

DIVERSITE GENETIQUE MITOCHONDRIALE DE QUATRE POPULATIONS DE TRUITES DE CORSE ET ESTIMATION DE LA PERIODE D'ARRIVEE DES LIGNES DE TRUITES SUR L'ILE

Décembre 2020



<https://www.la-corse-autrement.com/la-riviere-du-cavu-corse/>

Analyses moléculaires et statistiques, interprétation, rédaction : Christelle Tougard

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier
UMR CNRS 5554, IRD 226, CIRAD 117 et EPHE
Université de Montpellier
Place Eugène Bataillon, cc065
F-34095 Montpellier cedex 05
*Tel : +33 (0)4 67 14 47 17
*Fax : +33 (0)4 67 14 36 22
E-mail : christelle.tougard@umontpellier.fr



1. Introduction

Depuis près de 30 ans, des analyses génétiques sur les truites de Corse ont été conduites à l'Université de Montpellier, principalement sous la direction de Patrick Berrebi, et plus récemment celle de Christelle Tougard. Les marqueurs utilisés ont tout d'abord été des marqueurs nucléaires (allozymes puis microsatellites). Plus récemment, en 2012 et 2013, deux études ont été conduites à partir de séquences d'un autre marqueur moléculaire, à savoir la région de contrôle (RC) de l'ADN mitochondrial (ADNmt).

Par comparaison avec des haplotypes (types génétiques) de truites décrits dans la littérature et disponibles dans GenBank (archive de données publiques contenant les séquences publiées, notamment de truites), l'étude de 2012 a permis de déterminer à quelles lignées connues de truites les haplotypes identifiés chez 38 populations de truites corses appartiennent : Atlantique (AT), Adriatique (AD), Marbrée (MA) ou Méditerranéenne (ME).

Dans le cadre de l'étude de 2013, l'origine continentale de certaines lignées a même pu être précisée grâce à un jeu de données soigneusement sélectionné. La lignée marbrée en Corse serait originaire de l'Ouest de la Slovénie, alors que la lignée méditerranéenne serait originaire d'une région située entre le Sud-Ouest de la France et le Nord-Est de l'Italie. L'origine de la lignée atlantique serait dans le Sud de la France. Seule l'origine de la lignée adriatique est incertaine. Ces études ont aussi montré que si quelques haplotypes sont présents sur le continent européen et en Corse, un grand nombre est en fait endémique de la Corse.

Dans la continuité de ces études, un stage de Master 1 (Manon Renouard)¹ a été réalisé en 2014 sous la direction de Christelle Tougard et Patrick Berrebi. Afin de renforcer les résultats précédemment obtenus et d'essayer de dater l'arrivée des différentes lignées de truites en Corse, une analyse combinée de la RC avec un autre marqueur mitochondrial, le gène du cytochrome *b* (*cytb*), a été menée sur près de 400 individus. Les quatre lignées identifiées seraient arrivées en Corse durant le Pléistocène (période du Quaternaire marquée par de nombreuses phases glaciaires et interglaciaires), et la première des lignées arrivée serait la lignée AD suivie des lignées ME, MA et AT. Cependant, des incertitudes subsistent car les relations phylogénétiques entre les lignées n'apparaissent pas pleinement résolues même en combinant ces deux marqueurs mitochondriaux, et il n'a pas encore été possible de préciser si les truites sont arrivées plutôt à la faveur de périodes glaciaires (froides) ou interglaciaires (plus chaudes).

Enfin, en 2018, une étude² portant sur le statut taxonomique de *Salmo macrostigma*, espèce à laquelle la truite ancestrale de Corse est souvent assimilée sur la base de caractères morphologiques, a montré que *S. macrostigma* n'est pas une espèce valide mais que l'holotype de *S. macrostigma* et des spécimens d'Algérie, Maroc et Sicile caractériseraient une nouvelle lignée mitochondriale de *Salmo trutta* (lignée nord-africaine ou NA). Cette étude a aussi montrée que la lignée NA n'est pas présente en Corse.

L'objectif du présent projet est, dans un premier temps, d'identifier clairement à quelles lignées mitochondriales connues de truites les individus (10/population) de quatre populations (Albarelli, Vivaggiu, Tacchione et Cavu) de truites de Corse appartiennent. Dans un second temps, une estimation des temps de divergence sera entreprise afin de tenter de déterminer la période d'arrivée des lignées de truites en Corse.

¹ Manon Renouard (2014) Etude phylogéographique des lignées de truites communes *Salmo trutta* en Corse. Master 1 Génétique et Biodiversité, Université de Montpellier.

² Tougard *et al.* (2018) *Journal of Fish Biology* **93**, 302-310. doi : 10.1111/jfb.13751

2. Matériel et méthodes

2.1 Echantillonnage

Les truites qui ont été étudiées dans le cadre de ce projet proviennent de quatre populations (10 ind. / pop.) de Corse. Le choix des populations s'est fait en concertation avec Stéphane Muracciole (FCPPMA). L'identification des haplotypes, et donc des lignées mitochondriales auxquelles ils appartiennent, s'est fait en replaçant le présent projet dans un cadre plus général. Pour cela, le jeu de données incluait toutes les populations de truites de Corse que nous avons étudiées dans le cadre des études 2012 et 2013 à partir de la RC et pour lesquelles leur appartenance aux lignées mitochondriales de truite est maintenant connue. Chaque population est localisée sur une carte de la Corse (Fig. 1). Les détails concernant ces populations (rivières, bassins versants, n° des individus, programmes) sont présentés dans le Tableau 1.

2.2 Analyses moléculaires

Les analyses effectuées sont des analyses classiques en biologie moléculaires. Elles se décomposent principalement en trois étapes :

- **Extraction de l'ADN total**³ à partir de fragments de nageoires des truites sélectionnées dans la banque de tissus de l'ISEM ou fournies par Patrick Berrebi ;
- **Amplification du marqueur moléculaire** choisi, c'est-à-dire dans le cas présent, la totalité de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial (≈ 1020 paires de base). Cette amplification s'est faite à l'aide des amorces StDLF (5'-TAGTGCTCAGAGAAAGGAGA -3') et StDLR (5'-GCTTCAGTGTTATGCTTTAG -3') ;
- **Obtention des séquences nucléotidiques**, support moléculaire nécessaire aux analyses statistiques⁴.

2.3 Analyses phylogénétiques

Les séquences obtenues ont été alignées manuellement à l'aide du logiciel MEGA⁵. Cette étape permet de mettre en évidence les similarités mais surtout les différences, ou mutations, présentes dans les séquences. Elle est essentielle pour entreprendre les reconstructions phylogénétiques et ainsi mettre en évidence les relations de parenté entre les différentes populations.

Les reconstructions phylogénétiques ont été menées par le biais d'une méthode probabiliste : la méthode du maximum de vraisemblance (logiciel PhyML⁶). Un arbre phylogénétique a été construit à partir des séquences de truites de Corse (projets 2012, 2013 et 2020). Des séquences de belushke, *Salmo ohridanus* (échantillon A165, séquence non publiée), de truite à lèvres molles, *S. obtusirostris* (n° d'accèsion GenBank : LT617633), et de saumon, *S. salar* (n° d'accèsion GenBank : U12143 et AF133701), ont été utilisées comme groupe externe pour enraciner l'arbre et permettre d'estimer les temps de divergence.

³ Kit Dneasy Blood and Tissue de Qiagen ; <https://www.qiagen.com/br/products/top-sellers/dneasy-blood-and-tissue-kit/>

⁴ Plateforme Séquençage-Génotypage du LabEx CeMEB, Montpellier : <https://genseq.umontpellier.fr/WordPress/>

⁵ Kumar *et al.* (2016) *Molecular Biology and Evolution* **33**, 1870-1874. doi: 10.1093/molbev/msw054

⁶ Guidon *et al.* (2003) *Systematic Biology* **59**, 307-321. doi: 10.1093/sysbio/syq010

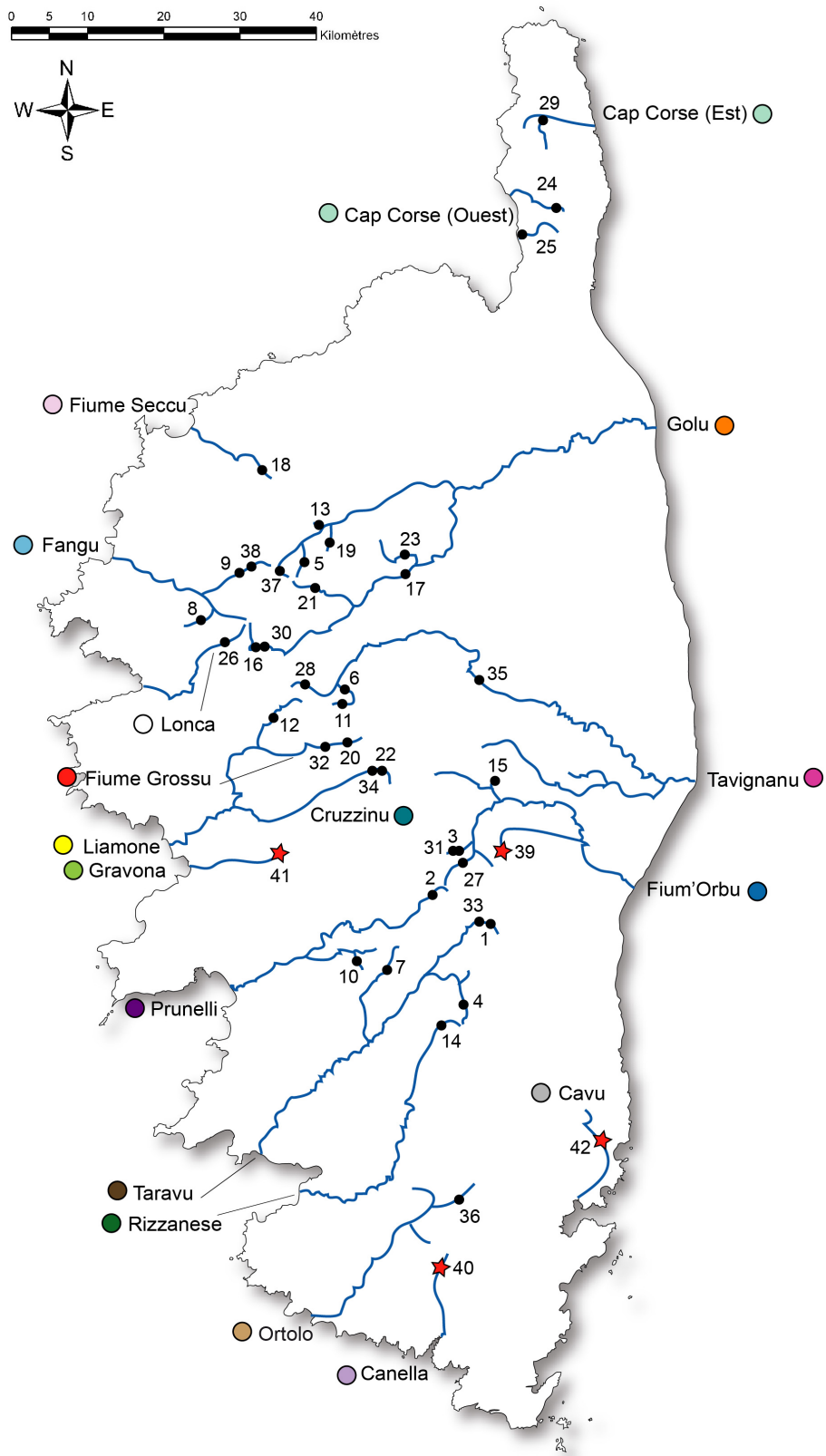


Figure 1 : Localisation des différentes populations corses étudiées dans le cadre du présent projet. Les quatre nouvelles populations (Albarelli, Vivaggiu, Tacchione et Cavu) sont indiquées par des étoiles rouges. Les numéros et les couleurs font référence, respectivement, aux rivières et aux bassins versants listés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Liste des populations (rivières) étudiées dans le cadre du présent projet.

