

<https://doi.org/10.1007/s10592-021-01399-2>

ARTICLE DE RECHERCHE



Nouveaux aperçus de l'histoire évolutive passée et récente du mouflon de Corse (*Ovis gmelini musimon*) en vue de sa conservation

Elodie Portanier^{1,2}  - Pascale Chevret¹ - Pauline Gélín¹ - Pierre Benedetti³ - Frédéric Sanchis³ - Filippo Barbanera⁴ - Cécile Kaerle⁵ - Guillaume Queney⁵ - Gilles Bourgoïn^{1,6} - Sébastien Devillard¹ - Mathieu Garel⁷

Reçu : 20 novembre 2020 / Accepté : 30 août 2021

© Le(s) auteur(s), sous licence exclusive de Springer Nature B.V. 2021

Résumé

La dispersion d'espèces par l'homme à travers la Méditerranée remonte à au moins 10 000 ans et a laissé une empreinte indélébile sur la biodiversité actuelle. Le mouflon corse (*Ovis gmelini gmelinii*), dont on pense qu'il descend du mouflon asiatique, a été transféré au cours du Néolithique en tant que bétail ancestral par les hommes qui migraient du Croissant fertile vers l'ouest de la Méditerranée. Aujourd'hui, on trouve en Corse deux populations géographiquement limitées et déconnectées l'une de l'autre. On ne sait pas si elles sont issues de fondateurs distincts ou d'une population ancestrale qui s'est divisée par la suite, bien que cette information soit essentielle pour la gestion de l'espèce sur l'île. Nous avons génotypé 109 et 176 individus au niveau du gène du cytochrome-b et de 16 loci de l'ADN microsatellite, respectivement, afin de mieux comprendre l'histoire naturelle du mouflon de Corse. Nous avons trouvé des preuves confirmant que l'Asiatique était l'ancêtre du mouflon corse, qui devrait donc être désigné invariablement comme *O. g. musimon*, c'est-à-dire comme une sous-espèce du mouflon asiatique. La datation de la divergence des haplotypes et l'étude de la structure génétique ont mis en évidence une forte et ancienne différenciation génétique entre les deux populations de Corsi-can. Le calcul bayésien approximatif a indiqué que l'introduction d'un seul groupe de fondateurs était le scénario le plus fiable pour l'origine de l'ensemble de la population corse. Par la suite, ce stock ancestral aurait diminué en nombre, faisant face à des goulets d'étranglement génétiques et aboutissant finalement à deux dèmes divergents. La scission s'est probablement produite il y a plusieurs centaines d'années. Malgré leur passé commun, nous discutons de la question de savoir si les deux populations reliques de mouflons de Corse devraient être considérées comme des unités de gestion distinctes.

Mots clés Calcul bayésien approximatif - Déplacement historique de la faune - Introduction par l'homme - Unités de gestion - Phylogéographie - Ongulés

Introduction

³ Office Français de La Biodiversité, Direction Interrégionale Provence-Alpes-Côte d'Azur et Corse, 20218 Funtanella, France

Gilles Bourgoïn, Sébastien Devillard et Mathieu Garel sont les co-derniers auteurs.

✉ Elodie Portanier
elodie.portanier@gmail.com

¹ Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, CNRS, Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, 69100 Villeurbanne, France

² Laboratoire Environnement Profond (REM/EEP/LEP), Ifremer, EEP, 29280 Plouzané, France

Published online: 05 October 2021

La connaissance de l'histoire naturelle et des caractéristiques génétiques (par exemple la diversité, la consanguinité) d'une population donnée est très importante pour la biologie évolutive, la zoologie et les sciences de la vie.

⁴ Département de biologie, Université de Pise, Via A. Volta 4, 56126 Pise, Italie

⁵Laboratoire de génomique animale, ANTAGENE, 6 allée du Levant, La Tour de Salvagny, 69890 Lyon, France

⁶ Université de Lyon, VetAgro Sup, Campus Vétérinaire de Lyon, 1 Avenue Bourgelat, BP 83, 69280 Marcy l'Etoile, France

⁷ Office Français de La Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, 5 allée de Bethléem, Z.I. Mayencin, 38610 Gières, France

systématique et surtout la gestion de la conservation (Lande 1988 ; Fitzsimmons et al. 1995). En effet, la diversité génétique est étroitement liée au potentiel d'adaptation des populations et donc à la capacité des espèces à faire face aux changements environnementaux (Frankham et al. 2004). Les populations ayant une petite taille effective et une diversité génétique réduite peuvent souffrir de dépression de consanguinité (c'est-à-dire de perte de fitness individuel due à la consanguinité ; Coltman et al. 1999 ; Keller et Waller 2002 ; Taylor et al. 2017), ce qui peut avoir des conséquences négatives sur leur dynamique et leur persistance (Bozzuto et al. 2019). En outre, lorsque deux populations connaissent des environnements contrastés, même si elles sont issues du même pool génétique (par exemple, une origine commune des individus fondateurs en cas de populations introduites), les fréquences alléliques peuvent diverger en réponse à la sélection naturelle, conduisant à une différenciation génétique et à des adaptations locales (Williams 1966). Néanmoins, la divergence peut également être due à la dérive génétique dans des demeures de population distinctes (Wright 1931) ou à des histoires de population différentes, comme cela se produit par exemple lorsque les demeures sont fondées par des individus d'origines diverses (p. ex. Biebach et Keller 2009 ; Portanier et al. 2017). Par conséquent, il est crucial de comprendre à la fois la structure génétique et l'histoire des populations afin d'offrir des recommandations convaincantes en matière de gestion de la conservation (par exemple, renforcement génétique, réintroductions). Ces connaissances peuvent contribuer à atténuer la perte d'adaptation locale (par exemple, la dépression de reproduction ; Edmands 2007), à favoriser une diversité génétique avantageuse (par exemple, l'introduction d'allèles adaptatifs, Portanier et al. 2019 ; l'hétérosis, Keller et al. 2014) et à soutenir l'établissement d'unités de gestion (UG ; Moritz 1994 ; Palsbøl et al. 2007).

Ces connaissances sont particulièrement utiles lorsqu'il s'agit d'examiner...

Les populations insulaires sauvages sont en danger. En effet, les taux d'extinction de la faune sont plus élevés sur les îles que sur le continent. La perte d'habitat due à l'élévation du niveau de la mer est l'un des facteurs de menace les plus importants, le danger qu'elle représente pour le biote local étant exacerbé par la diminution ou l'absence totale de possibilités de déplacement vers d'autres zones (Ricketts et al. 2005 ; Courchamp et al. 2014). D'une part, les populations insulaires ont généralement évolué dans un contexte de concurrence réduite en raison de l'isolement géographique et génétique, la sélection naturelle entraînant souvent un niveau élevé d'endémisme, avec l'apparition de points chauds de la biodiversité et de zones de conservation prioritaires (Myers et al. 2000 ; Whittaker et Fernández-Palacios 2007 ; Kier et al. 2008 ; Loso et Ricklefs 2009). D'autre part, la petite taille et la nature naïve

de la plupart des populations insulaires les rendent particulièrement sujettes à l'extinction (Milberg et Tyrberg 1993).

Le bassin méditerranéen est non seulement l'un des points chauds de la biodiversité les plus importants au monde, mais aussi l'un des plus menacés par le changement climatique (Myers et al. 2000 ; Giorgi 2006 ; Ducrocq 2016). De nombreuses espèces endémiques sont présentes sur les îles méditerranéennes (par exemple, Grill et al. 2007 ; Jean- monod et al. 2015 ; Escoriza et Hernandez 2019), avec la

Le mouflon (*Ovis gmelini* spp., Bovidae) est une espèce phare qui mérite une attention particulière de la part des biologistes de la conservation (Garel et al. sous presse). La classification des populations actuellement présentes sur les îles méditerranéennes (Chypre, Corse et Sardina) a été débattue à plusieurs reprises (Cugnasse 1994 ; Rezaei et al. 2010 ; Guerrini et al. 2015 ; Garel et al. in press), ce qui a parfois rendu leur conservation difficile. Cependant, il est maintenant largement reconnu que ces populations sont originaires du mouflon asiatique (*O. g. gmelinii*), qui a été transféré comme bétail ancestral par les humains migrant du Croissant fertile à la Méditerranée occidentale 11 000 ans avant le présent (BP ci-après) (Poplin 1979 ; Vigne 1992 ; Zeder 2008). Le processus de domestication est supposé être resté primitif, donc limité à la protection contre les prédateurs, avec peu d'interactions entre les animaux et les humains et aucune sélection artificielle (Rezaei 2007 ; Zeder 2008). En conséquence, les mouflons méditerranéens se sont avérés génétiquement et morphologiquement proches de leurs congénères asiatiques, ce qui justifie de les classer comme une sous-espèce de leur ancêtre (Chessa et al. 2009 ; Rezaei et al. 2010 ; Guerrini et al. 2015 ; Sanna et al. 2015 ; Mereu et al. 2019). Situé au début des voies de migration vers les régions occidentales, le mouflon de l'île de Chypre diffère de ses conspécifiques sardes et corses à bien des égards et est donc considéré comme endémique de cette île (Barbanera et al. 2012). Le mouflon chypriote aurait été introduit par les populations néolithiques autour de 10 500 BP (Zeder 2008 ; Fig. 1A), atteignant la Méditerranée occidentale (Corse et Sardaigne) 3000-4000 ans plus tard (Poplin 1979 ; Vigne 1992). Cette histoire a contribué à une différenciation génétique marquée entre les trois populations de mouflons insulaires (Hadjisterkotis et al. 2017), ce qui a conduit les scientifiques à les attribuer à deux sous-espèces (*Ovis gmelini ophion* et *O. g. musimon* pour Chypre et la Corse/Sardaigne, respectivement ; Festa-Bianchet 2000 ; Guerrini et al. 2015 ; Sanna et al. 2015). Notons que dans les articles susmentionnés, les auteurs ont utilisé *O. orientalis* spp. qui devrait être remplacé par *O. gmelini* spp. comme le recommandent Groves et Grubb (2011) et Hadjisterkotis et Lovari (2016). Il convient également de mentionner que Cugnasse (1994) a suggéré de désigner les mouflons corses et sardes comme *O. g. musimon* var. *corsicana* et *O. g. musimon* var. *musimon*, respectivement, rendant ainsi compte de la déconnexion démographique entre ces populations insulaires survenue depuis le Néolithique.

Considérant que tant la structure génétique que la parenté des

Les mouflons chypriotes et sardes ont fait l'objet de plusieurs études (par exemple Barbanera et al. 2012 ; Guerrini et al. 2015 ; Sanna et al. 2015 ; Satta et al. 2016 ;

Mereu et al. 2019), l'histoire évolutive du mouflon corse est encore largement inconnue. Bien que des études antérieures aient inclus quelques échantillons de mouflons de Corse dans leurs analyses (par exemple 2 dans Rezaei et al. 2010 et 19 dans Guerrini et al. 2015), à ce jour, la population dans son ensemble n'a fait l'objet d'aucune

