précision (Figure 9) (Nesbo et al., 1999).

IV. Structure génétique de la perche eurasienne à petite échelle

Douze études ont été réalisées à plus petite échelle sur la variabilité génétique de la perche eurasienne, dont les huit plus récentes ont utilisé des microsatellites comme outil d'analyse. Parmi ces dernières, deux études ont été effectuées sur le lac Constance (Gerlach et al., 2001; Behrmann-Godel et al., 2006), trois en Mer Baltique (Bergek & Björklund, 2009; Bergek et al., 2010 ; Olsson et al., 2011), deux dans le lac Erken en Suède (Bergek & Björklund, 2007 ; Bergek & Olsson, 2009) et une dans le bassin de Biotest en Suède (Demandt, 2010). Généralement, ces études portent sur l'analyse d'au moins cinq microsatellites et environ 30 individus sont échantillonnés par localité de prélèvement. L'ensemble des informations concernant ces études est résumé dans le tableau 2. A noter qu'au sein de chaque région étudiée, le choix des localités échantillonnées, qui sont en majorité en zone littorale, n'est jamais justifié et leur nombre dépend de la taille de la région étudiée. Tous les hydrosystèmes étudiés ont présenté une certaine variabilité génétique, mais cette dernière n'aboutit pas toujours à la définition de sous-populations.

Tableau 2 : Principales caractéristiques des douze études analysant la variabilité génétique de populations de perche eurasienne à l'aide de microsatellites.

Auteurs	Hydosystèmes	Nombre de site de prélèvement	Détail	Période d'échantillonnage	Nombre total d'individus (âge)	Nombre d'individus par localité	Nombre de microsatellites utilisés
Gerlach et al. (2001)	Lac Constance + 3 autres lacs	6 + 3	6 pour Constance + 3 autres lacs (1)	Hiver 1997/1998	162 (de 0+ to 3+)	18	5
Behrmann-Godel et al. (2006)	Lac Constance	5	Zone pélagique du lac inférieur (2)		99 (larves)	20	5
Bergek & Björklund (2007)	Lac Erken	9	Zone littorale à une profondeur de 4 m	Août 2004, la nuit	256 (2+)	28-30	8
Demandt (2010)	Bassin Biotest (Suède)	5		Octobre (1977, 1982, 1988, 1994, 2000)			5
Bergek & Björklund (2009)	Archipel de la mer Baltique	13	2 espaces géographiques (3)	2005	420 (2-4 ans)	27-36	7
Bergek & Olsson (2009)	Lac Erken	4		Août	177	43-45	6
Bergek et al. (2010)	Littoral Est de la Suède au Nord de la mer Baltique	6		Août	273		6
Olsson et al. (2011)	Littoral du Suède de la mer Baltique	18		Mai-juin 2004 (4)	819 (adultes)	31-50	5

(1) Grosser Vätersee, Lac Zurich, Lac Walensee / différentes méthodes : Pêche électrique, chalutage, filet maillant ; (2) chalut avec filet à plancton et multi-net conique ; (3) un large (G) de 2-13 Km et un petit (P) de 300m à 2Km (pas clair)/ Zone littorale de 2 à 5,5 m de profondeur/ filet maillant multiple ; (4) deux sites en novembre et avril.

Trois études ont été réalisées dans le Lac Constance (Gerlach et al., 2001 ; Behrmann-Godel et al., 2004 ; Behrmann-Godel et al., 2006), qui fait partie du groupe de l'Europe de l'Ouest (Nesbo et al., 1999). Ce lac couvre une superficie de 535 km² avec une profondeur maximale de 254 m et est subdivisé en deux sous lacs. La première avait pour objectif d'étudier la diversité génétique des perches capturées dans six localités du lac Constance et de trois autres lacs (Lac Grosser Vätersee, Lac Zurich, Lac Walensee) (Figure 10).

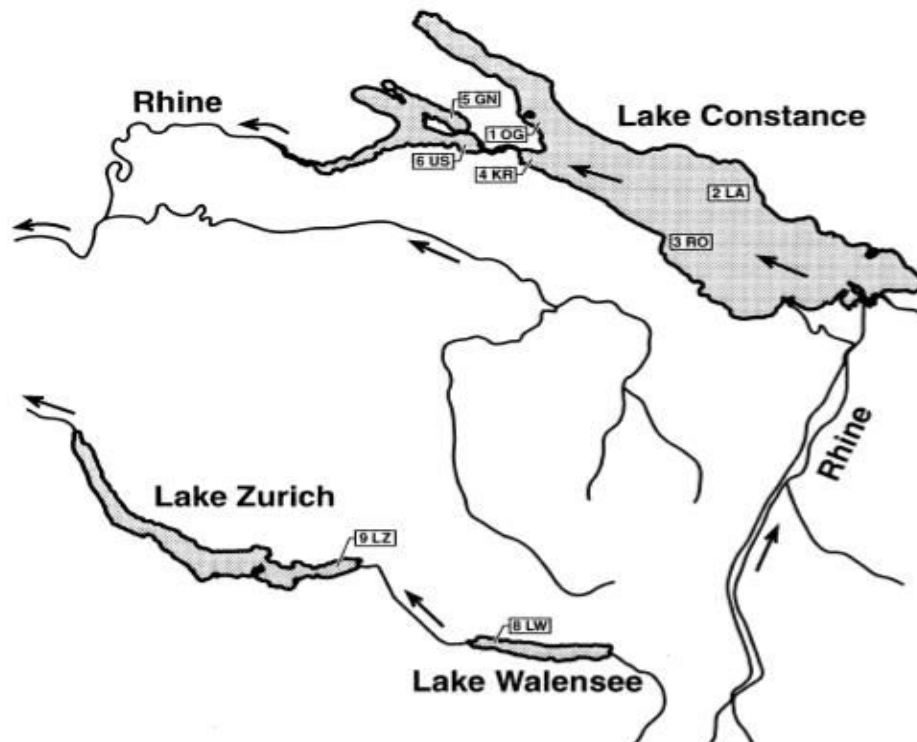


Figure 10 : Localisation des sites d'étude définis au niveau des lac Constance, lac de Zurich et lac du Walensee pour l'étude de Gerlach et al. (2001) (Le Lac Grosser Vätersee en Allemagne n'est pas représenté).

Pour cette étude, 18 individus de différentes classes d'âge par localité ont été génotypés à l'aide de cinq microsatellites (Svi6, Svi17, Svi18, Svi26 et Svi29). Des larves et juvéniles des classes d'âge 0⁺ et 1⁺ ont été échantillonnés dans la partie Ouest du lac (4 sites) alors que des adultes âgés de 2 ans ou plus ont été échantillonnés dans la partie Est (2 sites) et des 3⁺ dans les lacs Zurich et Walensee (1 site par lac). L'analyse a montré que ces poissons étaient divisés en deux sub-populations, l'une est située à l'Est et l'autre à l'Ouest avec une valeur de différenciation génétique G_{ST} de 0,07 ($P < 0,001$) (Gerlach et al., 2001). Les poissons

échantillonnés dans les lacs Walensee (8LW) et Zurich (9LZ) étaient aussi génétiquement similaires aux perches de l'Est du lac de Constance. Alors que les poissons du lac Grosser Vätersee (à proximité de Berlin) manifestaient un haut degré de subdivision génétique par rapport aux autres populations. Toutefois, il faut rappeler que les populations étudiées appartenaient à des âges différents. Or, les juvéniles et les adultes présentent des comportements et des répartitions différentes dans les milieux (Eklov, 1997). Les juvéniles sont pélagiques durant les premiers stades de leur vie, puis retournent en zone littorale, tandis que les adultes sont sédentaires (Eklov, 1997). Par la suite, Behrmann-Godel et al. (2004) ont analysé les mêmes échantillons du lac Constance que Gerlach et al. (2001) à l'aide de l'ADNmt D-loop, mais ils n'ont détecté aucune preuve de division en deux sous-populations par les valeurs de pairwise- F_{ST} . Ils expliquent que si différentes lignées d'ADNmt ont colonisé le lac, l'absence de différenciation est due aux différentes hybridations et introgressions. Pour expliquer la présence de deux sous-populations génétiquement différentes que Gerlach et al. (2001) ont déterminées, Behrmann-Godel et al. (2004) supposent qu'elles se sont développées après la colonisation et qu'elles représentent le résultat d'une différenciation par sympatrie.

Le lac Erken, de dimensions plus petites (superficie=24 km² et profondeur maximale de 21 m) et d'un âge plus jeune, a révélé une multitude de sous-populations (Bergek & Bjorklund, 2007) (Figure 11).

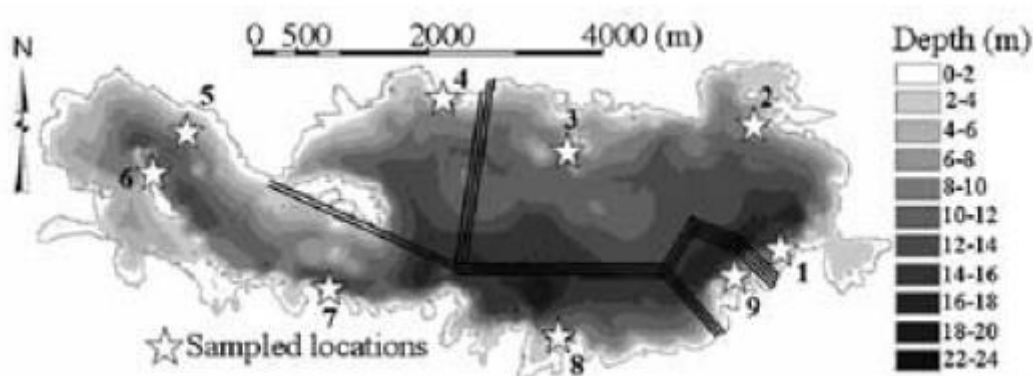


Figure 11 : Localisation des neuf sites d'étude au niveau du lac Erken (Bergek & Bjorklund, 2007).

La plus forte discontinuité génétique a été observée au centre du lac et entre les sites littoraux séparés par des zones profondes, ceci suppose que les eaux profondes constituent une barrière à la dispersion des perches. En comparant 4 sites au niveau de ce lac en août 2004 et août 2006, Bergek & Olsson (2009) ont montré une stabilité de la différenciation génétique entre les périodes et donc une restriction au flux génétique au cours du temps.

Par rapport aux lacs, les systèmes ouverts manifestent une divergence moins stable dans le temps (Olsson et al., 2011). Prenant le cas de la mer Baltique, une étude récente a examiné 18 localités tout au long du littoral suédois en génotypant 45 individus par localité (819 individus étudiés au total à l'aide de 5 microsatellites : Svi7, Svi10, Svi11, Pfla1 et Pfla9). La figure 12 montre les différents sites d'étude ainsi que les différentes barrières de flux génétique déterminées.

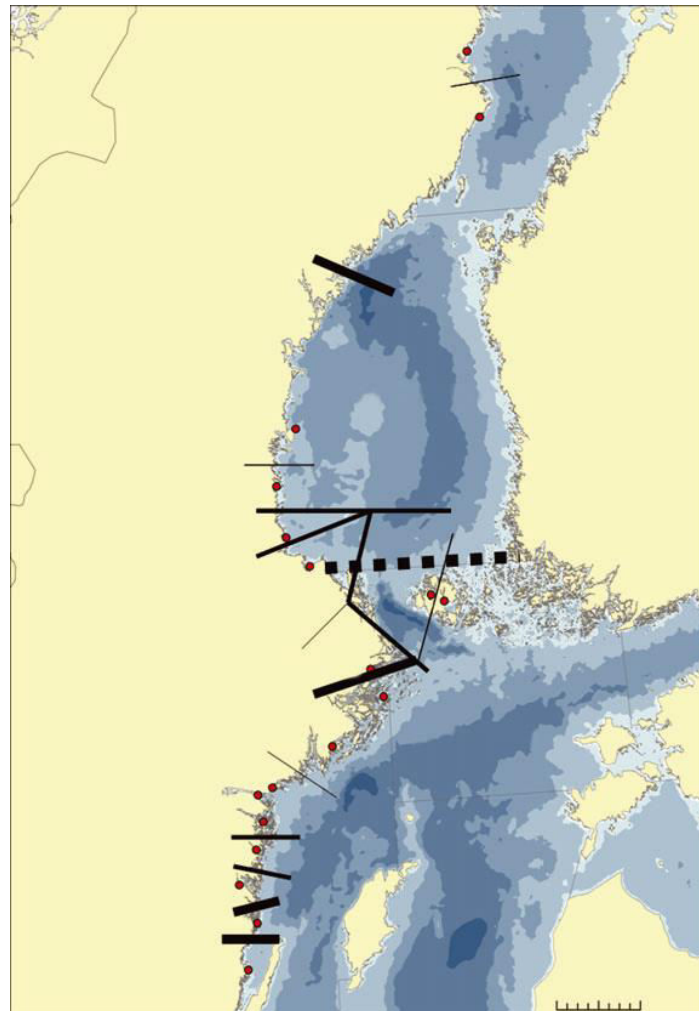


Figure 12 : Localisation des sites d'étude (points rouges) au niveau du littoral suédois de la mer Baltique analysés par Olsson et al. (2011). Les bars et leurs épaisseurs indiquent les différentes barrières de structuration génétique.

L'épaisseur des barrières indique le nombre de loci différents de part et d'autre de celles-ci (fine : 3 loci ; moyenne : 4 loci ; épaisse : 5 loci). Comme le montre cette figure, une structuration génétique spatiale a été mise en évidence tout au long du littoral. De plus, une forte différence dans la structuration génétique des populations des deux bassins (Golfe de Botnie et centre de la mer Baltique) a été révélée. Au niveau du Golfe de Botnie, il existe une relation positive entre la distance génétique et la distance géographique, alors que dans le centre de la mer Baltique, l'isolation génétique ne dépend pas des distances géographiques : ceci suppose une structuration génétique plus élevée au sud qu'au nord de la mer Baltique. Une autre différence a été démontrée entre les sites côtiers (« inshore ») et les sites plus au large (« offshore ») qui manifestent un flux génétique plus réduit. Dans ce cas, c'est la profondeur et les brusques gradients environnementaux qui joueraient le rôle de barrière génétique (Olsson et al., 2011).

En conclusion, la perche eurasienne présente différents patrons de structure génétique en fonction du type d'habitat. Cependant, il est étonnant qu'au sein d'un système fermé et relativement petit, comme dans les divers lacs étudiés, différentes sous-populations soient identifiées alors que dans un système ouvert et plus grand, comme la mer Baltique, aucune sous-population nettement différenciée ne soit mise en évidence. Par ailleurs, les études dans le lac Constance et le lac Erken ont été réalisées respectivement en hiver et en été (août), celle conduite dans la mer Baltique a été réalisée en mai-juin qui correspond à la période de reproduction de la perche. Or, Laikre et al. (2005) ont démontré que la structure génétique peut-être différente pendant la saison de reproduction et en dehors de celle-ci. Or, seule la structure génétique au cours de la période de reproduction a un sens biologique, car les poissons peuvent se déplacer en dehors de cette période, mais ne représentent pas un groupe d'individus en panmixie et liés à une zone géographique de reproduction. Alors, un échantillonnage en dehors de la période de reproduction pourrait ne pas représenter la réelle structure génétique de la population. Donc, il serait intéressant d'évaluer la structure génétique au cours de la période de reproduction et de la comparer avec les résultats hors période de reproduction. De plus, étant donné que la perche retourne sur son site natal pour pondre, les différences génétiques, si elles existent, au cours de la reproduction devraient être les plus fortes entre les différents groupes de reproducteurs (les adultes qui retournent au même site).

Enfin, en ce qui concerne le lac de Constance, chaque localité échantillonnée représentait un groupe d'âge différent des autres. La première sous-population comprenait des individus ayant un âge inférieur à 2 ans et la deuxième sous-population comprenait des individus ayant un âge supérieur à 2 ans, sachant que l'âge à la maturité sexuelle des femelles de perche est de deux-trois ans (Thorpe, 1977). Donc, il se pourrait que cette subdivision soit due à un effet cohorte. En fait, l'âge de la maturité sexuelle de la perche dépend de facteurs abiotiques surtout la latitude et la température (l'âge de la maturité tend à diminuer à haute température), mais aussi des facteurs génétiques liés à la vitesse de croissance : l'âge de la maturité est plus élevé chez les individus qui présentent une croissance plus rapide (Thorpe, 1977).

Problématique

Malgré l'importance économique et écologique considérable de la perche eurasienne, notamment en Europe, très peu d'études ont été réalisées à ce jour sur la variabilité génétique de cette espèce. En ce qui concerne les populations sauvages, les résultats apparaissent contradictoires et ne permettent donc pas d'extrapoler les connaissances acquises sur un milieu donné à d'autres milieux similaires. Pour les populations captives, aucune étude génétique n'a été réalisée à ce jour.

Cette thèse a donc deux objectifs principaux :

- Déterminer la structure génétique de populations sauvages de perche dans deux lacs alpins, le Lac Léman et le Lac Neuchâtel, afin de comparer la structure et la variabilité génétique entre les différents milieux naturels. Selon la structure génétique déterminée lors des précédentes études, il paraît intéressant d'évaluer si la période de reproduction influence cette répartition en étudiant la structure génétique des populations de perche en période de reproduction et hors période de reproduction. La question est de savoir si un échantillonnage hors période de reproduction induirait des erreurs d'interprétation. De plus, si les perches retournent sur un site donné pour pondre, il est intéressant de voir si la structure génétique au cours de deux périodes de reproduction successives est la même ou non.
- Caractériser le pool génétique des populations captives, afin d'évaluer l'effet de l'élevage sur la diversité génétique des populations en cours de domestication. En effet, les progrès réalisés au cours des quinze dernières années ont permis à la perche d'atteindre le quatrième niveau de domestication. A ce niveau, plusieurs scénarios sont possibles selon la gestion des stocks et la politique d'élevage des fermes. Nos résultats pourraient jeter les bases de futurs programmes d'amélioration génétique pour optimiser les performances d'élevage et sécuriser la gestion des exploitations percicoles.

Matériels et Méthodes

I. Description des hydrosystèmes naturels étudiés et des sites d'échantillonnage

1. Le Lac Léman

Le lac Léman (46° 26'N, 6° 33' E ; Figure 13) est un lac alpin d'origine glaciaire et tectonique, situé entre la Suisse et la France.

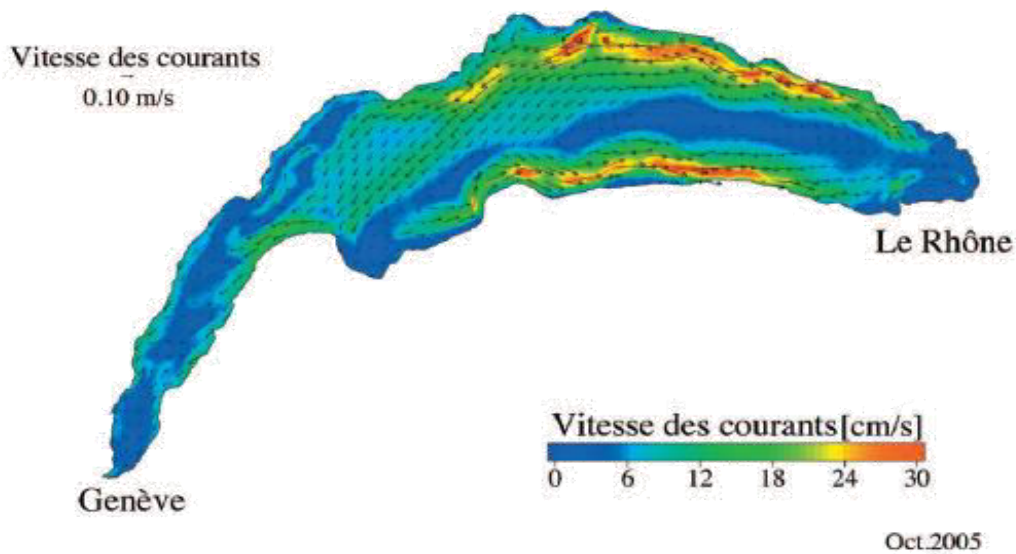


Figure 13 : Courants de surface moyens durant le mois d'octobre 2005, avec une grande gire tournant dans le sens antihoraire dans le Grand-Lac (Le Thi et al., 2012)

Il est d'une grande importance écologique et économique dans cette région. Le Léman est le plus grand lac de l'Europe de l'Ouest avec une superficie de 580 km² (CIPEL, <http://www.cipel.org/>), une profondeur maximale de 309 m et moyenne de 152,7 m. Il est subdivisé en deux sous lacs : un grand lac qui couvre 86% de sa superficie totale et un petit ne couvrant que 14% (Tableaux 3 et 4). Le volume d'eau total est d'environ 89 milliards m³ avec un temps de séjour de 11,40 ans.

Tableau 3 : Caractéristiques des deux sous lacs du Lac Léman (CIPEL, 2012).

Caractéristiques morphométriques	Léman	Grand Lac	Petit Lac
Surface (km² / %)	580,1 / 100	498,9 / 86	81,2 / 14
Surface de la zone 0-12 m (km² / %)	43,70 / 100	24,47 / 56	19,23 / 44
Volume (km³ / %)	89 / 100	86 / 96	3 / 4
Profondeur maximale (m)	309,7	309,7	76,0
Profondeur moyenne (m)	152,7	172,0	41,0
Longueur dans l'axe (km)	72,3	49,0	23,3

Tableau 4 : Caractéristiques du lac Léman et Lac Neuchâtel.

	Lac Léman	Lac de Neuchâtel
Nature du lac	lac chaud monomictique de 1er ordre et mésotrophe	Holomictique et mésotrophe
Altitude (m)	372	429
Superficie (km²)	580	215
Volume moyen (km³)	89,00	13,77
Temps de séjour théorique des eaux (ans)	11,40	8,25
Profondeur maximale (m)	309	153
Profondeur moyenne (m)	152,7	64,2
Longueur d'axe (km)	72,3	38,3
Largeur maximale (km)	13,0	8,2
Longueur des rives (km)	200,2	85,0
Structuration	Grand lac et petit lac	Un seul lac

Le lac Léman est alimenté par différents affluents mais aussi par la fonte du manteau neigeux des Alpes. Il appartient au bassin versant du Rhône. Le Rhône est son principal affluent qui le traverse d'Est en Ouest et dont le débit moyen est de 182 m³/s (Office Fédéral de l'Environnement OFEV, www.bafu.admin.ch) (Tableau 4). A l'extrémité Est du lac, les eaux du Rhône se jettent toutes en suivant les principaux courants dans le sens antihoraire. En effet, le « grand lac » présente une gire principale qui suit le sens antihoraire, tout au long de l'année mais surtout durant l'été quand la stratification thermique est établie. Dans la zone de passage entre le grand et le petit lac, une autre gire peut s'installer dans le sens horaire, puis des gires antihoraires reprennent dans le « petit lac » (Le Thi et al., 2012). La vitesse des courants est faible au centre du lac, augmente tout en se rapprochant des rives et peut atteindre une valeur maximale de 40 cm/s à la surface (Figure 13).

Le lac Léman abrite 27 espèces de poissons dont la truite commune *Salmo trutta*, le corégone *Coregonus albula*, l'omble chevalier *Salvelinus alpinus*, le brochet *Esox lucius*, la lote de rivière *Lota lota*, le gardon *Rutilus rutilus*, la carpe commune *Cyprinus carpio* et la perche eurasiennne (Masson, 1989).

2. Le Lac Neuchâtel

A environ 56 km au nord du lac Léman se trouve le lac de Neuchâtel situé en Suisse au pied du Jura (46° 54' 28''N, 6° 52' 2'' E ; Figure 14).



Figure 14 : Systèmes hydrographiques reliés aux lac Léman et lac Neuchâtel.

Couvrant une superficie de 215 km², sa profondeur maximale est de 153 m, alors qu'en moyenne elle est de 64,2 m. C'est un lac qui paraît homogène sans subdivision de sa colonne d'eau et dont le temps de séjour des eaux est de 8,25 ans (OFEV, 2012) (Tableau 4). Le lac Neuchâtel appartient au bassin versant du Rhin. Il est alimenté principalement par la Thielle qui se déverse dans le lac de Biemme et par le canal de Broye qui le relie au lac de Morat. Le lac Neuchâtel a subi une transformation de la morphologie de son littoral à cause de l'abaissement du niveau d'eau de 3,2 m, par la modification du régime hydrologique et l'artificialisation des rives (40%) (Périal & Vonlanthen, 2013). Parmi les 32 espèces de poisson datant de l'origine du lac, seulement 24 ont été répertoriées en 2011 (Périal & Vonlanthen, 2013). L'essentiel des captures liées à la pêche est constitué de corégones, de perches et de lotes. La distribution de la perche semble uniformément répartie dans le lac. Cependant, la proportion de perche avec des traces de parasites, type "blackspot" (provoquées par des vers plats comme *Posthodiplostomum cuticula*, *Apophallus donicus* ou *A. muehlingi*) est nettement supérieure en aval (Périal & Vonlanthen, 2013).

Le lac Neuchâtel est géographiquement très proche du lac Léman, une cinquantaine de kilomètres les sépare ; ces deux lacs subissent les mêmes conditions climatiques. Par contre, ils sont situés sur deux réseaux hydrographiques différents et ne sont connectés par aucun affluent commun (Figure 14).

3. Choix des sites d'échantillonnage

Pour étudier la structure génétique de la perche au niveau des lacs Léman et Neuchâtel, nous avons recherché des localités d'échantillonnage réparties sur l'ensemble des rives. Le choix de ces localités est basé sur trois critères : la nature des rives et du fond, la bathymétrie et la morphométrie des lacs.

2.1. La nature des rives et du fond

La perche recherche des fonds accidentés et des obstacles immergés pour s'abriter ainsi que la végétation aquatique (herbiers de *Myriophylles*, *Phragmites*, *Typha*, *Juncus*) surtout pour les juvéniles. Elle présente une affinité pour les fonds boueux, sableux ou de graviers et les eaux lentes (Thorpe, 1977). Elle profite des aménagements des rives où elle domine le peuplement piscicole (Bruslé & Quignard, 2001).

2.2. La bathymétrie

La perche présente un rythme d'activité alimentaire saisonnier avec une alimentation maximale en été (Michel & Oberdorff, 1995) (elle pourrait consommer environ 6.5% de son poids en juin) et nyctéméral avec des pics à l'aube et au crépuscule (Maclean & Magnuson, 1977). En été, les perches se répartissent dans la zone sub-littorale (3-15 m de profondeur et 2-6 m au-dessus de la thermocline) le jour, puis s'approchent du littoral la nuit. En hiver, elles se rapprochent du fond (35-70 m) la journée puis remontent en surface la nuit (vers 20 m). La distribution est plus homogène en hiver qu'en été (Bruslé & Quignard, 2001).

De plus, la perche se déplace vers les rives pour se reproduire en printemps et restent au niveau du littoral et des zones épilimnétiques (la couche supérieure de la zone éclairée) en automne avant de retourner en profondeur (Thorpe, 1977).

2.3. La morphométrie

Premièrement, il faut prendre des points représentant au maximum tout le plan d'eau et sur les deux rives. Pour cela, il faut respecter au maximum une distance constante entre les différentes localités. Puis, il faut prendre en considération la forme du lac s'il est constitué de sous-lacs ou non. Le lac Léman est constitué de deux sous-lacs, alors que le lac de Neuchâtel présente un plan d'eau homogène sans subdivision géographique.

2.4. Les sites d'échantillonnage

La Figure 15 présente la bathymétrie des deux lacs, les types de rive, les principaux affluents des lacs et les stations d'échantillonnage choisies. Le choix final de ces localités est également lié à la volonté de collaboration des pêcheurs professionnels pour la fourniture des poissons. Parmi les 49 pêcheurs professionnels travaillant sur le lac Léman (<http://www.lepecheurprofessionnel.fr/index.php/la-peche-professionnelle/les-organisations-professionnelles/les-associations/les-lacs-alpins>), sept ont accepté de nous fournir des poissons. Pour le lac Neuchâtel, quatre pêcheurs ont accepté de collaborer. Au final, c'est donc sept sites qui ont été échantillonnés pour le Lac Léman et quatre pour le lac Neuchâtel (Figure 15 et tableau 5). Les échantillons collectés correspondaient aux carcasses de perches récupérées après le filetage par les pêcheurs professionnels.

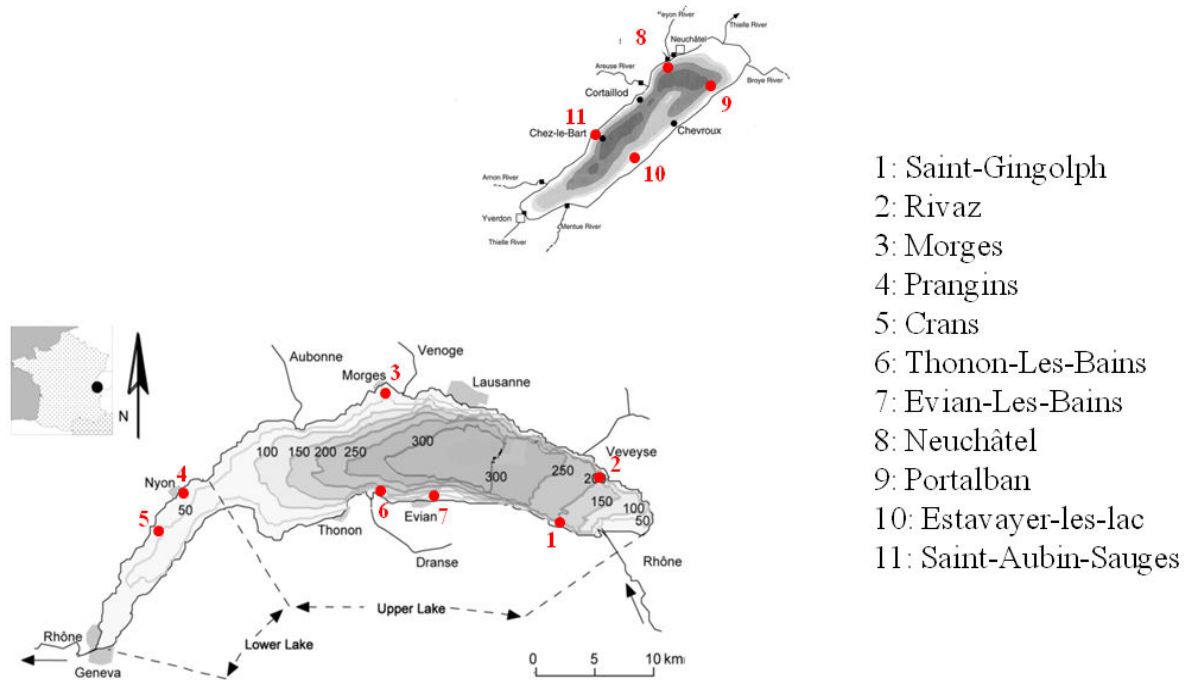


Figure 15 : Répartition des 11 stations d'échantillonnage sur le lac Léman et le lac Neuchâtel.

Tableau 5 : Différents sites d'échantillonnage et leurs caractéristiques.

Site	Pays	Coordonnées GPS	Profondeur (m)	Méthode de pêche
1: Saint-Gingolph (LL)	France	46.394242, 6.800037	5-20	Seine
2: Rivaz (LL)	Suisse	46.441408, 6.884303	6-15	Nasse
3: Morges (LL)	Suisse	46.501964, 6.488205	6-15	Nasse
4: Prangins (LL)	Suisse	46.386950, 6.247839	5-15	Nasse
5: Crans (LL)	Suisse	46.355233, 6.214975	6-15	Filet
6: Thonon-Les-Bains (LL)	France	46.403878, 6.522254	10-20	Filet
7: Evian-Les-Bains (LL)	France	46.401297, 6.583781	6-15	Filet
8: Neuchâtel (LN)	Suisse	46.989167, 6.933052	12-15	Filet
9: Portalban (LN)	Suisse	46.926255, 6.957957	12-15	Filet
10: Estavayer-le-Lac (LN)	Suisse	46.852791, 6.840926	15-20	Filet
11: Saint-Aubin-Sauges (LN)	Suisse	46.890539, 6.776325	10-15	Filet

LL: Lac Léman; LN: Lac Neuchâtel

3. Campagnes d'échantillonnage

Quatre périodes d'échantillonnage ont été choisies en tenant compte de la biologie de l'espèce. Premièrement, deux campagnes d'échantillonnage ont été positionnées en période de reproduction (1-3 juin 2012 et 3-5 juin 2013) afin d'étudier d'éventuels effets liés au phénomène de Homing décrit chez la perche (Jaerv, 2000 ; Zomora & Moreno-Amich, 2002). Après la reproduction, les perches migrant vers les zones riches en plancton qui constitue l'alimentation des larves et juvéniles de perche (Thorpe, 1977), nous avons planifié une troisième campagne d'échantillonnage les 11-12 septembre 2012, période à laquelle survient un pic de croissance de copépodes cycloïdes et de rotifères, au niveau du lac Léman (Balvay, 1984 ; 1996). Enfin, étant donné l'hydrodynamisme des lacs et les migrations d'hivernage des perches, nous avons défini une dernière campagne d'échantillonnage en hiver, le 20-21 février 2012. En fait, une stratification thermique s'installe en été dans les lacs, puis les eaux se mélangent en hiver. En fonction des températures, les perches migrent aussi verticalement dans les lacs.

4. Echantillonnage en milieu captif

Pour les stocks d'élevage, nous avons échantillonné deux fermes de periculture en France : Ferme (A) et ferme (B). Les informations décrites ci-dessous ont été **fournies par les periculteurs**. Les lettres suivantes sont utilisées pour identifier les différents stocks : X= ferme X ; Y= ferme Y ; B= stock de géniteurs ; F1= descendance de première génération.

4.1. Ferme « X »

Cinq stocks ont été prélevés (Figure 16).

- XB1 = Géniteurs issus de pontes collectées dans le lac Léman.
- XB2 = Géniteurs domestiqués issus d'animaux collectés dans le lac Léman plusieurs années auparavant (origine d'une autre ferme pericole, Percitech, Suisse).
- XF1B2 = Descendance de première génération des géniteurs XB2.
- XM = Géniteurs composés d'un mélange de diverses origines inconnues.
- XF1D = Géniteurs issus d'une première génération F1 originaire des étangs des Dombes.

4.2. Ferme « Y » :

Quatre stocks ont été prélevés (Figure 16).

- YB1= Géniteurs issus de pontes sauvages collectées dans le lac Léman mélangés avec des géniteurs issus d'une cinquième génération produite au laboratoire à partir de pontes fournies par le Centre de Formation et de Recherches en Aquaculture (CEFRA) de l'Université de Liège.
- YF1B1= Descendants du lot YB1.
- YB2= Géniteurs issus de pontes sauvages du Léman + Individus provenant d'une autre ferme percicole Percitech.
- YF1B2 = Descendants du lot YB2.

Il faut remarquer qu'il y a un réel manque de traçabilité sur les parcours de domestication et de l'histoire des géniteurs (niveaux de domestication) pour les différents stocks.

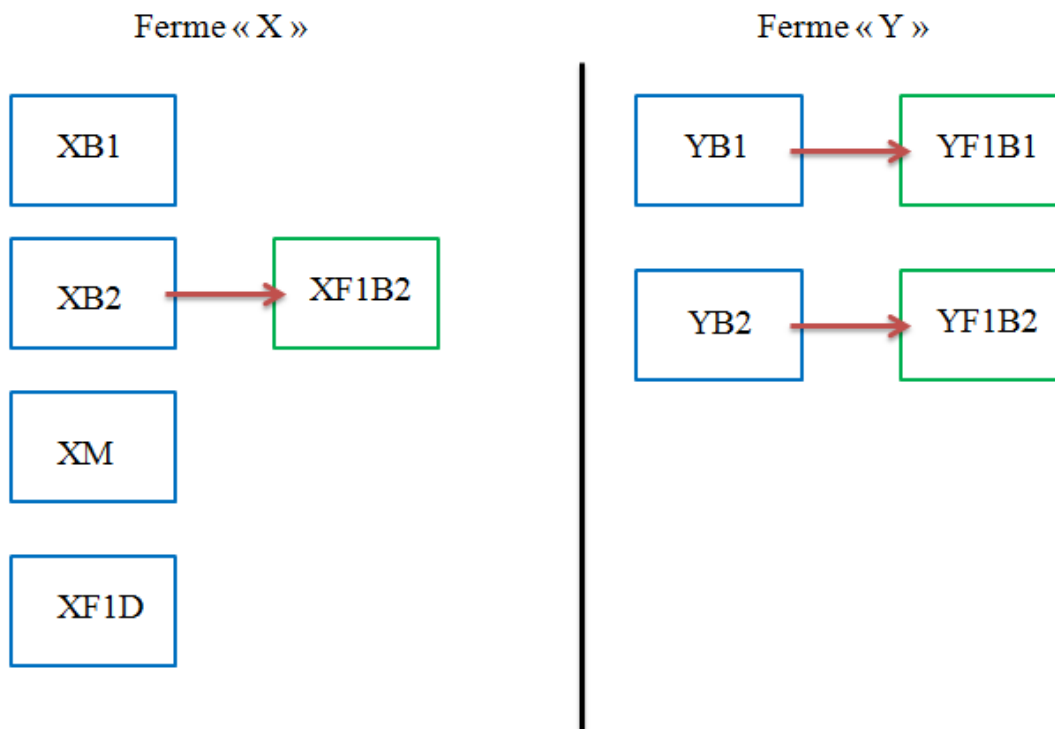


Figure 16 : Nombres, références et affiliations des différents stocks de perches échantillonnés dans les fermes percicoles « X » et « Y ». B : géniteurs ; F1 : descendance de première génération

II. Analyses moléculaires

1. Préparation des échantillons

Chaque lot d'échantillons a été préparé seul en évitant donc de les mélanger. Après désinfection de la paillasse et du matériel de travail (pinces et ciseaux) avec de l'éthanol, les échantillons ont été nettoyés un à un en insistant sur la nageoire caudale qui a été prélevée après. Puis, elles ont été étalées sur du papier, en faisant attention à ce que les nageoires caudales ne se touchent pas. A l'aide d'une pince et de ciseaux, un fragment de chaque nageoire caudale (en cas d'absence de nageoire caudale, j'ai pris une autre nageoire ou de la chair) de chaque poisson a été prélevé et conservé dans un microtube étiqueté et rempli avec de l'éthanol à 96% non contaminé.

Parallèlement, les opercules ont été prélevés selon la méthode de Le Cren (1958) en les nettoyant avec de l'eau chaude et froide. Les opercules, préalablement séchés, ont été stockés à sec individuellement dans des piluliers bien étiquetés. Les otolithes aussi ont été prélevés.

2. Extraction

L'ADN a été extrait à partir des fragments de nageoire caudale en suivant le protocole modifié d'Aljanabi & Martinez (1997). Les échantillons ont été digérés dans 440 µl de tampon de lyse contenant 0.4 M NaCl, 10mM Tris-HCl (pH 8.0), 2 mM EDTA (pH 8.0), 90 µl 10% SDS et 16 µl Protéinase K (10 mg/ml), puis mélangés par un vortex avant de les mettre en incubation pendant 1h à 60°C. 350 µl de 5M NaCl ont été ajoutés au mélange avant de les centrifuger pendant 30 min à 13 000 rpm (rotation par minute). Un volume de 600 µl de surnageant a été transféré dans un nouveau tube, en faisant attention de ne pas prendre du culot. Approximativement le même volume (600 µl) d'isopropanol froid (4°C) a été rajouté et le tout a été mélangé délicatement. Après une nuit à -20°C, le mélange a été centrifugé pendant 20 min à 4°C et à 13 000 rpm. Ensuite, le surnageant a été enlevé en faisant attention de ne pas prendre le culot. Une deuxième centrifugation de 10 min à 4°C et 13 000 rpm a été réalisée, après ajout de 200µl d'éthanol 70% froid (4°C). Enfin, le surnageant a été enlevé délicatement et le culot, qui correspond à l'ADN, a été mis à sécher jusqu'à l'évaporation totale de l'éthanol. L'ADN a été dilué dans 200 µl d'eau ultra pure et conservé à -20°C.

3. Choix des marqueurs moléculaires et amplification

Parmi les différents marqueurs moléculaires disponibles (Allozymes, RFLP, RAPD, AFLP, SNP, Minisatellites, microsatellites), nous avons choisi les microsatellites (ou STR Single Tandem Repeats) pour plusieurs raisons.

Les microsatellites sont constitués d'un tandem formé d'un motif de 2 à 6 nucléotides, répété jusqu'à plusieurs dizaines de fois. Ils sont largement répandus dans le génome et très polymorphes (Chistiakov et al., 2006). Leur polymorphisme peut donc être facilement mis en évidence par différentes techniques d'électrophorèse. Depuis quelques années, un grand nombre de microsatellites sont disponibles dans les banques de séquences ; des kits de microsatellites ont même été développés pour les races domestiques économiquement importantes (surtout les races bovines). Ce choix a été décidé pour plusieurs raisons : facilité d'amplification et de visualisation de ces marqueurs, et taux de polymorphisme adapté à la problématique de l'étude. De plus, les précédentes études sur la structure génétique de différentes populations de perche ont montré l'efficacité de ces marqueurs pour cette espèce.

Au départ, j'ai testé 19 microsatellites développés chez la perche eurasienne et chez d'autres espèces voisines comme la perche jaune (*Perca flavescens*) et le doré jaune (*Sander vitreus*) : *PflaL1*, *PflaL2*, *PflaL3*, *PflaL4*, *PflaL6*, *PflaL9*, *PflaL10* (Leclerc et al., 2000) et *YP60*, *YP68*, *YP78*, *YP111* (Li et al., 2007) développés chez la perche jaune, et *SviL6*, *SviL7*, *SviL10*, *SviL11* (Wirth et al., 1999) et *Svi17*, *Svi18*, *Svi26*, *Svi29* (Borer et al., 1999) développés chez le doré jaune. Ces microsatellites ont été utilisés lors de précédentes études (tableau 6), sauf *YP60*, *YP68*, *YP78*, *YP111*, *PflaL10*, *Pfla L2* et *Pfla L4* qui ont été choisis du fait de leur polymorphisme élevé. Seulement 12 microsatellites ont été amplifiés. Selon les tailles des amorces et les températures d'hybridation, nous avons mis en place quatre multiplex comme le montre le tableau 6. La réaction d'amplification contenait 5 µl de Type-it Multiplex PCR Master Mix (Qiagen), 1 µl d'ADN (40 ng/µl), 1 µl de mélange de microsatellites et 3 µl d'eau ultra pure. Comme l'amplification a été conduite en multiplex, j'ai utilisé des amorces fluorescentes (VIC, NED, 6-FAM and PET) pour le génotypage.

Le programme de PCR comprenait une première étape de dénaturation initiale de 5 min à 95°C, suivie de 30 cycles composés d'une dénaturation de 30s à 95°C, d'une hybridation de 90s à la température d'hybridation du multiplex (55°C ou 48°C) et une extension de 30s à 72°C. Pour finir, l'extension finale était de 45 min à 60°C.

Tableau 6 : Marqueurs microsatellites utilisés et nombre d'individus analysés par site lors de précédentes études de la variabilité génétique de populations de perche eurasienne.

