

APPORT DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DANS LA CONNAISSANCE DES TRUITES CORSES : BILAN DE QUINZE ANNÉES DE COLLABORATION

PATRICK BERREBI*, JULIEN ARROYO*, PASCAL MARCHAND*,
STÉPHANE MURACCIOLE**, BERNARD RECORBET***, JOSEPH MATTEI****

**Institut des Sciences de l'Evolution, UMR CNRS/UM2 5554, Université Montpellier 2,
cc065, place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05*

***ONF, route Salaro, 20000 Ajaccio*

****Direction régionale de l'Environnement, de l'aménagement et du logement de Corse,
BP 334, 19 cours Napoléon, Batiment D, 20180 Ajaccio cedex*

*****Onema, Lieu-dit Guazza-Prunelli di Casacconi, 20290 Borgo*

LES PEUPELEMENTS de truites communes (*Salmo trutta*) de Corse sont composés de trois lignées d'origine bien distinctes mais souvent difficiles à reconnaître à leur robe: la truite corse, improprement appelée *macrostigma*, est la première occupante de l'île et se retrouve encore à l'état pur en de nombreuses stations d'altitude ; la truite méditerranéenne a naturellement colonisé tous les bassins, probablement après les dernières glaciations; enfin, la truite domestique, de lignée atlantique, a été déversée depuis près d'un siècle, provoquant des hybridations sur presque tout le territoire (BERREBI, 2007). Il faut rajouter une truite américaine localement stérile, la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), qui n'interfère pas avec les formes européennes.

Les lignées européennes appartiennent toutes à la même espèce et sont parfaitement interfertiles; leur gestion en est donc délicate. C'est sans doute pourquoi des analyses génétiques ont été effectuées dès 1989, mais surtout à partir de 1993 dans un but de cartographie, sous l'impulsion de la Diren, du Parc naturel régional et de la fédération pour la Pêche de Corse et avec le concours financier du contrat de plan État-Région, de l'office de l'Environnement de la Corse, de l'ONF et de la DDAF de Haute-Corse.

À l'occasion de l'hommage rendu à Bernard Roché, il nous a paru intéressant de revoir tous les résultats génétiques obtenus sur les truites corses depuis près de 20 ans. Ce bilan, structuré selon le marqueur uti-

lisé (allozymes jusqu'en 2002, microsatellites à partir de 2004), répond à une seule question : quelle est la composition génétique de ces truites, c'est à dire la proportion des trois entités en présence : truites corses, méditerranéennes ou domestiques, information reportée sur la carte de l'île.

Un bilan récent des connaissances génétiques des truites françaises (projet GENESALM) a montré que la Corse est actuellement le département français le plus étudié dans ce domaine, avec plus de 120 stations analysées (BERREBI *et al.*, 2008).

Une difficulté taxonomique

Le terme « macrostigma » date de 1858 avec Duméril qui donne une première description assez vague de *Salar macrostigma* (qui deviendra plus tard *Salmo macrostigma*), en Kabylie. Cette dernière est associée à l'ensemble de l'Afrique du Nord par PELLEGRIN (1924). En 1933, ROULE souligne la « remarquable uniformité morphologique » des truites de Corse qu'il rattache à la sous-espèce *Salmo trutta macrostigma* de Kabylie.

Dans les années 1980, des études sur la truite ancestrale corse ont confirmé la présence de particularités génétiques (KRIEG et GUYOMARD, 1983 ; GUYOMARD et KRIEG, 1986 ; BERREBI 1993) et morphologiques (OLIVARI et BRUN, 1988), distinctes de celles de la truite méditerranéenne. Si, en 1989, GUYOMARD reconnaît une ressemblance morphologique entre la truite corse et *Salmo macrostigma*, il indique que cela peut être dû au hasard. Mais aucune analyse génétique n'a exploré le lien phylogénétique entre les truites corses et les vraies truites *macrostigma* d'Afrique du Nord.

