

## OFICI DE NATURALISTA

# Anàlisi genètica de la truita comuna, *Salmo trutta* L., a la conca alta de la Noguera Ribagorçana

Núria Sanz Ball-llosera\*

Rebut: 29.05.98  
Acceptat: 11.11.98

## Resum

L'anàlisi genètica de cinquanta *loci* proteics ha permès estudiar l'estructura poblacional de la truita comuna a l'alta Noguera Ribagorçana, incloent-hi part del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Els resultats obtinguts indiquen una important diferenciació genètica entre les mostres, que és conseqüència dels diferents graus d'introducció de peixos originaris de repoblació. La incidència de les repoblacions és menor fora del Parc Nacional, en àrees explotades i intensament repoblades. Sembla que en aquestes àrees la pesca extreu els exemplars repoblats abans que aquests s'incorporin al grup reproductor de la població receptora. En el Parc Nacional la incidència de les repoblacions és més elevada. Aquí, l'establiment d'una població al·lòctona al barranc de Morrano, representa el principal perill per a la conservació de la diversitat genètica de l'espècie i la integritat de tot l'ecosistema. Aquests resultats posen de manifest importants errades de gestió tant en les àrees de pesca com en el Parc Nacional.

**MOTS CLAU:** truita comuna, electroforesi de proteïnes, repoblació, introducció, centre piscícola, hibridació, gestió.

\* Àrea de Genètica. Departament de Biologia. Facultat de Ciències, Universitat de Girona. Campus de Montilivi. E-17071 Girona.

## Abstract

**Genetic analysis of brown trout, *Salmo trutta* L., in the upper Noguera Ribagorçana River**

The population structure of brown trout in the upper Noguera Ribagorçana, including areas within the «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» National Park, was assessed by electrophoretic variation at 50 protein coding loci. An important genetic differentiation was detected among samples, basically due to the different genetic impact of the released exogenous hatchery fish. The occurrence of fish of hatchery ancestry is lower in the fished and heavily stocked areas outside the National Park. Apparently, the capture of hatchery fish prior to sexual maturity permits the perpetuation of a predominantly native population in this area. The occurrence of fish of hatchery origin is higher within the National Park, where almost complete displacement of native fish has occurred at Barranc de Morrano. This population represents the main risk for the conservation of the genetic diversity of the specie and the ecosystem. These data suggest important errors in the management undertaken in both fished and protected areas.

**KEYWORDS:** brown trout, protein electrophoresis, stocking, introduction, hatchery, hybridisation, management.

## Resumen

**Análisis genético de la trucha común, *Salmo trutta* L., en el alto Noguera Ribagorçana**

El análisis genético de 50 *loci* codificadores de proteínas ha permitido estudiar la estructura poblacional de la trucha común en el alto Noguera Ribagorçana, incluyendo parte del Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici. Los resultados obtenidos indican una diferenciación genética importante entre las muestras, que es consecuencia de los distintos grados de introducción de peces originarios de repoblación. La incidencia de las repoblaciones es menor fuera del Parque Nacional, en áreas explotadas e intensamente repobladas. Parece ser que en estas áreas la pesca extrae los ejemplares repoblados antes de que éstos se incorporen al grupo reproductor de la población receptora. En el Parque Nacional, la incidencia de las repoblaciones es más elevada y se ha establecido una población exógena en el barranc de Morrano, que representa el principal peligro para la conservación de la diversidad genética de la especie y la integridad de todo el ecosistema. Estos resultados indican errores de gestión importantes tanto en las áreas de pesca como en el Parque Nacional.

**PALABRAS CLAVE:** trucha común, electroforesis de proteínas, repoblación, introducción, piscifactoría, hibridación, gestión.

## Introducció

La truita comuna (*Salmo trutta*, L.) és el recurs íctic d'aigua dolça més important de la península Ibèrica, tant pel que fa al seu interès comercial com per les seves possibilitats per a la pesca esportiva. Aquesta espècie és autòctona en els Pirineus i es troba en aigües netes i fredes, amb alta concentració d'oxigen, des dels 600 m d'altitud fins al naixement de rius i rierols.

Desgraciadament, les poblacions autòctones de truita comuna han estat sèriosament malmeses com a conseqüència de la destrucció de l'hàbitat o de la sobrepesca. Aquesta situació ha forçat l'aplicació de mesures correctores per part de les diferents administracions espanyoles des del segle passat (Muñoz, 1988). Seguint pautes generals d'altres països, aquestes mesures s'han basat en reforços de les poblacions mitjançant l'alliberament d'exemplars produïts en centres piscícoles a partir d'estocs originats amb exemplars del nord i del centre d'Europa importats fa anys (García-Marín *et al.*, 1991). Malgrat que en els darrers anys l'eficàcia d'aquestes mesures s'ha qüestionat nombroses vegades (vegeu per exemple, Evans & Willox, 1991; Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Krueger & May, 1991), els gestors de la pesca en aigües dolces segueixen utilitzant la repoblació com a eina principal per a compensar les pèrdues d'exemplars en les poblacions naturals deprimides. Observacions recents indiquen que la pràctica continuada de la repoblació pot representar un risc per a la integritat de la població gestionada i per a l'ecosistema (Leary *et al.*, 1995). El fet que un o pocs estocs de centre piscícola siguin la font per a totes les repoblacions comporta tant una considerable disminució en la variabilitat genètica, com una homogeneïtzació i un desplaçament de les poblacions autòctones localment adaptades per truites domesticades en el centre piscícola (Ferguson, 1989). D'altra banda, els resultats d'aquestes repoblacions són sovint dubtosos, ja que moltes de les truites llançades al riu no sobreviuen el temps suficient com per a incorporar-se a la població (Beadou *et al.*, 1994; Moran *et al.*, 1991; Taggart & Ferguson, 1986). Les raons que normalment s'utilitzen per a justificar aquesta desaparició dels exemplars alliberats

en àrees abundantment repoblades són, a més de la ja esmentada domesticació, manca d'acclimatació a les condicions de vida salvatge, incapacitat per a reproduir-se, i en general, un pitjor desenvolupament i una menor adaptació (García-Marín *et al.*, 1991).

Actualment s'admet que la diversitat genètica de l'espècie ha de ser l'eix central per a la seva conservació (Avisé & Hamrick, 1996). Aquesta diversitat és el fruit de l'actuació dels agents evolutius sobre la població i en ella està escrita la seva història. A partir dels gens, que es transmeten de generació en generació, la població elabora la resposta als possibles canvis ambientals. En aquest sentit, l'objectiu de qualsevol programa de gestió de la fauna no només ha d'incloure la conservació de les espècies, sinó també la dels patrimonis genètics presents en les diferents poblacions. Des dels anys vuitanta es reconeix la utilitat de l'electroforesi de proteïnes per a la caracterització de la variabilitat genètica present en les espècies i per a l'elaboració de programes de gestió piscícola (Pla *et al.*, 1990; Ryman, 1983; Utter, 1994). Les anàlisis d'aquest tipus realitzades sobre les poblacions espanyoles de truita comuna, han posat de manifest l'existència de grans diferències genètiques entre les poblacions naturals i els estocs dels centres piscícoles que tenen l'origen al nord i al centre d'Europa. La diferència més important és la que s'observa en el *locus LDH-C\**, pel al qual les poblacions natives tenen fixat l'al·lel \*100 i els estocs piscícoles presenten l'al·lel \*90 (Arias *et al.*, 1995; García-Marín *et al.*, 1991; Martínez *et al.*, 1993). Utilitzant aquest al·lel com a marcador, s'han estudiat les interaccions genètiques a curt i a llarg termini entre les poblacions autòctones i els estocs de centre piscícola i s'ha constatat el fracàs de les repoblacions efectuades en alguns rius espanyols (Arias

*et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 1993; Morán *et al.*, 1991). En canvi, en altres casos s'ha posat de manifest una important taxa d'incorporació a la població salvatge dels exemplars repoblats (García-Marín & Pla, 1996; Blanco *et al.*, 1998).

## Material i mètodes

### Localització i obtenció de les mostres

En total s'han analitzat 13 mostres de truita comuna de la comarca de l'Alta Ribagorça, a la conca de la Noguera Ribagorçana (taula 1). Els rius d'aquesta zona han estat repoblats per l'Empresa Nacional Hidroelèctrica de la Ribagorça (ENHER) a partir dels estocs d'origen nord- i centreeuropeu del centre piscícola del Pont de Suert (fins l'any 1976) i per la Generalitat de Catalunya a partir de l'estoc de Bagà (1976-1984). La repoblació més recent dins el Parc Nacional va ser l'any 1984 i afecta al barranc de Morrano (4). Fora del Parc Nacional, la informació recollida indica que els anys setanta, des del centre piscícola del Pont de Suert, va ser ocasionalment repoblat el barranc de les Llastres (10), a la Noguera de Tor. La població sota la presa de Cavallers (11), està influenciada per les repoblacions que ha fet i fa anualment la Generalitat, en aquesta àrea i aigües avall, amb exemplars del centre piscícola del Pont de Suert. Tanmateix, la població del barranc de Conangles (13), a la Noguera Ribagorçana, podria estar afectada per les repoblacions fetes al barranc de Mulleres, que conflueix amb l'anterior 100 m més avall de la zona de captura sense que existeixi cap mena de barrera al pas dels peixos.

La captura dels exemplars s'ha fet mitjançant un aparell portàtil de pesca

TAULA 1. Localització, altitud, grandària, permissivitat de pesca i existència de repoblacions en les localitats estudiades.

Location, altitude, sample size, fishing status and stocking of the collection sites.

Localització	Altitud (+ 20 m)	Nombre individus	Pesca	Repoblació
<b>A. Parc Nacional</b>				
Riu de Sant Nicolau				
1- Barranc d'Estany Redó	2.000	20	no	no
2- Barranc de Peixerani	2.040	21	no	no
3- Barranc de Contraix	2.100	21	no	sí
4- Barranc de Morrano	2.000	20	no	sí
5- Planell d'Aigüestortes	1.900	20	no	no
6- Barranc de Llacs	1.800	21	no	sí
7- Barranc de Sarradé	2.000	12	no	no
8- Cua de l'estany de la Llebre	1.620	24	no	no
<b>B. Fora del Parc Nacional</b>				
Riu de Sant Nicolau				
9- Palanca de la Molina	1.400	28	sí	no
Riu la Noguera de Tor				
10- Barranc de les Llastres	1.860	21	sí	sí
11- Cavallers (sota la presa)	1.700	20	sí	sí
12- Pla de Sallent	1.900	20	sí	no
Riu la Noguera Ribagorçana				
13- Barranc de Conangles	1.600	22	sí	no

elèctrica, procurant tenir una uniformitat de talla (15-22 cm) per a evitar que poguessin correspondre a diferents generacions. Un cop capturades, les truites s'han anestesiat amb tricaina metanosulfonat (MS-222) abans de congelar-les en gel sec a la mateixa zona de captura. Al laboratori, els exemplars s'han conservat sencers en un congelador a -30 °C fins al moment de ser analitzats.

### Anàlisi electroforètica i de les dades

Les anàlisis electroforètiques s'han realitzat sobre gels horitzontals de midó a l'11 %. Els teixits analitzats han estat el múscul esquelètic, el fetge i l'ull seguint la metodologia descrita a García-Marín (1994). En total s'han assajat 33 tincions que han permès detectar cinquanta *loci* útils per a estudiar l'estructura poblacional d'aquesta

espècie (taula 2). La nomenclatura dels *loci* i els al·lells segueix la proposada per Shaklee *et al.* (1990). Com ja hem citat, el *locus LDH-C\** presenta diferències al·lèliques entre els individus autòctons, fixats per l'al·lel \*100, i els de repoblació que tenen l'origen al nord i al centre d'Europa, que presenten l'al·lel \*90. Altres al·lells indicadors de repoblació en rius mediterranis són: *CK-A1\*115*, *G3PDH-2\*50*, *bGLUA\*150*, *sMDH-A2\*120*, *sMDH-B1\*80*, *ME\*120* i *MPI-2\*105* (Barbat-Leterrier *et al.*, 1989; García-Marín *et al.*, 1991). D'altra banda, els al·lells *IDHP-3\*130*, *LDH-A2\*100QL* i *ME\*140* són nadius de poblacions mediterrànies (Apostolidis *et al.*, 1996; García-Marín & Pla, 1996).

En la majoria de *loci* detectables electroforèticament els al·lells són codominants, de manera que ha estat possible rela-

TAULA 2. Tincions enzimàtiques amb indicació del número en la Comissió Enzimàtica, el teixit on s'ha resolt en ordre de preferència (F: fetge, M: múscul, U: ull), els *loci* detectats, el resultat (M: monomòrfic, P: polimòrfic, R: mala resolució) i la utilització en l'estudi.

Enzymatic proteins and enzymatic Commission number, tissues with strongest expression (F: liver, M: skeletal muscle, U: eye), locus abbreviation, staining results (M: monomorphic, P: polymorphic, R: bad resolution), use in this study.

Enzim	Núm.C.E.	Teixit	<i>Loci</i> detectats	Resultat	Utilitzat
Aconitat hidratasa	4.2.1.3	F	<i>AH-1*</i>	R	No
		F	<i>AH-2*</i>	P	Si
Alcohol deshidrogenasa	1.1.1.1	F	<i>ADH*</i>	M	Si
Aspartat aminotransferasa	2.6.1.1	F	<i>sAAT-4*</i>	P	Si
Creatina quinasa	2.7.3.2	M	<i>CK-A1*</i>	P	Si
		M	<i>CK-A2*</i>	M	Si
		U	<i>CK-C*</i>	M	Si
Diaforasa	1.6.4.3	F	<i>DIA*</i>	P	Si
Enzim màlic-NAD	1.1.1.39	M	<i>ME*</i>	P	Si
Enzim màlic-NADP	1.1.1.40	M	<i>MEP-1*</i>	M	Si
		M	<i>MEP-2*</i>	M	Si
		M	<i>MEP-3*</i>	P	Si
Esterasa	3.1.1.-	F	<i>EST-1*</i>	R	No
		U	<i>EST-2*</i>	M	Si
Fosfatasa àcida	3.1.3.2	F	<i>ACP*</i>	M	Si
Fosfoglucomutasa	5.4.2.2	M	<i>PGM-1*</i>	M	Si
Fosfogluconat deshidrogenasa	1.1.1.44	F	<i>PGDH-1*</i>	M	Si
		F	<i>PGDH-2*</i>	M	Si
Fumarat hidratasa	4.2.1.2	M,U	<i>FH-1*</i>	P	Si
β-N-acetilgalactosaminidasa	3.2.1.53	F	<i>bGALA-2*</i>	P	Si
Gliceraldehid-3-fosfat deshidrogenasa	1.2.1.12	M	<i>GAPDH-1*</i>	M	Si
		M	<i>GAPDH-2*</i>	P	Si
		U	<i>GAPDH-3*</i>	M	Si
Glicerat deshidrogenasa	1.1.1.29	F	<i>GLYDH*</i>	M	Si
Glicerol-3-fosfat deshidrogenasa	1.1.1.8	M,U	<i>G3PDH-2*</i>	P	Si
Glucosa-6-fosfat isomerasa	5.3.1.9	M,U	<i>GPI-B1*</i>	M	Si
		M,U	<i>GPI-B2*</i>	M	Si
		U,M	<i>GPI-A*</i>	P	Si
		F	<i>GR-2*</i>	M	Si
Glutatió reductasa	1.6.4.2	F	<i>GDA*</i>	M	Si
Guanina desaminasa	3.5.4.3	F	<i>bGLUA*</i>	P	Si
N-Acetil-β-glucosaminidasa	3.2.1.30	F	<i>IDHP-1*</i>	M	Si
Isocitrat deshidrogenasa	1.1.1.42	U	<i>IDHP-2*</i>	P	Si
		U,F	<i>IDHP-3*</i>	P	Si
		M	<i>LDH-A1*</i>	M	Si
L-Lactat deshidrogenasa	1.1.1.27	M	<i>LDH-A2*</i>	P	Si
		F	<i>LDH-B*</i>	M	Si
		U	<i>LDH-C*</i>	P	Si
		M,U	<i>LGL*</i>	M	Si
Lactoilglutatió liasa	4.4.1.5	U,M	<i>sMDH-A1*</i>	M	Si
		U,M	<i>sMDH-A2*</i>	P	Si
		M	<i>sMDH-B1*</i>	P	Si
		M	<i>sMDH-B2*</i>	M	Si
Malat deshidrogenasa	1.1.1.37	F	<i>MPI-2*</i>	P	Si
		F	<i>aMAN*</i>	M	Si
Mannosa-6-fosfat isomerasa	5.3.1.8	F	<i>PEPLT*</i>	P	Si
Mannosidasa	3.2.1.24	F	<i>PEPPAP*</i>	M	Si
Peptidasa Leucina-Tirosina	3.4.11	M,U,F	<i>PEPLG*</i>	M	Si
Prolina dipeptidasa	3.4.13.9	F	<i>PEPLGG*</i>	M	Si
Dipeptidasa (subs.Gli-Leu)	3.4.13.11	F	<i>PK-1*</i>	R	No
Tripeptidasa	3.4.11.4	F	<i>PK-2*</i>	R	No
		M	<i>PK-3*</i>	M	Si
		U	<i>SOD-1*</i>	M	Si
Piruvat quinasa	2.7.1.40	F	<i>XDH*</i>	M	Si
Superòxid dismutasa	1.15.1.1	F			
Xantina deshidrogenasa	1.2.3.2	F			

cionar cada fenotip amb el seu genotip i les freqüències al·lèliques s'han pogut calcular per compte directe. Per als *loci* on existeix dominància d'algun al·lel (*sMDH-B1\*80* i *LDH-A2\*100*) és impossible distingir l'homozigot dominant de l'heterozigot. En aquest cas, les freqüències al·lèliques s'han calculat amb l'arrel quadrada de la freqüència fenotípica dels homozigots recessius i assumint que la població es troba en equilibri de Hardy-Weinberg. A cada mostra i per a cada *locus* s'ha comprovat l'ajustament de les proporcions genotípiques observades amb les esperades segons l'equilibri de Hardy-Weinberg, utilitzant un test de probabilitats exactes. A més, s'han realitzat dos tests addicionals, variants de l'anterior, que ens permeten veure si els desequilibris obtinguts són deguts a una deficiència o a un excés d'heterozigots (Rousset & Raymond, 1995). La diferenciació entre les mostres s'ha analitzat a través d'una anàlisi de contingència de  $\chi^2$  (Sokal & Rohlf, 1981). Tanmateix, aquesta diferenciació genètica entre cada parell de mostres s'ha resumit mitjançant els índexs de distància genètica de Nei (1972). A partir de la matriu de distàncies s'ha construït, mitjançant l'algoritme UPGMA (Sneath & Sokal, 1973), un dendrograma que resumeix les relacions entre les poblacions. La seva consistència s'ha estimat amb cent rèpliques de les dades de freqüències al·lèliques mitjançant el mètode de *bootstrap*. La diferenciació entre les mostres s'ha analitzat també utilitzant una anàlisi de coordenades principals (Gower, 1966) sobre la matriu de distàncies genètiques de Nei. La variabilitat genètica total s'ha distribuït en diversitat dintre poblacions i diversitat entre poblacions mitjançant els estadístics  $G_{IS}$ ,  $G_{ST}$  i  $G_{IT}$ , equivalents als índexs de fixació de Wright (Nei, 1977).

Per tal de comparar les nostres poblacions amb els estocs de repoblació s'ha utilitzat

la informació genètica d'una mostra del centre piscícola de Bagà analitzada al nostre laboratori (García-Marín *et al.*, 1991).

Tots els càlculs necessaris en aquest apartat s'han realitzat amb els programes BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981), GENEPOP, versió 1.2 (Raymond & Rousset, 1995a), NTSYS (Rohlf, 1993) i PHYLIP, versió 3.5c (Felsenstein, 1993).

## Resultats

### Distribució dels marcadors genètics nadius i de repoblació

Les freqüències al·lèliques (taula 3) revelen tant una presència d'al·lèls autòctons com de repoblació en les diferents localitats. L'al·lel autòcton mediterrani *LDH-A2\*100QL* està fixat o en freqüència notable a totes les mostres excepte en les del Parc, barranc de Murrano (4) i barranc de Llacs (6), fixades per l'al·lel *LDH-A2\*100*. L'al·lel *IDHP-3\*130*, que també identifica exemplars autòctons, es troba només en dues mostres dins del Parc, barranc de Contraix (3) i barranc de Llacs (6) i en una mostra fora del Parc, barranc de Conangles (13). L'al·lel autòcton *MEP-3\*90* es troba només al barranc de Contraix (3), dins del Parc, i en una mostra fora del Parc, palanca de la Molina (9).

Pel que fa a la freqüència de l'al·lel *LDH-C\*90*, principal indicador de peixos de repoblació o dels seus descendents (taula 3, mostra 14), va des de 0 a la mostra Cavallers (11) fins a 0,90 a barranc de Murrano (4) (fig. 1). La freqüència d'aquest al·lel dins del Parc Nacional és molt més elevada que l'observada fora, excepte a la localitat Palanca de la Molina (9). La diferència entre les mostres capturades dins del Parc amb les

TAULA 3. Freqüències al·lèliques dels *loci* polimòrfics de les captures de truita comuna (el número de mostra és correspon amb la taula 1). Per a cada *locus* s'indica la grandària de la mostra (N). Les dades de la mostra 14 s'han extret del treball de García-Marín *et al.* (1991) i corresponen a l'estoc del centre piscícola de Bagà de l'any 1988.

Allelic frequencies at brown trout polymorphic loci (sample codes refer to Table 1). N: locus sample size (N). For sample 14, frequencies are from Bagà hatchery stock in 1988, analysed in García-Marín *et al.* (1991).

Loci Al·lels	Mostres													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<b>sAAT-4*</b> N 100 50	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,929 0,071	20 0,850 0,150	20 1,000 0,000	21 0,952 0,048	12 1,000 0,000	24 0,854 0,146	28 0,929 0,071	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,808 0,192
<b>AB-2*</b> N 100 115	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,976 0,024	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 0,905 0,095	12 1,000 0,000	24 1,000 0,000	27 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 1,000 0,000
<b>CK-A1*</b> N 100 115	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,976 0,024	20 0,725 0,275	20 1,000 0,000	21 0,857 0,143	12 0,958 0,042	24 0,917 0,083	28 0,946 0,054	21 1,000 0,000	20 0,900 0,100	20 1,000 0,000	22 0,977 0,023	53 0,698 0,302
<b>DLA*</b> N 100 117	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	12 1,000 0,000	24 1,000 0,018	28 0,982 0,018	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	—
<b>FH-1*</b> N 100 115	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 0,825 0,175	20 1,000 0,000	21 0,762 0,238	12 1,000 0,000	24 0,833 0,167	28 0,964 0,036	21 1,000 0,000	20 0,950 0,050	20 1,000 0,000	22 0,955 0,045	—
<b>6GALA-2*</b> N 100 95	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,976 0,024	20 0,925 0,075	20 1,000 0,000	21 0,929 0,071	12 1,000 0,000	24 0,917 0,083	28 0,946 0,054	21 1,000 0,000	20 0,975 0,025	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,547 0,453
<b>GAPDH-2*</b> N 100 80	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 0,950 0,050	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	12 1,000 0,000	24 1,000 0,000	28 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 1,000 0,000
<b>G3PDH-2*</b> N 100 50	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,952 0,048	20 0,825 0,175	20 1,000 0,000	21 0,714 0,286	12 1,000 0,000	24 0,917 0,083	28 0,982 0,018	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,755 0,245
<b>6GLUA*</b> N 100 150	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,952 0,048	20 0,525 0,475	20 0,975 0,025	21 0,833 0,167	12 1,000 0,000	24 0,875 0,125	28 0,929 0,071	21 1,000 0,000	20 0,975 0,025	20 1,000 0,000	22 0,932 0,068	51 0,480 0,520
<b>GPI-A*</b> N 100 105	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 0,976 0,024	12 1,000 0,000	24 1,000 0,000	28 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,010
<b>IDHP-2*</b> N 100 160	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,905 0,095	20 0,700 0,300	20 1,000 0,000	21 0,762 0,238	12 1,000 0,000	24 0,896 0,104	28 0,911 0,089	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,792 0,208
<b>IDHP-3*</b> N 100 130	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,976 0,024	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 0,905 0,095	12 1,000 0,000	24 1,000 0,000	28 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 0,864 0,136	53 1,000 0,000
<b>LDH-A2*</b> N 100 100GL LDH-C*	20 0,000 1,000	21 0,024 0,976	21 0,190 0,810	20 1,000 0,000	20 0,000 1,000	21 1,000 0,000	12 0,000 1,000	24 0,500 0,500	28 0,196 0,804	21 0,000 1,000	20 0,134 0,866	20 0,000 1,000	22 0,432 0,568	53 1,000 0,000
<b>LDH-C*</b> N 100 90	20 0,725 0,275	21 0,667 0,333	21 0,905 0,095	20 0,100 0,900	20 0,700 0,300	21 0,643 0,357	12 0,875 0,125	24 0,708 0,292	28 0,821 0,179	21 0,976 0,024	20 1,000 0,000	20 0,950 0,050	22 0,841 0,159	53 0,000 0,000
<b>sMDH-B1*</b> N 100 80	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,873 0,127	20 0,800 0,200	20 1,000 0,000	21 0,873 0,127	12 1,000 0,000	24 0,792 0,208	28 0,946 0,054	21 1,000 0,000	20 0,950 0,050	20 1,000 0,000	22 0,705 0,295	53 0,532 0,468
<b>sMDH-A2*</b> N 100 120 110	20 1,000 0,000 0,000	21 1,000 0,000 0,000	21 1,000 0,000 0,000	20 0,750 0,250 0,000	20 1,000 0,000 0,000	21 0,905 0,071 0,024	12 1,000 0,000 0,000	24 1,000 0,000 0,000	28 0,911 0,089 0,000	21 1,000 0,000	20 0,925 0,075 0,000	20 1,000 0,000	22 0,955 0,045 0,000	53 0,745 0,255 0,000
<b>ME*</b> N 100 120 140	20 0,000 0,000 1,000	21 0,000 0,000 1,000	21 0,132 0,079 0,869	20 0,737 0,263 0,000	20 0,000 0,000 1,000	21 0,524 0,476 0,333	12 0,000 0,000 1,000	24 0,283 0,717 0,543	26 0,096 0,904 0,827	21 0,000 0,000 1,000	20 0,150 0,850	20 0,000 1,000	22 0,432 0,568 0,341	53 0,755 0,245 0,000
<b>MEP-3*</b> N 100 90	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,976 0,024	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	12 1,000 0,000	24 0,982 0,018	28 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 1,000 0,000
<b>MPI-2*</b> N 100 105	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 0,905 0,095	20 0,725 0,275	20 1,000 0,000	21 0,667 0,333	12 1,000 0,000	24 0,604 0,396	28 0,946 0,054	21 1,000 0,000	20 0,850 0,150	20 1,000 0,000	22 0,795 0,205	53 0,594 0,406
<b>PEPLT*</b> N 100 70	20 1,000 0,000	21 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 1,000 0,000	20 1,000 0,000	21 0,857 0,143	12 1,000 0,000	24 0,929 0,071	28 1,000 0,000	21 1,000 0,000	20 0,975 0,025	20 1,000 0,000	22 1,000 0,000	53 0,990 0,010

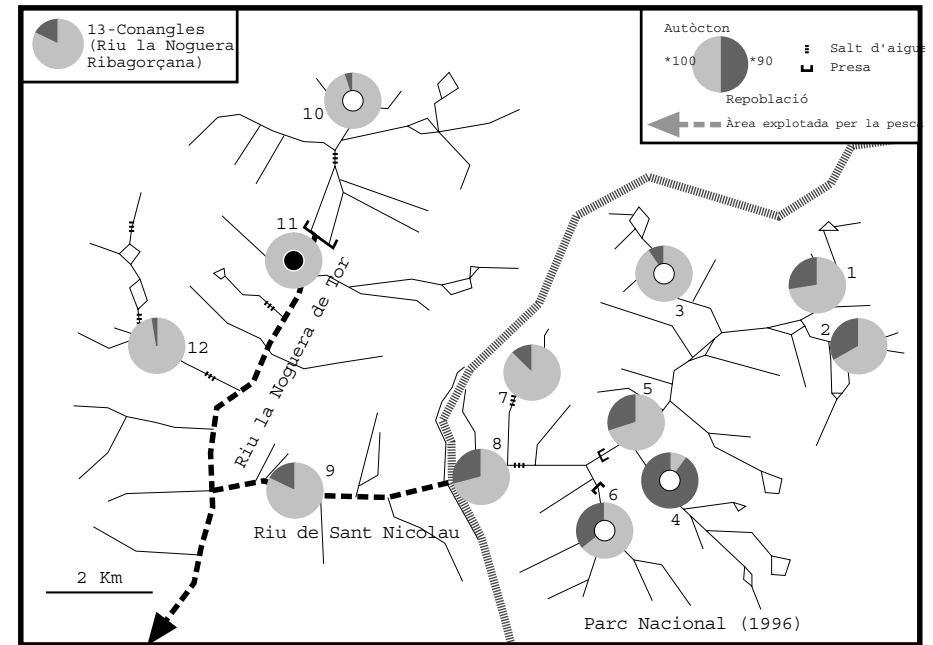


FIGURA 1. Incidència de les repoblacions en les localitats estudiades segons el *locus LDH-C\**. Cercle blanc: repoblacions puntuals abans de 1987; cercle negre: repoblacions anuals a gran escala des de 1987; sense cercle: mai repoblat.

de fora és altament significativa, fet que ha quedat manifestat amb un test de probabilitats exactes ( $p < 0,00001$ ) (Raymond & Rousset, 1995b). La proporció de genoma de repoblació en la zona protegida del riu de Sant Nicolau, mesurada amb la freqüència mitjana de l'al·lel *LDH-C\*90*, és de 0,33. En canvi, en la resta de mostres és de només 0,08. Per a aquest *locus* també s'observa un dèficit significatiu dels heterozigots esperats sota l'equilibri de Hardy-Weinberg a estany Redó (1), barranc de Peixerani (2) i palanca de la Molina (9). La presència de variants al·lèliques en els loci *IDHP-2\** i *sMDH-A2\** és una evidència addicional de la presència

Stocking occurrence in the studied localities based on *LDH-C\** locus. White circle: punctual release before 1987, black circle: annual large-scale stocking since 1987, without circle: never stocked.

d'al·lels exògens en algunes poblacions. El patró de distribució de l'al·lel *IDHP-2\*160* és similar al de l'al·lel *LDH-C\*90*, amb una freqüència més elevada dins del Parc, incloent-hi els punts suposadament repoblats (mostres 3,4 i 6). La diferència en el rang de freqüències dins-fora del Parc és també altament significativa ( $p = 0,004$  segons un test de probabilitats exactes). L'al·lel de repoblació *sMDH-A2\*120* es troba en dues mostres dins del Parc, barranc de Murrano (4) i barranc de Llac (6), i en tres mostres fora del Parc, palanca de la Molina (9), Cavallers (11) i barranc de Conangles (13); a la mostra de la palanca

de la Molina s'observa un dèficit significatiu d'heterozigots.

Els al·lels *sAAT-4\*50*, *CK-A1\*115*, *bGALA-2\*95*, *bGLUA\*150*, *G3PDH-2\*50*, *sMDH-B1\*80*, *ME\*120*, *MPI-2\*105* i *PEPLT\*70* ens indiquen també l'existència de repoblacions en rius mediterranis i sovint han estat utilitzats amb aquest objectiu (Apostolidis *et al.*, 1996; Barbat-Leterrier *et al.*, 1989; García-Marín *et al.*, 1991; García-Marín & Pla, 1996; Martínez *et al.*, 1993). En general, la freqüència d'aquests al·lels és més elevada dins del Parc en totes les mostres on hi ha constància de repoblacions (barranc de Contraix (3), barranc de Morrano (4) i barranc de Llacs (6)), i a cua de l'estany de Llebre (8), on alguns dels *loci* anteriors (*LDH-C\** i *IDHP-2\**) ens han indicat que efectivament ha d'haver estat afectada per repoblacions. Fora del Parc la freqüència d'aquests al·lels és també elevada a barranc de Conangles (13), on també s'havien detectat els al·lels de repoblació *LDH-C\*90* i *sMDH-A2\*120* (taula 3). Per al *locus ME\** s'observa un dèficit significatiu d'heterozigots en les mostres barranc de Contraix (3), barranc de Llacs (6), cua de l'estany de Llebre (8) i barranc de Conangles (13); mentre que les mostres barranc de Llacs (6) i barranc de Conangles (13) presenten, a més, un dèficit significatiu d'heterozigots esperats sota l'equilibri de Hardy-Weinberg per al *locus MPI-2\**.

S'han trobat també altres *loci* polimòrfics que en estudis previs fets en rius pirinencs mediterranis (García-Marín, 1994) no han estat mai associats a fenòmens de repoblació. El *locus* més important d'aquest grup és l'*FH-1,2*. La variant al·lèlica *\*115* per aquest sistema d'*isoloci* ja havia estat descrita anteriorment en rius de Bretanya (França) i en rius del mar Negre i mar Caspi (Rússia) (Krieg & Guyomard, 1985; Osinov,

1988), però en el treball de García-Marín (1994) no havia estat llegida amb prou claredat i s'havia desestimat a l'hora de treure'n conclusions. En aquest treball s'ha aconseguit una lectura clara per aquests *loci* i els heterozigots i homozigots per a només un *locus* variant (*FH-1\**) s'han identificat correctament. Aquest al·lel ràpid s'ha observat a les mostres 8, 9, 11 i 13; però la freqüència més elevada s'ha detectat en les mostres repoblades barranc de Morrano (4) i barranc de Llacs (6), dins del Parc. A barranc de Llacs s'observa un dèficit significatiu d'heterozigots. Atenent aquesta distribució, sembla que l'al·lel *FH-1\*115* es troba en les nostres mostres com a conseqüència de les repoblacions efectuades en la zona d'estudi i que, per tant, podria ser utilitzat també com a marcador d'exemplars exògens.

#### Diferenciació genètica entre les mostres

Les tretze mostres analitzades en aquest estudi tenen un important grau de diferenciació que afecta tots vint *loci* polimòrfics excepte *DIA\**, *bGALA-2\**, *GPI-A\** i *MEP-3\** (taula 4). La  $\chi^2$  de contingència ha resultat ser altament significativa ( $p << 0,001$ ) en quinze d'aquests setze *loci*. Les anàlisis de diversitat genètica indiquen que un 27,9 % de la variació total ( $Ht = 0,047$ ) es deu a les diferències entre poblacions ( $Gst = 0,279$ ) (taula 4). Aquest valor és superior al que s'ha observat en àrees geogràfiques de grandària similar (10,6 %, Ferguson & Taggart, 1991; 12 %, García-Marín & Pla, 1996; 7,7 %, Morán *et al.*, 1995; 2,2 %, Møller-Hansen *et al.*, 1993; 18,9 %, Riffel *et al.*, 1995). En la majoria dels *loci* les diferències observades entre les mostres són explicables pels diferents graus d'introducció de peixos de repoblació o dels seus descendents en les diferents localitats.

TAULA 4. Anàlisi de la diversitat genètica. Per a cada *locus* s'indica la diversitat genètica dins les localitats (Hs), la total (Ht) i la seva contribució a la diferenciació entre localitats (Gst). *Sign* indica la significació d'aquesta diferenciació (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ; ns = no significatiu). La mitjana inclou els 30 *loci* monomòrfics. e. s.: error estàndard.

Gene diversity analysis. Hs: gene diversity within populations, Ht: total gene diversity, Gst: differentiation among populations. «Sign» gives the significance level of the observed allele frequency differences (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ; ns = not significant at the 5 % level). Average includes 30 monomorphic loci. e. s.: standard error.

Loci	Hs	Ht	Gst	Sign
<i>sAAT-4*</i>	0,066	0,072	0,081	***
<i>AH-2*</i>	0,017	0,018	0,072	***
<i>CK-A1*</i>	0,096	0,108	0,109	***
<i>DIA*</i>	0,003	0,003	0,017	ns
<i>FH-1*</i>	0,091	0,103	0,122	***
<i>bGALA-2*</i>	0,048	0,050	0,041	ns
<i>GAPDH-2*</i>	0,007	0,008	0,046	*
<i>G3PDH-2*</i>	0,075	0,089	0,160	***
<i>bGLUA*</i>	0,111	0,143	0,221	***
<i>GPI-A*</i>	0,004	0,004	0,022	ns
<i>IDHP-2*</i>	0,100	0,119	0,158	***
<i>IDHP-3*</i>	0,035	0,038	0,092	***
<i>LDH-A2*</i>	0,145	0,391	0,630	***
<i>LDH-C*</i>	0,262	0,362	0,276	***
<i>sMDH-A2*</i>	0,072	0,082	0,118	***
<i>sMDH-B1*</i>	0,129	0,148	0,125	***
<i>ME*</i>	0,245	0,389	0,370	***
<i>MEP-3*</i>	0,006	0,006	0,018	ns
<i>MPI-2*</i>	0,167	0,205	0,184	***
<i>PEPLT*</i>	0,033	0,036	0,093	***
Mitjana (Average)	0,034	0,047	0,279	***
e. s.	0,009	0,014	0,065	

Només en una petita proporció dels *loci* (*AH-2\**, *GAPDH-2\**, *IDHP-3\**) les diferències observades entre les mostres són degudes a la presència d'al·lels rars únics que apareixen en baixa freqüència en algunes poblacions.

El valor mitjà del coeficient de distància de Nei entre les tretze mostres analitzades (fig.2) és de 0,0150 (rang 0,0000-0,0645). Aquest és un valor típic de poblacions coespècífiques d'un gran nombre d'animals i plantes (Ferguson, 1988), i s'han trobat valors similars en altres estudis amb truita comuna (p. e., Ferguson, 1989). Els màxims

valors de distància observats a la conca alta de la Noguera Ribagorçana són entre barranc de Morrano (4) i les mostres Estany Redó (1), barranc de Peixerani (2), Planell d'Aigüestortes (5), barranc de Sarradé (7), barranc de les Llastres (10), Cavallers (11) i pla de Sallent (12); semblants tots ells al valor mitjà de distància entre l'estoc del centre piscícola de Bagà i les localitats de l'alta Noguera Ribagorçana ( $D = 0,0593$ ). El possible patró geogràfic que podríem esperar veure en el dendrograma (UPGMA) està fortament influenciat per les repoblacions efectuades en les localitats estudiades. El

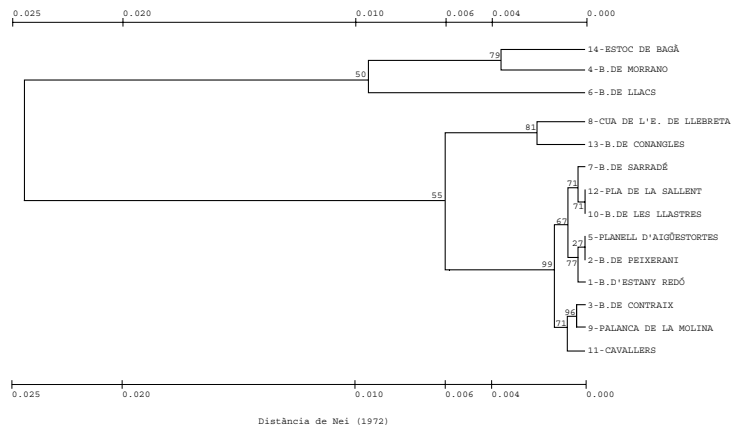


FIGURA 2. Dendrograma UPGMA que resumeix les similituds entre les poblacions de truita comuna a l'alta Noguera Ribagorçana. Els números en les bifurcacions indiquen la freqüència de l'associació sobre 100 rèpliques de *bootstrap*.

UPGMA dendrogram summarising the genetic relationships among the populations of brown trout in the upper Noguera Ribagorçana River. The numbers at the forks indicate the number of times the branching point occurred among trees, out of 100 bootstrapping replicates.

dendrograma té dues branques principals que classifiquen les mostres en dos grups: el de les poblacions molt afectades per les repoblacions, que inclou també l'estoc del centre piscícola, i el de la resta de poblacions, poc afectades. En el primer grup, la mostra barranc de Morrano (4) apareix molt unida amb l'estoc de repoblació de Bagà (consistència del 79 %), a causa del baix coeficient de distància genètica existent entre elles ( $D = 0,0071$ ) com a conseqüència de l'altíssim grau d'introducció d'al·lels originaris d'estocs de centre piscícola al barranc de Morrano. El segon grup es subdivideix en dues branques: una que agrupa les poblacions amb moderada introducció d'exemplars d'origen al·lòcton (cua de l'Estany de Llebre (8) i barranc de Conangles (13)) i una altra que agrupa la resta de poblacions amb una alta conservació dels patrimonis genètics

autòctons. Aquesta subdivisió es confirma per l'alt grau de consistència de les associacions (81 % i 99 %) en les respectives branques.

La figura 3 representa les projeccions de les mostres sobre el pla format per les dues primeres coordenades principals de la matriu de distàncies de Nei. Les relacions obtingudes amb aquesta anàlisi de coordenades principals reflecteixen les mateixes associacions interpoplacions que les descrites en el dendrograma UPGMA. Les poblacions s'agrupen segons els efectes de les repoblacions, situant-se les més autòctones en valors positius de la primera coordenada, i les més repoblades en valors negatius. La primera coordenada és la més important i explica el 85 % de la dispersió present en la matriu de distàncies, mentre que la segona només explica un 7,5 % de la dispersió i és, per tant, molt menys important.

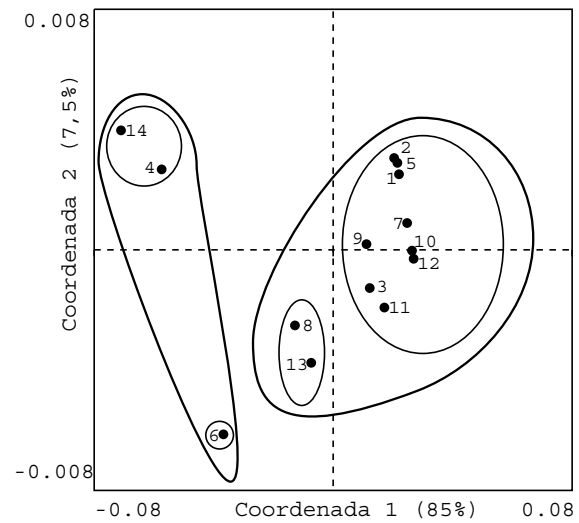


FIGURA 3. Projeccions de les mostres sobre el pla format per les dues primeres coordenades principals de la matriu de distàncies de Nei. Els cercles inclouen les mostres que pertanyen a les principals branques del dendrograma (fig. 2). Els valors de la segona coordenada són deu vegades inferiors als de la primera.

Samples projections onto the plane formed by the first two principal coordinates axes based on Nei's genetic distance matrix. Circles include samples corresponding to the main branches of the dendrogram (fig. 2). Second coordinate values are 10 fold lower than first coordinate.

**Discussió i conclusions**

**Poblacions dins i fora del Parc Nacional**

Sorprenentment, en les àrees dins del Parc Nacional, teòricament menys repoblades que les de fora i on la pesca no és permesa, la incidència d'exemplars de repoblació és molt elevada. A barranc de Morrano (4), el clar predomini de l'al·lel *LDH-C\*90* ens indica que la població de peixos autòctons gairebé ha estat desplaçada en la seva totalitat per peixos originaris de centre piscícola. La presència d'altres al·lels típics de repoblació (*sAAT-4\*50*, *CK-A1\*115*, *G3PDH-2\*50*, *bGLUA\*150*, *IDHP-2\*160*, *sMDH-A2\*120*, *sMDH-B1\*80*, *ME\*120* i *MPI-2\*105*) en una freqüència relativa bastant elevada, juntament amb l'absència

de l'al·lel *LDH-A2\*100QL*, comú a les poblacions autòctones d'aquesta zona, confirma aquesta hipòtesi. La composició genètica que ha adquirit aquesta població de Morrano és, per tant, més típica d'estocs de repoblació d'origen nord- i centreeuropeu que d'una població autòctona, i és per això que obtenim un valor tan baix del coeficient de distància de Nei entre ella i l'estoc de Bagà. Tanmateix, el fet que aquesta localitat es trobi en equilibri de Hardy-Weinberg per a tots els *loci* polimòrfics, fa pensar que es tracta d'una població estable d'exemplars de repoblació que s'han establert ja fa temps. Morrano representa el clar exemple de l'èxit assolit per les repoblacions i de l'efecte que aquestes poden tenir sobre les poblacions autòctones fins al punt de provocar la seva pràctica

desaparició. La presència d'al·lells autòctons (*LDH-C\*100* i *ME\*140*) en baixa freqüència, ens recorda, no obstant això, l'existència d'una població autòctona ara quasi extingida.

En la resta d'àrees dins del Parc s'observa sempre un grau d'introducció d'al·lells al·lòctons, més notable en les localitats repoblades barranc de Llacs (6) i barranc de Contraix (3), que presenten la majoria dels al·lells associats a fenòmens de repoblació (taula 3). El barranc de Llacs està aïllat per una presa, de manera que els exemplars de repoblació han de provenir únicament de les repoblacions fetes directament fa molts anys i no a través de moviments migratoris actuals des d'àrees repoblades més recentment. Aquest llarg temps de convivència d'exemplars autòctons i de repoblació explicaria l'elevat nivell d'hibridació. Malgrat això, el dèficit significatiu d'heterozigots observats per als *loci FH-1\**, *ME\** i *MPI-2\** indica una certa estructura reproductiva en aquesta localitat (efecte Wahlund). La localitat barranc de Contraix (3), a aproximadament 2.100 m d'altitud, està situada sobre una tartera. Aquí la situació és semblant al del barranc de Morrano, la població no presenta desequilibris de Hardy-Weinberg i s'ha de reconèixer, per tant, un cert grau d'establiment dels peixos alliberats amb les repoblacions i d'hibridació amb els exemplars nadius. En aquestes mostres, la presència dels al·lells *IDHP-3\*130*, *ME\*140*, *MEP-3\*90* i *LDH-A2\*100QL* confirma l'existència d'al·lells autòctons, però novament, la seva baixa freqüència ens adverteix del perill que comporten les repoblacions amb exemplars al·lòctons en provocar la pèrdua d'al·lells nadius.

A la població de cua de l'estany de Llebreta (8) trobem una estructura genètica similar a l'observada a barranc de Llacs (6),

amb hibridacions i efecte Wahlund conseqüència d'algun tipus d'aïllament reproductiu parcial. Com que no hi ha evidències de repoblacions, la presència d'al·lells al·lòctons ens indica que els peixos alliberats en altres àrees (3, 4 i 6 o a la Noguera de Tor) o els seus descendents han pogut dispersar-se i introduir aquests al·lells de repoblació alterant la població autòctona original. En aquesta població, cua de l'estany de Llebreta (8), els moviments d'exemplars originaris de repoblació poden ocórrer permanentment des de totes les zones aigües amunt on existeixen poblacions exògenes naturalitzades (barranc de Morrano (4)) o híbrides (barranc de Contraix (3), barranc de Llacs (6)), de manera que si es manté la situació actual arribarà a perdre completament la seva composició genètica original. Aquest cas posa de manifest com actuacions errònies en unes zones esdevenen un risc per a altres zones properes, fenomen que es reforça per la presència notable de l'al·lel *LDH-C\*90* en altres poblacions no repoblades del Parc (1, 2, 5, 7) i fora del Parc (9).

Les poblacions no repoblades estany Redó (1) i barranc de Peixerani (2), a la capçalera del riu de Sant Nicolau, són genèticament força autòctones i presenten només els al·lells de repoblació *LDH-C\*90* l'estany Redó (1) i *LDH-C\*90* i *LDH-A2\*100* el barranc de Peixerani (2). Però el dèficit significatiu d'individus heterozigots observat per al *locus LDH-C\**, demostra novament l'expansió recent dels peixos originaris de repoblació des de poblacions on aquests exemplars sembla que s'han establert (barranc de Morrano (4)). A diferència del que succeeix a cua de l'estany de Llebreta (8), on el moviment d'exemplars de repoblació podia ser degut a la dispersió passiva pel mateix corrent del riu, la presència d'al·lells al·lòctons en aquests dos

punts es justificaria per la migració activa aigües amunt d'exemplars repoblats o els seus descendents. Aquesta hipòtesi recolza pel fet que el curs d'aigua no presenta grans barreres entre aquestes dues poblacions i el barranc de Morrano (4). La introgressió d'al·lells al·lòctons associats a la migració posa en perill la conservació de les poblacions autòctones en tot el riu de Sant Nicolau, ja que d'aquesta manera la truita de repoblació podria acabar desplaçant la truita autòctona en tot el Parc, tal com ja ha succeït a barranc de Morrano (4). En aquest sentit, la mateixa existència d'aquesta població introduïda a Morrano representa, actualment, el major perill per a la conservació del patrimoni genètic de la truita dins del Parc, ja que constantment pot estar exportant exemplars de repoblació cap als altres punts on no existeixen barreres geogràfiques que evitin el moviment d'aquests peixos.

Fora del Parc Nacional, i per causa de les repoblacions anuals que es produeixen al llarg de tota la Noguera de Tor, la majoria de llocs han estat repoblats directament o bé hi és possible l'accés d'exemplars de centre piscícola des de zones repoblades; tot i això, s'observa aquí una predominança d'al·lells autòctons sobre els de repoblació. A les zones explotades analitzades a la Noguera de Tor (barranc de les Llastres (10), Cavallers (11) i pla de Sallent (12)) l'al·lel de repoblació *LDH-C\*90* és absent o el trobem en baixa freqüència. Podem considerar per tant, que aquestes tres poblacions estan afectades per les repoblacions, però amb una menor incidència que les poblacions de dins del Parc. La mostra Cavallers (11), malgrat que no presenta l'al·lel *LDH-C\*90*, presenta molts dels altres al·lells de repoblació (*CK-A1\*115*, *FH-1\*115*, *LDH-A2\*100*, *sMDH-A2\*120*, *sMDH-B1\*80*, *MPI-2\*105*) i, en termes de

distància genètica, està més a prop de l'estoc de Bagà ( $D = 0,0704$ ) que la resta de localitats de la Noguera de Tor, barranc de les Llastres (10) ( $D = 0,0847$ ) i pla de la Sallent (12) ( $D = 0,0836$ ). La presència d'al·lells de repoblació s'explica per les repoblacions que s'efectuen anualment a la zona del balneari de Boí i pel fàcil accés que tenen els peixos des d'aquí cap al peu de la presa de Cavallers. Els altres dos punts van ser directament repoblats de manera puntual els anys setanta. La clara predominància dels al·lells autòctons en tots els *loci* en aquestes tres localitats, constata el fracàs de les repoblacions en les àrees explotades per la pesca; però per altra banda, la presència residual d'al·lells de repoblació ens alerta del perill de la introgressió de material al·lòcton que es produeix en algunes localitats.