Etudes	Nombre d'individus (nombre d'allèles)																
	<i>Svi4</i>	<i>Svi6</i>	<i>SviL7</i>	<i>SviL10</i>	<i>SviL11</i>	<i>Svi17</i>	<i>Svi18</i>	<i>Svi26</i>	<i>Svi29</i>	<i>PF1</i>	<i>PF2</i>	<i>PF5</i>	<i>Pfla1</i>	<i>Pfla3</i>	<i>Pfla5</i>	<i>Pfla6</i>	<i>Pfla9</i>
Golf de Bothnia et mer Baltique centrale (Olsson et al., 2011)			45 (26)	45 (11)	45 (11)								45 (14)				45 (39)
Lac de Constance, lac Zurich, lac Walensee (Gerlach et al., 2001)		18 (6)				18 (7)	18 (7)	18 (10)	18 (4)								
Lac de Constance (Behramann-Godel et al., 2006)		20 (5)				20 (6)	20 (6)			20 (12)		20 (6)					
Lac Erken (Bergeck & Bjorklund, 2007)	30		30	30	30								30	30		30	30
Bassin Biotest (Demandt, 2010)			25,4	25,4	25,4								25,4	25,4			
Mer baltique (Bergeck & Bjorklund, 2009)			30-36	30-36	30-36								30-36	30-36	30-36		30-36

4. Génotypage des microsatellites

La migration des fragments d'ADN a été réalisée en utilisant le séquenceur ABI 3130XL 16 capillaires (Applied Biosystems). Pour cela, chaque produit de PCR a été dilué ($\times 100$, $\times 50$, $\times 10$) dans de l'eau milliQ autoclavée, en fonction de la concentration initiale. Ensuite, chaque 3 μ l de chaque dilution de PCR a été mélangé avec 15 μ l de Formamide (Hi-Di™ applied Biosystems) et 0,2 μ l de marqueur de taille standard GeneScan™ 600 LIZ® (Applied Biosystems). Enfin, les données ont été analysées par GENEMAPPER 4.0 pour déterminer la taille des allèles pour chaque microsatellite (figure 17). L'amplification a été réalisée à l'Institut des Sciences d'Evolution à Montpellier (ISEM) et le génotypage à la plateforme « Génomique Environnementale de l'ISEM-Labex Centre "Méditerranéen Environnement Biodiversité/ Plateforme Génotypage – Séquençage ».

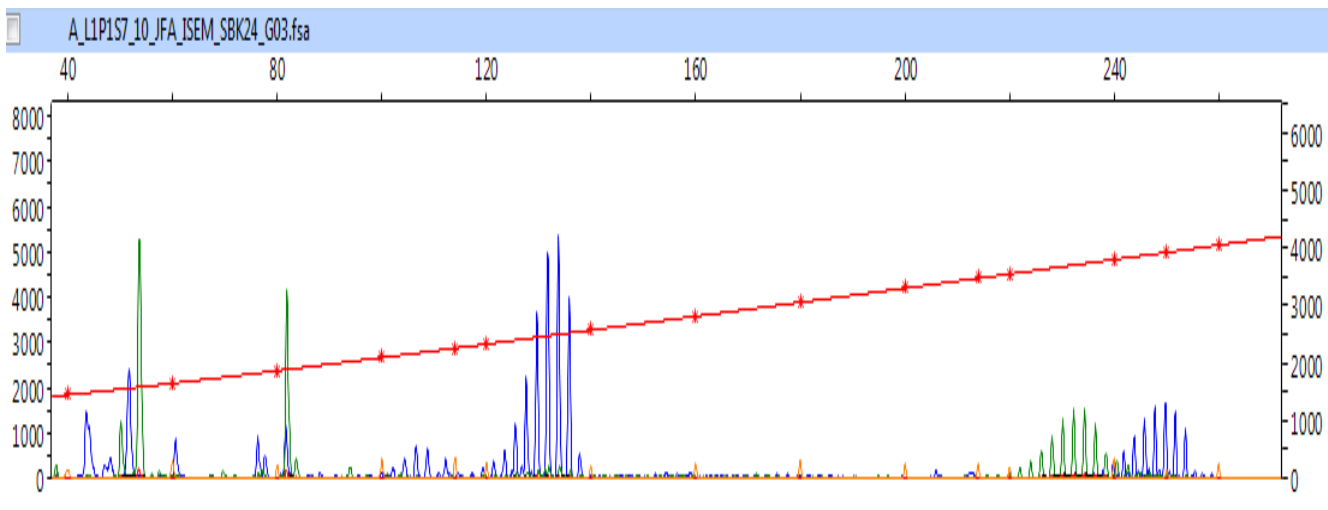


Figure 17 : Illustration des pics d'allèles de trois microsatellites en multiplex avec le logiciel GENEMAPPER.

III. Paramètres étudiés et analyses statistiques

1. Etude de la diversité génétique

La liste ci-dessous présente les différents coefficients génétiques qui ont été calculés ou estimés lors de cette étude.

- *A* :

Nombre d'allèles par locus.

- ***A_r*** :

Richesse allélique : Nombre d'allèles par locus corrigé par le nombre d'échantillons.

- ***A_p*** :

Nombre d'allèles privés : Nombre d'allèles privés qui existent seulement dans un groupe donné.

- ***H_o*** :

Hétérozygotie observée : C'est le nombre d'individus hétérozygotes observés sur le nombre total d'individus.

- ***H_e*** :

Hétérozygotie attendue : C'est le nombre d'individus hétérozygotes attendus (prévus) sur le nombre total d'individus.

- ***HWE*** :

Equilibre de Hardy-Weinberg : C'est la proportion d'individus homozygotes et hétérozygotes observés respectant ou non celle attendue à l'équilibre, à partir des fréquences de chaque allèle pour chaque locus.

- ***F_{IS}*** :

Indice de déséquilibre en hétérozygotes : Indice de fixation intra-population. Cet indice met en évidence des déséquilibres dans les proportions entre hétérozygotes et homozygotes au sein des populations. Il estime la corrélation des gènes chez les individus dans une population.

- ***F_{ST}*** :

Indice de différenciation : Indice de fixation inter-population. Cet indice permet de quantifier le niveau de différenciation entre les populations. Il estime la corrélation des gènes entre les individus dans une population par rapport à l'ensemble des populations.

- ***F_{ST-pairwise}*** :

Différenciation génétique par paires de populations.

- ***IBD*** :

Isolement par la distance : Corrélation (R) entre la distance génétique et la distance géographique estimée en calculant la similarité génétique (M) (Slatkin, 1993).

- ***r***:

Coefficient de parenté: C'est la probabilité qu'un gène ou un allèle pris au hasard en un locus quelconque chez un individu, soit identique à un gène ou allèle pris au hasard au même locus chez un autre individu.

- ***N_e***:

Taille efficace: C'est le nombre d'individus d'une population capables de transmettre sa variabilité génétique d'une génération à l'autre.

- ***F***:

Coefficient de consanguinité: C'est la probabilité pour que deux gènes d'un locus donné soient identiques par descendance. Dans une population fermée, il est calculé ainsi : $F = 1/2N_e$.

2. Approches statistiques

Des analyses statistiques ont été élaborées pour comparer certains coefficients génétiques (H_o , H_e , A , A_r , r). Sous les conditions de normalité, les analyses ont été effectuées par une Analyse de Variance (ANOVA) soit à un facteur ou à deux facteurs indépendants, puis un test post-hoc de Tukey a été effectué pour identifier les groupes statistiquement différents. Tous ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica.

3. Logiciels utilisés

Le tableau ci-dessous présente les différents logiciels utilisés, leurs fonctions, leurs références ainsi que leurs sites informatiques.

Tableau 8 : Logiciels utilisés pour les analyses génétiques de ce travail

Logiciels	Fonctions	Référence (site Web)
MICROCHECKER	Détecter les erreurs de génotypage, estimer les fréquences d'allèles nuls et ajuster les fréquences alléliques et génotypiques pour des analyses génétiques.	Van Oosterhout et al., 2004 (http://www.microchecker.hull.ac.uk/)
GENEPOP 4.2.1	Calculer la diversité et la divergence génétique. Tester l'équilibre d'Hardy-Weinberg et les déséquilibres de liaison.	Raymond & Rousset, 1995 http://kimura.univ-montp2.fr/~rousset/Genepop.htm
GENETIX 4.05	Calculer les indices en génétique des populations pour évaluer la diversité et la divergence génétique. Il permet une analyse multifactorielle AFC.	Belkhir et al., 2004 http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/intro.htm
HP-RARE 1.1	Calculer le nombre d'allèles par locus, la richesse allélique et les allèles privés.	Kalinowski, 2005 http://www.montana.edu/kalinowski/Software/HPRare.htm
STRUCTURE 2.3.4	Identifier des groupes génétiques différents et assigner les individus aux groupes les plus probables.	Pritchard et al., 2000 http://pritchardlab.stanford.edu/structure.html
STRUCTURE HARVESTER	Déterminer le nombre de groupes génétiques le plus probable en suivant la méthode d'Evanno et al. (2005)	Earl & VonHoldt, 2012 http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/
BAPS 6	Assigner des individus à des groupes génétiques dont le nombre n'est pas fixé à l'avance.	Corander et al., 2003 http://www.helsinki.fi/bsg/software/BAPS/
IBD web service 3.23	Détecter l'existence d'une isolation génétique en fonction de la distance géographique ou non.	Jensen et al., 2005 http://ibdws.sdsu.edu/~ibdws/
ML-RELATE program	Estimer le coefficient de parenté par la méthode du maximum de vraisemblance, et allouer une relation de parenté (PO; HS; FS; U) pour chaque couple d'individus.	Kalinowski et al., 2006 http://www.montana.edu/kalinowski/Software/MLRelate.htm
COANCESTRY	Calculer le coefficient de parenté entre les individus par sept estimateurs différents.	Wang, 2011 http://www.zsl.org/science/software/coancestry/
COLONY 2.0	Affecter des individus en groupes plein-frères imbriqués au sein des groupes demi-frères en utilisant l'approche du maximum de vraisemblance et déterminer le nombre de familles et les individus qui les composent.	Jones & Wang, 2010 http://www.zsl.org/science/software/colony/
PEDIGREE .2.0	Reconstruire le pedigree d'un groupe d'individus en se basant sur leur génotype.	Herbinger, 2005 http://herbinger.biology.dal.ca:5080/Pedigree/
ONeSAMP 1.2 program	Déterminer la taille efficace à partir des données de microsatellites pour une seule population, en utilisant l'approche Bayésienne.	Tallmon et al., 2008 http://genomics.jun.alaska.edu/asp/Default.aspx

Résultats

Partie I

Structure génétique de la perche eurasienne (*Perca fluviatilis* L.) dans le lac Léman à la fin de la période de reproduction

« Journal of Great Lakes Research » (publié)

Ben Khadher, S., Agnèse, J.F., Milla, S., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning season. *Journal of Great Lakes Research*, **41**: 846-852.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006>

Structure génétique de la perche eurasienne (*Perca fluviatilis* L.) dans le lac Léman à la fin de la période de reproduction

Résumé

La perche eurasienne *Perca fluviatilis* L. est une espèce de poisson d'eau douce largement distribuée dans toute l'Eurasie. C'est une espèce économiquement et écologiquement importante. Dans certains lacs, les populations de perche présentent un degré élevé de différenciation génétique et sont donc subdivisées en sous-populations. Dans le lac de Constance, qui couvre 535 km², deux sous-populations génétiquement différentes ont été observées, l'une dans la partie ouest et l'autre dans la partie est du lac (Gerlach et al., 2001). Dans le lac Erken (24 km²), la différenciation génétique trouvée a été corrélée avec des barrières comme la profondeur. Dans ce lac, neuf sous-populations ont été identifiées (Bergek & Björklund, 2007). Cependant, le long de la côte suédoise de l'archipel de la mer Baltique, malgré un isolement par la distance, aucun sous-groupes génétiquement différents n'a été mis en évidence (Olsson et al., 2011).

Dans cette étude, nous avons réalisé la première analyse de la structure génétique de la perche eurasienne dans le lac Léman. Douze marqueurs microsatellites ont été analysés pour 394 poissons échantillonnés à la fin de la période de ponte et au niveau de 7 sites situés tout autour du lac.

Douze comparaisons par paires (F_{ST} -pairwise) parmi les 21 possibles étaient significativement différentes. Cependant, la différenciation génétique globale (F_{ST}) était faible (0,0035). De plus, les analyses d'assignation bayésienne ont indiqué la présence d'une seule population panmictique dans le lac. Par conséquent, la population de perche eurasienne du lac Léman devrait être gérée, en commun entre les deux pays (France et Suisse), comme un seul stock.



Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning season



Sana Ben Khadher^a, Jean-François Agnès^b, Sylvain Milla^a, Fabrice Teletchea^{a,*}, Pascal Fontaine^a

^a Université de Lorraine, Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, USC INRA 340, F-54505 Vandœuvre-lès-Nancy, France

^b Institut des Sciences de l'Evolution, ISEM, UMR-IRD 226, UMR-CNRS 5554, Case Courrier 63, Université Montpellier 2, F-34095 Montpellier CEDEX 05, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 8 August 2014

Accepted 17 April 2015

Available online 11 May 2015

Communicated by Wendylee Stott

Index words:

Perca fluviatilis

Genetic structure

Microsatellites

Lake Geneva

Spawning

ABSTRACT

The study provides the first analysis of the genetic structure of an economically and ecologically important fish species, Eurasian perch, in Lake Geneva. Twelve microsatellite markers were analyzed for 394 fish sampled at the end of the spawning season from seven sites located all around the lake (between 42 and 61 fish per site). The measure of genetic differentiation, F_{ST} , was low overall (0.0035), but significant for twelve pairwise site comparisons. In contrast, Bayesian cluster analyses indicated no support for the presence of more than one distinct genetic cluster. We conclude that there is only one population in the lake. Therefore, the Eurasian perch should be managed as a single stock.

© 2015 International Association for Great Lakes Research. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

Introduction

The Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, is a temperate freshwater fish species found throughout central and northern Europe, except in southern regions, such as the Iberian Peninsula, central Italy, and the Adriatic and Aegean basins (Kottelat and Freyhof, 2007). Eurasian perch is commercially important in Western Europe, especially in Alpine regions as well as in Benelux and Scandinavian countries (Fontaine, 2004; Fontaine et al., 2009). However, harvest is highly variable (both in quality and quantity) because it depends on environmental conditions (Fontaine, 2004). In addition to commercial fisheries, perch farming started about two decades ago (Fontaine et al., 2009). By 2012, perch aquaculture production rose to 435 tons (FAO, 2014, www.fao.org). In addition to its socio-economic importance, perch is also used as a bioindicator in environmental monitoring studies (Neuman and Sandström, 1996; Olsson et al., 2011). Despite its commercial importance and use as a bioindicator, few studies have examined the genetic variability of *P. fluviatilis*.

Bergek and Björklund (2009) and Olsson et al. (2011) studied the genetic structure of perch populations from the Baltic Sea. Along the Swedish coast and in the archipelago of the Baltic Sea, perch populations were genetically differentiated following a model of isolation by

distance. Along the west coast of the Baltic Sea, deep water might represent a barrier to gene flow, leading to differentiation between perch from the North (Gulf of Bothnia) and those from the central area of the sea. However, this differentiation was not strong enough to separate the perch into two different populations (Olsson et al., 2011). In studies of perch populations in lakes, Gerlach et al. (2001) and Bergek and Björklund (2007) reported different patterns, two populations were observed within Lake Constance (Germany) and nine within Lake Erken (Sweden).

Lake Geneva, located between France and Switzerland (46°26'N, 6°33'E), is the largest Alpine and Subalpine lake in Central Europe. It is also the largest natural lake in Western Europe; its volume is approximately 89 km³ with a surface area of 580 km² and a maximum depth of 309 m. The main inflow of Lake Geneva is the Rhône River, which rises in the Alps and flows into the Mediterranean Sea. It is fed by rivers and snow melt from the Alps and the Jura mountain chains (Assouline et al., 2008). This monomictic and mesotrophic lake (Assouline et al., 2008; Gerdeaux, 2011) is generally divided into two sub-lakes: the eastern Upper Lake (86% of the total area) and the western Lower Lake (14% of the total area) (see Fig. 1; Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, 2012, www.cipel.org). Eurasian perch have been found in Lake Geneva since the last glacial period; and no records of perch stocking could be found. Catch rates for all species in Lake Geneva are variable but have not exceeded 1000 tons per year from 1976 to 2010. Wild perch catches represented 66.2% of the total volume, and declined to 40.8% between 2006 and 2010,

* Corresponding author. Tel.: +33 3 83 68 42 78.

E-mail addresses: sana.ben-khadher@univ-lorraine.fr (S. Ben Khadher), fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr (F. Teletchea).

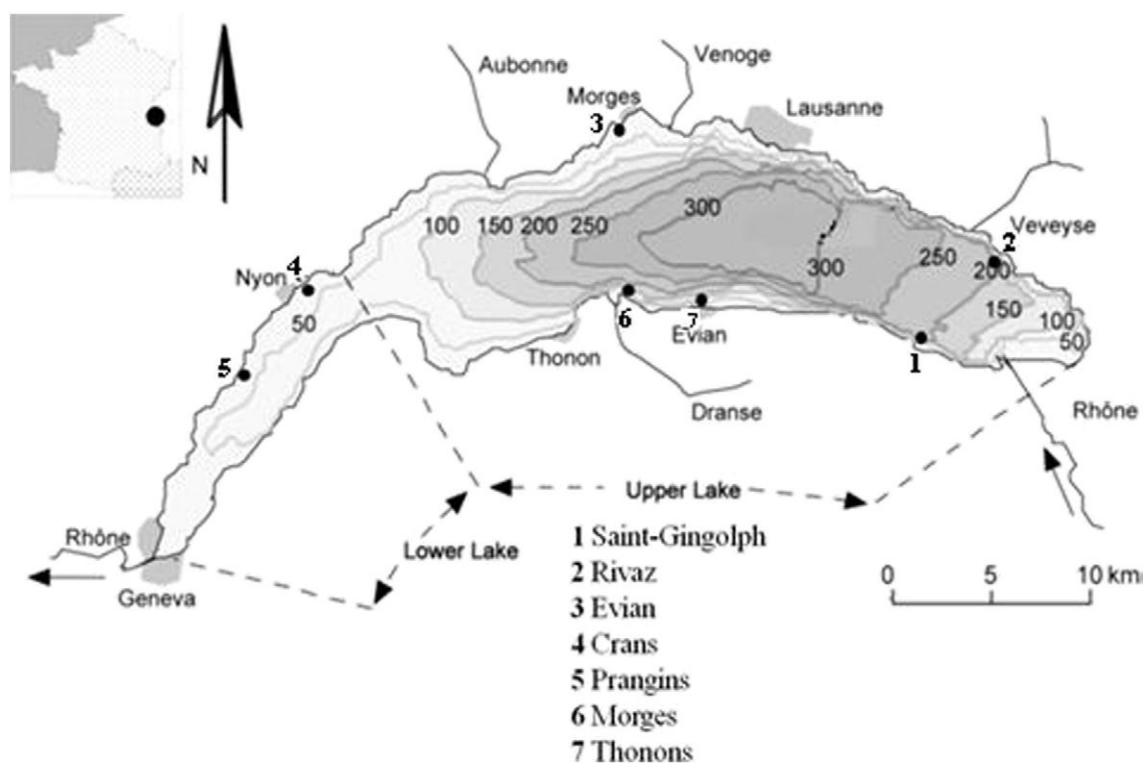


Fig. 1. Map showing the seven sampling sites around Lake Geneva.

amounting to 250 tons per year (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, 2012, www.cipel.org). In addition to fisheries, wild perch inhabiting Lake Geneva are also used to develop aquaculture production both in French and Swiss farms.

A better understanding of the genetic structure of perch populations within Lake Geneva would be valuable for both fisheries and domestication process management. In the latter case, uncontrolled choice of wild breeders may alter genetic variability, thus reducing the potential of selection available for domestication (Vandeputte and Launey, 2004). This study described the genetic structure of Eurasian perch in Lake Geneva using 12 polymorphic microsatellite markers.

Materials and methods

Fish sampling

As perch can exhibit a homing behavior (Järv, 2000; Zomora and Moreno-Amich, 2002) and return to their natal site to spawn, the genetic structure was evaluated at the end of the spawning season. Perch were sampled during the first 4 days of June 2012, i.e., at the end of the spawning season which is closed to fishing (the month of May). Fish were collected at seven sites around the lake (Fig. 1). Sample sizes varied from 42 specimens in Thonon-Les-Bains to 61 in Saint-Gingolph and Clarens. Fish were caught by professional fishermen using seine nets, gill nets or traps, at a depth of 5 to 20 m. Fish size varied from 8.0 to 39.3 cm. Fin clips were stored in 95% ethanol for genetic analysis.

DNA extraction, amplification, and microsatellite genotyping

DNA was extracted with a modified high-salt DNA extraction protocol (Aljanabi and Martinez, 1997). Twelve microsatellite markers were used: *PflaL1*, *PflaL2*, *PflaL4*, *PflaL6*, *PflaL9*, *PflaL10* (Leclerc et al., 2000), and *YP60*, *YP78*, *YP111* (Li et al., 2007) that were previously developed for yellow perch (*Perca flavescens*); *SviL7* (Wirth et al., 1999), and *Svi17*, *Svi18* (Borer et al., 1999) that were developed for walleye

(*Sander vitreus*). For each sample, PCR and genotyping were conducted in four multiplexes using the QIAGEN Multiplex reactions PCR Plus Kit and fluorescently labeled primers (VIC, NED, 6-FAM and PET). The design of multiplex was based on the size ranges of the different loci to avoid multiplexing loci with overlapping allele size ranges that were labeled with the same fluorescent dye and on the optimized annealing temperatures (Table 1). PCR reactions were carried out in a total volume of 10 μ L containing 1 μ L of genomic DNA (40 ng/ μ L), 5 μ L of Master mix (Qiagen), and 1 μ L of primer mix at a concentration recommended by the kit's manufacturer. Amplifications were performed in a BioRad DNA thermal cycler as follows: 5 min at 95 $^{\circ}$ C, followed by 30 cycles of 30 s at 95 $^{\circ}$ C, 90 s at the annealing temperature, and 30 s at 72 $^{\circ}$ C, with a final extension of 45 min at 60 $^{\circ}$ C. PCR products for each sample (3 μ L) were mixed with 15 μ L of Hi-Di™ Formamide and 0.2 μ L of the size standard GeneScan™ 600 LIZ® (Applied Biosystems). They were then genotyped and visualized using an ABI 3130XL Prism automated sequencer.

Genetic analysis

Allele sizes were determined with GENEMAPPER 4.0 software. Potential errors (allelic dropouts, stuttering or null alleles) were investigated with the MICROCHECKER software (Van Oosterhout et al., 2004). Linkage disequilibrium and conformation to HWE were estimated between loci and at each locus by exact tests with 1000 Markov Chain iterations under the null hypothesis of identical allelic distribution between samples using GENEPOP 4.2.1 (Raymond and Rousset, 1995). Deviations from HWE for each locus and each site were calculated as a chi-square test of observed and expected heterozygosity.

To assess the level of genetic diversity, mean number of alleles per locus (A), observed heterozygosity (H_o), and expected heterozygosity (H_e) (Nei, 1978) were determined with GENETIX 4.05 (Belkhir et al., 2004). The allelic richness (Ar) and private alleles (Ap) were estimated with HP-RARE 1.1 a program that compensates for sampling disparity using rarefaction (Kalinowski, 2005). Global and specific Wright's F -statistics between sites (F_{IS} , F_{ST} and F_{IT}) were calculated according to

Table 1
Multiplex characteristics, loci, microsatellite primer sequences, references, annealing temperatures, size ranges, and fluorescence labeling. Size ranges (bp) are those found in the present study.

Loci	Primer sequences (5'–3')	References	T (°C)	Size ranges (bp)*	Fluorescence labeling	Multiplex
Svi L7	GATGTGCATACATTACTCC GCTTAAATCTGCTGAGAAC	Wirth et al., 1999	55	242–264	HEX	A
Svi17	GCGCACTCTCGCATAGGCCCTG CGTAAAGTCTTGAAAC	Borer et al., 1999	55	110–146	6-FAM	A
Pfla L2	GTAAGGAGAAAGCCTTAAC TAGCATGACTGGCAAATG	Leclerc et al., 2000	55	226–248	6-FAM	A
Pfla L4	AAAGGGAAAAGGCTACGGTG ATCAGCAGTGCTTATGTTG	Leclerc et al., 2000	55	123–137	6-FAM	B
Pfla L9	GTTAGTGTGAAAGAAGCATCTGC TGGGAAATGGTGACGGCC	Leclerc et al., 2000	55	197–255	6-FAM	B
Svi18	GATCTGTAAACTCCAGCGTG CTTAAGCTGCTCAGCATCCAGG	Borer et al., 1999	55	161–169	NED	B
Pfla L1	AAGCAGCCTGATTATATATC CAGACAATTAACATGCAAC	Leclerc et al., 2000	48	124–134	6-FAM	C
YP 60	ATGTGTTATTGCTTTGCGTA CAGTCGGGCGTCATCAGCTTCTCTGTAATGTGTTG	Li et al., 2007	48	233–255	NED	C
Pfla L6	GCATACATATAAGTAGAGCC CAGGGTCTTCACTATACTGG	Leclerc et al., 2000	50	135–149	PET	D
Pfla L10	TCCACCTTTGATAAGGGAC ACAAAATCTCTGCAAAACGC	Leclerc et al., 2000	55	220–230	VIC	D
YP 111	CAGTCGGGCGTCATCATGTGTATGGCTATTGTGCTC TTTGTTTCAGTGTTTTTTCGC	Li et al., 2007	55	247–259	6-FAM	D
YP 78	GCAGCCCTACAATGGTT CAGTCGGGCGTCATCAGCTTCTTCTGTATTTTTTCC	Li et al., 2007	55	209–215	NED	D

Weir and Cockerham (1984) using GENEPOP and GENETIX. To investigate the genetic differentiation between sites, F_{ST} pairwise values were calculated according to Weir and Cockerham (1984) and p -values were estimated using the genetic differentiation test (dememorization: 10,000; batches: 100; iterations per batch: 5000) implemented in GENEPOP (Rousset, 2008). Significance levels for HWE and pairwise F_{ST} values were adjusted using Bonferroni corrections (Rice, 1989).

A Bayesian clustering analysis implemented in STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) was run to determine the most likely number of populations using an admixture model with independent allele frequencies. Different values of K (ranging from 1 to 7) were tested and then the probabilities of individuals assigning to one or more groups, the log likelihood, and the posterior probability values for the each run were examined. Twenty independent runs were performed for each K -value ranging from 1 to 7 with 10,000 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) iterations for the burn-in period and 100,000 replications. The scenario with the highest estimated likelihood value at which the plateau distribution began corresponds to the most likely true number of populations in the lake. Secondly, the same analysis was performed with a different program, the BAPS 6 software (Corander et al., 2003). BAPS also performs a Bayesian analysis, but does not assume fixed K , which therefore enables direct inference of the possible number of different populations.

The possible correlation between genetic and geographic distances was investigated using a Mantel test (Mantel, 1967) by regressing pairwise genetic distance against geographic distance. This test was carried out using the IBD web service v 3.23 of Jensen et al. (2005). For these tests, 1000 randomizations were carried out and the correlation (r) between genetic and geographic distances was estimated using genetic similarity (M) (Slatkin, 1993).

Results

Genetic variability within populations

A total of 394 individuals representing 7 possible populations (Fig. 1) were genotyped at twelve microsatellite loci (Table 2). MICROCHECKER was not able to detect any scoring errors due to either stuttering or null alleles.

All 12 microsatellite loci were polymorphic in all sampling sites, except *PflaL4* in sampling site #7. The number of alleles per locus varied from 2 (*Svi18*) to 11 (*PflaL2* and *PflaL9*) with a mean value of 7. The allelic richness observed varied from 1.31 (*PflaL4*) to 3.62 (*YP60*) while observed heterozygosity (H_{obs}) varied from 0.057 (*Pfla4*) to 0.718 (*Pfla10*) with a mean value of 0.410 for all samples. *PflaL2* exhibited significant heterozygosity deficiency with an F_{IS} value of 0.065 while *YP111* showed heterozygosity excess ($F_{IS} = -0.187$).

Sampling site #2 was characterized by the lowest allelic richness (A_r) and observed heterozygosity (H_{obs}) (3.12 and 0.342, respectively). Sampling sites #2 and #1 were also characterized by a significant heterozygote deficiency ($F_{IS} = 0.049$ and 0.102, respectively) while sampling site #4 was characterized by an excess in heterozygosity ($F_{IS} = -0.011$). The F_{IS} coefficient for all sites was negative ($F_{IS} (WC) = -0.0369$) revealing a small excess in heterozygosity. In the other six sampling sites, variability was higher with the highest value in sampling site #1 ($H_{obs} = 0.461$). The greatest allelic richness values were observed in sampling sites #4 and #3 (respectively 3.67 and 3.82). Private alleles were found mainly in sampling sites #7, #4, and #3 for *PflaL2* (Table 2).

The genotypes observed in sampling sites #1, #7, #5, and #3 exhibited the frequencies expected under HWE . Allele frequencies significantly deviated from HWE at loci *PflaL10* ($p < 0.01$) and *YP111* ($p < 0.001$). Allele frequencies for all loci and all sites combined did not deviate from HWE ($p = 0.99$) (Table 2). The linkage disequilibrium test was significant (at $p < 0.05$) in 28 out of the 462 comparisons (6.06%) which is slightly above the expected threshold (5%). After Bonferroni corrections, only 1.08% of pairs (5 comparisons) did not conform to Hardy–Weinberg expectations.

Differentiation between populations

F_{ST} pairwise comparisons indicated significant levels of differentiation in 12 pairwise site comparisons (Table 3). Even between the geographically proximate sampling sites #5 and #4, F_{ST} value was significant ($F_{ST} = 0.0046$; $p < 0.0023$). Samples from site #4 were genetically different from all others, while samples from site #6 were similar to all others except to those from site #4. Overall F_{ST} was low ($F_{ST} = 0.0035$; range 0.00044–0.00732) when all sampled individuals were compared. The analyses with the Bayesian clustering program STRUCTURE and BAPS (data not shown) suggested the presence of a single population of Eurasian perch in Lake Geneva. At $K = 2$, STRUCTURE indicated approximately equal assignment to each cluster for all individuals, indicative of a lack of population differentiation (Pritchard et al., 2010)

Isolation by distance

To test if the genetic differentiation of populations followed an isolation by distance model, two geographic distances, expressed in kilometers, were considered: the shortest waterway distance along the lakeshore and the most direct route. Results obtained using Isolation IBD web service indicated that in both cases there was no correlation between the geographic distance matrix and the genetic distance matrix (Fig. 2), thus indicating that the genetic differentiation did not follow an isolation by distance model.

Table 2

Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied at seven sampling sites (SS) (SS#1: Saint-Gingolph (France); SS#2: Clarens (Swiss); SS#3: Morges (Swiss); SS#4: Prangins (Swiss); SS#5: Crans (Swiss); SS#6: Thonon-Les-Bains (France); SS#7: Evian-Les-Bains (France)) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p-value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE).

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
SS#1													
N	57	57	58	59	59	59	53	52	61	61	61	51	
A	7	5	5	2	6	2	5	5	3	3	2	3	4.00
A _r	5.12	3.78	4.28	1.37	4.92	1.99	3.87	4.89	2.36	3.00	2.00	2.82	3.37
A _p	0.14	0.49	0.003	0.0002	0.84	0.00	0.42	0.00	0.20	0.00	0.00	0.82	0.24
H _{exp}	0.34	0.35	0.55	0.01	0.63	0.22	0.40	0.75	0.36	0.62	0.43	0.31	0.419
H _{obs}	0.35	0.40	0.53	0.01	0.71	0.25	0.47	0.75	0.40	0.65	0.64	0.33	0.461
F _{IS}	0.004	-0.141	0.043	-0.000	-0.120	-0.137	-0.158	0.001	-0.139	-0.058	-0.463***	-0.057*	0.102**
HWE													0.252
SS#2													
N	44	47	46	60	60	60	59	58	37	58	59	43	
A	4	3	6	5	6	2	4	5	2	3	2	2	3.66
A _r	3.23	2.71	5.17	2.84	4.87	1.99	3.21	4.32	2.00	3.00	2.00	1.99	3.12
A _p	0.00	0.16	0.51	0.80	0.25	0.00	0.004	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
H _{exp}	0.19	0.27	0.55	0.09	0.55	0.23	0.34	0.67	0.37	0.64	0.28	0.15	0.364
H _{obs}	0.11	0.32	0.52	0.10	0.58	0.20	0.22	0.62	0.27	0.70	0.34	0.11	0.342
F _{IS}	0.407**	-0.153	0.054	-0.026	-0.049	0.142	0.352*	0.081	0.278	-0.099	-0.195	0.233	0.049*
HWE													0.991
SS#3													
N	50	50	50	50	50	50	52	52	49	52	52	47	
A	8	5	8	3	6	2	5	7	3	4	3	3	4.75
A _r	6.18	3.78	6.30	2.12	5.03	1.99	3.65	5.45	2.69	3.66	2.42	2.46	3.82
A _p	0.83	0.88	0.32	0.27	0.48	0.00	0.66	0.84	0.69	0.41	0.42	0.46	0.53
H _{exp}	0.37	0.36	0.62	0.06	0.56	0.24	0.36	0.72	0.22	0.62	0.42	0.17	0.396
H _{obs}	0.34	0.40	0.72	0.06	0.58	0.28	0.36	0.73	0.24	0.59	0.32	0.19	0.403
F _{IS}	0.085	-0.088	-0.150	-0.013	-0.033	-0.152	0.001*	-0.012	-0.107	0.041	0.223	-0.083	-0.015
HWE													0.767
SS#4													
N	39	55	50	60	60	60	53	49	52	59	60	22	
A	7	6	6	2	6	2	7	6	3	4	3	2	4.50
A _r	6.02	4.47	5.10	1.60	4.57	2.00	4.54	5.53	2.42	3.37	2.36	2.00	3.67
A _p	1.38	0.87	0.02	0.0005	0.43	0.00	1.24	0.70	0.27	0.12	0.36	0.00	0.45
H _{exp}	0.38	0.42	0.55	0.03	0.55	0.31	0.43	0.76	0.39	0.61	0.42	0.17	0.421
H _{obs}	0.28	0.40	0.60	0.03	0.68	0.28	0.43	0.67	0.32	0.67	0.51	0.09	0.416
F _{IS}	0.266**	0.056**	-0.081	-0.008	-0.245	0.093	0.003	0.121**	0.169	-0.105	-0.228	0.468	-0.011***
HWE													1.000
SS#5													
N	47	57	57	60	60	60	52	50	57	60	60	39	
A	6	5	7	4	6	2	5	5	2	3	3	2	4.16
A _r	4.50	3.63	5.70	2.63	4.86	2.00	4.03	4.81	2.00	3.00	2.36	1.96	3.46
A _p	0.02	0.45	0.05	0.44	0.39	0.00	0.24	0.00	0.00	0.00	0.36	0.00	0.17
H _{exp}	0.36	0.34	0.58	0.11	0.56	0.30	0.47	0.71	0.32	0.65	0.28	0.09	0.401
H _{obs}	0.36	0.35	0.63	0.11	0.71	0.23	0.50	0.76	0.26	0.75	0.33	0.1026	0.426
F _{IS}	0.004**	-0.025	-0.079	-0.039	-0.279	0.228	-0.066	-0.061	0.191	-0.150	-0.180	-0.041	-0.067
HWE													0.150
SS#6													
N	42	42	42	42	42	42	42	42	40	42	42	29	
A	7	4	9	2	5	2	4	4	2	3	2	2	3.83
A _r	5.70	3.04	6.80	1.89	4.50	1.99	3.04	3.99	1.99	3.00	2.00	1.98	3.33
A _p	0.02	0.11	0.62	0.003	0.13	0.00	0.003	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08
H _{exp}	0.39	0.33	0.60	0.07	0.62	0.21	0.42	0.71	0.24	0.58	0.36	0.09	0.389
H _{obs}	0.42	0.35	0.59	0.07	0.62	0.23	0.42	0.69	0.22	0.71	0.47	0.10	0.412
F _{IS}	-0.090	-0.064	0.013	-0.025	0.005	-0.123	-0.006	0.036	0.064	-0.219	-0.301	-0.037	-0.059
HWE													0.032
SS#7													
N	44	51	48	60	60	60	57	55	60	59	59	44	
A	7	3	6	1	6	2	4	4	2	4	2	2	3.58
A _r	3.11	2.10	3.40	1.00	3.44	1.87	2.48	3.58	1.99	3.05	1.97	1.75	2.48
A _p	0.60	0.03	0.16	0.00	0.25	0.00	0.13	0.01	0.00	0.10	0.00	0.01	0.11
H _{exp}	0.37	0.29	0.55	0.00	0.54	0.25	0.37	0.70	0.43	0.66	0.37	0.18	0.398
H _{obs}	0.38	0.31	0.54	0.00	0.50	0.26	0.35	0.80	0.50	0.71	0.42	0.16	0.412
F _{IS}	-0.020	-0.047	0.020	--	0.087*	-0.037	0.065	-0.130	-0.147	-0.079	-0.134	0.144	-0.040
HWE													0.840
Total													
A	11	10	10	6	11	2	10	8	4	5	5	4	
A _r	4.43	2.92	5.3	1.84	4.26	1.95	3.18	4.12	1.99	3.01	2.11	1.89	3.09
H _{exp}	0.34	0.34	0.57	0.05	0.57	0.25	0.40	0.72	0.33	0.62	0.37	0.17	0.3982
H _{obs}	0.32	0.36	0.59	0.05	0.62	0.25	0.39	0.71	0.32	0.68	0.43	0.15	0.4102
F _{IS}	0.065***	-0.059	-0.029	-0.025	-0.095	0.025	0.023	0.004	0.028	-0.092	-0.187***	0.052	-0.0369***
HWE	1.000	0.994	0.354	0.691	0.817	0.611	0.523	0.913	0.678	0.005	0.0001	0.985	0.997

* p < 0.05.

** p < 0.01.

*** p < 0.001.

Discussion

Genetic structure of Eurasian perch within Lake Geneva

We did not detect more than one population of Eurasian perch in Lake Geneva. Even when F_{ST} values between some of the sampling sites were significantly different from zero, these values were very small (Table 3) and likely without any biological significance. According to Waples (1998), a statistical significance may not always indicate a biological significance. The Mantel test did not support any isolation by distance model suggesting no limitation to dispersal and gene flow in the lake.

According to Goudet (1996), five loci are sufficient to estimate meaningful confidence limits and variance of F -statistics. However, the statistical power depends not only on the number of loci, but also on the degree of polymorphism of each locus and sample size (Waples, 1998; Zane et al., 2002; Wan et al., 2004). In addition, microsatellite DNA data are prone to problems like size homoplasy due to null alleles, allelic dropouts (O'Connell and Wright, 1997; Wan et al., 2004), or technical problems especially in relation to multiplexing (Guichoux et al., 2011). To minimize these difficulties, it is necessary to use sufficient number of loci and large sample sizes. O'Connell and Wright (1997) suggested the use of a minimum of 50 individuals per site when employing loci with five to ten alleles. Here, we studied about 60 individuals per site and used twelve loci with between two and eleven alleles. Despite having adequate sample sizes and numbers of markers and the absence of any technical problems, we did not observe strong genetic differentiation between samples. Therefore we conclude that there is one panmictic population of Eurasian perch in Lake Geneva.

The presence of a single population in Lake Geneva can be explained by both ecological and biological features. The Rhône River is the primary tributary of Lake Geneva that flows into the lake at its eastern extremity with an average discharge of 182 m³/s (Office fédéral de l'environnement, 2012, www.bafu.admin.ch). As a consequence, currents run in a counterclockwise direction throughout the year, which makes a principal gyre in the "upper lake" (Fig. 1). This gyre is stronger in summer when thermal stratification takes place (Le Thi et al., 2012). Current velocity is low at the middle of the principal gyre and increases towards the shore. The maximum value of 40 cm/s is reached at the water surface. In the transitional area located between the two parts of the lake (sampling sites #4 and #5 in the present study, Fig. 1), another gyre moves in a clockwise direction, i.e., currents return to the eastern part of the lake (Le Thi et al., 2012). After hatching, perch larvae are pelagic until reaching 2 cm in length (2 months) (Faber, 1967). Then, they move into the pelagic zone to feed on zooplankton (Wang and Eckman, 1994). Small larvae are unable to swim against the current and thus may passively drift with currents. Those currents and gyres may contribute to the dispersion of larvae over the whole lake and then to the mixing of offspring from various spawning sites (Thorpe, 1977). Larval movements may further enhance mixing among sampling sites and support the maintenance of a panmictic population (Miller, 2003). Detecting

Table 3

Pairwise F_{ST} values between seven sampling sites (SS) in Lake Geneva for Eurasian perch (below diagonal) and geographic distances (km) following the shore in a counterclockwise direction (above diagonal).

	SS#1	SS#2	SS#3	SS#4	SS#5	SS#6	SS#7
SS#1		18.9	56.8	85.0	90.2	23.25	17.7
SS#2	0.0064		37.9	66.0	71.2	42.2	36.7
SS#3	0.0025*	0.0071*		28.1	33.4	80.1	74.6
SS#4	0.0035*	0.0063**	0.0020*		5.2	76.9	82.5
SS#5	0.0064*	-0.0019	0.0045	0.0046*		71.7	77.2
SS#6	0.0000	0.0028	-0.0030	0.0033*	-0.0008		5.5
SS#7	0.0045*	0.0003	0.0061**	0.0020***	0.0040**	0.0075	

* $p < 0.0023$.

** $p < 4.7 \cdot 10^{-4}$.

*** $p < 4.7 \cdot 10^{-5}$.

weak (or no) population genetic differentiation is often observed in studies of fish which have a high level of mobility and distribution (Wirth and Bernatchez, 2001; Laikre et al., 2005; Santos et al., 2007).

Genetic structure of other fish species within Lake Geneva

Lake Geneva harbors 28 different fish species (Pedroli et al., 1991). Genetic structure analyses have only been conducted on roach *Rutilus rutilus* (Bouvet et al., 1991) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Brunner et al., 2002). Bouvet et al. (1991) collected roach from nine sites at different periods in the Rhône system and three in Lake Geneva (Meillerie, Thonon, and Nernier). Based on 28 allozyme loci, the three sampling sites from Lake Geneva were not genetically differentiated and were similar to those from Lucey Bridge which is located downstream on the Rhone. In addition, the fish from Lake Geneva differed from stocks sampled further downstream in the Rhone (Bouvet et al., 1991). Brunner et al. (2002) assessed the population structure of Arctic charr from twelve central Alpine lakes using both microsatellites and mitochondrial DNA. Genetically distinct populations were observed in the Rhône, Rhine, and Danube river systems. However, there were no differences between the two sites analyzed in Lake Geneva and even between samples taken from Lakes Geneva and Bourget (Brunner et al., 2002). Our results are congruent with those on roach and Arctic charr in Lake Geneva.

Comparisons with other Eurasian perch populations

Compared with the three previous studies of the population structure of Eurasian perch (Gerlach et al., 2001; Bergek and Björklund, 2007; Olsson et al., 2011), the mean heterozygosity value is lower (H_{obs}) as is the fixation index (F_{ST}) in perch from Lake Geneva (with 2, 4, and 3 markers in common, respectively) (Table 4).

Eurasian perch in these studies were characterized by strong population structure even in a very small lake. Bergek and Björklund (2007) identified nine different populations, using eight microsatellites, in Lake Erken (24 km²). Gerlach et al. (2001) observed two different populations, one in the eastern part and a second one in the western part of Lake Constance (536 km²). However, the samples collected by Gerlach et al. (2001) from the western part of the lake were composed of age-0 and

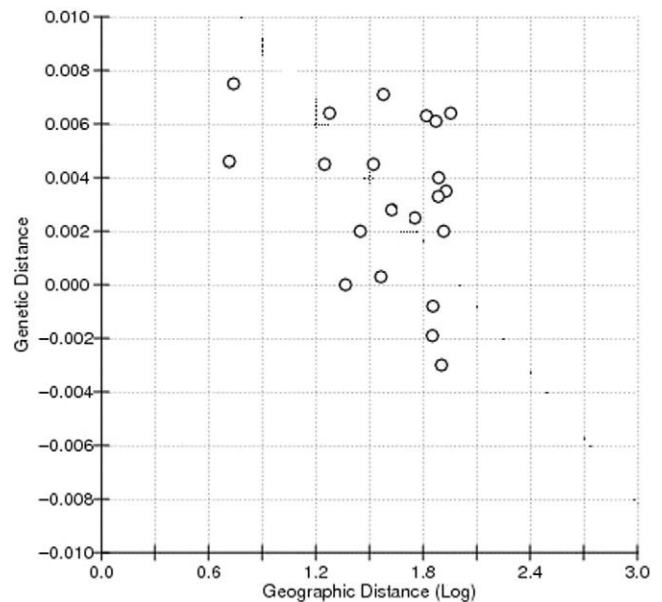


Fig. 2. Isolation by distance plot of genetic distance (F_{ST}) versus log-transformed distances for seven sampling populations of Eurasian perch. Geographic distances were measured following the shore. Linear regression with $r = -0.3306$; $p = 0.9390$. None of the tests with direct waterway distance by crossing the lake were significant.

Table 4
Comparisons between four studies analyzing the genetic structure of Eurasian perch at a small scale.

Sampling area	Sampling period	Number of individuals/sampling sites	Age sampled	Number of microsatellites	Number of alleles per locus	H_{obs} F_{ST}	Reference
Lake Constance	Winter	18	From age-0 to age-3: one age class per population	5	4–10	$H_{obs} = 0.56$ $F_{ST} = 0.054$	Gerlach et al. (2001)
Lake Erken	August	28–30	Age-2	8	3–16	$F_{ST} = 0.023$	Bergek and Björklund (2007)
Swedish coast of the Baltic Sea	May–June	31–50	Adults of unknown age class	5	11–39	$H_{obs} = 0.61$ $F_{ST} = 0.039$	Olsson et al. (2011)
Lake Geneva	June	42–61	Different age class per population	12	2–11	$H_{obs} = 0.410$ $F_{ST} = 0.0035$	This study

age-1 individuals while those from the eastern end of the lake included age-2 and age-3 individuals. Differences between their eastern and western populations could reflect at least partially a genetic differentiation among cohorts rather than among populations. Sepulveda-Villet and Stepien (2011) did not find any genetic differences between cohorts of a closely related species, yellow perch in Lake Erie.

Our study included fish from different age classes at each sample site (8.0–39.3 cm). It is known that sedentary gregarious perch groups are formed by age cohort for feeding (Hokanson, 1977). This schooling behavior tends to decrease with age. Unlike young perch, which are less than 8 cm and which always form large groups with more than ten individuals, older perch of over 16 cm tend to become solitary or to live in pairs (Eklov, 1997). Thus the absence of genetic differentiation among samples does not imply that there is no genetic difference between cohorts.

Along the Swedish coast of the Baltic Sea, Olsson et al. (2011) observed a genetic differentiation of their samples that followed an isolation by distance model. However, they were unable to distinguish any genetic clusters, although the level of differentiation between the central area of the Baltic Sea and the Gulf of Bothnia was high and supported by a barrier to gene flow.

Comparison of patterns of population structure in yellow perch and Eurasian perch

Miller (2003) studied the genetic structure of yellow perch within Lake Michigan, which covers 57,750 km². The author observed genetic divergence between southern and northern populations (in northwestern Lake Michigan). The straight-line distance between these two groups is about 150 km but the northern part is separated from the main body of the lake by two peninsulas and a row of islands, which may reduce perch movements between the two areas. Within each group, southern or northern lake, samples formed a single homogeneous population (Miller, 2003). Yellow perch also display similar behaviors and dispersal as Eurasian perch. Kocovsky et al. (2013) observed strong differentiation between northern and southern spawning groups and between populations sharing the same shoreline in Lake Erie. These differentiations never followed any patterns of genetic isolation by geographic distance. It has been suggested that genetic diversity of yellow perch is not maintained by isolation due to geographic distance but rather by other mechanisms such as homing behavior and fidelity of kin groups (Sullivan and Stepien, 2014). These results are also consistent with those from our study and could explain the weak signal of differentiation we observed.

Genetic population structure of perch in relation to the spawning season

Laikre et al. (2005) recognized three main types of fish distribution: “distinct populations”, “continuous change”, and “no differentiation”, or a combination of all three. Their classification is based on the degree of divergence from the reproductive site of “local populations”. These are defined as a group of panmictic fish characterized by spawning site fidelity. In our study, it is clear that Eurasian perch living in Lake Geneva belong to the “no differentiation” distribution.

Evaluating genetic population structure should be done during the spawning season. Sampling outside the spawning season could have no relevance with the genetic structure (Laikre et al., 2005) and could lead to inappropriate management strategies (Waples, 1998). In this study, sampling was correctly done during spawning, so sample timing does not explain the lack of differentiation.

Additionally, it has been observed that perch show site fidelity, especially during the spawning season (Järv, 2000; Zomora and Moreno-Amich, 2002), even if they can temporarily move away from their resting site and choose other sites (Zomora and Moreno-Amich, 2002). However, our results do not seem to support the site fidelity hypothesis. A better test of site fidelity would be to sample the same sites during spawning over multiple years to see if samples over years within sites group more closely than across sites.

Applications to fishery management and aquaculture production of Eurasian perch

When different reproductively isolated populations are found in the same area, they should be managed as separate stocks and when no difference is detected, spawning stocks should be managed jointly (Waples, 1998). In Lake Geneva, Eurasian perch should be managed as a single stock. Geographically, Lake Geneva belongs to both France and Switzerland, which made it difficult to manage until the creation of the international committee of fisheries in Geneva in 1996 (Commission internationale pour la pêche dans le lac Léman, 2012). The aim of this committee is to harmonize agreements and laws for fishing activity and to establish common fishery management. Therefore, our study provides appropriate information for the management of this shared resource between the two countries. In addition, wild stocks of breeders are still regularly used in aquaculture broodstock management. In this case also, there is no need to discriminate fish breeders by location.

Conclusion

This study provides the first genetic characterization of *P. fluviatilis* in Lake Geneva using sufficient sample sizes and numbers of markers to detect any differences if they exist. Eurasian perch in this lake is not genetically structured and thus can be considered and managed as a single population. Further studies taking into account age distribution and using temporal replicates could prove useful to better understand factors affecting genetic patterns observed in lakes like Lakes Geneva, Constance, and Erken.

Acknowledgments

Molecular genetic data used in this work were obtained from the “Centre Méditerranéen de l’Environnement et de la Biodiversité” (CeMEB). We are grateful to Frédérique Cerqueira and Erick Desmarais (ISEM) for their technical assistance in the laboratory.

References

- Aljanabi, S.M., Martinez, I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25, 4692–4693.
- Assouline, S., Tyler, S.W., Tanny, J., Cohen, S., Bou-Zeid, E., Parlange, M.B., Katul, G.G., 2008. Evaporation from three water bodies of different sizes and climates: measurements and scaling analysis. *Adv. Water Resour.* 31, 160–172.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J., Chikhi, L., Bonhomme, F., 2004. Genetix v4.05. Logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, Université de Montpellier 2, Montpellier, France (www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/genetix.htm [accessed 01 October 2012]).
- Bergek, S., Björklund, M., 2007. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of Eurasian perch. *Evolution* 61, 2035–2041.
- Bergek, S., Björklund, M., 2009. Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biol. J. Linn. Soc.* 96, 746–758.
- Borer, S.O., Miller, L.M., Kapuscinski, A.R., 1999. Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Mol. Ecol.* 8, 336–338.
- Bouvet, Y., Soewardi, K., Pattee, E., 1991. The discrimination of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) populations in different parts of a river system. An investigation using biochemical markers. *Hydrobiologia* 209, 161–167.
- Brunner, P.C., Douglas, M.R., Bernatchez, L., 2002. Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmonidae) from central Alpine lakes. *Mol. Ecol.* 7, 209–223.
- Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, 2012. www.cipel.org 2005.
- Corander, J., Waldmann, P., Sillanpää, M.J., 2003. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics* 163, 367–374.
- Eklov, P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1520–1531.
- Faber, D.J., 1967. Limnetic larval fish in northern Wisconsin lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 24, 927–937.
- Food, Agriculture, 2014. Organization of the United Nations. Accessed 01 March 2013. <http://www.fao.org/home/en/>.
- Fontaine, P., 2004. L'élevage de la perche commune, une voie de diversification pour l'aquaculture continentale. *INRA Prod. Anim.* 17, 189–193.
- Fontaine, P., Legendre, M., Vandeputte, M., Fostier, A., 2009. Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. *Cah. Agric.* 18.
- Gerdeaux, D., 2011. Does global warming threaten the dynamics of Arctic charr in Lake Geneva? *Hydrobiologia* 660, 69–78.
- Gerlach, S., Schardt, U., Eckmann, R., Meyer, A., 2001. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hereditas* 86, 213–221.
- Goudet, J., 1996. F-STAT (1.2), a program for IBM PC compatible to calculate Weir and Cockerham's (1984) estimators of F-statistics.
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Leger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., Petit, R.J., 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Resour.* 11, 591–611.
- Hokanson, K.E.F., 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *J. Fish. Res. Board Can.* 34, 1524–1550.
- Järv, L., 2000. Migrations of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the coastal waters of western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biol. Ecol.* 49, 270–276.
- Jensen, J.L., Bohonal, A.J., Kelly, S.T., 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genet.* 6, 13 (v. 3.16 <http://ibdws.sdsu.edu> [Accessed 01 October 2012]).
- Kalinowski, S.T., 2005. Program note HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Notes* 5, 187–189.
- Kocovsky, P.M., Sullivan, T.J., Knight, C.T., Stepien, C.A., 2013. Genetic and morphometric differences demonstrate fine-scale population substructure of the yellow perch *Perca flavescens*: need for redefined management units. *J. Fish Biol.* 82, 2015–2030.
- Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Laike, L., Palm, S., Ryman, N., 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. *Ambio* 34, 111–119.
- Le Thi, A.D., De Pascalis, F., Umgiesser, G., Wildi, W., 2012. Structure thermique et courammentologie du Léman (Thermal structure and circulation patterns of Lake Geneva). *Arch. Sci.* 65, 65–80.
- Leclerc, D., Wirth, T., Bernatchez, L., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross species amplification within the family Percidae. *Mol. Ecol.* 9, 993–1011.
- Li, L., Wang, H.P., Givens, C., Czesny, S., Brown, B., 2007. Isolation and characterization of microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Mol. Ecol.* 7, 600–603.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering as a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27, 209–220.
- Miller, L.M., 2003. Microsatellite DNA loci reveal genetic structure of yellow perch in Lake Michigan. *T. Am. Fish. Soc.* 132, 503–513.
- Nei, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583–590.
- Neuman, E., Sandström, O., 1996. Fish monitoring as a tool for assessing the health of Baltic coastal ecosystems. *B. Sea Fish. Inst. Gdynia* 3, 3–11.
- O'Connell, M., Wright, J.M., 1997. Microsatellite DNA in fishes. A review. *Fish Biol. Fish.* 7, 331–363.
- Office fédéral de l'environnement, 2012. www.bafu.admin.ch (Accessed 01 March 2012).
- Olsson, J., Mo, K., Florin, A.B., Aho, T., Rymanen, N., 2011. Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *J. Fish Biol.* 79, 122–137.
- Pedroli, J.C., Zaugg, B., Kichhofer, A., 1991. Atlas de distribution des poissons et cyclotomes de Suisse. Centre suisse de cartographie de la faune.
- Pritchard, J.K., Stephens, P., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- Pritchard, J.K., Wen, X., Falush, D., 2010. Documentation for structure software: version 2.3. http://pritchardlab.stanford.edu/structure_software/release_versions/v2.3.4/structure_doc.pdf ([Accessed 01 March 2015]).
- Raymond, M., Rousset, F., 1995. GenePop (Version-1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.* 86, 248–249.
- Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223–225.
- Rousset, F., 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 103–106.
- Santos, M.C.F., Ruffino, M.L., Farias, I.P., 2007. High levels of genetic diversity and panmixia of the tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) in the main channel of the Amazon River. *J. Fish Biol.* 71, 33–44.
- Sepulveda-Villet, O.J., Stepien, C.A., 2011. Fine-scale population genetic structure of the yellow perch *Perca flavescens* in Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68, 1435–1453.
- Slatkin, M., 1993. Isolation by distance in equilibrium and nonequilibrium populations. *Evolution* 47, 264–279.
- Sullivan, T.J., Stepien, C.A., 2014. Genetic diversity and divergence of yellow perch spawning populations across the Huron–Erie Corridor, from Lake Huron through western Lake Erie. *J. Great Lakes Res.* 40, 101–109.
- Thorpe, J., 1977. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchell, 1814. *FAO Fish. Synop.* 113.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P.F., 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* 4, 535–538.
- Vandeputte, M., Launey, S., 2004. Quelle gestion génétique de la domestication chez les poissons? *INRA Prod. Anim.* 17, 237–242.
- Wan, Q.H., Wu, H., Fujihara, T., Fang, S.G., 2004. Which genetic marker for which conservation genetics issue? *Electrophoresis* 25, 2165–2176.
- Wang, N., Eckman, R., 1994. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277, 135–143.
- Waples, R.S., 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Am. Gen. Assoc.* 89, 438–450.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358–1370.
- Wirth, T., Bernatchez, L., 2001. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature* 409, 1037–1040.
- Wirth, T., Robert, S.L., Louis, B., 1999. Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Mol. Ecol.* 8, 1957–1969.
- Zane, L., Bargelloni, L., Patarnello, T., 2002. Strategies for microsatellite isolation: a review. *Mol. Ecol.* 11, 1–16.
- Zomora, L., Moreno-Amich, R., 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. *Hydrobiologia* 483, 209–218.

Analyse de la structure génétique de la perche eurasienne (*Perca fluviatilis* L.) dans le lac Léman durant une année

Résumé

A partir d'une seule campagne d'échantillonnage réalisée à la fin de la période de reproduction en juin 2012, nous avons montré que le lac Léman présente une population de perche génétiquement homogène (Ben Khadher et al., 2015). Cette conclusion est proche de celle d'Olsson et al. (2011) concernant l'archipel de la mer Baltique. Toutefois, leur étude de la structure génétique de la perche, conduite au cours de la période de reproduction, a révélé un isolement par la distance sans déterminer des sous-populations différentes. Lors d'études similaires menées en dehors de la période de reproduction, des populations différentes ont été déterminées dans les lacs Constance (Gerlach et al., 2001) et Erken (Bergek and Björklund, 2007). Par conséquent, il paraissait intéressant de tester si la structure génétique est constante ou non au cours du temps et par conséquent si les conclusions dépendent du moment d'échantillonnage, comme démontré par Laikre et al. (2005).

Dans cette partie, nous avons étudié la structure génétique de la perche dans le lac Léman à quatre périodes bien distinctes: juin 2012 (fin de la période de ponte), septembre 2012 (début de l'automne), février 2013 (fin de l'hiver) et juin 2013 (mi-ponte) ; et au niveau de quatre sites (Clarens, Morges, Crans et Evian-Les-Bains) qui couvrent la globalité du lac.

Pendant les quatre périodes, une seule population de perche a été identifiée dans le lac Léman. Cependant, une structure génétique différente a été mise en évidence en fonction de la période étudiée (à partir de F_{ST} -pairwise comparaisons). Au cours de la période de reproduction, juin 2012 et 2013, la structure génétique est comparable, alors qu'elle change pendant le reste de l'année.

Cette structure génétique différente au cours de l'année est probablement liée à l'activité de reproduction des perches qui retournent sur leurs sites natals pour pondre (Jarev, 2000 ; Zomora & Moreno-Amich, 2002). Donc, les différences génétiques entre tous les groupes d'individus des différents sites, relevées en période de frai, représentent probablement des différences entre des familles de perche qui appartiennent à la même population (hypothèse d'une isolation par le temps de reproduction, Hendry & Day, 2005).

Variation of the genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva over a one-year period: does sampling time matter?

Sana Ben Khadher¹, Jean-François Agnès², Sylvain Milla¹, Pascal Fontaine¹, Fabrice Teletchea¹

Affiliations

1 Université de Lorraine, Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, USC INRA 340, F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

2 Institut des Sciences de l'Evolution, ISEM, UMR-IRD 226, UMR-CNRS 5554, Case Courrier 63, Université Montpellier 2, F-34095 Montpellier CEDEX 05, France

*Corresponding author.

Tel: 00 333 83 30 84 47 Fax: 00 333 83 32 36 13

fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

Abstract

Comparisons of the genetic structure of species across different areas provide information about its genetic patterns; yet temporal analysis provides information about its dynamics and biological features. In the present study, the main goal was to evaluate the temporal genetic structure during a one-year period and to understand Eurasian perch dynamics in Lake Geneva. Four sampling localities have been analyzed, using twelve microsatellites, at four sampling periods: June 2012 (end of the spawning season), September 2012 (early autumn), February 2013 (middle of winter) and June 2013 (middle of spawning season). Results showed that despite the presence of only one population of perch, some differentiation exist between the sampling localities. Genetic distances between sampling localities, evolve during the year showing different genetic structure. However, genetic structure was comparable between the two spawning season, except difference between sampled individuals in Evian-Les-Bains and Clarens, which disappeared in June 2013. Results were discussed in light of perch biology and genetic data provided information about the dynamics of perch in Lake Geneva.

Introduction

The understanding of population genetic structure of fish is of crucial importance for the conservation of endangered as well as overexploited species. Species distribution across geographical areas generally consists of different populations that are more or less isolated from each other (Holsinger & Weir, 2009). Laikre et al. (2005) described three main types of population structure: “distinct populations” (small gene flow permit divergence among closely populations), “continuous change” (genetic composition changes continuously over space), “no differentiation” (gene flow is so extensive that permit homogeneity) or a combination of the three. Such a classification relies on the divergence degree between “local populations”, the latter defined as panmictic groups of fish characterized by spawning site fidelity. Over a geographic area, the amount of gene flow between local populations, in association with the geographical distances, determines the genetic structure for a given species (Laikre et al. 2005).

In addition to spatial variation, fish populations may also be subjected to temporal variations of their genetic structure. For example, migration, mediated by pelagic larvae, may result in exchanges between originally isolated sub-populations (Horne et al., 2012). Consequently, the genetic structure could be modified over time. Evaluating, the temporal stability of population structure is also critical for long-term management of fish stocks because population dynamics, such as recruitment and dispersal, may be highly variable over time (Horne et al., 2012).

There are two possible scenarios regarding the temporal stability of population structure over time: whether genetic differentiation is stable over several years, such as in Atlantic cod *Gadus morhua* (Ruzzante et al., 2001) or Atlantic salmon *Salmo salar* (Tessier & Bernatchez, 1999), or rather genetic admixture is observed between years, such as in eel *Anguilla Anguilla*, (Dannewitz et al., 2005) or plaice *Pleuronectes platessa* (Hoarau et al., 2002). For

example, a phylogeographic survey of the king threadfin *Polydactylus macrochir* over space (Northern Australia) and time (a 10 years period), showed that the population genetic structure was characterized by a strong isolation by distance with temporal stability (Horne et al., 2012). On the contrary, in the eastern Gulf of Carpentaria, temporal instead of spatial genetic structure variations was found for *P. macrochir* populations, *i.e.* the extent of temporal genetic homogeneity changed between the first and the tenth year, which might be due to the demographic interdependences and high fishing pressure in this region (Horne et al., 2012).

In order to evaluate the biological and ecological significance of fish population genetic structure, molecular analyses are most often performed during the spawning season (Laikre et al., 2005). Depending on the fish species biology, individuals may swim over long distances and occupy other sites outside the spawning season or remain into the same small area all the year round. For long distance migratory species, which return to their natal site in order to spawn, the determination of genetic structure outside the spawning period has no relevance (Laikre et al., 2005). Other species, such as the Northern pike *Esox lucius* (Masters et al., 2005) and the yellow perch *Perca flavescens* (Carlander, 1997) may also exhibit homing behavior, yet without migrating long distances.

Despite the population dynamics during the year, there is no interest about the possible temporal heterogeneity of genetic structure during different seasons within the same year. Evaluating genetic structure over the year may illustrate the genetic dynamics of fish and whether genetic structure is stable through the year. In the present study, we aimed at evaluating the variability of the genetic structure of Eurasian perch *Perca fluviatilis* within the Lake Geneva.

Eurasian perch is widespread across Eurasia and exploited for both commercial and recreational purposes. During spawning season, perch return to their natal sites for

reproduction (Jaerv, 2000; Zomora and Moreno-Amich, 2002), and then migrate into a pelagic areas for feeding purposes (Thorpe, 1977). The population genetic structure of this species has recently been determined both during and outside the spawning season in different regions. During the spawning season, only one panmictic population of perch was found in a large lake, i.e. Lake Geneva, (Ben Khadher et al., 2015), as well as along the Swedish coast (Olsson et al., 2011) and in the archipelago of the Baltic Sea (Bergek & Bjorklund, 2009). However, different sub-populations were identified when studies were performed outside the spawning season, such as in Lake Constance (Gerlach *et al.*, 2001) and Lake Erken (Bergek & Bjorklund, 2007, Bergek & Olsson, 2009). In Lake Erken, population genetic differentiation stability was found between four localities over two successive years. However, when comparing the same locality from year to year, a large temporal variation in allele frequencies was observed (Bergek & Olsson 2009).

Genetic groups observed outside the spawning season do not represent “local population” (as defined by Laikre et al., 2005) as they are not sedentary. Previous studies have not considered that after reproduction, groups of perch migrate and change their habitat.

Therefore, it appears critical to take into account biological and behavioral features of Eurasian perch, such as kin groups formation (Gerlach et al., 2001), homing behavior (Järv, 2000; Zomora and Moreno-Amich, 2002; Stepien et al., in press), adult migration after spawning for a new home range (Godel & Eckmann, 1999) and habitat characteristics. The purpose of this paper is to investigate whether genetic structure of Eurasian perch remains stable over a one-year period in Lake Geneva. Four different periods were analyzed, two during spawning periods (June 2012 and June 2013) and two outside this period in September 2012 (early autumn) and February 2013 (middle of winter).

Materials & Methods

Sampling strategy, DNA extraction and PCR amplification

Eurasian perch were collected in four sampling localities in Lake Geneva: Clarens (S1), Morges (S2), Prangins (S3) and Thonon-Les-Bains (S4) (Fig. 1). Samplings were carried out at four times over a one-year period: 1-3 June 2012, 11-12 September 2012, 20-21 February 2013 and 3-5 June 2013. June 2012 represents the end of the spawning season, which ended on 07/06/2012 and June 2013 represents the middle of the following spawning season which ended later, on 01/07/2013 (pers. com. Lasne 2015). Samples were collected by professional fishermen using traps and gillnets. Total length was measured and fin clips were taken from each individual and stored in 95% ethanol solution.

Genomic DNA was extracted according to Aljanabi and Martinez (1997) protocol and amplified using 12 microsatellites loci: *PflaL1*, *PflaL2*, *PflaL4*, *PflaL6*, *PflaL9*, *PflaL10* (Leclerc et al., 2000), and *YP60*, *YP78*, *YP111* (Li et al., 2007) that were previously developed for yellow perch; *SviL7* (Wirth et al., 1999), and *Svi17*, *Svi18*, (Borer et al., 1999) that were developed for walleye (*Sander vitreus*).

Genotyping was performed as described in Ben Khadher et al. (2015). Genotyping output profiles were analysed with GENEMAPPER 4.0 to determine allelic size.

Microsatellites evaluation and gene diversity

Data collections were checked using MICROCHECKER (Van Oosterhout et al., 2004) to detect null alleles and potential stuttering errors. Samples were tested for conformation to Hardy-Weinberg Equilibrium *HWE* at each locus using Markov Chain Monte Carlo method with 1,000 iterations in GENEPOP 4.2.1 (Raymond & Rousset, 1995). All loci were tested for

linkage disequilibrium at adjusted level of significance using Bonferroni corrections (Rice, 1989).

To test whether genetic diversity varied among sampling localities and between sampling times, we estimated the number of alleles per locus (A), the allelic richness (A_r) and the private allelic richness (A_p) using HP-RARE 1.1 (Kalinowski, 2005), the expected (H_{exp}) and observed (H_{obs}) heterozygosity using GENETIX 4.05 (Belkhir et al., 2004) and the inbreeding statistic (F_{IS}) using GENEPOP (Rousset, 2008). Observed heterozygosity and allelic richness were compared using a Kruskal Wallis test after checking for normality ($p < 0.05$) (STATISTICA version 10 software).

Spatial and temporal genetic differentiation and potential size correlation

To investigate whether genetic differentiation differed significantly among sampling localities for each sampling time, F_{ST} -pairwise were calculated and p -values were estimated by 10,000 dememorisation, 100 batches and 5,000 iterations per batch using GENEPOP software. Significance levels were adjusted using Bonferroni corrections (Rice, 1989).

Population structure was assessed through a Bayesian clustering analysis program implemented in STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Analyses were performed using admixture model with uncorrelated allele frequencies. Ten independent runs were performed for K from 1 to 7, with 50,000 burn-in iterations and 1,000,000 replications. The most likely number of clusters K was determined following Evanno et al. (2005) approach using STRUCTURE HARVESTER v0.6.94 (Earl and VonHoldt, 2012).

To determine whether genetic differentiation in space and over time was correlated to perch size, ANOVA2 tests were conducted for genetic distance among all sampling localities and times ($p < 0.05$).

Relatedness estimation

To test whether genetic differentiation was influenced by the presence of kin-groups, relatedness values and pairwise relationship were estimated using Maximum likelihood estimator implemented in the ML-RELATE program (Kalinowski et al., 2006). Potential families were also estimated using the maximum likelihood parentage reconstruction method implemented in PEDIGREE v.2.0 (Herbinger, 2005) (<http://herbinger.biology.dal.ca:5080/Pedigree>).

Results

Microsatellites diversity

The twelve microsatellites loci analyzed for a total of 946 individuals sampled in the four sampling localities for each period showed neither null alleles nor scoring errors. Allele frequencies deviated significantly from *HWE* at 2, 1, 3 and 3 loci for each period, respectively (e.g. *YP111* in February 2013 with $p < 0.0002$) (Appendix 1). All loci for all sampling localities and all periods combined conformed to *HWE*. After Bonferroni corrections, only 0.95% of comparisons did not conform to the Linkage Disequilibrium expectations.

For all sampling localities and period combination, the most polymorphic loci were *PflaL2*, *SviL7* and *PflaL9* and their highest alleles number per locus values were $A = 13$ (September),

11 (September) and 11 (February), respectively (Appendix 1). The lowest number of alleles per locus ($A = 2$) was recorded for *YP111* in September, February, and June 2013, whilst it was observed for *Svi18* in June 2012. The allelic richness varied from 8.43 (*PflaL2*) to 1.00 (*PflaL4*). The lowest observed heterozygosity (H_{obs}) was recorded for *PflaL4* (0.01-0.10) whereas the highest values were found for *SviL7*, *PflaL9*, *YP60* and *PflaL10* (values were 0.90, 0.77, 0.80 and 0.89, respectively). Significant excess and deficit of heterozygotes were found for four (*Svi17*, *SviL7*, *PflaL4* and *PflaL9*) and five (*PflaL2*, *PflaL1*, *YP60*, *PflaL6* and *YP78*) loci, respectively.

When considering all loci, sampled groups displayed a deficit of heterozygotes during June 2012 and September, whilst they exhibited an excess of heterozygotes during February and June 2013 (Table 1).

Spatial-temporal genetic differentiation

According to the results of the Bayesian STRUCTURE analyses, only one single panmictic population in Lake Geneva was found for the four sampling periods studied. Nevertheless, perch groups showed a particular genetic structure at each sampled season that differed between them.

Global F_{ST} increased from June 2012 (0.0023) to September 2012 (0.0041), from September 2012 to February 2013 (0.0206) and decreased from February 2013 to June 2013 (0.0060). Besides, in June 2012 (at the end of spawning season), all sampled groups differed each from one another, with the exception of those from localities 1 and 4 (Table2; Figure 1). In September, sampled groups from locality 3 were no longer different from those in localities 1 and 4. In February, no difference was detected between sampled group from localities 1 and 3, however sampled group from locality 4 differed once again from the three others. Finally, at

the middle of the spawning season in June 2013, all sampled groups were different from each other (Table2; Figure 1).

By evaluating the genetic differentiation at each locality across the four seasons, all F_{ST} -pairwise comparisons were significantly different. Therefore, we checked whether inter-differentiation F_{IS} within sampled groups at each locality changed across seasons. Within sampled groups in eastern lake (localities 1 and 4), genetic differentiation at the middle of the spawning season was lower than that at the end of spawning season and it decreased from winter (February 2013) to the middle of spawning season (Figure 2). In Morges (locality 2), genetic differentiation within sampled individuals remained the same over the spawning season (i.e. from the middle to the end) and decreased outside the spawning season (Figure 2). In the western lake (locality 3), genetic differentiation within sampled individuals was the highest at the middle of the spawning season compared to the other seasons (Figure 2).

Genetic differentiation in correlation with fish size

ANOVA comparisons showed that fish size was significantly influenced both by localities and time. Additionally, sizes values were significantly influenced by the interaction of the interaction of localities*time. Figure 3 showed that sampled fish from locality 2 showed the highest sizes for the three studied periods (missing data in June 2013). In addition, individuals from the eastern lake had the greater size at the end of the spawning season. For individuals sampled at localities 2 and 3, their size did not differ between times (Figure 3). Relatedness values within each sampled group were relatively high ($r=0.11$) but did not significantly differ from one group to another. Analyses with pedigree showed the existence of a different number of families for each sampling locality and studied time. Families number varied from

17 to 25 for all sampled groups, except Evian-Les-Bains, which presented 82 families in June 2013.

Discussion

Spatial and temporal genetic structure in Lake Geneva

Only one single population of perch was found in Lake Geneva throughout the year. Besides, the genetic diversity (allelic richness and observed heterozygosity) did not significantly differ between the four sampled seasons. However, some genetic differentiations were observed between sampling localities. In addition, these differences were not stable throughout the year, and the genetic structure was more comparable during the two spawning periods. According to Laikre et al. (2005), the evaluation of genetic structure is crucial during the spawning season, which reveals the “species’ true genetic structure”. However, it is also important to study the genetic pattern during foraging and growth period to better understand the biology of the species and to manage fisheries of not spawning aggregations (Laikre et al., 2005). All these information are useful to understand the biology of fish, and to determine whether they remain near the spawning area or they migrate, together or not, and in which direction (Laikre et al., 2005).

In our study, we found that genetic differentiation was more established during the spawning season. The only difference between June 2012 and June 2013 was genetic distance, which disappeared between Evian-Les-Bains and Clarens at the end of the spawning season (June 2012). The genetic structure observed during the spawning season may be linked to the homing behavior of perch (Jaerv, 2000 ; Zomora & Moreno-Amich, 2002). Indeed, Eurasian

perch undergo short migration to return to a specific site, potentially their natal site, for reproduction (Godel & Eckmann, 1999; Jaerv, 2000).

Additionally, pedigree reconstruction showed that perch groups were composed by different number of families. Behrmann-Godel et al. (2006) showed that perch larvae could recognize and prefer chemical stimuli of siblings and prefer unfamiliar conspecifics of their own population than foreign ones. Eurasian perch have a highly developed olfactory system that enables them to detect their natal spawning sites and to recognize their neighbors and relatives (Gerlach et al., 2001; Behrmann-Godel et al., 2006). This behavior led to the formation of kin-structured shoals in perch as seen in Lake Constance (Gerlach et al., 2001). Thus, we could hypothesize that perch would also be structured in kin-groups in Lake Geneva, those different families would return to their natal site to spawn and genetic distance would increase between sampling localities.

Outside the spawning period, the genetic distance decreased between different groups and some genetic differentiation disappeared, except in Morges, suggesting that perch move and did not stay in the vicinity of spawning area. This displacement may be linked to foraging activity and wintering migration of perch, which reveal the dynamic of Eurasian perch population. After reproduction period, adults perch move looking for food during summer and autumn and when water temperature decreases, perch migrate to wintering localities (Thorpe, 1977; Godel & Eckmann, 1999).

Furthermore, perch sampled in Morges were always genetically different from all others. Main currents in Lake Geneva follow shores in anticlockwise direction (Le Thi et al., 2012). Yet, in Morges, the main currents slightly deviate from the shore, and only weaker ones follow the shore (Le Thi et al., 2012). Therefore, perch families in Morges may only slightly mix with other families of the other sampling localities.

As for genetic structure, we found that individuals' size distribution was influenced by both seasons and localities. At Evian-Les-Bains (sampling locality 4), sampled groups at the end of spawning season (June 2012) presented a larger size than those at the middle of the spawning season (June 2013). Gillet & Dubois (2007) showed correlation between size of females and timing of spawning; larger females spawn later than smaller females. Our finding corroborates the tendency of larger Eurasian perch to spawn later than small ones, in the eastern lake (Gillet & Dubois, 2007).

Some species have the particularity that their populations are composed of a mixture of individuals, which reproduce at different times during a reproductive season and different localities (Hendry & Day, 2005). In our study on Eurasian perch, we showed that genetic differentiation within sampled groups differed between the middle and the end of spawning season. Unfortunately, sampling did not occur during the same reproductive season to confirm the isolation by time hypothesis.

Genetic structure in different regions

Previous studies, in Lake Constance and Lake Erken, which showed different sub-populations had performed analysis outside the spawning period (Gerlach et al., 2001; Bergek & Bjorklund, 2007). Those sub-populations did not present “spawning aggregation” and thus the genetic structure did not correspond to the real genetic structure of perch as defined by Laikre et al. (2005). Along the Swedish coast, Olsson et al. (2011) showed only one population under continuous differentiation by distance that corresponds to the real genetic structure in this area. Therefore, comparison between genetic patterns of perch between those geographic ranges is not relevant.

In addition, in Lake Constance and Lake Erken, different sub-populations were depicted using only F_{ST} -pairwise comparisons (Gerlach et al., 2001; Bergek & Bjorklund, 2007). In Lake Erken, Bergek & Bjorklund (2007) have evaluated the presence of clear genetic clusters by STRUCTURE program, but they admit that this program did not detect clustering because it works only on long time scale and so deleted this analysis (Bergek & Bjorklund, 2007). However, in a larger scale, even using only F_{ST} -pairwise comparisons, no different genetic cluster was determined along the Swedish coast (Olsson et al., 2011).

In our study, if genetic structure had been performed using only F_{ST} -pairwise comparisons, different genetic clusters would have been defined and results would be different from a sampled time to another. In September, F_{ST} -pairwise comparisons would have been incorrectly interpreted by the presence of two sub-populations, the first one in the upper center of the lake in Morges, and the second one including eastern and western groups (in sampling localities 1,3 and 4). In June 2013, four different genetic clusters would have been determined on the base of F_{ST} -pairwise.

However, both F_{ST} -pairwise comparisons and Bayesian analysis have shown only one population in Lake Geneva, when seven sampling localities were analyzed in June 2012 (Ben Khadher et al., 2015). Dealing with few sampling localities, the number of F_{ST} -pairwise comparisons decrease and thus statistical power of analysis may be insufficient to correctly interpret. In addition to sampling localities number, it is known that statistical power of microsatellites depends on their number, the polymorphism degree of each locus and the sample size (Zane et al., 2002; Wan et al., 2004). In the Lake Constance, five loci (showing from four to ten alleles) were used to study the genetic structure of perch using 18 individuals per locality. In the Lake Erken, eight loci and more individuals per locations (about 30 per location) were used. The number of alleles per locus was higher, between three to sixteen (Bergek & Bjorklund, 2007). Olsson et al. (2011) have used also only five loci but a larger

sample size (about 45 individuals per location) and they found more alleles per locus, around 11 and 39. In our study, with about sixty individuals per locality and twelve loci analyzed, between two and eleven alleles per locus were scored and only one panmictic population was detected.

In conclusion, the evaluation of genetic differentiation may be linked to sampling strategies (period, sampling localities and sample size), to the nature and number of molecular markers (when fewer loci were used and/or lower sampling size was analyzed, the genetic differentiation of perch population may be higher between sampling localities) and to different analysis method (F_{ST} -pairwise comparisons, Bayesian clustering analysis...).

Genetic pattern of Eurasian perch is not sufficiently documented and understood and current knowledge is not sufficient to determine a “typical” differentiation pattern to allow generalizations, which is the case of other species, *e.g.* brown trout *Salmo trutta* (Laikre, 1999; Laikre et al., 2005).

Table 1: Genetic variability for 12 microsatellite loci studied at four sampling localities (S) (S1: Clarens, Swiss; S2: Morges, Swiss; S3: Crans, Swiss; S4: Evian-Les-Bains, France) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}); p -value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$).

		N	A	A_r	H_{exp}	H_{obs}	F_{IS}
June 2012	S1	61	3.66	3.12	0.355	0.338	0.0406
	S2	52	4.75	3.82	0.397	0.395	0.0049*
	S3	60	4.50	3.67	0.415	0.407	-0.001***
	S4	60	3.58	2.48	0.397	0.402	-0.0092
	Total	233	7.08	6.03	0,394	0,393	0.0076***
September 2012	S1	60	4.91	3.55	0.460	0.434	0.01
	S2	54	4.16	3.65	0.456	0.413	0.07*
	S3	60	5.20	3.76	0.445	0.433	0.02
	S4	60	4.50	3.72	0.475	0.482	-0.01
	Total	234	6.75	6.50	0.459	0.440	0.01*
February 2013	S1	60	4.75	4.16	0.419	0.456	-0.09***
	S2	59	4.91	4.48	0.396	0.394	0.001
	S3	54	4.16	3.98	0.445	0.478	-0.07
	S4	56	3.50	3.28	0.393	0.453	-0.15***
	Total	229	7.00	6.37	0.413	0.445	-0.08***
June 2013	S1	70	4.66	3.63	0.444	0.449	-0.03 ***
	S2	60	4.83	3.63	0.433	0.415	0.03 ***
	S3	60	4.00	3.19	0.411	0.397	0.02**
	S4	60	4.25	3.37	0.450	0.475	-0.05 ***
	Total	250	6.25	5.97	0.434	0.4345	-0.007 ***

Table 2 Pairwise F_{ST} -values between four sampling times in Lake Geneva (above diagonal) and significance levels from genotypic differentiation test (below diagonal), for the four sampling localities. p -value: * ($P < 0.0023$), ** ($P < 4.7 \cdot 10^{-4}$), *** ($P < 4.7 \cdot 10^{-5}$)

		June 2012 (End SS)	September 2012	February 2013	June 2013 (Middle SS)
Clarens	June 2012 (End SS)		0.1365	0.1206	0.1146
	September 2012	***		0.0092	0.0271
	February 2013	***	*		0.0123
	June 2013 (Middle SS)	***	***	**	
Morges	June 2012 (End SS)		0.1006	0.1149	0.1154
	September 2012	***		0.0152	0.0041
	February 2013	***	*		0.0155
	June 2013 (Middle SS)	***	***	***	
Crans	June 2012 (End SS)		0.0968	0.0976	0.0983
	September 2012	***		0.0125	0.0108
	February 2013	***	***		-0.0076
	June 2013 (Middle SS)	***	**	*	
Evian-Les-Bains	June 2012 (End SS)		0.1076	0.1237	0.0954
	September 2012	***		0.0265	0.0078
	February 2013	***	***		0.0243
	June 2013 (Middle SS)	***	***	***	

Figure 1: Pairwise F_{ST} -difference between four localities in Lake Geneva for Eurasian perch caught at four different times over a one-year period. Letters (a, b, c, d) show significant differences.

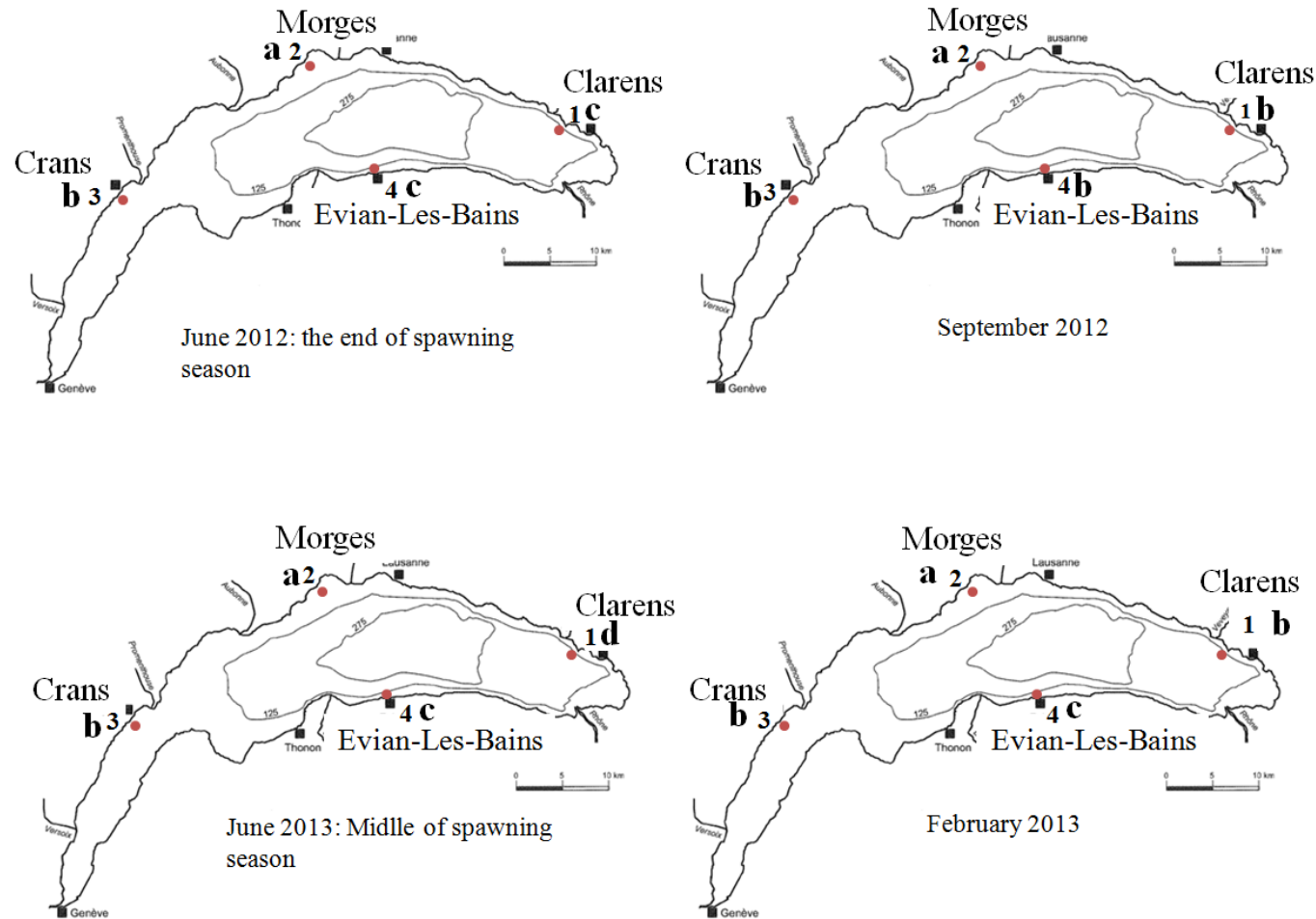


Figure 2 : F_{IS} values (means, n=12) of Eurasian perch *Perca fluviatilis* sampled in four localities (Clarens, Morges, Crans and Evian-Les-Bains) and at the four sampling times (P1: the end of spawning season in June 2012; P2: September 2012; P3: February 2013 and P4: the middle of the spawning season in June 2013).

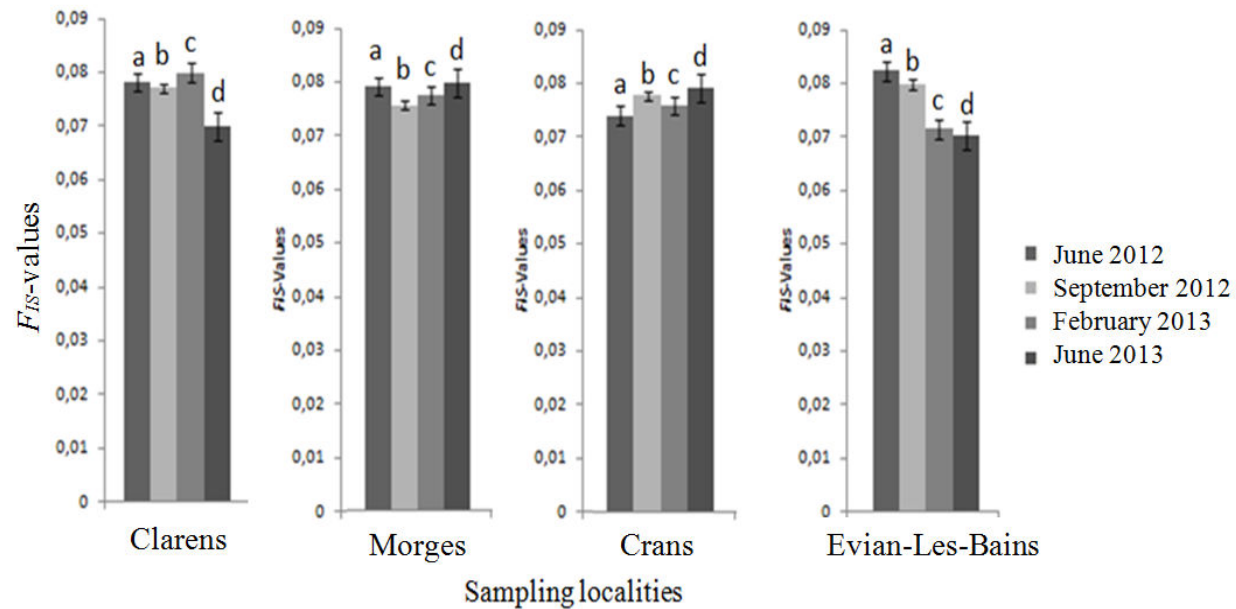
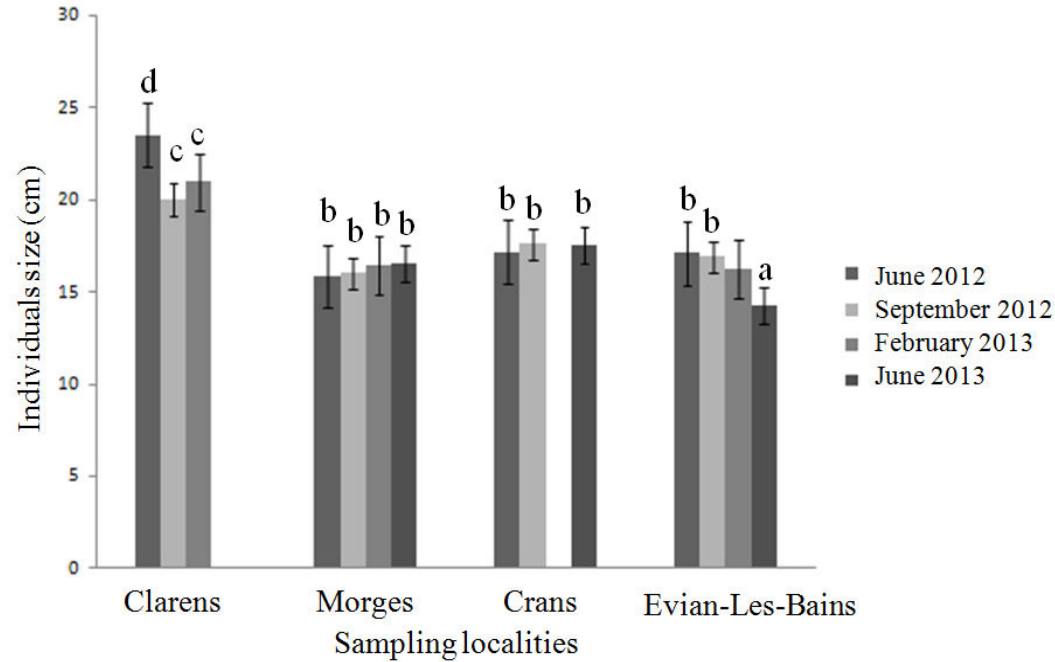


Figure 3 : Individuals' size values (means, <n<) of Eurasian perch *Perca fluviatilis* sampled in four localities (Clarens, Morges, Crans and Evian-Les-Bains) and at the four sampling times (P1: the end of spawning season in June 2012; P2: September 2012; P3: February 2013 and P4: the middle of the spawning season in June 2013).



Reference

- Aljanabi, S.M., Martinez, I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25, 4692-4693.
- Ben Khadher, S., Agnès, J.F., Milla, S., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of spawning season. *J. Great Lakes Res.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006>.
- Behrmann-Godel, J., Gerlach, G., Eckmann, R., 2006. Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence? *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 59, 461–468.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J., Chikhi, L., Bonhomme, F., 2004. Genetix v4.05. Logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, Université de Montpellier 2, Montpellier, France.
- Bergek, S., Björklund, M., 2007. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of eurasian perch. *Evolution*, 61(8), 2035–2041.
- Bergek, S., Björklund, M., 2009. Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 746–758.
- Bergek, S., Olsson, J., 2009. Spatiotemporal analysis shows stable genetic differentiation and barriers to dispersal in the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Evolutionary Ecology Research*, 11, 827-840.
- Borer, S.O., Miller, L.M., Kapuscinski, A.R., 1999. Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Mol. Ecol.*, 8, 336-338.

Carlander, K.D., 1997. Handbook of freshwater fishery biology, volume 3: life history data on ichthyoperoid and peroid fishes of the United States and Canada. Iowa State University Press, Ames.

Dannewitz, J., Maes, G.E., Johansson, L., Wickström, H., Volkaert, F.A.M. and Järvi, T., 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time Proc. R. Soc. Lond. B, 272, 1129–1137.

Earl, D.A., vonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources, 4, 359-361.

Eklov, P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54, 1520–1531.

Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 14, 2611–2620.

Fillatre, E.K., Etherton, .P, Heath, D.D., 2003. Bimodal run distribution in a northern population of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): life history and genetic analysis on a temporal scale. Molecular Ecology, 12, 1793–1805.

Gerlach, G., Schardt, U., Eckmann, R., Meyer, A., 2001. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). Heredity, 86, 213-221.

Gillet, C., Dubois, J.P., 2007. Effect of water temperature and size of females on the timing of spawning of perch *Perca fluviatilis* L. in Lake Geneva from 1984 to 2003. Journal of Fish Biology, 70, 100-1014.

Godel, J., Eckmann, R., 1999. Activity patterns, movements and home-ranges of adult perch (*Perca fluviatilis* L.) during summer. P. Annu. Meet. Am. Fish. Soc.

Hendry, A.P., Berg, O.K., Quinn, T.P., 1999. Condition dependence and adaptation-by-time: breeding date, life history, and energy allocation within a population of salmon. *Oikos*, 85, 499–514.

Hendry, A.P., Berg, O.K., Quinn, T.P., 2001. Breeding location choice in salmon: causes (habitat, competition, body size, energy stores) and consequences (lifespan, energy stores). *Oikos*, 93, 407–418.

Hendry, A.P., Morbey, Y.E., Berg, O.K., Wenburg, J.K., 2004. Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 271, 259–266.

Hendry, A.P., Day, T., 2005. Invited review: Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology*, 14, 901–916.

Herbinger, C.M., 2005. Pedigree help manual. Available from: URL <http://herbinger.biology.dal.ca.5080/HELP/PedigreeManual.pdf>.

Hoarau, G., Rijnsdorp, A.D., Van deer Veer, H.W., Stam, W.T. and Olsen, J.L. 2002. Population structure of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in northern Europe: microsatellites revealed large-scale spatial and temporal homogeneity. *Mol. Ecol.*, 11, 1165–1176.

Holsinger, K.E., Weir, B.S., 2009. "Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST." *EEB Articles*. Paper 22.

Horne, J.B., Momigliano, P., Welch, D.J., Newman, S.J., Herwerden, L.V., 2012. Searching for common threads in threadfins: phylogeography of Australian polynemids in space and time. *Mar Ecol Prog Ser*, 449, 263–276.

Jearv, L., 2000. Migrations of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the coastal waters of western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biol. Ecol.*, 49, 270–276.

Kalinowski, S.T., 2005. Program note HP – RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Note*, 5, 187-189.

Kalinowski, S.T., Wagner, A.P., Taper, M.L., 2006. PROGRAM NOTE ML-RELATE : a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes*, 6, 576-579.

Laikre, L., 1999. Conservation Genetic Management of Brown Trout (*Salmo trutta*) in Europe. Report by the Concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout (*Salmo trutta*). TROUT CONCERT; EU FAIR CT97-3882. pp.91.

Laikre, L., Palm, S., Ryman, N., 2005. Genetic Population Structure of Fishes: Implications for Coastal Zone Management. *Ambio*, 34, 111-119.

Leclerc, D., Wirth, T., Bernatchez, L., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross species amplification within the family Percidae. *Mol. Ecol.*, 9, 993–1011.

Le Thi, A.D., De Pascalis, F., Umgiesser, G., Wildi, W., 2012. Structure thermique et courantologie du Léman (Thermal structure and circulation patterns of Lake Geneva). *Arch. Sci.*, 65, 65-80.

Li, L., Wang, H.P., Givens, C., Czesny, S., Brown, B., 2007. Isolation and characterization of microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Mol. Ecol.*, 7, 600-603.

Masters, J.E.G., Hodder, K.H., Beaumont, W.R.C., Gozlan, R.E., Pinder, A.C., Kenward, R.E., Welton, J.S., 2005. Spatial behaviour of pike *Esox lucius* L. in the River Frome, UK. Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on fish telemetry held in Europe, Ustica, Italy, 9-13 June 2003.

Morbey, Y.E., Ydenberg, R.C., 2003. Timing games in the reproductive phenology of female Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*). *American Naturalist*, 161, 284–298.

Olsson, J., Mo, K., Florin, A.B., Aho, T., Rymanet, N., 2011. Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 79, 122–137.

Pritchard, J.K., Stephens, P., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959.

Raymond, M., Rousset, F., 1995. Genepop (Version-1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.*, 86, 248–249.

Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., Wolff, W.J., 2009. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries*, 10, 361–395.

Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225.

Rousset, F., 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.*, 8, 103–106.

Ruzzante, D.E., Taggart, C.T., Doyle, R.W., Cook, D., 2001. Stability in the historical pattern of genetic structure of Newfoundland cod (*Gadus morhua*) despite catastrophic decline in population size. *Conserv. Genet.*, 2, 257–269.

Sepulveda-Villet, O. J., Stepien, C.A., 2011. Fine-scale population genetic structure of the Yellow Perch *Perca flavescens* in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, 1435–1453.

Sepulveda-Villet, O. J., Stepien, C.A., 2012. Waterscape genetics of the Yellow Perch (*Perca flavescens*) from two genomes: patterns across large connected systems and isolated relict populations. *Molecular Ecology*, 21, 5795–5826.

- Stepien, C.A., Behrmann-Godel, J., Bernatchez, L., In press. Comparative evolutionary relationships, population genetics, and ecological and genomic adaptations of Perch (*Perca*). In P. Couture and G. Moyer, editors. Biology of perch. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Sullivan, T.J., Stepien, C.A., 2015. Temporal Population Genetic Structure of Yellow Perch Spawning Groups in the Lower Great Lakes. Transactions of the American Fisheries Society, 144:1, 211-226, DOI:10.1080/00028487.2014.982260.
- Tessier, N., Bernatchez, L., 1999. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Mol. Ecol., 8, 169–179.
- Thorpe, J., 1977. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. FAO Fisheries Synopsis, 113, pp. 138.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P.F., 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Mol. Ecol. Notes, 4, 535–538.
- Wan, Q.H., Wu, H., Fujihara, T., Fang, S.G., 2004. Which genetic marker for which conservation genetics issue? Electrophoresis, 25, 2165–2176.
- Waples, R., Gaggiotti, O., 2006. Invited review: What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. Molecular Ecology, 15, 1419–1439.
- Wirth, T., Robert, S.L., Louis, B., 1999. Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. Mol Ecol., 8, 1957-1969.
- Woody, C.A., Olsen, J., Reynolds, J., Bentzen, P., 2000. Temporal variation in phenotypic and genotypic traits in two sockeye salmon populations, Tustumena Lake, Alaska. Transactions of the American Fisheries Society, 129, 1031–1043.

Zane, L., Bargelloni, L., Patarnello, T., 2002. Strategies for microsatellite isolation: a review. *Mol. Ecol.*, 11, 1-16.

Zomora, L., Moreno-Amich, R., 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. *Hydrobiologia*, 483, 209–218.

Appendix

June 2012:

Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied at at four sampling localities (S) (S1: Clarens (Swiss); S2: Morges (Swiss); S3: Crans (Swiss); S4: Evian-Les-Bains (France)) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*, at June 2012. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p-value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE); p-value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$). Global $F_{ST}=0.0023$

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
SS#1													
N	44	47	46	60	60	60	59	58	37	58	59	43	61
A	4	3	6	5	6	2	4	5	2	3	2	2	3.66
A_r	3.23	2.71	5.17	2.84	4.87	1.99	3.21	4.32	2.00	3.00	2.00	1.99	3.12
A_p	0.00	0.16	0.51	0.80	0.25	0.00	0.004	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
H_{exp}	0.19	0.27	0.55	0.09	0.55	0.23	0.34	0.67	0.37	0.64	0.28	0.15	0.355
H_{obs}	0.11	0.32	0.52	0.10	0.58	0.20	0.22	0.62	0.27	0.70	0.34	0.11	0.338
F_{IS}	0.407**	-0.143	0.054	-0.026	-0.044	0.140	0.304	0.122	0.183	-0.076	-0.20	-0.06	0.0406
HWE													0.991
SS#2													
N	50	50	50	50	50	50	52	52	49	52	52	47	52
A	8	5	8	3	6	2	5	7	3	4	3	3	4.75
A_r	6.18	3.78	6.30	2.12	5.03	1.99	3.65	5.45	2.69	3.66	2.42	2.46	3.82
A_p	0.83	0.88	0.32	0.27	0.48	0.00	0.66	0.84	0.69	0.41	0.42	0.46	0.53
H_{exp}	0.37	0.36	0.62	0.06	0.56	0.24	0.36	0.72	0.22	0.62	0.42	0.17	0.397
H_{obs}	0.34	0.40	0.72	0.06	0.58	0.28	0.36	0.73	0.24	0.59	0.32	0.19	0.395
F_{IS}	0.085	-0.088	-0.150	-0.013	-0.033	-0.154	0.62**	-0.013	-0.18	0.0027	0.218	-0.132	0.0049*
HWE													0.767
SS#3													

<i>N</i>	39	55	50	60	60	60	53	49	52	59	60	22	60
<i>A</i>	7	6	6	2	6	2	7	6	3	4	3	2	4.50
<i>A_r</i>	6.02	4.47	5.10	1.60	4.57	2.00	4.54	5.53	2.42	3.37	2.36	2.00	3.67
<i>A_p</i>	1.38	0.87	0.02	0.0005	0.43	0.00	1.24	0.70	0.27	0.12	0.36	0.00	0.45
<i>H_{exp}</i>	0.38	0.42	0.55	0.03	0.55	0.31	0.43	0.76	0.39	0.61	0.42	0.17	0.415
<i>H_{obs}</i>	0.28	0.40	0.60	0.03	0.68	0.28	0.43	0.67	0.32	0.67	0.51	0.09	0.407
<i>F_{IS}</i>	0.266**	0.056**	-0.081	-0.008	-0.245	0.006	0.023	0.116**	0.219	-0.105	-0.178	0.644**	-0.001***
<i>HWE</i>													1.000
SS#4													
<i>N</i>	44	51	48	60	60	60	57	55	60	59	59	44	60
<i>A</i>	7	3	6	1	6	2	4	4	2	4	2	2	3.58
<i>A_r</i>	3.11	2.10	3.40	1.00	3.44	1.87	2.48	3.58	1.99	3.05	1.97	1.75	2.48
<i>A_p</i>	0.60	0.03	0.16	0.00	0.25	0.00	0.13	0.01	0.00	0.10	0.00	0.01	0.11
<i>H_{exp}</i>	0.37	0.29	0.55	0.00	0.54	0.25	0.37	0.70	0.43	0.66	0.37	0.18	0.397
<i>H_{obs}</i>	0.38	0.31	0.54	0.00	0.50	0.26	0.35	0.80	0.50	0.71	0.42	0.16	0.402
<i>F_{IS}</i>	-0.020	-0.047	0.014	--	0.087*	-0.019	0.133	-0.07	-0.239	-0.099	-0.096	0.572***	-0.0092
<i>HWE</i>													0.840
Total													
<i>A</i>	11	10	10	6	11	2	10	8	4	5	5	4	7,08
<i>A_r</i>	10.98	7.69	9.70	4.51	8.27	2.00	8.15	5.82	4.00	4.75	3.53	2.87	6.03
<i>H_{exp}</i>	0,32	0,33	0,56	0,04	0,55	0,25	0,37	0,71	0,35	0,63	0,37	0,16	0,394
<i>H_{obs}</i>	0,27	0,35	0,59	0,04	0,58	0,25	0,34	0,70	0,33	0,66	0,39	0,13	0,393
<i>F_{IS}</i>	0.14**	-0.04*	-0.047	-0.019	-0.059	0.001	0.125**	0.036*	0.052	-0.072	-0.062	0.336**	0.0076***
<i>HWE</i>	1.000	0.994	0.354	0.691	0.817	0.611	0.523	0.913	0.678	0.005	0.0001	0.985	0.997

September 2012 : Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied at at four sampling localities (S) (S1: Clarens (Swiss); S2: Morges (Swiss); S3: Crans (Swiss); S4: Evian-Les-Bains (France)) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*, at September 2012. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p-value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE); p-value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$). Global $F_{ST}= 0.0041$

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
SS#1													
N	59	60	57	60	60	60	50	48	28	56	7	58	60
A	12	5	8	4	7	3	6	4	2	4	2	2	4.91
A_r	6.04	3.44	5.60	2.14	4.26	2.26	4.08	3.91	2.00	3.28	2.00	2.00	3.55
A_p	1.45	0.31	0.50	0.81	0.68	0.26	0.30	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.41
H_{exp}	0.43	0.31	0.65	0.08	0.58	0.27	0.37	0.70	0.48	0.67	0.43	0.49	0.460
H_{obs}	0.44	0.36	0.70	0.08	0.60	0.28	0.36	0.70	0.28	0.69	0.28	0.39	0.434
F_{IS}	-0.01	-0.15	-0.07	-0.02	-0.01	-0.04	0.03	-0.005	0.41*	-0.03	0.36	0.19	0.01
HWE													0.98
SS#2													
N	39	40	37	42	41	42	39	35	16	38	39	40	54
A	8	4	7	1	5	3	5	4	4	4	2	3	4.16
A_r	6.38	3.04	5.43	1.00	4.01	2.37	3.71	3.84	4.00	3.42	1.98	2.92	3.65
A_p	1.17	0.03	0.18	0.00	0.31	0.27	0.19	0.00	1.14	0.30	0.00	0.61	0.39
H_{exp}	0.58	0.42	0.62	0.00	0.55	0.21	0.35	0.68	0.46	0.63	0.37	0.55	0.456
H_{obs}	0.53	0.47	0.64	0.00	0.51	0.19	0.35	0.57	0.25	0.68	0.38	0.35	0.413
F_{IS}	0.07*	-0.12	-0.03	-----	0.08	0.11	-0.02	0.16	0.47*	-0.08	-0.03	0.37**	0.07*
HWE													0.98
SS#3													
N	60	60	55	60	60	60	59	59	50	60	60	59	60
A	7	5	10	4	7	4	8	6	3	4	2	3	5.2
A_r	4.65	3.57	6.47	2.14	4.48	2.69	4.52	4.50	2.53	3.46	1.98	2.27	3.76

<i>A_p</i>	0.09	0.31	1.27	0.81	0.52	0.62	0.87	0.45	0.00	0.20	0.00	0.11	0.48
<i>H_{exp}</i>	0.45	0.36	0.67	0.08	0.48	0.19	0.41	0.71	0.42	0.67	0.36	0.49	0.445
<i>H_{obs}</i>	0.45	0.33	0.74	0.08	0.53	0.20	0.47	0.64	0.24	0.70	0.30	0.49	0.433
<i>F_{IS}</i>	0.01	0.09	-0.10	-0.02	-0.10	-0.003	-0.15	0.09	0.44**	-0.03	0.17	0.01	0.02
<i>HWE</i>													0.51
SS#4													
<i>N</i>	51	51	50	51	51	51	51	51	37	49	49	48	60
<i>A</i>	9	5	7	1	8	2	5	5	3	4	2	4	4.5
<i>A_r</i>	6.22	3.92	5.42	1.00	5.36	1.99	3.52	4.27	2.68	3.54	1.96	2.89	3.72
<i>A_p</i>	1.04	0.44	0.11	0.00	1.49	0.00	0.38	0.22	0.00	0.29	0.00	0.43	0.40
<i>H_{exp}</i>	0.50	0.42	0.73	0.00	0.66	0.26	0.40	0.69	0.47	0.68	0.32	0.52	0.475
<i>H_{obs}</i>	0.52	0.43	0.90	0.00	0.68	0.23	0.43	0.68	0.40	0.67	0.32	0.47	0.482
<i>F_{IS}</i>	-0.05	-0.02	-0.22 **	-----	-0.03	0.12	-0.05	0.01	0.14*	0.01	0.005	0.07	-0.01
<i>HWE</i>													0.72
Total													
<i>A</i>	13	7	11	5	11	5	8	6	4	5	2	4	6.75
<i>A_r</i>	11.94	5.86	9.85	4.18	9.59	4.31	7.31	5.57	4.00	4.85	2.00	3.95	6.50
<i>H_{exp}</i>	0,37	0,66	0,04	0,56	0,23	0,38	0,69	0,45	0,66	0,37	0,51	0,45	0,459
<i>H_{obs}</i>	0,39	0,74	0,04	0,58	0,22	0,40	0,64	0,29	0,68	0,32	0,42	0,43	0,440
<i>F_{IS}</i>	0.016	-0.04	-0.10*	-0.01	-0.01	0.03	0.03	0.03	0.05***	-0.01	0.01	0.02	0.019
<i>HWE</i>	0.99	0.04	0.14	0.83	0.31	0.62	0.95	0.87	1.00	0.33	0.54	0.85	0.99

February 2013 : Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied at at four sampling localities (S) (S1: Clarens (Swiss); S2: Morges (Swiss); S3: Crans (Swiss); S4: Evian-Les-Bains (France)) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*, at February 2013. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p-value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE); p -value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$). Global F_{ST} = 0.02045

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
SS#1													
N	58	60	58	59	56	59	59	58	56	59	59	60	60
A	7	7	7	3	7	2	5	6	4	3	2	4	4.75
A_r	6.35	5.47	6.31	2.32	5.87	2.00	4.63	5.01	3.39	3.00	2.00	3.52	4.16
A_p	0.40	1.27	0.67	0.66	0.68	0.00	0.003	0.18	0.69	0.00	0.00	0.05	0.39
H_{exp}	0.29	0.45	0.58	0.03	0.53	0.21	0.40	0.640	0.38	0.63	0.33	0.52	0.419
H_{obs}	0.29	0.51	0.51	0.03	0.61	0.23	0.40	0.63	0.39	0.81	0.38	0.63	0.456
F_{IS}	0.01	-0.14***	0.10*	-0.004	-0.14**	-0.12	-0.008	0.003	-0.01	-0.27*	-0.15	-0.20	-0.09***
HWE													0.76
SS#2													
N	58	59	57	59	54	59	59	58	40	54	54	49	59
A	9	6	7	4	7	3	5	5	5	3	2	3	4.91
A_r	7.88	5.17	6.59	3.20	6.28	2.66	4.51	4.67	4.97	3.00	2.00	2.79	4.48
A_p	0.74	0.51	0.68	0.89	0.24	0.66	0.003	0.003	1.29	0.00	0.00	0.10	0.43
H_{exp}	0.31	0.27	0.49	0.06	0.56	0.19	0.37	0.70	0.38	0.65	0.25	0.47	0.396
H_{obs}	0.29	0.28	0.49	0.06	0.54	0.22	0.38	0.70	0.35	0.77	0.25	0.34	0.394
F_{IS}	0.06	-0.05	0.004	-0.01	0.04	-0.10	-0.03	-0.002	0.08	-0.18*	-0.01	0.26	0.001
HWE													0.77
SS#3													
N	53	54	53	54	59	54	54	53	39	47	47	53	54
A	9	4	6	2	6	2	5	6	3	3	2	2	4.16
A_r	8.43	3.7	5.91	1.92	5.43	2.00	4.68	5.71	3.00	3.00	2.00	2.00	3.98

<i>Ap</i>	1.18	0.25	0.00	0.03	0.02	0.00	0.004	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
<i>H_{exp}</i>	0.47	0.50	0.69	0.03	0.56	0.18	0.39	0.74	0.30	0.61	0.31	0.50	0.445
<i>H_{obs}</i>	0.50	0.64	0.81	0.03	0.66	0.20	0.42	0.69	0.30	0.63	0.34	0.45	0.478
<i>F_{IS}</i>	-0.06	-0.28*	-0.16	-0.01	-0.17**	-0.10	-0.08	0.06	-0.01	-0.03	-0.08	0.10	-0.07
<i>HWE</i>													0.07
SS#4													
<i>N</i>	56	56	56	56	59	56	56	56	46	55	55	55	56
<i>A</i>	6	3	6	1	6	2	3	4	3	3	2	3	3.5
<i>A_r</i>	5.28	2.69	5.81	1.00	5.08	2.00	2.69	3.99	2.84	2.99	2.00	2.97	3.28
<i>Ap</i>	0.02	0.69	0.00	0.00	0.90	0.00	0.00	0.00	0.84	0.00	0.00	0.002	0.21
<i>H_{exp}</i>	0.20	0.42	0.62	0.00	0.44	0.27	0.36	0.58	0.32	0.55	0.39	0.53	0.393
<i>H_{obs}</i>	0.21	0.50	0.75	0.00	0.50	0.28	0.42	0.50	0.28	0.89	0.52	0.56	0.453
<i>F_{IS}</i>	-0.06	-0.18	-0.19	-----	-0.11	-0.05	-0.18	0.14	0.12	-0.61***	-0.35*	-0.06*	-0.15***
<i>HWE</i>													0.04
Total													
<i>A</i>	12	9	10	5	11	4	9	6	7	4	2	5	7
<i>Ar</i>	11.78	8.51	9.44	4.64	10.61	3.67	8.44	5.97	7.00	3.85	2.00	4.84	6.37
<i>H_{exp}</i>	0,31	0,41	0,59	0,03	0,52	0,21	0,38	0,66	0,34	0,61	0,32	0,50	0,413
<i>H_{obs}</i>	0,32	0,48	0,64	0,03	0,57	0,23	0,40	0,63	0,33	0,77	0,37	0,49	0,445
<i>F_{IS}</i>	-0.009	-0.18***	-0.06	-0.009	-0.14***	-0.09	-0.05	0.01	0.05	-0.25***	-0.19	0.01*	-0.08***
<i>HWE</i>	0.57	0.39	0.09	0.93	0.52	0.03	0.29	0.98	0.94	0.00	0.0002	0.95	0.06

June 2013 : Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied at at four sampling localities (S) (S1: Clarens (Swiss); S2: Morges (Swiss); S3: Crans (Swiss); S4: Evian-Les-Bains (France)) in Lake Geneva for *Perca fluviatilis*, at June 2013. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p-value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE); p -value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$). Global $F_{ST}= 0.00573$

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
SS#1													
N	42	47	42	54	54	55	54	53	22	50	47	41	70
A	8	5	7	3	5	3	5	6	3	5	2	4	4.66
A_r	5.95	3.31	6.11	1.62	3.85	2.28	3.37	4.54	2.95	3.90	1.99	3.62	3.63
A_p	1.21	0.56	0.41	0.33	0.11	0.30	0.51	0.39	0.95	0.90	0.00	0.68	0.53
H_{exp}	0.44	0.53	0.68	0.03	0.57	0.18	0.38	0.71	0.34	0.62	0.22	0.56	0.444
H_{obs}	0.45	0.82	0.78	0.03	0.77	0.16	0.42	0.69	0.22	0.54	0.25	0.19	0.449
F_{IS}	-0.01	-0.55***	-0.15	-0.005	-0.36***	0.10	-0.09	0.01	0.35*	0.13**	-0.13	0.66 HS	-0.03***
HWE													0.99
SS#2													
N	56	59	56	60	60	60	51	51	37	58	17	55	60
A	9	7	9	2	9	2	3	5	2	4	2	4	4.83
A_r	6.61	3.85	7.21	1.28	5.76	1.99	2.55	4.32	1.99	3.29	2.00	2.61	3.63
A_p	1.84	0.83	1.36	0.09	1.71	0.00	0.38	0.07	0.00	0.20	0.00	0.21	0.56
H_{exp}	0.50	0.46	0.67	0.016	0.61	0.24	0.41	0.72	0.31	0.66	0.05	0.51	0.433
H_{obs}	0.41	0.38	0.58	0.016	0.58	0.28	0.47	0.80	0.21	0.68	0.05	0.47	0.415
F_{IS}	0.18***	0.16**	0.12*	-0.00	0.04	-0.15	-0.14	-0.11	0.30	-0.04	0.00	0.08	0.03***
HWE													0.99
SS#3													
N	56	57	57	58	58	58	56	56	42	55	55	58	60
A	7	5	7	2	5	2	4	4	3	4	2	3	4
A_r	4.94	3.10	5.57	1.29	4.21	1.99	3.19	3.99	2.40	3.30	1.99	2.29	3.19
A_p	0.27	0.65	0.14	0.10	0.13	0.00	0.20	0.00	0.40	0.21	0.00	0.20	0.20
H_{exp}	0.38	0.30	0.60	0.01	0.63	0.23	0.34	0.73	0.23	0.64	0.28	0.50	0.411
H_{obs}	0.35	0.35	0.64	0.01	0.62	0.20	0.39	0.76	0.11	0.67	0.20	0.41	0.397
F_{IS}	0.07*	-0.16	-0.07	-0.00	0.01*	0.13	-0.12	-0.04	0.49**	-0.04	0.30*	0.18	0.02**

	<i>HWE</i>												0.90	
SS#4	<i>N</i>	57	57	57	60	60	60	56	55	56	57	57	60	60
	<i>A</i>	6	7	6	3	7	2	3	6	2	3	2	4	4.25
	<i>A_r</i>	4.43	4.27	5.34	1.56	4.71	1.99	2.84	4.98	1.99	2.99	1.99	3.25	3.37
	<i>A_p</i>	0.30	1.08	0.004	0.29	0.42	0.00	0.04	0.61	0.00	0.00	0.00	0.30	0.26
	<i>H_{exp}</i>	0.41	0.38	0.68	0.03	0.59	0.30	0.41	0.75	0.30	0.64	0.29	0.58	0.450
	<i>H_{obs}</i>	0.43	0.43	0.89	0.03	0.73	0.36	0.46	0.70	0.23	0.64	0.35	0.40	0.475
	<i>F_{IS}</i>	-0.05	-0.14	-0.31***	-0.004	-0.24*	-0.21	-0.11	0.06	0.24	-0.008	-0.20	0.31***	-0.05***
	<i>HWE</i>												0.08	
Total	<i>A</i>	11	9	10	3	9	3	5	7	4	6	2	6	6.25
	<i>A_r</i>	10.86	8.64	9.44	2.88	8.54	2.67	4.95	6.45	4.00	5.55	2.00	5.59	5.97
	<i>H_{exp}</i>	0.43	0.41	0.66	0.02	0.60	0.24	0.39	0.73	0.29	0.64	0.21	0.54	0.434
	<i>H_{obs}</i>	0.41	0.49	0.72	0.02	0.67	0.25	0.43	0.74	0.19	0.63	0.21	0.37	0.4345
	<i>F_{IS}</i>	0.05***	-0.16***	-0.12***	-0.003	-0.12***	-0.05	-0.12	-0.01	0.33***	0.003	0.001	0.29***	-0.007***
	<i>HWE</i>	0.97	0.005	0.69	0.00	0.06	0.32	0.01	0.36	1.00	0.97	0.50	1.00	0.99

1

2

3 **Partie III**

4

5

6 **Comparaison de la variabilité génétique**
7 **de la perche eurasienne *Perca fluviatilis***
8 **dans deux lacs alpins: le lac Léman**
9 **et le lac de Neuchâtel**

10

11

12

13

Knowlegde & Management of

14

Aquatic Systems (en révision)

15

16 **Comparaison de la variabilité génétique de la perche eurasienne**
17 ***Perca fluviatilis* dans deux lacs alpins: le lac Léman et le lac de**
18 **Neuchâtel**

19

20 **Résumé**

21 Après avoir déterminé la structure génétique de la perche eurasienne dans le lac
22 Léman, nous avons voulu réaliser un travail similaire pour le lac Neuchâtel. Les
23 deux lacs sont géographiquement proches (50 km). Le lac Neuchâtel présente une
24 plus petite superficie et est constitué d'un seul plan d'eau tandis que le Léman est
25 subdivisé en un « petit lac » et un « grand lac ». Etant donné les caractéristiques
26 du lac de Neuchâtel, il était attendu qu'il ne présente qu'une seule population
27 panmictique comme au sein du lac Léman.

28 Dans cette étude, nous avons analysé des individus échantillonnés au niveau de
29 deux sites du lac Neuchâtel et de six sites du lac Léman. Ces analyses ont été
30 réalisées, à l'aide de douze microsattellites, pour deux périodes : à la fin de la
31 période de reproduction en juin 2012 et septembre 2012.

32 Les perches vivant dans le lac Léman sont génétiquement différentes des perches
33 du lac Neuchâtel. Dans ce dernier lac, deux sous-populations ont été observées.
34 La deuxième sous-population a été observée essentiellement en septembre. En
35 outre, la diversité génétique est plus forte pour les populations du lac Neuchâtel.

36 Plusieurs hypothèses sont envisageables pour expliquer une telle différence : la
37 nature du bassin hydrographique et les effets anthropiques. Tout d'abord, la plus
38 forte diversité génétique observée dans le lac Neuchâtel pourrait être due au fait
39 que les deux lacs sont situés sur deux bassins hydrographiques différents. En effet,
40 le lac Léman appartient au bassin du Rhône alors que le lac Neuchâtel appartient
41 au bassin du Rhin. Dans le lac Constance, qui appartient aussi au réseau du Rhin,

42 il a été mis en évidence que deux sous-populations de perche étaient présentes
43 (Gerlach et al., 2001). De plus, la position du lac sur le bassin hydrographique
44 diffère entre les deux lacs. Le lac Léman est isolé et situé tout en amont du bassin,
45 alors que le lac Neuchâtel se trouve plus en aval et connecté avec d'autres lacs
46 (lacs de Morat et de Biemme). Ainsi, le lac Neuchâtel pourrait recevoir plus de
47 poissons extérieurs au lac et donc la diversité génétique de ses populations de
48 perche serait plus riche. Une autre hypothèse liée à la présence, en 1999-2001, de
49 cages flottantes contenant des juvéniles de perches obtenus en éclosierie pourrait
50 expliquer cette plus forte variabilité. Les échappés de ces cages pourraient être
51 génétiquement différents de la population locale et par conséquent, la diversité
52 génétique globale aurait été augmentée. Enfin, le lac Léman a connu un déclin des
53 stocks de perche suite à leur surexploitation par la pêche à partir de 1975 (Dubois
54 et al., 2008). Or, il a été démontré un effet négatif de la surpêche sur la variabilité
55 génétique et donc il est très probable qu'une réduction de la variabilité génétique
56 des populations du Léman soit survenue suite à cet événement.

57 Ces résultats ne permettent pas de proposer un plan de gestion définitif des stocks
58 de perches du lac Neuchâtel, étant donné que seulement la partie Est du Lac a été
59 étudiée. Cependant, étant donné que les populations des deux lacs sont
60 génétiquement distinctes, il faudrait éviter de les mélanger dans le but de
61 renforcer les stocks en déclin.

62 En terme d'élevage, le prélèvement d'individus (ou des œufs) depuis ces lacs pour
63 constituer ou renforcer les stocks captifs conduit à l'introduction d'individus ayant
64 des caractéristiques génétiques différentes. Ces données sont importantes à
65 prendre en considération pour la bonne gestion des stocks.

66

67 **Comparison of the genetic structure of Eurasian perch *Perca fluviatilis* in**
68 **Lake Geneva and Lake Neuchâtel.**

69

70 **Sana BEN KHADHER¹, Fabrice TELETCHEA^{1*}, Jean-François AGNESE²,**
71 **Pascal FONTAINE¹**

72

73 **Affiliations**

74 1 Université de Lorraine, Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits
75 Animaux, USC INRA 340, F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

76 2 Institut des Sciences de l'Evolution, ISEM, UMR-IRD 226, UMR-CNRS 5554, Case
77 Courrier 63, Université Montpellier 2, F-34095 Montpellier CEDEX 05, France

78

79 *Corresponding author.

80 Tel: 00 333 83 30 84 47 Fax: 00 333 83 32 36 13

81 fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

82 **Eurasian perch genetic structure in two Lakes**

83 Keywords: *Perca fluviatilis*, *Lake Geneva*, *Lake Neuchâtel*, *genetic structure*, *fisheries*

84

85 ***Abstract***

86 In this study, the genetic diversity and structure of Eurasian perch *Perca fluviatilis* were compared
87 between two lakes, Lake Geneva and Lake Neuchâtel, which belongs to two different watersheds.
88 Perch were sampled in six localities in Lake Geneva, and two in Lake Neuchâtel. Analyses were
89 performed using twelve microsatellites during June 2012 (spawning period) and September 2012
90 (early autumn). Results revealed that the perch in Lake Geneva were genetically different than
91 those of Lake Neuchâtel. Genetic diversity of perch in Lake Neuchâtel (number of allele $A=6.25$
92 and observed heterozygosity $H_o=0.587$) was higher than for perch in Lake Geneva ($A=4.39$ and H_o
93 $=0.416$). In addition, two sub-populations were observed in Lake Neuchâtel, whilst only one was
94 observed in Lake Geneva. Several hypotheses are discussed to explain these differences: whether
95 the nature of the watershed could influence the genetic diversity and population structure and the
96 effects of anthropogenic activity, such as fishing pressure or aquaculture practices, on genetic
97 diversity.

98

99

100

101

102

103

104 **Keywords:** *Perca fluviatilis; Lake Geneva; Lake Neuchâtel; genetic structure; fisheries*

105

106 **Comparaison de la variabilité génétique de la perche eurasienne *Perca fluviatilis* dans deux**
107 **lacs alpins: le lac Léman et le lac de Neuchâtel**

108

109 **Résumé**

110 Dans cette étude, la diversité et la structure génétique de la perche eurasienne *Perca fluviatilis* ont
111 été comparées au niveau de deux lacs, le lac Léman et le lac Neuchâtel, qui sont situés sur deux
112 bassins hydrographiques différents. Des individus de perche ont été échantillonnés au niveau de
113 deux sites du lac Neuchâtel et de six sites du lac Léman. Les analyses ont été réalisées, à l'aide de
114 douze microsatellites, pour deux périodes : à la fin de la période de reproduction en juin 2012 et
115 septembre 2012 (début automne).

116 Les perches vivant dans le lac Léman sont génétiquement différentes des perches du lac Neuchâtel.

117 Dans ce dernier lac, deux sous-populations ont été observées alors qu'une seule dans le lac Léman.

118 En outre, la diversité génétique est plus forte pour les populations du lac Neuchâtel (nombre
119 d'allèles $A=6,25$ et hétérozygotie observée $H_o=0,587$) que celle du lac Léman ($A=4,39$ and H_o
120 $=0,416$).

121 Plusieurs hypothèses sont envisageables pour expliquer une telle différence : la nature du bassin
122 hydrographique et les effets anthropiques, notamment la pression de pêche et les pratiques
123 aquacoles.

124 **Introduction**

125 The identification of population genetic structure is important for the conservation of endangered
126 or overexploited species as well as those reared in aquaculture. Species generally presents different
127 isolated populations (Holsinger and Weir, 2009) and knowledge about their structure is important
128 to avoid genetic resources depletion (Laikre *et al.*, 2005). The same species may present different
129 pattern of genetic structure in different areas. Indeed, in open sea, in rivers or in lakes, species
130 distribution and structure could vary according to the characteristics of the studied area (depth,
131 size, currents).

132 For Eurasian perch *Perca fluviatilis*, a recent study in Lake Geneva showed the presence of a
133 single panmictic population whose genetic variability was lower than those recorded in perch
134 populations in both Lake Constance and Lake Erken (Gerlach *et al.*, 2001; Bergek and Bjorklund,
135 2007; Ben Khadher *et al.*, 2015). In addition, the genetic patterns of perch differed between the
136 two previous studies, which had concluded that more than one population was present in each of
137 the lakes. The three lakes are quite distant and located in different areas and different watersheds
138 with different conditions: Lake Erken is located in Sweden (59°50'N, 18°37'E), Lake Constance is
139 a pre-alpine lake located in Germany (47° 36' N, 9° 24' E) and Lake Geneva is also an alpine lake
140 located between France and Switzerland (46° 26'N, 6° 33' E). These lakes present also different
141 characteristics, among which, size and shape: Lake Erken has a water surface of 24 km² and a
142 maximum depth of 21m and is divided into two parts (Bergek and Bjorklund, 2007); Lake
143 Constance covers 536 km², has a maximum depth of 254 m and is divided into two parts
144 (Behrmann-Godel and Gerlach, 2008); and Lake Geneva has a surface area of 580 km² and a
145 maximum depth of 309 m (Ben Khadher *et al.*, 2015). Therefore, we hypothesized that geographic
146 area and lake characteristics may influence the genetic structure of fish species. To evaluate this
147 hypothesis, the perch living in the Lake Neuchâtel seemed to be an appropriate candidate. Lake
148 Neuchâtel is indeed also a pre-alpine lake, located in Switzerland (46° 54'N, 6° 52' E) and is the

149 nearest lake to Lake Geneva (only 50 km separate them). In contrast to Lake Geneva, Lake
150 Neuchâtel has a smaller surface (215 km²), a maximum depth of 153 m and is not divided into two
151 parts. In addition, Lake Geneva belongs to Rhône watershed, whilst Lake Neuchâtel belongs to
152 Rhine watershed. The Rhône begins at the Rhône Glacier in the Swiss Alps and flows into the
153 Mediterranean Sea, whilst the Rhine begins in Gotthard massif and flows into the North Sea.
154 Eurasian perch present a sizeable economic activity in these two lakes. However, according to
155 climate conditions, capture fisheries are not stable. Any fluctuation draws the attention of both
156 fisherman and fisheries managers to take appropriate decisions. For instance, in Lake Constance,
157 increased yields recorded in 1950-1960, was attributed to higher fishing pressures and
158 eutrophication which enables an increase of growth (Eckmann *et al.*, 2006). At the end of the 20th
159 century, lake re-oligotrophication and reduction of fishing intensity contributed to a decrease of
160 growth rate and thus yields also decreased (Eckmann *et al.*, 2006). In Lake Geneva, the increase
161 and the decrease in perch yields was attributed only to eutrophication and re-oligotrophication,
162 respectively (number of fisherman and fishing pressure did not change) (Dubois *et al.*, 2008). In
163 Lake Neuchâtel, perch captures were very instable, reaching their maximum values between 1962
164 and 1983, yet with some variations, and decreased thereafter (Périal and Vonlanthen, 2013). These
165 variations may be caused by the transformation of coastal habitats (40% of shores were
166 artificialized), the degradation of water quality (increase of nitrate concentrations and decrease of
167 oxygen at the bottom) and fishing pressure towards adults of perch (selective pressure) (Périal and
168 Vonlanthen, 2013). However, antropogenetic effect on genetic composition of perch population
169 had never been studied in Lake Neuchâtel. In addition, perch of Lake Geneva and Neuchâtel are
170 used by to establish the broodstocks stocks of perch farms (Ben Khadher *et al.*, 2015).
171 The aim of this work was to evaluate the genetic structure of the Eurasian perch in Lake Geneva
172 and Lake Neuchâtel. Genetic variability and possible different genetic groups were performed
173 during two sampling periods, in June 2012 (the end of the spawning season) and in September
174 2012 (early autumn) using twelve microsatellites markers.

175

176 ***Material & Method***

177 *Fish sampling*

178 Perch were sampled during June 2012 and September 2012. Fish were collected around the Lake
179 Geneva and the Lake Neuchâtel, at six and two localities respectively (Figure 1). Sample sizes
180 varied from 25 in Neuchâtel (Lake Neuchâtel) to 61 in Saint-Gingolph and Clarens (Lake
181 Geneva). Fish were caught by professional fishermen using traps and nets, and fin clips were
182 stored in 95% ethanol for genetic analysis.

183 *DNA extraction, amplification, and microsatellite genotyping*

184 DNA was extracted with a modified high-salt DNA extraction protocol (Aljanabi and Martinez,
185 1997). Twelve microsatellite markers were used: *PflaL1*, *PflaL2*, *PflaL4*, *PflaL6*, *PflaL9*, *PflaL10*
186 (Leclerc *et al.*, 2000), and *YP60*, *YP78*, *YP111* (Li *et al.*, 2007) that were previously developed for
187 yellow perch (*Perca flavescens*); *SviL7* (Wirth *et al.*, 1999), and *Svi17*, *Svi18*, (Borer *et al.*, 1999)
188 that were developed for walleye (*Sander vitreus*). For each sample, PCR and genotyping were
189 conducted in four multiplex using the QIAGEN Multiplex reactions PCR Plus Kit and
190 fluorescently labeled primers (VIC, NED, 6-FAM and PET). The design of multiplex was based
191 on the size range of the different loci to avoid crosschecking between primers and on the
192 optimized annealing temperatures. PCR reactions were carried out in a total volume of 10 μ L
193 containing 1 μ L of genomic DNA (40 ng/ μ L), 5 μ L of Master mix (Qiagen), and 1 μ L of primer
194 mix at a concentration recommended by the Kit manufacturer. Amplifications were performed in a
195 BioRad DNA thermal cycler as follows: 5 min at 95°C, followed by 30 cycles of 30 s at 95°C, 90 s
196 at the annealing temperature, and 30 s at 72°C, with a final extension of 45 mn at 60°C. PCR
197 products for each sample (3 μ L) were mixed with 15 μ L of Hi-Di™ Formamide and 0.2 μ L of the

198 size standard GeneScan™ 600 LIZ® (Applied Biosystems). They were then genotyped and
199 visualized using an ABI 3130XL Prism automated sequencer.

200

201 *Genetic analysis*

202 Allele sizes were determined with GENEMAPPER 4.0 software. Potential errors (allelic dropouts,
203 stuttering or null alleles) were investigated with MICROCHECKER software (Van Oosterhout *et*
204 *al.*, 2004). Linkage disequilibrium and conformation to *HWE* (Hardy-Weinberg Equilibrium) were
205 estimated between loci and at each locus by exact tests with 1,000 Markov Chain iterations under
206 the null hypothesis of identical allelic distribution between samples using GENEPOP 4.2.1
207 (Raymond and Rousset, 1995). Deviations from *HWE* for each locus and each site were calculated
208 as a chi-square test of observed and expected heterozygosity.

209 To assess the level of genetic diversity, mean number of alleles per locus (A), observed
210 heterozygosity (H_o), and expected heterozygosity (H_e) were determined with GENETIX 4.05 (Nei,
211 1978; Belkhir *et al.*, 2004). The allelic richness (A_r) was estimated with HP-RARE 1.1, which is a
212 program that compensates for sampling disparity using rarefaction (Kalinowski, 2005). Global and
213 specific Wright's F -statistics between sites (F_{IS} , F_{ST} and F_{IT}) were calculated according to Weir
214 and Cockerham (1984) using GENEPOP and GENETIX. To investigate the genetic differentiation
215 between sites, F_{ST} -pairwise values were calculated according to Weir and Cockerham (1984) and
216 p -values were estimated using the genic differentiation test (Dememorization: 10,000; Batches:
217 100; Iterations per batch: 5,000) implemented in GENEPOP (Rousset 2008). Significance levels
218 for *HWE* and pairwise F_{ST} -values were adjusted using Bonferroni corrections (Rice, 1989).

219 In order to detect possible genetic clusters (K) in Lake Geneva and Lake Neuchâtel, a Bayesian
220 clustering analysis implemented in STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000) was run using an
221 admixture model with independent allele frequencies. Different K (ranging from 1 to 7) were

222 tested for each lake separately and then for the two lakes together. Ten independent runs for each
223 $K=1-7$ involved a burn-in of 10 000 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) iterations, followed by
224 100 000 replications. Admixture model with independent allele frequencies were assumed.
225 STRUCTURE HARVESTER v0.6.94 (Earl and VonHoldt, 2012) was used to estimate the most
226 likely number of K .

227

228 **Results**

229 *Genetic variability within populations*

230 A total of 682 and 173 individuals sampled in Lake Geneva and Lake Neuchâtel, respectively,
231 were genotyped at twelve microsatellite loci (Tables I, II). MICROCHECKER was not able to
232 detect any scoring errors due to either stuttering or null alleles.

233 Allele frequencies deviated significantly from *HWE* at *PflaL10* and *YP111* during June 2012 and
234 at *Svi17* during September 2012, in Lake Geneva (Table I). The linkage disequilibrium test
235 showed that only 0.95% of comparisons deviated significantly. In Lake Neuchâtel, allele
236 frequencies deviated from *HWE* at *PflaL9*, *YP111* and *YP78* ($p<0.05$). For all loci and all sampling
237 localities combined, allele frequencies did not deviated from *HWE* ($p=0.079$) (Table I). In Lake
238 Neuchâtel, 4.54% of comparisons did not conform to Linkage Disequilibrium expectation after
239 Bonferroni corrections (threshold=5%).

240 All 12 microsatellite loci were polymorphic in all sampling localities, except *PflaL6* in Lake
241 Neuchâtel at the sampling locality N2S8 (Table II). The allelic richness varied from 1.00 (N2S8)
242 for *PflaL6* to 14.76 for *PflaL9* (N1S8), and observed heterozygosity (H_{obs}) varied from 0.04 for
243 *SviL7* and *PflaL4* in Lake Geneva to 0.983 for *PflaL9* and *YP111* in Lake Neuchâtel. Excess and
244 deficit of heterozygosity were observed at several loci for the two lakes (Tables I, II).

245 In Lake Geneva, number of alleles and observed heterozygosity were not significantly different
246 from June to September with a mean value of 4.39 and 0.416, respectively. However, number of

247 alleles and observed heterozygosity were significantly higher in Lake Neuchâtel, and values were
248 6.25 and 0.587 respectively (Table I).

249 Individuals in localities (S9) sampled during June 2012 showed a highly significant excess of
250 heterozygosity ($p < 0.001$). The other groups did not show any excess or deficit of heterozygosity.

251

252 *Differentiation between populations*

253 F_{ST} -pairwise comparisons showed that individuals from all sampling localities in Lake Geneva
254 were significantly different from those sampled in Lake Neuchâtel. Factorial Correspondence
255 Analysis (FCA) grouped Lake Geneva population and Lake Neuchâtel populations in distinct
256 clusters (Figure 2). Global F_{ST} value was 0.0032 in Lake Geneva and 0.1296 in Lake Neuchâtel.

257 Bayesian clustering analysis showed the presence of a single population in Lake Geneva, whilst
258 there were two sub-populations in Lake Neuchâtel. The determination of the most probable K
259 confirmed the presence of two sub-populations in Lake Neuchâtel. The second cluster was mainly
260 present in sampling locality S8 during September 2012 (Figure. 3).

261

262 *Discussion*

263

264 To our knowledge, the present study is the first to analyze the genetic pattern of fish species in
265 Lake Neuchâtel. Only one population of Eurasian perch was observed in Lake Geneva (Ben
266 Khadher *et al.*, 2015), whilst two sub-populations, dispersed in the two sampling localities, were
267 found in Lake Neuchâtel. In Lake Geneva, sampling localities covered the whole lake, whilst only
268 the upper part of Lake Neuchâtel was sampled here (only 9 km separated the two sampling
269 localities). In addition, genetic variability, number of alleles and observed heterozygosity, were
270 much higher within Lake Neuchâtel populations.

271 These two lakes are geographically close, only 50 Km separate them; yet they are located on two
272 different watersheds. Therefore, the two lakes are not connected and thus fish populations may be
273 different. Besides, previous studies in Lake Constance (Gerlach *et al.*, 2001), which is located on
274 Rhine basin as Lake Neuchâtel, has also found the presence of two sub-populations of perch.
275 Comparing the four lakes (Lake Constance, Lake Erken, Lake Geneva and Lake Neuchâtel), it is
276 clear that the surface area does not influence the number of perch population in lakes. In the
277 smallest lake (Lake Erken), several populations were identified, whilst in the greatest one (Lake
278 Geneva) only one was found. Besides, in Lake Erken, Bergek and Bjorklund (2007) suggested that
279 open water may constitute a physical barrier to gene flow. However, if open water really presents
280 barrier, it would restrain perch dispersion in deepest lake. Yet, it is not true in Lake Geneva.
281 In addition to the detection of different populations, genetic variability for Lake Neuchâtel
282 population was much higher than in Lake Geneva. Brunner *et al.* (2002) have studied genetic
283 diversity of Artic charr (*Salvelinus alpinus*) in three drainages: the Danube, Rhine and Rhône
284 drainages. While mitochondrial DNA analysis showed homogeneity among all populations,
285 microsatellites markers detected high level of polymorphism and some differences between
286 drainages' populations. Heterozygosity and allelic diversity values were lower in Rhône and
287 Danube populations than in Rhine populations (Brunner *et al.*, 2002). Furthermore, Lake Geneva
288 is located in the upstream of the Rhône, which it is the main inflow with Dranse River in this lake.
289 Consequently, the only fish that may arrive in the lake could only come from these rivers. In
290 contrast, Lake Neuchâtel is located further downstream of the Rhine, which crosses several lakes
291 before flowing into Lake Neuchâtel. Also, this lake is connected to Lake Morat and Lake Biel.
292 Therefore, perch populations in Lake Neuchâtel are not isolated as those of Lake Geneva.
293 Therefore, genetic variability may be influenced by the position of lakes on the river basin and
294 whether they are isolated or connected with other lakes. The more the lake is located downstream,
295 the higher the genetic variability is. The decrease of genetic variability from upstream to
296 downstream have been shown for some species as for the Chub *Squalius cephalus* (Dehais *et al.*,

297 2010) and the razorback sucker *Xyrauchen texanus* (Dowling *et al.*, 2012), in Durance River
298 (France) and the Colorado River (western North America) respectively.

299 After its eutrophication, perch population in Lake Geneva has increased and so has been
300 overexploited. Thereafter, perch stocks have suddenly declined in 1975 (Dubois *et al.*, 2008).

301 Since this date, perch stocks continue to decline and fishing captures became unstable. As a
302 consequence, genetic variability have probably incurred a sharp reduction due to overfishing (went

303 through a bottleneck) as shown in other species, such as the Atlantic cod *Gadus morhua*
304 (Hutchinson *et al.*, 2003), the northern red snapper *Lutjanus campechanus* (Saillant and Gold,

305 2006) and the New Zealand snapper *Pagrus auratus* (Hauser *et al.*, 2002). For this latter species,
306 populations in both Hauraki Gulf and Tasman Bay (New Zealand) have been overexploited in the

307 mid-1980s. To understand overexploitation effect on New Zealand snapper population, DNA from
308 dried scales from 1950 to 1986 were analyzed using seven microsatellites. Results showed a

309 significant genetic diversity reduction during its exploitation history, especially for Tasman Bay.
310 In addition effective population sizes values were five orders of magnitude lower than census

311 values (Hauser *et al.*, 2002). Therefore, overfishing may also partly explain why genetic variability
312 of perch population in Lake Geneva is lower than in Lake Neuchâtel. However, even perch

313 population in Lake Neuchâtel has been targeted by fishers, but there is no information about the
314 degree of fishing pressure and its influence on perch stocks.

315 Another hypothesis may explain why genetic variability is higher in Lake Neuchâtel. Floating
316 cages were installed (from 1999 to 2011) in Lake Neuchâtel containing perch juveniles obtained in

317 hatchery. Those juveniles are supposed to come from the same lake; however no information
318 about hatchery breeding program can confirm it. In hatchery, there are most often different stocks

319 from different origins that are mixed and thus we cannot be sure that farmed juveniles are really
320 from Lake Neuchâtel. We cannot exclude that perch from populations other than from Neuchâtel

321 were used, and thus may have escaped and introgressed the local population, resulting in an
322 increase of genetic variability.

323

324 ***Conclusion***

325 Perch population of Lake Geneva must be managed as a single stock. However, it is difficult to
326 suggest a strategy for the management for Lake Neuchâtel, because sampling localities had
327 covered only the upper part. In this lake, two sub-populations were observed and presented higher
328 genetic variability. Importantly, the two stocks of perch in Lake Geneva and Neuchâtel should not
329 be mixed.

330

331 ***Acknowledgments***

332

333 The research was supported by grants from the Ministry of Higher Education and Scientific
334 Research of Tunisia and the laboratory URAFFPA. We are grateful to professional fishermen for
335 providing us samples. Analysis were performed in the “Centre Méditerranéen de l’Environnement
336 et de la Biodiversité” (CeMEB).

337

338 **References**

- 339 Aljanabi S.M., Martinez I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic
340 DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.*, 25, 4692-4693.
- 341 Behrmann-Godel J., Gerlach G., 2008. First evidence for postzygotic reproductive isolation
342 between two populations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) within Lake Constance. *Front.*
343 *Zool.*, 5. doi:10.1186/1742-9994-5-3
- 344 Belkhir K., Borsa P., Goudet J., Chikhi L., Bonhomme F., 2004. Genetix v4.05. Logiciel sous
345 WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, Université de
346 Montpellier 2, Montpellier, France. www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/genetix.htm.
- 347 Ben Khadher S., Agnès J.F., Milla S., Teletchea F., Fontaine P., 2015 Patterns of genetic
348 structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of spawning season. *J.*
349 *Great Lakes Res.* doi: 10.1016/j.jglr.2015.04.006.
- 350 Bergek S., Björklund M., 2007. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic
351 differentiation of Eurasian perch. *Evolution*, 61(8), 2035–2041.
- 352 Borer S.O., Miller L.M., Kapuscinski A.R., 1999. Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*.
353 *Mol. Ecol.*, 8, 336-338.
- 354 Brunner P.C., Douglas M.R., Bernatchez L., 2002. Microsatellite and mitochondrial DNA
355 assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus*
356 (Teleostei: Salmonidae) from central Alpine lakes. *Mol. Ecol.*, 7, 209-223.
- 357 Dehais C., Eudeline R., Berrebi P., Argillier C., 2010. Microgeographic genetic isolation in chub
358 (Cyprinidae: *Squalius cephalus*) population of the Durance River: estimating fragmentation by
359 dams. *Ecol. Freshw. Fish*, 19, 267–278.

- 360 Dubois J.P., Gillet C., Hilgert N., Balvay G., 2008. The impact of trophic changes over 45 years
361 on the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, population of Lake Geneva. *Aquat. Living Resour.*, 21,
362 401–410.
- 363 Dowling T.E., Saltzgeber M.J., Marsh P.C., 2012. Genetic structure within and among populations
364 of the endangered razorback sucker (*Xyrauchen texanus*) as determined by analysis of
365 microsatellites. *Conserv. Genet.*, 13,1073–1083.
- 366 Earl D.A., vonHoldt B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for
367 visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Res.*, 4,
368 359-361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7.
- 369 Eckmann R., Gerster S., Kraemer A., 2006. Yields of European perch from Upper Lake Constance
370 from 1910 to present. *Fisheries Manag. Ecol.*, 13, 381-390.
- 371 Gerlach G., Schardt U., Eckmann R., Meyer A., 2001. Kin-structured subpopulations in Eurasian
372 perch (*Perca fluviatilis* L.). *Heredity*, 86, 213-221.
- 373 Hauser L., Adcock G.J., Smith P.J., Bernal Ramirez J.H., Carvalho G.R., 2002. Loss of
374 microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New
375 Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 11742–11747.
- 376 Holsinger K.E., Weir B.S., 2009. Genetics in geographically structured populations: defining,
377 estimating and interpreting FST. *EEB Articles* 22.
378 http://digitalcommons.uconn.edu/eeb_articles/22.
- 379 Hutchinson W.F., Van Oosterhout C., Rogers S.I., Carvalho G.R., 2003. Temporal analysis of
380 archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*).
381 *Proc. R. Soc.*, 270, 2125–2132.
- 382 Kalinowski S.T., 2005. Program note HP – RARE 1.0: a computer program for performing
383 rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Note*, 5, 187-189.

- 384 Laikre L., Palm S., Ryman N., 2005. Genetic Population Structure of Fishes: Implications for
385 Coastal Zone Management. *Ambio*, 34, 111-119.
- 386 Leclerc D., Wirth T., Bernatchez L., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in
387 the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross species amplification within the family Percidae.
388 *Mol. Ecol.*, 9, 993-1011.
- 389 Li L., Wang H.P., Givens C., Czesny S., Brown B., 2007. Isolation and characterization of
390 microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Mol. Ecol.*, 7, 600-603.
- 391 Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of
392 individuals. *Genetics*, 89, 583-590.
- 393 Périat G., Vonlanthen P., 2013. Etude du peuplement pisciaire du lac Neuchâtel. Rapport projet.
394 [in French]
- 395 Pritchard J.K., Stephens P., Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus
396 genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.
- 397 Raymond M., Rousset F., 1995. Genepop (Version-1.2): population genetics software for exact
398 tests and ecumenicism. *J. Hered.*, 86, 248-249.
- 399 Rice W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223-225.
- 400 Rousset F., 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for
401 Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.*, 8, 103-106.
- 402 Saillant E., Gold J.R., 2006. Population structure and variance effective size of red snapper
403 (*Lutjanus campechanus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 104, 136-148.
- 404 Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.F., 2004. MICROCHECKER:
405 software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes*,
406 4, 535-538.
- 407 Weir B.S., Cockerham C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure.
408 *Evolution*, 38, 1358-1370.

- 409 Wirth T., Saint-Laurent R., Bernatchez L., 1999. Isolation and characterization of microsatellite
410 loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family
411 Percidae. *Mol. Ecol.*, 8, 1957-1969.

412 **Table I**

413 Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied in Lake Geneva at six sampling localities during June 2012 (LP1) and September 2012 (LP2) for *Perca*
 414 *fluviatilis*. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), expected heterozygosity (H_{exp}), observed
 415 heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p -value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE). p -value: * ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$).

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
LP1													
A	11	10	10	6	11	2	10	8	4	5	5	4	4.10
A_r	10.98	7.69	9.70	4.51	8.27	2.00	8.15	5.82	4.00	4.75	3.53	2.87	3.09
H_{exp}	0.32	0.33	0.56	0.04	0.55	0.25	0.37	0.71	0.35	0.63	0.37	0.16	0.394
H_{obs}	0.27	0.35	0.59	0.04	0.58	0.25	0.34	0.70	0.33	0.66	0.39	0.13	0.393
F_{IS}	0.14**	-0.04*	-0.047	-0.019	-0.059	0.001	0.125**	0.036*	0.052	-0.072	-0.062	0.336**	0.0076***
HWE	1.000	0.994	0.354	0.691	0.817	0.611	0.523	0.913	0.678	0.005	0.0001	0.985	0.997
LP2													
A	13	7	11	5	11	5	8	6	4	5	2	4	4.69
A_r	11.94	5.86	9.85	4.18	9.59	4.31	7.31	5.57	4.00	4.85	2.00	3.95	4.01
H_{exp}	0.37	0.66	0.04	0.56	0.23	0.38	0.69	0.45	0.66	0.37	0.51	0.45	0.459
H_{obs}	0.39	0.74	0.04	0.58	0.22	0.40	0.64	0.29	0.68	0.32	0.42	0.43	0.440
F_{IS}	0.016	-0.04	-0.10*	-0.01	-0.01	0.03	0.03	0.03	0.05*	-0.01	0.01	0.02	0.019
									**				
HWE	0.99	0.04	0.14	0.83	0.31	0.62	0.95	0.87	1.00	0.33	0.54	0.85	0.99

416

417 **Table II**

418 Genetic variability for the 12 microsatellite loci studied in Lake Neuchâtel at two sampling localities (S8 and S9) during June 2012 (N1S8 and N1S9) and
 419 September 2012 (N2S8 and N2S9) for *Perca fluviatilis*. Number of individuals genotyped (N), mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r),
 420 expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p -value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE); p -value: *
 421 ($P<0.05$), ** ($P<0.01$), *** ($P<0.001$).

Sites	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
N1S8													
N	25	25	25	25	25	25	25	24	24	25	25	24	25
A	6	5	9	6	15	2	5	5	4	7	2	3	6.08
A_r	5.99	4.92	8.83	5.88	14.67	2.00	4.92	5.00	4.00	6.84	2.00	3.00	5.67
H_{exp}	0.520	0.563	0.668	0.436	0.790	0.372	0.624	0.774	0.392	0.698	0.428	0.351	0.571
H_{obs}	0.520	0.560	0.680	0.520	0.800	0.240	0.520	0.712	0.333	0.720	0.440	0.375	0.561
F_{IS}	-0.00	0.006	-0.017	-0.195	-0.013	0.360	0.170	0.088	0.154	-0.032*	-0.027	-0.070	0.031
HWE													0.879
N1S9													
N	53	53	54	59	59	59	58	55	52	59	59	59	60
A	4	6	9	7	10	2	7	6	4	4	2	2	5.66
A_r	2.88	4.44	7.66	5.24	7.82	2.00	4.87	5.40	3.17	3.40	2.00	2.00	4.24
H_{exp}	0.143	0.492	0.592	0.425	0.731	0.467	0.593	0.708	0.391	0.674	0.504	0.336	0.556
H_{obs}	0.150	0.641	0.703	0.508	0.983	0.728	0.706	0.672	0.346	0.915	0.983	0.423	0.703
F_{IS}	-0.054	-0.307	-0.191	-0.197	-	-	-0.193	0.056*	0.118	-	-0.966***	-0.261	-0.290***
					0.348**	0.568**				0.360**			
					*	*				*			

	<i>HWE</i>													0.000
N2S8														
	<i>N</i>	39	53	53	54	54	53	46	46	5	45	45	46	54
	<i>A</i>	7	6	11	6	17	3	7	5	1	8	2	5	7.08
	<i>A_r</i>	2.63	2.76	4.54	2.51	5.29	2.03	3.67	4.07	1.00	3.58	1.99	2.59	3.60
	<i>H_{exp}</i>	0.342	0.496	0.720	0.328	0.748	0.378	0.684	0.758	0.000	0.711	0.496	0.538	0.553
	<i>H_{obs}</i>	0.230	0.452	0.717	0.314	0.740	0.377	0.652	0.608	0.000	0.666	0.600	0.652	0.544
	<i>F_{IS}</i>	0.329*	0.089	0.004	0.043	0.010	0.002	0.048*	0.199	---	0.063	0.211	0.213	0.543
	<i>HWE</i>													0.980
N2S9														
	<i>N</i>	35	35	34	35	35	35	35	34	21	32	32	34	35
	<i>A</i>	6	6	9	7	14	3	6	5	2	6	2	5	6.25
	<i>A_r</i>	5.39	5.03	7.66	5.24	12.01	2.59	5.42	4.98	2.00	5.27	2.00	4.45	5.17
	<i>H_{exp}</i>	0.356	0.535	0.610	0.482	0.798	0.252	0.683	0.760	0.396	0.722	0.483	0.583	0.587
	<i>H_{obs}</i>	0.342	0.571	0.647	0.428	0.828	0.171	0.771	0.705	0.142	0.562	0.468	0.470	0.554
	<i>F_{IS}</i>	0.038	-0.068	-0.061	0.114	-0.038	0.323	-0.131	0.073	0.645*	0.224	0.031	0.082	0.069
										*				
	<i>HWE</i>													0.864
	<i>HWE</i>	0.989	0.117	0.162	0.235	0.039	0.200	0.367	0.966	0.989	0.167	0.00	0.0348	0.079

422

423

Figure 1 Maps of the studied lakes depicting sampling localities of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*).

Figure 2 Factorial Correspondence Analysis (FCA) of the genetic variability based on 12 microsatellite loci in Lake Geneva and Lake Neuchâtel populations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*).

Figure 3 Bayesian clustering analysis of Eurasian perch population in Lake Neuchâtel, in two sampling localities (S8 - Neuchâtel and S9 - Portalban) during June 2012 (N1) and September 2012 (N2).

Figure 1

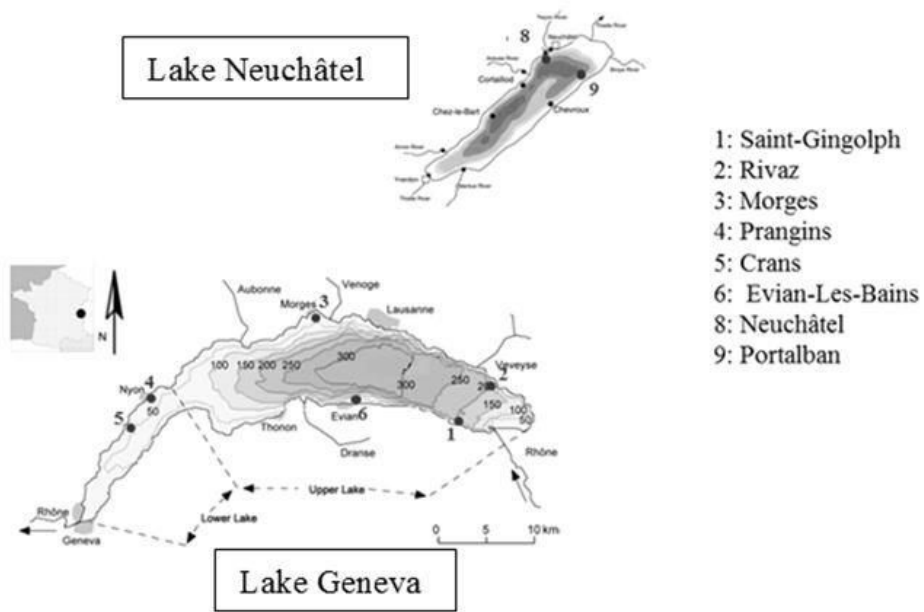


Figure 2

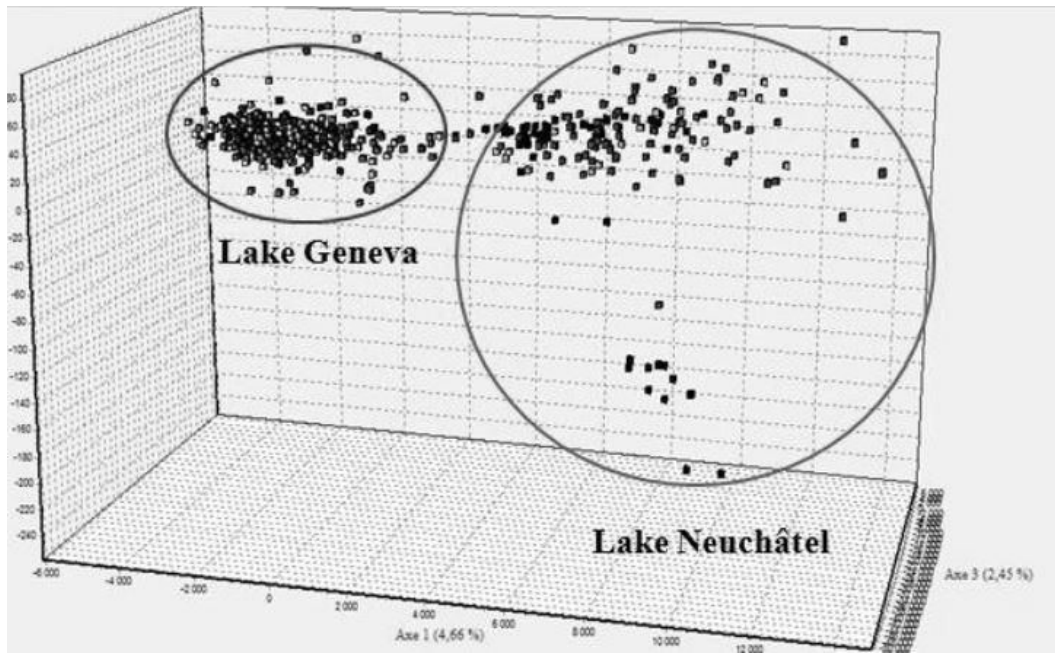
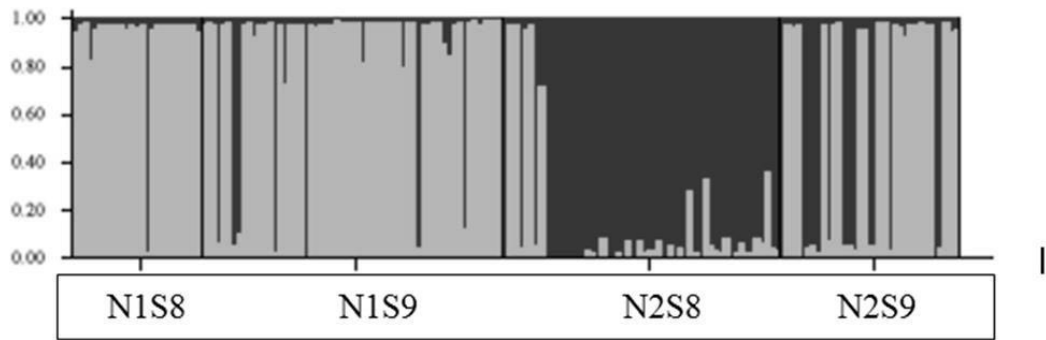


Figure 3



Partie IV

**Caractérisation génétique de populations sauvages et
captives de perche eurasienne (*Perca fluviatilis*):
implications possibles des pratiques aquacoles**

Aquaculture reports (accepté)

Caractérisation génétique de populations sauvages et captives de perche eurasienne (*Perca fluviatilis*): implications possibles des pratiques aquacoles

Résumé

Les populations naturelles de perche eurasienne du Lac Léman et du Lac de Neuchâtel, caractérisées génétiquement dans les trois études précédentes, sont, d'après les pisciculteurs, régulièrement échantillonnées et intégrées dans leurs élevages de perche en système recirculé (Ledoré et al., 2010). L'élevage de la perche dans les systèmes intensifs a émergé au cours des dernières décennies (Fontaine et al., 2009). Le développement futur de cette production repose, en partie, sur l'amélioration des performances d'élevage (croissance, résistance aux maladies), et donc nécessite une gestion génétique appropriée des géniteurs et le développement de programmes d'amélioration génétique.

Afin d'atteindre cet objectif, la présente étude vise à évaluer la diversité génétique des stocks captifs de perche. A l'aide de douze microsatellites, nous avons analysé la diversité génétique de neuf stocks captifs (547 individus) de deux fermes percicoles situées en France, ainsi celle du lac Léman (394 individus), population supposée être celle de référence ou fondatrice.

Il a été montré que la population naturelle est génétiquement différente des populations captives, sauf pour un seul stock de géniteurs (XB2), et présente une plus faible variabilité génétique. Pour les stocks captifs, la variabilité génétique n'a pas diminué entre les géniteurs et leurs potentielles descendances. En revanche, au niveau des trois groupes de descendances, le nombre d'allèles a diminué de 10%, 21% et 15%, respectivement, ainsi que la taille efficace. De plus, une structuration en familles a été mise en évidence chez les géniteurs et leurs descendances, suspectant une potentielle contribution inégale des familles.

En absence de traçabilité de l'histoire des perches maintenues en captivité, il est très probable que les stocks d'élevage n'ont pas été formés seulement par les populations du Lac Léman et de Neuchâtel (résultats non présentés dans ce chapitre) et que des individus sauvages de différents lacs, étangs et rivières ont aussi été incorporés tout au long de l'élevage. En revanche, l'absence totale d'individus d'origine Léman pourrait être expliquée par un mauvais succès d'éclosion et de survie des œufs et des larves de la population Léman en milieu captif (Mandiki et al., 2004).

Ces résultats attestent de l'utilité des outils génétiques pour évaluer la diversité génétique et la nécessité d'un programme de gestion pour maintenir la variabilité génétique au sein de ces populations captives. En conclusion, la variabilité génétique au niveau des populations captives de perche semble suffisante pour permettre la mise en place de programmes de sélection.

Genetic characterization and relatedness of wild and farmed Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for aquaculture practices

Sana Ben Khadher^a, Pascal Fontaine^a, Sylvain Milla^a, Jean-François Agnèsè^b,
and Fabrice Teletchea^{a,*}

Affiliations

a Université de Lorraine, Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, USC
INRA 340, F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

b Institut des Sciences de l'Evolution, ISEM, UMR-IRD 226, UMR-CNRS 5554, Case Courrier 63,
Université Montpellier 2, F-34095 Montpellier CEDEX 05, France

*Corresponding author.

Phone: 00 333 83 68 55 96

Email address: fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

Abstract

Aquaculture of the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, in recirculating systems has emerged over the past decades to become a significant way of diversification for inland areas in Europe. The development of such a production relies partly on the improvement of growth performance (i.e., reducing production costs), which requires suitable genetic management of broodstocks and the development of selective breeding programs. In this context, the present study was undertaken assessing for the first time the genetic diversity of farmed stocks of perch. Twelve microsatellite loci were used to investigate the genetic diversity of nine farmed stocks (547 individuals) from two perch farms located in France and their supposedly wild founder population from Lake Geneva (394 individuals). First, the wild population displayed the lowest genetic diversity and differed genetically from all farmed populations except one, XB2. Second, genetic diversity did not decrease between farmed breeders and their potential offspring. However, in the three groups of broodstock-offspring the number of alleles decreased by 10%, 21%, and 15%, respectively. In addition, effective population size decreased in all offspring groups. A family structuring was also observed among broodstocks and their offspring, with an unequal family contribution being suspected. In the absence of parental information, these results attest to the utility of genetic tools to evaluate genetic diversity and the necessity of a monitoring program to maintain genetic variability among farmed perch. Genetic variability among farmed stocks appears to be sufficient for perch production to be sustainable and selective breeding programs to be developed.

Keywords: *Perca fluviatilis*, genetic diversity, domestication, microsatellites

1. Introduction

The Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, is a common European freshwater fish species that is particularly appreciated and consumed in Alpine areas (Fontaine, 2004). It is extensively fished in large lakes or reservoirs (Gillet et al., 2013; Ben Khadher et al., 2015) or reared in ponds for both human consumption and recreational angling (Kestemont et al., 2009). Fishery production varies considerably between years and does not meet the current demand for human consumption (Fontaine, 2004). The good quality of the product (fillet) and the high demand from local markets (e.g., Switzerland, eastern France, and northern Italy) have led to consider perch as a promising candidate for inland aquaculture (Fontaine et al., 1993; Kestemont and Dabrowski, 1996; Mairesse et al., 2005).

The onset of perch domestication occurred in the early 1990s. A key progress was made when the reproductive cycle (sexual maturation and spawning) was controlled in captivity and a hormonal injection protocol to obtain out-of-season spawning was developed (Kucharczyk et al., 1996; Kouril et al., 1997; Migaud et al., 2002, 2004; Fontaine et al., 2006; Abdulfatah et al., 2011, 2013). In addition, other studies have enabled rearing protocols to be improved for this species, including broodstock management, husbandry conditions (Jourdan et al., 2000; Kestemont et al., 2003), nutritional requirements (Kestemont et al., 2001; Mathis et al., 2003), gamete quality (Zarski et al., 2011; Shaliutina et al., 2012), and larval quality (Henrotte et al., 2010). Nowadays, intensive production of perch is successfully obtained in monoculture within recirculating systems (Fontaine et al., 2009) and the entire life cycle of perch is effectively controlled in captivity, most often without wild inputs (Teletchea and Fontaine, 2014). In other words, from a wild population (F0), successive generations (F1, F2, F3, etc.) can be produced with or without the introduction of additional wild perch (eggs, juveniles, or breeders). Despite such substantial advances, no selective breeding programs have been

implemented so far to improve perch zootechnical performance (higher growth rate, lower growth heterogeneity, lower cannibalism rate, higher filleting yield, etc.). Manipulations of genetic features have only focused on sex control to produce female-only populations (Rougeot et al., 2002, 2004) or triploid populations (Rougeot et al., 2003) in order to increase growth rate and reduce growth heterogeneity.

Eurasian perch was recently classified at the fourth level of domestication as defined by Teletchea and Fontaine (2014). At this level, behavioral, physiological, and morphological changes in farmed fish can be observed as compared with their wild congeners (Lorenzen et al., 2012). For perch, the domestication process seems to have increased their resistance to chronic stress, growth, and immune status (Doux fils et al., 2011). In addition, their adaptation to rearing systems (extensive, semi-extensive, and intensive systems) has led to changes in morphological indices related to shape (head, mouth, and compactness), color, and physiology (gonadosomatic, hepatosomatic, viscerosomatic, and perivisceral fat indexes) (Mairesse et al., 2005). On the other hand, a possible negative result of domestication on perch is that they might have low reproductive success (absolute and relative fecundity, hatching rate), as was found in one population of farmed perch in comparison with their wild counterparts (Kristan et al., 2012). This might be linked to a relationship between genetic diversity and reproductive performance, which has been established for some fish species (Overturf et al., 2003; Porta et al., 2006; Borrell et al., 2011). For the Senegalese sole, *Solea senegalensis*, poor reproductive performance of a hatchery stock, which was composed of both wild and first generation offspring (F1) individuals mixed together, might have been the result of genetic depression after the use of offspring in the whole stock. More than 50% of the decrease in allelic richness was observed in F1, in addition to heterozygosity reduction (Porta et al., 2006). By studying the genetic diversity among five different strains of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, it was found that strains with the lowest average of gene

diversity displayed the lowest feed conversion ratio and the highest specific growth rate (Overturf et al., 2003). Knowledge of genetic resources is thus of primary importance to better understand changes in husbandry performance and to assess the potential for further selective breeding programs.

The aims of this study were to (i) compare the genetic variability between wild perch coming from Lake Geneva, which was mainly used to establish the broodstocks of French farms (Le Doré et al., 2010; Ben Khadher et al., 2015), and (ii) evaluate the genetic variability within different farmed stocks, using twelve microsatellites.

2. Materials and Methods

2.1. Fish samples

Farmed individuals were sampled in May 2014 from two commercial perch farms located in the northeastern part of France. Origin and stock affiliation information were provided by fish farmers. The first farm Y had two broodstocks YB1 and YB2 and their respective first generation offspring YF1B1 and YF1B2. From the second farm X, five stocks were sampled: a broodstock and its first generation offspring, XB1 and XF1B1, respectively, another broodstock XB2, and two stocks of mixed origin XFD and XM (Table 1).

Besides farmed individuals, 395 wild perch were sampled in Lake Geneva during the spawning period (June 2012) and previously analyzed in Ben Khadher et al. (2015).

2.2. Microsatellite amplification and genotyping

For each farmed stock, between 48 and 72 individuals were sampled (Table 1) among approximately 500 farmed perch for the two farms. DNA was extracted from each fin clip sample using a modified high salt DNA extraction protocol according to Aljanabi and Martinez (1997). Amplification was performed for all samples (wild and farmed) using

twelve microsatellite markers: *PflaL1*, *PflaL2*, *PflaL4*, *PflaL6*, *PflaL9*, and *PflaL10* (Leclerc et al., 2000); *YP60*, *YP78*, and *YP111* (Li et al., 2007) previously developed for yellow perch (*Perca flavescens*); *SviL7* (Wirth et al., 1999), and *Svi17* and *Svi18* (Borer et al., 1999) developed for walleye (*Sander vitreum*). Four multiplex reactions were carried out for each sample using QIAGEN Multiplex PCR Plus Kit and fluorescently labeled primers (VIC, NED, 6-FAM, and PET). Polymerase chain reaction was performed in a total volume of 10 μ L: 1 μ L of genomic DNA, 5 μ L of Master mix (Qiagen), and 1 μ L of primer mix. Amplifications were carried out in a BioRad DNA engine as follows: 5 min at 95°C, followed by 30 cycles of 30 s at 95°C, 90 s at the annealing temperature (48°C and 55°C), and 30 s at 72°C, with a final extension of 45 min at 60°C. Amplified fragments were separated and visualized on an ABI 3130XL Prism automated sequencer and scored with GENEMAPPER 4.0 software.

2.3. Data analysis

Allelic dropout, scoring errors, and the potential presence of null alleles were assessed using MICRO-CHECKER software (Van Oosterhout et al., 2004). Genetic diversity was assessed for each stock separately and for the whole sampled fish population by calculating the following coefficients: number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), and private allelic richness (A_p) determined with HP-RARE 1.1 program that compensates for sampling disparity using rarefaction (Kalinowski, 2005), as well as observed heterozygosity (H_o) and expected heterozygosity (H_e) (Nei, 1978) calculated using GENETIX 4.05 software (Belkhir et al., 2004). Possible genetic differences (A , A_r , H_o , and H_e) between the ten stocks were determined using ANOVA test followed by Tukey's post-hoc test at p -value < 0.05. These statistical analyses were conducted with STATISTICA 10 software.

Divergence among group pairs was estimated with F_{ST} -pairwise (Weir and Cockerham, 1984) and significance levels were evaluated with an exact test for genic differentiation (dememorization: 10,000; batches: 100; iterations per batch: 5,000) using GENEPOP 4.2.1 software (Raymond and Rousset, 1995; Rousset, 2008). Significance levels for F_{ST} -pairwise values were adjusted using Bonferroni corrections (Rice, 1989). Inbreeding coefficients F_{IS} (Wright, 1969) were estimated as a Weir and Cockerham (1984) parameter implemented in GENEPOP.

Hardy-Weinberg equilibrium (*HWE*) and genotypic linkage disequilibrium (*LD*) between pairs of loci for each sample were tested using GENEPOP 4.2.1 (Raymond and Rousset, 1995). Both tests were conducted using 10,000 dememorizations, 100 batches, and 5,000 iterations. The significance level was $\alpha = 0.05$ and Bonferroni adjustment of *p*-values was used for multiple testing correction (Rice, 1989).

The possible genetic clusters between wild and farmed populations and within each farm stocks were determined with Bayesian clustering analysis implemented in STRUCTURE 2.3.4 program (Pritchard et al., 2000). Individuals were assigned to one group among a predefined number of genetic clusters (*K*), under the assumptions of Hardy-Weinberg, without prior information about their origin. Ten independent runs for each *K* = 1-10 involved a burn-in of 10,000 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) iterations, followed by 100,000 replications. An admixture model with independent allele frequencies was assumed. The most likely number of *K* was estimated as the change in the ln probability values [lnP(D)] between successive values of *K* following the ΔK method of Evanno et al. (2005). STRUCTURE HARVESTER 0.6.94 was used to infer this procedure (Earl and VonHoldt, 2012). For farmed individuals, STRUCTURE was run separately for each broodstock and their putative offspring.

Factorial correspondence analysis (FCA) was also performed with all samples using GENETIX (Belkhir et al., 2004) to discriminate possible differences between stock farms and wild populations.

2.4. Patterns of relatedness

Average relatedness (r) between all pairs of individuals (Queller and Goodnight, 1989) was calculated using two software programs to compare the results. The linear-regression approach of Queller and Goodnight's (1989) moment estimator implemented in COANCESTRY (Wang, 2011) was used to quantify relatedness coefficients. Relatedness values allow each pair of individuals to be assigned to one of eight types of relationships, among which three were studied here: full-sibs, half-sibs, and unrelated. In addition, to evaluate whether average relatedness and inbreeding were higher in offspring compared to broodstocks and between all broodstocks, the bootstrapping method of Wang (2011) was applied using 10,000 replications and at 95% confidence intervals. Relatedness was also evaluated using ML-RELATE (Kalinowski et al., 2006), which calculates maximum likelihood estimates of pairwise relatedness between individuals. This program generates absolute (non-negative) estimates and can accommodate null alleles. It also allows the user to determine the relationship for each pair of individuals (parent-offspring "PO", full-sibling "FS", half-sibling "HS", and unrelated "U"). The most likely relationship between individuals was determined by testing a putative relationship (the highest likelihood value) and an alternative relationship (the second highest likelihood value) based on 10,000 simulations.

For paternity reconstruction and determination of minimum parent number, two approaches were used. A likelihood method implemented in COLONY 2.0 (Jones and Wang, 2010) was used for family reconstruction and to estimate the minimum number of parents and sibling relationship. COLONY was run for independent cohorts, assuming random mating without

inbreeding and without clone, dioecious, and diploid individuals. Among the three available analysis methods, runs were of medium length using the full likelihood method with medium likelihood of precision. A second maximum likelihood parentage reconstruction method implemented in PEDIGREE 2.0 (Herbinger, 2005) was used for confirmation of parental groups when no parental information was available. The program was run 10 times, applying the full-sib constraint (FSC) with: 1,000,000 iterations, a weight of one, a temperature (speed of the algorithm) of 10, and a random seed.

Effective sizes (N_e) of each stock were estimated using ONE-SAMP 1.2 program (Tallmon et al., 2008). This program infers the effective size of the population from a single sample using summary statistics in an approximate Bayesian computation. In a closed population, the inbreeding produced in a single generation, measured by a decrease in heterozygosity, is calculated from this equation: $F = 1/2N_e$ (Douglas, 1986).

3. Results

3.1. Comparison between wild and farmed populations

Each of the sampled stocks was polymorphic at the 12 microsatellites (Table 2). The total number of alleles ranged from 5 (*Pfla L6*) to 26 (*Pfla L9*). Allelic richness ranged from 2.00 (*Svi18*) to 10.80 (*Pfla L2*) in the wild population and from 1.78 (*PflaL6* for YF1B2) to 16.72 (*PflaL9* for XB1, see Table 2) in the nine farmed stocks. This variability was significantly higher ($p < 0.05$) within farmed stocks than in the wild population for 10 out of the 12 loci (Table 2).

The average frequency of homozygous individuals was higher in the wild population ($H_{obs} = 0.41$) than in the farmed broodstocks (XB1; 0.60), (YB1; 0.54), and (YB2; 0.62). Linkage disequilibrium deviated from Hardy-Weinberg, even after Bonferroni corrections, for XB1,

XB2, XFD, XM, YB1, and YB2 in 10, 1, 12, 1, 14, and 5 out of 66 comparisons for the 12 microsatellites analyzed, respectively.

Besides, the three farmed broodstocks (XB1, YB1, and YB2) belonged to a different genetic cluster from that of their putative wild counterparts (Fig. 1). Only XB2 individuals were genetically close to the wild individuals (Fig. 1).

3.2. Farmed stocks

3.2.1. Farm X

3.2.1.1. Genetic variability and structure

All sampled stocks followed expected frequencies under Hardy-Weinberg Equilibrium except *SviL7* that showed significant departure from the latter ($p < 0.0001$). After sequential Bonferroni corrections, the linkage disequilibrium test was significant in only 7.57% comparisons (25 out of 330 comparisons) at $p < 0.05$, which is above the expected threshold (5%). Broodstock XB1 did not show any differences in allelic richness and observed heterozygosity when compared to their offspring XF1B1 (Table 1). However, a 15% decrease in the total number of alleles was observed between XB1 and XF1B1, resulting from 37.5% allelic loss versus 22% allelic gain. Moreover, broodstock XB1 showed a significant heterozygosity deficiency ($F_{IS} = 0.04$; $p < 0.001$), while their direct offspring exhibited a significant heterozygosity excess ($F_{IS} = -0.03$; $p < 0.001$) (Table 2). The second broodstock XB2 was characterized by the lowest allelic richness (Ar), mean number of private alleles (Ap), and observed heterozygosity (H_{obs}) (4.52, 0.15, and 0.42, respectively), and by a significant heterozygosity deficiency ($F_{IS} = 0.03$; $p < 0.001$) (Table 2). Effective population size (N_e) was higher in broodstock XB1 than in their offspring XF1B1, thus inbreeding was higher within offspring (Table 1).

F_{ST} -pairwise values showed significant differentiation between the five stocks (Table 3) with a global value of 0.14. STRUCTURE analysis determined $K = 3$ as different genetic clusters (Fig. 2a). Broodstock XB2 formed a single cluster that was different from the other two. The second cluster included Broodstock XB1 and more than 50% of individuals from stock XFD. Broodstock XB1 and their offspring XF1B1 belonged to two different clusters (Fig. 2a). Indeed, the third cluster included offspring XF1B1 and stock XM.

3.2.1.2. Genetic relatedness

Both ML-RELATE and COANCESTRY supported “unrelated” as the most probable relationship for the five stocks. XB2 presented the lowest proportion of “unrelated” and the highest rate of full-sibs (Table 4).

Comparison between XB1 and their putative offspring XF1B1 showed no differences in relatedness coefficient (r) ($r = 0.120$ and 0.105 , respectively) (Fig. 3a). However, relatedness within XB2 was significantly higher (CI = 95%) than in the other four stocks (Fig. 3b).

Family structuring was characterized for XB2 and XF1B1 stocks of Farm X. Offspring were more family structured than their breeders and presented a smaller family size (Fig. 4). Breeders had 13 families, as opposed to 20 families for offspring.

3.2.2. Farm Y

3.2.2.1. Genetic variability and structure

All sampled stocks at all loci had frequencies in agreement with *HWE* expectations ($p < 0.05$). Among the 264 tests performed for linkage disequilibrium and after Bonferroni corrections, only 29 (10.98%) were significant ($p < 0.05$). MICRO-CHECKER software showed that this disequilibrium was induced by the presence of null alleles ($p < 0.05$) at *PflaL2*, *Svi18*, and

YP78. Five loci displayed a deficit in heterozygosity ($p < 0.001$) and four displayed an excess in heterozygosity ($0.05 < p < 0.001$).

There were no differences in allelic richness and observed heterozygosity between broodstocks YB1 and YB2 and their offspring YB1F1 and YB2F1, respectively (Table 1). YB1 exhibited a heterozygote deficit while YF1B1, YB2, and YB2F1 were characterized by a heterozygote excess ($p < 0.001$) (Table 2). Both offspring YB1F1 and YB2F1 showed a 10% and 21% decrease, respectively, in the total number of alleles compared to their breeders. These decreases resulted from a combination of lost and new alleles. Some loci (*Svi17*, *PflaL4*, and *YP111*) showed a higher value of private alleles in YF1B2 than in Y2 (Table 2). Alleles which were not found within offspring stocks always showed the lowest frequency (e.g., allele 220 in *PflaL2*, frequency = 0.0088).

Concerning the effective population size (N_e), broodstocks YB1 and YB2 showed higher values than their respective offspring YF1B1 and YF1B2 (Table 1). Besides, inbreeding (F) was higher in offspring than in their breeders (Table 1).

The mean global F_{ST} for all farm Y stocks was 0.059 and all F_{ST} –pairwise comparisons were significantly different ($p < 0.001$) showing that the two broodstocks YB1 and YB2 and their direct offspring were genetically different (Table 3). The analysis for determining the most probable number of genetic clusters indicated the existence of two different clusters ($K = 2$) for each breeder-offspring combination. When analyzing YB1 and YF1B1 together (or YB2 and YF1B2), two genetic clusters were found in different proportions in both stocks (Fig. 2b, and 2c). The first broodstock YB1 was composed of 37% of the first cluster (Fig. 2b) and 63% of the second cluster (Fig. 2b). Their offspring YF1B1 corresponded to 10% of the first cluster and 90% of the second cluster. Similarly, the second broodstock YB2 corresponded to

33% of the first cluster and 67% of the second one. Their offspring YF1B2 corresponded to 12% of the first cluster and 88% of the second cluster (Fig. 2c).

3.2.2.2. Genetic relatedness

Relationship tests performed using ML-RELATE and COANCESTRY software supported “unrelated” as the most probable relationship for all pairs of individuals and for all stocks (Table 4). From broodstock (YB1) to their putative offspring (YF1B1), the number of full-sibs increased from 9.84% to 12.49% (Table 4). Relatedness comparison between (YB1) and their putative offspring (YF1B1) showed that the observed (r) value increased significantly ($r = 0.002$ and 0.12 , respectively; $p < 0.01$) (Fig. 3c).

As for farm X, different families were detected in all stocks of farm Y. Figure 4 shows the number of families per stock and the number of individuals per family. Each stock included large-, medium-, and small-sized families. The number of families and their proportion changed between breeders to offspring (Fig. 4).

4. Discussion

In this study, twelve microsatellite markers were used to evaluate the effect of domestication on the evolution of the genetic diversity of Fx and Fx+1 perch compared to their putative wild congeners.

4.1. Wild and farmed populations

Farmed stocks from the two perch farms, except XB2, were genetically distinct from the wild population of Lake Geneva, and genetic diversity was higher within farmed stocks. These results and the presence of new alleles within offspring suggest that perch reared in these two farms at the time of the study came from different geographic areas (yet unknown) and not

only from Lake Geneva, even though, according to fish farmers, most founder individuals were supposedly from that lake. Besides, the heterozygote deficit observed in farmed broodstocks, known as the Wahlund effect, is probably caused by a subdivision of the population (Wahlund, 1928; Khrustaleva et al., 2014). Such a deficit could also be expected when mixing individuals from different populations results in reduced fitness of hybrid offspring and in outbreeding depression. The outbreeding depression hypothesis could not be tested here. Furthermore, individuals originating from related parents exhibited higher homozygosity. As we did not have any homozygous individuals with rare alleles and as their putative parents did not share the same rare allele, the hypothesis of non-random aggregation between related individuals was rejected.

The low number of individuals belonging to the Lake Geneva population in the two farms may also be partly due to the effect of geographic origin on the survival, growth, and food intake of perch during larval and juvenile stages (Mandiki et al., 2004). That could explain why some populations were over-represented in the farms at the time of the study because they had survived better than the putative original population from Lake Geneva. Such a hypothesis could be tested by rearing egg strands originating from Lake Geneva and from farmed breeders under the same conditions and for at least two generations, and by genotyping the survival of offspring, a method known as the common garden experiment. This method was used, for example, to test for local adaptation in early life stages of two different capelin *Mallotus villosus* populations and it showed that no local adaptation to thermal environment occurred at both beach and demersal spawning sites (Penton and Davoren, 2013).

Adding wild inputs into farmed stocks and swapping breeders between farms is common practice in aquaculture, most often to avoid inbreeding (Vandeputte and Launey, 2004;

Teletchea and Fontaine, 2014). For the Atlantic salmon, *Salmo salar*, a reduction in genetic variability was detected between the first farmed population and their wild founders (Cross & King, 1983; Stahl, 1983; Crozier & Moffett, 1989; Koljonen, 1989). A few years later, Cross and Challanain (1991) analyzed five domestic strains that represented 90% of the Irish salmon production in 1990 and a wild population. They found that four strains shared the same level of genetic diversity as the wild population and only one strain had a lower level of genetic diversity. Such an increase in the genetic variability of domestic stocks resulted from swapping individuals with farms of different countries (Youngson et al., 2001). Similarly, fish swapping between farms and regular introduction of wild individuals in farmed stocks resulted, on average, in higher genetic variability of domestic populations of brown trout, *Salmo trutta*, compared to their original wild populations (Chevassus et al., 1992).

As with most species, our findings suggest the probable input of wild individuals into farmed stocks of perch and the possible swapping of individuals between farms, including fish produced in research facilities. These inputs could explain the higher genetic variability found in these farms compared to their “supposed” wild congeners from Lake Geneva.

4.2. Farmed populations

4.2.1. Genetic diversity

As inferred from estimates of observed heterozygosity and allelic richness, XB2 breeders were clearly less variable than all the other farmed stocks. The observed heterozygosity, with values ranging from 0.54 to 0.67, was considered as moderate when compared to the mean value ($H_{obs} = 0.54 \pm 0.25$) calculated for 13 farmed freshwater fish species (DeWoody & Avise, 2000). In order to maintain such a number of heterozygote fish, special care must be taken when managing farmed stocks as fish domestication is most often accompanied by a reduction in genetic diversity (Jackson et al., 2003; Porta et al., 2006; Exadactylos et al.,

2007). When comparing the breeders with their putative offspring, no reductions in allelic richness or heterozygosity were recorded. However, farm Y showed a 10% and 21% decrease in the number of alleles for each offspring stock (YF1B1 and YF1B2, respectively) compared to their respective breeders, and farm X showed a 15% decrease in the number of alleles for offspring XF1B1. Additionally, as a consequence of a reduction in effective population size, inbreeding increased (not significant) in one generation. These results were in accordance with previous findings. For the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, Jackson et al. (2003) suggested that a large decrease in the total number of alleles (26%) and in effective population size N_e (from 27 in parents to 13 in offspring) per generation resulted in a challenging reduction in genetic diversity for the future broodstock (F1). Other farmed fish species showed even more critical reductions. The Senegalese sole, *Solea senegalensis*, showed a more than 50% decrease in the number of alleles per locus, as well as 16% and 26% reductions in heterozygosity after only one generation in captivity (Porta et al., 2006). A domesticated turbot, *Scophthalmus maximus*, from a sea farm in the Irish Sea, displayed an 86% loss of genetic variation (Exadactylos et al., 2007). For the Eurasian perch, the small reduction in the total number of alleles did not seem to be a problem as genetic diversity did not differ between breeders and their offspring. Different production strategies and husbandry conditions can affect the genetic variability from one farm to another. Moreover, the control of parental contribution, especially that of the female-parent, is usually easier for perch than for other species, because perch spawn egg strands and not individual eggs.

The observed heterozygosity was higher than expected in offspring. Similar results were obtained by Herbingner et al. (2006) studying microsatellite markers for the Atlantic salmon, *Salmo salar*. The authors hypothesized that this was due to the small effective number of breeders and chance differences in allele frequencies between male and female parents producing the offspring (Herbingner et al., 2006). Therefore, our results would suggest the

same explanation since the effective number of parents decreased from one generation to the next, but the hypothesis of differences in allele frequencies between the two sexes still has to be checked.

Besides, alleles with the lowest frequency among breeders often disappear within offspring, which might be a result of genetic drift (Crow & Kimura, 1970). Some loci displayed more private alleles within offspring, but these values were low (maximal $A_p = 2.05$) and sampled breeders represented only 10% of the whole stock, which was insufficient to conclude that wild fish were added to produce the first generation. Further studies should be performed on the second offspring generation (F2) derived from the first one (F1), in order to monitor how genetic diversity evolves through domestication.

4.2.2. *Families structuring*

Farmed perch showed no high relatedness or high half- and/or full-sibling relationships. This result suggests that kin aggregation does not automatically appear as a result of mating within farmed stocks. Despite these low relatedness values, the different stocks (broodstocks and offspring) were structured into either large or small families. The family size (number of individuals composing each family) was smaller for offspring than for broodstocks. This might be due to the fact that if individuals from large families mate with several individuals from small families, offspring families would be represented by only few individuals. In the case of the greater amberjack, *Seriola dumerili*, parental contribution was lower than the real number of available parents, which was explained by a probable influence of family variance (Rodriguez-Barreto et al., 2013). In their study, these authors calculated the contribution of each parent to the next generation and they suggested an unequal parental contribution. In the present study, the contribution of each parent could not be calculated because only part but not the entire parent stock was sampled. Therefore, the hypothesis of an unequal contribution

of parents to the next generation leading to a reduction in the effective population size could only be checked by genotyping the whole stock of parents, and/or if more parental information was available.

4.2.3. Comparisons between farms and application to aquaculture

This study showed three cases of first generation (F1) offspring production in two perch farms. Each case provided an example of the effects of aquaculture practices on genetic diversity. For the two breeder-offspring combinations of farm Y, two different genetic groups were found within both breeders and offspring. However, the number of families increased for the first offspring group and decreased for the second one. For farm X, the breeders and their putative offspring belonged to two different genetic groups, and the number of families was higher in offspring than in breeders. These differences may be explained by different hypotheses. First, the two farms may use wild fish of different origin to establish their broodstocks. Then, each farm may provide different husbandry conditions, which could affect the survival rate of the various strains that exist. The same population of perch may thus survive better in one farm than in the other. Finally, each fish farm has its own reproductive protocol (choice of breeders, sex ratio, protocol for artificial spawning, etc.) that could affect offspring composition.

For Eurasian perch, farmed stocks must be managed with caution to avoid inbreeding (Novel et al., 2013). Data from the present study will help farmers in their breeding programs, in spite of the lack of pedigree information. First of all, it is essential to underline that all stocks display suitable genetic variability able to produce several generations without any further inputs of wild congeners. For the stability of such variability, producing several generations with an equal breeders' contribution using a factorial mating design (Vandeputte et al., 2009) seems to be a suitable strategy. The design can be supplemented by the optimal contribution

strategy that takes into account breeding values of breeders and their relationship (Meuwissen, 1997). As suggested for the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, this strategy minimizes the increase in inbreeding and the reduction in genetic variability, while allowing the selection of targeted traits (Novel et al., 2013).

5. Conclusions

Genetic diversity was higher for farmed stocks than for the Lake Geneva population, which was genetically distinct. As the development of perch aquaculture is recent, it is likely that broodstocks from other drainage areas had been introduced regularly alongside with the founder broodstocks, as already observed for other better known species, such as sea bass (Vandeputte et al., 2009). Besides, breeding strategies differed between the two farms and some perch farmers preferred adding wild individuals to avoid inbreeding or to compensate for the low levels of production (i.e., the shortage of offspring at certain times during the year). Therefore, the genetic differences between the founder populations and the studied farmed broodstocks could not be clearly defined, especially without pedigree traceability.

Acknowledgements

We thank commercial fish farmers and professional fishermen (Michael Dumaz, David Bened, Daniel Champier, Jean-Jacques Beausire, André Gay) for providing us with samples. The molecular analyses was carried out in the “Centre Méditerranéen de l’Environnement et de la Biodiversité” (CeMEB). We thank Frédérique Cerqueira and Erick Desmarais for their contributions. This project was supported by grants from the Ministry of Higher Education and Scientific Research of Tunisia and the URAFPA laboratory.

References

- Abdulfatah, A., Fontaine, P., Kestemont, P., Gardeur, J.N., Marie, M., 2011. Effects of photothermal kinetic and amplitude of photoperiod decrease on the induction of the reproduction cycle in female Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 322, 169-176.
- Abdulfatah A., Fontaine P., Kestemont P., Milla S., Marie M., 2013. Effects of the thermal threshold and the timing of temperature reduction on the initiation and course of oocyte development in cultured female of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 376, 90-96.
- Aljanabi, S.M., Martinez, I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25, 4692-4693.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J., Chikhi, L., Bonhomme, F., 2004. Genetix v4.05. Logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, Université de Montpellier 2, Montpellier, France. (www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/genetix.htm [accessed 01 December 2014]).
- Ben Khadher, S., Agnès, J.F., Milla, S., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning season. *J. Great Lakes Res.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006>
- Borer, S.O., Miller, L.M., Kapuscinski, A.R., 1999. Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Mol. Ecol.* 8, 336-338.
- Borrell, Y.J., Carleos, C.E., Sánchez, J.A., Vázquez, E., Gallego, V., Asturiano, J.F., Blanco, G., 2011. Heterozygosity–fitness correlations in the gilthead sea bream *Sparus aurata* using microsatellite loci from unknown and gene-rich genomic locations. *J. Fish Biol* 79, 1111–1129.
- Chevassus, B., Krieg, F., Guyomard, R., Blanc, J.M., Quillet, E., 1992. The genetics of brown trout: twenty years of French research. *Buvisindi Icel. Agric. Sci.* 6, 109-124.

Cross, T. F., King, J., 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. *Aquaculture* 33, 33-40.

Cross, T.F., Challanain, D.N., 1991. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture* 98, 209-216.

Crow, J.F., Kimura, M., 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York.

Crozier, W.W., Moffett, I.J.J., 1989. Amount and distribution of biochemical-genetic variation among wild populations and a hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland. *J. Fish Biol.* 35, 665-677.

DeWoody, J.A., Avise, J.C., 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *J. Fish Biol.* 56, 461–473.

Douglas, T., 1986. Genetics for fish hatchery managers. AVI Publishing Company, Inc., Wesport, Connecticut. pp. 299.

Douxflis, J., Mandiki, S.N.M., Marotte, G., Wang, N., Silvestre, F., Milla, S., Henrotte, E., Vandecan, M., Rougeot, C., Mélard, C., Kestemont, P., 2011. Does domestication process affect stress response in juvenile Eurasian perch *Perca fluviatilis*? *Com. Biochem. Physiol.* 159, 92–99.

Earl, D.A., vonHoldt, B. M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Res.* 4 , 359-361 doi: 10.1007/s12686-011-9548-7

Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 14, 2611–2620.

Exadactylos, A., Rigby, M.J., Geffen, A.J., Thorpe, J.P., 2007. Conservation aspects of natural populations and captive-bredstocks of turbot (*Scophthalmus maximus*) and Dover sole (*Solea solea*) using estimates of genetic diversity. ICES J. Mar. Sci. 64, 1173–1181.

Fontaine, P., Tamazouzt, L., Terver, D., Georges, A., 1993. Actual state of production of perch: problems and prospects: I. Mass rearing potentialities of the common perch under controlled conditions. In: Kestemont, P., Billard, R. (Eds.), Aquaculture of Freshwater Species (except Salmonids), vol. 20. European Aquaculture Society, pp. 46–48, Spec. Publ.

Fontaine, P., 2004. L'élevage de la perche commune, une voie de diversification pour l'aquaculture continentale. INRA Prod. Anim. 17, 189-193.

Fontaine, P., Pereira, C., Wang, N., Marie, M., 2006. Influence of pre-inductive photoperiod variations on Eurasian perch *Perca fluviatilis* broodstock response to an inductive photothermal program. Aquaculture 255, 410–416.

Fontaine, P., Legendre, M., Vandeputte, M., Fostier, A., 2009. Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. Cah. Agric. 18.

Gillet, C., Lang, C., Dubois, J.P., 2013. Fluctuations of perch populations in Lake Geneva from 1984 to 2011 estimated from the number and size of egg strands collected in two locations exposed to different fishing practices. Fisheries Manag. Ecol. 20, 484–493.

Henrotte, E. Mandiki, S.N.M., Prudencio, A.T., Vandecan M., Mélard, C., Kestemont, P., 2010. Egg and larval quality, and egg fatty acid composition of Eurasian perch breeders (*Perca fluviatilis*) fed different dietary DHA/EPA/AA ratios. Aqua. Res. 41, 53-61.

Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T., Verspoor, E., 2006. Unravelling first-generation pedigrees in wild endangered salmon populations using molecular genetic markers. Mol. Ecol. 15, 2261–2275.

Herbinger, C.M., 2005. Pedigree help manual. <http://herbinger.biology.dal.ca.5080/HELP/PedigreeManual.pdf>. [accessed 01 December 2014]

Jackson, T. R., Martin-Robichaud, D.J., Reith, M.E., 2003. Application of DNA markers to the management of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) broodstock. *Aquaculture* 220, 254-259.

Jones, O.R., Wang, J., 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 551–5.

Jourdan, S., Fontaine, P., Boujard, T., Vandeloise, E., Gardeur, J.N., Anthouard, M., Kestemont, P., 2000. Influence of day length on growth, heterogeneity, gonad development, sexual steroid and thyroid levels, and N and P budgets in *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 186, 253-265.

Kalinowski, S.T., 2005. Program note HP – RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Note* 5, 187-189.

Kalinowski, S., Wagner, A.P., Taper, M.L., 2006. PROGRAM NOTE ML-RELATE : a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Mol. Ecol. Notes* 6, 576-579.

Kestemont, P., Dabrowski, K., 1996. Recent advances in the aquaculture of percid fish. *J. Appl. Ichthyol.* 12, 137–200.

Kestemont, P., Vandeloise, E., Mélard, C., Fontaine, P., Brown, P., 2001. Growth and nutritional status of Eurasian perch *Perca fluviatilis* fed graded levels of dietary lipids with and without added ethoxyquin. *Aquaculture* 203, 85-99.

Kestemont, P., Jourdan, S., Houbart, M., Mélard, C., Paspatis, M., Fontaine, P., Cuvier-Peres, A., Kentouri, M., Baras, E., 2003. Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture* 227, 333-356.

Kestemont, P., Craig, J.F., Harrell, R., 2009. Warm water fish: the perch, pike, and bass families. *Fish. Aquacult. J.* 3, 200-229.

Koljonen, M.L., 1989. Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland. *Hereditas* 110, 23-35.

Kouřil, J., Linhart, O., Relot, P., 1997. Induced spawning of perch by means of a GnRH analogue. *Aquacult. Int.* 5, 375–377.

Křišťan, J., Stejskal, V., Policar, T., 2012. Comparison of Reproduction Characteristics and Broodstock Mortality in Farmed and Wild Eurasian Perch (*Perca fluviatilis* L.) Females During Spawning Season Under Controlled Conditions. *Turk. J. Fish. Aquat. Sc.* 12, 191-197.

Kucharczyk, D., Kujawa, R., Mamcarz, A., 1996. New experimental incubation unit for eggs of the perch *Perca fluviatilis*. *Prog. Fish Cult.* 58, 281-283.

Leclerc, D., Wirth, T., Bernatchez, L., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross species amplification within the family Percidae. *Mol. Ecol.* 9, 993–1011.

Ledore, Y., Gardeur, J.N., Rerat, R., Atmane, D., Fontaine, P., 2010. Développement et optimisation d'une production d'alevins sevrés de perche commune en circuit fermé. Rapport URAFFPA, pp. 69.

Li, L., Wang, H.P., Givens, C., Czesny, S., Brown, B., 2007. Isolation and characterization of microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Mol. Ecol.* 7, 600-603.

Lorenzen, K., Beveridge, M.C.M., Mangel, M., 2012. Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. *Biol. Rev.* 87, 639–660.

Mairesse, G., Thomas, M., Gardeur, J.N., Brun-Bellut, J., 2005. Appearance and echnological characteristics in wild and reared Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (L.). *Aquaculture* 246, 295-311.

Mandiki, S.N.M., Blanchard, G., Mélard, C., Koskela, J., Kucharczyk, D., Fontaine, P., Kestemont, P., 2004. Effects of geographic origin on growth and food intake in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) juveniles under intensive culture conditions. *Aquaculture* 229, 117-128.

Mathis, N., Feidt, C., Brun-Bellut, J., 2003. Influence of protein/energy ratio on carcass quality during the growing period of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture* 217, 453-464.

Meuwissen, T.H.E., 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *J. Anim. Sci.* 75, 934–940.

Migaud, H., Fontaine, P., Sulistyio, I., Kestemont, P., Gardeur, J.N., 2002. Induction of out-of-season spawning in Eurasian perch *Perca fluviatilis*: effects of rates of cooling and cooling durations on female gametogenesis and spawning. *Aquaculture* 205, 253-267.

Migaud, H., Fontaine, P., Kestemont, P., Wang, N., Brun-Bellut, J., 2004. Influence of photoperiod on the onset of gonadogenesis in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 24, 531–574.

Nei, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583–590.

Novel, P., Porta, J., Fernández, J., Méndez, T., Gallardo-Gálvez, J.B., Béjar, J., Alvarez, M.C., 2013. Critical points for the maintenance of genetic variability over a production cycle in the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* 416-417, 8-14.

Overturf, K., Casten, M.T., LaPatra, S.L., Rexroad, C., Hardy, R.W., 2003. Comparison of growth performance, immunological response and genetic diversity of five strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 217, 93 – 106.

Penton, P.M., Davoren, G.K., 2013. A common garden experiment on capelin (*Mallotus villosus*) early life history stages to examine use of beach and deep-water spawning habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 439, 54–60.

Pritchard, J.K., Stephens, P., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.

Porta, J., Porta, J.M., Martínez-Rodríguez, J., Alvarez, M.D.C., 2006. Genetic structure and genetic relatedness of a hatchery stock of Senegal sole (*Solea senegalensis*) inferred by microsatellites. *Aquaculture* 251, 46–55.

Queller, D.C., Goodnight, K.F., 1989. Estimating relatedness using molecular markers. *Evolution* 43, 258–275.

Raymond, M., Rousset, F., 1995. Genepop (Version-1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.* 86, 248–249.

Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223-225.

Rodriguez-Barreto, D., Consuegra, S., Jerez, J.R., Martin, V., Lorenzo, A., 2013. Using molecular markers for pedigree reconstruction of the greater amberjack (*Seriola dumerili*) in the absence of parental information. *Anim. Genet.* 44, 596-600.

Rougeot, C., Jacobs, B., Kestemont, P., Mélard, C., 2002. Sex control and sex determinism study in Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, by use of hormonally sex-reversed male breeders. *Aquaculture* 211, 81-89.

Rougeot, C., Minet, L., Prignon, C., Vanderplasschen, A., Detry, B., Pastoret, P.P., Mélard, C., 2003. Induce triploidy by heat shock in Eurasian perch, *Perca fluviatilis*. *Aquat. Living. Resour.* 16, 90-94.

Rougeot, C., Virimumbalu Ngingo, J., Gillet, L., Vanderplasschen, A., Mélard C., 2004. Gynogenesis induction and sex determinism study in Eurasian perch, *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 243, 411-415.

Rousset, F., 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 103–106.

Shaliutina, A., Hulak, M., Dzuyba, B., Linhart, O., 2012. Spermatozoa motility and variation in the seminal plasma proteome of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) During the Reproductive Season. *Mol. Reprod. Dev.* 79, 879-887.

Stahl, G., 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. *Aquaculture* 33, 23-32.

Tallmon, D.A., Koyuk, A., Luikart, G., Beaumont, M.A., 2008. ONeSAMP: a program to estimate effective population size using approximate Bayesian computation. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 299-301.

Teletchea, F., Fontaine, P., 2014. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish Fish.* 15, 181–195.

Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P.F., 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* 4, 535–538.

Vandeputte, M., Launey, S., 2004. Quelle gestion génétique de la domestication chez les poissons? *INRA Production Animale* 17, 237-242.

Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadelli, S., Parati, K., Vidal, M.O., Vergnet, A., Chatain, B., 2009. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in separate and mixed tanks. *Aquaculture* 286 20–27.

Wahlund, S., 1928. Zusammensetzung von populationen und korrelationserscheinungen vom standpunkt der vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11, 65–106. doi: 10.1111/j.1601-5223.1928.tb02483.x

Wang, J., 2011. COMPUTER PROGRAM NOTE COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Mol. Ecol. Resour.* 11, 141-145.

Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358–1370.

Wirth, T., Robert, S.L., Louis, B., 1999. Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Mol Ecol.* 8, 1957-1969.

Wright, S., 1969. *Evolution and the genetics of populations*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Youngson, A.F., Dosdat, A., Saroglia, M., Jordan, W.C., 2001. Genetic interactions between marine finfish species in European aquaculture and wild conspecifics. *J. Appl. Ichthyol.* 17, 153-162.

Żarski, D., Palińska, K., Targońska, K., Bokor, Z., Kotrik, L., Krejszeff, S., Kupren, K., Horváth, A., Urbányi, B., Kucharczyk, D., 2011. Oocyte quality indicators in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L., during reproduction under controlled conditions. *Aquaculture* 313, 84-91.

Table 1 Number of sampled individuals for the nine farmed stocks (N), number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), observed and expected heterozygosity (H_{obs}/H_{exp}), effective size (N_e) and their Confidence Interval (CI), and inbreeding rate (F).

	N	A	A_r	H_{obs}/H_{exp}	N_e (CI)	$F=1/2N_e$
XB1	60	8.66	8.57	0.60/0.63	202.02 (123.00-465.70)	0.002
XF1B1	60	7.33	7.30	0.65/0.63	81.02 (55.41-162.45)	0.006
XB2	72	4.75	4.52	0.42/0.43	48.22 (32.15-94.84)	0.010
XFD	58	7.33	7.31	0.67/0.70	62.02 (43.22-112.61)	0.008
XM	60	6.58	6.54	0.61/0.61	49.37 (35.25-86.51)	0.010
YB1	60	6.16	6.00	0.54/0.62	51.93 (35.50-116.80)	0.009
YF1B1	48	5.58	5.52	0.63/0.58	30.42 (24.10-42.30)	0.016
YB2	72	6.58	6.11	0.62/0.62	72.36 (47.50-164.90)	0.006
YF1B2	58	5.25	5.12	0.56/0.55	46.40 (33.07-89.43)	0.010

Table 2 Genetic variability for the 12 microsatellite loci in nine farmed stocks (farm X and Y) and wild population of Lake Geneva for *Perca fluviatilis*. Number of genotyped individuals (N), number of alleles per locus (A), allelic richness (A_r), private allelic richness (A_p), expected heterozygosity (H_{exp}), observed heterozygosity (H_{obs}), inbreeding coefficient (F_{IS}), p -value of Global Hardy-Weinberg tests (HWE). * ($P < 0.05$), ** ($P < 0.01$), *** ($P < 0.001$)

	PflaL2	Svi17	SviL7	PflaL4	PflaL9	Svi18	PflaL1	YP60	PflaL6	PflaL10	YP111	YP78	Total
XB1													
N	59	60	60	60	60	59	59	58	60	60	60	60	60
A	12	7	10	7	17	5	11	9	3	10	4	9	8.66
A_r	11.84	6.92	9.92	6.86	16.72	4.94	10.94	8.96	3.00	9.85	3.93	5.85	8.57
A_p	4.12	2.93	2.21	3.15	3.93	0.00	1.94	1.96	0.00	1.01	0.0008	1.00	1.86
H_{exp}	0.63	0.68	0.76	0.40	0.88	0.46	0.80	0.74	0.31	0.77	0.44	0.68	0.63
H_{obs}	0.64	0.70	0.86	0.41	0.70	0.44	0.69	0.68	0.33	0.73	0.43	0.61	0.60
F_{IS}	-0.02	-0.02*	-0.12	-0.04	0.21***	0.04	0.13*	0.07*	-0.06	0.05*	0.03	0.10	0.04***
HWE													0.99
XF1B1													
N	57	58	56	59	59	59	58	56	57	57	57	57	60
A	9	7	7	4	13	6	10	6	3	13	3	7	7.33
A_r	8.94	6.99	7.00	3.99	12.86	5.92	9.96	6.00	2.99	12.98	3.00	6.96	7.30
A_p	0.98	0.99	0.06	0.00	1.93	1.92	0.0002	0.00	0.00	0.07	0.00	0.98	0.58
H_{exp}	0.55	0.58	0.81	0.20	0.82	0.73	0.86	0.78	0.06	0.77	0.60	0.70	0.63
H_{obs}	0.59	0.60	0.96	0.18	0.86	0.69*	0.96	0.78	0.07	0.78	0.57	0.61	0.65
F_{IS}	-0.07	-0.03	-0.19*	0.09	-0.05	0.05	-0.12*	0.005	-0.01	-	0.04	0.13	-0.03***
HWE										0.02***			0.59
XB2													
N	72	72	72	72	70	72	72	72	66	72	72	71	72
A	5	4	6	4	9	4	4	6	2	6	2	5	4.75
A_r	4.55	3.72	5.77	3.75	8.54	3.77	3.55	5.94	2.00	5.54	2.00	4.99	4.52
A_p	0.0009	0.00	0.0002	0.003	1.79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
H_{exp}	0.29	0.34	0.59	0.09	0.53	0.60	0.24	0.70	0.29	0.64	0.31	0.55	0.43
H_{obs}	0.31	0.40	0.66	0.09	0.55	0.38	0.22	0.75	0.28	0.70	0.33	0.33	0.42

	F_{IS}	-0.08	-0.15	-0.12	-0.02	-0.04	0.35***	0.09	-0.05	0.007	-0.09	-0.05	0.39***	0.03***
	HWE													0.87
XFD														
	N	58	58	58	58	58	58	58	58	58	58	58	58	58
	A	6	7	8	5	15	4	8	8	4	12	4	7	7.33
	A_r	6.00	7.00	7.96	5.00	14.89	4.00	7.99	8.00	3.99	11.92	3.99	6.96	7.31
	A_p	0.002	0.0009	0.00	0.00	1.96	0.01	0.00	1.00	1.00	1.00	0.06	0.06	0.43
	H_{exp}	0.69	0.75	0.79	0.69	0.87	0.69	0.79	0.83	0.39	0.73	0.54	0.59	0.70
	H_{obs}	0.55	0.74	0.93	0.81	0.86	0.51	0.79	0.67	0.41	0.65	0.53	0.56	0.67
	F_{IS}	0.20**	0.02	-0.17**	-0.17	0.01***	0.26***	0.006	0.19***	-0.04	0.11***	0.01*	0.03	0.04***
	HWE													0.95
XM														
	N	60	60	59	60	60	60	60	60	57	60	60	58	60
	A	6	6	6	4	11	4	9	7	3	12	3	8	6.58
	A_r	5.92	5.99	6.00	4.00	10.93	4.00	8.99	6.93	3.00	11.80	3.00	7.89	6.54
	A_p	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.93	0.00	0.00	0.00	0.96	0.24
	H_{exp}	0.44	0.48	0.81	0.28	0.80	0.71	0.82	0.80	0.11	0.77	0.57	0.70	0.61
	H_{obs}	0.48	0.46	0.91	0.31	0.81	0.60	0.85	0.83	0.10	0.81	0.61	0.46	0.61
	F_{IS}	-0.08	0.04	-0.13	-0.11	-0.01	0.16*	-0.03	-0.03*	0.11	-	-0.08	0.34***	0.009***
	HWE										0.04***			0.27
YB1														
	N	57	57	56	58	58	58	59	59	59	59	59	59	60
	A	9	5	8	8	12	4	4	7	3	8	2	4	6.16
	A_r	8.69	4.94	7.96	7.45	11.21	3.98	3.76	6.98	3.00	7.97	2.00	3.99	6.00
	A_p	0.80	0.07	0.96	1.07	1.97	0.00	0.76	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.47
	H_{exp}	0.75	0.46	0.68	0.52	0.80	0.67	0.54	0.76	0.48	0.73	0.50	0.52	0.62
	H_{obs}	0.49	0.45	0.82	0.53	0.72	0.51	0.44	0.64	0.44	0.69	0.38	0.42	0.54

	F_{IS}	0.35***	0.00	-0.20	-0.01	0.10***	0.23***	0.18*	0.15	0.10	0.05***	0.22	0.18	0.12***
	HWE													1.00
YF1B1	N	48	48	48	48	48	48	46	45	48	48	48	48	48
	A	9	4	8	6	6	5	5	5	3	7	2	7	5.58
	A_r	8.74	3.99	7.81	5.87	5.87	4.99	4.97	5.00	3.00	6.99	2.00	6.99	5.52
	A_p	1.88	0.00	0.00	0.94	0.00	0.36	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.43
	H_{exp}	0.66	0.34	0.60	0.45	0.64	0.73	0.67	0.55	0.53	0.66	0.48	0.62	0.58
	H_{obs}	0.83	0.35	0.77	0.54	0.68	0.64	0.76	0.66	0.47	0.83	0.50	0.56	0.63
	F_{IS}	-0.25**	-0.002	-0.28*	-0.18	-0.07*	0.11*	-0.13**	-0.19*	0.10	-	-0.03	0.09*	-0.08***
	HWE										0.25***			0.19
YB2	N	48	49	49	72	70	71	72	72	72	72	71	62	72
	A	6	6	7	8	13	5	5	8	3	9	2	7	6.58
	A_r	5.87	5.83	6.99	6.72	11.21	4.63	4.24	7.62	3.00	8.19	2.00	6.92	6.11
	A_p	1.00	0.05	0.00	0.90	1.97	0.002	0.62	0.00	0.00	0.62	0.00	0.92	0.43
	H_{exp}	0.67	0.51	0.67	0.43	0.78	0.71	0.49	0.79	0.42	0.71	0.45	0.72	0.62
	H_{obs}	0.66	0.55	0.73	0.47	0.81	0.60	0.59	0.81	0.51	0.77	0.39	0.59	0.62
	F_{IS}	0.01*	-0.03	-0.08*	-0.09	-0.03	0.15**	-0.21	-0.03	-0.19	-	0.12	0.17***	-0.01***
	HWE										0.09***			0.92
YF1B2	N	51	53	51	58	53	53	56	58	57	58	58	57	58
	A	6	6	5	5	9	4	5	7	2	7	3	4	5.25
	A_r	5.75	5.95	5.00	4.55	8.99	3.97	4.80	6.98	1.78	6.72	2.95	4.00	5.12
	A_p	0.92	2.05	0.0004	1.33	1.59	0.00	0.39	0.37	0.00	0.004	0.95	0.00	0.64
	H_{exp}	0.58	0.70	0.67	0.36	0.87	0.31	0.65	0.83	0.01	0.68	0.30	0.62	0.55
	H_{obs}	0.62	0.66	0.78	0.32	0.98	0.35	0.75	0.81	0.01	0.63	0.36	0.40	0.56
	F_{IS}	-0.07	0.37**	-0.15**	0.09**	-0.12*	-0.15	-0.14	0.02***	0.00	0.06***	-0.19	0.35**	-0.002***
	HWE													0.88
Geneva	N	323	359	351	391	391	391	366	358	356	391	393	275	395

<i>A</i>	11	10	10	6	11	2	10	8	4	5	5	4	7.16
<i>Ar</i>	10.80	9.00	9.69	5.10	9.92	2.00	8.67	7.48	3.89	4.67	4.09	4.00	6.61
<i>H_{exp}</i>	0.34	0.34	0.57	0.05	0.57	0.25	0.40	0.72	0.33	0.62	0.37	0.17	0.3982
<i>H_{obs}</i>	0.32	0.36	0.59	0.05	0.62	0.25	0.39	0.71	0.32	0.68	0.43	0.15	0.4102
<i>F_{IS}</i>	0.065***	-0.059	-0.029	-0.025	-0.095	0.025	0.023	0.004	0.028	-0.092	-0.187***	0.052	-0.0369***
<i>HWE</i>	1.000	0.994	0.354	0.691	0.817	0.611	0.523	0.913	0.678	0.005	0.0001	0.985	0.997

Table 3 Pairwise F_{ST} values between nine farmed stocks from two farms of Eurasian perch (below diagonal) and Lake Geneva population, and significance levels from genotypic differentiation test (above diagonal). p -value: HS: Highly significant.

	XB1	XF1B1	XB2	XFD	XM	YB1	YF1B1	YB2	YF1B2	Geneva
XB1		HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS
XF1B1	0.08		HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS
XB2	0.23	0.27		HS	HS	HS	HS	HS	HS	HS
XFD	0.06	0.07	0.21		HS	HS	HS	HS	HS	HS
XM	0.06	0.004	0.28	0.07		HS	HS	HS	HS	HS
YB1	0.09	0.14	0.13	0.07	0.14		HS	HS	HS	HS
YF1B1	0.11	0.17	0.22	0.11	0.17	0.02		HS	HS	HS
YB2	0.07	0.12	0.14	0.07	0.12	0.004	0.03		HS	HS
YF1B2	0.04	0.12	0.20	0.08	0.11	0.09	0.14	0.07		HS
Geneva	0.48	0.50	0.56	0.45	0.50	0.47	0.48	0.48	0.52	

Table 4 Mean relatedness r (\pm SE) of all stocks according to Queller & Goodnight (1989) and relationship percentage

	r (Queller & Goodnight)	Relationship percentage		
		Unrelated	Half-sibs	Full-sibs
XB1	0.120 \pm 0.0006	82.99%	11.41%	5.59%
XF1B1	0.105 \pm 0.0006	80.16%	14.57%	5.25%
XB2	0.490 \pm 0.001	76.05%	12.87%	11.06%
XFD	0.021 \pm 0.0007	82.51%	11.79%	5.68%
XM	0.151 \pm 0.0005	81.63%	13.84%	4.51%
YB1	0.002 \pm 0.002	76.68%	13.46%	9.84%
YF1B1	0.120 \pm 0.001	76.41%	11.08%	12.49%
YB2	0.131 \pm 0.001	77.30%	12.87%	9.81%
YF1B2	0.201 \pm 0.001	76.70%	12.64%	10.64%

Supplemental data

Multiplex characteristics, loci, microsatellite primer sequences, references, annealing temperatures, size ranges, and fluorescence labeling.

Loci	Primer sequences (5'-3')	References	T (°C)	Size ranges (bp)	Fluorescence labeling	Multiplex
Svi L7	GATGTGCATACATTTACTCC GCTTTAATCTGCTGAGAAC	Wirth et al., 1999	55	242-264	HEX	A
Svi17	GCGCACTCTCGCATAGGCCCTG CGTTAAAGTCCTTGGAAACC	Borer et al., 1999	55	110-146	6-FAM	A
Pfla L2	GTAAAGGAGAAAGCCTTAAC TAGCATGACTGGCAAATG	Leclerc et al., 2000	55	226-248	6-FAM	A
Pfla L4	AAAGGGAAAAGGCTACGGTG ATCAGCAGTGCTTATGTTTG	Leclerc et al., 2000	55	123-137	6-FAM	B
Pfla L9	GTTAGTGTGAAAGAAGCATCTGC TGGGAAATGTGGTCAGCGGC	Leclerc et al., 2000	55	197-255	6-FAM	B
Svi18	GATCTGTAAACTCCAGCGTG CTTAAGCTGCTCAGCATCCAGG	Borer et al., 1999	55	161-169	NED	B
Pfla L1	AAGCAGCCTGATTATATATC CAGACAATTAACATGCAAC	Leclerc et al., 2000	48	124-134	6-FAM	C
YP 60	ATGTGTTATTGCTTTGCGTA CAGTCGGGCGTCATCAGCTGTTCTGTAATGTGTTG	Li et al., 2007	48	233-255	NED	C
Pfla L6	GCATACATATAAGTAGAGCC CAGGGTCTTCACTATACTGG	Leclerc et al., 2000	50	135-149	PET	D
Pfla L10	TCCACCCTTTGATAAGGGAC ACAAATCTCCTGTCAAACGC	Leclerc et al., 2000	55	220-230	VIC	D
YP 111	CAGTCGGGCGTCATCATGTGTATGGCTATTGTGCTC TTTGTTCAGTGTTTTTTCGC	Li et al., 2007	55	247-259	6-FAM	D
YP 78	GCAGCCCCTACAATGGTT CAGTCGGGCGTCATCAGCCTTCTTCTGTTATTTTTCC	Li et al., 2007	55	209-215	NED	D

Figure captions

Fig. 1 Factorial Correspondence Analysis (FCA) of the genetic variability based on 12 microsatellite loci in wild and captive Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): red circle indicates Geneva Lake population, green circle indicates captive stocks and black circle indicates (XB1) broodstock.

Fig. 2 Bayesian clustering analysis in STRUCTURE program for breeders-offspring combination in farm 'Y' and farm 'X'. Each vertical bar denotes one individual. a) the five stocks of farm (X). b) K=2 for (YB1) breeders and their putative offspring (YF1B1). c) K=2 for (YB2) breeders and their putative offspring (YF1B2).

Fig. 3 Mean difference in relatedness (r) between a) XB1 and their putative offspring XF1B1 b) XB2 and all other groups and c) YB1 and their putative offspring YF1B1.

Fig. 4 Family distribution within broodstocks and their offspring. Each vertical bar represents the number of families and each color within the bar represents number of individuals per family identified in six broodstocks of the farm X and Y.

Fig. 1

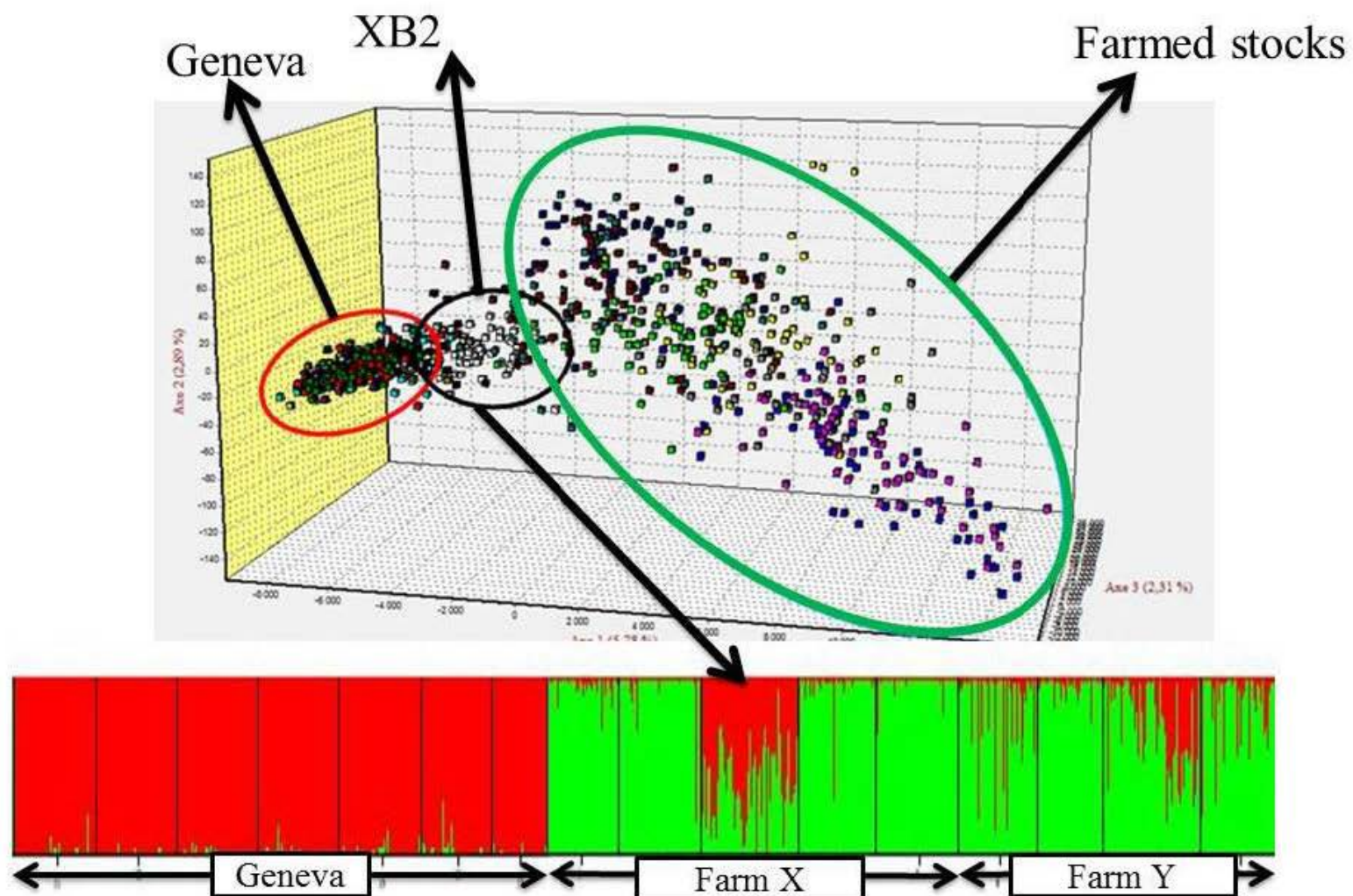


Fig. 2

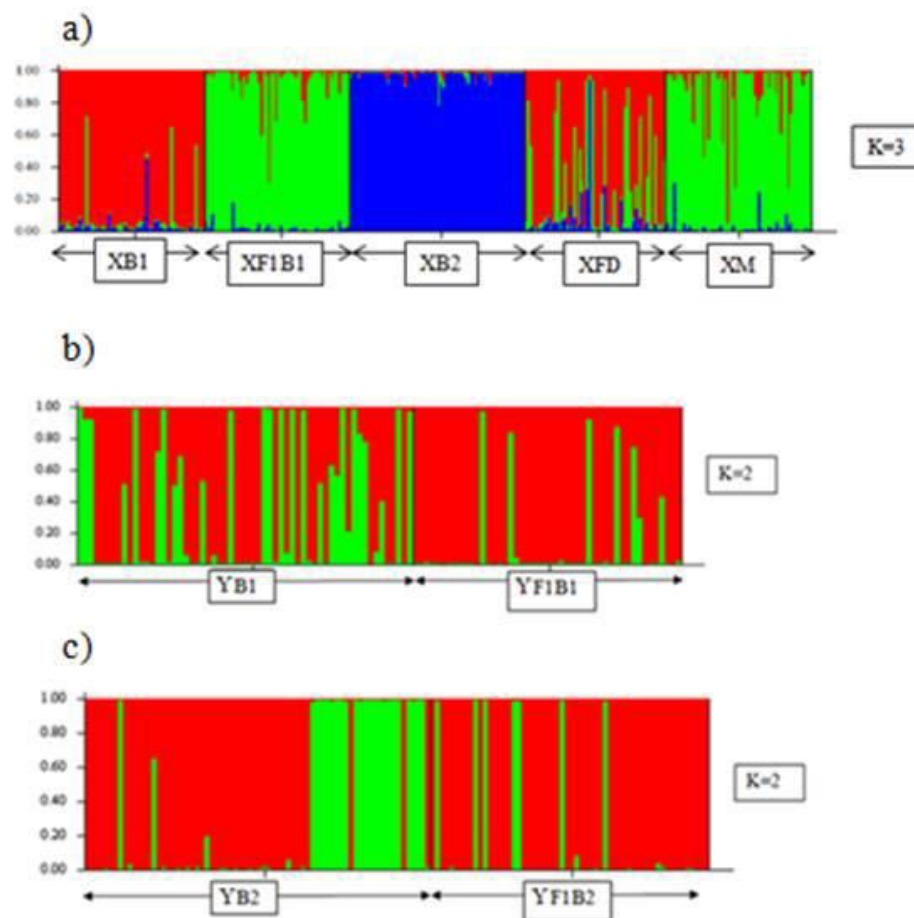


Fig. 3

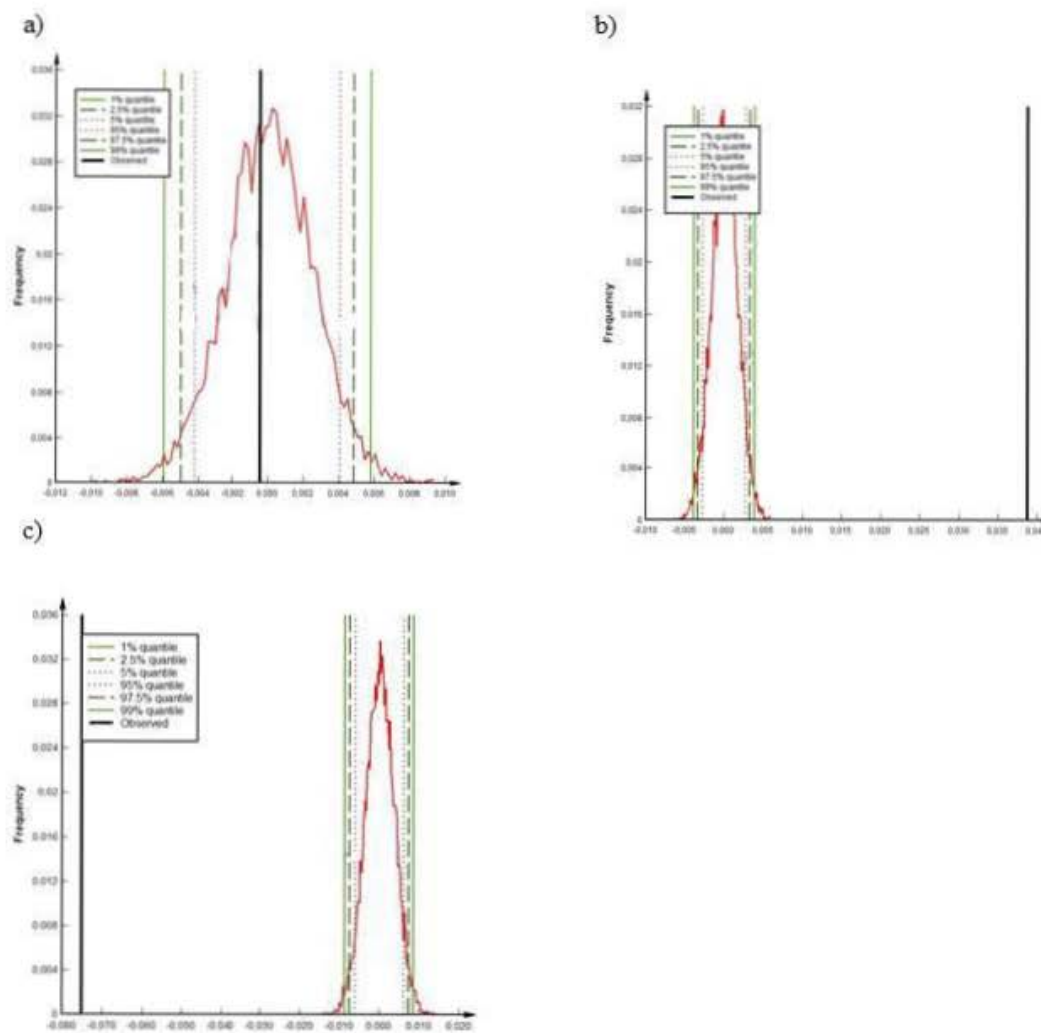
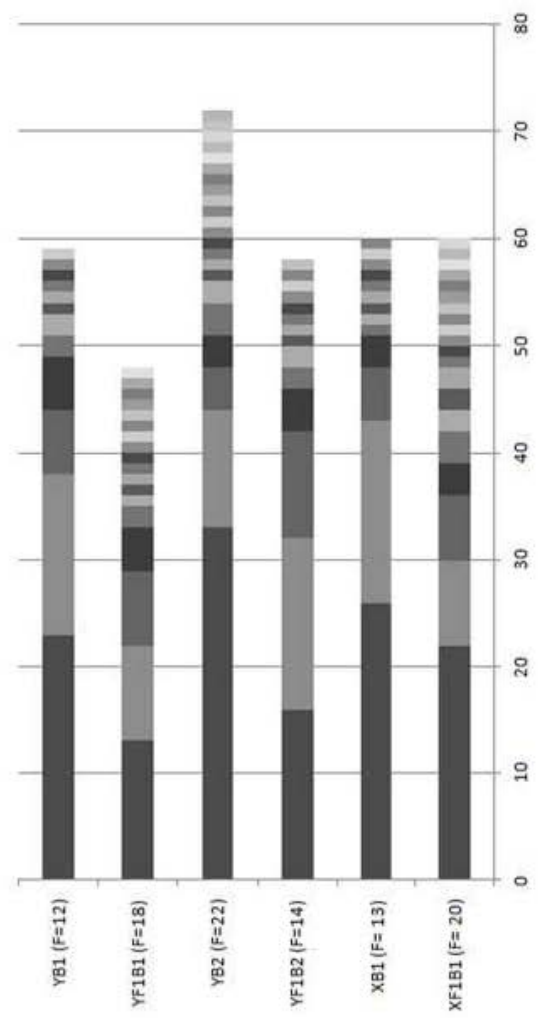


Fig. 4



Discussion générale et conclusion

Dans ce travail, nous avons comparé la structure génétique des populations sauvages de perche eurasienne dans deux lacs alpins (lac Léman et lac Neuchâtel) à différents moments de l'année. Nous avons mis en évidence l'importance de la période de reproduction dans l'évaluation des structures génétiques. Au niveau du lac Léman, nous avons montré l'existence d'une seule population panmictique dont la diversité génétique est plus faible que celle de la population du lac Neuchâtel. Pour ce dernier, deux sous-populations ont été détectées. Puis nous avons comparé ces populations sauvages (Léman et Neuchâtel) à des populations captives en cours de domestication. Cette analyse nous a montré l'influence de différentes pratiques aquacoles sur la diversité génétique en élevage.

I. Diversité génétique de populations sauvages lacustres

1. Lac Léman

Face à l'effort de pêche exercé sur la perche eurasienne (Dubois et al., 2008), une bonne gestion des populations en milieu naturel est primordiale pour envisager le maintien d'une activité durable. Au niveau du lac Léman, la population de perche n'est pas subdivisée en sous-populations isolées et elle doit donc être gérée comme un stock unique par les deux pays entourant le lac (la France et la Suisse).

Dans notre travail, nous avons mis en évidence l'importance d'investiguer la structure génétique des populations au cours du temps et notamment de considérer la période de reproduction. En effet, en comparant les résultats à différentes périodes de l'année, les différences génétiques entre les groupes échantillonnés aboutiraient à des interprétations différentes, en se basant seulement sur les coefficients de différenciation génétique (F_{ST}). Par exemple, en fin d'été (septembre 2012), les individus échantillonnés au niveau de Morges (Léman) apparaissent génétiquement différents des trois autres groupes, de Clarens, Crans et Evian-Les-Bains, qui sont génétiquement similaires, tandis qu'en juin 2012 les groupes d'individus testés ne peuvent pas être classés en sous-populations malgré quelques différences. A la lumière de cette analyse de septembre 2012 seulement, on aurait pu déterminer deux sous-populations différentes, alors que biologiquement cette interprétation est erronée car il n'existe qu'une seule population déterminée par assignation bayésienne. D'après Laikre et al. (2005), l'analyse de la structure génétique doit être effectuée au cours de la période de reproduction des espèces car en dehors de cette période les poissons peuvent se déplacer mais sans se reproduire entre-eux. Dans une zone géographique donnée, trois grands types de structures génétiques sont possibles ainsi que plusieurs combinaisons d'elles (Laikre

et al., 2005). La figure 18 schématise ces trois types en considérant la mer Baltique comme zone géographique. Si différentes populations génétiquement différentes coexistent dans une même zone, on parle de « populations distinctes » (Figure 18a). Dans ce cas, les migrations entre les différentes populations locales (groupes d'individus qui se reproduisent entre eux dans une zone géographique de reproduction précise) sont très faibles et donc les populations divergent. Une forte corrélation entre les distances géographiques et les différences génétiques s'installe et parfois des barrières physiques séparent les différentes populations (Laikre et al., 2005).

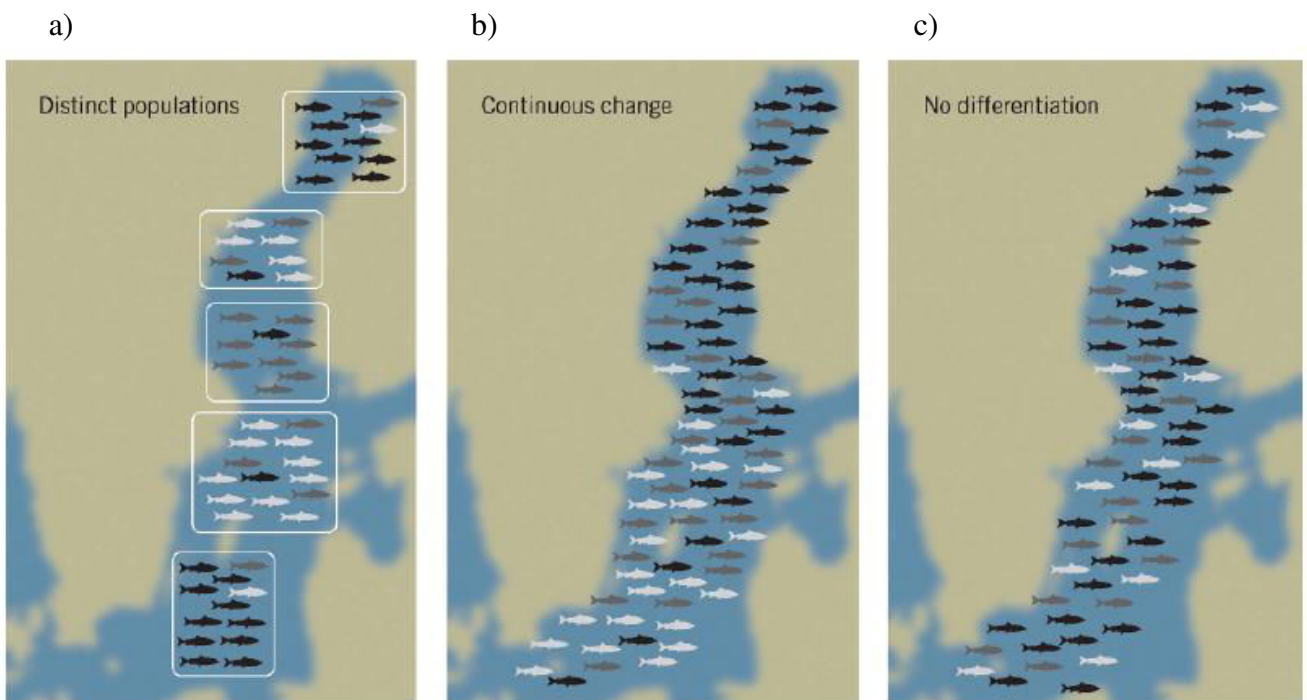


Figure 18 : Classification des structures génétiques des poissons selon trois types : a) populations distinctes, b) changement continu et c) non différenciation (Laikre et al., 2005).

Si les migrations entre les populations locales sont plus élevées et conduisent à un changement génétique continu tout au long de la distance géographique, on parle de populations en « changement continu » (figure 18b). Les barrières génétiques sont plus ou moins présentes entre les populations locales qui sont difficiles à déterminer (Laikre et al., 2005). Quand le flux génétique entre les unités biologiques est très fort, tous les individus de l'espèce appartiennent à la même population panmictique et donc on parle de « non différenciation » (figure 18c). Dans ce cas, il n'y a pas d'isolation entre les individus qui se

reproduisent dans la même zone de reproduction (Laikre et al., 2005). La détermination de la structure génétique est très importante pour les espèces exploitées dans leur milieu naturel car une mauvaise gestion des stocks peut impliquer une extinction ou une réduction de la variabilité génétique des diverses populations ciblées. En effet, lorsque des populations isolées et différentes coexistent, elles doivent être gérées comme des stocks distincts ; alors que s'il n'y a pas de différence, les stocks peuvent être gérés conjointement (Waples, 1998).

En ce qui concerne les perches du Lac Léman, malgré l'existence d'une seule population, une structure génétique a été déterminée entre les différents groupes échantillonnés. Comme nous avons pu le montrer, une structure génétique se met en place au cours de la période de reproduction, s'estompe doucement en dehors de l'activité de reproduction et se remet en place lors de nouvelle reproduction. Cette modification de la structure génétique est probablement liée au comportement de retour des individus à leur site natal pour pondre (*homing*) (Jaerv, 2000 ; Zomora & Moreno-Amich, 2002).

De plus, entre la période de mi-ponte et de fin de ponte, la différence génétique au sein d'une même localité pourrait être expliquée par la présence de familles qui se succèdent pour se reproduire. Gillet et al. (1995) et Gillet & Dubois (2007) ont montré que les petites femelles ont tendance à se reproduire plus précocement que les grosses femelles. En analysant la largeur des rubans d'œufs collectés lors de la période de ponte de 1984 à 2003, ils ont montré que plus la largeur moyenne annuelle des rubans est grande, plus la mi-ponte se déroule tardivement. En effet, la longueur et la largeur des rubans d'œufs de perche sont positivement corrélées à la taille des femelles gravides (Gillet et al., 1995 ; Dubois et al., 1996). La période de fin de ponte correspond donc à la ponte des individus qui présentent une taille supérieure à celle des individus prélevés à la mi-ponte. Nous pouvons donc supposer que la reproduction de la perche eurasienne se fait en groupes (ou familles) d'individus dont la taille augmente au cours de la période de reproduction. Ce phénomène observé en particulier chez les espèces migratrices, correspond à un isolement par le temps de reproduction (IBT) (Hendry & Day, 2005) (figure 19).

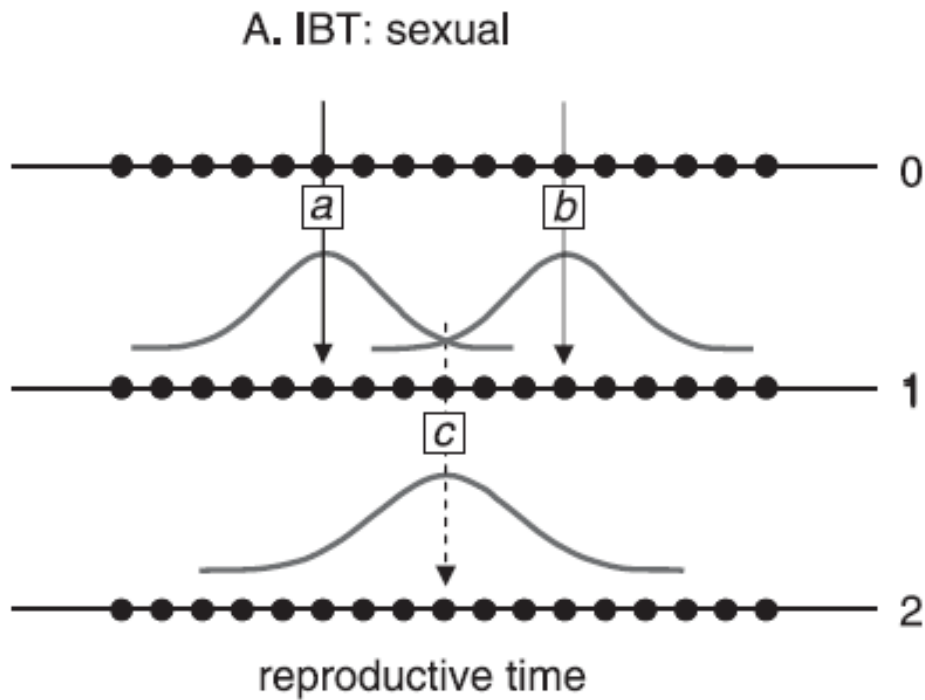


Figure 19 : Dispersion sous l'effet du mécanisme de l'isolation par le temps de reproduction (IBT) pour les organismes sexués. Chaque ligne horizontale représente une génération (0, 1, 2). Les lignes verticales représentent la relation entre la valeur d'un trait phénotypique particulier pour un temps de reproduction donné (a, b) et la moyenne des temps de reproduction des individus manifestant ce trait (c). Les courbes correspondantes représentent la dispersion de la descendance depuis ce temps de reproduction sous d'éventuels effets environnementaux. Les lignes verticales interrompues représentent la relation entre la valeur moyenne d'un trait phénotypique résultant d'un accouplement de deux individus appartenant à deux groupes différents (a et b) et leur descendance (Hendry & Day, 2005).

Les individus d'une même population se reproduisent à des temps différents sur la même période de reproduction et procréent une descendance qui aura tendance à se reproduire au même temps que leurs parents (Hendry & Day, 2005). Ce phénomène est souvent lié à certains traits phénotypiques qui seront eux aussi transmis aux générations suivantes. Un individu présentant un trait phénotypique particulier et qui se reproduit à un temps donné (*a* dans la figure 19), donnera une descendance avec une dispersion de distribution normale autour de ce temps de reproduction (figure 19), c'est l'héritabilité du moment de ponte : Cette large dispersion ainsi que la modulation de la reproduction par des facteurs environnementaux

permettent aux individus de différents temps de reproduction et présentant des différences phénotypiques de pouvoir s'accoupler. La descendance de cet accouplement présentera une valeur moyenne de ce trait phénotypique et aussi un temps de reproduction moyen par rapport à leurs parents (Hendry & Day, 2005 ; Gordoia & Carreras, 2014). L'isolation par le temps de reproduction liée à la taille du corps mais aussi à d'autres traits phénotypiques (la durée de vie reproductive, le taux de développement embryonnaire) a été observée chez le saumon sockeye *Oncorhynchus nerka* (Hendry et al., 1999). Donc, si les petites femelles de perche pondent plus tôt, elles donneront des individus qui se reproduiront plus tôt et qui auront une plus petite taille par rapport à ceux qui se reproduisent plus tard. Dans notre travail, la stratégie d'échantillonnage ne permet pas de vérifier cette hypothèse et de confirmer si la perche eurasiennne, dans le lac Léman, présente des familles isolées par le temps de reproduction. A la différence des diverses études sur plusieurs espèces de saumon, nous n'avons pas échantillonné différents individus à différents temps au cours de la même période de reproduction et caractérisé en parallèle leur phénotype, notamment leur taille.

Par conséquent, il serait intéressant de vérifier si la population de perche eurasiennne au niveau du lac Léman est composée de familles qui se reproduisent à des temps différents au cours de la période de reproduction et si cette isolation par le temps de reproduction est corrélée à la taille des individus ou à d'autres traits phénotypiques.

2. Lac Neuchâtel

Situé sur un autre réseau hydrographique, celui du Rhin, le lac Neuchâtel présente une population génétiquement différente de celle du Léman avec une diversité génétique plus forte. Malgré une superficie nettement inférieure à celle du lac Léman, la population du lac Neuchâtel est subdivisée en deux-sous-populations génétiquement distinctes. Contrairement au lac Léman, le lac Neuchâtel n'est pas isolé et est lié à deux autres lacs (lac de Morat et lac de Bienne). De plus, il se trouve sur le même réseau hydrographique que le lac de Constance dans lequel deux sous-populations de perche ont été identifiées (Gerlach et al., 2001). Par conséquent, les perches du Rhin présentent une diversité génétique plus élevée que celles du Rhône. Mais nous n'avons pas d'arguments pouvant appuyer l'idée que les deux populations du lac de Constance pourraient être les mêmes que les deux populations du lac Neuchâtel.

Une autre hypothèse peut expliquer la présence de deux populations dans ce lac. Des alevins de perche obtenus en éclosérie ont été introduits dans des cages flottantes installées sur le lac Neuchâtel pour des essais d'élevage (1999-2011). Selon les exploitants du site (Perlac), ces

alevins provenaient du lac. Cependant ces informations ne sont pas vérifiées surtout si la reproduction s'est faite dans une éclosérie liée à une production intensive. Donc, nous pouvons suspecter que des perches d'élevage se sont échappées dans le lac et que des individus génétiquement différents se sont ajoutés à la population naturelle.

Ces résultats ne nous permettent pas de conclure sur une meilleure gestion des populations de perche au niveau du lac Neuchâtel. D'une part, les analyses n'ont couvert que la partie supérieure du lac étant donné que nous n'avons pas pu obtenir d'échantillons dans la partie inférieure. D'autre part, en période de reproduction, la première sous-population est plus présente que la deuxième au niveau des deux localités d'échantillonnage, alors que la deuxième sous-population n'est dominante numériquement que dans une localité en dehors de la période de reproduction (fin été).

3. Comparaison des deux lacs

Le lac Léman présente une unique population panmictique de perche, alors qu'au sein du lac Neuchâtel deux sous-populations ont été identifiées. En fait, le lac Léman se trouve en amont du réseau hydrographique du Rhône, donc il ne reçoit les eaux que du Glacier du Rhône et des quelques rivières alimentées par la fonte des glaces. Par contre, le lac Neuchâtel se trouve un peu plus en aval du réseau hydrographique du Rhin (Figure. 14). Ce dernier prend naissance au lac de Toma, puis le Rhin-alpin passe par le lac de Constance et ensuite le Haut-Rhin se divise : une partie continue vers la mer du Nord et l'autre se déverse dans le lac Neuchâtel tout en passant par d'autres petits lacs. Donc, le lac Neuchâtel pourrait recevoir les populations de ces différents lacs y compris celles du lac de Constance, tandis que le Léman se trouve plus isolé par rapport au lac Neuchâtel ce qui pourrait expliquer sa faible variabilité génétique.

En outre, le lac Léman était oligotrophe avant de devenir eutrophe en 1960. Suite à cette eutrophisation, de fortes cohortes de perche ont dominé les peuplements piscicoles du lac pendant trois ans et ont été fortement pêchées. En 1975, un déclin des stocks a subitement touché la population de perche, dont les conséquences ont été renforcées par de mauvaises conditions climatiques en période de ponte (Dubois et al., 2008). Depuis, la population de perche présente une faible densité qui se traduit par une activité de pêche très instable et en diminution. Ceci pourrait suggérer que la variabilité génétique des perches du Léman aurait certainement connu une forte réduction suite à cet événement. En effet, l'effet de la surpêche

sur la variabilité génétique des populations a été montré chez plusieurs espèces (Hauser et al., 2002 ; Hutchinson et al. 2003 ; Saillant & Gold, 2006).

II. Diversité génétique de populations captives de perche La perche eurasienne

Les populations naturelles de perche des lacs alpins sont prioritairement ciblées par les fermes d'élevage en France et Suisse pour constituer leurs stocks fondateurs (Ledoré et al., 2010). Le morphotype de la perche Léman est très apprécié auprès du consommateur, en particulier les régions du pourtour alpin. Pourtant, l'analyse de neuf stocks de deux fermes percicoles française a révélé une forte différence génétique entre les populations captives et naturelles. De plus, la variabilité génétique au niveau des populations captives est beaucoup plus élevée que celle relevée en milieu naturel. La seule explication est que ces stocks n'ont pas été constitués uniquement à partir de la population sauvage du lac Léman mais ont probablement intégré des populations d'autres lacs, rivières ou étangs. En effet, les periculteurs nous ont informés qu'ils détenaient des poissons qui provenaient de la Meuse et d'étangs des Dombes. Par ailleurs, nous soupçonnons que ces poissons n'étaient pas conservés séparément et étaient mélangés à ceux du lac Léman. De plus, même si l'ensemble du cycle de vie est maîtrisé, il est très probable qu'un ajout d'individus sauvages a été ou est pratiqué au niveau de ces fermes afin d'éviter les problèmes de consanguinité. Ces mélanges et ajouts de sauvages auraient conduit à une augmentation de la variabilité génétique et une diminution du taux de parenté.

Au niveau des deux fermes, les stocks de géniteurs et leurs descendance présentent une diversité génétique suffisante par rapport à la moyenne calculée pour 19 espèces de poissons dulcicoles (De Woody & Avise, 2000). De plus, en comparant les géniteurs et leurs descendance potentielles, la diminution de la variabilité génétique en terme de richesse allélique ne semble pas critique, comme cela a pu être observé chez d'autres espèces comme le flétan de l'Atlantique (Jackson et al., 2003), la sole sénégalaise (Porta et al., 2006b) et le turbot (Exadactylos et al., 2007). Une diminution de 26% du nombre total d'allèles et de 4% en hétérozygotie en une seule génération est supposée critique pour ne pas utiliser la descendance F1 comme de nouveaux géniteurs (Jackson et al., 2003). Ici nous avons trouvé une diminution du nombre total d'allèles de 10%, 21% et 15% entre les géniteurs et leurs descendance. Afin de maximiser encore plus la variabilité génétique transmise aux générations suivantes, il est conseillé d'utiliser un grand nombre de reproducteurs mâles et

femelles à chaque génération et de favoriser les croisements factoriels (Vandeputte & Launey, 2004). La perche nous présente ici un exemple réel de ce qui se peut se passer en pisciculture lors de la domestication de nouvelles espèces. Notre étude relate deux exemples différents pour la même espèce. En effet, la domestication de la perche date d'une trentaine d'années et la gestion de la variabilité génétique n'a jamais été abordée pour ces populations captives. Au bout de plusieurs années d'élevage, on ne constate ni une réduction de la variabilité génétique, ni une forte augmentation de la consanguinité, en considérant les populations naturelles des lacs Léman et de Neuchâtel comme populations fondatrices. Au contraire, les géniteurs présentent une variabilité génétique plus forte que celles des populations naturelles. Dans notre étude, il est probable qu'un mélange de diverses origines a été à la base de la constitution des stocks de géniteurs. Parmi ces différentes souches, la perche du Léman ne se trouve représentée que dans un seul stock et pourrait être mineure dans la proportion du cheptel fondateur. En manque de pedigree et d'identification génétique des différentes populations naturelles de perche, il n'est pas possible d'identifier lesquelles étaient à l'origine des stocks captifs et difficile d'évaluer l'effet des pratiques aquacoles sur la variabilité génétique. De plus, l'ajout d'individus sauvages (rubans d'œufs ou d'adultes) est constamment pratiqué au niveau de ces fermes. Ces deux éléments sont certainement en faveur d'une plus forte variabilité génétique dans les stocks captifs par rapport aux populations naturelles. En outre, il a été montré un effet de l'origine géographique sur la survie, la croissance et l'alimentation de la perche eurasienne durant les stades larvaires et juvéniles (Mandiki et al., 2003). Donc, il est aussi probable que les œufs du lac Léman et lac Neuchâtel présentent un mauvais succès d'éclosion et les larves manifestent de fortes mortalités en milieu captif, par rapport aux autres souches venant d'autres lacs, d'étangs ou de rivières.

En revanche, cet ajout d'individus sauvages et de géniteurs externes ne permet pas de mettre en place des programmes de sélection, puisqu'il faudrait dans ce cas fermer le stock afin de maîtriser les traits phénotypiques à sélectionner et leur transmission (Vandeputte & Launey, 2004 ; Teletchea & Fontaine, 2014). Le jour où des programmes de sélection seront envisagés, il faudra réviser les techniques de croisement et les pratiques d'élevage qui peuvent être en défaveur de la sélection artificielle (Vandeputte & Launey, 2004). Par exemple, une population de carpe a été sélectionnée pour la croissance et au bout de cinq générations, la population témoin (non sélectionnée) présentait une meilleure performance de 8% par rapport à la population sélectionnée (Vandeputte & Launey, 2004).

III. Lien entre populations sauvages et captives

En aquaculture, l'ajout d'individus sauvages et/ou l'échange entre exploitations piscicole sont souvent pratiqués même pour les espèces dont le cycle de vie est totalement maîtrisé en captivité. Ceci est effectué dans le but d'éviter une forte augmentation de la consanguinité, d'augmenter le potentiel en « gènes rares » et de maintenir la variabilité génétique pour établir ultérieurement des programmes de sélection. Suite à ces ajouts et ces mélanges, les stocks captifs gagnent en variabilité génétique et divergent génétiquement de leurs populations fondatrices comme cela a été montré pour le saumon de l'Atlantique (Youngson et al., 2001) et la truite commune (Chevassus et al., 1992). La domestication d'une espèce implique la maîtrise complète de son cycle de vie en captivité et la production de générations successives sans apport d'individus sauvages. Cependant, cela n'implique pas que toutes les populations captives d'une espèce domestiquée soient impérativement produites sans apport d'individus sauvages. Une même espèce domestiquée peut être produite sans apport de sauvages dans une exploitation donnée ou avec apport de sauvages dans d'autres exploitations avec des conditions différentes. Par exemple, la production du bar européen, une espèce domestiquée (niveau 5), diffère entre les exploitations et se base sur des stocks captifs avec ou sans apport de sauvages, sur des souches sélectionnées (Vandeputte et al., 2009). En plus des ajouts d'individus sauvages au niveau des stocks captifs, les échanges de géniteurs et de souches entre les exploitations et l'importation de juvéniles depuis des écloséries d'autres pays sont très fréquents en aquaculture. Par conséquent, selon les pratiques d'élevage, les poissons captifs d'une exploitation dans une région géographique donnée pourraient diverger de la population naturelle fondatrice. C'est probablement le cas de la perche dans les fermes aquacoles étudiées dans cette thèse.

Inversement, une proportion des poissons captifs s'échappent et se retrouvent en milieu naturel en sympatrie avec la population sauvage (Harache, 2002). S'ils ne sont pas stériles, les poissons échappés peuvent se reproduire avec les individus de la population sauvage et produire des descendances fertiles. En fonction de l'ampleur des différentes introgressions, hybridations et brassages génétiques entre les différentes populations captives et naturelles, cette dernière changera elle aussi et divergera de sa forme sauvage initiale (Harache, 2002). Cette nouvelle population naturelle pourrait devenir la population fondatrice d'un autre système d'élevage. Cela dépend du potentiel d'adaptation des formes captives au milieu

naturel et de leur succès de reproduction (Dannewitz et al., 2004). Dans le cas de la truite commune femelle, le succès de reproduction en milieu naturel est similaire pour les formes captives (7^{ème} génération domestiquée) et sauvages (Dannewitz et al., 2004), ce qui augmente l'effet des populations captives sur les populations naturelles. Par contre, cela n'est pas toujours le cas, car parfois le succès de reproduction des poissons captifs dans le milieu naturel est très faible et a donc peu d'effet sur les caractéristiques génétiques des populations naturelles (Hansen et al., 2001 ; Dannewitz et al., 2004). Dans d'autres cas, les poissons élevés en captivité et relâchés en milieu naturel deviennent moins performants et ne s'adaptent (soit ils meurent, soit ils ne peuvent pas se reproduire) pas à ce nouvel environnement comme dans le cas du saumon de l'Atlantique (Stringwell et al., 2014).

Les introgressions et brassages génétiques entre les générations des populations naturelles et captives ne sont pas restreints aux espèces domestiquées. Tout au long du processus de domestication d'une espèce donnée, depuis la mise en élevage jusqu'à la maîtrise totale du cycle de vie, des individus peuvent s'échapper et se mélanger avec la population naturelle. La figure 20 résume les éventuels introgressions et hybridations qui peuvent avoir lieu tout au long du processus de domestication.

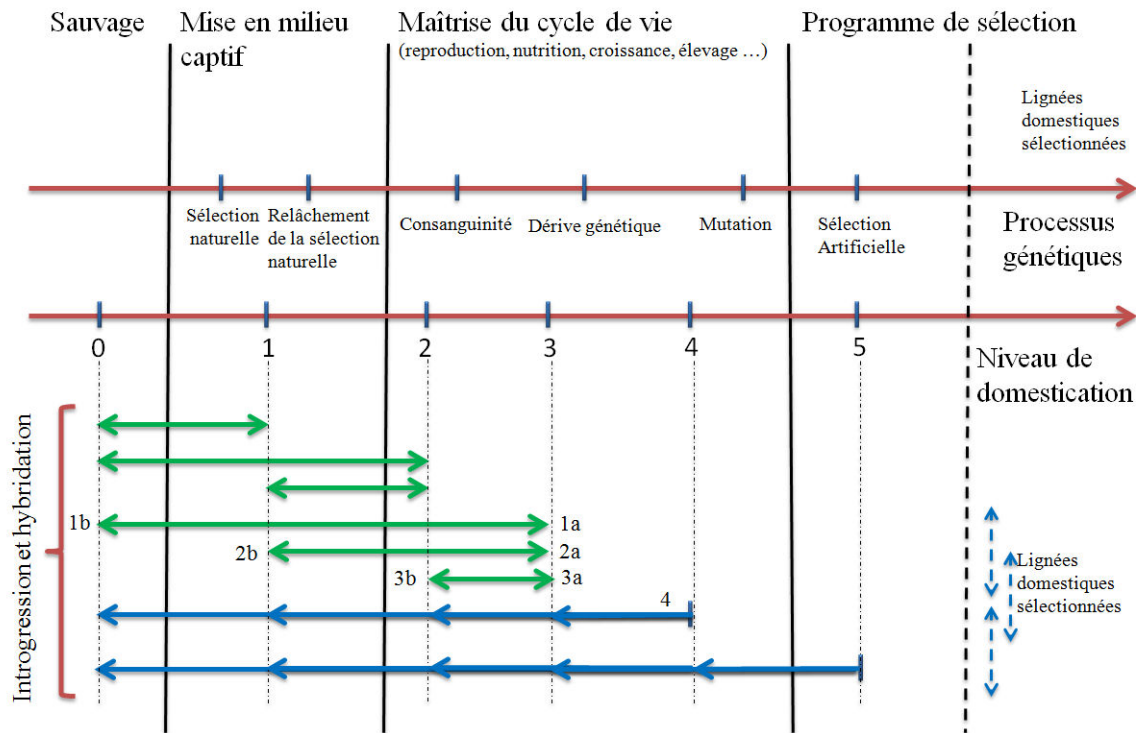


Figure 20 : Schéma des processus génétiques intervenant au cours du processus de domestication en fonction des cinq niveaux de domestication et les différents flux d'introgession et d'hybridation possibles. Les flèches en vert présentent les introgressions possibles pour les niveaux 1, 2 et 3. Les flèches en bleu présentent les introgressions possibles pour les niveaux 4 et 5. Les flèches interrompues en bleu représentent les échanges entre les lignées domestiquées.

Par exemple pour des poissons du troisième niveau de domestication dont le cycle de vie est totalement maîtrisé mais avec une production dépendant encore de l'apport d'individus sauvages (flèche 1a, figure 20), des individus captifs peuvent s'échapper des structures d'élevage ou bien être intentionnellement relâchés dans le but de repeuplement pour se retrouver finalement en contact avec la population naturelle d'origine ou non (flèche 1b, figure 20). Ces stocks captifs peuvent aussi être alimentés par des poissons sauvages qui viennent juste d'être mis en captivité pour s'adapter au milieu confiné dans d'autres exploitations ou structures (flèche 2a, figure 20). L'inverse est aussi possible, c'est-à-dire des individus dont on a maîtrisé le cycle et qu'on rajoute dans un stock de poissons qui viennent juste d'être mis en captivité (flèche 2b, figure 20). Des échanges entre des individus dont le

cycle est maîtrisé et des individus dont on a contrôlé juste une partie du cycle peuvent aussi être possibles (flèche 3a et 3b, figure 20). Tous ces échanges et ces flux vont se traduire par des modifications progressives du pool génétique des deux populations (captives et sauvages). Dans le cas des espèces dont le cycle de vie est totalement maîtrisé et sans apport d'individus sauvages (niveau 4 et 5), les flux d'échanges ne sont possibles que depuis les populations domestiquées vers les populations sauvages (par les échappés) ou vers les stocks captifs qui sont produits avec des apports d'individus sauvages (par échanges de géniteurs, de semences ou de juvéniles) (flèche 4, figure 20). En outre, l'élaboration de programmes de sélection pour certaines espèces a permis de produire des souches sélectionnées pour des traits phénotypiques bien précis (niveau 5). Ces souches aussi peuvent se retrouver en milieu naturel, se reproduire et s'hybrider avec les populations naturelles. Suite à ces introgressions, les populations naturelles pourraient fortement se modifier génétiquement et phénotypiquement et s'écarter de leurs états d'origine. Tous ces introgressions, hybridations, brassages génétiques et échanges entre populations captives et sauvages à différents niveaux et différentes échelles géographiques, représentent à peine des centaines d'années d'histoire de domestication des animaux aquatiques. Alors qu'a-t-il pu se passer pendant des milliers d'années de domestication pour les animaux terrestres ?

En réalité, l'élevage des animaux terrestres ou aquatiques n'a pas interrompu le lien (ou l'échange) avec les populations sauvages et naturelles, en début de domestication. La domestication d'une espèce terrestre donnée a pris naissance dans un foyer de domestication depuis lequel elle s'est lentement étendue (Diamond, 2002 ; Mignon-Grasteau et al., 2005 ; Larson et al., 2014). Au cours de la migration vers d'autres zones géographiques, les animaux en cours de domestication ont forcément rencontré leurs congénères sauvages et ont pu se reproduire avec eux (Larson & Burger, 2013). De même que pour les poissons, les diverses introgressions génétiques, hybridations et brassage génétiques qui auraient pu avoir lieu ont joué un rôle dans les changements génétiques et phénotypiques des populations captives comme des populations naturelles. Ces dernières ont lentement divergé de leur état sauvage d'origine. Les introductions de souches domestiques dans de nouvelles zones géographiques ont pu accélérer la divergence des populations sauvages natives et peut-être leur disparition. Par contre, les animaux terrestres sont plus faciles à maintenir en captivité et les échappés sont de moindre importance que chez les poissons. En revanche, il faut toujours prendre en compte le facteur temps et donc la différence de la durée de domestication entre les animaux terrestres et aquatiques. Par ailleurs, parler d'une vraie dichotomie entre les formes sauvages

et domestiquées des animaux terrestres n'est pas juste au moins pour un certain temps et pour certaines espèces.

L'une des questions qui se pose est de savoir si les formes sauvages de certaines espèces de poisson domestiquées ne vont-elles pas aussi disparaître au bout de quelques générations surtout avec cette accélération de la production intensive. En effet, aujourd'hui, les avancées en technologie d'élevage permettent la production de poissons en grandes quantités et donc la proportion d'échappés est encore plus forte. De plus, les avancées en génomique (sélection génomique, QTL, Séquençage...) permettent de produire encore plus de souches sélectionnées et améliorées génétiquement qui pourraient survivre en milieu naturel et donc se mélanger avec la population naturelle. Ces programmes de sélection visent les performances de croissance, de survie, de reproduction, mais aussi la résistance aux différents facteurs de stress et aux maladies comme pour la truite arc-en-ciel (Midtlyng et al., 2002 ; Overli et al., 2005 ; 2006).

La domestication est un processus complexe non seulement du point de vue des mécanismes qui la dirigent et des obstacles qui la freinent, mais aussi à cause du hasard qui la module. En fait, pour chaque espèce, la domestication a débuté quelque part sur la planète pour subvenir à des besoins humains. Si ces besoins étaient différents, les premiers hommes qui ont commencé à domestiquer n'étaient pas les mêmes que les hommes d'aujourd'hui, la population fondatrice était différente tout comme le foyer initial, l'Histoire de la domestication d'une espèce et les changements qui y sont liés sont spécifiques et donc la forme domestiquée actuelle pourrait aussi être différente. Les mécanismes génétiques (d'introgession et de brassage) expliqués plus haut n'ont pas un résultat prédéfini dès le départ et ne favorisent pas une population par rapport à une autre quelles que soient les circonstances. Ces mécanismes sont en faveur de l'espèce, de la population, des individus, les plus performants qui s'adaptent au mieux aux changements et aux nouvelles conditions.

Références bibliographiques

- Aalto, S.K., Newsome, G.E., 1990. Additional Evidence Supporting Demic Behaviour of a Yellow Perch (*Perca flavescens*) Population. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques*, **47**(10), 1959-1962.
- Aljanabi, S.M., Martinez, I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.*, **25**, 4692-4693.
- Balon, E.K., 2004. About the oldest domesticates among fishes. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1–27.
- Balon, E.K., 2004. About the oldest domesticates among fishes. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1–27.
- Balvay, G., 1984. Premières données sur l'évolution quantitative des Entomostracés Planctoniques dans le lac Léman. *Schweizerische Zeitschrift Fur Hydrologie-Swiss Journal Of Hydrology*, **46/2**.
- Balvay, G., 1996. Evolution du zooplankton du Léman. *Rapport Commission internationale protection eaux Léman contre pollution, Campagne 1996*, 79-97.
- Barker, J.S.F., 2001. Conservation and management of genetic diversity: a domestic animal perspective. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 588–595.
- Bearlin, A.R., Tikel, D., 2003. Conservation genetics of Murray-Darling Basin fish; silver perch (*Bidyanus bidyanus*), Murray cod (*Maccullochella peelii*), and trout cod (*M. macquariensis*). *Managing Fish Translocation and Stocking in the Murray-Darling Basin*, 59-83.
- Beaumont, C., Roussot, O., Marissal-Avry, N., Mormède, P., Prunet, P., Roubertoux, P., 2002. Génétique et adaptation des animaux d'élevage: introduction. *INRA Productions Animales*, **15**, 343–348.
- Behrmann-Godel, J., Gerlach, G., Eckmann, R., 2004. Postglacial colonization shows evidence for sympatric population splitting of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Constance. Short communication. *Molecular Ecology*, **13**, 491–497
- Behrmann-Godel, J., Gerlach, G., Eckmann, R., 2006. Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence? *Behaviour Ecology and Sociobiology*, **59**, 461–468.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J., Chikhi, L., Bonhomme, F., 2004. Genetix v4.05. Logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, Université de Montpellier 2, Montpellier, France.
- Ben Khadher, S., Agnès, J.F., Milla, S., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning

season. *Journal of Great Lakes Research*, **41**: 846-852.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006>

- Bergek, S., Björklund, M., 2007. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of eurasian perch. *Evolution*, **61(8)**: 2035–2041.
- Bergek, S., Björklund, M., 2009. Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**, 746–758.
- Bergek, S., Olsson, J., 2009. Spatiotemporal analysis shows stable genetic differentiation and barriers to dispersal in the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Evolutionary Ecology Research*, **11**, 827-840.
- Bergek, S., Sundblad, G., Björklund, M., 2010. Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: environmental effects on gene flow? *Journal of Fish Biology*, **76**, 1159–1172.
- Bilio, M., 2007a. Controlled reproduction and domestication in aquaculture – the current state of the art, Part I. *Aquaculture Europe* **32**, 5–14.
- Bilio, M., 2007b. Controlled reproduction and domestication in aquaculture – the current state of the art, Part II. *Aquaculture Europe*, **32**, 5–23.
- Bilio, M., 2008. Plenary lecture: the future of capture and culture fisheries – Keeping and creating diversity in fish production. Entitled Innovative Marine Life Science for three Es, Edibles Environment and Education, in 21st Century (Proceedings of the 7th international symposium, 17–19 November 2008). (ed K. Arai). Hokkaido, Japan, pp. 5–24.
- Borer, S.O., Miller, L.M., Kapuscinski, A.R., 1999. Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Molecular Ecology*, **8**, 336-338.
- Bouza, C., Sanchez, L., and Martinez, P. 1997. Gene diversity analysis in natural populations and cultured stocks of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Animal Genetics*, **28**, 28–36.
- Bouza, C., Presa, P., Castro, J., Sanchez, L., Martinez, P., 2002. Allozyme and microsatellite diversity in natural and domestic populations of turbot (*Scophthalmus maximus*) in comparison with other Pleuronectiformes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 1460–1473
- Bouza, C., Pino, A., Castro, J., Hermida, M., Vilariño, M., Riaza, A., Ferreiro, I., Martínez, P., 2007. Genetic diversity analysis and management of turbot (*Scophthalmus maximus*) broodstocks assisted by microsatellite markers. *Aquaculture*, **272**, 238–321.

- Braastad, B.O., Bakken, M., 2002. Behaviour of dogs and cats. In: Jensen, P. (Ed.), The Ethology of Domestic Animals. *CABI Publishing, Wallingford, UK*, pp. 173–192.
- Bruslé, J., Quignard, J.-P., 2001. Biologie des poissons d'eau douce européens. pp. 22-31
- Brummett, R.E., Angoni, D.E., Pouomogne, V., 2004. On-farm and on-station comparison of wild and domesticated Cameroonian populations of *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*, **242**, 157–164.
- Chatain, B., Chavanne, H., 2009. La génétique du bar (*Dicentrarchus labrax* L.). *Cahiers Agricultures*, **18**, 249-255.
- Chevassus, B., Krieg, F., Guyomard, R., Blanc, J.M., Quillet, E., 1992. The genetics of brown trout: twenty years of French research. *Buvisindi Icel. Agricultural Science*, **6**, 109-124.
- Chistiakov, D.A., Hellemans, B., Volckaert, F.A.M., 2006. Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: A review with special reference to fish genetics. *Aquaculture*, **255**, 1–29.
- CIPEL : Commission Internationale Pour La Pêche Dans Le Lac Léman, 2005. (www.cipel.org).
- Clutton-Brock, J., 1981. Domesticated Animals from Early Times, 1st edition. London: British Museum of Natural History.
- Clutton-Brock, J. 1999. A Natural History of Domesticated Mammals. Cambridge: Cambridge University Press.
- Corander, J., Waldmann, P., Sillanpää, M.J., 2003. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics*, **163**, 367-374.
- Corbet, G.B., Clutton-Brock, J., 1984. Appendix: Taxonomy and nomenclature. In: I.L. Mason (ed), Evolution of domesticated animals, 434-438. Longman Group Limited.
- Coughlan, J.P., Imsland, A.K., Galvin, P.T., Fitzgerald, R.D., Naevdal, G., Cross, T.F., 1998. Microsatellite DNA variation in wild populations and farmed strains of turbot from Ireland and Norway: a preliminary study. *Journal of Fish Biology*, **52**, 916–922.
- Cross, T.F., Challanain, D.N., 1991. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture*, **98**, 209-216.
- Cross, T.F., King, J., 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. *Aquaculture*, **33**, 33-40.
- Crozier, W.W., Moffett, I.J.J., 1989. Amount and distribution of biochemical-genetic variation among wild populations and a hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland. *Journal of Fish Biology*, **35**, 665-677.

- Currat, M., Ruedi, M., Petit, R.J., Excoffier, L., 2008. The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution*, **62**, 1908–1920.
- Danancher, D., Garcia-Vazquez, E., 2011. Genetic population structure in flatfishes and potential impact of aquaculture and stock enhancement on wild populations in Europe. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **21**, 441–462.
- Dannewitz, J., Petersson, E., Dahl, J., Prestegard, T., Löf, A.C., Järvi, T., 2004. Reproductive success of hatchery-produced and wild-born brown trout in an experimental stream. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 355–364.
- Denis, B., 2004. La domestication: un concept devenu pluriel. *INRA Productions Animales*, **17**, 161–166.
- Demandt, M.H., 2010. Temporal changes in genetic diversity of isolated populations of perch and roach. *Conservation Genetics*, **11**, 249–255.
- De Woody, J.A., Avise, J.C., 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology*, **56**, 461–473.
- Diamond, J., 1997. *Guns, Germs and Steel: the Fates of Human Societies*. Norton W.W., New York.
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, **418**, 700–707.
- Digard, J.-P., 2003. La domestication animale revisitée par l’anthropologie. *Ethnozootechnie*, **71**, 33–44.
- Driscoll, C.A., Macdonald, D.W., O’Brien, S.J., 2009. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 9971–9978.
- Duarte, C.M., Marba, N., Holmer, M., 2007. Rapid domestication of marine species. *Science*, **316**, 382–383.
- Dubois, J.-P., Gillet, C., Hilgert, N., Balvay, G., 2008. The impact of trophic changes over 45 years on the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, population of Lake Geneva. *Aquatic Living Resources*, **21**, 401–410.
- Dunham, R.A., Majumdar, K., Hallerman, E., Bartley, D., Mair, G., Huteta, G., Liu, Z., Pongthana, N., Bakos, J., Penman, D., Gupta, M., Rothlisberg, P., Hoerstgen-Schwark, G., 2001. Review of the Status of Aquaculture Genetics. *Aquaculture in the Third Millennium*, *FAO*, 137–166.

- Dobney, K., Larson, G., 2006. Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, **269**, 261–271
- Earl, D.A., vonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, **4**, 359-361.
- Eklov, P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 1520–1531.
- Eklund, B., Jensen, P., 2011. Domestication effects on behavioural synchronization and individual distances in chickens (*Gallus gallus*). *Behavioural Processes*, **86**, 250–256
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611–2620.
- Exadactylos, A., Geffen, A.J., Thorpe, J.P., 1999. Growth and genetic variation in hatchery-reared larval juvenile Dover sole *Solea solea* (L). *Aquaculture*, **209**, 209–226.
- Exadactylos, A., Rigby, M.J., Geffen, A.J., Thorpe, J.P., 2007. Conservation aspects of natural populations and captive-bred stocks of turbot (*Scophthalmus maximus*) and Dover sole (*Solea solea*) using estimates of genetic diversity. *ICES Journal of Marine Science*, **64**, 1173–1181.
- FAO, 2015. OVERVIEW: MAJOR TRENDS AND ISSUES. <http://www.fao.org/fishery/statistics/en> [consulté le 17 mars 2015]
- Fairchild, E. A., Howell, W.H., 2004. Factors affecting the post-release survival of cultured juvenile *Pseudopleuronectes americanus*. *Journal of Fish Biology*, **65** (Suppl. A), 69–78.
- Fishbase, 2015. http://www.fishbase.org/report/FAO/FAOAquacultureList.php?c_code=&areacode=&scientific=Maccullochella+peelii&english=&yc=all. [consulté le 17 mars 2015]
- Fontaine, P., Legendre, M., Vandeputte, M., Fostier, A., 2009. Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. *Cahiers Agriculture*, **18**, 119-124.
- Franck-Lawale, A.S., 2005. Genetic Management of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). PhD thesis, Institute of Aquaculture, University of Stirling, UK, 274 pp.
- Garant, D., Dodson, J.J., Bernatchez, L., 2000. Ecological determinants and temporal stability of the within-river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Molecular Ecology*, **9**, 615-628.

- Garcia, S.M., Rosenberg, A.A., 2010. Food security and marine capture fisheries: characteristics, trends, drivers and future perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 2869-2880.
- Gautier, A., 1990. *La Domestication. Et l'Homme Créa ses Animaux*, Errance, Paris.
- Gerbault, P., Allaby, R.G., Boivin, N., Rudzinski, A., Grimaldi, I.M., Pires, J.C., Vigueira, C.C., Dobney, K., Gremillion, K.J., Barton, L., Arroyo-Kalin, M., Purugganan, M.D., De Casas, R.R., Bollongino, R., Burger, J., Fuller, D.Q., Bradley, D.G., Balding, D.J., Richerson, P.J., Gilbert, M.T.P., Larson, G., Thomas, M.G., 2014. Storytelling and story testing in domestication. *PNAS Early Edition*, 1- 6.
- Gerlach, G., Schardt, U., Eckmann, R., Meyer, A., 2001. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Heredity*, **86**, 213-221.
- Gillet, C., Dubois, J.P., 1995. A survey of the spawning of perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), and roach (*Rutilus rutilus*), using artificial spawning substrates in lakes. *Hydrobiologia*, **300/301**, 409-415.
- Gillet, C., Dubois, J.P., 2007. Effect of water temperature and size of females on the timing of spawning of perch *Perca fluviatilis* L. in Lake Geneva from 1984 to 2003. *Journal of Fish Biology*, **70**, 100–1014.
- Gjedrem, T., 2000. Genetic improvement of cold-water fish species. *Aquaculture Research*, **31**, 25-33.
- Gjedrem, T., Baranski, M., 2009. *Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction*. Springer, London. 221 p.
- Gjedrem, T., 2010. The first family-based breeding program in aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, **2**, 2-15.
- Gonzalez, E.B., Nagasawa, K., Umino, T., 2008. Stock enhancement program for black sea bream (*Acanthopagrus schlegelii*) in Hiroshima Bay: Monitoring the genetic effects. *Aquaculture*, **276**, 36–43.
- Gonzalez, E.B., Aritaki, M., Sakurai, S., Taniguchi, N., 2013. Inference of Potential Genetic Risks Associated with Large-Scale Releases of Red Sea Bream in Kanagawa Prefecture, Japan Based on Nuclear and Mitochondrial DNA Analysis. *Marine Biotechnology*, **15**, 206–220.
- Gordo, A., Carreras, G., 2014. Determination of Temporal Spawning Patterns and Hatching Time in Response to Temperature of Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) in the Western Mediterranean. *PLoS ONE*, **9**(3): e90691. doi:10.1371/journal.pone.0090691

- Grobler, J.P., Hoffman, L.C., Prinsloo, J.F., 1997. A comparison of allozyme heterozygosity and life history variables in four strains of African catfish (*Clarias gariepinus*). *South African Journal of Aquatic Science*, **23**, 31–41.
- Groeneveld, L.F., Lenstra, J.A., Eding, H., Toro, M.A., Scherf, B., Pilling, D., Negrini, R., Finlay, E.K., Jianlin, H., Groeneveld, E. Weigend, S., The GLOBALDIV Consortium. 2010. Genetic diversity in farm animals – a review. *Animal Genetics*, **41**, 6–31.
- Guma'a, S.A., 1978. The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere. *Freshwater Biology*, **8**, 177-187.
- Hansen, M.M., Ruzzante, D.E., Nielsen, E.E., Mensberg, K.-L.D., 2001. Brown trout (*Salmo trutta*) stocking impact assessment using microsatellite DNA markers. *Ecological Applications*, **11**, 148–160.
- Harache, Y., 2002. Development and diversification issues in aquaculture. A historical and dynamic view of fish culture diversification. Zaragoza : CIHEAM Cahiers Options Méditerranéennes [http://om.ciheam.org/article.php?ID PDF=2600076], 59, 15-23.
- Hauser, L., Adcock, G.J., Smith, P.J., Bernal Ramirez, J.H., Carvalho, G.R., 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 11742–11747.
- Hartmann, J., 1975. Der Barsch (*Perca fluviatilis*) im eutrophierten Bodensee.(The perch (*Perca fluviatilis*) in the eutrophicated Lake of Constance). *Archiv fur Hydrobiologie*, **76**, 269–286.
- Hendry, A.P., Berg, O.K., Quinn, T.P., 1999. Condition dependence and adaptation-by-time: breeding date, life history, and energy allocation within a population of salmon. *Oikos*, **85**, 499–514.
- Hendry, A.P., Day, T., 2005. Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology*, **14**, 901–916
- Herbinger CM. 2005. Pedigree help manual. Available from: URL <http://herbinger.biology.dal.ca.5080/HELP/PedigreeManual.pdf>.
- Hodgson, J.R., Schindler, D.E., He, X., 1998. Homing Tendency of Three Piscivorous Fishes in a North Temperate Lake. *Transactions of the American Fisheries Society*, **127**, 1078–1081.
- Hoffman, L.C., Prinsloo, J.F., Theron, J., Casey, N.H., 1995. The genotypic influence of four strains of *Clarias gariepinus* on the larvae body proximate, total lipid fatty acid, amino acid and mineral compositions. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **110B**, 589–597.

- Hokanson, K.E.F., 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **34**, 1524–1550.
- Huntingford, F.A., 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology*, **65**, 122–142.
- Hutchings, J.A., Reynolds, J.D., 2004. Marine Fish Population Collapses: Consequences for Recovery and Extinction Risk. *BioScience*, **54**, 297-309.
- Hutchings, J.A., Baum, J.K., 2005. Measuring marine fish biodiversity: temporal changes in abundance, life history and demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **360**, 315-338.
- Hutchinson, W.F., van Oosterhout, C., Rogers, S.I., Carvalho, G.R., 2003. Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society of London*, **B 270**, 2125–2132.
- IUCN, 2002. Red List of threatened animals. Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Jackson, S., Diamond, J., 1996. Metabolic and digestive responses to artificial selection in chickens. *Evolution*, **50**, 1638–1650.
- Jackson, T.R., Martin-Robichaud, D.J., Reith, M.E., 2003. Application of DNA markers to the management of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) broodstock. *Aquaculture*, **220**, 245–259.
- Jaerv, L., 2000. Migrations of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the coastal waters of western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biological Ecology*, **49**, 270–276.
- Jamet, J.L., 1994. Feeding activity of adult roach (*Rutilus rutilus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in eutrophic Lake Aydat (France). *Aquatic Sciences*, **56**, 1015–1621.
- Jensen, J.L., Bohonal, A.J., Kelly, S.T., 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genetics* 6:13 v. 3.16.
- Jensen, P., 2006. Domestication—From behavior to genes and back again. *Applied Animal Behaviour Science*, **97**, 3–15.
- Jeppesen, E., Jensen, P.J., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F., 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, **45**, 201–218.

- Jones, O.R., Wang, J., 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 551–5.
- Jordan, W.C., Youngson, A.F., Hay, D.W., Ferguson, A., 1992. Genetic protein variation in natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Scotland: temporal and spatial variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1863-1872.
- Kalinowski, S.T., 2005. Program note HP – RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 187-189.
- Kalinowski, S.T., Wagner, A.P., Taper, M.L., 2006. PROGRAM NOTE ML-RELATE : a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 576-579.
- Kawahara, T., Mita, A., Saito, M., Sugimoto, N., 1974. Genetic changes in Japanese wild quails under domestic conditions. *Annual Report National Institute of Genetics, Japan*, **24**, 72.
- Kawamura, K., Kubota, M., Furukawa, M., Harada, Y., 2007. The genetic structure of endangered indigenous populations of the amago salmon, *Oncorhynchus masou ishikawae*, in Japan. *Conservation Genetics*, **8**, 1163-1176.
- Koljonen, M.-L., 1989. Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland. *Hereditas*, **110**, 23-35.
- Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kuenzl, C., Sachser, N., 1999. The behavioral endocrinology of domestication: a comparison between the domestic guinea pig (*Cavia aperea f. Porcellus*) and its wild ancestor, the cavy (*Cavia aperea*). *Hormones and Behavior*, **35**, 28–37.
- Laikre, L., Palm, S., Ryman, N., 2005. Genetic Population Structure of Fishes: Implications for Coastal Zone Management. *Ambio*, **34**, 111-119.
- Larson, G., Burger, J., 2013. A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics*, **29/4**, 197-205.
- Larson, G., Piperno, D.R., Allaby, R.G., Purugganan, M.D., Andersson, L., Arroyo-Kalin, M., Bartoni, L., Vigueira, C.C., Denham, T., Dobney, K., Doust, A.N., Gepts, P., Gilberto, M.T.P., Gremillion, K.J., Lucas, L., Lukens, L., Marshall, F.B., Olsen, K.M., Pires, J.C., Richerson, P.J., de Casas, R.R., Sanjur, O.I., Thomas, M.G. & Fuller, D.Q., 2014. Current perspectives and the future of domestication studies. *PNAS Early Edition*, 1-8.

- Ledoré, Y., Gardeur, J.N., Rerat, R., Atmane, D., Fontaine, P., 2010. Développement et optimisation d'une production d'alevins sevrés de perche commune en circuit fermé. Rapport URAFFPA, pp. 69.
- Leclerc, D., Wirth, T., Bernatchez, L., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross species amplification within the family Percidae. *Molecular Ecology*, **9**, 993–1011.
- Lenstra, J.A., Groeneveld, L.F., Eding, H., Kantanen, J., Williams, J.L., Taberlet, P., Nicolazzi, E.L., Sölkner, J., Simianer, H., Ciani, E., Garcia, J.F., Bruford, M.W., Ajmone-Marsan, P., Weigend S., 2012. Molecular tools and analytical approaches for the characterization of farm animal genetic diversity. *Animal Genetics*, **43**, 483–502.
- Le Cren, E.D., 1958. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *Journal of Animal Ecology*, **27**, 287–334.
- Le Thi, A.D., De Pascalis, F., Umgieser, G., and Wildi, W., 2012. Structure thermique et courantologie du Léman (Thermal structure and circulation patterns of Lake Geneva). *Archives des Sciences*, **65**, 65-80.
- Li, L., Wang, H.P., Givens, C., Czesny, S., Brown, B., 2007. Isolation and characterization of microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Molecular Ecology*, **7**, 600-603.
- Liao, I.C., Huang, Y.S., 2000. Methodological approach used for the domestication of potential candidates for aquaculture. *Cahiers Options Méditerranéennes*, **47**, 97–107.
- Lickliter, R. & Ness, J.W., 1990. Domestication and comparative psychology: status and strategy. *Journal of Comparative Psychology*, **104**, 211–218.
- Liu, Y., Chen, S., Li, B., 2005. Assessing the genetic structure of three Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) stocks by microsatellite markers. *Aquaculture*, **243**, 103–111.
- Lorenzen, K., Beveridge, M.C.M., Mangel, M., 2012. Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. *Biological Reviews*, 639-660.
- Lundrigan, T.A., Reist, J.D., Ferguson, M.M., 2005. Microsatellite genetic variation within and among Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from aquaculture and natural populations in North America. *Aquaculture*, **244**, 63– 75.
- MacLean, J., Magnuson, J.J., 1977. Species interactions in Percids communities. *Journal Fisheries Resources B Canadian*, **34**, 1941-1951.

- Mandiki, S.N.M., Blanchard, G., Mélard, C., Koskela, J., Kucharczyk, D., Fontaine, P., Kestemont, P., 2004. Effects of geographic origin on growth and food intake in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) juveniles under intensive culture conditions. *Aquaculture*, **229**, 117-128.
- Mason, G.J., 2010. Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 713-721.
- Massol, F., David, P., Gerdeaux, D., Jarne, P., 2007. The influence of trophic status and large-scale climatic change on the structure of fish communities in Perialpine lakes. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 538–551.
- Masson, D., 1989. Les poissons du Léman, Slatkine Genève.
- Michel, P., Oberdorff, T., 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. *Cybium*, **19**, 5-46.
- Midtlyng, P.J., Storset, A., Michel, C., Slierendrecht, W.J., Okamoto, N., 2002. Breeding for disease resistance in fish. *Bulletin European Association of Fish Pathologists.*, **22**, 166–172.
- Mignon-Grasteau, S., Boissy, A., Bouix, J., Faure, J.-M., Fisher, A.D., Hinch, G.N., Jensen, P., Le Neindre, P., Mormède, P., Prunet, P., Vandeputte, M., Beaumont, C., 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science*, **93**, 3 –14.
- Morán, P., Pendás, A.M., García-Vázquez, E., 1996. Mitochondrial DNA variation in wild and hatchery brown trout (*Salmo trutta* L.) populations from Spain. *Aquaculture*, **141**, 59-65.
- Mylonas, C.C., Fostier, A., Zanuy, S., 2010. Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction. *General and Comparative Endocrinology*, **165**, 516–534.
- Na-Nakorn, U., Kamonrat, W., Ngamsiri, T., 2004. Genetic diversity of walking catfish, *Clarias macrocephalus*, in Thailand and evidence of genetic introgression from introduced farmed *C. gariepinus*. *Aquaculture*, **240**, 145–163.
- Na-Nakorn, U., Brummett, R.E., 2009. Use and exchange of aquatic genetic resources for food and aquaculture: *Clarias* catfish. *Reviews in Aquaculture*, **1**, 214–223.
- Nguyen, T.T.T., Sunnucks, P., 2012. Strong population genetic structure and its management implications in the mud carp *Cirrhinus molitorella*, an indigenous freshwater species subject to an aquaculture and culture-based fishery. *Journal of Fish Biology*, **80**, 651–668.
- Na-Nakorn, U., Moeikum, T., 2009. Genetic diversity of domesticated stocks of striped catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage 1878), in Thailand: Relevance to broodstock management regimes. *Aquaculture*, **297**, 70–77.

- Nesbo, C.L., Fossheim, T., Vollestad, A., Jakobsen, K.S., 1999. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Molecular Ecology*, **8**, 1387–1404.
- Nesbo, C.L., Magnhagen, C., Jakobsen, K.S., 1998. Genetic differentiation among stationary and anadromous perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic sea. *Hereditas*, **129**, 241–249.
- OFEV : Office fédéral de l'environnement, 2012. (www.bafu.admin.ch).
- Olsson, J., Mo, K., Florin, A.B., Aho, T., Rymanet, N., 2011. Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, **79**, 122–137.
- Otémé, Z.J., 1998. Sensitivity to inbreeding and sperm cryopreservation in the catfish *Heterobranchus longifilis*. In: Agnès JF (ed.) Genetics and Aquaculture in Africa, pp. 257–268. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Ottolenghi, F., Silvestri, C., Giodano, P., Lovatelli, A., New, M.B., 2004. Capture-based Aquaculture, The Fattening of Eels, Groupers, Tuna and Yellowtails. FAO, Rome: i-xxiv + 1-308.
- Øverli, Ø., Winberg, S., Pottinger, T.G., 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout. *Integrative and Comparative Biology*, **45**, 463–474.
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Kiessling, A., Pottinger, T.G., Gjøen, H.M., 2006. Selection for improved stress tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) leads to reduced feed waste. *Aquaculture*, **261**, 776-781.
- Perez-Enriquez, R., Takagi, M., Taniguchi, N., 1999. Genetic variability and pedigree tracing of a hatchery-reared stock of red sea bream (*Pagrus major*) used for stock enhancement, based on microsatellite DNA markers. *Aquaculture*, **173**, 413–423
- Périat, G., Vonlanthen, P., 2013. Etude du peuplement pisciaire du lac Neuchâtel. Rapport projet.
- Porta, J., Porta, J.M., Martínez-Rodríguez, G., Alvarez, M.C., 2006a. Development of a microsatellite multiplex PCR for Senegalese sole (*Solea senegalensis*) and its application to broodstock management. *Aquaculture*, **256**, 159–166.
- Porta, J., Porta, J.M., Martínez-Rodríguez, G., Alvarez, M.C., 2006b. Genetic structure and genetic relatedness of a hatchery stock of Senegal sole (*Solea senegalensis*) inferred by microsatellites. *Aquaculture*, **251**, 46-55.

- Porta, J., Porta, J.M., Cañavate, P., Martínez-Rodríguez, G., Alvarez, M.C., 2007. Substantial loss of genetic variation in a single generation of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) culture: implications in the domestication process. *Journal of Fish Bioogyl*, **71**, 223–234
- Price, E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review Biology* **59**, 1-32.
- Price, E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, **65**, 245–271.
- Price, E.O., 2002. *Animal Domestication and Behavior*. Wallingford: CABI Publishing.
- Pritchard, J.K., Stephens, P., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945–959.
- Quéré, N., Desmarais, E., Tsigenopoulos, C.S., Belkhir, K., Bonhomme, F., Guinand, B., 2012. Gene flow at major transitional areas in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and the possible emergence of a hybrid swarm. *Ecology and Evolution*, **2**, 3061–3078.
- Raymond, M., Rousset, F., 1995. Genepop (Version-1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*., **86**, 248–249.
- Refseth, U.H., Nesbo, C.L., Vøllestad, L.A., Fjeld, E., Stacy, J.E., Jakobsen, K.S., 1998. Genetic evidence for different migration routes of freshwater fish into Norway revealed by analysis of current perch (*Perca fluviatilis*) populations in Scandinavia. *Molecular Ecology*, **7**, 1015–1027.
- Rowland, S.J., 2009. Review of Aquaculture Research and Development of the Australian Freshwater Fish Silver Perch, *Bidyanus bidyanus*. *Journal of the world aquaculture society*, **40**, 291-324.
- Rundberg, H. 1977, Trends in harvest of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and northern pike (*Esox lucius*) and associated environmental changes in lakes Mälaren and Hjälmaren, 1914-74. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **34**, 1720–1724.
- Saillant, E., Gold, J.R., 2006. Population structure and variance effective size of red snapper (*Lutjanus campechanus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, **104**(1), 136-148.
- Scheu, A., Powell, A., Bollongino, R., Vigne, J.-D., Tresset, A., Çakırlar, C., Benecke, N., Burger, J., 2015. The genetic prehistory of domesticated cattle from their origin to the spread across Europe. *BMC Genetics*, DOI 10.1186/s12863-015-0203-2.
- Slatkin, M., 1993. Isolation by Distance in Equilibrium and Non-Equilibrium Populations. *Evolution*, **47**: 264-279.

- Stahl, G., 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. *Aquaculture*, **33**, 23-32.
- Stefánsson, M.Ø., Coughlan, J., FitzGerald, R.D., Cross, T.F., 2001. Microsatellite DNA variation in reared strains of turbot (*Scophthalmus maximus*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) compared with wild samples report: ICES CM 2001/L:16.
- Stepien, C.A., Behrmann-Godel, J., Bernatchez, L., In press. Comparative evolutionary relationships, population genetics, and ecological and genomic adaptations of Perch (*Perca*). In P. Couture and G. Moyer, editors. *Biology of perch*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Stringwell, R., Lock, A., Stutchbury, C.J., Baggett, E., Taylor, J., Gough, P.J., Garcia De Leaniz, C., 2014. Maladaptation and phenotypic mismatch in hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* released in the wild. *Journal of Fish Biology*, **85**: 1927–1945.
- Su, G.-S., Liljedahl, L.E., Gall, G.A.E., 1996. Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, **142**, 139- 148.
- Tallmon, D.A., Koyuk, A., Luikart, G.H., Beaumont, M.A., 2008. ONeSAMP: a program to estimate effective population size using approximate Bayesian computation. *Molecular Ecology Resources*, **8**, 299-301.
- Teletchea, F., Fostier, A., Kamler, E., Gardeur, J.N., Le Bail, P.Y., Jalabert, B., Fontaine, P., 2009. Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species: a review. *Fish Biology and Fisheries*, **19**, 403-430.
- Teletchea, F., Fontaine, P., 2014. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish and Fisheries*, **15**, 181-195.
- Thorpe, J., 1977. synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. *FAO Fisheries Synopsis*, **113**, pp. 138.
- Thorpe, J.E., 1991. Acceleration and deceleration effects of hatchery rearing on salmonid development, and their consequences for wild stocks. *Aquaculture*, **98**, 111-118.
- Vandeputte, M., Launey, S., 2004. Quelle gestion génétique de la Domestication chez les poissons? *INRA Production Animale*, **17**, 237-242.
- Vandeputte, M., Baroiller, J.-F., Haffray, P., Quillet, E., 2009. Amélioration génétique des poissons : quelles réalisations et quels défis pour demain ? *Cahier Agriculture*, **18**, 2-3.
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadeli, S., Parati, K., Vidal, M.-O., Vergnet, A., Chatain, B., 2009. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in separate and mixed tanks. *Aquaculture*, **286**, 20–27.

- Vandeputte, M., 2012. Genetic variation of growth and sex ratio in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) as revealed by molecular pedigrees. Thèse de doctorat ParisTech.
- Van der Bank, H., 1998. Allozyme comparisons of fish used in aquaculture in South Africa : characterization, conservation, selection based on molecular markers and selection as a result of cryopreservation of semen. In: Agnèse, J.F. (ED.) Genetics and Aquaculture in Africa. Paris: ORSTOM, 1998, p. 269-276. (Colloques et Séminaires). Génétique et Aquaculture en Afrique : Colloque, Abidjan (CIV), 1997/04/01-04. ISBN 2-7099-1390-9
- Van der Bank, F.H., Steyn, G.J., 1992. The effect of cryopreservation and various cryodiluents on allozyme variation of glucose phosphate isomerase in the F1 progeny of African catfish (*Clarias gariepinus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, **103B**, 641–643.
- Van der Walt, L.D., van der Bank, F.H., Steyn, G.J., 1993. Allozyme variation in domesticated African catfish (*Clarias gariepinus*) from the Netherlands. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **104B**, 15–18.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P.F., 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535–538.
- Verspoor, E., Fraser, N.H.C., Youngson, A.F., 1991, Protein polymorphism in the Atlantic salmon within a Scottish river: evidence for selection and estimates of gene flow between tributaries. *Aquaculture*, **98**, 217-230.
- Verspoor, E., McCarthy, E.M., Knox, D., Bourke, E.A., Cross, T.F., 1999. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 129-146.
- Vigne, J.-D., 2011. Review/Revue The origins of animal domestication and husbandry: A major change in the history of humanity and the biosphere, Les origines de la domestication des animaux et de l'élevage : un changement majeur dans l'histoire de l'humanité et de la biosphère. *Comptes Rendus Biologies*, **334**, 171–181.
- Wang, J., 2011. COMPUTER PROGRAM NOTE COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 141-145.
- Wang, S.-Y., Luo, J., Murphy, R.W., Wu, S.-F., Zhu, C.-L., Gao, Y., Zhang, Y.-P., 2013. Origin of Chinese Goldfish and Sequential Loss of Genetic Diversity Accompanies New Breeds. *PLoS ONE* 8(3): e59571. doi:10.1371/journal.pone.0059571.

- Waples, R.S., 1999. Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries*, **24** (2), 12–21.
- Wirth, T., Robert, S.L., Louis, B., 1999. Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Molecular Ecology*, **8**, 1957-1969.
- White, S.L., Sakhrani, D., Danzmann, R.G., Devlin, R.H., 2013. Influence of developmental stage and genotype on liver mRNA levels among wild, domesticated, and hybrid rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *BMC Genomics*, **14**, 673 (<http://www.biomedcentral.com/1471-2164/14/673>).
- Wolters, W.R., Burr, G.S., 2013. Phenotypic and Genetic Variation in Two North American Arctic Charr, *Salvelinus alpinus*, Stocks Cultured in a Recirculating Aquaculture System. *Journal of The World Aquaculture Society*, **44**, 473- 485.
- Youngson, A.F., Dosdat, A., Saroglia, M., Jordan, W.C., 2001. Genetic interactions between marine finfish species in European aquaculture and wild conspecifics. *Journal of Applied Ichthyology*, **17**, 153-162.
- Yu, J.-N., Azuma, N., Abe, S., 2012. Genetic differentiation between collections of hatchery and wild masu salmon (*Oncorhynchus masou*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Environmental Biology of Fishes*, **94**, 259–271
- Zomora, L., Moreno-Amich, R., 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. *Hydrobiologia*, **483**, 209–218.
- Zeder, M.A., 2012. Pathways to animal domestication. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*.

Liste des publications et communications

Articles dans un journal à comité de lecture

- Ben Khadher, S., Agnèse, J.F., Milla, S., Teletchea, F., Fontaine, P., 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning season. *Journal of Great Lakes Research*, **41**: 846-852. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006> (Publié).
- Ben Khadher S, Fontaine P, Milla S, Agnèse J-F, Teletchea F (2015) Genetic characterization and relatedness of wild and farmed Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for aquaculture practices. *Aquaculture Reports* (accepté)
- Ben Khadher, S, Fontaine, P, Milla, S, Agnèse, J-F, Teletchea, F. Microsatellites DNA markers show different genetic structure pattern in Eurasian perch *Perca fluviatilis* in two alpine Lakes: Lake Geneva and Lake Neuchâtel. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (en révision).
- Ben Khadher, S, Agnèse, J-F, Milla, S, Fontaine, P, Teletchea, F. Variation of the genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva over a one-year period: does sampling time matter?. (En préparation).

Communications orales avec actes dans un congrès international

- Ben Khadher S, Agnèse J-F, Milla S, Teletchea F, Fontaine P (2014) Low genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Geneva at the end of the spawning season. *EcoFil: Ecology of Fish in Lakes and Reservoirs*. 8-11 Septembre, Ceske Budejovice, République Tchèque. p. 9.
- Teletchea F, Ben Khadher S, Fontaine P (2014) Domestication and genetic variability in fish: what has been learned so far? *18th Evolutionary Biology Meeting*. Marseille, 27-30 Septembre, p. 76.
- Ben Khadher S, Fontaine P, Teletchea F (2015) Comparison of genetic variability of captive stocks and their putative natural founder population of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *European Aquaculture Society*, Rotterdam.

Communications orales avec actes dans un congrès national

- Ben Khadher S, Agnèse J-F, Fontaine P, Milla S, Teletchea F (2015) Première caractérisation de la variabilité génétique des stocks d'élevage de perche commune (*Perca*

fluviatilis) en France. *Cinquièmes Rencontres de l'Ichtyologie en France*. Paris, 24-27 mars, p. 22.

Posters dans un congrès international

- Ben Khadher S, Teletchea F, Milla S, Agnès J-F, Fontaine P (2014) Strong genetic differences of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) between two close lakes (Geneva and Neuchâtel) at the end of the spawning season. *18th Evolutionary Biology Meeting*. Marseille, 27-30 Septembre, p. 122

Communication orale sans actes

- Ben Khadher S, Teletchea F, Milla S, Fontaine P (2012) Thèse : Suivi génétique du processus de domestication/sélection et comparaison des performances de reproduction chez la perche commune. *Groupe de réflexion « Domestication »* le 30 Mai à Paris.
- Ben Khadher S, Teletchea F, Agnès J-F, Milla S, Fontaine P (2014) Suivi génétique des populations de la perche Eurasiennne : du sauvage au captif. *Groupe de réflexion " Domestication "* le 30 Septembre à Paris.

Etude de la variabilité génétique de populations sauvages et captives de la perche eurasienne *Perca fluviatilis*, espèce en cours de domestication

Mots clés : Domestication, variabilité génétique, milieu sauvage et captif, Perche Eurasienne

La diversification de la production, par la domestication de nouvelles espèces de poissons, constitue l'une des solutions pour une aquaculture durable. Dans ce contexte, l'élevage de la perche Eurasienne, *Perca fluviatilis*, s'est bien développé ces dernières années permettant aujourd'hui une production stable et croissante. Le progrès de la filière requiert, la mise en œuvre de programmes de sélection génétique pour améliorer, entre-autres, la croissance, la reproduction, et la résistance aux maladies. Pour ce faire, la caractérisation génétique des stocks de poisson actuellement en élevage est un pré-requis indispensable afin d'évaluer si la variabilité génétique est suffisante.

Au cours de ce travail, nous avons analysé la variabilité génétique entre les populations sauvages de deux lacs alpins (lacs Léman et Neuchâtel) dont les populations sont utilisées comme fondatrices par les perculteurs et les stocks de deux fermes d'élevage. Nous avons trouvé une seule population panmictique dans le lac Léman, alors que deux sous-populations ont été identifiées dans le lac Neuchâtel et dont la variabilité génétique est plus forte. Par contre, ces populations sauvages ne sont pas représentées dans les stocks d'élevage bien qu'elles étaient utilisées pour fonder les stocks de géniteurs. De plus, la variabilité génétique est plus forte dans les populations captives. Entre les géniteurs et leurs descendances, la diversité génétique n'a pas diminué malgré une faible augmentation de la consanguinité.

Ainsi, ce travail permettra aux perculteurs de mettre en place une réelle gestion génétique de leurs cheptels et par la suite de développer des programmes de sélection. De plus, il a permis de mieux comprendre les liens possibles entre le processus de domestication et l'évolution de la variabilité génétique.

Analysis of genetic variability of wild and captive population of Eurasian perch *Perca fluviatilis*, a species under domestication

Keywords: Domestication, genetic variability, wild and captive environment, Eurasian perch

The diversification of production, by the domestication of new fish species, is one of the possible solutions for sustainable aquaculture. In this context, the farming of the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, has developed well in recent years allowing today a stable and increasing production. The progress of the sector requires, among others, the establishment of breeding programs to improve, growth, reproduction and disease resistance. For this, the genetic characterization of currently farmed fish stocks is an essential prerequisite to assess whether genetic variation is sufficient.

In this work, we analyzed the genetic variability among wild populations of two alpine lakes (lakes Geneva and Neuchâtel) whose populations are used by fish farmers to establish their stocks. We found one panmictic population in Lake Geneva, while two sub-populations were identified in Lake Neuchâtel, whose genetic variability is higher. However, those wild populations are not found in captive stocks. In addition, the genetic variability is higher in captive populations. Between parents and their offspring, the genetic diversity has not decreased despite a small increase in inbreeding.

Thus, this work will allow fish farmers to set up a real genetic management of their stocks and subsequently to develop breeding programs. Moreover, it provides a better understanding of the possible links between the process of domestication and the evolution of genetic variability.