	Rivière	Bassin Versant	Nb d'individus	Echantillons	Référence
1*	Uccialinu	Taravu	5	T08015-T08019	LIFE01
2	Val d'Ese	Prunelli	5	T08054-T08057, T08073	LIFE03
3	Rina	Fium'Orbu	5	T08094-T08097, T08113	LIFE05
4	Veraculongu	Taravu	5	T08115-T08119	LIFE06
5	A Manica	Golu	5	T08134, T08138, T08143, T08148, T08153	LIFE07
6	Paratella	Prunelli	5	T08197-T08201	LIFE10
7	Chjuva	Taravu	4	T08261-T08264	LIFE13
8	E Rocce	Fangu	5	T08314, T08318, T08323, T08328, T08333	LIFE16
9	Bocca Bianca	Fangu	7	T08334-T08336, T08338, T08343, T08348, T08353	LIFE17
10	Carnevalle	Prunelli	3	T08357, T08362, T08363	LIFE19
11	Puzzatelli	Tavignanu	5	T08368-T08372	LIFE20
12	Botaro	Liamone	5	T08399, T08403, T08408, T8413, T08417	LIFE22
13	E Ventose	Golu	5	T08530-T08534	LIFE31
14	Chjuvone	Rizzanese	5	T07703, T07707, T07712, T07717, T07721	LIFE35
15	Susinelle-Ruello	Fium'Orbu	5	T09232-T09236	LIFE42
16	E Radule	Golu	5	T10159-T10163	LIFE52
17	U Golu	Golu	5	T10179, T10183, T10188, T10193, T10198	LIFE53
18	Lette	Fiume Seccu	5	T10588, T10592, T10597, T10602, T10606	LIFE54
19	Corbica	Golu	5	T10788-T10792	LIFE60
20	Belle Bone	Fiume Grossu	5	T15388-T15392	OE2
21	Ercu	Golu	5	T15408-T15412	OE3
22	Corrachia	Cruzzinu	5	T15468-T15472	OE6
23	Ancinu	Golu	5	T18483-T18487	OE12
24	Olcani	Cap Corse (Ouest)	5	T18511-T18515	OE13
25	Olmata du Cap	Cap Corse (Ouest)	5	T18531-T18535	OE14
26	Forca a i Tassi	Lonca	5	T18584-T18587, T18603	OE17
27	Pont de Marmano**	Fium'Orbu	5	T09212-T09216	LIFE41
28	Ninu	Tavignanu	4	T19863-T19866	OE19
29	U Furcone	Cap Corse (Est)	5	T19957-T19961	OE23
30	Haut Golu	Golu	4	T03088-T03091	-
31	Pozzi di Marmanu	Fium'Orbu	3	T08279, T08281, T08283	LIFE14
32	Coreccia	Liamone	5	T05921, T05923, T05925, T05927, T05928	LIFE38
33	Ciaccia	Tavaru	1	T09295	LIFE45
34	Zo'icu	Liamone	5	T09343, T09347, T09352, T09357, T09361	LIFE48
35	Paratella	Tavignanu	5	T15508, T15509, T15510, T15511, T15512	OE08
36	Lataga	Ortolo	5	T18605, T18607, T18609, T18611, T18613	OE18
37	Tassinetta	Golu	5	T23316, T23317, T23320, T23322, T23323	OE27
38	Maghjine	Fangu	5	T23331, T23333, T23335, T23337, T23339	OE28
39	Albarelli	Fium'Orbu	10	T26628, T26630, T26632, T26634, T26636, T26638, T26640, T26642, T26644, T26645	OE35
40	Vivaggiu	Canella	10	T26649, T26650, T26651, T26655, T26656, T26659, T26662, T26664, T26665, T26666	OE36
41	Tacchione	Gravona	10	T28409, T28411, T28413, T28415, T28417, T28419, T28421, T28423, T28425, T28427	OE42
42	Cavu	Cavu	10	T12601, T12603, T12605, T12609, T12611, T12613, T12615, T12617, T12619, T12620	-

* numéro des populations sur la Figure 1

2.4 Diversité et structure des populations

Des études complémentaires (divergences génétiques et indices de diversité) ont été conduites afin d'estimer la variabilité génétique au sein mais surtout entre les lignées identifiées pour les truites de Corse (projets 2012, 2013 et 2020). Les distances génétiques intra- et interlignées ont été estimées à l'aide du logiciel MEGA. Les indices de diversité (diversités nucléotidique et haplotypique, nombre moyen de différences en comparant 2 à 2 les séquences) ont été obtenus à l'aide du logiciel DnaSP⁷.

La structure des populations a été étudiée par le biais d'un réseau d'haplotypes. Les haplotypes ont été définis grâce au logiciel DnaSP, et les réseaux ont été construits avec le logiciel PopART⁸.

2.5 Datation moléculaire

Pour estimer les temps de divergence entre les lignées et identifier la période durant laquelle ces lignées seraient arrivées en Corse, deux analyses ont été conduites. En effet, il n'est pas possible d'estimer avec une très grande précision quand la truite commune est arrivée en Corse car des haplotypes sont communs aux populations continentales et aux populations corses. En revanche, la période d'arrivée des truites pour chaque lignée devrait se situer entre le moment où les lignées se sont formées sur le continent et le moment où des haplotypes retrouvés uniquement en Corse se sont différenciés. Une analyse a donc été conduite sur un jeu de données incluant des haplotypes connus pour des populations continentales (Annexe 1) et populations corses et appartenant aux lignées AD, AT, MA et ME (jeu de données n°1 = JD1). Une autre analyse a porté sur un jeu de données n'incluant que les haplotypes endémiques de Corse et appartenant également aux lignées AD, AT, MA et ME (jeu de données n°2 = JD2).

Les temps de divergence entre les différentes lignées ont été estimés à l'aide du logiciel BEAST⁹ en utilisant deux points de calibration : 16-10 millions d'années (Ma) pour l'origine du genre *Salmo* ; 5-4 Ma pour l'origine du groupe formé par *S. ohridanus*, *S. obtusirostris* et *S. trutta*¹⁰.

3. Résultats

3.1 Reconstructions phylogénétiques

L'alignement des séquences de la région de contrôle comporte 1019 paires de base, dont 976 sites constants, 40 sites variables et 31 sites phylogénétiquement informatifs. Le polyT présent entre les positions 551 et 564 comprend 13 ou 14T chez les populations de Corse. Cependant, l'utilisation de nouvelles technologies de séquençage (séquençage dit à haut-débit) montre que le polyT à 13T est dû à une erreur de séquençage de l'ancienne technologie (séquençage Sanger). Nombre d'haplotypes archivés dans GenBank se distingue uniquement sur la base de 13 ou 14T alors qu'ils correspondent en fait au même haplotype du fait de cette erreur de séquençage. Pour cette raison, le poly T a été retiré pour les analyses liées à la définition des haplotypes. Cela ne remet cependant pas en question l'attribution de ces haplotypes aux lignées connues de truites.

La Figure 2 présente la topologie de l'arbre obtenu avec la méthode du maximum de vraisemblance. L'utilisation de *S. ohridanus* et *S. obtusirostris* en plus de *S. salar* comme

⁷ Ramos-Onzins & Rozas (2002) *Molecular Biology and Evolution* **19**, 2092-2100. doi : 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004034

⁸ Leigh & Bryant (2015) *Methods in Ecology and Evolution* **6**, 1110-1116. doi : 10.1111/2041-210X.12410

⁹ Bouckaert et al. (2014) *PLoS Computational Biology* **10**, e1003537. doi : 0.1371/journal.pcbi.1003537

¹⁰ TimeTree : <http://www.timetree.org/>

outgroup ne permet pas de confirmer la monophylie de *S. trutta*, comme c'est souvent le cas pour les études phylogénétiques basées uniquement sur la région de contrôle. Les truites de Corse se distribuent dans les quatre lignées connues de truite (AD, AT, MA et ME) sans que les relations de parenté de ces lignées soient pour autant résolues. Seule la lignée AT apparaît comme un groupe fortement soutenu. Comme précédemment, la lignée MA est incluse dans la lignée AD.

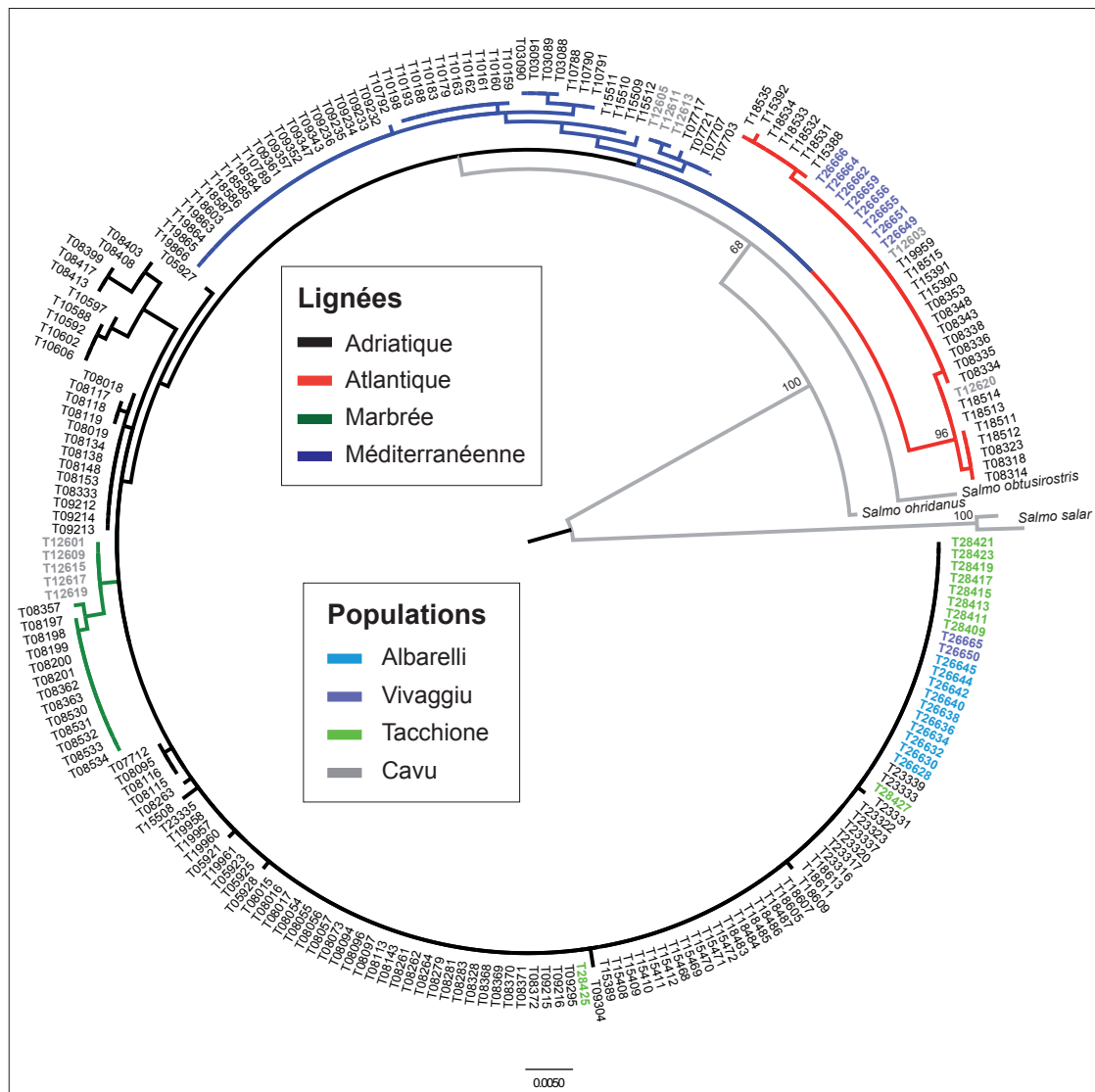


Figure 2 : Arbre reconstruit en maximum de vraisemblance à partir des séquences de la région de contrôle de truites de Corse (projets 2012, 2013 et 2020). Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstraps ($\geq 50\%$).

En ce qui concerne la présente étude, les individus des populations Albarelli et Tacchione appartiennent tous à la lignée AD, alors que les individus de la population Vivaggiu se répartissent entre les lignées AT et AD. Les individus de la population Cavu appartiennent à trois lignées : AT (2 ind.), ME (3 ind.) et MA (5 ind.).

Tableau 2 : Divergences génétiques au sein et entre les lignées de truites de Corse.

	AD	AT	MA	ME
AD	0,0016 (0,0005)^a	0.003 ^c	0.002	0.002
AT	0.009 ^b	0,0010 (0,0007)	0.003	0.003
MA	0.005	0.009	0,0014 (0,0006)	0.003
ME	0.007	0.010	0.008	0,0019 (0,0008)

divergence génétique ^a intralignée (erreur standard), ^b interlignée et ^c erreur standard de la divergence interlignée.

Tableau 3 : Indices de diversité génétique (N = nombre de séquences ; nh = nombre d'haplotypes ; π = diversité nucléotidique ; h = diversité haplotypique ; k = nombre moyen de différences en comparant deux à deux les séquences).

	N	nh	π	h (sd) ^a	k
AD	119	15	0,0016	0,482 (0,056)	1,604
AT	35	5	0,0010	0,634 (0,075)	1,002
MA	18	5	0,0020	0,641 (0,097)	2,013
ME	48	11	0,0020	0,778 (0,048)	1,999

^a sd = erreur standard

3.2 Diversité génétique

Le pourcentage de divergence génétique a été estimé au sein des lignées mais aussi entre les lignées de truites de Corse (Tab. 2). La divergence intralignée est comprise entre 0,10% et 0,19% (0,03 – 0,21% en 2012 et 0,03 – 0,17% en 2013), alors que la divergence interlignée est comprise entre 0,5% et 1,0% (0,5 et 1,2% en 2012 et 0,5 et 07% en 2013). Dans les deux cas, ces divergences sont faibles et restent proches des valeurs obtenues précédemment.

Les indices de diversité présentent des valeurs homogènes mais relativement faibles quelque soit la lignée considérée (Tab.3). La diversité nucléotidique (π) est comprise entre 0,10 et 0,20% (0,12 – 0,24% en 2012 et 0,03 et 0,16% en 2013), alors que la diversité haplotypique (h) est comprise entre 0,482 et 0,778 (0,552 – 0,725 en 2012 et 0,077 – 0,739 en 2013). Enfin, le nombre moyen de nucléotides divergents lorsqu'on compare deux à deux les séquences (k) est compris entre 1,002 et 2,013 (1,111 - 2,232 en 2012 et 0,077 – 1,532 en 2013).

Malgré des valeurs faibles de divergence et de diversité, les lignées en Corse qui présente le plus de diversité génétique semblent être la lignée ME, comme dans les études de 2012 et 2013, et la lignée MA.

3.3 Structure des populations

Nous rappelons ici que l'identification des haplotypes s'est faite en retirant le polyT qui caractérise la région de contrôle de la truite. De ce fait, les haplotypes identifiés dans la présente étude peuvent être légèrement différents de ceux identifiés lors des études de 2012 et 2013, nombre d'haplotypes archivés dans GenBank ou considérés comme endémiques étant seulement définis par la présence de 13 ou 14 T.

Trente-sept haplotypes ont pu être identifiés pour les truites de Corse (cf. détail par lignée dans Tab. 4 et Fig. 3). Quatre nouveaux haplotypes ont pu être identifiés : ME_C12, ME_C13 et ME_C14 correspondant à trois individus de la population Cavu ; AD_C20 correspondant à un individu d'une population du Taravu ; MA_C3 correspondant à cinq

Tableau 4 : Liste des haplotypes et des individus correspondants. Les nouveaux haplotypes (par rapport aux études 2012 et 2013) sont en rouge, et les individus en couleur sont les spécimens de Corse inclus dans la présente étude.

Haplotypes	Individus
Méditerranéen	
ME_C1	T10159, T10160, T10161, T10162, T10163, T10179, T10183, T10188, T10193, T10198
ME_C2	T03088, T03089, T03090, T03091
ME_C3	T10788, T10789, T10791
ME_C4+C5+C6	T09232, T09233, T09234, T09235, T09236, T10790, T18584, T18585, T18586, T18587, T18603, T19863, T19864, T19865, T19866, T09343, T09347, T09352, T09357, T09361
ME_C7	T07703, T07707, T07721,
ME_C8	T07717
ME_C9	T10792
ME_C10	T15512
ME_C11	T05927
ME_C12	T12605
ME_C13	T12611
ME_C14	T12613
Mecs14 (AY836363)	T15509, T15510, T15511
Adriatique	
AD_C1	T08399, T08413, T08417
AD_C2	T08403, T08408
AD_C3	T10588, T10592, T10602, T10606
AD_C4	T10597
AD_C5	T08117, T08118, T08119
AD_C6	T08018, T08019, T08134, T08138, T08148, T08153, T08333, T09212, T09213, T09214
AD_C7+C8+C13+C16+C18	T08015, T08016, T08017, T08054, T08055, T08056, T08057, T08073, T08094, T08096, T08097, T08113, T08143, T08261, T08262, T08264, T09295, T08328, T08368, T08369, T08370, T08371, T08372, T15389, T15408, T15409, T15410, T15411, T15412, T15468, T15469, T15470, T15471, T15472, T18483, T18484, T18485, T18486, T18487, T09215, T09216, T19957, T19958, T19960, T19961, T08279, T08281, T08283, T05923, T05925, T18605, T18607, T18611, T18613, T23322, T23333, T23335, T23339, T26628, T26630, T26632, T26634, T26636, T26638, T26640, T26642, T26644, T26645, T26650, T26665, T28409, T28411, T28413, T28415, T28417, T28419, T28421, T28423, T28425, T28427
AD_C9	T08095, T08115, T08116, T07712
AD_C10	T08263
AD_C11	T18609
AD_C12	T23316, T23317, T23320, T23323, T23337
AD_C14	T23331
AD_C15	T15508
AD_C17	T05928
AD_C19	T05921
AD_C20	T09304
Marbré	
MA_C1	T08197, T08198, T08199, T08200, T08201, T08362, T08363, T08530, T08531, T08532, T08533, T08534
MA_C2	T08357
MA_C3	T12601, T12609, T12615, T12617, T12619
Atlantique	
AT_C1	T15392
AT1 (AF273086)	T08314, T08318, T08323, T18511, T18512
AT4 (AF274575)	T15388, T18531, T18532, T18533, T18534, T18535
AT3 (AF274574)	T18513, T18514, T12620
AT2 (AF273087)	T08334, T08335, T08336, T08338, T08343, T08348, T08353, T15390, T15391, T18515, T19959, T12603, T26649, T26651, T26655, T26656, T26659, T26662, T26664, T26666

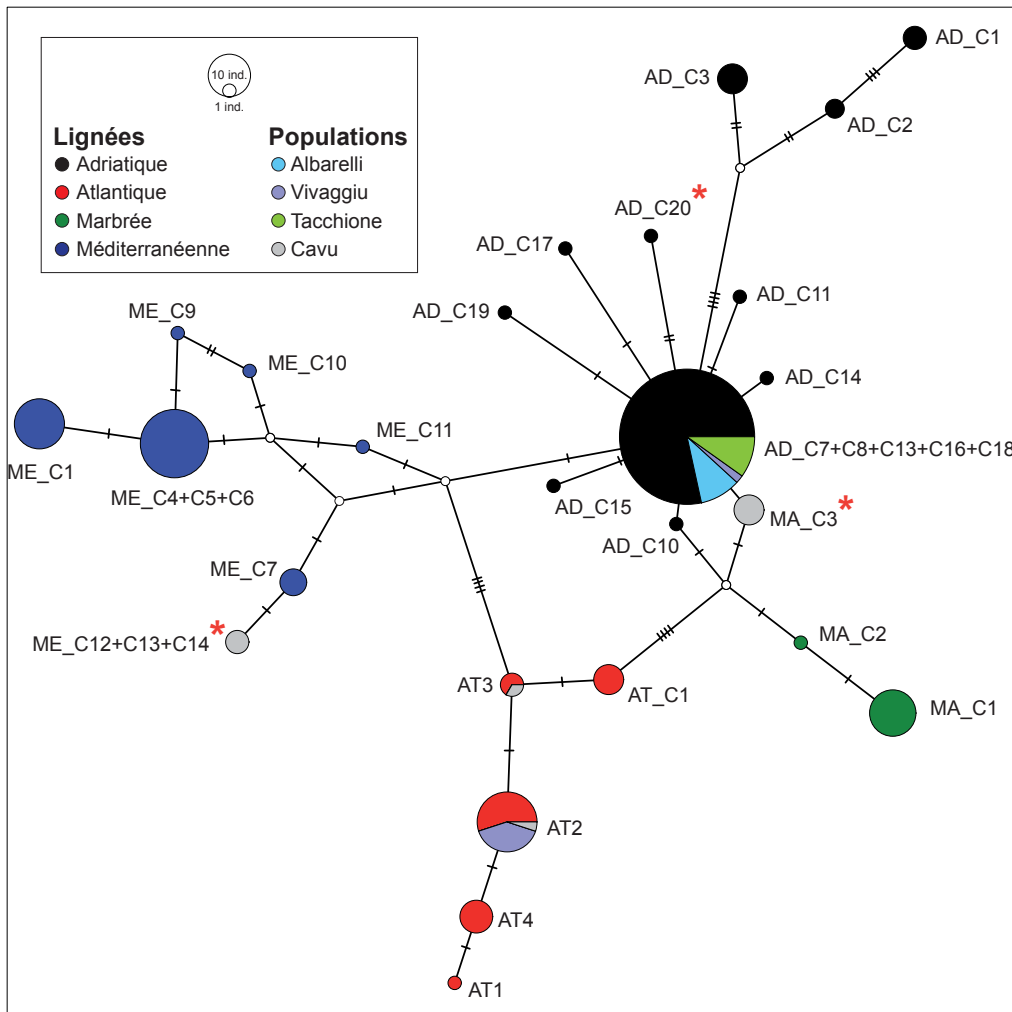


Figure 3: Réseau obtenu à partir des haplotypes identifiés pour les populations de truites de Corse. Les nouveaux haplotypes sont marqués par un astérisque rouge. Le logiciel PopART, utilisé pour la construction de ce réseau d'haplotypes, masque les haplotypes qui contiennent plus de 5% de bases (A, C, G ou T) indéterminées (généralement représentées par des gaps dans les séquences). C'est pourquoi tous les haplotypes listés dans ce tableau ne sont pas représentés dans ce réseau.

individus de la population Cavu. Les 10 individus des populations Albarelli et Tacchione ainsi que deux individus de la population Vivaggiu sont caractérisés par un haplotype endémique de Corse et déjà identifié en 2012 (AD_C7), alors que les autres individus des populations Cavu et Vivaggiu sont des haplotypes de la lignée AT (AT2 et AT3), considérés comme caractéristiques des truites de pisciculture¹¹.

Des contradictions existent entre les résultats obtenus avec la région de contrôle et ceux obtenus à partir de marqueurs nucléaires (Tab. 5), en particulier pour les populations Albarelli (100%AD vs 100%ME, respectivement) et Vivaggiu (80%AT et 20%AD vs 94%C et 6% AT), alors que les résultats obtenus pour la population Tacchione sont concordants (100%AD/C).

¹¹ Cortey et al. (2004) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33, 831-844. doi :10.1016/j.ympev.2004.08.012

Tableau 5 : Liste des populations (rivières) étudiées dans le cadre du présent projet. Pour chacune, sont mis en correspondance les résultats antérieurs (microsatellites) avec les résultats présents (ADN mitochondrial).

	Rivière	Bassin Versant	Microsatellites	Lignées ADNmt	Haplotypes	Echantillons
1	Uccialinu	Taravu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7	T08015-T08019
2	Val d'Ese	Prunelli	100% C	5 AD	AD_C7	T08054-T08057, T08073
3	Rina	Fium'Orbu	100% C	5 AD	AD_C7, AD_C9	T08094-T08097, T08113
4	Veraculongu	Taravu	100% C	5 AD	AD_C5, AD_C9	T08115-T08119
5	A Manica	Golu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7	T08134, T08138, T08143, T08148, T08153
6	Paratella	Prunelli	100% C	5 MA	MA_C1	T08197-T08201
7	Chjuva	Taravu	90% C 5% ME 5% AT	4 AD	AD_C7, AD_C10	T08261-T08264
8	E Rocce	Fangu	90% C 10% AT	2 AD, 3 AT	AD_C6, AD_C7, AT_C2	T08314, T08318, T08323, T08328, T08333
9	Bocca Bianca	Fangu	89% C 11% AT	7 AT	AT2	T08334-T08336, T08338, T08343, T08348, T08353
10	Carneville	Prunelli	100% C	3 MA	MA_C1, MA_C2	T08357, T08362, T08363
11	Puzzatelli	Tavignanu	100% C	5 AD	AD_C7	T08368-T08372
12	Botaro	Liamone	81% C 17% ME	5 AD	AD_C1, AD_C2	T08399, T08403, T08408, T8413, T08417
13	E Ventose	Golu	100% C	5 MA	MA_C1	T08530-T08534
14	Chjuvone	Rizzanese	100% C	1 AD, 4 ME	AD_C9, ME_C7, ME_C8	T07703, T07707, T07712, T07717, T07721
15	Susinnelle-Ruello	Fium'Orbu	89% C 11% ME	5 ME	ME_C4	T09232-T09236
16	E Radule	Golu	100% C	5 ME	ME_C1	T10159-T10163
17	U Golu	Golu	100 ME	5 ME	ME_C1	T10179, T10183, T10188, T10193, T10198
18	Lette	Fiume Seccu	100% C	5 AD	AD_C3, AD_C4	T10588, T10592, T10597, T10602, T10606
19	Corbica	Golu	100% C	5 ME	ME_C3, ME_C4, ME_C9	T10788-T10792
20	Belle Bone	Fiume Grossu	96% C 4% AT	1 AD, 4 AT	AD_C7, AT4, AT2, AT_C1	T15388-T15392
21	Ercu	Golu	94% C 6% AT	5 AD	AD_C7	T15408-T15412
22	Corrachia	Cruzzinu	95% C 5% AT	5 AD	AD_C7, AD_C8	T15468-T15472
23	Ancinu	Golu	97% C 3% AT	5 AD	AD_C7	T18483-T18487
24	Olcani	Cap Corse (Ouest)	99% C 1% AT	5 AT	AT_C2, AT3, AT2	T18511-T18515
25	Olmata du Cap	Cap Corse (Ouest)	98% C 2% AT	5 AT	AT4	T18531-T18535
26	Forca a i Tassi	Lonca	100% C	5 ME	ME_C4	T18584-T18587, T18603
27	Pont de Marmano**	Fium'Orbu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7	T09212-T09216
28	Ninu	Tavignanu	90% Me 10% C	4 ME	ME_C5	T19863-T19866
29	U Furcone	Cap Corse (Est)	95% ? 5% AT	4 AD, 1 AT	AD_C7, AT2	T19957-T19961
30	Haut Golu	Golu	-	4 ME	ME_C2	T03088-T03091
31	Pozzi di Marmanu	Fium'Orbu	100% C	3 AD	AD_C7	T08279, T08281, T08283
32	Coreccia	Liamone	82% C, 18% AT	4 AD, 1 ME	AD_C7, AD_17, AD_19, ME_C11	T05921, T05923, T05925, T05927, T05928
33	Ciaccia	Tavaru	100% C	1 AD	AD_C7	T09295
34	Zoïcu	Liamone	12% C, 88% ME	5 ME	ME_C4	T09343, T09347, T09352, T09357, T09361
35	Paratella	Tavignanu	99% C, 1% AT	1 AD, 4 ME	AD_C15, ME_C10, MEcs14	T15508, T15509, T15510, T15511, T15512
36	Lataga	Ortolo	99% C, 1% AT	5 AD	AD_C7, AD_C11	T18605, T18607, T18609, T18611, T18613
37	Tassinetta	Golu	100% ME	5 AD	AD_C12, AD_C7	T23316, T23317, T23320, T23322, T23323
38	Maghjine	Fangu	98% C, 2% AT	5 AD	AD_C7, AD_C12, AD_C14	T23331, T23333, T23335, T23337, T23339
39	Albarelli	Fium'Orbu	100% ME	10 AD	AD_C7	T26628, T26630, T26632, T26634, T26636, T26638, T26640, T26642, T26644, T26645
40	Vivaggiu	Canella	94% C, 6% AT	8 AT, 2 AD	AT2, AD_C7	T26649, T26650, T26651, T26655, T26656, T26659, T26662, T26664, T26665, T26666
41	Tacchione	Gravona	100% C	10 AD	AD_C7	T28409, T28411, T28413, T28415, T28417, T28419, T28421, T28423, T28425, T28427
42	Cavu	Cavu	-	3 ME, 5 MA, 2 AT	ME_C12-14, MA_C3, AT3, AT2	T12601, T12603, T12605, T12609, T12611, T12613, T12615, T12617, T12619, T12620

Tableau 6 : Estimation des temps de divergence en millions d'années pour les différentes lignées mitochondriales de truites à partir des jeux de données JD1 (haplotypes continentaux + haplotypes corses) et JD2 (haplotypes endémiques de Corse). Les valeurs entre parenthèses correspondent à un intervalle de confiance de 95%.

Lignées	JD1	JD2
Adriatique	3,23 (5,26 – 4,10)	1,94 (3,49 - 0,60)
Atlantique	3,04 (4,09 – 1,92)	après 0,43
Marbrée	2,26 (3,68 – 0,83)	0,89 (2,29 - 0,04)
Méditerranéenne	3,34 (4,54 - 2,07)	1,89 (3,59 – 0,46)

3.4 Datation moléculaire

Les temps de divergence estimés (Tab. 6) pour les lignées à partir du jeu de données total (JD1) suggèrent que les lignées ME, AD et AT se seraient différenciées à la fin du Pliocène (entre 3,30 Ma, et 3,00 Ma). Seule la lignée MA se serait différenciée au début du Pléistocène ($\approx 2,25$ Ma). Tous les haplotypes endémiques de Corse (JD2) se sont différenciés au cours du Pléistocène, tout d'abord au sein de la lignée AD ($\approx 1,95$ Ma), puis des lignées ME ($\approx 1,90$ Ma), MA ($\approx 0,90$ Ma) et AT (après 0,43 Ma). Dans ce dernier cas, il n'a pas été possible d'estimer le temps de divergence avec plus de précision car un seul haplotype AT est endémique en Corse.

4. Interprétations – Conclusions

L'analyse de la région de contrôle pour quatre populations (40 individus) de truites de Corse confirme l'appartenance de ces truites aux lignées AD, MA, ME et AT même si des contradictions existent entre les analyses antérieures basées sur des marqueurs nucléaires (microsatellites) et la présente étude. Dans le cas de la population de Vivaggiu, les contradictions entre les lignées AD et AT pourraient s'expliquer par des hybridations entre populations naturelles (AD) et populations domestiques (AT) qui s'expriment différemment selon les marqueurs considérés. En effet, les marqueurs nucléaires et mitochondriaux n'ont pas le même taux d'évolution, le taux étant plus rapide pour les premiers. Ainsi les marqueurs mitochondriaux permettent de connaître l'histoire ancienne des populations, alors que les microsatellites racontent une histoire plus récente et sont donc plus à même d'enregistrer les introgressions récentes. Ces introgressions peuvent même aller jusqu'à l'élimination des types génétiques nucléaires minoritaires comme cela pourrait être le cas pour la population Albarelli où il existe une très forte contradiction entre données mitochondriales (100% AD) et données nucléaires (100% ME). Cette contradiction, en tout cas, ne peut être due à une erreur d'assignation du marqueur mitochondrial puisque les lignées AD et ME sont génétiquement bien distinctes (contrairement aux lignées MA et AD ; cf. Fig. 2). Nous ne pouvons rien dire sur la diversité de la population Cavu puisqu'il n'y a pas eu, à ce jour, d'études à partir de marqueurs nucléaires.

Il n'est pas évident de dater avec précision l'arrivée de la truite en Corse puisque des haplotypes largement distribués sur le continent européen pour les lignées AT, et ME sont aussi présents dans les populations corses. Cependant, la majorité des haplotypes identifiés en Corse sont des haplotypes endémiques à la Corse (Tab. 4 ; seuls les haplotypes Mecs-14 et AT1-4 sont connus en Corse). Nous pouvons donc considérer que les âges obtenus pour JD2 et qui correspondent à la différenciation des lignées en Corse, sont proches, bien que postérieures, à la période d'arrivée de chaque lignée en Corse. La chronologie obtenue dans

la présente étude (JD2 dans Tab. 6) est concordante avec la chronologie obtenue par Manon Renouard pour le cytb. Cependant, les âges obtenus par Manon étaient plus récents. Ceci peut s'expliquer par le taux d'évolution des marqueurs mitochondriaux utilisés (RC > cytb) et par les approches utilisées pour l'estimation des temps de divergence. Dans la présente étude, tous les âges obtenus pour JD2 correspondent à des périodes glaciaires ou de refroidissement. Au Pléistocène, la Corse était déjà bien séparée du continent¹². Cependant, le niveau de la Méditerranée, durant les périodes glaciaires, a été jusqu'à 120 m plus que ce qu'il est actuellement¹³¹⁴. Avec cette baisse du niveau de la mer, la Corse n'était alors séparée que d'environ 30 kms. Comme l'avait déjà suggéré Manon, nous pouvons faire l'hypothèse d'une colonisation de l'île suite à la traversée de la Méditerranée par la truite à la faveur d'une régression marine lors de périodes glaciaires. Cette hypothèse est d'autant plus probable que certains auteurs suggèrent que les truites continentales auraient pu adopter un comportement migratoire durant les périodes glaciaires¹⁵¹⁶. En ce qui concerne la lignée AT, il n'est pas possible de dire si l'arrivée de la truite s'est faite naturellement ou si cette arrivée est due à l'homme car le seul haplotype AT endémique de Corse est proche génétiquement de l'haplotype AT2, considéré comme caractéristique des truites de pisciculture mais la séparation de cet haplotype endémique de l'haplotype AT2 est relativement ancienne ($\approx 0,43$ Ma). Ces résultats sont encore une fois à prendre avec précaution car, comme illustré en Fig. 2, les relations de parenté entre les lignées ne sont pas clairement établies.

En perspective, il serait possible d'effectuer des analyses pour identifier les aires biogéographiques ancestrales et ainsi déterminer les voies de migration de la truite entre le continent et la Corse par le biais de marqueurs mitochondriaux (RC, cytb) et éventuellement nucléaires (à définir).

Fait à Montpellier le 8 décembre 2020.

¹² Garcia Castellanos *et al.* (2009) *Nature* **462**, 778-781. doi : 10.1038/nature08555

¹³ Lambeck & Purcell (2005) *Quaternary Science Reviews* **24**, 1969-1988. doi : 10.1016/j.quascirev.2004.06.025

¹⁴ Patarnello *et al.* (2007) *Molecular Ecology* **16**, 4426-4444. doi : 10.1111/j.1365-294X.2007.03477.x

¹⁵ Bendall *et al.* (2012) *Fisheries Management and Ecology* **19**, 475-483. doi : 10.1111/j.1365-2400.2011.00811.x

¹⁶ Boel *et al.* (2014) *Physiological and Biochemical Zoology* **87**, 334-345. doi : 10.1086/674869

Annexe 1 : Liste des haplotypes extraits de GenBank et utilisés pour l'estimation des temps de divergence pour le jeu de données total (JD1).

	N° Accession Genbank	Références ^a
Lignée AT		
ATcs11	AY836327	Cortey & García-Marín (2004)
ATcs12	AY836328	Cortey & García-Marín (2004)
ATcs13	AY836329	Cortey & García-Marín (2004)
ATcs14	EF530476	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs15	EF530477	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs16	EF530478	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs17	EF530479	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs18	EF530480	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs19	EF530481	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs21	EF530482	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs20	EF530482	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs22	EF530484	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs23	EF530485	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs24	EF530486	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs45	EF530505	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs46	EF530506	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs47	EF530507	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs48	EF530508	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs49	EF530509	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs50	EF530510	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs51	EF530511	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs52	EF530512	Cortey <i>et al.</i> (2009)
AT1	AF273086	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT2	AF273087	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT3	AF274574	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT4	AF274575	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT5	AF274576	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT6	AF274577	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT7	AF274578	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT9	AF274579	Cortey & García-Marín, unpubl.
AT10	AF274580	Cortey & García-Marín, unpubl.
Lignée AD		
ADC1	DQ381567	Sušnik <i>et al.</i> (2007)
ADM1	DQ381566	Sušnik <i>et al.</i> (2007)
ADZ1	DQ381565	Sušnik <i>et al.</i> (2007)
ADcs1	AY836330	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs2	AY836331	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs3	AY836332	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs4	AY836333	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs5	AY836334	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs6	AY836335	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs7	AY836336	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs8	AY836337	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs9	AY836338	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs10	AY836339	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs11	AY836340	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs12	AY836341	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs13	AY836342	Cortey & García-Marín (2004)

ADcs14	AY836343	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs15	AY836344	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs16	AY836345	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs17	AY836346	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs18	AY836347	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs19	AY836348	Cortey & García-Marín (2004)
ADcs20	AY836349	Cortey & García-Marín (2004)
Lignée MA		
MA1a	DQ841191	Meraner <i>et al.</i> (2007)
MA2a	DQ841189	Meraner <i>et al.</i> (2007)
MA2b	DQ841190	Meraner <i>et al.</i> (2007)
MAcs1	AY836365	Cortey & García-Marín (2004)
Lignée ME		
MEcs1	AY836350	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs2	AY836351	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs3	AY836352	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs4	AY836353	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs5	AY836354	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs6	AY836355	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs7	AY836356	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs8	AY836357	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs9	AY836358	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs10	AY836359	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs11	AY836360	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs12	AY836361	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs13	AY836362	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs14	AY836363	Cortey & García-Marín (2004)
MEcs15	AY836364	Cortey & García-Marín (2004)

^a Cortey, M., Pla, C. & García-Marín, J.-L. (2004). Historical biogeography of Mediterranean trout. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**, 831-844.

Cortey, M., Vera, M., Pla, C. & García-Marín, J.-L. (2009). Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society* **97**, 904-917.

Meraner A, Baric S, Pelster B, & Dalla Via J (2007) Trout (*Salmo trutta*) mitochondrial DNA polymorphism in the centre of the marble trout distribution area. *Hydrobiologia* **579**, 337-349.

Sušnik S, Snoj A, Wilson IF, Mrdak D, & Weiss S (2007) Historical demography of brown trout (*Salmo trutta*) in the Adriatic drainage including the putative *S. letnica* endemic to Lake Ohrid. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**, 63-76.