Or il existe une loi intangible en systématique: quand un nom latin est donné à une espèce ou sous-espèce dans une revue scientifique, ce nom est définitif, sauf modification argumentée dans une revue scientifique (changement de genre, mise en synonymie...). Ainsi le terme de *macrostigma* est réservé à la truite de Kabylie. Toute réutilisation de ce nom ailleurs qu'en Algérie nécessite une comparaison morphologique très délicate ou une comparaison génétique. Or, le terme de *macrostigma* a été réemployé sans étude comparative en Turquie, Grèce, Italie et Corse (deux spécimens kabyles sont pourtant déposés au Muséum de Paris). Il y a très peu de chance pour que la forme kabyle se soit étendue au nord de la Méditerranée, du moins cela doit être démontré. Nous emploierons donc le terme de *macrostigma* sans italiques dans ce texte. Cela signifie qu'il est pris comme un nom pratique, puisque largement utilisé en Corse et même dans l'Union

européenne, mais qu'il n'entre pas dans la nomenclature officielle en latin, qui reste *Salmo trutta*.

Cet abus ne concerne pas seulement les populations ancestrales corses. Cette forme a été depuis signalée en Turquie (ALP *et al.*, 2003), en Grèce (BOBORI *et al.*, 2001), en Italie (ALFEI *et al.*, 1996) et, enfin, en Corse (KEITH et MARION 2002).

L'histoire des truites de Corse

Lorsque les particularités de la truite corse ont été confirmées par les généticiens, la priorité a été de définir la répartition de celle-ci pour envisager sa protection et, d'une manière générale, de décrire la structure génétique de toutes les populations de truites de corse. De nombreux travaux ont donc été menés, dans un premier temps avec les allozymes (BERREBI, 1994 ; 1995c ; 1998a), puis avec les microsatellites à l'occasion d'un programme européen LIFE NATURE « Conservation de la truite macrostigma en Corse », dans le cadre du réseau NATURA 2000.

Les analyses allozymiques réalisées sur des échantillons prélevés entre 1993 et 2002 (fig. 1) ont montré que les populations purement corses sont caractérisées par l'allèle 40 de la lactate déshydrogénase 3 (LDH-3*40). Elles sont limitées aux têtes des bassins isolées de l'aval par des ruptures de pentes infranchissables (Prunelli, Taravu et Fium'Orbu notamment). La plupart des stations localisées dans les parties inférieures et moyennes des cours d'eau présentent des populations naturelles hybrides entre les lignées corse et méditerranéenne, cette dernière se caractérisant par l'allèle LDH-3*100. Quelques stations présentent des populations largement dominées par la lignée méditerranéenne, en particulier dans les bassins du Tavignanu, du Golu et de la Bravona. Enfin, l'introgression atlantique, du fait des repeuplements par des poissons issus de pisciculture, est très variable mais reste globalement faible, mais il y a des exceptions. Pour la plupart des stations introgressées, les lignées ancestrales semblent encore en mesure de se maintenir si les repeuplements sont stoppés.

ROCHÉ *et al.* (1998), puis GAUTHIER et BERREBI (2007) proposent une hypothèse sur l'origine des truites corses et méditerranéennes expliquant leur répartition actuelle. D'une part, les géologues s'accordent pour dire que la haute montagne a été recouverte de glaces et de neiges persistantes lors des dernières glaciations du Quaternaire, jusqu'à -15 000 ans. Le peuplement de haute montagne ne peut donc pas être antérieur à cette date. D'autre part, les analyses génétiques montrent que les têtes de bassins sont plutôt occupées par des truites

de lignée corse, tandis que les truites méditerranéennes occupent les secteurs plus en aval. Cette répartition permet donc de faire l'hypothèse d'un peuplement antéglaciaire uniforme de l'île par la lignée ancestrale corse, puis d'une arrivée plus récente de truites méditerranéennes. Des simulations d'évolution des fréquences alléliques confirment la période postglaciaire comme possible date d'arrivée des populations de truites méditerranéennes observées aujourd'hui. Les barrières géologiques naturelles (cascades, zones pentues) de formation post-glaciaire ont maintenu dans de nombreux endroits, la séparation entre ces deux lignées de truites.

De nouveaux échantillons ont été prélevés entre 2004 et 2007 dans le cadre du programme européen LIFE Macrostigma. La répartition des allèles ancestraux (corses et méditerranéens) ainsi que l'influence domestique ont été étudiées à l'aide des microsatellites (Figure 2). L'objectif de ce travail étant d'identifier de nouvelles populations de lignée corses pure en vue de leur protection, les prospections ont été réalisées en fonction des connaissances antérieures. Ceci explique pourquoi la représentation des truites méditerranéennes est faible dans ces nouveaux échantillons. De nombreuses populations largement dominées par la truite corse ont été localisées dans les bassins du Prunelli, du Fium'Orbu et du Tavignanu, ou encore dans le sous-bassin de l'Ascu (affluent du Golu) et dans certains affluents du Taravu. D'autre part, ces analyses montrent également la représentation importante des allèles domestiques dans de nombreuses stations situées plus en aval. Les poissons de pisciculture vont même jusqu'à supplanter les lignées ancestrales, dans certains cas.

Un effort de cartographie

Les données génétiques ont été multiples (plus de 120 stations analysées) et leur exposé a nécessité de les représenter de façon compréhensible sur des cartes (SIG). Ce travail de compilation a pu être réalisé en 2008 lors de deux stages de Master, dans le cadre du projet GENESALM (ARROYO, 2008; MARCHAND, 2008).

GENESALM est un projet scientifique qui s'est déroulé entre 2006 et 2008, soutenu par de nombreux organismes (Cipa, Onema, Ifop, MEED, FNPF et BRG), et ayant pour but, entre autres objectifs, la réalisation d'une synthèse cartographique sur les connaissances scientifiques acquises en matière de génétique de la truite commune en France.

Dans un souci de clarté, les cartes et les résultats ci-après sont présentés séparément :

– la première carte (fig 1) présente les données enzymatiques antérieurs à 2004, lors de collaborations entre la Diren de Corse, le PNRC, le CSP, la fédération pour la Pêche et l'université Montpellier 2;

– la seconde carte (fig 2) reprend la totalité des analyses microsatellites réalisées pour le projet LIFE Macrostigma, qui a été l'occasion de basculer d'un marqueur à l'autre. L'intérêt du marqueur microsatellite, surtout dans ce contexte d'espèce menacée, est que le poisson capturé n'est pas sacrifié. On lui prélève généralement un petit fragment de nageoire caudale inférieure, qui régénère vite.

Il est à noter que quelques stations ayant été reconnues comme hébergeant des truites purement corses lors des études allozymiques des années 90, ont été ré-échantillonnées lors du projet LIFE Macrostigma, il importait de savoir si ces populations avaient été introgressées par la truite domestique durant les 8 ou 11 ans d'intervalle. Le résultat est un bon maintien entre les estimations basées sur les allozymes et celles basées sur les microsatellites, à près de 10 ans d'intervalle. Sur les 7 stations suivies, seule celle de Marmanu, à l'aval du pont de la route départementale reliant le village de Ghisoni au col de Verde, présente une nette dégradation: presque purement corse en juin 1993, elle révèle près de 20% d'introgression par la forme atlantique en juillet 2004. Cela est dû à des alevinages effectués sur certains affluents du Marmanu vers 1995, qui ont entraîné une contamination de la rivière principale par dévalaison des truites domestiques. Cependant, une cascade située à quelques centaines de mètre en amont a empêché la remontée des truites, et donc permis le maintien de la lignée corse pure en haut de cet affluent.

Distribution géographique des différentes lignées

Les stations analysées par allozymes ont été choisies dans le but de décrire la structure génétique des truites de tout type, selon un maillage autant que possible régulier. La figure 1 est donc la plus représentative de la distribution géographique des trois lignées:

– la lignée corse (macrostigma) est la truite ancestrale qui a très certainement constitué le peuplement primitif du réseau hydrographique insulaire. Certaines populations ont été par la suite isolées dans des secteurs torrentiels d'altitude situés en amont des chutes, cascades, ruptures de pente et autres accidents d'origine tectonique à l'origine de cassures du relief. L'ancienneté de cette forme, et le fait qu'elle ne sub-

siste à l'état pur que piégée dans quelques têtes de bassins, explique que chaque isolat a pu développer une morphologie distincte. A une certaine homogénéité génétique est donc opposée une morphologie très variable;

– la lignée méditerranéenne serait arrivée en Corse à une époque plus récente. Cette truite s'est hybridée avec les truites corses tout autour de l'île, mais elle n'a pas pu atteindre les populations isolées en amont. Ailleurs la compétition entre les deux souches a certainement joué en faveur de la truite méditerranéenne lorsqu'elle a pu conquérir l'ensemble d'un territoire occupé par la truite corse. Cela semble être le cas dans certains bassins (essentiellement le Golu), où elle domine largement, et où la forme corse a pratiquement disparu, sauf quelques rares populations relictuelles comme dans le ruisseau d'E Radule (affluent du Golu) ou dans l'Ascu.

Par contre, sur le versant occidental de l'île, plus accidenté, on rencontre des populations hybridées dans les parties inférieures et moyennes de nombreux cours d'eau (Liamone, Gravona, Prunelli, Taravu).

– La souche domestique de pisciculture (lignée atlantique), a été régulièrement introduite, surtout depuis plus de soixante ans, dans le cadre de la politique de repeuplement menée par la Fédération pour la Pêche. Ces opérations d'introduction, d'abord réalisées à l'aide d'œufs embryonnés conditionnés en boîte Vibert, puis plus récemment par des déversements d'alevins, ont affecté l'ensemble des cours d'eau. Elles ont conduit à une hybridation avec les souches autochtones. Le nombre de stations introgressées apparaît faible, démontrant une dégradation relativement limitée ; néanmoins les populations naturelles pures occupent souvent des linéaires très faibles (ex. : Sant'Antone, Paratella, E Radule...) alors que les linéaires introgressés (et les effectifs concernés) sont très importants (plus de 80%), notamment sur le plateau du Coscione (tête de bassin-versant d'une partie du Taravu, du Rizzanese et du Travu), ou sur le haut Prunelli. Il est possible que leur présence diminue avec le temps en cas d'arrêt des repeuplements (KRIEG 1984, BERREBI 1995), mais cela reste à démontrer.

Ainsi, le conseil d'administration de la Fédération pour la Pêche a décidé, en 2006, d'interdire les alevinages. Cette interdiction a été reprise dans le projet de SDAGE de la Corse, « Orientation fondamentale (disposition 3B-06) », qui a pour but de « mettre en œuvre une gestion planifiée du patrimoine piscicole d'eau douce en tenant compte des repeuplements de référence ». Le SDAGE fixe pour chaque grand bassin

hydrographique des orientations fondamentales pour une gestion équilibrée de la ressource en eau, mais les décisions doivent également être intégrées dans les SAGE, qui sont les déclinaisons locales de ces enjeux et qui définissent les actions concrètes nécessaires.

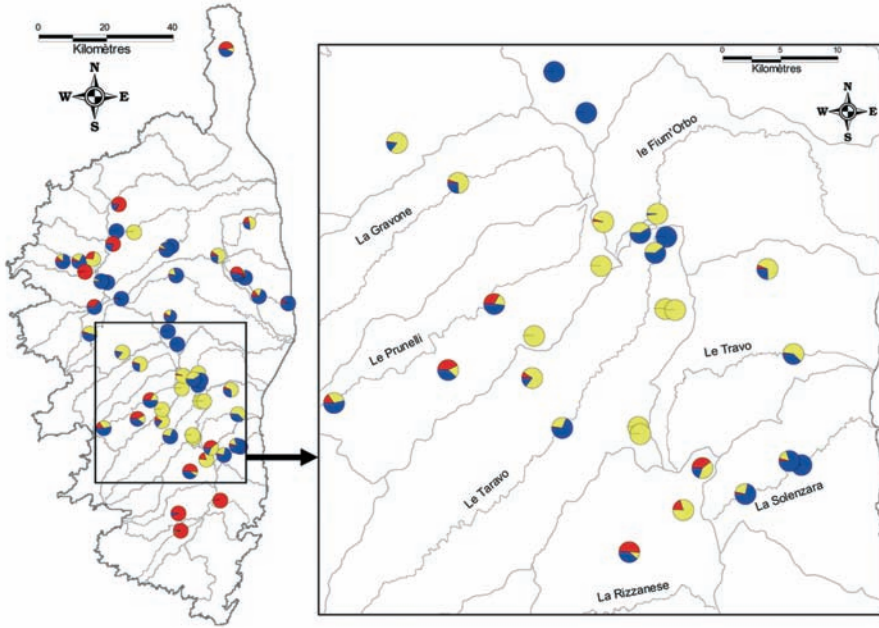


Fig. 1 Composition génétique (marqueurs allozymiques) des populations de truites échantillonnées entre 1993 et 2002. Les couleurs contenues dans les «camemberts» représentent les trois lignées présentes en Corse: rouge = lignée atlantique, bleu = lignée méditerranéenne, jaune = lignée corse

Étude détaillée de la truite corse (macrostigma)

Le programme LIFE Macrostigma a été l'occasion d'une intensification du programme d'analyses moléculaires, de la mise au point du marqueur microsatellite beaucoup plus sensible que les allozymes, avec comme objectif une récolte d'information détaillée sur la seule forme corse ancestrale. Géographiquement, le maillage n'est pas régulier sur tout le territoire, mais concentré dans la zone montagneuse centrale où naissent de nombreux cours d'eau et dont les parties amont sont sus-

ceptibles de protéger l'intégrité génétique des truites corses: Gravona, Prunelli, Fium'Orbu, Taravu, Travu, Rizzanese et Solenzara.

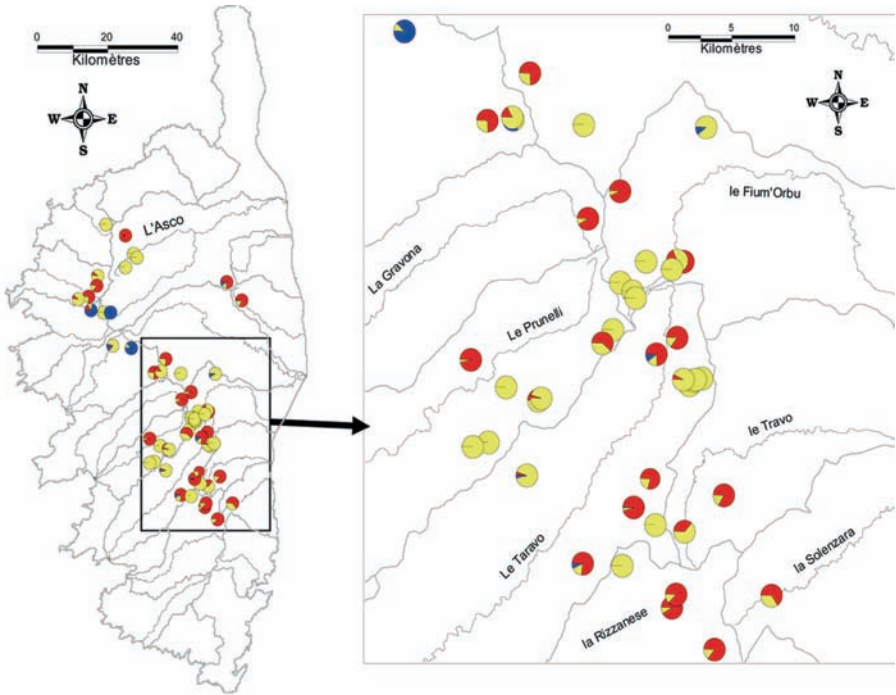


Fig. 2 Composition génétique (marqueurs allozymiques) des populations de truites échantillonnées entre 1993 et 2002. Les couleurs contenues dans les «camemberts» représentent les trois lignées présentes en Corse: rouge = lignée atlantique, bleu = lignée méditerranéenne, jaune = lignée corse.

Outre la distribution géographique de la truite corse, sa structuration génétique a été recherchée grâce aux microsatellites, marqueurs hypervariables donc très sensibles à l'isolement des populations.

L'ensemble des 23 populations d'altitude considérées comme purement corses (présentant au moins 96 % d'allèles de la lignée corse) a été reconsidéré dans une analyse multidimensionnelle (AFC). Ce travail a révélé une structuration en au moins six sous-unités (BERREBI 2007). Ces six entités génétiques distinctes ont été nommées en fonction du bassin-versant auquel elles sont rattachées. Certains bassins n'abritent qu'un seul type de truites corses représenté dans plusieurs affluents : il s'agit des bassins du Prunelli, du Fium'Orbu et du Taravu. La nomen-

clature des types génétiques qu'ils hébergent (et qui portent leur nom) est donc probablement stable. A l'inverse, certaines sous-unités sont réparties sur plusieurs bassins : il s'agit du type Rizzanese (également observé dans les bassins du Golu et du Taravu), et du type Tavignanu (observé aussi dans le bassin du Fiume Seccu). Enfin, le type Fangu n'est observé que dans un échantillon. Cette nomenclature est susceptible d'être affinée ou d'évoluer au gré des résultats émanant d'études futures, surtout pour les trois derniers types.

Cette structuration ne suit donc pas exactement une logique géographique par bassin, surtout en ce qui concerne les types Rizzanese et Tavignanu. Deux hypothèses sont avancées pour expliquer ceci :

- des translocations d'un bassin à un autre sont connues. On sait en effet, par exemple, que des truites des bassins du Prunelli et du Taravu ont servi à repeupler la Manica (bassin de l'Ascu dans le Golu).

- dans les autres cas, la proximité d'affluents appartenant à deux bassins différents a certainement rendu possible un contact (naturel ou non) entre des poissons appartenant à deux sous-unités différentes (figure 4). Ainsi, il y a moins de 400 mètres « à vol d'oiseau » entre le Chjuvone (bassin du Rizzanese) et le Veraculongo (bassin du Taravu), ce qui pourrait expliquer la présence de truites du type Rizzanese dans le Veraculongo. De même, les sources des affluents du Chjuva (ou Fiumicellu, bassin du Taravu) et du Montichi (Prunelli) ne sont distantes que de quelques dizaines de mètres, séparées par le col d'Arusula. Or, on constate une présence du type Prunelli dans le bassin du Taravu, juste en aval de la tête de bassin du Paratella (dénommé Montichi près de sa confluence avec le Prunelli).

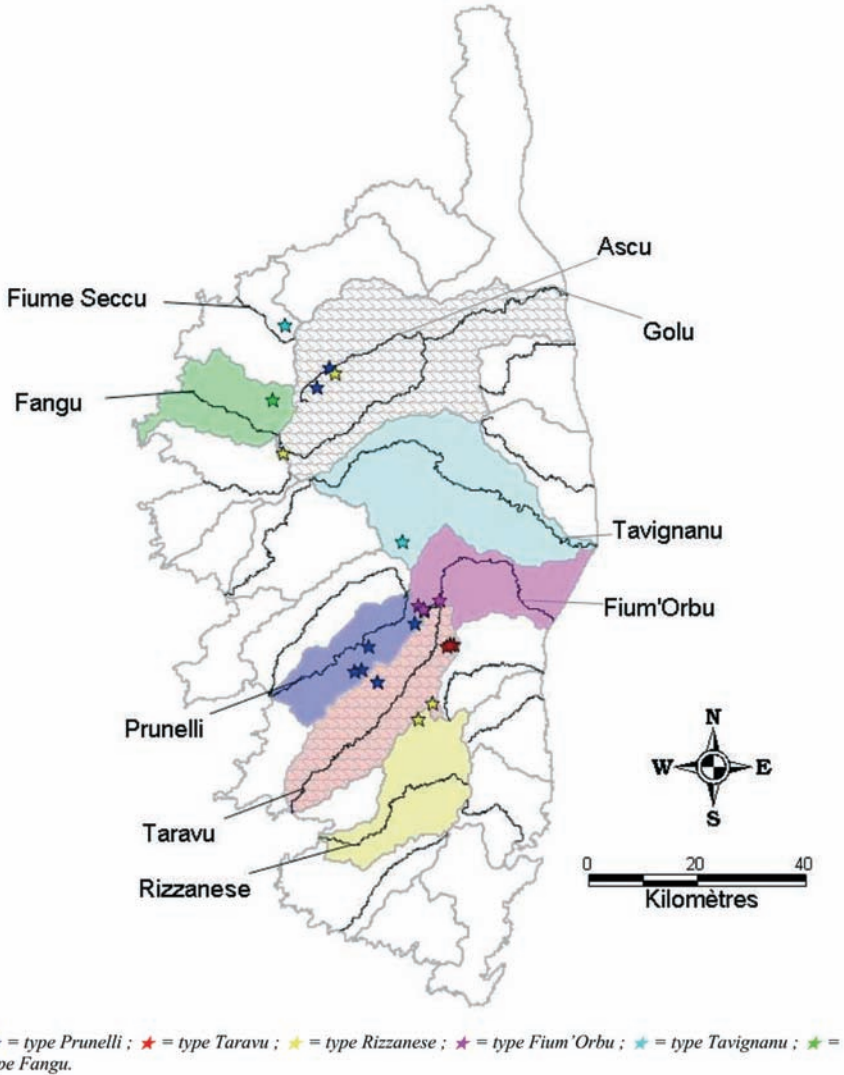


Fig. 3 Représentation cartographique de la structuration génétique de la truite de lignée corse en six sous-unités, d'après l'analyse de six microsatellites dans vingt-trois stations dont la population est considérée comme corse pure. Les bassins colorés sont ceux qui ont donné leur nom à l'un des six types. Les bassins hachurés sont ceux qui accueillent plusieurs de ces sous-unités.

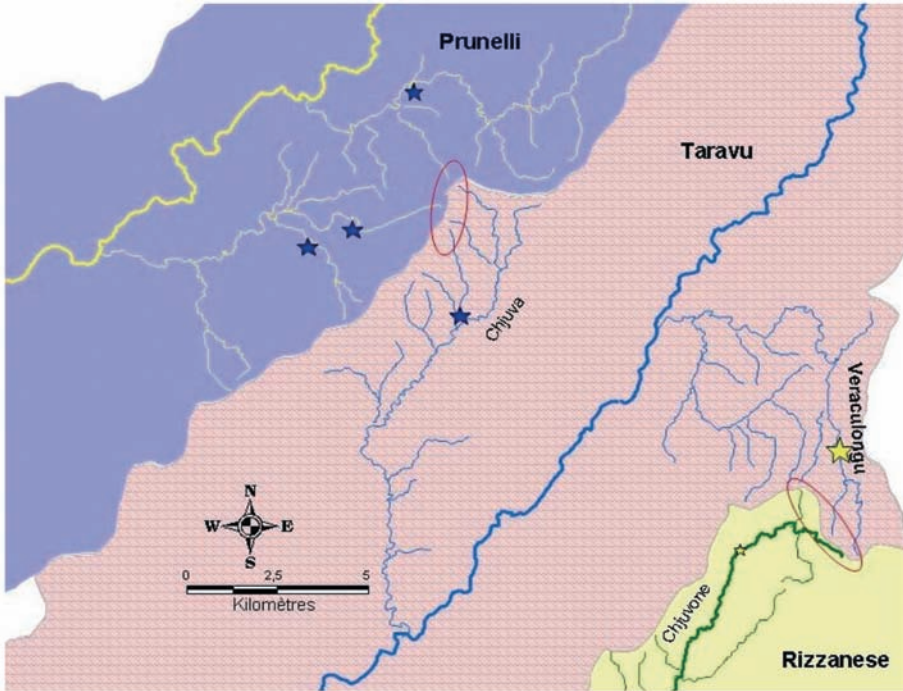


Fig. 4 Illustration de la proximité du chevelu de cours d'eau corses appartenant à des bassins versants différents (ellipses rouges). Cette proximité est une des hypothèses qui pourrait expliquer, par contact naturel (capture de cours d'eau) ou artificiel (translocation), la présence dans un bassin donné, de truites appartenant au type génétique du bassin voisin

Conclusion

Avec ses plus de 120 stations analysées, la Corse est le département français le mieux connu au niveau de la structuration génétique de ses truites (BERREBI *et al.*, 2008). Cet outil lui permet de gérer cette richesse de façon claire et à partir de données sûres et vérifiées. Ainsi le repeuplement à partir de souches domestiques est arrêté depuis 2006. Certains cours d'eau sont surveillés et protégés du fait de la présence de truites sauvages pures, le plus souvent de lignée corse. Cette gestion s'est transformée, en une décennie, depuis le mode traditionnel basé sur un alevinage intensif, à une gestion de type patrimonial où les manipulations de truites sont réduites au strict nécessaire, après démonstration de leur nécessité.

Ainsi, de manière globale, la truite corse se cantonne aux têtes de bassins, la truite méditerranéenne, le plus souvent naturellement hybridée avec la truite corse, occupe plutôt le piémont. Ce schéma d'organi-

sation naturelle sert de base à des études fondamentales sur l'évolution des truites insulaires, ce qui a déjà permis de proposer un scénario hypothétique de l'arrivée d'au moins deux vagues colonisatrices, la dernière, issue du continent, datant de près de 15 000 ans.

Mais la description de cette structure naturelle n'est pas finie. Du fait de l'imbrication des deux formes naturelles, et plus encore du fait de la présence de la forme atlantique domestique, il est souvent difficile d'extrapoler l'état d'une population à partir de sa voisine. Ainsi, de nouvelles stations d'échantillonnage sont déjà prévues. Outre la description bien avancée de la forme ancestrale dite *macrostigma*, la description de la forme méditerranéenne et des nombreux cas d'hybridation naturelle, reste à faire.

Remerciements

Cette synthèse présente un résumé des résultats obtenus en génétique sur les truites de Corse en près de 15 ans d'effort. Ce travail a été la réalisation commune de nombreuses personnes et organismes qui sont chaleureusement remerciés. Il n'aurait pas été possible, sans l'impulsion de Bernard Roché que nous honorons ici, ni sans l'entente et l'harmonie entre de nombreux organismes publics et privés: la Diren, le CSP et ses agents en Corse, la Fédération pour la Pêche de Corse, le Parc Naturel Régional. D'un point de vue financier, tous ces organismes ont participé, ainsi que l'ONF, l'OECE, la DDAF, la Région et l'Europe avec Natura 2000 et le LIFE-03NAT/F/000101. L'iconographie provient des rapports de Master des co-auteurs J.A. et P.M., financés par le projet GENSALM, lui même supporté par le BRG (MEDAT convention CV05000180) et l'Europe (IFOP convention n°2006/113). Un merci spécial à Mireille Roché qui a hébergé à plusieurs reprises des chercheurs venus du continent. Les analyses moléculaires ont toutes été effectuées à l'Université Montpellier 2, successivement par Ghislaine Cattaneo-Berrebi, Bernard Lasserre, Sophie Dubois et Zhaojun Shao. Les laboratoires ont été ceux de Génome et Populations, Écosystèmes lagunaires et l'Institut des Sciences de l'Évolution.