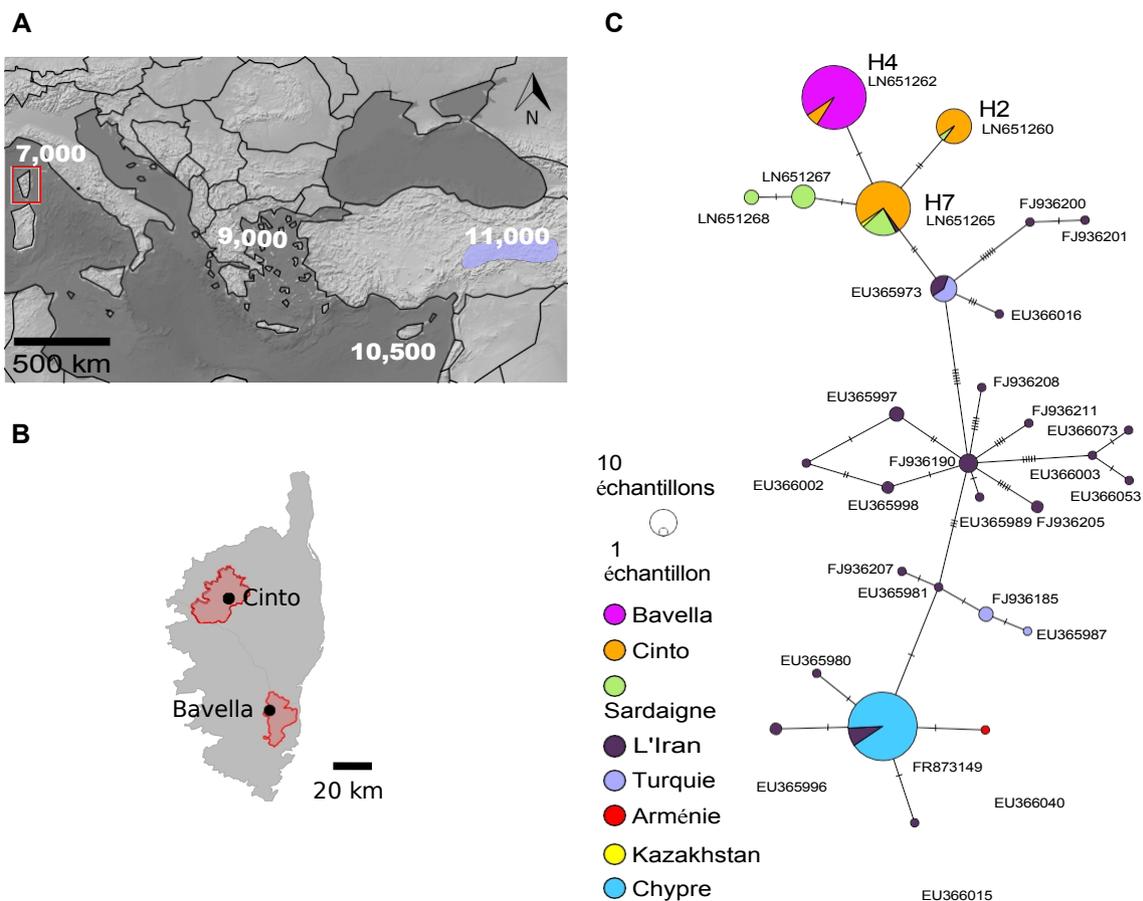


Fig. 1 Carte du bassin méditerranéen (adaptée de Zeder 2008) montrant la Corse (carré rouge) et l'origine de la domestication des moutons en Turquie, 11 000 ans avant notre ère, en violet. Les dates approximatives (en années BP) de l'arrivée des agriculteurs ancestraux à travers la Méditerranée sont également indiquées. **B** Emplacement et aire de répartition spatiale des deux populations de mouflons de Corsi- can (voir les figures supplémentaires S1 et S4 pour plus de détails sur l'emplacement des échantillons). **C** Réseau d'haplotypes d'*Ovis gmelini* pour les populations corses/sardes (*O. g. musimon*), du Moyen-Orient (Turquie, Arménie et Iran : *O. g. gmelinii*), d'Asie centrale (Kazakhstan) et de Chypre (*O. g. gmelinii*).

riot (*O. g. ophion*). Les haplotypes ont été obtenus à partir de Rezaei et al. (2010), Demirci et al. (2013), Guerrini et al. (2015), Mereu et al. (2019) et la présente étude. Les nombres de changements mutationnels entre les différents haplotypes sont représentés par des marques de hachures. Les noms des trois haplotypes trouvés en Corse sont indiqués selon ceux fournis dans l'article original (H2, H4 et H7 de Guerrini et al. 2015) tandis que les autres haplotypes sont nommés en fonction d'une séquence GenBank les représentant

étude ciblée. Néanmoins, le mouflon de Corse est une espèce protégée tant au niveau national (arrêté ministériel français du 1er mars 2019, NOR : TREL1824291A) qu'international (annexes II et IV de la directive européenne Habitat, conventions de Washington et de Berne), et mérite donc l'attention des professionnels de la conservation. Si ce taxon a déjà bénéficié de quelques plans de protection (programme européen LIFE, Rieu 2007 ; mise en place de réserves de chasse et de faune sauvage, Sanchis 2018), des informations importantes pour l'élaboration de stratégies de conservation plus globales restent manquantes. Par exemple, bien que les deux populations corses soient séparées par > 45 km (les massifs du Cinto et de Bavella au nord et au sud, respectivement ; Fig. 1B), elles n'ont pas été étudiées séparément. Ces deux

populations ont des tailles limitées et non croissantes (les tailles minimales estimées des populations sont d'environ 900 et 200 individus pour Cinto et Bavella, respectivement ; Sanchis 2018 ; Garel et al. sous presse) et sont de plus menacées par des

La perte de diversité génétique, la pénurie de ressources (qui pourrait s'aggraver avec le réchauffement climatique en cours), l'hybridation avec les moutons domestiques (*O. aries*) et le braconnage, comme c'est le cas pour leurs congénères méditerranéens (Barbato et al. 2017 ; Ciuti et al. 2009 ; Hadjisterkotis et al. 2001 ; Rieu 2007 ; Garel et al. sous presse). En outre, des différences phénotypiques individuelles et, sur la base d'une étude préliminaire, une différenciation génétique, ont été signalées entre les populations de Cinto et de Bavella (Maudet et Dubray 2002). Dans l'ensemble, la recherche sur l'histoire évolutive des populations corses (c'est-à-dire la question de savoir si elles sont nées à la suite d'un ou de plusieurs événements d'introduction) ainsi que sur leur structure génétique spatiale, leur flux génétique supposé et leur diversité est cruciale pour déterminer si les deux populations doivent être gérées comme une seule unité de conservation ou comme des unités séparées. En outre, l'étude du mouflon de Corse est importante pour la conservation de l'espèce dans son ensemble, car cette population insulaire (et potentiellement certaines de Sardaigne) peut représenter la population génétiquement et phénotypiquement la plus préservée de l'île de Sardaigne.

descendant du mouflon asiatique dans la Méditerranée occidentale (Barbato et al. 2017).

Dans la présente étude, nous avons étudié l'histoire évolutive passée et récente du mouflon de Corse. En utilisant un cadre phylogéographique complet et des séquences mito- chondriales de *Cytochrome-b* de 109 individus des populations de Cinto et de Bavella, nous avons cherché à déterminer si elles provenaient de la même partie d u Croissant fertile et si elles ont ensuite évolué à partir d'un ou plusieurs événements d'introduction (*O. gmelini* spp. ; Rezaei et al. 2010 ; Guerrini et al. 2015). De plus, sur la base de 16 loci micros- atellites génotypés chez 176 individus, nous avons examiné leurs structures génétiques de population afin d'évaluer si des flux de gènes ont récemment eu lieu entre les deux populations corses. Enfin, nous avons combiné les ensembles de données d'ADN mitochondrial et micros- atellite et utilisé le calcul bayésien approximatif (ABC, Beaumont 2010) pour acquérir des connaissances sur l'histoire démographique du mouflon de Corse et prévenir l'échec possible des approches phylogéographiques et de génétique des populations dans la discrimination entre les scénarios historiques et démographiques alternatifs (par exemple, deux introductions à partir de la même population source par rapport à la scission d'une grande population en deux plus petites).

Matériels et méthodes

Zone d'étude, collecte des échantillons et extraction de l'ADN

Deux populations de mouflons sont présentes en Corse, séparées par plus de 45 km : l'une autour du Monte Cinto (nord-ouest, 42,383° N, 8,898° E ; 125-2706 m d'altitude) et l'autre dans le massif de Bavella (sud-est, 41,785° N, 9,266° E ; 30-2134 m d'altitude ; Fig. 1A, B). Les deux populations habitent des zones montagneuses caractérisées par une altitude élevée, un terrain accidenté et de fortes pentes (Sanchis 2018), avec des influences climatiques médianes et alpines. La végétation typique comprend principalement des forêts de pins (*Pinus nigra laricio* et *P. maritimus*), des genêts et des landes (*Genista* sp., *Erica arborea*, *Juniperus* sp). Des échantillons biologiques ont été collectés entre 2015 et 2019 sur l'ensemble de l'aire de répartition du mouflon dans chaque zone d'étude. Nous avons obtenu des fèces d'individus sous observation directe dans les deux populations, garantissant ainsi des échantillons frais et de haute qualité. Les poils ont été prélevés sur des mouflons capturés uniquement dans la population de Cinto à l'aide de pièges appâtés avec du sel. L'extraction de l'ADN a été réalisée au Laboratoire Anta-

gene (La Tour de Salvagny, France, <http://www.antagene.com/>) en utilisant 96 colonnes d'extraction (Nucleospin 96 Tissue, Macherey-Nagel) en présence de contrôles d'extraction négatifs et positifs. Les échantillons ont été lysés pendant une nuit à 56 °C (selon les instructions du fabricant) et l'ADN a ensuite été purifié et isolé à l'aide de colonnes de purification.

et filtration sous vide. L'ADN a ensuite été élué dans 140 μl (20-100 ng/ μl) et conservé dans des plaques de 96 tubes à - 20 °C.

ADN mitochondrial

Amplification et séquençage

L'ensemble du gène du *cytochrome-b* mitochondrial (ADNmt Cyt- *b*, 1140 pb) a été amplifié à l'aide des deux paires d'amorces (CYTB_F/CYTB_IN_R et CYTB_IN_F/CYTB_R) publiées dans Pedrosa et al. (2005). Les réactions en chaîne par polymérase (PCR) ont été réalisées dans un volume final de 25 μL , avec 11,5 μL de Multiplex PCR Master Mix (Qiagen), 0,5 μL de chaque amorce de 10 μM , 0,1 μL de *DreamTaq* DNA Polymerase (Thermo Fisher Scientific) et 25 à 30 ng d'ADN. Conformément à Rezaei et al. (2010), le profil thermique a consisté en 10 min de dénaturation initiale (95 °C), suivie de 40 cycles de dénaturation (30 s, 95 °C), de recuit (30 s à 55 °C et 60 °C pour les paires d'amorces CYTB_F/ CYTB_IN_R et CYTB_IN_F/ CYTB_R, respectivement) et d'extension (1 min, 72 °C). L'extension finale a duré 7 minutes à 72 °C. Les produits PCR ont été séquencés sur les deux brins d'ADN au laboratoire Biofidal (Vaulx-en-Velin, France). Pour chaque individu, les chromatogrammes ont été vérifiés, édités si nécessaire (par exemple, rognés) et assemblés à l'aide du logiciel CLC Sequence Viewer (Qiagen Bioinformatics). En suivant cette procédure, des séquences de Cyt-b ont été obtenues pour 56 et 53 individus des populations Bavella et Cinto, respectivement. Cet ensemble de données a été enrichi de 218 séquences extraites de GenBank pour tenir compte de la diversité de toutes les espèces d'*Ovis* sauvages (tableau supplémentaire S1). Toutes les séquences (327 au total) ont été alignées en utilisant Seaview v.4.7 (Galtier et al. 1996 ; Gouy et al. 2010) et l'algorithme MUSCLE (Edgar 2004), puis coupées à une longueur finale de 1 042 pb (taille des séquences GenBank).

Reconstitutions phylogénétiques et réseau d'haplotypes

Les haplotypes ont été déterminés à l'aide de DnaSP v.6 (Rozas et al. 2017). Afin de déduire précisément les relations entre les haplotypes, un arbre phylogénétique de vraisemblance maximale a été reconstruit à l'aide du logiciel en ligne PhyML v.3.0 (Guindon et al. 2010) avec 120 séquences représentant l'ensemble de la diversité haplotypique et de l'aire de répartition géographique d'*O. vignei* (urial) et d'*O. gmelini* (veuillez noter que pour chaque emplacement géographique, nous avons supprimé les haplotypes dupliqués ; tableau supplémentaire S1). Conformément à Guerrini et al. (2015), nous avons utilisé

les séquences AJ867266 et EU366039 d'*O. ammon* (argali) comme outgroup. Le modèle de substitution HKY85 (Hasegawa et al. 1985) + G + I a été choisi à l'aide de Smart Model Selection (Lefort et al. 2017) tel qu'implémenté dans PhyML et basé sur le critère d'information d'Akaike (AIC = 6138,86 ; I = 0,55,

$\alpha = 0,92$ et ratio transitions/transversions = 10,51). L'arbre de départ a été déterminé à l'aide de l'algorithme Neighbor-Joining (Gascuel 1997) et le réarrangement de l'arbre a été effectué à l'aide de l'échange du plus proche voisin (NNI). Le soutien des branches a été déterminé à l'aide d'une approche bootstrap ($n = 1000$). L'arbre final a été visualisé et édité à l'aide de FigTree v.1.4.4 (disponible à l'adresse <https://github.com/rambaut/figtree/releases>). Un réseau d'haplotypes à jointure médiane (Bandelt et al. 1999) a également été construit à l'aide de PopArt v.1.7 (Leigh et Bryant 2015) pour représenter visuellement les relations entre tous les haplotypes d'*O. gmelini*.

Estimation du temps de divergence

Nous avons utilisé BEAST v.2.6 (Drummond et al. 2012 ; Bouckaert et al. 2019) pour déterminer le temps écoulé depuis la divergence entre les différents haplotypes trouvés en Corse et 18 haplotypes sélectionnés parmi les plus divergents au sein de chaque clade d'*Ovis* : *O. canadensis* (mouflon), *O. dalli* (mouflon de Dall), *O. nivicola* (mouflon des neiges), *O. ammon*, *O. vignei* et *O. gmelini* (Figure supplémentaire S1, Tableau supplémentaire S1). Afin de renforcer la puissance de l'analyse, nous avons inclus dans l'ensemble de données un haplotype Cyt-b provenant d'un individu échantillonné dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage du domaine de Chambord (47,617° N, 1,517° E, France) et dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage du domaine de Chambord (47,617° N, 1,517° E, France) continentale). Cet haplotype, qui était détenu par 11 des 41

(E. Portanier, données non publiées), n'a été identifié auparavant que dans une population de moutons tibétains (Liu et al. 2016 ; numéro d'accès GenBank KP229045). Conformément à Bibi (2013), nous avons défini des priorités pour sept points d'étalonnage (voir les tableaux supplémentaires S1 et S2). La moyenne des modèles bayésiens a été réalisée à l'aide du pack *bModelTest* (Bouckaert et Drummond 2017) tel qu'implémenté dans BEAST v.2.6. Nous avons utilisé un processus de Yule pour l'arbre de spéciation avec des fréquences de base estimées et avons supposé une horloge moléculaire relaxée log-normale (Drummond et Rambaut 2007). Deux exécutions indépendantes ont été effectuées avec 10 000 000 itérations de Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCMC), en échantillonnant les arbres et les fichiers journaux toutes les 1000 itérations. Les fichiers de résultats ont été examinés dans Tracer v.1.7.1 (Rambaut et al. 2018) au moyen d'un burn-in post-traitement de 10 % (1000 premiers arbres discardés) pour chaque exécution afin d'évaluer la convergence de la chaîne et des paramètres des exécutions indépendantes et de vérifier que la taille

ADN microsatellite

Génotypage

Les individus ont été génotypés à 16 loci microsatellites au laboratoire Antagene selon le protocole décrit dans Portanier et al. (2017) (voir également le tableau supplémentaire S3). Les poils ont été génotypés une fois et les fèces deux fois afin d'obtenir au moins 13 marqueurs sans données manquantes. Les électrophorogrammes ont été analysés à l'aide du logiciel GENEMAPPER (Applied Biosystems/Life Technologies) indépendamment par deux analystes pour déterminer la taille des allèles. Les erreurs de lecture ont été résolues et les résultats ambigus ont été considérés comme des données manquantes. Pour les échantillons comportant deux réplicats, lorsqu'une chute d'allèle était observée, un consensus était généré manuellement en conservant l'hétérozygotie entre les deux réplicats. Un indice de qualité (Miquel et al. 2006) a été calculé pour chaque échantillon fécal en comparant les génotypes des deux réplicats. Le panel a été examiné à l'aide de MICROCHECKER v.2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004) afin de tester les allèles nuls, l'abandon des allèles restants putatifs et les erreurs de notation dues au bégaiement. Le pouvoir discriminatoire a été déterminé à l'aide de GenAlEx

v.6.501 (Peakall et Smouse 2006, 2012) en estimant la probabilité que deux individus tirés au hasard des populations présentent des génotypes multilocus identiques par $P_{ID} = \frac{1}{\sum_i P_i^2}$ et $P_{ID_{sib}} = \frac{1}{\sum_i P_i^2 + \sum_i P_i^2}$ pour ces derniers, nous avons supposé que les membres d'une même fratrie étaient des enfants de la même famille. effective globale de l'échantillon (ESS) était > 200 . Les fichiers d'arbres provenant de séries indépendantes ont été combinés à l'aide de LogCombiner v.2.6.1 (Drummond et al. 2012) et un arbre consensuel de crédibilité maximale de clade (MCC) a été créé à l'aide de TreeAnnotator v.2.6.0 (Drummond et al. 2012) après avoir supprimé 10% des données initiales. Les arbres de base et les hauteurs médianes des nœuds sont utilisés.

). Nous avons testé l'ensemble des données pour détecter la présence de génotypes jumeaux ; en cas de détection, l'un des deux individus a été exclu de manière aléatoire afin d'éviter tout biais dans les analyses en aval (11 échantillons supprimés). Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée pour détecter puis exclure les valeurs aberrantes des ensembles de données (un dans Cinto, deux dans Bavella ; moutons ou chèvres domestiques présumés) à l'aide de Genetix v.4.05.2 (Belkhir et al. 2004). Dans l'ensemble, 117 et 59 individus génotypés à ≥ 13 loci ont été obtenus pour les populations de Cinto et de Bavella, respectivement.

Diversité et structure génétiques des populations

FSTAT v.2.9.3.2 (Goudet 1995, 2001) a été utilisé pour tester le déséquilibre de liaison (DL) entre toutes les paires de loci au sein des populations (test G exact) et les écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (HWE) pour chaque locus (10 000 randomisations), et pour déterminer les valeurs de F_{IS} par locus en évaluant leurs niveaux de signification par rapport à zéro. Si nécessaire, les valeurs p ont été ajustées pour les comparaisons multiples à l'aide de la correction de Bonferroni (Bonferroni 1936). Les estimations classiques de la diversité génétique, telles que le nombre d'allèles par locus (N_a), la richesse allélique (A_r , calculée à l'aide de la méthode de raréfaction ; El Mousadik et Petit 1996) et l'hétérozygotie attendue (H_e sensu la diversité génétique de Nei ; Nei 1973) ont été calculées pour chaque population. L'hétérozygotie observée (H_o) a été calculée à l'aide du progiciel *hierfstat* (Goudet

et Jombart 2015) pour le logiciel R v.3.6.2 (R Development Core team 2019).

La structure génétique des populations a d'abord été étudiée en calculant F_{ST} (estimateur θ , Weir et Cockerham 1984) et en évaluant sa signification à l'aide de tests G exacts (10 000 permutations) dans FSTAT. Ensuite, nous avons utilisé l'approche Bayésienne de regroupement telle qu'elle est mise en œuvre dans STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) pour regrouper les individus sans information a priori sur leur origine géographique. Nous avons utilisé les modèles de mélange et de fréquence d'allèles corrélés pour un nombre variable de grappes (K , de 1 à 10), avec 20 répétitions indépendantes pour chaque valeur de K et une longueur MCMC de 1 000 000 d'itérations (burn-in : 300 000). Le nombre optimal de grappes a été déterminé en utilisant à la fois la vraisemblance de chaque K ($\ln \Pr(X|K)$) et la méthode décrite par Evanno et al. (2005) telle qu'elle est mise en œuvre dans STRUCTURE HARVESTER v.0.6.94 (Earl et vonHoldt 2012). Des exécutions indépendantes pour le K optimal ont été combinées à l'aide de CLUMPAK (Kopelman et al. 2015), en mettant également en œuvre la procédure DISTRUCT pour afficher les résultats graphiques (Rosenberg 2004).

Calcul bayésien approximatif

Nous avons utilisé les analyses ABC implémentées dans DIYABC v.2.1.0 (Cornuet et al. 2014) pour comprendre l'histoire démographique des populations de mouflons de Corse. L'ABC repose sur la simulation de nombreux jeux de données, qui sont, comme les données observées, résumés par des statistiques calculées au sein des populations ou entre elles. Les probabilités a posteriori des différents scénarios démographiques et la distribution a posteriori des paramètres démographiques sont évaluées en comparant les statistiques observées et simulées (Cornuet et al. 2014). Nous avons utilisé des microsatellites en combinaison avec des données d'ADN mitochondrial pour retracer l'histoire du mouflon de Corse à la fois sur des échelles de temps récentes et anciennes. Il a été démontré qu'une telle approche améliore l'estimation des temps de divergence anciens (Cornuet et al. 2010). Néanmoins, dans les essais préliminaires, nous avons également évalué les résultats basés sur les microsatellites uniquement. Ceux-ci étaient qualitativement les mêmes que ceux obtenus en utilisant l'ensemble des données combinées. Nous avons donc effectué les analyses finales en utilisant ce dernier, qui comprenait 176 individus génotypés à 16 loci d'ADN microsatellites, parmi lesquels 98 ont également été séquencés au niveau du gène *Cyt-b* d'une longueur de 1 042 pb, avec

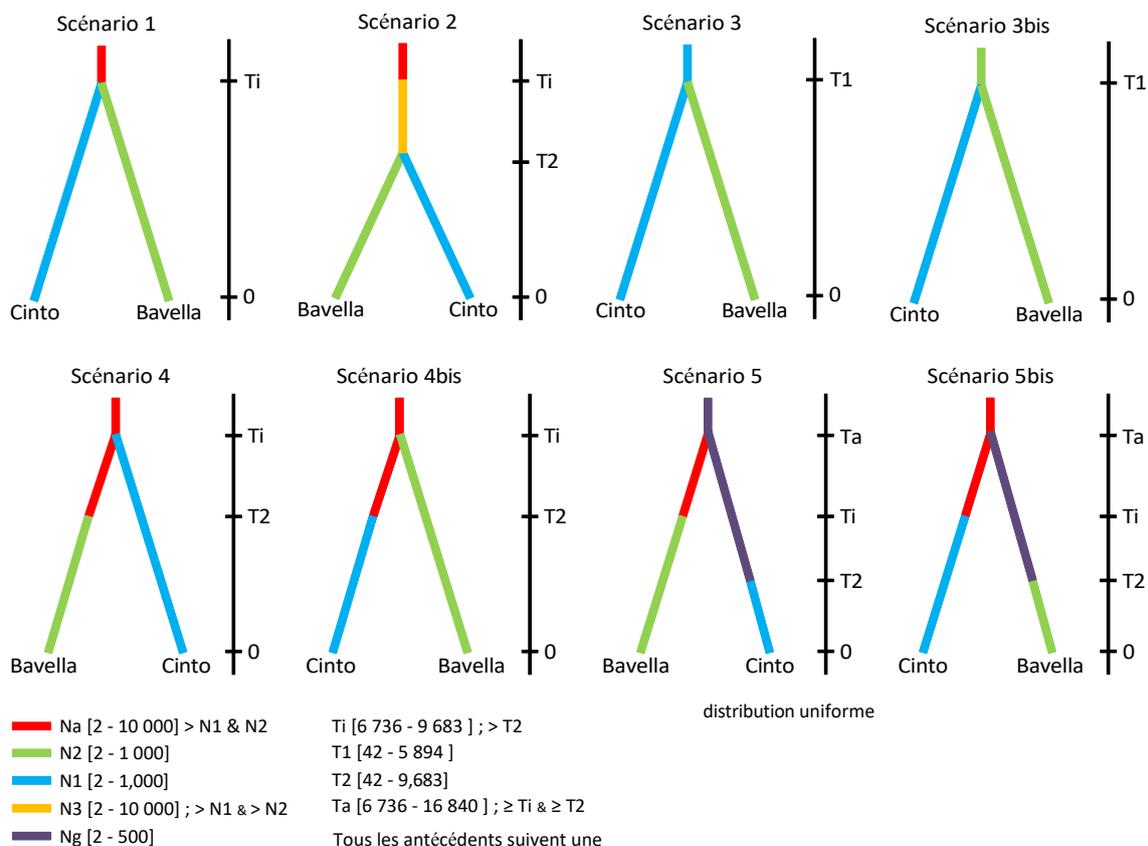


Fig. 2 Représentations schématiques des 8 scénarios modélisés et comparés à l'aide de l'approche ABC telle qu'elle est mise en œuvre dans DIYABC v.2.1.0 (Cornuet et al. [2014](#)). Voir le tableau supplémentaire S4 pour les données bio-

interprétation logique. Les paramètres préalables sont indiqués entre parenthèses et une description détaillée de leur définition figure dans les données supplémentaires 1.

avec 11 individus supplémentaires pour lesquels seul le *Cyt-b* était disponible.

Nous avons comparé huit scénarios qui auraient pu conduire à la structure génétique spatiale actuelle du mouflon de Corse (voir la figure 2 et le tableau supplémentaire S4 pour une description détaillée). En bref, nous avons pris en compte les cas où les populations de Cinto et de Bavella se sont formées simultanément ou successivement à partir de populations sources identiques (scénarios 1, 4, 4bis) ou différentes (scénarios 5, 5bis). Les scénarios testés ont également pris en compte le fait qu'une seule population a été introduite au cours du Néolithique, tandis que l'autre est issue de cette population ancestrale, soit par scission en raison de goulets d'étranglement démographiques et/ou génétiques (scénarios 2), soit en vertu de translocations récentes facilitées par l'homme (scénarios 3, 3bis).

Tous les scénarios ont été considérés comme également probables et les valeurs préalables ont été choisies après des analyses préliminaires en fonction de leur signification biologique et de notre connaissance de l'histoire du mouflon de Corse (Fig. 2 ; voir également les données complémentaires 1 pour une explication détaillée). Tous les antécédents ont été fixés de manière à suivre une distribution uniforme. Les modèles de mutation ont été conservés en tant que paramètres par défaut mis en œuvre dans DIYABC

v.2.1.0 (c'est-à-dire le modèle de mutation pas à pas généralisé pour les microsatellites avec les paramètres par défaut, et les paramètres par défaut avec un modèle de substitution HKY85 + G + I ($I = 0,55$, $\alpha = 0,92$, voir ci-dessus) pour *Cyt-b*, voir les données supplémentaires 1 pour plus de détails). En ce qui concerne les statistiques sommaires, pour l'ADN microsatellite, nous avons inclus : le nombre moyen d'allèles et la diversité génétique moyenne entre les loci par et parmi les populations, l'indice M moyen par population, le F_{ST} et la $(d\mu)^2$ distance entre les populations. Pour l'ADN mitochondrial, les statistiques sommaires comprenaient le nombre moyen d'haplotypes et le nombre de sites de ségrégation par et entre les populations, les différences moyennes par paire par population et la distance F_{ST} entre les paires de populations. Nous avons généré 8 000 000 d'ensembles de données simulées ; la pré-évaluation des combinaisons scénarioprieur a été entreprise à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) ainsi que des valeurs numériques des statistiques sommaires. Les probabilités a posteriori des scénarios et les distributions des paramètres démographiques ont été calculées en utilisant le 1% le plus proche des ensembles de données simulées par rapport aux données observées. Enfin, comme le recommandent Cornuet et al. (2015), la fiabilité du modèle le plus soutenu a été testée à l'aide de l'analyse de " vérification du modèle " dans DIYABC. Cette étape évalue

la qualité de l'ajustement du modèle en comparant les données observées et simulées sous la distribution prédictive postérieure. La comparaison a été effectuée en utilisant à la fois l'ACP et les valeurs numériques de toutes les statistiques sommaires disponibles dans DIYABC (c'est-à-dire les 19 utilisées pour le choix du scénario plus toutes les autres disponibles, 37 au total ; voir le tableau supplémentaire S6).

Résultats

ADN mitochondrial

Au total, 135 haplotypes ont été déduits des 327 séquences alignées (56 et 53 séquences provenant des populations de Bavella et de Cinto, respectivement, plus 218 séquences extraites de GenBank). Les 109 séquences obtenues dans l'étude préalable correspondaient aux haplotypes déjà publiés par Guerrini et al. (2015) (H2, H4 et H7 avec les numéros d'accès GenBank LN651260, LN651262 et LN651265, respectivement). Trois haplotypes étaient présents dans la population de Cinto : H2 a été trouvé chez 17 individus (32 % de l'échantillon de population étudié), H4 chez 4 (8 %) et H7 chez 32 (60 %). Les 56 Bavella mouflon possédaient tous l'haplotype H4 (figure 1C, figure supplémentaire S2).

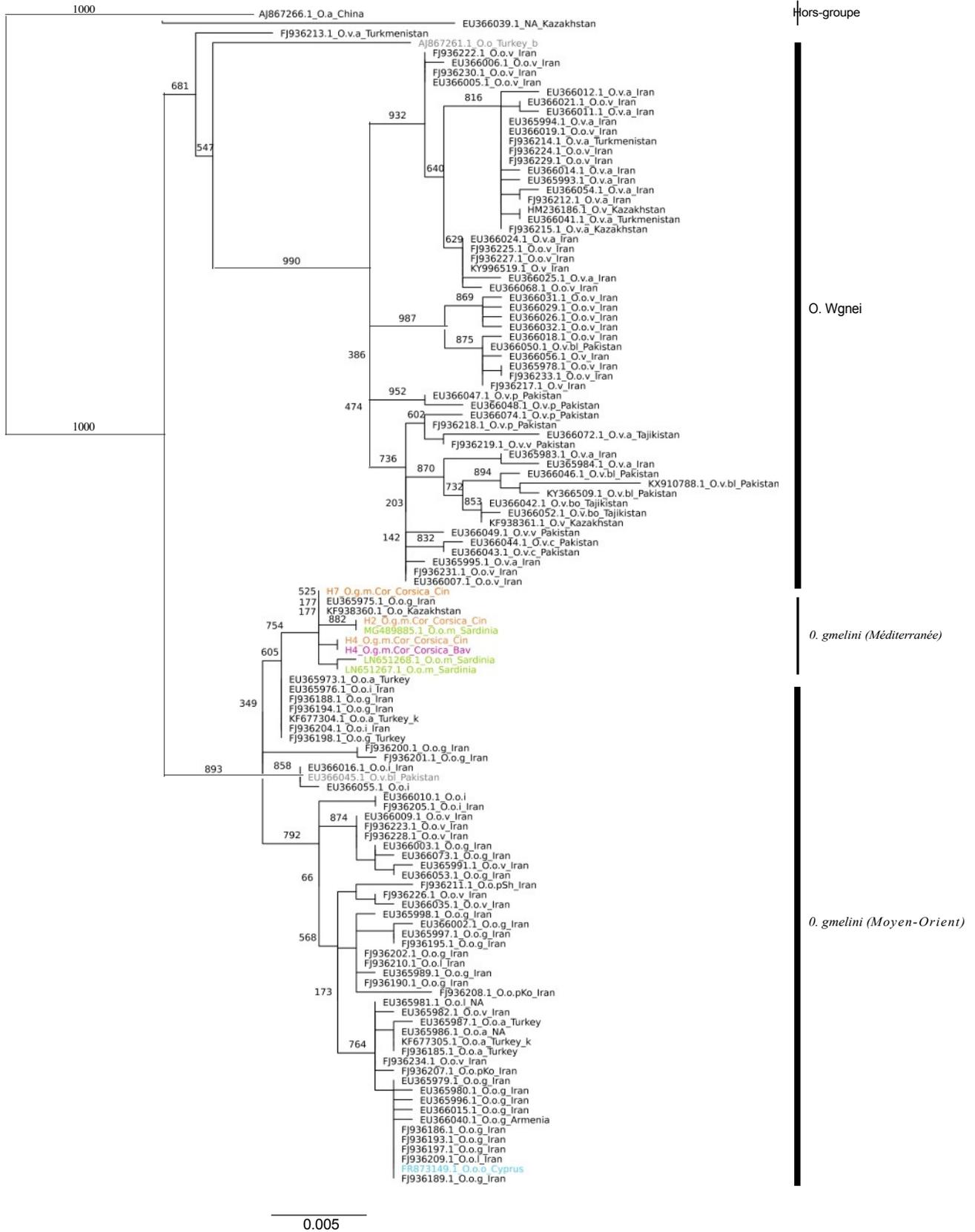
Reconstruction phylogénétique et réseau d'haplotypes

La reconstruction phylogénétique a été réalisée sur la base de 120 séquences représentant la diversité des haplotypes et l'aire de répartition géographique (c'est-à-dire en supprimant pour chaque emplacement géographique les haplotypes dupliqués ; voir le tableau supplémentaire S1). Les résultats ont mis en évidence une séparation nette entre *O. gmelini* et *O. vignei* (Fig. 3). Au sein d'*O. gmelini*, les individus du Moyen-Orient (Turquie, Arménie et Iran) se regroupent pour la plupart avec un fort soutien statistique et divergent de manière significative du mouflon de la Méditerranée occidentale. Néanmoins, plusieurs haplotypes iraniens et turcs étaient très proches de ceux détenus par les mouflons corses et sardes. Un individu du Kazakhstan et un de l'Iran se sont regroupés dans le clade corse (Cinto)/sarde (Fig. 3). Parmi les 120 haplotypes utilisés dans la reconstruction phylogénétique, 29 ont été associés sans ambiguïté à *O. gmelini* du Moyen-Orient ou de la Méditerranée (Fig. 3). Il est intéressant de noter qu'aucun individu hybride *O. gmelini* × *O. vignei* n'a été inclus dans le clade Corse/Sardaigne, tandis que huit se sont regroupés dans le clade du Moyen-Orient. Ce dernier incluait également l'unique haplotype Cypriot, qui était le seul mouflon méditerranéen proche du mouflon asiatique d'Arménie.

Lorsque l'on se concentre sur les 29 haplotypes sans ambiguïté

Le réseau a confirmé l'image évolutive fournie par la reconstitution phylogénétique (Fig. 1C). En effet, un haplotype (EU365973) trouvé en Turquie et en Iran était très proche de ceux de Corse et de Sardaigne, tandis que l'haplotype H7 était partagé par les mouflons de Sardaigne, d'Iran, du Kazakhstan et de Cinto. L'haplotype chypriote était également proche de plusieurs haplotypes du Moyen-Orient - dont l'unique haplotype arménien - et

n'était partagé qu'avec des individus iraniens. L'haplotype H2 n'a été trouvé qu'à Cinto et dans la population sarde, tandis que l'haplotype H4 était propre à la Corse.



◀Fig. 3 Arbre de vraisemblance maximale des espèces d'*Ovis* d'Eurasie. Les supports des branches principales sont indiqués (bootstraps, $n = 1000$). Les étiquettes grises représentent les taxons pour lesquels il existe une incohérence entre le nom d'espèce indiqué le long de la séquence d'ADN publiée et sa position dans l'arbre. La nomenclature est composée du numéro d'accès GenBank suivi d'un acronyme représentant l'espèce (selon la façon dont elle a été nommée dans l'article original, voir le tableau supplémentaire S1 et ci-dessous) et la localité (si elle est connue) où l'individu a été échantillonné. Les séquences de mouflons méditerranéens sont colorées en fonction de leur origine géographique et selon les couleurs du réseau d'haplotypes (Fig. 1C). Pour les noms d'espèces, O.a signifie *Ovis ammon*, O.v.a : *Ovis vignei arkal*, O.o : *Ovis orientalis*, O.o.v : *Ovis orientalis* × *Ovis vignei*, O.v.bl : *Ovis vignei blandfordi*, O.v.p : *Ovis vignei punjabensis*, O.v.v : *Ovis vignei vignei*, O.v.bo : *Ovis vignei bochariensis*, O.v : *Ovis vignei*, O.v.c : *Ovis vignei cycloceros*, O.g.m.Cor : *Ovis gmelini musimon var. Corsicana*, O.o.g : *Ovis orientalis gmelini*, O.o : *Ovis orientalis*, O.o.m : *Ovis orientalis musimon*, O.o.a : *Ovis orientalis anatolica*, O.o.i : *Ovis orientalis isphahanica*, O.o.pKo : *Ovis orientalis population Ko*, O.o.l : *Ovis orientalis laristanica*. Il convient de noter ici qu'*Ovis orientalis* est un nom déprécié et qu'*Ovis gmelini* devrait être utilisé à la place (Groves et Grubb 2011 ; Hadjisterkotis et Lovari 2016).

fréquences étaient relativement faibles ($\theta = 0,11, 0,10, 0,08, 0,13, 0,07, 0,12$ pour BM8125, HUI616, MCM140, OarCP34, OarHH47 et OarH47).

SRCRSP1, respectivement ; estimation de Van Oosterhout et al. d'après Van Oosterhout et al. 2004) et l'occurrence de la maladie d'Alzheimer.

Estimation du temps de divergence

La divergence entre les lignées corses/sardes et chypriotes a été datée de 560 000 ans BP [292 400-963 500]_{95% HPD} (figure supplémentaire S1). Un deuxième événement a séparé les haplotypes irakiens/turcs et corses/sardes 320 000 ans BP [143 000-567 300]_{95% HPD}. La Corse et la Sardaigne ont divergé plus récemment. L'haplotype H2, que l'on trouve à la fois en Corse (Cinto) et en Sardaigne, s'est séparé de H4 et H7 110 000 ans BP [36 100-227 400]_{95% HPD}. Haplotype

H4, qui n'a été trouvé qu'en Corse, s'est séparé de H7 (Corse/Sardaigne) 70 000 ans BP [2 300-166 400]_{95% HPD} (Supplementary Figure S1). Il est intéressant de noter que les deux autres haplotypes trouvés en Sardaigne n'ont divergé que de ceux présents en Corse 190 000 ans BP [71 800-344 100]_{95% HPD}.

ADN microsatellite

Erreurs de génotypage

Le panel de microsatellites a permis de discriminer efficacement les mouflons. Les probabilités d'identité en considérant des individus non apparentés ou frères et sœurs étaient $P_{ID} = 3,0 \times 10^{-9}$ et $P_{IDsibs} = 1,2 \times 10^{-4}$ pour le Cinto et $P_{ID} = 3,0 \times 10^{-8}$ et $P_{IDsibs} = 3,9 \times 10^{-4}$ pour les populations de Bavella. L'indice de qualité moyen pour les fèces était de 0,95, ce qui indique une très bonne qualité pour ce type d'échantillon. A Cinto, aucune preuve d'abandon d'allèle et d'erreur de notation n'a été trouvée en utilisant MICROCHECKER v.2.2.3, alors que des allèles nuls ont été enregistrés à 6 loci. Cependant, leurs

L'existence d'une forte structure génétique intra-population a été considérée comme l'explication la plus probable de ce résultat (Chapuis et Estoup 2007). En effet, lorsque la structure de la population de Cinto a été étudiée, deux groupes fortement soutenus ont été trouvés (voir les figures supplémentaires S3 et S4 et Portanier 2018) et aucun allèle nul n'a été révélé lorsque l'analyse a été effectuée au sein de chaque groupe (Portanier 2018). À Bavella, aucune erreur de génotypage n'a été détectée à l'aide de MICROCHECKER et, comme ci-dessus, l'apparition d'allèles nuls aux loci OarHH47 et OarJMP29 ($f = 0,10$ pour les deux loci) a été attribuée à un niveau significatif de structure génétique intra-population (figures supplémentaires S3 et S4 et Portanier 2018). Encore une fois, au sein des clusters, seul OarHH47 était encore soupçonné d'inclure des allèles nuls ($f = 0,20$, un seul cluster), ce résultat étant probablement dû au nombre relativement faible d'individus génotypés dans ce cluster ($n = 20$).

Diversité et structure génétiques des populations

Dans la population de Cinto, sept paires de loci étaient en DL (HUI616-OarCP34, HUI616-SRCRSP1, MAF70-OarHH47, OarCP34-OarHH47, OarCP34-SRCRSP1, OarHH47-SRCRSP1 et OarVH72-SRCRSP1). Au moins un locus de chaque paire était suspecté d'inclure des allèles nuls (voir ci-dessus). Dans la population de Bavella, deux paires de loci (HUI616-OarCP34 et HUI616-OarVH72) étaient en DL. Dans les deux populations, le niveau de diversité génétique était relativement faible. La population de Bavella ne s'est pas écartée de l'HWE, contrairement à la population de Cinto, qui présentait des valeurs F_{IS} positives significatives, suggérant un excès d'homozygotes à trois loci (tableau 1, tableau supplémentaire S3). Néanmoins, l'écart par rapport au HWE a disparu lorsque les loci soupçonnés d'inclure des allèles nuls ont été supprimés (tableau supplémentaire S3). Afin de s'assurer que les analyses en aval ne seraient pas faussées par la présence de loci soupçonnés d'inclure des allèles nuls ou d'être en DL, nous avons utilisé soit l'ensemble des données (16 loci), soit un sous-ensemble sans les loci problématiques. Ces derniers comprenaient BM8125, HUI616, MCM140, OarCP34, OarHH47 et SRCRSP1 pour la population de Cinto et OarJMP29 pour celle de Bavella. L'ensemble de données réduit comprenait donc 9 loci. Les résultats étaient qualitativement et quantitativement très similaires les uns aux autres et seuls ceux obtenus en se basant sur l'ensemble des données sont fournis dans le manuscrit.

Différenciation génétique entre les deux popu-

Les allèles propres aux populations de Bavella et de Cinto étaient élevés ($F_{ST} = 0,23 [0,13 ; 0,32]_{95\%}$, $p < 0,0001$). En outre, 15 et 17 allèles étaient privés aux populations de

Bavella et de Cinto, respectivement. Le regroupement bayésien avec STRUCTURE a mis en évidence l'existence d'une forte divergence génétique entre les deux populations. La méthode Evanno a clairement indiqué un nombre optimal de deux allèles.

Tableau 1 Estimations de la diversité génétique (moyenne sur les loci \pm SD) et valeurs F_{IS} pour les deux populations de mouflons de Corse

Population	n	N_a	A_r	H_o	H_e	F_{IS}
Bavella	59	3.06 \pm 1.29	3.03 \pm 1.24	0.41 \pm 0.22	0.44 \pm 0.23	0.085
Cinto	117	3.19 \pm 1.05	3.09 \pm 1.03	0.45 \pm 0.18	0.50 \pm 0.19	0.114*

n taille de l'échantillon, N_a nombre d'allèles, A_r richesse allélique, H_o hétérozygotie observée, H_e hétérozygotie attendue

*Les valeurs de F_{IS} sont significativement différentes de zéro (niveau nominal ajusté de Bonferroni = 0,002).

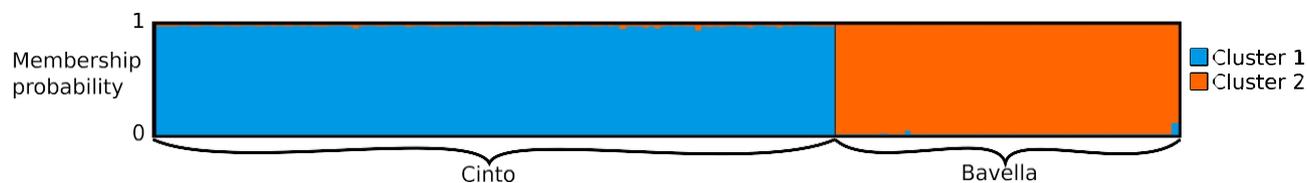


Fig. 4 Analyse bayésienne des génotypes multilocus de l'ADN microsatellite calculés avec STRUCTURE. Chaque individu est représenté par une barre verticale divisée en K segments, dont la longueur est proportionnelle à l'appartenance estimée aux K groupes.

(figure supplémentaire S5). Le maximum de vraisemblance K a également apporté un soutien important à $K = 2$ (bien que $K = 3$ ait reçu un soutien maximal en raison de la structure génétique intra-population de Cinto ; voir les figures supplémentaires S4 et S5) et le succès de l'affectation a été de 100 % parce que le premier et le deuxième groupe comprenaient tous les individus des populations de Cinto et de Bavella, respectivement (figure 4). La probabilité a posteriori d'appartenance allait de 0,955 à 0,998 et de 0,888 à 0,998 pour les groupes de Cinto et de Bavella, respectivement (figure 4).

0,0001 [0 ; 0,13]_{95% HPD} , 0,0011 [0 ; 0,14]_{95% HPD} , 0,00 [0 ; 0,13]_{95% HPD} et 0,00 [0 ; 0,13]_{95% HPD} , pour les scénarios 1, 3, 3bis, 4, 5 et 5bis, respectivement. La vérification du modèle a révélé une bonne congruence entre les données observées et les données simulées

Calcul bayésien approximatif

Sur la base de l'ACP et des valeurs numériques des statistiques sommaires, nous avons observé une bonne congruence entre la combinaison scénarios-priorités et l'ensemble des données observées, révélant que la première était capable de produire des ensembles de données simulées qui étaient suffisamment proches des seconds. En effet, dans l'ACP, les données observées étaient imbriquées dans les distributions a priori (figure supplémentaire S6) et seules quelques statistiques sommaires calculées sur les données simulées ont fourni des valeurs significativement différentes de celles observées (7 à 8 sur 19 selon le scénario considéré, tableau supplémentaire S5). Une probabilité postérieure comparativement plus élevée (tous $< 0,01$; voir la figure supplémentaire S7) a été révélée pour le scénario 2 (approche logistique : 0,9896 [0,9881 ; 0,9910]_{95% HPD} sur la base des 80 000 ensembles de données simulées les plus proches des données observées). Le deuxième scénario le plus soutenu était le scénario 4bis (probabilité a posteriori : 0,0087 [0 ; 0,14]_{95% HPD}). D'autres probabilités étaient 0,001 [0 ; 0,13]_{95% HPD} , 0,0004 [0 ; 0,13]_{95% HPD} ,

Tableau 2 Moyenne, médiane et quantiles 2,5-97,5% des estimations des paramètres historiques dans le cadre du scénario démographique 2 modélisé dans DIYABC

	Moyenne	Médiane	95%CIP	Valeurs antérieures
N_1	478	447	109-947	2-1000
N_2	391	374	95-837	2-1000
N_3	5580	5550	1290-9770	2-10,000
N_a	8150	8530	4390-9940	2-10,000
T_2	606	497	126-1794	42-9683
T_i	7957	7873	6778-9557	6736-9683

Les paramètres temporels sont exprimés en années BP (temps de génération du mouflon : 4,21 ans ; Hamel et al. 2016). Pour plus de détails sur les définitions préalables, voir les données supplémentaires 1.

dans le cadre du scénario 2 à partir de la distribution prédictive postérieure et de la distribution antérieure (figure supplémentaire S8). Seules quelques statistiques sommaires observées se trouvaient dans les queues des distributions des statistiques sommaires calculées à partir des données simulées (5 sur 37, dont aucune n'avait une probabilité de queue inférieure à 0,001 ; tableau supplémentaire S6), ce qui indique une bonne fiabilité pour ce modèle le plus soutenu (Estoup et al. 2018). Les estimations des paramètres historiques dans le cadre du scénario 2 suggéraient que les fondateurs de la population ancestrale de Corsi- can auraient pu être introduits vers 8 000 ans BP (T_1), avant de se diviser (T_2) 606 ans BP en populations de Cinto et de Bavella (tableau 2, figure supplémentaire S9).

Discussion

Cette étude est la première étude génétique à grande échelle réalisée sur les populations de mouflons de Corse. Le séquençage de l'ADN mitochondrial a révélé l'existence de trois haplotypes dans les populations de mouflons de Corse.

Corse, qui étaient soit partagées soit très proches de celles détenues par les individus kazakhs, iraniens et turcs (Fig. 1C et 3), réaffirmant ainsi que le mouflon corse est un descendant du mouflon asiatique introduit dans le bassin méditerranéen. Par conséquent, la population corse devrait être invariablement désignée comme *O. g. musimon*, c'est-à-dire comme une sous-espèce du mouflon asiatique. Les estimations du temps de divergence et la structure génétique de la population suggèrent que le flux génétique entre les deux populations corses a été restreint pendant de nombreuses générations. L'ABC soutient l'introduction d'une population ancestrale unique, avec deux dèmes issus plus tard et évoluant séparément au cours des siècles passés.

Historique de la population de mouflons de Corse

De nombreuses études ont porté sur l'histoire des moutons domestiques (e.g. Chessa et al. 2009 ; Demirci et al. 2013 ; Ciani et al. 2020). Par conséquent, le genre *Ovis* est probablement l'un des taxons les plus étudiés d'un point de vue phylogénétique. Cependant, alors que les mouflons sardes et chypriotes ont été largement étudiés (e.g. Guerrini et al. 2015 ; Sanna et al. 2015 ; Mereu et al. 2019), la même attention n'a pas été portée au mouflon corse. En étudiant pour la première fois Cinto et Bavella en tant que populations distinctes de mouflons, nous avons constaté qu'elles différaient l'une de l'autre par leur composition haplotypique. D'autre part, les haplotypes trouvés en Corse se retrouvent également en Sardaigne, en Iran et au Kazakhstan (Fig. 1C). L'individu kazakh (KF938360, Lv et al. 2015) avec H7 a été considéré comme un hybride possible par Mereu et al. (2019), car il s'est regroupé avec des mouflons allemands dans leurs reconstructions basées sur la boucle D mitochondriale. L'haplotype H7 a également été détecté chez des individus iraniens sauvages (Rezaei et al. 2010, EU365975 ; Meadows et al. 2011, HM236185) ainsi que chez des moutons domestiques (voir par exemple Niu et al. 2016). Dans l'ensemble, cela peut suggérer que le mouflon kazakh descend d'une brebis domestique. Hormis cet individu douteux, le clade Corse/Sardaigne était phylo-génétiquement proche des autres haplotypes iraniens et turcs (Fig. 3), un résultat en parfait accord avec l'origine moyen-orientale attendue du mouflon corse (Chessa et al. 2009 ; Rezaei et al. 2010). Plus important encore, en s'appuyant sur un échantillon beaucoup plus grand que ceux étudiés dans les études précédentes (Rezaei et al. 2010 ; Guerrini et al. 2015 ; Mereu et al. 2019), nous avons fourni des preuves génétiques claires de la descendance des mouflons corses et sardes de leurs homologues asiatiques, leurs congénères chypriotes étant les plus proches de ces derniers (Chessa et al. 2009). Par conséquent, le mouflon de Corsica ainsi que certaines populations sardes peuvent représenter le

descendant génétiquement et phénotypiquement le plus préservé du mouflon asiatique dans la Méditerranée occidentale (Barbato et al. 2017).

Dans la population de Cinto, seuls quelques individus possédaient l'hap- lotype H4. Bien que H2, H4 et H7 aient divergé les uns des autres beaucoup plus récemment que la population chypriote en ce qui concerne les haplotypes iraniens, cette différenciation semble néanmoins avoir précédé l'introduction du mouflon en Corse (70 000-110 000 BP). La présence d'un haplotype (H4) partagé par les populations de Cinto et de Bavella ne permet pas d'établir si ces populations sont issues d'une même source ou de sources différentes. La seconde hypothèse peut trouver un appui dans les dif- férences phénotypiques observées entre les individus de Cinto et de Bavella (Maudet et Dubray 2002 ; Sanchis 2018) ainsi que dans les résultats des études de génétique humaine réalisées en Cor- sique. En effet, une différenciation nord-sud similaire a été détectée dans l'installation à travers l'île de différents groupes humains originaires de diverses zones géographiques, y compris l'Iran (Tofanelli et al. 2001 ; Vona et al. 2003 ; Di Cristofaro et al. 2018). Un tel scénario, à savoir des populations génétiquement différentes à la suite d'événements d'introduction distincts, a néanmoins reçu un soutien très faible dans l'ABC par rapport à celui suggérant un seul groupe de fondateurs et une scission ultérieure (figure supplémentaire S7).

Bien que les mouflons aient pu persister dans la majeure partie de l'Europe de l'Est, ils n'ont jamais été utilisés.

Gius- tiniani 1531 dans Dubray et Roux 1985 ; Pfeffer 1967 ; Simon- poli 1995 ; mais voir Dubray 1984), les variations de taille de la population et les goulets d'étranglement génétiques ou les adaptations locales pourraient avoir conduit des haplotypes divergents à persister dans des zones géographiques différentes/éloignées après la scission, contribuant ainsi à la structure actuelle de la population. Ce schéma pourrait également résulter de la tendance des mouflons à afficher une forte philopatrie féminine (Dubois et al. 1992, 1994 ; Dupuis et al., 2002) et de faibles capacités de dispersion (Dubois et al. 1996 ; Portanier et al. 2017), parallèlement à des caractéristiques paysagères très résistantes aux flux de gènes entre les deux populations (par exemple, les crêtes et les thalwegs ; Marchand et al. 2017 ; Portanier et al. 2018). Cela peut également expliquer la structure spatiale nord-sud similaire détectée à l'échelle intra- populationnelle au sein des populations de Cinto et de Bavella (figures complémentaires S1, S3 et S4). Enfin, les quelques mouflons partageant des haplotypes entre les populations de Cinto et de Bavella peuvent être les descendants d'anciennes lignées mieux représentées, et/ou le résultat de translocations médiées par l'homme.

Selon ABC, le mouflon de Corse aurait été introduit vers 8000 ans avant notre ère (T_1 dans le tableau 2). Bien que des études paléontologiques aient daté l'apparition du mouflon à 6000 ans BP (Vigne 1988, 1992), nos estimations suggèrent que les Néolithiques

auraient pu atteindre la Corse bien plus tôt (voir aussi Poplin 1979). Cette estimation peut néanmoins représenter le moment où la divergence entre le troupeau voyageant avec les Néolithiques et la population source ancestrale est devenue suffisamment importante pour être détectable. Cette divergence pourrait avoir eu lieu un peu plus tôt que la

l'introduction effective du mouflon en Corse. La scission conduisant à deux populations distinctes semble s'être produite vers 600 [126-1793]_{95%IC} ans BP. Au cours de cette période, un certain nombre de conflits humains ont eu lieu en Corse (sous le gouvernement de la République de Gênes), et une augmentation de la diversité de la faune non endémique a été décrite comme le résultat d'activités maritimes intenses conduisant à l'extinction d'espèces endémiques et au déclin de taxons tels que le mouflon (Vigne 1992). Le déclin démographique et la perte d'habitat pourraient avoir contribué à de forts goulets d'étranglement et à la fragmentation de la population de mouflons. Néanmoins, dans cette étude, les intervalles de confiance autour des estimations des paramètres étaient importants (tableau 2). Bien que cela soit couramment observé dans les analyses ABC (par exemple Cabrera et Palsbøll 2017 ; Stone et al. 2017 ; Allen et al. 2020), cela peut représenter un inconvénient important et il convient d'en tenir compte lors de l'interprétation des résultats.

Histoire récente de la population de mouflons de Corse

À l'exception de Guerrini et al. (2015), qui ont inclus quelques individus génotypés à des loci microsatellites, cette étude est la première à être réalisée sur le mouflon de Corse à une grande échelle spatiale et avec une grande taille d'échantillon tout en se concentrant sur Cinto et Bavella en tant que populations distinctes. Nous avons constaté une forte différenciation génétique entre les deux populations, comme le révèlent les approches F_{ST} et Bayesian genetic clustering (Fig. 4). En outre, de nombreux allèles privés ont été détectés, ce qui renforce l'hypothèse d'une absence de flux de gènes entre les deux populations, que ce soit dans le présent ou dans un passé récent (c'est-à-dire il y a quelques dizaines ou centaines de générations ; Land-guth et al. 2010 ; Haasl et Payseur 2011 ; Safner et al. 2011). Ce résultat est conforme à nos attentes, car la dispersion naturelle des mouflons entre Cinto et Bavella a été jugée très improbable en raison des capacités de dispersion limitées et de l'existence de barrières au flux génétique (voir ci-dessus).

Dans les deux populations étudiées, l'hétérozygotie et la richesse allélique étaient faibles (tableau 1), probablement en raison de goulets d'étranglement génétiques liés au déclin de la taille de la population (Pfeffer 1967). Plus généralement, de faibles niveaux de diversité génétique sont typiques des populations de mouflons (Ozüt 2001 ; Barbato et al. 2017). Bien que cela puisse être préoccupant en termes de fitness, de persistance de la population et de potentiel adaptatif pour l'espèce (Gaggiotti 2003 ; Frankham et al. 2004 ; Kaeuffer et al. 2008 ; Portanier et al. 2019), il convient de rappeler que de nombreuses populations introduites se sont révélées capables d'atteindre

un niveau élevé de diversité génétique sans se soucier de leur persistance, même en tant que descendants d'un très petit groupe de fondateurs (Uloth 1972 ; Giffin 1979 ; Weller 2001 ; Kaeuffer et al. 2007 ; Portanier et al. 2017). Par conséquent, la pénurie de ressources (Ciuti et al. 2009) plutôt qu'une faible diversité génétique pourrait être le principal facteur de menace à long terme (Boussès et Réale 1998 ; Garel et al. 2005),

surtout à la lumière du changement climatique qui sévit actuellement (Paeth et Hense 2005).

Perspectives de conservation du mouflon de Corse

La chasse au mouflon est interdite sur l'ensemble de l'île de Corse depuis 1953, l'espèce a donc bénéficié d'une préservation précoce mais non complète. Néanmoins, le mouflon de Corse a très récemment été reconnu comme une espèce officiellement protégée (arrêté ministériel du 1er mars 2019, NOR : TREL1824291A) et bénéficiera donc d'une stratégie de conservation plus adéquate à l'avenir. Cependant, cette dernière doit prendre en compte des questions importantes telles que l'établissement de la question de savoir si les populations de Cinto et de Bavella doivent être gérées de la même manière et si leur connectivité génétique doit être restaurée ou non. Deux catégories principales d'unités de conservation ont été décrites jusqu'à présent : les unités significatives du point de vue de l'évolution (ESU ; Ryder 1986 ; Moritz 1994) et les unités de gestion (MU ; Moritz 1994, Taylor et Dizon 2005). Alors que la monophylie réciproque et la divergence de la fréquence des allèles aux loci de l'ADN mitochondrial et nucléaire, respectivement, sont requises pour être reconnues comme des ESU, les MU sont définies comme des "populations démographiquement indépendantes dont la dynamique de population (par exemple, le taux de croissance de la population) dépend largement des taux de natalité et de mortalité locaux plutôt que de l'immigration" (Palsbøl et al. 2007). Étant donné que la monophylie réciproque n'a pas été révélée entre les lignées d'ADNmt des deux populations corses, les mouflons de Bavella et de Cinto ne peuvent pas être considérés comme des ESU. Cependant, leur forte différenciation génétique et leur indépendance démographique (depuis environ 600 ans BP selon l'ABC) nous permettent de recommander de les considérer comme deux MU distinctes et, en tant que telles, gérées de manière indépendante.

Sur la base des résultats obtenus dans la présente étude, deux

des types de stratégies de gestion peuvent être envisagés. L'origine commune déduite pour les populations de Cinto et de Bavella pourrait nécessiter des stratégies de conservation visant à restaurer la connectivité génétique entre elles. En effet, on s'attend à ce que le flux de gènes entre MU soit non seulement inoffensif, mais aussi potentiellement bénéfique pour l'augmentation de la diversité génétique et donc le maintien du potentiel adaptatif (Frankham et al. 2004 ; Mills 2013). Cependant, les échanges génétiques naturels entre les populations de Cinto et de Bavella semblent avoir été entravés pendant environ 144 générations de mouflons (environ 600 ans). En outre, la dynamique observée dans les populations de

mouflons introduites (par exemple, succès reproductif élevé et restauration rapide de la variabilité génétique ; Garel et al. 2005 ; Kaeuffer et al. 2007, 2008) suggère que l'évolution peut être très rapide dans ce taxon. Dans l'ensemble, cela peut conduire à l'apparition hâtive d'adaptations locales, par exemple, en raison des différences existant entre les deux habitats (par exemple, Cinto : 40,6% d'habitats ouverts ; Bavella : 19,7%). La forte divergence génétique actuelle et les risques potentiels liés à la translocation d'espèces très divergentes sont des facteurs de risque pour la survie de l'espèce.

(comme la dépression de reproduction et la perte d'adaptations locales ; Edmands 2007) devraient inciter à la prudence en ce qui concerne les stratégies de conservation englobant l'échange d'individus entre les deux populations. D'autres études (par exemple, séquençage à l'échelle du génome et identification de la variation génétique adaptative, études d'association génome-environnement ; Holenhole et al. 2020 ; Dudaniec et al. 2018 ; González-Serna et al. 2020) sont nécessaires pour évaluer les risques que de telles translocations entraîneraient.

Tant qu'aucune des deux populations n'est en déclin, en particulier la plus petite de Bavella, nous ne recommandons pas d'utiliser une population pour compléter l'autre. Par conséquent, nous proposons une approche plus prudente pour leur gestion. Si des réintroductions sont nécessaires, elles seront planifiées en utilisant des individus issus de programmes d'élevage en captivité s'appuyant sur des mouflons échantillonnés dans la population concernée. Cela correspond parfaitement à ce qui est en cours pour la population de Bavella afin d'augmenter l'aire de répartition, la taille de la population et la diversité génétique (Rieu 2007). Un futur plan de réintroduction peut également tenir compte de l'existence de sous-structures au sein de la population (figures supplémentaires S3 et S4 ; Portanier 2018). Bien que des échantillons de plus grande taille dans la population de Bavella seraient probablement nécessaires pour confirmer les valeurs de F_{ST} entre ses propres clusters, la valeur élevée rapportée dans cette étude ($F_{ST} = 0,16$ et $0,20$ dans les populations de Bavella et de Cinto, respectivement) était du même ordre de grandeur que celle trouvée entre les deux populations, un résultat qui peut avoir des implications en termes de stratégies de conservation. Il convient de noter que les analyses ABC ont révélé une estimation de la taille effective de la population de Cinto (N_e) en bon accord avec les connaissances antérieures. En effet, la dernière estimation de la taille de recensement (N_c) de la population de Cinto était de 900 individus (Garel et al. in press), conduisant à un *ratio* N_e/N_c d'environ 0,5, une valeur élevée mais néanmoins congruente par rapport à celles obtenues pour d'autres espèces d'ongulés et d'*Ovis* (par exemple *Ovis canadensis* ; Hoban et al. 2020). De plus, on sait que les méthodes utilisées pour estimer la taille du recensement conduisent souvent à une sous-estimation de N_c (Morellet et al. 2007). Inversement, une taille de population effective d'environ 400 individus pour la population de Bavella semble très optimiste par rapport à la dernière estimation de N_c (environ 200 individus). Bien que le recensement puisse être biaisé à la baisse (Morellet et al. 2007), les estimations de la taille effective doivent être considérées avec précaution car elles sont associées à de larges intervalles de confiance (Tableau 2) et peuvent montrer une sensibilité à la définition préalable (comme nous l'avons observé dans nos analyses préliminaires).

Bien que nous ne recommandions pas l'utilisation d'un système d'interopérabilité à médiation humaine, nous n'avons pas l'intention de le faire.

En ce qui concerne les échanges de populations, la préservation des habitats favorables au mouflon dans les deux massifs (par exemple les zones riches en herbe, les zones couvertes ; Garel et al. 2007 ; Marchand et al. 2015) ainsi qu'entre eux peut améliorer la restauration naturelle des flux de gènes entre les populations. Enfin, la survie du mouflon de Corse bénéficierait d'études supplémentaires sur les aspects suivants

ses relations phylogénétiques avec les moutons domestiques. En effet, alors que la domestication des moutons a commencé il y a 11 000 ans BP (Zeder 2008), des temps de divergence de 110 000-171 000 ans BP entre les haplotypes de moutons et de mouflons ont été signalés pour les populations sardes et chypriotes (Sanna et al. 2015 ; Mereu et al. 2019). Par conséquent, ces populations ne devraient pas être considérées comme des descendants des moutons domestiques, mais plutôt comme des taxons sauvages qui ont évolué séparément, à savoir comme des pools génétiques uniques à conserver (Chessa et al. 2009 ; Guerrini et al. 2015). On peut s'attendre à ce qu'il en soit de même pour le mouflon de Corse, car il semble partager une grande partie de son histoire avec les mouflons de Sardaigne. Malheureusement, suite aux recommandations de la Commission internationale de nomenclature zoologique (voir aussi Wilson et Reeder 2005 ; les conventions de Washington et de Berne), le mouflon de Corse (et plus généralement de Méditerranée occidentale) est toujours considéré par plusieurs auteurs comme une sous-espèce domestique (*O. aries musimon*). Une telle désignation taxonomique peut sous-estimer l'importance de la protection du pool génétique unique du mouflon de Corse, en plus d'être avantageuse pour les personnes accusées de crimes contre le mouflon (par exemple les braconniers), un risque également suggéré pour le mouflon de Chypre (Guerrini et al. 2015). En se référant invariablement au mouflon de Corse en tant que *O. gmelini musimon* favoriserait ainsi sa conservation et son développement.

réduire le risque d'extinction du mouflon méditerranéen en général (Hughes et al. 1997).

Informations complémentaires La version en ligne contient des informations complémentaires disponibles à l'adresse <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01399-2>.

Remerciements Nous remercions chaleureusement tous les professionnels de l'Office Français de la Biodiversité (anciennement Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), Dominique Odier, les chasseurs de Chambord et de nombreux stagiaires pour leur soutien technique dans l'échantillonnage des différentes populations de mouflons. Nous tenons à remercier l'ensemble du personnel technique du Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE) pour l'aide apportée aux étapes de laboratoire de l'étude et Elodie Bonneau et Julie Andru pour les premières analyses de laboratoire et de génétique. Nous remercions également le CC Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive/Pôle Rhône-Alpes de Bioinformatique (PRABI) pour la mise à disposition de ressources informatiques et Sabrina Renaud pour les discussions intéressantes et utiles sur l'histoire de la Corse. Enfin, nous remercions les deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires utiles sur la première version du manuscrit.

Contributions des auteurs EP, PC, PB, FS, GB, SD et MG ont conceptualisé et conçu la recherche. PB et FS ont effectué le travail sur le terrain. FB a fourni des échantillons et son expertise. EP, PC, PG, CK et GQ ont réalisé les étapes du laboratoire. EP, PC, PG, SD

et MG ont analysé les données. Tous les auteurs ont contribué à l'interprétation des résultats et à la rédaction de l'article.

Financement Ce projet de recherche et E. Portanier ont été financés par l'Office Français de la Biodiversité, l'Université Claude Bernard Lyon 1 et le Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive.

Disponibilité des données Les données microsatellites sont disponibles dans le répertoire figshare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14555370.v1>). Des informations complémentaires sont disponibles sur demande raisonnable.

Disponibilité du code Sans objet.

Déclarations

Conflit d'intérêts Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêts.

Approbation éthique Toutes les captures, manipulations et échantillonnages ont été effectués conformément aux lois nationales appropriées pour le bien-être des animaux, en suivant les conditions éthiques détaillées dans les accréditations spécifiques délivrées par la Préfecture de Paris (arrêté préfectoral n°2009-014) en accord avec le code de l'environnement français (Art. R421-15 à 421-31 et R422-92 à 422-94-1).

Consentement à la participation Sans objet.

Consentement à la publication Sans objet.

Références

- Allen A, Guerrero J, Byrne A, Lavery J, Presho E, Courcier E, O'Keeffe J, Fogarty U, Delahay R, Wilson G, Newman C, Bue-sching C, Silk M, O'Meara D, Skuce R, Biek R, McDonald RA (2020) Genetic evidence further elucidates the history and extent of badger introductions from Great Britain into Ireland. *R Soc Open Sci* 7:200288
- Bandelt H, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for infer-ring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Evol* 16:37-48
- Barbanera F, Guerrini M, Beccani C, Forcina G, Anayiotos P, Panay-ides P (2012) Conservation of endemic and threatened wildlife : molecular forensic DNA against poaching of the Cypriot mou- flon (*Ovis orientalis ophion*, Bovidae). *Forensic Sci Int Genet* 6:671-675
- Barbato M, Hailer F, Orozco-terWengel P, Kijas J, Mereu P, Cabras P, Mazza R, Pirastru M, Bruford MV (2017) Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep. *Sci Rep* 7:7623
- Beaumont MA (2010) Approximate Bayesian computation in evolution and ecology. *Annu Rev Eco Evol Syst* 41:379-406
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Bibi F (2013) A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant Bovidae (Artiodactyla, Ruminantia) and the importance of the fossil record to systematics. *BMC Evol Biol* 13:166
- Biebach I, Keller L (2009) A strong genetic footprint of the re-intro- duction history of Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Mol Ecol* 18:5046-5058
- Bonferroni CE (1936) Teoria statistica delle classi e calcolo delle prob- abilità. *Pubbl R Istituto Super Sci Econ Commer Firenze* 8:3-62
- Bouckaert RR, Drummond AJ (2017) bModelTest : Bayesian phylo- genetic site model averaging and model comparison. *BMC Evol Biol* 17:1-11
- Bouckaert R, Vaughan TG, Barido-Sottani J, Duchêne S, Fourment M, Gavryushkina A, Heled J, Jones G, Kühnert D, De Maio N, Matschiner M, Mendes FK, Müller NF, Ogilvie HA, du Plessis L, Poppinga A, Rambaut A, Rasmussen D, Siveroni I, Suchard MA, Wu CH, Xie D, Zhang C, Stadler T, Drummond AJ (2019) BEAST 25 : une plateforme logicielle avancée pour l'analyse évolutive bayésienne. *PLoS Comput Biol* 15:e1006650
- Boussès P, Réale D (1998) Biologie de la gemellité et origine d'un taux de gemellité anormalement élevé dans une population de mouflons insulaires. *Z Für Säugetierkunde* 63:147-153
- Bozzuto C, Biebach I, Luff S, Ives AR, Keller LF (2019) La consanguinité réduit la croissance à long terme des populations de bouquetins des Alpes. *Nat Ecol Evol* 3:1359-1364
- Cabrera AA, Palsbøll PJ (2017) Inferring past demographic changes from contemporary genetic data : a simulation-based evaluation of the ABC methods implemented in DIYABC. *Mol Ecol Resour* 17:e94-e110
- Chapuis MP, Estoup A (2007) Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol Biol Evol* 24:621-631
- Chessa B, Pereira F, Arnaud F, Amorim A, Goyache F, Mainland I, Kao RR, Pemberton JM, Beraldi D, Stear MJ, Alberti A, Pittau M, Iannuzzi L, Banabazi MH, Kazwala RR, Zhang YP, Arranz JJ, Ali BA, Wang Z, Uzun M, Dione MM, Olsaker I, Holm LE, Saarma U, Ahmad S, Marzanov N, Eythorsdottir E, Holland MJ, Ajmone-Marsan P, Bruford MW, Kantanen J, Spencer TE, Palmari M (2009) Revealing the history of sheep domestica- tion using retrovirus integrations. *Science* 324:532-536
- Ciani E, Mastrangelo S, Da Silva A, Marroni F, Ferenčaković M, Ajmone-Marsan P, Baird H, Barbato M, Colli L, Delvento C, Dovenski T, Gorjanc G, Hall SJG, Hoda A, Li M, Marković B, McEwan J, Moradi MH, Ruiz-Larrañaga O, Ružić-Muslić D, Šalamon D, Simčić M, Stepanek O, Curik I, Cubric-Curik V, Lenstra J (2020) On the origin of European sheep as revealed by the diversity of the Balkan breeds and by optimizing popu- lation-genetic analysis tools. *Genet Sel Evol* 52:25
- Ciuti S, Pipia A, Grignolio S, Ghiandai F, Apollonio M (2009) Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *Eur J Wildl Res* 55:589-595
- Coltman DW, Pilkington JG, Smith JA, Pemberton JM (1999) Par- asite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free- living, island population. *Evolution* 53:1259-1267
- Cornuet JM, Ravigné V, Estoup A (2010) Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v10). *BMC Bioinform* 11:401
- Cornuet JM, Pudlo P, Veyssier J, Dehnegarcia A, Gautier M, Leblois R, Marin JM, Estoup A (2014) DIYABC v2.0 : Un logiciel pour faire des inférences approximatives de calcul bayésien sur l'histoire des populations à partir de données de polymorphisme de nucléotides simples, de séquences d'ADN et de microsatellites. *Bioinformatics* 30:1187-1189
- Cornuet JM, Pudlo P, Veyssier J, Loire E, Santos F, Dehne-Garcia A, Estoup A (2015) A user-friendly software for inferring popula- tion history through Approximate Bayesian Computations using microsatellite, DNA sequence and SNP data. <http://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/diyabc/diyabc-2.1.0/tmp/diyabc-2.1.0-UserManual.pdf>. Consulté le 3 août 2020
- Courchamp F, Hoffman BD, Russel JC, Leclerc C, Bellard C (2014) Climate change, sea-level rise, and conservation : keeping island biodiversity afloat. *Trends Ecol Evol* 29:127-130
- Cugnasse JM (1994) Révision taxinomique des mouflons des îles médi- terranéennes. *Mammalia* 58:507-512
- Demirci S, Koban B, Evren D, Nihan D, Piskin E, Engin A, Togan I (2013) Mitochondrial DNA diversity of modern, ancient and wild sheep (*Ovis gmelinii anatolica*) from Turkey : new insights on the evolutionary history of sheep. *PLoS ONE* 8:e81952
- Di Cristofaro J, Mazières S, Tous A, Di Gaetano C, Lin AA, Nebbia P, Piazza A, King RJ, Underhill P, Chiaroni J (2018) Prehistoric migrations through the Mediterranean basin shaped Corsican Y chromosome diversity. *PLoS ONE* 13:e0200641
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST : Analyse évolutive bayésienne par échantillonnage d'arbres. *BMC Evol Biol* 7:214

- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Mol Biol Evol* 29:1969-1973
- Dubois M, Gerard J, Maublanc ML (1992) Seasonal movements of females Corsican mouflon (*Ovis ammon*) in a Mediterranean mountain range, southern France. *Behav Process* 26:155-166
- Dubois M, Bon R, Cransac N, Maublanc ML (1994) Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes : importance of age and proximate influences. *Appl Anim Behav Sci* 42:29-40
- Dubois M, Khazrziie K, Guilhem C, Maublanc ML, Le Pendu Y (1996) Philopatry in mouflon rams during the rutting season: psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behav Process* 35:93-100
- Dubray D (1984) Achat de mouflon Corses pour le compte du gouvernement : étude des correspondances échangées entre 1820 et 1823. Office National de la Chasse, Service technique Corse
- Dubray D, Roux D (1985) Recueil de 15 textes historiques relatifs au mouflon en Corse (1531-1960). Rapports scientifiques de l'Office National de la Chasse
- Ducrocq V (2016) Le changement climatique dans la région méditerranéenne. In : Moatti J-P, Thiébaud S (eds) *The Mediterranean region under climate change : a scientific update*. IRD Editions, Marseille
- Dudaniec RY, Yong CJ, Lancaster LT, Svensson EI, Hansson B (2018) Signatures of local adaptation along environmental gradients in a range-expanding damselfly (*Ischnura elegans*). *Mol Ecol* 27:2576-2593
- Dupuis J, Badia J, Maublanc ML, Bon R (2002) Survival and spatial fidelity of mouflon (*Ovis gmelini*) : a Bayesian analysis of an age-dependent capture-recapture model. *J Agric Biol Environ Stat* 7:277-298
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER : a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359-361
- Edgar RC (2004) MUSCLE : multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res* 32:1792-1797
- Edmunds S (2007) Between a rock and a hard place : evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and gestion. *Mol Ecol* 16:463-475
- El Mousadik A, Petit RJ (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theor Appl Genet* 92:832-839
- Escoriza D, Hernandez A (2019) Utilisation de modèles spatiaux hiérarchiques pour évaluer l'occurrence d'un endémisme insulaire : le cas de *Sala- mandra corsica*. *Ecol Process* 8:15
- Estoup A, Verdu P, Marin JM, Robert C, Dehne-Garcia A, Cornuet JM, Pudlo P (2018) Application de l'ABC pour inférer l'histoire génétique des populations de chasseurs-cueilleurs pygmées d'Afrique centrale occidentale. *Manuel de calcul bayésien approximatif*. Chapman & Hall/CRC, Londres.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure : a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611-2620
- Festa-Bianchet M (2000) Résumé des discussions sur la taxonomie des ongulés de montagne et ses implications en matière de conservation. In : *Work- shop on Caprinae taxonomy*, Ankara
- Fitzsimmons NN, Buskirk SW, Smith MH (1995) Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conserv Biol* 9:314-323
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2004) *A primer of conservation genetics*. Cambridge University Press, New York
- Gaggiotti OE (2003) Genetic threats to population persistence. *Ann Zool Fenn* 40:155-168
- Galtier N, Gouy M, Gautier C (1996) SEAVIEW et PHYLO_WIN : deux outils graphiques pour l'alignement de séquences et la phylog- enie moléculaire. *Comput Appl Biosci* 12:543-548
- Garel M, Cugnasse JM, Gaillard JM, Loison A, Gibert P, Douvre P, Dubray D (2005) Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) : a comparative analysis. *J Zool* 266:65-71
- Garel M, Cugnasse JM, Maillard D, Gaillard JM, Hewison AJM, Dubray D (2007) Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecol Appl* 17:1607-1618
- Garel M, Marchand P, Bourgoïn G, Santiago-Moreno J, Portanier E, Piegert H, Hadjisterkotis E, Cugnasse JM (sous presse) *Mouflon *Ovis gmelini*, Blyth 1841*. In : Corlatti L, Zachos F (Eds.) *Ter- restrial Cetartiodactyla, Handbook of the mammals of Europe*. Springer International Publishing, New York
- Gascuel O (1997) BIONJ : an improved version of the NJ algorithm based on a simple model of sequence data. *Mol Biol Evol* 14:685-695
- Giffin JG (1979) Ecology of the Mouflon Sheep on Mauna Kea. *Projet Pitt-Man-Robertson n° W-17-R, étude n°. R-III 1975-1979*. Rapport technique, Etat d'Hawaï - Département des ressources foncières et naturelles - Division de la sylviculture et de la faune.
- Giorgi F (2006) Climate change hot-spots (points chauds du changement climatique). *Geophys Res Lett* 33:L08707
- González-Serna MJ, Cordero PJ, Ortego J (2020) Insights into the neutral and adaptive processes shaping the spatial distribution of genomic variation in the economically important Moroccan locust (*Locustotaurus maroccanus*). *Ecol Evol* 10:3991-4008
- Goudet J (1995) FSTAT (Version 1.2) : un programme informatique pour calculer F-Statistics. *J Hered* 86:485-486
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. Mise à jour de Goudet (1995). Consulté le 29 septembre 2021.
- Goudet J, Jombart T (2015) Estimation et tests des statistiques F-sta- hiérarchiques. R Core Team, Vienne
- Gouy M, Guindon S, Gascuel O (2010) SeaView version 4 : a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Mol Biol Evol* 27:221-224
- Grill A, Casula P, Lecis R, Menken S (2007) Endemism in Sardinia. In : Weiss S, Ferrand N (eds) *Phylogeography of southern European refugia*. Springer, Dordrecht
- Groves C, Grubb P (2011) *Ungulate taxonomy*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Guerrini M, Forcina G, Panayides P, Lorenzini R, Garel M, Anayiotos P, Kassinis N, Barbanera F (2015) Molecular DNA identity of the mouflon of Cyprus (*Ovis orientalis ophion*, Bovidae) : near Eastern origin and divergence from Western Mediterranean con- specific populations. *Syst Biodivers* 13:472-483
- Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New Algorithms and methods to estimate maximum- likelihood phylogenies : assessing the performance of PhyML 3.0. *Syst Biol* 59:307-321
- Haas RJ, Payseur BA (2011) Multi-locus inference of population structure : a comparison between single nucleotide polymorphisms and microsatellites. *Heredity* 106:158-171
- Hadjisterkotis E, Lovari S (2016) Résultats et résolutions du 6e congrès mondial sur les ongulés de montagne et du 5e symposium interna- tional sur le mouflon. In : *Book of Abstracts, 3e éd. 28 août -1er septembre, Nicosie*, pp 20-23
- Hadjisterkotis E, Nahlik A, Uloth W (2001) The Cyprus mouflon, a threatened species in a biodiversity "hotspot" area. In : *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*.

- Hadjisterkotis E, Mereu P, Masala B (2017) Résolutions du 6th World Congress on Mountain Ungulates et du 5th International Symposium on Mouflon et leur effet sur la taxonomie du Mouflon. In : 33e Congrès de l'IUGB & 14e Symposium Perdix, Montpellier.
- Hamel S, Gaillard JM, Yoccoz NG, Albon S, Côté SD, Craine JM, Festa-Bianchet M, Garel M, Lee P, Moss C, Nussey DH, Pelletier F, Stien A, Tveraa T (2016) Cohort variation in individual body mass dissipates with age in large herbivores. *Ecol Monogr* 86:517-543
- Hasegawa M, Kishino H, Yano TA (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J Mol Evol* 22:160-174
- Hoban S, Bruford M, Jackson DJ, Lopes-Fernandes M, Heuertz M, Hohenlohe PA, Paz-Vinas I, Sjögren-Gulve P, Segelbacher G, Vernesi C, Aitken S, Bertola LD, Bloomer P, Breed M, Rodriguez-Correa H, Funk WC, Grueber CE, Hunter ME, Jaffe R, Liggins L, Mergeay J, Moharrek F, O'Brien D, Ogden R, Palma-Silva C, Pierson J, Ramakrishnan U, Simo-Droissart M, Tani N, Waits L, Laikre L (2020) Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biol Conserv* 248:108654
- Hohenlohe PA, Funk WC, OmP R (2020) Population genomics for wildlife conservation and management. *Mol Ecol* 30:62-82
- Hughes JB, Daily GC, Ehrlich PR (1997) Population diversity : its extent and extinction. *Science* 278:689-692
- Jeanmonod D, Naciri Y, Schlüssel A, Gamisans J (2015) Analyses floristiques de la flore corse : origine biogéographique et endémisme. *Candollea* 70:21-41
- Kaeuffer R, Coltman DW, Chapuis JL, Pontier D, Réale D (2007) Unexpected heterozygosity in an island mouflon population founded by a single pair of individuals. *Proc R Soc B* 274:527-533
- Kaeuffer R, Réale D, Pontier D, Chapuis JL, Coltman DW (2008) Local effects of inbreeding on embryo number and consequences for genetic diversity in Kerguelen mouflon. *Biol Lett* 4:504-507
- Keller LF, Waller DM (2002) Effets de consanguinité dans les populations sauvages. *Trends Ecol Evol* 17:230-241
- Keller SR, Fields PD, Berardi AE, Taylor DR (2014) Recent admixture generates heterozygosity-fitness correlations during the range expansion of an invading species. *J Evol Biol* 27:616-627
- Kier G, Kreft H, Ming Lee T, Jetz W, Ibish PL, Nowicki C, Mutke J, Barthlott W (2008) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *PNAS* 106:9322-9327
- Kopelman NM, Mayzel J, Jakobsson M, Rosenberg NA, Mayrose I (2015) CLUMPAK : a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Mol Ecol Resour* 15:1179-1191
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460
- Landguth EL, Cushman SA, Schwartz MK, McKelvey KS, Murphy M, Luikart G (2010) Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Mol Ecol* 19:4179-4191
- Lefort V, Longueville JE, Gascuel O (2017) SMS : smart model selection in PhyML. *Mol Biol Evol* 34:2422-2424
- Leigh JW, Bryant D (2015) POPART : full-feature software for haplotype network construction. *Methods Ecol Evol* 6:1110-1116
- Liu J, Ding X, Zeng Y, Yue Y, Guo X, Guo T, Chu M, Wang F, Han J, Feng R, Sun X, Niu C, Yang B, Guo J, Yuan C (2016) Genetic diversity and phylogenetic evolution of Tibetan sheep based on mtDNA D-Loop sequences. *PLoS ONE* 11:e0159308
- Loso JB, Ricklefs RE (2009) Adaptation et diversification sur les îles. *Nature* 457:830-836
- Lv FH, Peng WF, Yang J, Zhao YX, Li WR, Liu MJ, Ma YH, Zhao QJ, Yang GL, Wang F, Li JQ, Liu YG, Shen ZQ, Zhao SG, Hehua EE, Gorkhali NA, Vahidi SMF, Muladno M, Naqvi AN, Tabell J, Iso-Touru T, Bruford MW, Kantanen J, Han JL, Li MH (2015)

- Une méta-analyse mitogénomique identifie deux phases de migration dans l'histoire des moutons d'Eurasie orientale. *Mol Biol Evol* 32:2515-2533
- Marchand P, Garel M, Bourgoïn G, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015) Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Anim Behav* 102:169-187
- Marchand P, Garel M, Bourgoïn G, Duparc A, Dubray D, Maillard D, Loison A (2017) La combinaison de la familiarité et des caractéristiques du paysage permet de briser les barrières entre les déplacements et les domaines vitaux chez un grand herbivore non territorial. *J Anim Ecol* 86:371-383
- Maudet C, Dubray D (2002) Comparaison des structures génétiques de deux populations de mouflons de Corse (*Ovis gmelini musimon*) (Cinto/Asco et Bavella). In : Poster. IV International Mouflon Symposium
- Meadows JRS, Hiendleder S, Kijas JW (2011) Haplogroup relationships between domestic and wild sheep resolved using a mitogenome panel. *Heredity* 106:700-706
- Mereu P, Pirastru M, Barbato M, Satta V, Hadjisterkotis E, Manca L, Naitana S, Leoni GG (2019) Identification d'un haplotype ancestral dans la phylogénie mitochondriale du groupe B de l'haplo-ovin. *PeerJ* 7:e7895
- Milberg P, Tyrberg T (1993) Naïve birds and noble savages—a review of man caused prehistoric extinctions of island birds. *Ecography* 16:229-250
- Mills LS (2013) Conservation of wildlife populations, 2nd edn. Wiley, Hoboken
- Miquel C, