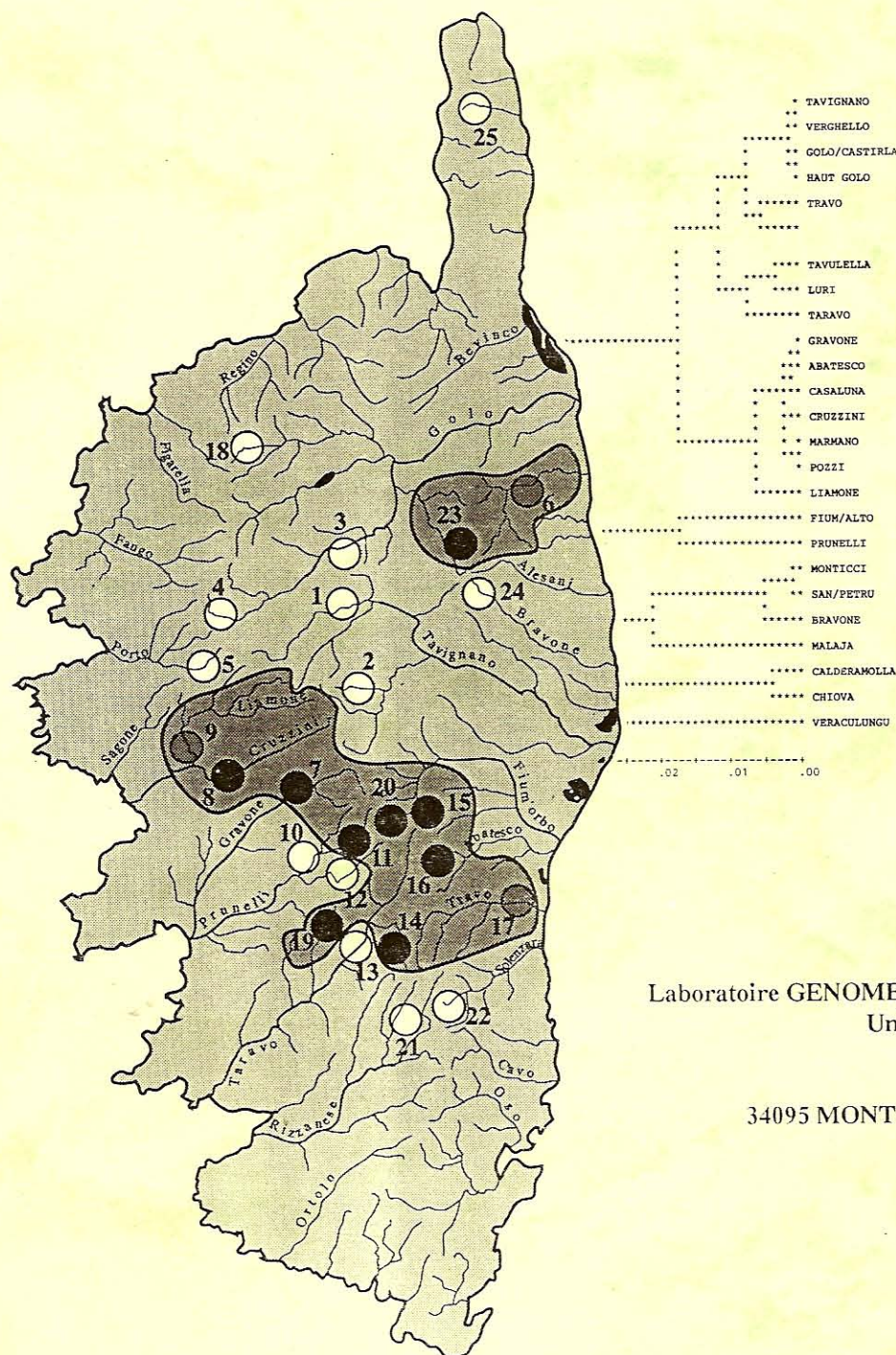


ETUDE GENETIQUE DES TRUITES DE CORSE

RAPPORT FINAL 1995

commande 1994 du Parc Naturel Régional de Corse



Novembre 1995

Patrick BERREBI
Laboratoire GENOME ET POPULATIONS
Université Montpellier 2
CC063
place E. Bataillon
34095 MONTPELLIER CEDEX 05

Patrick BERREBI
Laboratoire GENOME ET POPULATIONS
Université Montpellier 2
CC063
place E. Bataillon
34095 MONTPELLIER CEDEX 05

AVERTISSEMENT

Le rapport que vous avez entre les mains est le compte rendu de recherches commandées au Laboratoire Génome et Populations par un organisme demandeur. Il ne s'agit donc pas d'une publication scientifique proprement dite.

*La propriété des données décrites ici est double : elles appartiennent à l'organisme demandeur de l'étude et aux scientifiques producteurs des données. Cette double propriété entraîne des obligations : en aucun cas l'ensemble ou une partie de ce document ne peut être reproduit sans l'accord des deux parties, et en particulier, **toute reproduction des données de ce rapport par la presse doit faire l'objet d'un accord des deux parties.***

ETUDE GENETIQUE DES TRUITES DE CORSE

RAPPORT FINAL 1995

Introduction

L'année 1993 a fait l'objet de deux campagnes de pêche en Corse avec l'échantillonnage de 6 stations en mars et de 11 stations en juin. L'année 1994 a permis d'accéder à 8 stations supplémentaires, portant l'effectif total à 708 truites issues de 25 stations couvrant toute l'île. Ce gros effort soutenu financièrement par le Parc Naturel Régional de Corse et, pour la logistique et la connaissance des milieux, par la Fédération Départementale des AAPPMA et la DIREN, a permis d'aboutir à un "quadrillage" le plus serré jamais réalisé pour une analyse génétique des truites française. La liste de ces stations ainsi que le nombre de truites capturées sont indiqués dans le **tableau I**; leur localisation est donnée à la **figure 1**.

Les analyses (électrophorèses des protéines enzymatiques sur gel d'amidon horizontal) ont été effectuées par Ghislaine Cattaneo-Berrebi, les analyses statistiques et l'interprétation par Patrick Berrebi.

Notons tout de suite que notre laboratoire a décidé, cette année, de suivre la nouvelle nomenclature pour l'important marqueur <i>LDH*5</i> , adoptée par de nombreux chercheurs : alors que dans le passé (et précisément dans le rapport intermédiaire de 1994), l'allèle ancestral (méditerranéen) était nommé 105, il sera désormais nommé 100 . A l'inverse, le marqueur moderne (atlantique) précédemment nommé 100 sera nommé 90 .

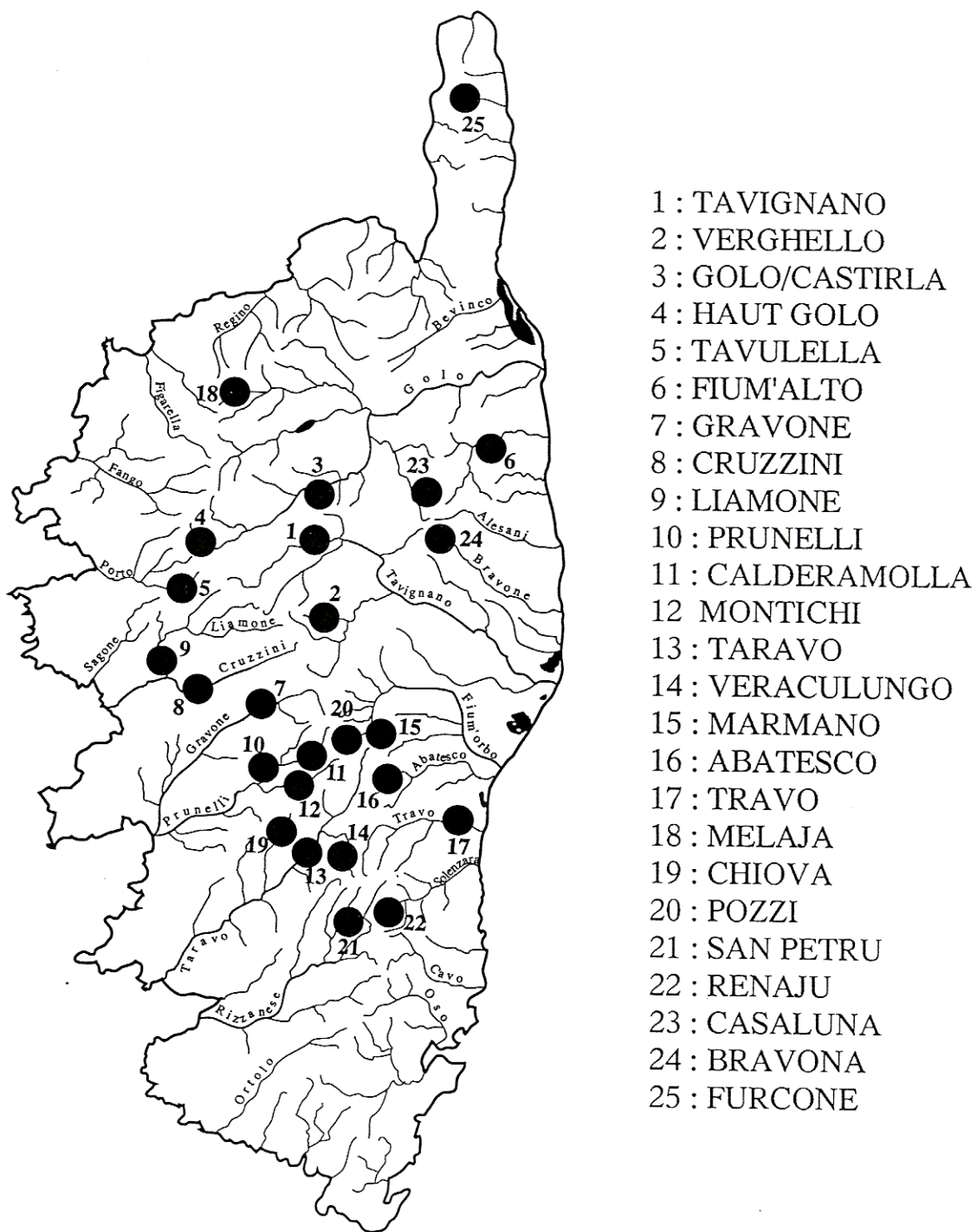


Figure 1 : Localisation des 25 stations d'échantillonnage en Corse.

n° collection	n° campagne	date	nom	localité	bassin	altitude (m)	sigles	abrévés	effectif
T686 à T712	S1 à S27	Mar-93	Tavignano	amont Corte	Tavignano	400	T	TAVI	27
T713 à T730	S28 à S45		Verghello	forêt Verghello	Tavignano	800	V	VERG	18
T731 à T760	S46 à S75		Golo(Castirla)	Castirla	Golo	450	G	GOLC	30
T761 à T787	S76 à S102		Haut Golo	Valdoniello	Golo	1000	H	HGOL	27
T788 à T822	S103 à S137		Tavulella	pont de Cristinacce	Porto	770	L	TAVU	35
T823 à T853	S138 à S168		Fium'Alto	Champlan	Fium'Alto	200	F	FIUM	31
T1024 à T1054	1 à 31	Jun-93	Gravone	pont de Vignale	Gravone	330	N	GRAV	31
T1055 à T1085	32 à 62		Cruzzini	pont d'Azzana	Liamone	220	C	CRUZ	31
T1086 à T1115	63 à 92		Liamone	pont de Belfiore	Liamone	350	W	LIAM	30
T1116 à T1146	93 à 123		Prunelli	pont Vecchio	Prunelli	620	P	PRUN	31
T1147 à T1180	124 à 161		Calderamolla	-	Prunelli	1200	E	CALD	34
T1181 à T1206	162 à 187		Montichi	-	Prunelli	350	M	MONT	26
T1207 à T1236	188 à 217		Taravo	Ponte Novo	Taravo	370	X	TARA	30
T1237 à T1264	218 à 245		Veraculungo	plateau Coscione	Taravo	110	U	VERA	28
T1265 à T1293	246 à 274		Marmano	forêt	Fium'Orbo	900	Y	MARM	29
T1294 à T1325	275 à 306		Abatesco	Pietrapola	Abatesco	180	A	ABAT	32
T1326 à T1353	307 à 334		Travo	route Chisa	Travo	100	R	TRAV	28
T2246 à T2272	A1 à A27	Mai-94	Melaja	forêt de Tartagine	Golo	980	J	MELA	27
T2273 / T2302	A28 à A57		Chiova	Frasseto	Taravo	898	O	CHIO	30
T2303 / T2327	A58 à A82		Pozzi	Renoso	Fium'Orbo	1780	Z	POZZ	25
T2328 / T2355	A83 à A110		San Petru	Quenza	Rizzanese	853	S	SPET	28
T2356 / T2385	A111 à A140		Renaju	forêt de Bavella	Solenzara	510	K	SOLE	30
T2386 / T2401	A141 à A156		Casaluna	Carficasi	Golo	799	D	CASA	16
T2402 / T2431	A157 à A186		Bravona	Pianello	Bravona	762	B	BRAV	30
T2432 / T2455	A187 à A210		Furcone	pont D332	Luri	133	I	LURI	24
								effectif total	708

Tableau I : Caractéristiques des 25 stations et des 25 échantillons de truites traités.

Ces analyses ont pour but de connaître précisément les phénomènes d'introgression entre souches autochtones et truites de pisciculture. Les truites naturelles de Corse sont logiquement de type **méditerranéen**, caractérisées par le marqueur *LDH-5*100* (voir encadré) alors que les truites de pisciculture importées du continent sont de type **atlantique** et porteuses du marqueur *LDH-5*(90)*. Par "truites de pisciculture", nous entendons cette souche, polymorphe du fait des multiples apports locaux qu'effectuent fréquemment les pisciculteurs français, constituée à l'origine de géniteurs sauvages de l'Atlantique nord.

Techniques

Sur le terrain

Les poissons ont été capturés en Corse par pêche électrique avec le concours de la Fédération Corse des AAPP (garde-chef : Joseph Mattei) et de la DIREN de Corse (correspondant : Bernard Roché). La dissection a lieu sur place après anesthésie du poisson. Du sang est centrifugé pour séparer hématies et sérum. Un gramme environ de muscle, de foie, ainsi que les yeux sont prélevés. Le tout est immédiatement congelés à -180°C dans de l'azote liquide.