En la localitat no repoblada palanca de la Molina (9), aigües avall del Parc Nacional, la presència elevada d'al·lells introduïts contrasta amb els resultats observats per a les mostres en el riu la Noguera de Tor. Els dèficits significatius d'heterozigots que s'observen en els *loci LDH-C\** i *sMDH-A2\**, associats a la presència d'al·lells específics de centre piscícola, manifesten de nou un efecte Wahlund conseqüència de la presència simultània d'exemplars nadius i de repoblació amb aïllament reproductiu parcial. Els peixos amb al·lells exògens poden haver arribat fàcilment fins aquí, o bé migrant aigües amunt des del riu la Noguera de Tor, que es repobla cada any, o bé aigües avall des de poblacions del Parc Nacional seguint el curs del riu de Sant Nicolau (fig.1). La possibilitat de migracions aigües avall sembla la principal diferència entre aquesta i les altres àrees de pesca del riu la Noguera de Tor discutides anteriorment, i dona una explicació raonable a les diferències observades. Tanmateix, una situació

semblant hem descrit per a la població cua de l'estany de Llebreta (8), dins el Parc Nacional i situada immediatament aigües amunt d'aquí.

Fora de la Noguera de Tor i de Sant Nicolau, a la mostra barranc de Conangles (13) també es detecten al·lells introduïts. Si bé el barranc de Conangles no ha estat repoblat, sí que ho ha estat el barranc de Mulleres. Els exemplars de centre piscícola alliberats a Mulleres poden haver entrat en contacte amb la població del barranc de Conangles, introduint-hi al·lells de població. El desequilibri de Hardy-Weinberg provocat pel dèficit d'heterozigots observat en els loci *ME\** i *MPI-2\** apunta en aquesta direcció i implicaria també aquí, que aquests peixos introduïts no s'encreuen totalment amb els exemplars de la població autòctona. Deixant de banda els efectes de les repoblacions, sembla que aquesta població de la Noguera Ribagorçana té una composició genètica lleugerament diferent de la resta de poblacions. Es diferencia de les altres localitats amb les quals té taxes semblants d'hibridació (mesurada com la freqüència de l'al·lel *LDH-C\*90*) per una freqüència superior de l'al·lel autòcton *IDHP-3\*130* i inferior dels al·lells, també autòctons, *LDH-A2\*100QL* i *ME\*140*. Aquestes diferències respecte a les localitats de la Noguera de Tor i del Sant Nicolau no semblen el resultat de la repoblació, sinó que més aviat podríem considerar que aquesta població de la Noguera Ribagorçana podia ser originàriament diferent. L'existència d'alts nivells de diferenciació entre poblacions properes, fins i tot en el cas d'absència de barreres físiques, és una característica que sovint es dona en la truita comuna (Crozier & Ferguson, 1986; Ferguson & Taggart, 1991; Hindar *et al.*, 1991; Ryman *et al.*, 1979; Skaala & Nævdal, 1989). La conservació dels patrimonis genètics presents en

poblacions com aquesta de la Noguera Ribagorçana és molt importat en la gestió de l'espècie, ja que contribueixen a la seva biodiversitat i són, per tant, importants magatzems de gens que poden utilitzar-se per a la resposta de l'espècie a futurs canvis ambientals.

#### **Aplicacions en la gestió de les poblacions de truita**

Dins del Parc Nacional, els peixos al·lòctons criats en centres piscícoles i utilitzats algun temps per a repoblar els rius d'aquest entorn, semblen establerts en alguns dels indrets estudiats. En determinats punts la seva presència és molt notable, i fins i tot estable (barranc de Morrano (4)); i demostra, per tant, que tenen capacitat per a adaptar-se a l'ambient dels nostres rius, per a encreuar-se amb els exemplars autòctons i per produir híbrids fèrtils; tot erosionant seriosament els patrimonis genètics de les poblacions natives. Aquests resultats també contradiuen la idea, inicialment estesa que les repoblacions, fetes en rius on existeix una població autòctona, fracassen per causa de la manca d'aclimatació i de reproducció dels exemplars alliberats. L'èxit de les repoblacions dins del Parc pot emmascarar totalment o parcialment les pèrdues en el reclutament en les poblacions autòctones, per la qual cosa semblaria, per tant, que la política de gestió dels rius basada en aquests mètodes queda justificada. Els nostres resultats, però, indiquen una diferència significativa entre les àrees protegides i les explotades, i demostren que les repoblacions no tenen èxit en les àrees explotades per la pesca, principals receptors d'aquestes. Fora del Parc Nacional, hi ha una clara predominància d'al·lells autòctons sobre al·lells de centre piscícola, malgrat que aquí s'han realitzat i

es realitzen les repoblacions més intenses. En les àrees desprotegides dels rius de Sant Nicolau i de la Noguera de Tor la taxa d'ingressió de genoma de repoblació és com a mínim quatre vegades inferior a l'observada dins del Parc. Ambdues àrees tenen unes condicions fisiogràfiques, geològiques i climàtiques semblants (García-Marín *et al.*, 1998), per la qual cosa sembla que no és l'ambient el responsable de les diferències observades. De fet, l'única distinció aparent entre aquestes dues àrees és l'estat de protecció del qual gaudeix la fauna del tram del riu de Sant Nicolau i els seus afluents que es troben dins del Parc Nacional, ja que la pesca en el seu interior està prohibida per llei.

Aquest estudi posa de manifest una significativa coincidència entre explotació al·lells autòctons i protecció al·lells al·lòctons. Aparentment, fora del Parc la pesca ha extret del riu la majoria de peixos alliberats abans que aquests s'incorporessin al grup reproductor de la població resident i la població ha conservat, en una gran part, la seva substitució gènica autòctona original. La prohibició de pescar dins del Parc ha permès que els individus introduïts sobrevisquessin i s'incorporessin a la població autòctona, i s'han trobat en alguns casos elevades taxes d'ingressió o fins i tot poblacions totalment alterades genèticament (barranc de Morrano (4)). Per tant, la pressió de pesca sembla la principal responsable de l'absència de peixos de repoblació en les àrees explotades i la causa que origina les diferències observades.

Malgrat que, fins ara, els gestors de pesca han considerat que la repoblació és el millor mètode per a compensar les pèrdues de reclutament en poblacions deprimides, els nostres resultats en àrees de pesca indiquen que aquesta pràctica sola acostuma a fallar. La baixa presència de genoma de

repoblació en el riu la Noguera de Tor indica que les repoblacions són també inefectes per a reforçar les poblacions de les àrees explotades, ja que la majoria de peixos alliberats són extrets per la pesca. Les repoblacions continuades en un mateix riu any rere any, sense que aquesta acció representi una estabilitat en la grandària de la població, és una altra prova de la ineficàcia d'aquesta pràctica tan estesa. En hàbitats no alterats, s'ha demostrat que la sobrepesca i les repoblacions són les principals responsables del debilitament de les poblacions explotades de salmònids (Evans & Willox, 1991). A més, les poblacions natives d'aquestes àrees pateixen la competència intraespecífica dels exemplars repoblats i la conseqüent reducció dels recursos durant la seva permanència en el riu. Així mateix, estan subjectes al risc d'introducció de malalties infeccioses a través dels peixos repoblats (García de Jalón & Schmidt, 1995) i al manteniment d'una sobreexplotació (Utter, 1998). Si no hi hagués repoblació, l'esforç de pesca disminuiria quan el nivell de captures fos més baix, i es permetria així que la població autòctona es recuperés. A més, s'evitaria la ingressió de material genètic exogen a les poblacions autòctones i es preservaria així el patrimoni genètic natiu. Per això pensem que s'han d'aturar les repoblacions en totes les zones no destinades a la pesca intensiva.

S'hauria de produir un canvi en la gestió pesquera des de l'actual política d'alliberar per capturar cap a una pesca sostinguda per les reproduccions naturals, i evitar qualsevol tipus de repoblació. D'altra banda, en el Parc Nacional l'estratègia que s'ha de seguir hauria de permetre el desplaçament de les poblacions exògenes o amb una elevada ingressió, com la del barranc de Morrano, o bé la seva immobilització. Paral·lelament, cal un coneixement de les causes que han



originat la situació actual, de les migracions dels peixos i dels contactes entre els diferents rius, i tenir present que els exemplars de repoblació alliberats en un punt es poden estendre a tota la conca del riu.

Simultàniament, cal continuar defensant el reemplaçament d'estocs de centre piscícola exògens per estocs autòctons locals (García-Marín *et al.*, 1991). Només aquest sol fet seria un gran pas per a retardar l'erosió de les poblacions autòctones, sempre que persisteixi la demanda de producció d'exemplars de repoblació per suplementar la pesca recreativa. Tot i això, i a causa de l'elevat grau de variació entre poblacions, aquesta opció només s'hauria d'entendre com una acció de defensa i protecció del patrimoni genètic en casos de catàstrofe. L'única, millor i segura opció, és la gestió del patrimoni natural a partir de l'autosostenibilitat del propi riu. A llarg termini, l'objectiu d'una política de gestió de la pesca ha de ser conservar els recursos existents en el riu per assegurar un rendiment sostenible en tots els seus usos (Allendorf *et al.*, 1987; García de Jalón & Schmidt, 1995). I per això, és condició indispensable que d'una manera paral·lela, s'actui sobre la recuperació de les condicions d'aquest riu i de tot l'ecosistema.

## Agraïments

Desitjo expressar el més sincer agraïment al Dr. J. L. García Marín per la seva dedicació i ajut constant i al Dr. C. Pla, per l'assessorament i crítica del treball. Vull agrair també a la DGMN de la Generalitat de Catalunya, als seus guardes forestals i a la Sra. R. Marsol, directora dels centres piscícoles de Bagà i el Pont de Suert, el seu ajut en la realització d'aquest treball. L'autora d'aquest treball gaudeix d'una beca predoctoral FIAP de la Generalitat de Catalunya.

## Bibliografia

- ALLENDORF, F. W.; RYMAN, N. & UTTER, F. 1987. Genetics and fishery management: Past, present and future. In: *Population Genetics & Fishery Management* (N. Ryman & F. Utter, ed). Washington Sea Grant Program, Univ. Washington Press. Seattle. p. 1-19
- APOSTOLIDIS, A.; KARAKOUSIS, Y. & TRIANTAPHYLIDIS, C. 1996. Genetic divergence and phylogenetic relationships among *Salmo trutta* L. (brown trout) populations from Greece and other European countries. *Heredity*, 76: 551-560.
- ARIAS, J.; SÁNCHEZ, L. & MARTÍNEZ, P. 1995. Low stocking incidence in brown trout from northwestern Spain monitored by *LDH-5\** diagnostic marker. *J. Fish. Biol.*, 47(A): 170-176.
- AVISE, J. C. & HAMRICK J.L. (Ed.). 1996. *Conservation Genetics: case histories from nature*. Chapman & Hall. New York. 512 p.
- BARBAT-LETERRIER, A.; GUYOMARD, R. & KRIEG, F. 1989. Introgression between introduced domesticated strains and mediterranean native populations of brown trout (*Salmo trutta*, L.). *Aquatic Living Resources*, 2: 215-223.
- BEADOU, D.; CATTANEO-BERREBI, G. & BERREBI, P. 1994. Impacts génétiques des repeuplements en truites communes (*Salmo trutta* L.) sur les populations en place: cas du Bassin de l'Orb (Hérault). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 332: 83-92.
- BLANCO, G.; CAGIGAS, E.; VÁZQUEZ, E. & SÁNCHEZ, J. A. 1998. Genetic impact of introduced domesticated strains of brown trout, *Salmo trutta*, on native Spanish populations. In: *Stocking and Introduction of Fish*. (Cowx, I.G., ed.) Fishing News Book. Blackwell Science Ltd. Oxford. p. 371-379.
- CROZIER, W. W. & FERGUSON, A. 1986. Electrophoretic examination of the population structure of brown trout, *Salmo trutta* L., from the Lough Neagh catchment, Northern Ireland. *J. Fish. Biol.*, 28: 459-477.
- EVANS, D. O. & WILLOX, C. C. 1991. Loss of exploited, indigenous populations of lake trout, *Salvelinus namaycush*, by stocking of non-native stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 (Supplement 1): 134-147.
- FELSENSTEIN, J. 1993. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5c*. Department of Genetics. Univ. Washington. Seattle. 18 p.
- FERGUSON, A. 1988. Isozyme studies and their interpretation. In: *Prospects in Systematics* (D.L. Hawksworth, ed.). Systematics Association, Clarendon Press, Oxford. p. 184-201.
- FERGUSON, A. 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology*, 21: 35-46.
- FERGUSON, A. & TAGGART, J. B. 1991. Genetic Differentiation Among The Sympatric Brown Trout (*Salmo trutta*) Populations of Lough Melvin, Ireland. *Biol. J. Linn. Soc.*, 43: 221-137.
- GARCÍA DE JALÓN, D. & SCHMIDT G. ed. 1995. *Manual práctico para la gestión sostenible de la pesca fluvial*. AEMS, Girona. Spain. 169 p.
- GARCÍA-MARÍN, J. L.; JORDE, P. E.; RYMAN, N.; UTTER, F. & PLA, C. 1991. Management implications of genetic differentiation between native and hatchery populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. *Aquaculture*, 95: 235-249.
- GARCÍA-MARÍN, J. L. 1994. *Diferenciación genética de la trucha común (Salmo trutta) en España*. Edicions microfotogràfiques de la UAB. Bellaterra, Barcelona. 8 pp.
- GARCÍA-MARÍN, J. L. & PLA, C. 1996. Origins and relationships of native populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. *Heredity*, 77: 313-323.
- GARCÍA-MARÍN, J. L.; SANZ, N. & PLA, C. 1998. Proportions of Native and Introduced Spanish Rivers. *Conservation Biology*, 12 (2): 313-319.
- GOWER, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 315-328.
- HINDAR, K.; RYMAN, N. & UTTER, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 48: 45-57.
- KRIEG, F. & GUYOMARD, R. 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.): large geographical differentiation of wild population and high similarity of domesticated stocks. *Genet. Sel. Evol.*, 17: 225-242.
- KRUEGER, C. C. & MAY, B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 (12): 1877-1881.
- LEARY, R. B.; ALLENDORF, F. W. & SAGE, G. K. 1995. Hybridization and Introgression between introduced and native fish. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 15: 91-101.
- MARTÍNEZ, P.; ARIAS, J.; CASTRO, J. & SÁNCHEZ, L. 1993. Differential stocking incidence in brown trout (*Salmo trutta*) populations from Northwestern Spain. *Aquaculture*, 114: 203-216.
- MØLLER HANSEN, M.; LOESCHCKE, V.; RASMUSSEN, G. & SIMONSEN, V. 1993. Genetic differentiation among Danish brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Hereditas*, 118: 177-185.
- MORÁN, P.; PENDÁS, A. M.; GARCÍA-VAZQUEZ, E. & IZQUIERDO, J. 1991. Failure of a stocking policy of hatchery reared brown trout, *Salmo trutta* L., in Asturias, Spain, using *LDH-5\** as a genetic marker. *J. Fish Biol.*, 39: 117-123.
- MORÁN, P.; PENDÁS, A. M.; GARCÍA-VAZQUEZ, E.; IZQUIERDO, J. & LOBÓN-CERVIÁ, J. 1995. Estimates of gene flow among neighbouring populations of brown trout. *J. Fish Biol.*, 46: 593-602.
- MUÑOZ, G. 1988. *Crónica piscícola continental hispana*. ICONA. Madrid. 192 p.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.*, 106: 283-292.
- NEI, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Human Genet.*, 41: 225-233.
- OSINOV, A. G. 1988. Brown trout (*Salmo trutta* L., Salmonidae) in basins of the Black and Caspian seas: a population-genetic analysis. *Genetika*, 24: 2172-2186.
- PLA, C.; GARCÍA-MARÍN, J. L. & VILA, A. 1990. Utilisation des methodes génétiques comme instrument de gestion piscicole. *Bull. Soc. Zool. France*, 114: 31-45.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995a. GENEPOP (ver. 1.2): A population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86: 248-249.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995b. An exact test for population differentiation. *Evolution*, 49: 1280-1283.
- RIFFEL, M.; STORCH, V. & SCHREIBER, A. 1995. Allozyme variability of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations across the Rhenanian-Danubian watershed in southwest Germany. *Heredity*, 74: 241-249.
- ROHLF, F. J., 1993. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. (ver. 1.80). Exeter Software. Setanket, New York. 176 p.
- ROUSSET, F. & RAYMOND, M. 1995. Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics*, 140: 1413-1419.
- RYMAN, N.; ALLENDORF, F. W. & STAHL, G. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics*, 92: 247-262.
- RYMAN, N. 1983. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. *Aquaculture*, 33: 1-21.
- SHAKLEE, J. B.; ALLENDORF, F. W.; MORIZOT, D. C. & WHITT, G. S. 1990. Gene Nomenclature for Protein-Coding Loci in Fish. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 119: 2-15.
- SKAALA, Ø & NÆVDAL, G. 1989. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *J. Fish. Biol.*, 34: 597-605.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, CA. 573 p.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. *Biometry*, 2nd ed., W. H. Freeman and Company, San Francisco, CA. 859 p.
- SWOFFORD, D. L. & SELANDER, R. B. 1981. BIOSYS-1: a Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity*, 72: 281-283.
- TAGGART, J. B. & FERGUSON, A. 1986. Electrophoretic evaluation of a supplemental stocking program for brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture and Fisheries Management*, 17: 155-162.
- UTTER, F. M. 1994. Detrimental aspects of put-and-take trout stocking. *Fisheries*, 19: 8-9.
- UTTER, F. M. 1998. Genetic problems of hatchery-reared progeny released into the wild, and how to deal with them. *Bull. Mar. Biol.* (in press).