Analyses

Au laboratoire de Montpellier, les organes sont broyés et centrifugés en présence de tampon adéquat. Ces "extraits enzymatiques" sont ensuite insérés dans le gel d'amidon. La mise sous tension permet la migration des molécules en fonction de leur charge. Les variations de charge, dues à des mutations de l'ADN codant, sont détectées et constituent les "allèles". Des révélations colorées spécifique des fonctions enzymatiques permettent la détermination, poisson par poisson, de la composition allélique aux 31 locus analysés.

Statistiques

Les données brutes sont exposées en annexe : ce grand tableau donne les génotypes monolocus pour 708 truites et 31 locus, soit plus de 20000 génotypes et donc 40000 allèles (chaque marqueur possède deux allèles provenant de chaque parent).

Pour interpréter ce grand nombre de données, il a fallu d'abord les mettre en forme par le calcul des fréquences alléliques, locus par locus, échantillon par échantillon ([tableau II](#)). La distance génétique de Nei a été calculée à partir de ces fréquences afin de mesurer la quantité de différence entre les populations, et de la convertir en un arbre synthétique (ici, algorithme UPGMA, figure 9). Le [tableau III](#) donne également les paramètres permettant d'estimer la diversité

Tableau II (début)

	Tavi	Vergh	Gol.	CH.	Gol	Tavul.	Fium	Grav.	Cruz.	Liam.	Prun.	Calde	Monti	Tarav.	Verac	Marm.	Abat.	Travo	Malaj	Chiov.	Pozl	Petr.	Renaj	Casal	Brav.	Luri
AAI-1*	27	18	30	27	35	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24
	130	0	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0	0	0,07	0,02	0	0,02	0	0	0,07	0,02
	100	1	1	1	0,96	1	1	1	1	1	1	1	0,92	1	1	1	1	1	0,93	0,98	1	0,98	1	1	0,93	0,98
AAI-4*	26	18	30	27	32	29	31	31	31	30	31	34	26	28	28	29	32	27	25	30	25	28	30	16	30	24
	100	0,98	1	1	1	1	1	1	1	1	0,94	1	1	0,91	1	1	0,98	1	0,86	1	0,94	0,96	0,97	1	0,97	0,94
	65	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0	0,09	0	0	0,02	0	0,14	0	0,06	0,04	0,03	0	0,03	0,06
CK-1*	27	18	30	24	27	21	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24
	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,19	0	0	0,17	0
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,81	1	1	0,83	1
FBP-1*	23	15	28	10	21	17	30	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	21	30	25	26	30	16	30	24
	150	1	0,87	1	1	0,86	0,21	1	1	1	0,31	1	0,62	0,97	1	1	0,97	0,72	0,21	1	1	0,67	0,63	1	0,78	0,73
	100	0	0,13	0	0	0,14	0,79	0	0	0	0,69	0	0,39	0,03	0	0	0,03	0,28	0,79	0	0	0,33	0,37	0	0,22	0,27
FH-1*	27	18	30	27	30	31	31	31	31	30	29	34	26	30	28	29	32	27	26	30	25	28	30	16	30	24
	135	0	0,06	0	0	0,15	0	0	0	0	0,09	0	0,27	0	0	0	0,05	0	0,08	0,1	0	0,3	0,08	0	0,18	0,04
	110	0	0,02	0	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,17	0,02	0	0	0	0	0,02	0,08
	100	1	0,94	0,98	1	0,85	0,94	1	1	1	0,91	1	0,73	1	1	1	0,95	1	0,75	0,88	1	0,7	0,92	1	0,8	0,88
IDH-3*	27	18	30	27	33	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24
	200	0	0	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	130	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0
	100	1	1	0,95	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,97	1	1
LDH-3*	27	18	29	27	34	26	31	31	31	30	30	34	26	30	28	29	32	28	27	30	25	28	30	16	30	24
	100	0,82	0,75	0,88	0,94	1	0,35	0,27	0,16	0,47	0,7	0	0,48	0,72	0	0,03	0,28	0,38	0,93	0,2	0	0,8	0,73	0,28	0,97	0,83
	40	0,19	0,25	0,12	0,06	0	0,65	0,73	0,84	0,53	0,3	1	0,17	0,28	1	0,97	0,72	0,63	0,07	0,8	1	0,2	0,27	0,72	0,03	0,17
	4*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LDH-5*	27	18	29	27	34	26	31	31	31	30	30	34	26	30	28	29	32	28	27	30	25	28	30	16	30	24
	100	0,96	0,92	0,97	1	0,59	0,83	0,9	1	0,98	0,73	1	0,64	0,82	1	1	0,94	0,98	0,22	0,97	1	0,5	0,97	1	0,45	0,69
	90	0,04	0,08	0,03	0	0,41	0,17	0,1	0	0,02	0,27	0	0,37	0,18	0	0	0,06	0,02	0,78	0,03	0	0,5	0,03	0	0,55	0,31
MDH-1*	27	18	30	27	33	29	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24
	100	1	1	1	1	1	1	1	0,64	0,68	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	1*	0	0	0	0	0	0	0	0,36	0,32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Tavi	Vergh	Gol	CH	Gol	Tavul	Fium	Grav	Cruz	Liam	Prun	Calde	Monti	Tarav	Verac	Marm	Abat	Travo	Malaj	Chiov	Pozzi	Petr	Renaj	Casal	Brav	Luri	
MDH-2*	27	18	30	27	33	29	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	200	0	0	0	0	0.03	0.02	0	0	0	0	0.02	0	0.13	0.03	0	0	0	0	0.09	0	0	0.14	0.02	0	0.2	
	100	1	1	1	1	0.97	0.31	1	1	0.83	0.98	1	0.39	0.52	0.02	1	0.97	0.74	0.91	1	1	0.44	0.81	1	0.8		
	1*	0	0	0	0	0	0.62	0	0	0.17	0	0	0.48	0.45	0.98	0	0.03	0.26	0	0	0	0.42	0.17	0	0		
MDH-3*	27	18	30	27	35	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	130	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	100	1	1	1	0.67	0.95	0.98	0.84	0.98	0.98	1	0.87	0.88	1	0.91	0.92	0.94	0.93	0.88	1	0.84	1	0.88	0.7	0.85		
	75	0	0	0	0	0.33	0.05	0.02	0.03	0.02	0	0.14	0	0	0	0	0.02	0	0.07	0.12	0	0.16	0	0.13	0.3		
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0	0	0.09	0.06	0.06	0	0	0	0	0	0	0		
	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	MPI	0	0	15	0	2	3	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	26	30	25	28	30	16	30	24
		105	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0.21	0	0.31	0.05	0	0	0.06	0	0.06	0	0.05	0	0.32	0.08	0	0.33
100		-	-	1	-	1	1	1	1	1	0.79	1	0.69	0.95	1	1	0.94	1	0.94	0.95	1	0.68	0.92	1	0.67		
0.9																											
G3PD*	27	18	30	27	35	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	100	1	1	1	0.97	0.98	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.97	1	0.96	1	1	0.91	1	1	1	0.98	
	50	0	0	0	0	0.03	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.04	0	0	0.09	0	0	0	0.02	
GPI-1*	27	18	30	27	35	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.52	0.83	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.48	0.17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
PGM*	27	18	30	26	23	24	31	31	31	30	31	34	26	30	24	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	100	1	1	1	1	1	1	1	0.98	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	90	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
SOD-1*	27	18	30	27	32	31	31	31	31	30	31	34	26	30	28	29	32	27	27	30	25	28	30	16	30	24	
	100	0.85	0.89	1	1	1	1	1	0.89	0.72	1	1	1	1	1	1	1	0.98	1	1	1	1	1	1	1		
	50	0.15	0.11	0	0	0	0	0	0.11	0.28	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0		
IF*	27	15	30	20	28	28	25	26	26	28	31	29	26	25	28	29	30	27	25	29	24	15	29	15	27	24	
	102	0.98	0.93	1	1	0.68	0.75	1	0.96	0.91	0.45	0	0.48	0.56	1	1	0.95	1	0.16	0.12	0.92	0.47	0.98	0.8	0.44	0.73	
	100	0.02	0.07	0	0	0.32	0.25	0	0.04	0.05	0.11	0	0.52	0.28	0	0	0.05	0	0.84	0.16	0.08	0.53	0.02	0.2	0.56	0.27	
	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.4	1	0	0.16	0	0	0	0	0	0.72	0	0	0	0	0	
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Tableau II (fin) : Fréquences alléliques aux 31 locus étudiés et aux 25 échantillons traités. Les valeurs soulignées ont été recalculées sous l'hypothèse de la panmixie dans les cas de la présence d'allèle nul ou de locus superposés.

Echantillons	Nombre moyen d'allèles par locus	Pourcentage de locus polymorphes*	Hétérozygotie moyenne		Fis	
			mesurée Ho	calculée** He	valeur	signif.
1. TAVIGNANO	1.2	18.5	.027	.026	-0,042	ns
2. VERGHELLO	1.2	22.2	.025	.045	0,463	+++
3. GOLO/CASTIRLA	1.1	14.8	.014	.015	-0,085	ns
4. HAUT GOLO	1.0	3.7	.004	.004	-0,040	ns
5. TAVULELLA	1.3	25.9	.083	.075	-0,174	ns
6. FIUM'ALTO	1.3	25.9	.055	.064	0,135	+
7. GRAVONE	1.1	11.1	.022	.023	0,056	ns
8. CRUZZINI	1.3	18.5	.036	.032	-0,131	ns
9. LIAMONE	1.2	18.5	.050	.043	-0,169	ns
10. PRUNELLI	1.4	29.6	.091	.094	0,033	ns
11. CALDERAMOLLA	1.0	.0	.000	.000	-	-
12. MONTICHI	1.3	29.6	.078	.118	0,340	+++
13. TARAVO	1.3	25.9	.062	.068	0,074	ns
14. VERACULUNGO	1.0	.0	.000	.000	-	-
15. MARMANO	1.1	7.4	.006	.008	0,247	+
16. ABATESCO	1.4	33.3	.040	.042	0,068	ns
17. TRAVO	1.2	18.5	.034	.039	0,149	ns
18. MELAJA	1.4	37.0	.076	.083	0,082	ns
19. CHIOVA	1.3	25.9	.052	.051	-0,020	ns
20. POZZI	1.1	7.4	.004	.010	0,552	+++
21. SAN PETRU	1.4	37.0	.122	.119	0,052	ns
22. RENAJU	1.3	25.9	.053	.050	-0,065	ns
23. CASALUNA	1.1	14.8	.014	.038	0,679	+++
24. BRAVONA	1.4	33.3	.111	.104	-0,057	ns
25. FURCONE	1.4	37.0	.090	.089	0,023	ns

Tableau III : Paramètres de polymorphisme populationnels aux 25 stations traitées. Les calculs, effectués avec le logiciel BIOSYS ont pris en compte les 27 locus ne présentant pas d'allèle nul (en effet, la présence d'allèles nuls ne permet pas de connaître tous les génotypes et par conséquent, de calculer précisément certains paramètres). Les Fis ont été estimés par le paramètre f de Weir et Cockerham (1984) grâce au logiciel FSTAT et leur significativité obtenue par 1000 permutations.

* Un locus est considéré comme polymorphe si la fréquence de l'allèle le plus fréquent ne dépasse pas 0,99

** Estimation non biaisée (Nei, 1978)

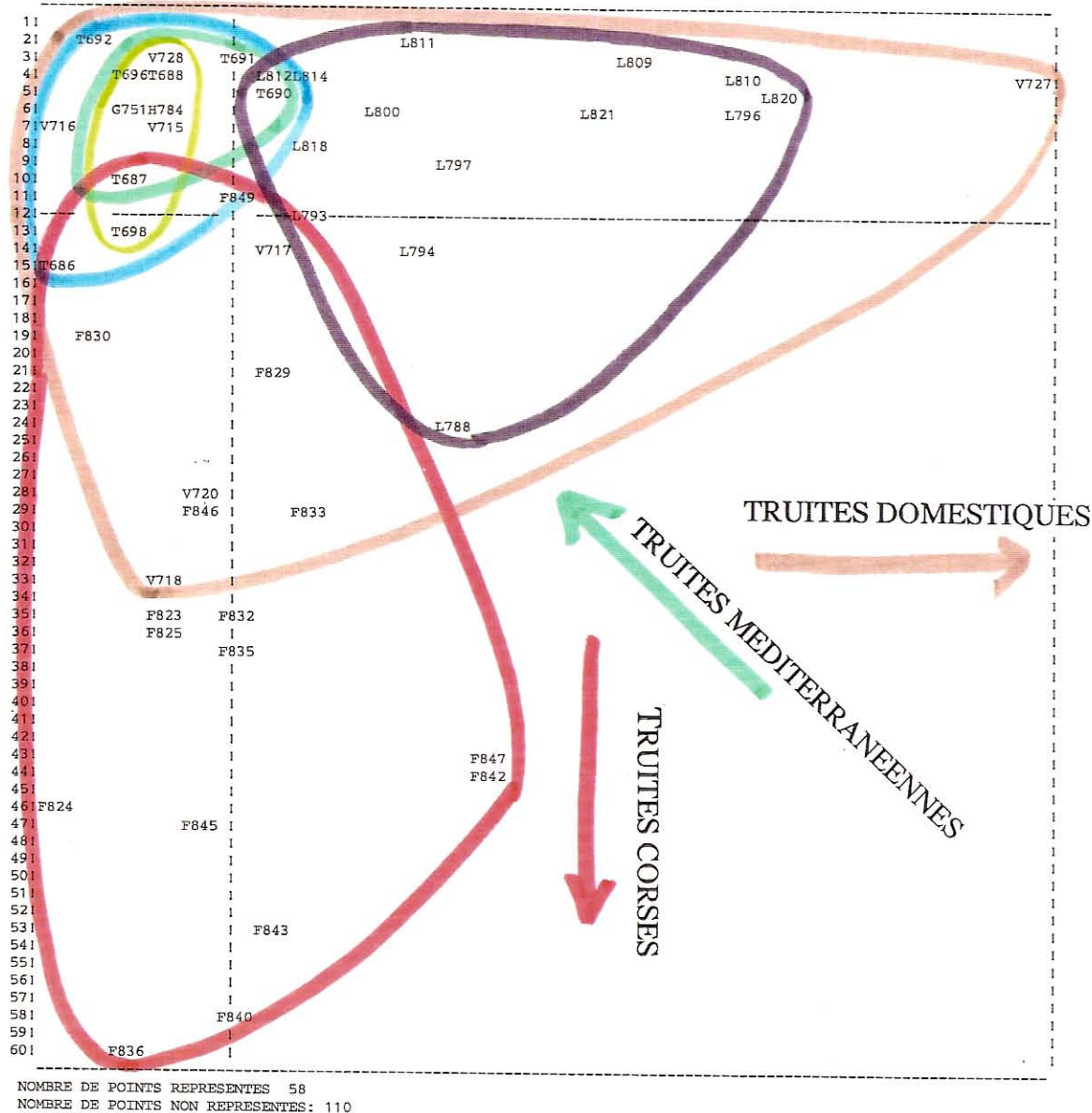
génétique : l'*hétérozygotie mesurée* (H_o) est la proportion observée de génotypes hétérozygotes, tous locus confondus, pour un échantillon donné. L'*hétérozygotie calculée* (H_e) est la proportion de génotypes hétérozygotes si la population dont est issu l'échantillon était en panmixie (reproduction au hasard de tous les géniteurs). L'écart entre ces valeurs indique un déséquilibre populationnel. Le F_{is} est un paramètre exprimant ce déséquilibre (voir figure 14). Enfin, le *nombre moyen d'allèle par locus* (A) et le *pourcentage de locus polymorphes* (P) sont deux autres paramètres de mesure de la diversité génétique. Si $A = 1$ et $P = 0$, la population est totalement monomorphe pour ce marqueur.

La principale technique statistique utilisée ici est l'Analyse Factorielle des Correspondances (Benzécri, 1973). Elle est bien adaptée aux données allozymique et n'utilise que les locus polymorphes. Pour cela, un tableau de contingence doit être établi, avec 708 lignes (correspondant aux truites) et 26 colonnes (correspondant aux allèles des 10 locus polymorphes). L'analyse placera chaque point-individu dans un hyper-espace en fonction de la totalité de ses caractéristiques génétiques. Les axes de l'hyper-espace sont composites : ils sont calculés afin de provoquer l'éclatement maximum des points. Ils ne représentent pas une variable (allèle) mais un pourcentage particulier de chaque variable. Devant le grand nombre de truites analysées, nous avons choisi de calculer les **centres de gravités** de chaque échantillon et de les placer dans l'hyper-espace. Le centre de gravité peut être défini comme un "super-individu" dont les caractéristiques génétiques sont la moyenne, allèle par allèle, des caractéristiques génétiques des individus qui le composent, c'est à dire de l'échantillon. Les figures présentées sont des projections qui ne sont qu'une image approchée de l'hyper-espace puisque ne pouvant représenter que deux axes à la fois.

Résultats et interprétation

Les trois types de truites rencontrées en Corse

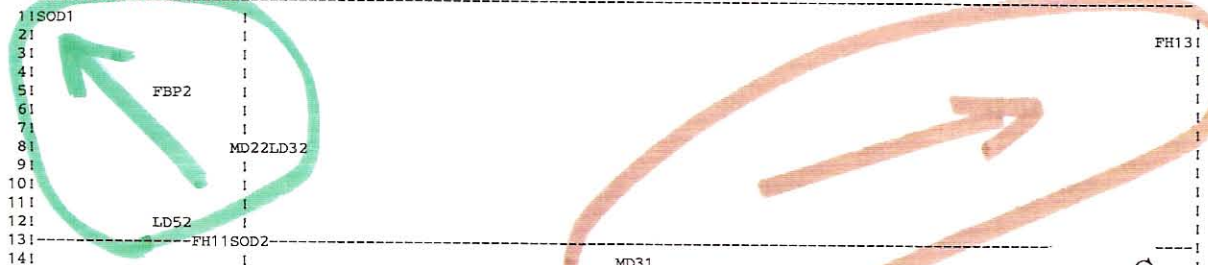
Globalement, trois entités se confrontent dans les nombreuses rivières corses. C'est l'analyse Factorielle des Correspondances qui a été présentée dans le rapport intermédiaire de 1994 qui nous a permis de l'affirmer. En effet, le but de ces analyses multidimensionnelles est de déterminer les associations alléliques qui permettent de définir les types distincts de truites en Corses et de mettre en évidence les marqueurs qui les caractérisent. Une première analyse a été effectuée sur les 168 truites de la campagne de mars 1993, et sur la totalité des locus polymorphes, sauf TF^* (les locus monomorphes ne donnent pas d'information) correspondant à 16 allèles. La **figure 2** représente la projection du premier plan factoriel. Chaque truite est figurée par un chiffre ("numéro de collection" du tableau I) précédé par une lettre-sigle désignant son origine (voir légende de la figure 2 et tableau I). Les enveloppes de couleur entourent les individus de chaque station. Trois regroupements apparaissent qui peuvent être



- HAUT GOLO (H)
- GOLO CASTIRLA (G)
- TAVIGNANO (T)
- FIUM ALTO (F)
- VERGHELLO (V)
- TAVULELLA (L)

Figure 2 : Analyse Factorielle des Correspondances : projection des 168 individus de la première campagne de pêche, sur le premier plan factoriel (axes 1 et 2) montrant nettement les trois tendances génétiques des truites de Corse : domestiques (haut droit), méditerranéennes (haut gauche) et corses (bas gauche).

1 VALEURS DES EXTREMES -.6731 3.5382 -2.8691 .6811
 REPRESENTATION DE 16 POINTS SUR 1 PAGE(S) AXE HORIZONTAL: 2 AXE VERTICAL: 1 PAGE 1
 AFCCORS2 : ELIMINATION DE LA VARIABLE GDA



marqueurs des
 TRUITES MEDITERRANEENNES

marqueurs des
 TRUITES DOMESTIQUES



marqueurs des
 TRUITES CORSES

NOMBRE DE POINTS REPRESENTES 14
 NOMBRE DE POINTS NON REPRESENTES: 2
 LISTE DES POINTS SUPERPOSES

FH11 & GDA2 EN 13
 FH11 & MD32 EN 13

Figure 3 : Projection des variables (allèles) de l'analyse de la figure précédente. Les allèles corrélés sont réunis dans des enveloppes de couleur et expliquent la répartition des points de la figure précédente.

interprétées ainsi :

- les enveloppes vertes et bleue (haut Golo, Golo Castirla et Tavignano) sont quasiment identiques aux truites "méditerranéennes" sauvages du continent proche; il s'agit très probablement de la souche méditerranéenne naturelle classique

- les enveloppes brune et noire relient la zone "bleu/verte" du plan et l'angle supérieur droit, caractérisé, lui, par des marqueurs de pisciculture (voir [figure 3](#)). Leur extension à droite correspond donc à un apport de pisciculture. Les stations Verghello et Tavulella contiennent donc des truites de pisciculture ou des descendants récents de ces introductions, même si le taux moyen d'introggression n'est pas élevé (respectivement, 7 et 37%).

- l'enveloppe rouge : elle correspond à une autre entité naturelle corse, que l'existence d'un locus diagnostique (*LDH-3**) nous autorise à caractériser de "corse ancestrale", c'est à dire endémique de l'île jusqu'à preuve du contraire (des analyses comparatives avec les truites de Sardaigne, Sicile, sud de l'Italie et du Maroc sont envisagées).

Une vue d'ensemble

L'analyse de la totalité de l'échantillonnage (708 truites) a nécessité le calcul de centres de gravités : un point sur les graphiques représente alors un échantillon. La connaissance des marqueurs caractéristiques des trois types permet de polariser la figure. La [figure 4](#) présente donc la position relative des échantillons sur un plan de projection à polarité triple : type domestique en bas, type corse en haut, avec une subdivision entre le haut-gauche (deux populations porteuses de l'allèle *TF*80* : Calderamolla et Chiova) et le haut-centre (majorité des truites de type corse, avec l'allèle *TF*102*), enfin le centre-droit avec le type méditerranéen classique.

Chaque échantillon peut être caractérisé en fonction de ces trois types. Pour représenter ces proportions, nous avons coloré les centres de gravité en fonction du type majoritaire qu'on y a trouvé ([figure 4](#)). Mais pour être plus précis, le [tableau IV](#) donne les fréquences calculées des trois types de truites à chacune des 25 stations. On y voit par exemple que les stations Calderamolla, Veraculungo, Marmano et Pozzi sont composées exclusivement ou presque de truite du type corse, que les stations du Golo et le Tavignano sont presque uniquement peuplées de truites du type méditerranéen, enfin que les populations des stations Mélaja est la plus fortement introgressée par la forme domestique, suivie des stations Bravona, San Petru ou Furcone. Les [figures 5, 6 et 7](#) donnent une représentation visuelle des mêmes résultats, en changeant l'ordre des stations dans l'histogramme. Par contre, la [figure 8](#) présente des résultats transformés : les proportions de truites méditerranéennes et corses sont recalculées en retirant la forme domestique, puis ordonnées par ordre croissant.

La figure 3 nous a déjà donné les variables responsables de la structuration

1 VALEURS DES EXTREMES -2.2256 1.0248 -1.4010 .8142
 REPRESENTATION DE 47 POINTS SUR 1 PAGE(S) AXE HORIZONTAL: 2 AXE VERTICAL: 1 PAGE 1
 AFPCPIN7 / 16NOV95 POZZI ET FIUM FBP CORRIGE / MPI EN SUP

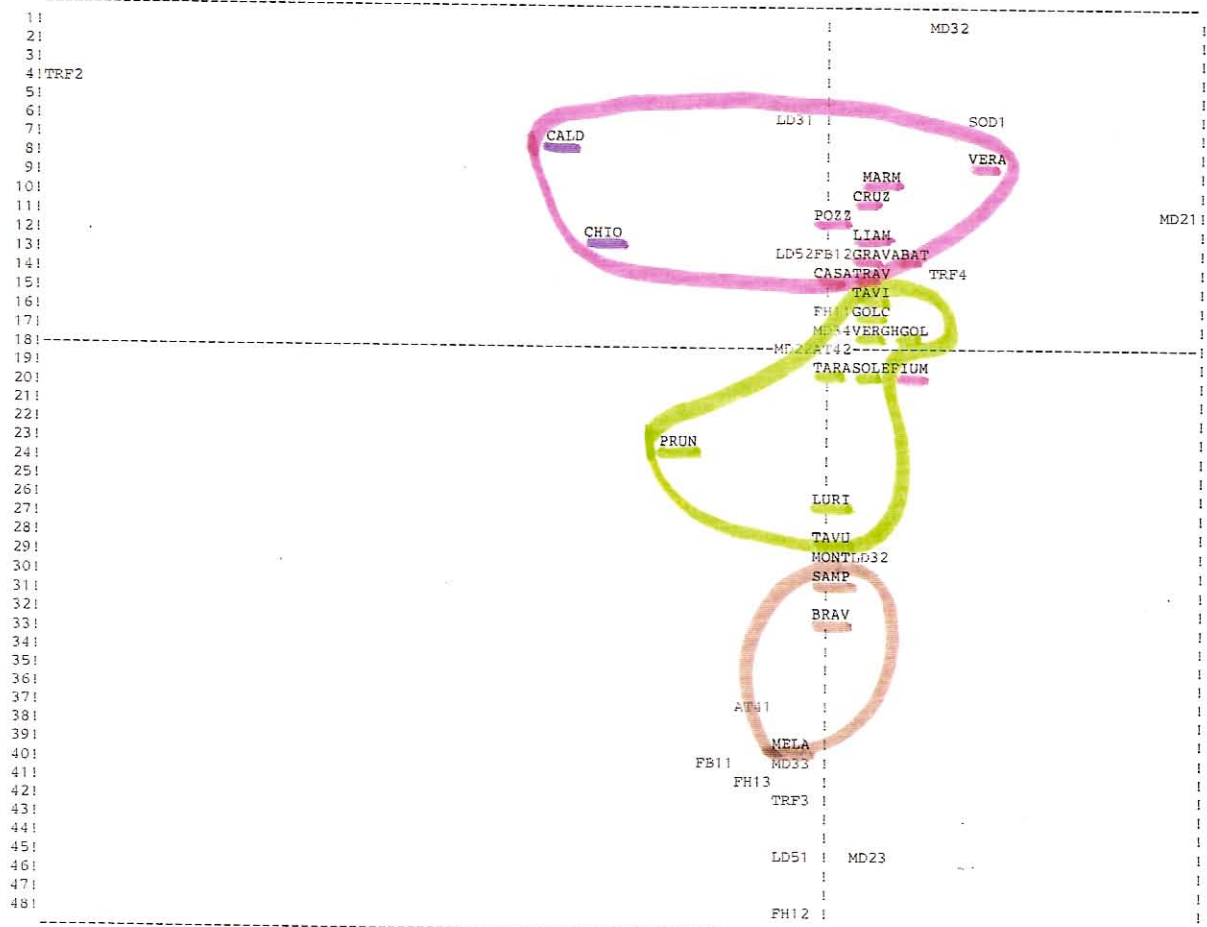


Figure 4 : Analyse Factorielle des Correspondances présentant simultanément les centres de gravité des 25 échantillons (nomenclature, voir tableau I) et les variables (= allèles, voir interprétation dans le texte p.18 et à la figure 9). Les centres de gravité sont réunis par des enveloppes respectant les couleurs des figures 2 et 3).

	corse	médit.	piscic.
TAVI	0.18	0.80	0.02
VERG	0.23	0.69	0.07
GOLC	0.12	0.86	0.02
HGOL	0.06	0.94	0.00
TAVU	0.00	0.63	0.37
FIUM	0.51	0.27	0.21
GRAV	0.69	0.26	0.05
CRUZ	0.82	0.16	0.02
LIAM	0.51	0.45	0.04
PRUN	0.19	0.47	0.34
CALD	1.00	0.00	0.00
MONT	0.17	0.39	0.44
TARA	0.21	0.52	0.27
VERA	1.00	0.00	0.00
MARM	0.97	0.03	0.00
ABAT	0.68	0.27	0.06
TRAV	0.62	0.37	0.01
MALA	0.01	0.18	0.81
CHIO	0.75	0.16	0.09
POZZ	0.96	0.00	0.04
SPET	0.09	0.39	0.52
SOLE	0.26	0.71	0.03
CASA	0.65	0.25	0.10
BRAV	0.01	0.43	0.55
LURI	0.09	0.43	0.48

Tableau IV : Proportions estimées de la composition génétique des 25 échantillons analysés. Les marqueurs utilisés sont uniquement *LDH-3**, *LDH-5** et *TF**

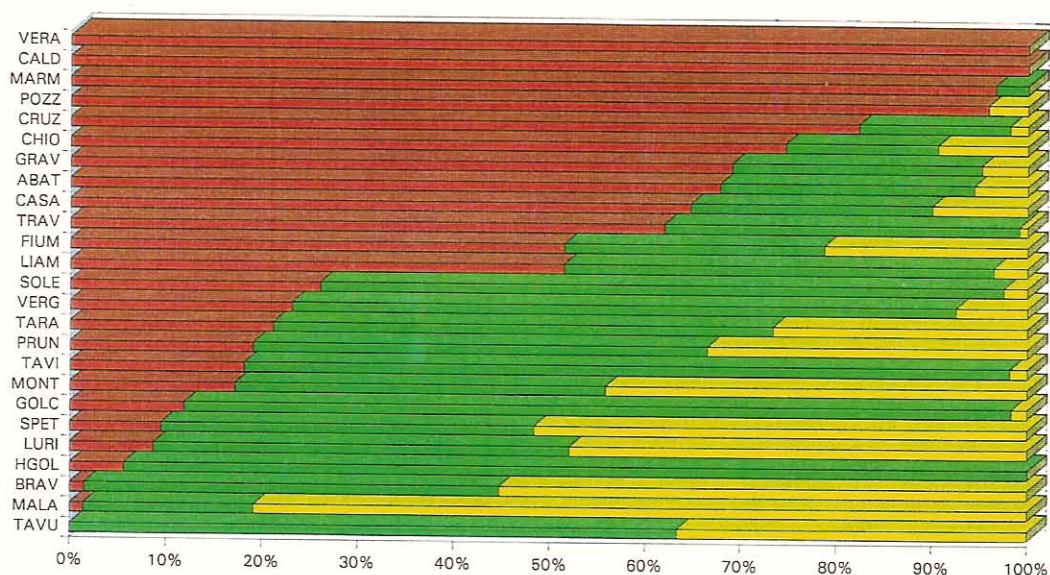


FIGURE 5

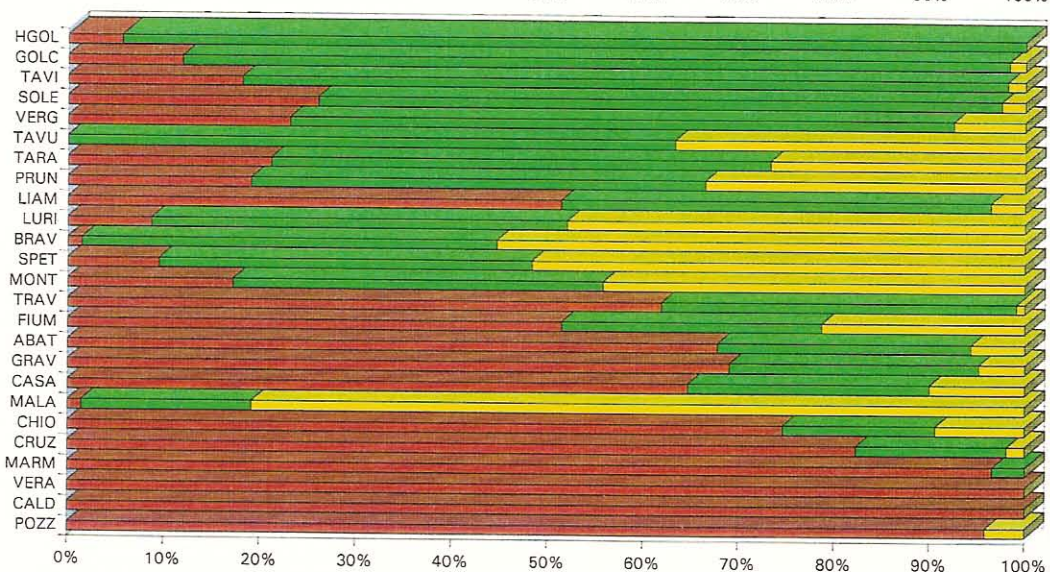


FIGURE 6

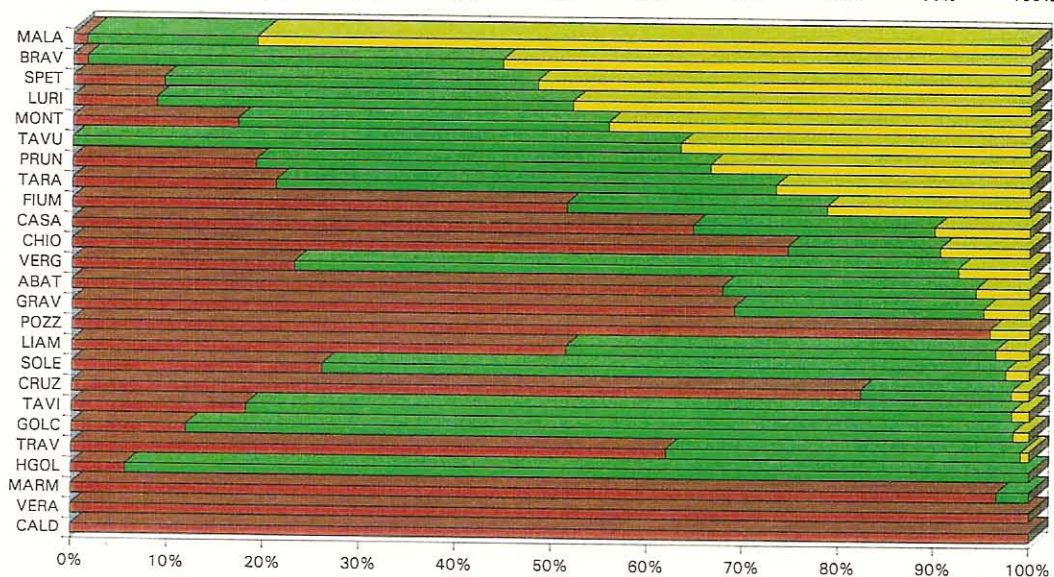


FIGURE 7

Figures 5, 6 et 7 : Présentation des estimations du tableau IV sous forme d'histogrammes : **Figure 5** : stations ordonnées en fonction du taux d'allèles de type corse, **figure 6** : en fonction du type méditerranéen, **figure 7** : en fonction du type domestique.

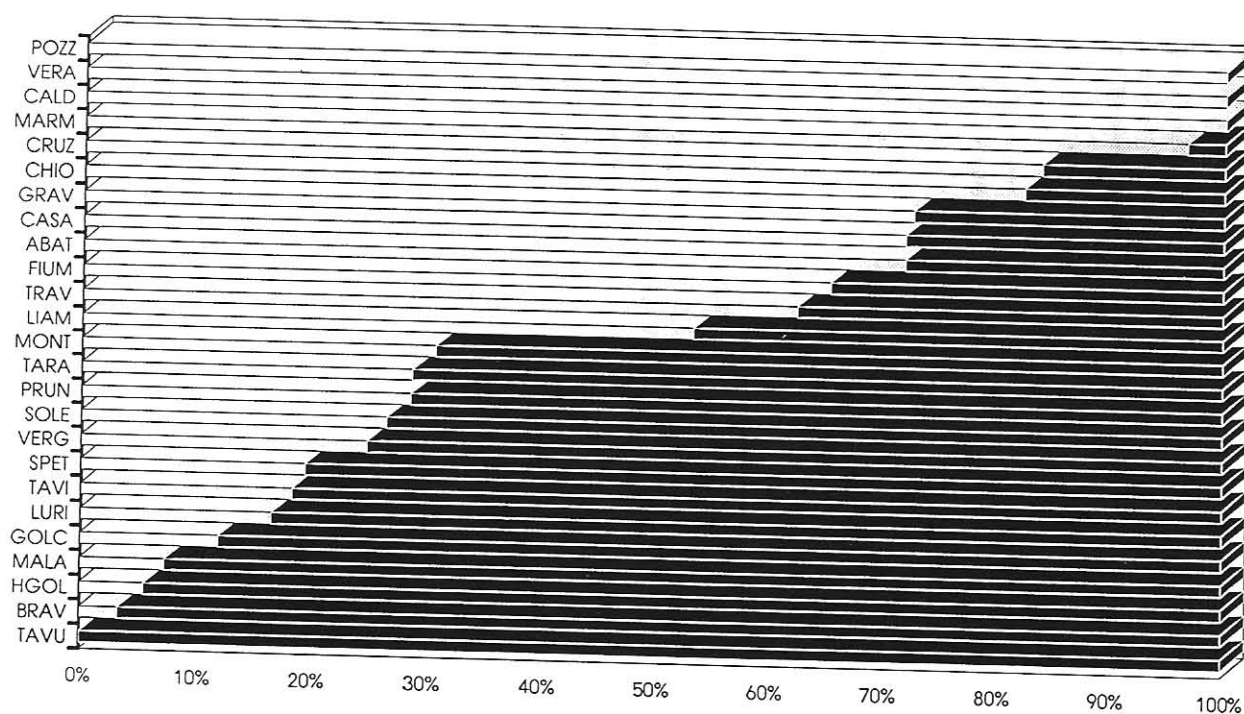


Figure 8 : Les échantillons sont ordonnés selon leurs proportions en gènes de type corse (en blanc) et de type méditerranéen (en noir). Les gènes d'origine domestique ont été retirés avant calcul.

(rapport 1994). En rajoutant les renseignements de même type issus de l'analyse complète (figure 4), il est possible de faire le bilan des marqueurs en distinguant ceux qui sont fréquents chez un type de truite de ceux qui lui sont diagnostiques (qui ne se rencontrent **que** dans ce type).

La première dichotomie sépare truites domestiques et sauvages (respectivement, les parties gauche et droite des figures 2 et 3 et les parties bas et haut de la figure 4). La **forme domestique** est caractérisée par les marqueurs (allèles) : *FH-1*(110)* et *(135)*, *MDH-2*(200)* (bien que notre avis sur ce marqueur n'est pas définitif), *MDH-3*(75)*, *AAT-4*(65)*, et surtout *LDH-5*(90)*, *TF*(100)* et *FBP-1*(100)* qui sont diagnostiques. A l'opposé, les truites sauvages de Corse ont trois marqueurs diagnostiques : *LDH-5*(100)*, *TF*(80)* et *(102)*, et *FBP-1*(150)*.

La seconde dichotomie sépare, parmi les truites sauvages, les truites corses des truites méditerranéennes. La forme corse se distingue par une plus grande richesse des marqueurs *MDH-3*(60)*, *SOD-1*(50)*, *MDH-2*(nul)* et *TF*(80)* et surtout par *LDH-3*(40)* qui lui est diagnostique. La **figure 9** schématise le rôle informatif de chaque marqueur.

Le dendrogramme des distances génétiques (**figure 10**) rend partiellement cette structure. Les quelques contradictions observées et mises en évidences par les petits signes de droite tiennent au fait que les principes de construction de l'arbre et la logique des regroupements par types génétiques sont deux processus distincts : l'arbre des distances est une construction quantitative : c'est la quantité de différence génétique qui explique les embranchements. Les regroupements logiques font appel à une démarche de type cladistique qui tente de reconstituer un scénario d'événements. Il est cependant nécessaire qu'il y ait une concordance raisonnable entre les deux méthodes.

Une subdivision parmi les truites corses?

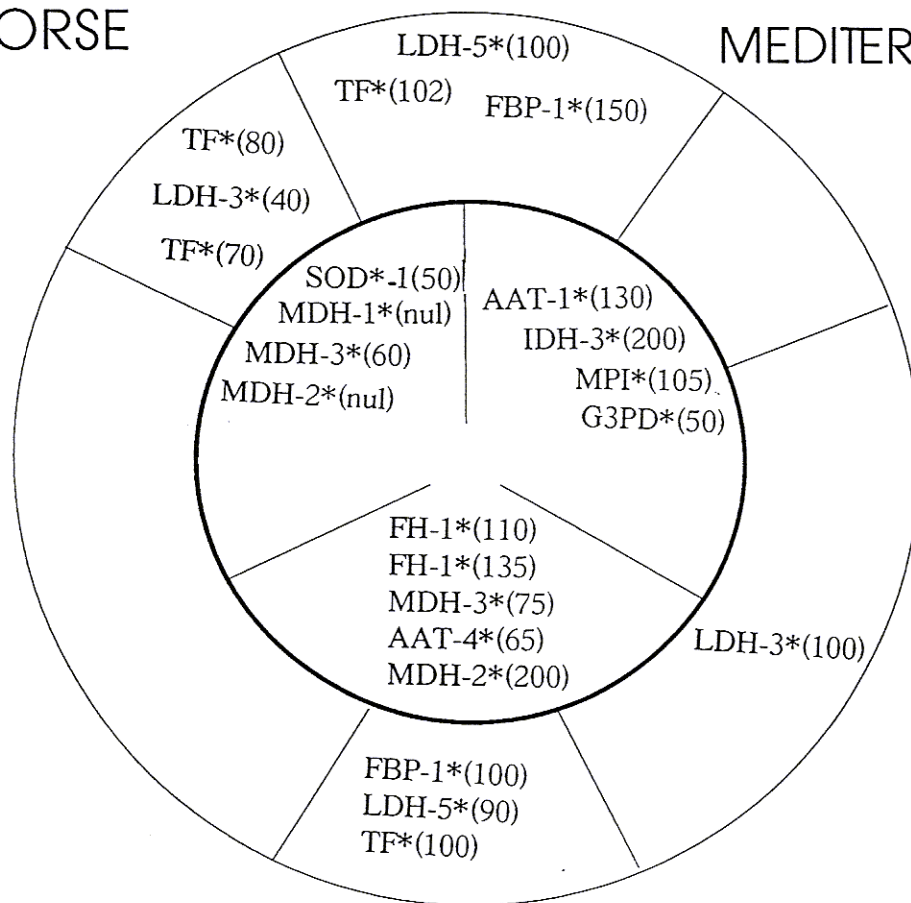
Le tableau II et la figure 4 ont montré que le type corse possédait, au locus diagnostique *TF**, deux allèles : l'allèle 102 qu'il partage avec la truite méditerranéenne, et l'allèle 80 qui lui est exclusif. Le fait que la station Calderamolla ait fixé cet allèle (100%) et que la station Chiova en présente 86% peut s'expliquer de deux façons :

- soit cet allèle avait une importance qu'il n'a plus à présent (absent dans 19 des 24 stations présentant des proportions variables de truites de type corse),
- soit il se rencontre à très faible fréquence dans l'île, mais, à la suite d'un goulot d'étranglement (réduction drastique de la taille de la population), cette fréquence a augmenté fortement, du simple fait du hasard.

Cependant, cet allèle étant limité à deux bassins de la côte ouest (Prunelli et Taravo, voir **figure 11**), la première hypothèse semble plus probable. La **figure 12** donne les proportions des deux allèles dans 24 des 25 stations classées dans l'ordre, Tavulella étant la seule à ne présenter aucune trace de la forme corse.

type
CORSE

type
MEDITERRANEEN



type de
PISCICULTURE

Figure 9 : Schéma récapitulant le rôle de marqueur de chaque allèle (dédit des Analyses Factorielles des Correspondances). Les trois types génétiques occupent un pôle de la figure, les allèles figurés dans le cercle central sont semi-diagnostiques (plus fréquents dans un type mais non uniques), les allèles figurés dans le cercle extérieur sont diagnostiques (exclusifs à un type génétique, l'analyse de ce seul marqueur suffirait à définir l'appartenance d'un échantillon quelconque à un des types génétiques).

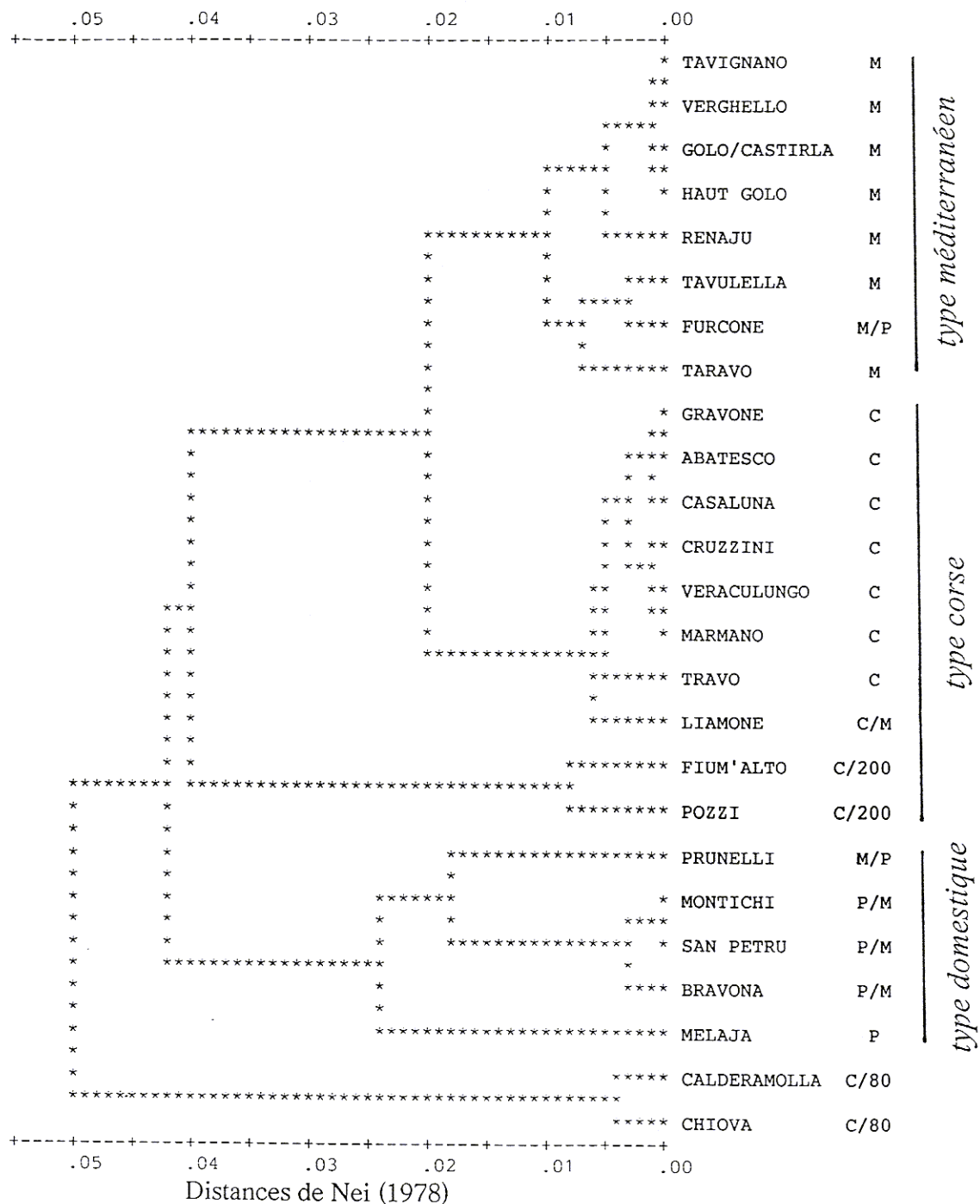


Figure 10 : Dendrogramme des distances génétiques de Nei (1978) basé sur l'algorithme de construction UPGMA. Les types génétiques majoritaires de chaque échantillon sont indiqués à droite (C = type corse; M = méditerranéen, P = domestique) révélant quelques discordances par rapport à la figure 17 : les truites corses semblent divisées en 3 groupes : le premier, le plus important, est proche des truites méditerranéennes (environ 0,02D), puis Fium'Alto et Pozzi (à cause de près de 10% d'allèles *MDH-2*(200)*, ce qui en soit n'est pas essentiel mais qui a joué un rôle disproportionné dans l'algorithme de construction) et enfin Calderamolla et Chiova, bien sûr à cause de la présence majoritaire au locus *TF** de l'allèle 80, ce qui les place à une distance de 0,05D des autres échantillons (voir aussi discussion, page 18).

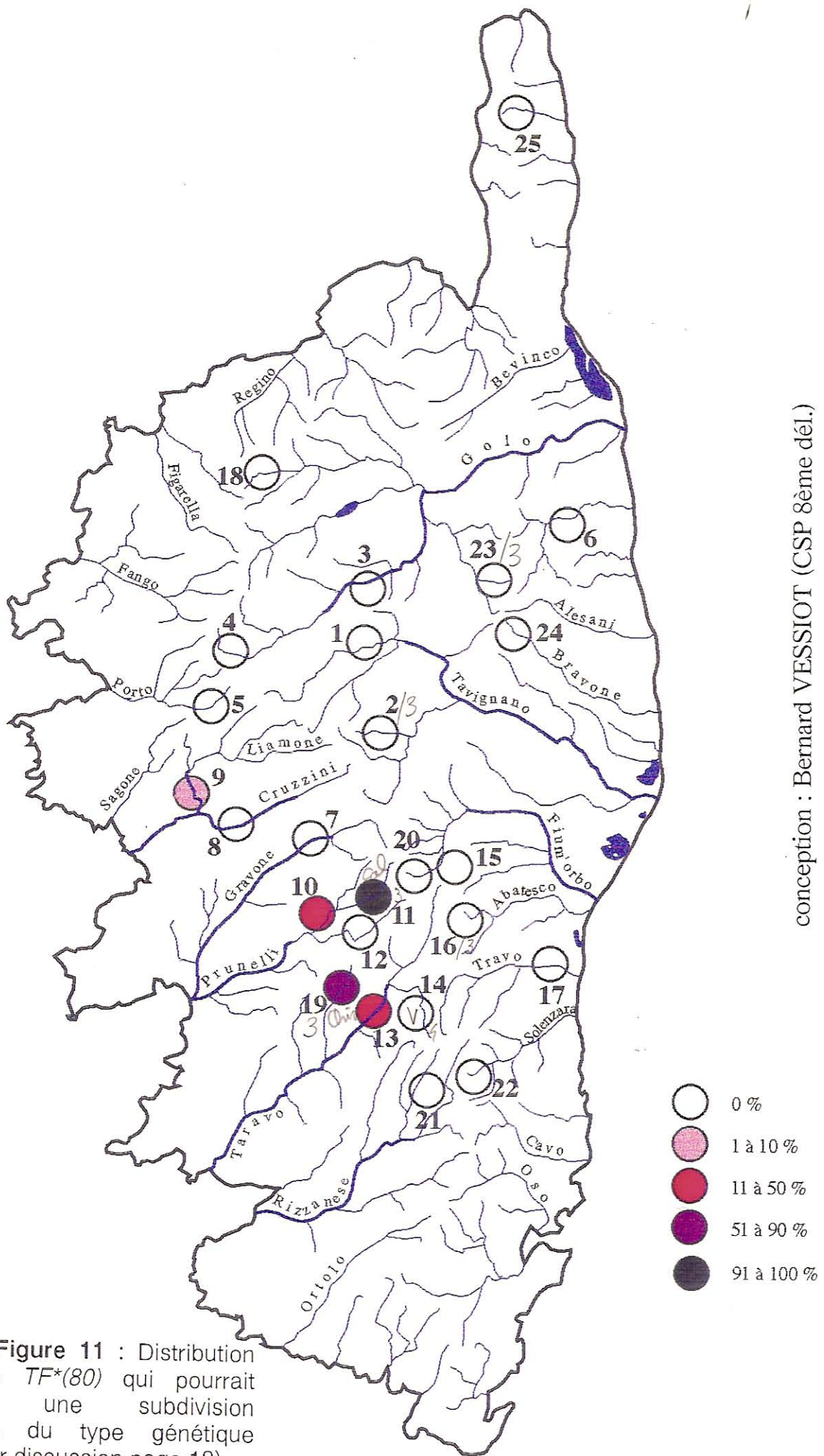


Figure 11 : Distribution de l'allèle $TF^*(80)$ qui pourrait désigner une subdivision historique du type génétique corse (voir discussion page 18).

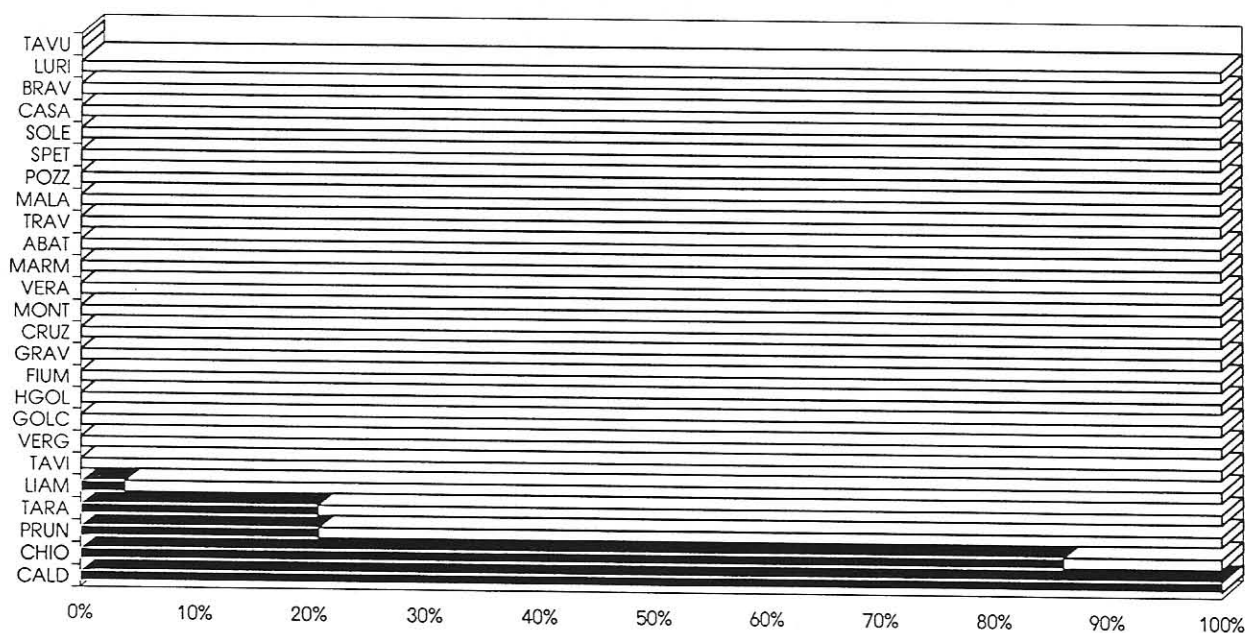


Figure 12 : Les 25 stations analysées sont ordonnées en fonction de leur composition en allèle $TF^*(80)$ en noir. La station Tavullela (en haut) est la seule à ne contenir aucun allèle de type corse.

Effet des repeuplements.

On a vu que l'impact des déversements, en pourcentage de gènes, était modéré (figure 13). D'autres études, et particulièrement celles de Beaudou (1993) et Poteaux (1995) ainsi que le rapport sur les truites des Pyrénées Orientales (Berrebi, 1995) ont montré, en région méditerranéenne continentale, que deux types d'effet étaient possibles : (1) des déséquilibres populationnels et (2) une augmentation de la diversité génétique du fait de la plus grande richesse allélique des souches de pisciculture.

(1) Une des façons de mesurer le déséquilibre populationnel est de tester la panmixie. Si tous les individus d'une population se reproduisent au hasard (panmixie), les proportions d'homozygotes et d'hétérozygotes sont en accord avec l'équation de Hardy-Weinberg. On peut connaître l'écart à ces proportions en calculant un déficit en hétérozygotes : $H_e - H_o$ (voir tableau III). Ce déficit absolu est dépendant du polymorphisme. Par pondération, on s'affranchit en partie de ce biais : $(H_e - H_o) / (H_e + H_o) / 2$. La figure 14 donne le rapport entre ce déséquilibre pondéré et le taux d'introggression. Il n'y a pas de corrélation, montrant que les déversement ne sont probablement pas la cause de ces écarts. L'utilisation des F_{is} aboutit au même résultat (figure 15)

(2) La figure 16 donne une idée du polymorphisme génétique (hétérozygotie observée H_o en ordonnée) en fonction du taux d'introggression par les gènes de pisciculture (en abscisse). Une nette corrélation apparaît sur l'ensemble des locus (série 2, points blancs), ce qui se comprend aisément puisque les locus diagnostiques ajoutent toujours les allèles domestiques aux allèles sauvages. Cette corrélation est aussi évidente quand on retire les locus diagnostiques (série 1, points noirs) ce qui montre que cet enrichissement s'effectue également au niveau d'allèles communs aux deux groupes de truites.

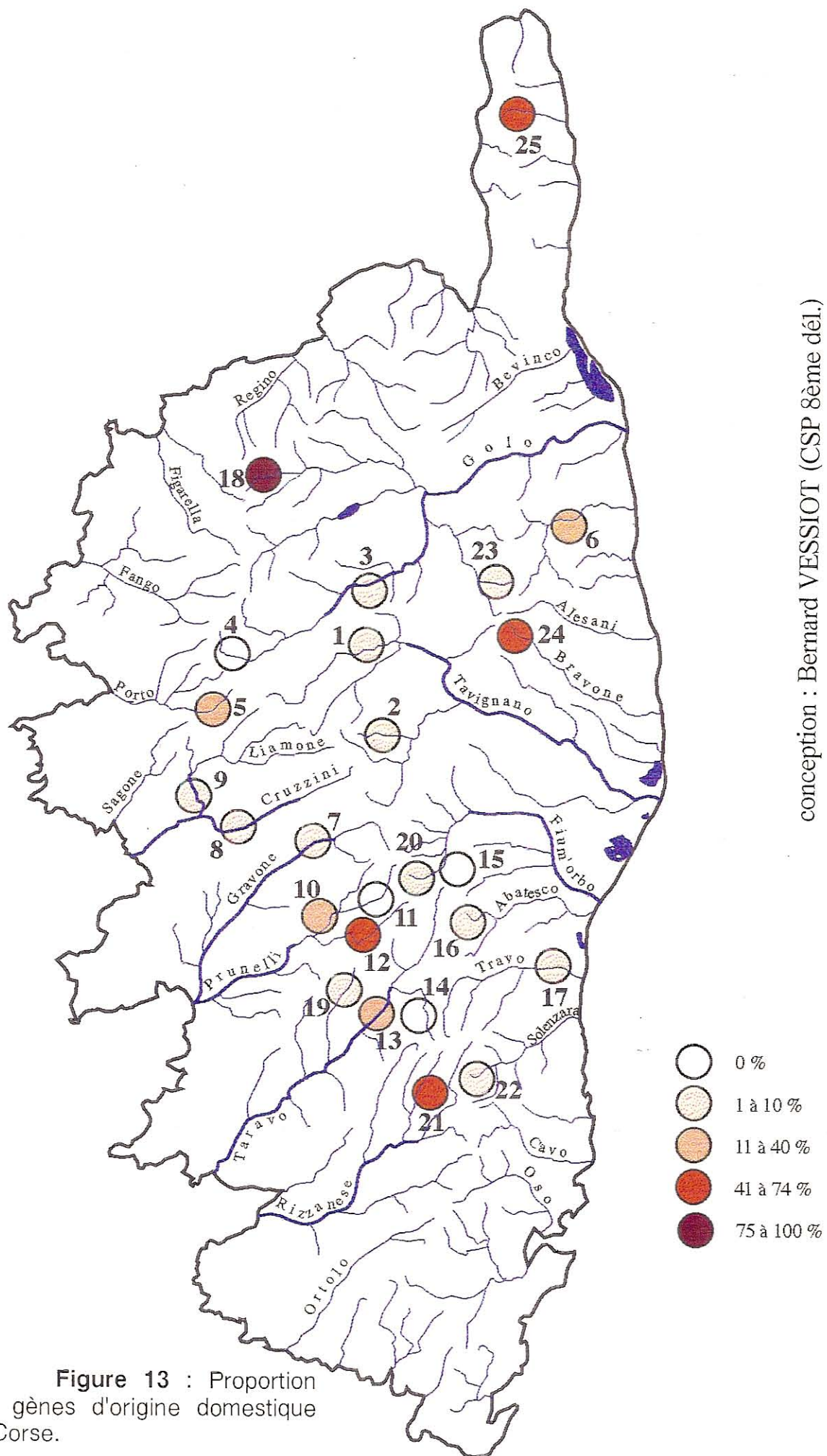


Figure 13 : Proportion des gènes d'origine domestique en Corse.

Figure 14 : écarts pondérés entre hétérozygoties calculée et observée en fonction du taux d'introgression d'allèles domestiques.

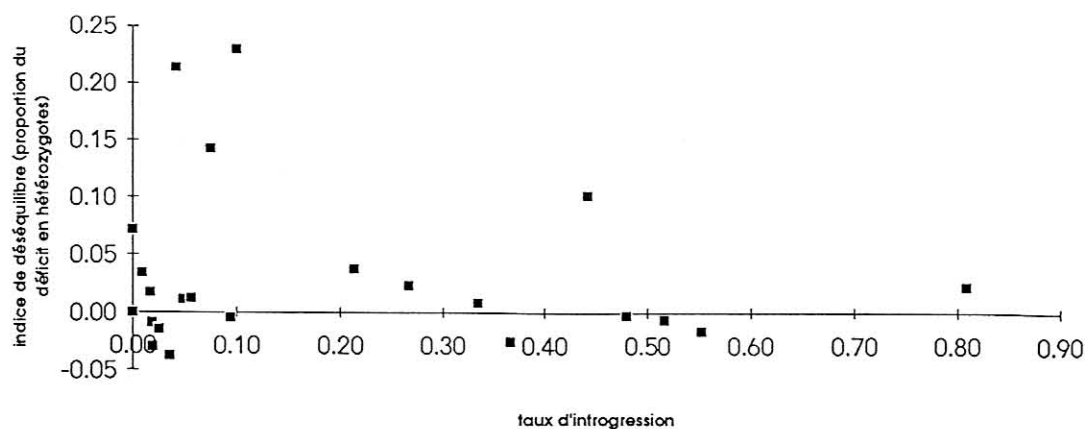


Figure 15 : relation entre le paramètre "Fis" et le taux d'introgression des allèles domestiques

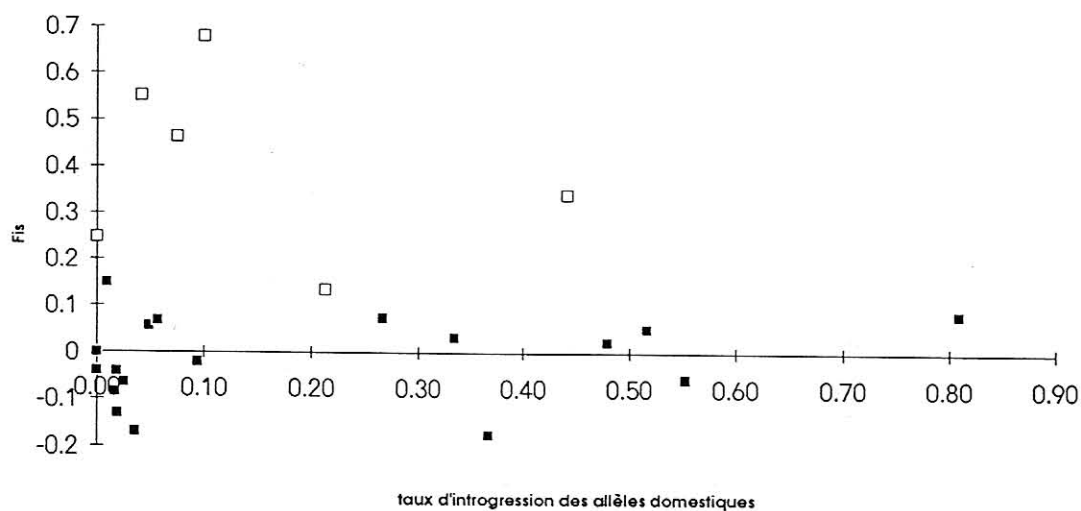
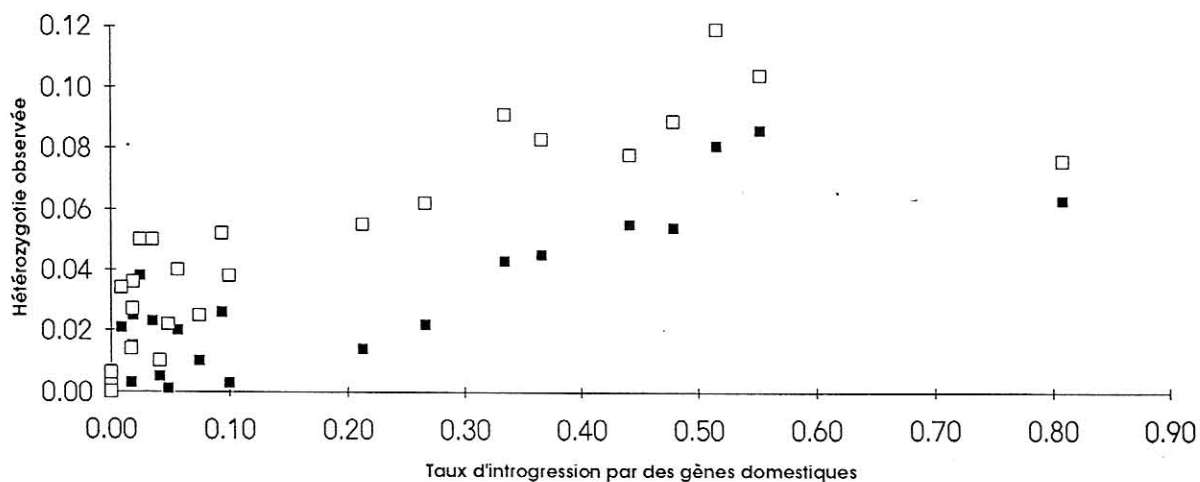


Figure 16 : relation entre l'hétérozygotie observée (Ho) et le taux d'introgression des populations naturelles par les allèles domestiques.



Figures 14, 15 et 16 : Recherche de l'influence des repeuplements : estimation de l'écart à la panmixie par H_e-H_o (figure 14) ou par les F_{is} (figure 15 : les points blancs sont les valeurs significatives, voir tableau III), l'augmentation du polymorphisme (figure 16 : les points noirs sont calculés sans les locus diagnostiques, les points blancs avec).

Discussion

Comparaison des résultats avec les études antérieures

Cette étude n'est pas la première effectuée sur l'île avec des marqueurs enzymatiques. La comparaison de nos résultats avec ceux des autres études n'est pas facile pour la raison essentielle que, pour affirmer que l'allèle x d'une des études est le même que l'allèle y d'une autre étude, il faudrait ré-analyser les truites des deux études **sur le même gel**, ce qui est impossible. Il est possible cependant de faire ces comparaisons en émettant des hypothèses (qui ne seront jamais contrôlées). La prudence est donc nécessaire.

D'autre part, l'assimilation de certaines truites corses à la sous-espèce *macrostigma* a été fréquemment invoquée et mérite une mise au point. Reprenons le problème de façon chronologique :

Duméril décrit en septembre 1858 dans le journal "Rev. et Mag. de Zoologie" une truite qui "*Comparée aux espèces que renferme le genre [...] ne peut leur être assimilée*". Cette truite "...vit dans les eaux torrentueuses et limpides de l'Oued-el-Abaïch, en Kabylie...". Extérieurement, elle montre "*de volumineuses maculatures noires et arrondies, régulièrement disposées sur les flancs*" ... "*il est convenable de la nommer TRUITE A GRANDES TACHES* (Salar *macrostigma*, A. Dum.)" ... "*ses formes [...] sont ramassées*" ... "*La caudale ou uroptère, beaucoup plus fourchue que chez aucune Truite*" ... On trouve également "*de chaque côté du corps, trente-cinq à quarante taches ocellées [...] dont une seule est bien apparente sur l'opercule.*"

En 1924, **Pellegrin** dans les "C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. Paris", reprend les données de Duméril et signale que cette truite, qu'il appelle "*Salmo trutta* L., var. *macrostigma* A. Duméril", a été retrouvée au Maroc, aux environs de Tétouan et de Tanger (British Museum), à Azrou et dans la Moulouya (Muséum de Paris). Par là, il localise la sous espèce en Afrique du Nord et non plus seulement en Kabylie.

En 1933, **Roule** dans le "Bulletin Français de Pisciculture", souligne une "*remarquable uniformité morphologique*" des truites corses et les rattache à une seule forme, la sous-espèce *Salmo trutta macrostigma*.

en 1983, **Krieg et Guyomard** dans les C. R. Acad. Sc. Paris, analysent par des marqueurs enzymatiques, des échantillons du ruisseau d'Aïtone près d'Evisa (rivière Porto) et du ruisseau Valle Tremoli près de Zicavo (rivière Taravo). L'échantillon d'Evisa est proche des truites de pisciculture de référence mais d'après le marqueur *FBP-1** (qu'ils nomment FDP1) il s'agirait de la forme méditerranéenne (malgré une contradiction au niveau du marqueur TF*, mais qui peut être attribué aux difficultés techniques rencontrée pour cette enzyme). Par

contre, l'échantillon de Zicavo, estimé à une distance génétique de 1,3 de la truite méditerranéenne, correspond à la truite de type corse, du moins d'après le marqueur *LDH-3** (allèle "ST" qui est probablement, d'après la photo, notre allèle 40) et d'après le marqueur *SDH2* que nous mêmes n'avons pas réussi à révéler avec assez de sûreté.

En 1985, **Krieg et Guyomard** dans la revue "Génet. Sél. Evol." reprennent ces deux stations corses et rajoutent un autre échantillon de l'Aïtone. L'utilisation du marqueur *LDH-5** confirme l'appartenance des deux échantillons de l'Aïtone à la forme méditerranéenne, l'échantillon de Zicavo étant considéré comme bien plus éloigné génétiquement. Il est à remarquer que ce dernier échantillon montre un polymorphisme génétique très faible ($H=0,004$), la distance entre forme corse et forme méditerranéenne est alors de 0,16. Là encore, il semble que la méthode ne puisse détecter les allèles 100 et 102 du marqueur *TF**. Par contre, un allèle 80 est signalé dans les échantillon de type méditerranéen.

En 1986, **Guyomard et Krieg** dans le "Bull. Fr. Pêche Piscic." ajoutent aux deux cours d'eau déjà étudiés (Porto et Taravo) 3 cours d'eau du sud, le Travo, la Solenzara et le Rizzanese (4 stations pour ce dernier). Au vu des marqueurs *FBP-1**, *LDH-3**, *LDH-5** et *SDH-2**, l'échantillon du Porto est purement méditerranéen, l'échantillon du Travo purement corse, le Ranaju à 81% de type méditerranéen (pas de gènes domestiques), enfin, les échantillons du Rizzanese majoritairement de type corse (entre 33 et 89% de gènes corses selon les stations, entre 0 et 46% de gènes méditerranéens, et de 0 à 33% de gènes domestiques, valeurs recalculées par nous).

En 1988, **Olivari et Brun** dans le "Bull. Ecol." signalent le faible nombre de caeca pyloriques chez les truites corses

En 1989, **Guyomard** reprend les résultats génétiques dans le "Bull. Fr. Pêche Piscic." et présente un arbre phylogénétique de près de 40 échantillons français. Le Rizzanese et le Travo apparaissent comme nettement distincts des autres échantillons, tandis que le Porto et le Ranaju se regroupent avec les échantillons méditerranéens continentaux. Il précise que "*Les populations corses semblent partager certaines caractéristiques méristiques, en particulier un faible nombre de caeca pyloriques [...] avec la sous-espèce Salmo trutta macrostigma, mais ces similitudes peuvent n'avoir aucune signification phylogénétique*".

Enfin, en 1992, **Bernatchez, Guyomard et Bonhomme**, dans "Molecular Ecology", analysent deux échantillons corses du bassin du Taravo (6 truites du Vecchio et 8 truites du Taravo principal) par le marqueur mitochondrial, c'est à dire par séquençage de la région de contrôle (appelée Dloop) de l'ADN des mitochondries. Ce marqueur est généralement très polymorphe et ne se transmet que de la mère aux descendants (transmission clonale). Tous les poissons sauf un sont de type "adriatique" qu'on retrouve en Italie du nord chez certaines *fario* (rivière Chisone), chez *Salmo trutta carpio* et en Yougoslavie chez *Salmo trutta letnica*. La seule truite différente, provenant de l'échantillon du Vecchio, était de

type méditerranéen (comme le Doubs et l'Hérault).

Ces résultats génétiques sont-ils cohérents avec ceux de la présente étude? Dans le **tableau V** qui suit, les résultats des trois études de l'INRA sont reprises.

En observant de près ces résultats, il apparaît qu'il n'y a pas de contradiction mais que les analyses de l'INRA complètent les nôtres. Les apports complémentaires permettent de noter que :

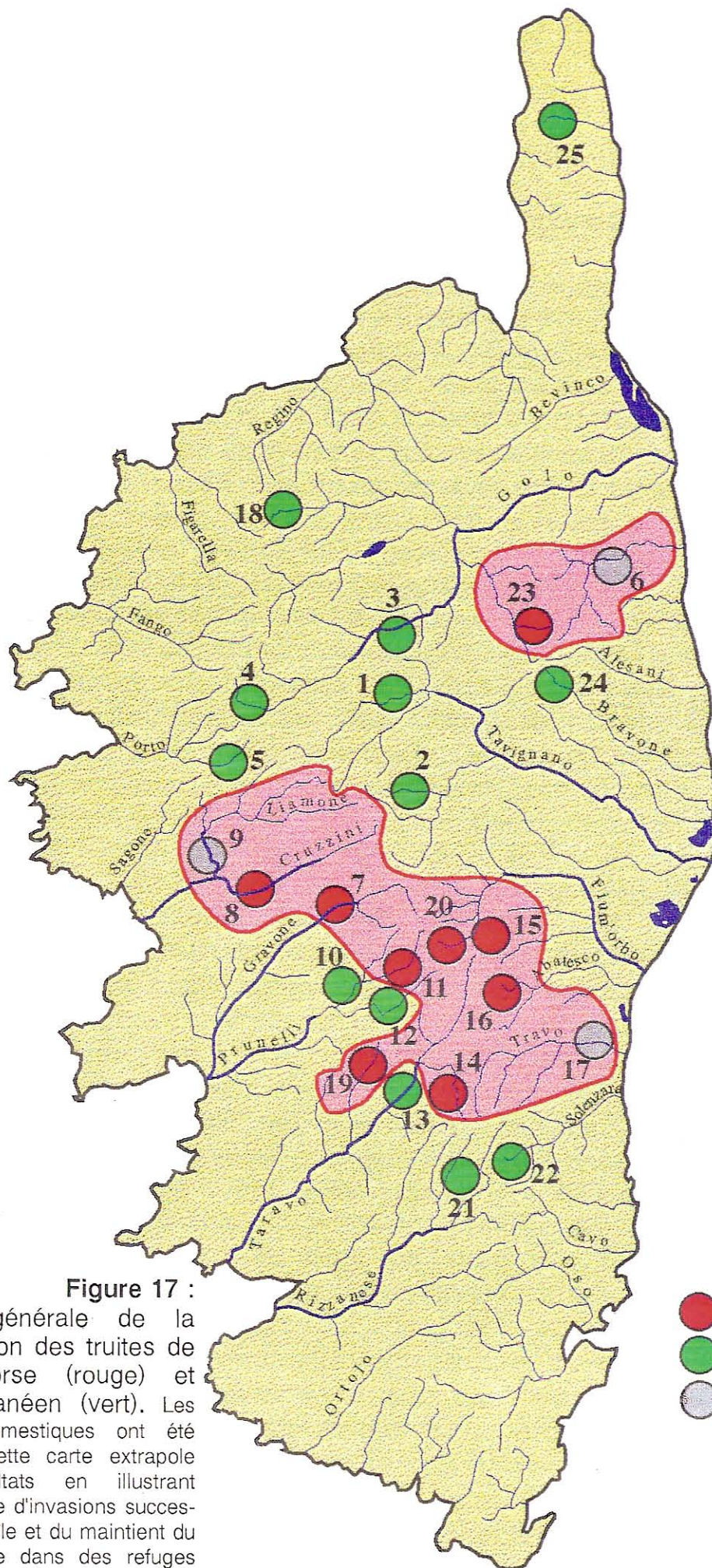
- le Porto est bien dans une zone de type méditerranéen exclusif; cohérence également pour le Travo (type C) et la Solenzara (type M);

- le Taravo est bien peuplé de truites du type corse en altitude (la station de Zicavo est environ à 800 m (proche de l'altitude de notre station Chiova);

- le Rizzanese, analysé par nous à la station San Petru s'est montré majoritairement méditerranéen. Or les 4 stations de l'INRA sont essentiellement de type corse, avec des populations apparemment pures à St Antoine et Asinao. Sans entrer dans le détail des altitudes et des différents affluents, il est clair que ce cours d'eau est du même type que le Prunelli et le Taravo avec un peuplement corse en altitude et un peuplement méditerranéen plus bas. Cela équivaut à étendre la surface de la tache rouge de la carte (**figure 17**) vers le bas.

stations	Krieg <i>et al.</i> 83	Krieg <i>et al.</i> 85	Guyomard <i>et al.</i> 86	<i>présent rapport</i>
Porto (Aïtone Eviza)	type M	type M	type M	
(Aïtone p. condamnés)		type M		
(Tavullella)				<i>type M</i>
Taravo (Zicavo)	type C	type C		
(Ponte Novo)				<i>type M (71%)</i>
(Veraculungo)				<i>type C</i>
Travo			type C	<i>type C (63%)</i>
Solenzara			type M (81%)	<i>type M (73%)</i>
Rizzanese (St Antoine)			type C	
(Chiuvone)			50%/50%	
(Asinao)			type C	
(Ste Lucie)			type C (62%)	
(San Petru)				<i>type M (81%)</i>

Tableau V : Comparaison des résultats du présent rapport (en italiques) avec les études allozymiques passées. Les calculs des types de truites ont été refaits par nous. Les indications de type, non suivies d'un pourcentage, signifient que l'échantillon est à 100% de ce type. D'autre part, les pourcentages donnés pour la présente étude ont été recalculés en éliminant les gènes domestiques (voir figure 8).



conception : Bernard VESSIOT (CSP 8ème dél.)

Figure 17 :

Carte générale de la distribution des truites de type corse (rouge) et méditerranéen (vert). Les gènes domestiques ont été retirés. Cette carte extrapole les résultats en illustrant l'hypothèse d'invasions successives de l'île et du maintien du type corse dans des refuges d'altitude.

- 66 à 100 % de type corse
- 66 à 100 % de type médit.
- 33 à 66 % de chaque type

Endémiques, corses, macrostigma, méditerranéennes, adriatiques? Que dire des truites de Corse?

Il faut clairement séparer le problème de l'appellation des truites de corse du problème de son homogénéité :

Le terme macrostigma : en systématique, il existe une règle qui ne peut être transgressée sous peine de faire effondrer tout l'édifice : quand un nom est donné à une espèce (ou sous-espèce) dans un article scientifique officiel, il lui est définitif, sauf mise en évidence d'une synonymie avec une espèce décrite auparavant. Comme on l'a vu dans le court résumé historique du chapitre précédent, *macrostigma* est avant tout la forme de truite de Kabylie répondant à la description de Duméril. Il se trouve que d'une part les truites de Kabylie ont, paraît-il, toutes disparu (bien qu'il soit possible, si l'avenir politique de l'Algérie s'éclaircit, de "monter une expédition" pour la retrouver); d'autre part, Pellegrin a considéré les truites de l'Atlas marocain comme *macrostigma*. Si les populations de la première description ont effectivement disparu, le plus sage est de considérer la forme de l'Atlas comme *macrostigma* de référence.

En conséquence, les truites de Corse, appelées "type corse" dans ce rapport et concentrées dans les zones d'altitude de la moitié sud de l'île, ne pourront être nommées *macrostigma* qu'après une analyse morphologique fine ou une analyse génétique regroupant échantillons marocains et corses.

Comme le signalent Krieg et Guyomard (1983), les caractères invoqués par Duméril et par Roule risquent d'être liés au milieu écologique plutôt qu'à l'appartenance à une forme péri-méditerranéenne. D'autre part, les résultats basés sur les marqueurs mitochondriaux (Bernatchez *et al.*, 1992) rapprochent le type corse des truites d'Italie du nord comme *carpio* et aux formes plus orientales comme *letnica*, alors que les truites du Maroc sont nettement placées parmi les truites atlantiques d'après le même marqueur (Bernatchez, publication en préparation). Bien qu'il faille rester prudent, notre opinion est que la truite corse n'appartient sans doute pas à la sous-espèce *macrostigma*.

Dans l'attente, nous proposons d'utiliser le terme de "truites corses" ou mieux "**truites de type corse**" correspondant, jusqu'à preuve du contraire, à une forme endémique de Corse, génétiquement bien différenciée. Au delà du problème de la dénomination, la recherche de l'origine des "truites de type corse" figure parmi les projets de notre laboratoire avec l'analyse enzymatique d'échantillons de Sardaigne, Sicile, sud de l'Italie et Afrique du Nord qui restent à réunir.

L'homogénéité du peuplement corse, comme l'a vue Roule (1933) à partir de la morphologie ne se retrouve nullement dans "l'image génétique" de la figure 17. Si on "oublie" l'influence des piscicultures qui devait être nulle en 1933, cette figure montre bien que deux envahisseurs ont combattu, certainement durant des milliers d'années, dans les différentes rivières corses. La proximité génétique des deux formes et leur inter fertilité évidente (très nombreux "hybrides" entre ces deux types) a fait que la compétition a eu lieu par survie différentielle des porteurs

de gènes de chaque type, plutôt que par exclusion compétitive violente. Beaucoup de populations actuelles possédant une proportion équilibrées de gènes de chaque type (exemple Liamone ou Travo) ne présentent pas d'écart à la panmixie (tableau III).

Scénarios d'invasion : si on observe la situation du Prunelli, on note l'existence de populations majoritairement du type méditerranéen en basse altitude (Monticchi et Prunelli sont respectivement à 350 et 620 mètres) et d'une population de type corse en plus haute altitude (Caldéramolla à 1200 mètres). Même observation dans le Taravo avec une population de type méditerranéen à faible altitude (Taravo, 370 mètres) et deux populations d'altitude de type corse (Chiova et Vêraculungo respectivement à 898 et 1100 mètres). Ceci nous donne la chronologie des événements (sans les dater) : le type corse occupait probablement la totalité de l'île comme le montre d'une part l'existence d'une autre zone de ce type au nord (stations Fium'Alto et Casaluna) et d'autre part l'existence de "traces" de gènes de type corse dans 24 des 25 stations de cette étude. Il est probable que partout où l'invasion a été facile (pas de passages difficiles à la remontée), le type méditerranéen a "digéré" l'autre. Il faudrait vérifier que des obstacles à la remontée existent en aval des populations purement corses. La datation des cassures de terrain ayant provoqué rapides et cascades daterait l'isolement qui a protégé les peuplements anciens d'altitude.

Puis, le type méditerranéen a envahi l'île suivant deux scénarios possibles :

- soit en même temps qu'il a envahi le continent,
- soit lors d'un événement climatique quelconque qui lui a permis d'atteindre la Corse qui en était préservé auparavant.

Sur le continent, le type méditerranéen est seul à régner actuellement, peut-être y est-il installé depuis fort longtemps. Le second scénario est donc plus probable. Dans ce cas, l'adoucissement de l'eau de la Méditerranée par la fonte des glaciers (il y a environ 15000 ans) serait un facteur déclencheur possible de la seconde invasion.

Il est intéressant de remarquer que la truite *marmoratus*, étudiée par notre laboratoire par les mêmes marqueurs enzymatiques, a produit un scénario inverse pour la Slovénie : c'est la *marmoratus* qui aurait envahi des zones peuplées par la truite *fario* méditerranéenne et l'aurait quasiment éliminée du bassin du Pô "au sens large" (incluant les rivières de Slovénie et de Croatie qui étaient ses affluents lors des régressions marines) il y a 20000 ans environ.

La situation actuelle

L'impact des repeuplements : les différentes cartes indiquent bien la répartition des trois types de truites habitant la Corse. Si une certaine logique géographique a permis de proposer des scénarios d'installation des formes naturelles, l'impact des piscicultures semble aléatoire sur le territoire. La **figure 18** montre qu'il n'y a pas corrélation entre introgression et altitude. Ce n'est donc pas

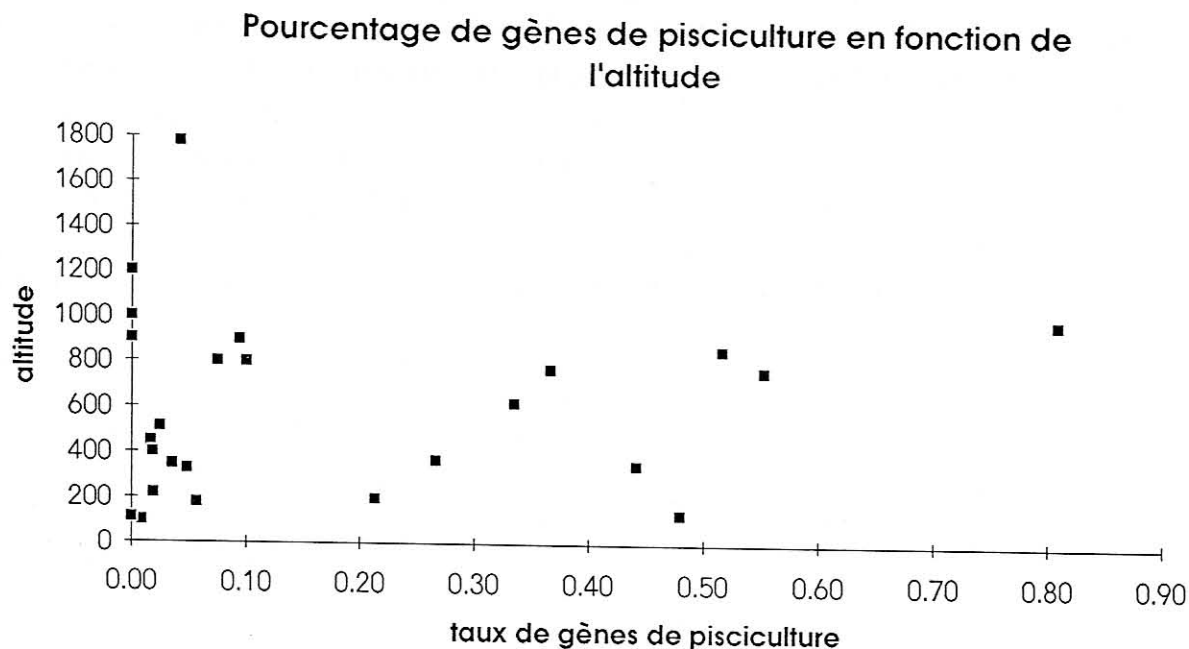


Figure 18 : Recherche de corrélation entre efficacité des repeuplements et altitude.

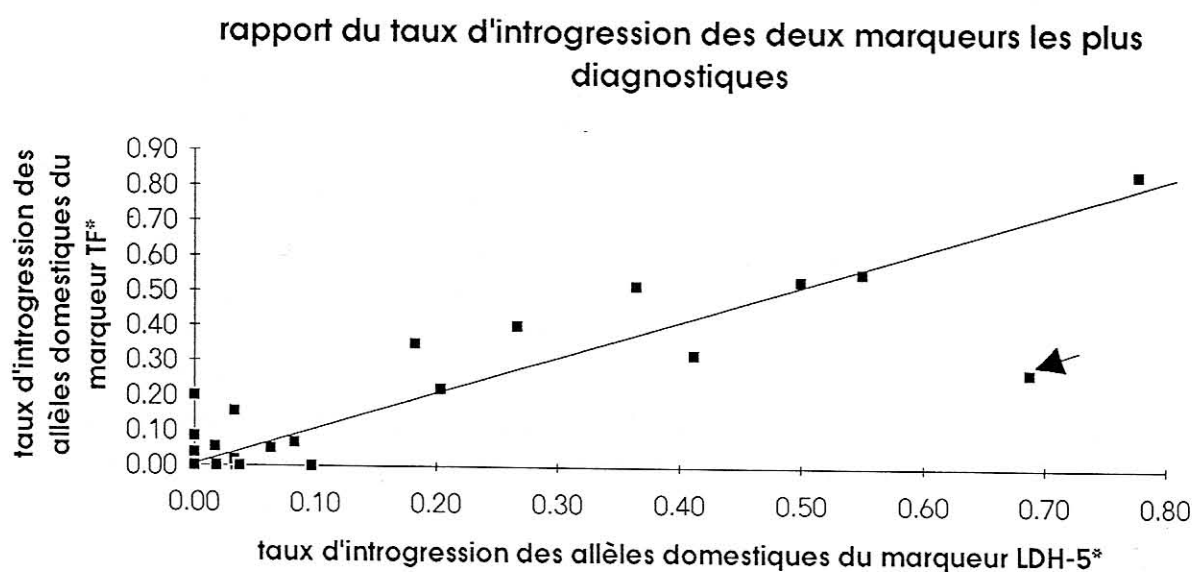


Figure 19 : Mise en évidence d'une station où l'introgession par les gènes de pisciculture est probablement ancienne.

l'intensité des déversements qui expliquerait la réussite des introgressions (dans la mesure où on admet que plus une station est haute, plus son accès est difficile et moins on y aura déversé de poissons). La figure 13 ne permet pas non plus de désigner un bassin ou une région où l'introgression soit plus forte. D'autre part, si ces repeuplements induisent une augmentation du polymorphisme génétique (figure 16), ils ne semblent pas provoquer systématiquement les désordres génétiques populationnels attendus (figures 14 et 15).

Il est aussi possible d'estimer l'ancienneté des repeuplements qui ont permis des introgressions. Pour cela, les écarts entre les deux marqueurs principaux (*LDH-5** et *TF**) sont utilisés sur le principe suivant :

Si dans un laps de temps assez court, 10% de géniteurs de pisciculture réussissent à participer à la reproduction naturelle d'une population corse, 10% de gènes atlantiques seront introduits dans la rivière et des analyses génétiques montreraient 10% de *LDH-5** atlantique (allèle 90) et 10% de *TF** atlantique (allèle 100).

Puis, avec le temps (probablement des dizaines d'années), la dérive et la sélection naturelle vont modifier ces pourcentages. Si les gènes sauvage sont mieux adaptés, leur pourcentage va augmenter lentement par mortalité différentielle des truites croisées (les truites porteuses de plus de gènes de pisciculture vivront moins longtemps que les truites croisées portant moins de gènes de pisciculture). Mais selon toute probabilité, parce que *LDH-5*(90)* et *TF*(100)* n'ont aucune chance d'avoir exactement la même valeur adaptative, les deux marqueurs vont se modifier de façon différente, leur pourcentage vont s'écarter. Donc, plus l'écart sera grand, plus la population aura eu le temps de se modifier et plus les repeuplements auront commencé tôt.

La figure 19 donne le rapport entre les fréquences des deux marqueurs. Plus une station sera placée près de la droite de pente 1/2, plus les marqueurs seront en accord et plus l'introgression est récente. Cette figure montre que la station Furcone se distingue seule des autres : elle a subi des déversements efficaces depuis plus longtemps, les fréquences des deux marqueurs ont eu le temps de diverger jusqu'à 69% et 27%.

L'ensemble de ces indices nous permettent de proposer les hypothèses suivantes :

1 - l'impact des repeuplements est relativement faible et quasiment indifférent à l'altitude (sauf les altitudes extrêmes) : 15% de 0 à 200m, 14% de 200 à 400m, 21% de 400 à 800m, 21% de 800 à 1800m (voir figure 18);

2 - plusieurs populations d'altitude sont totalement ou presque totalement indemne d'introgression;

3 - à l'exception de la rivière de Furcone, l'introgression semble récente, ce qui hypothèque le maintien des gènes domestiques dans le milieu si les déversements s'arrêtaient.

Etat des populations naturelles : si l'introgression moyenne de gènes domestiques est faible, les peuplements sont très majoritairement sauvages, c'est à dire souvent sensiblement intacts. Vouloir la pureté absolue est un objectif utopique, aussi, nous proposons de "placer la barre" à 5%. Cela signifie que, dans l'optique de la protection de la biodiversité que prône le Ministère de

l'Environnement, ou selon le principe de précaution de la Conférence de Rio, ces peuplements, introgressés par moins de 5% par des gènes domestiques "exotiques", sont dignes d'intérêt. :

- ainsi, les 12 stations indiquées au **tableau VI** méritent cette protection. Les quatre du haut représentent les plus proches de la forme méditerranéenne (le Haut Golo étant le plus pur), les 8 du bas représentent le peuplement le plus ancien de l'île, le type corse, Veraculungo et Caldéramolla étant les plus purs, et représentent de plus deux subdivisions à l'intérieur du type corse : les porteurs des allèles *TF*(102)* et *TF*(80)* respectivement.

- toutefois, les populations mélangées le sont naturellement et représentent aussi une situation intéressante à protéger.

	corse	médit.	piscic.	
HGOL	0.06	0.94	0.00	1000
GOLC	0.12	0.86	0.02	450
TAVI	0.18	0.80	0.02	400
SOLE	0.26	0.71	0.03	510
LIAM	0.51	0.45	0.04	350
TRAV	0.62	0.37	0.01	100
GRAV	0.69	0.26	0.05	330
CRUZ	0.82	0.16	0.02	220
MARM	0.97	0.03	0.00	900
POZZ	0.96	0.00	0.04	1780
CALD	1.00	0.00	0.00	1200
VERA	1.00	0.00	0.00	110

Tableau VI : Liste des stations dont le taux d'introgression par des gènes de pisciculture est inférieur à 5%. Ces stations sont ordonnées depuis le type méditerranéen le plus pur en haut, jusqu'au type corse le plus pur en bas.

Conclusions

En conclusion de cette étude qui s'est déroulée entre mars 1993 et novembre 1995, une récapitulation des points forts peut être faite :

- cette étude confirme l'existence de truite dite "de type corse" distinctes des truites méditerranéennes telles qu'on les trouve sur le continent. Il semble probable qu'un nouveau nom doive être donné à cette truite, mais seulement après analyse morphologique (prévue par l'ENSA de Toulouse) et comparaison

génétiques avec les populations nord-africaines (prévu par notre laboratoire).

- le scénario le plus probable de l'arrivée des trois types de truites est chronologiquement (1) la présence du type corse dans toute l'île, (2) l'invasion du type méditerranéen à partir du continent et (3) l'apport très récent de truites de piscicultures classique (Atlantique nord).

- l'impact des repeuplements est faible, même s'il a pu dépasser les 80% dans une station et les désordres populationnels engendrés sont à peine perceptibles. Il semble que ces introgressions aient été généralement récentes, ce qui équivaut à dire, compte tenu de l'ancienneté des repeuplements sur l'île, que ces derniers ont été inefficaces, peut-être à cause de la contre-sélection naturelle des intrus. L'exemple de l'Abatesco (Beaudou *et al.*, in press) est un bon exemple de ce qu'il a pu se passer entre truite déversées et truites résidentes. Le maintien des gènes domestiques des truites récemment déversées semble hypothétique.

- Il existe de nombreuses rivières, souvent en tête de bassin, peuplées par des truites purement autochtones. La liste de ces stations (tableau VI) n'est pas exhaustive puisque d'autres sont indiquées dans les publications de l'INRA. La Corse apparaît donc comme une région exceptionnellement préservée par rapport à la situation française moyenne où les peuplements purement autochtones sont très rares.

Rapport rédigé à Montpellier, le 29 novembre 1995 par
Patrick BERREBI, responsable scientifique du projet,
Chargé de Recherches au CNRS.

Références bibliographiques

- Beaudou D., 1993.** Impact des déversements de truites domestiques dans les populations naturelles de truites communes (*Salmo trutta fario*). Etude dynamique et génétique. Cas du bassin de l'Orb (Hérault). *Thèse de l'Université Montpellier II*, 308p.
- Benzécri J.P., 1973.** L'analyse des données. 1 : La taxinomie. 2 : L'analyse des correspondances. *Dunod, Paris*, 2 volumes, 615 et 619p.
- Bernatchez L., Guyomard R. & Bonhomme F., 1992.** DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology*, **1**, 161-173.
- Berrebi P., 1995.** Analyse génétique des truites *fario* des rivières méditerranéennes des Pyrénées Françaises : marqueurs enzymatiques. *Rapport de synthèse*, 17p et annexes.
- Duméril A., 1858.** Note sur une Truite d'Algérie (*Salar macrostigma*, A. Dum.). *Revue et Magazine de Zoologie*, **septembre 1858**, 396-399.
- Guyomard R., 1989.** Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **314**, 118-135.
- Guyomard R. & Krieg F., 1986.** Mise en évidence d'un flux génique entre populations naturelles de truite *fario* et souche de repeuplement dans deux rivières de Corse. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **303**, 134-140.
- Krieg F. & Guyomard R., 1983.** Mise en évidence électrophorétique d'une forte différenciation génétique entre populations de Truite *Fario* de Corse. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III*, **296**, 1089-1094.
- Krieg F. & Guyomard R., 1985.** Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L) : large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique Sélection Evolution*, **17**, 225-242.
- Olivari G. & Brun G., 1988.** Le nombre de caeca pyloriques dans les populations naturelles de truites en Corse. *Actes du Colloque international sur les vertébrés terrestres et dulçaquicoles des îles méditerranéennes*.
- Pellegrin J., 1924.** Les Salmonidés du Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **178**, 970-972.
- Poteaux C., 1995.** Interactions génétiques entre formes sauvages et formes domestiques chez la truite commune (*Salmo trutta fario* L.). *Thèse de l'Université Montpellier II*, 110p + figures + annexes.
- Roule L., 1933.** Le peuplement des cours d'eau de la Corse en poissons. *Bulletin Français de Pisciculture*, **63**, 61-62.

ANNEXE

Tableau des résultats génotypiques élémentaires.

ERRATUM

Page 27, concernant les travaux de Bernatchez *et al.* (1992), les deux stations analysées ne sont pas dans le bassin du Travo. D'ailleurs, après discussion avec la personne qui a fourni les truites corses pour cet article (B. Roché), il est possible d'être plus précis que Bernatchez lui même :

- la station "Vecchio" de l'article appartient au bassin du Tavignano (et non du Travo) et est en fait la même station que celle appelée "Verghello" dans le présent rapport;

- la station "Taravo" de l'article est en fait la station "Chiova" de ce rapport, appartenant au bassin du Taravo.

Les conséquences sur la discussion de la page 30 est que, si la grande majorité des haplotypes mitochondriaux corses analysés sont classés parmi le type "adriatique", les analyses du présent rapport donnent 69% d'allèles méditerranéens à la première station et 75% d'allèles corses pour la deuxième. Il est étonnant que cette hétérogénéité ne soit pas visible avec le marqueur mitochondrial.

De nouveaux échantillons de truites corses ont été envoyés à Louis Bernatchez pour analyse. Ces échantillon ayant été tirés de ceux de ce rapport (donc leur composition allélique connue), le problème devrait être résolu.

Page 5, tableau I et page 34, tableau VI : la station Veraculungo (=VERA) est à 1100 mètres d'altitude (et non 110m). La figure 18 a donc une petite imperfection qui ne change nullement son interprétation : un point dont les coordonnées sont $x=0$ / $y=110$ doit être déplacé vers le haut, le long de l'axe y , vers la coordonnée $x=0$ / $y=1100$.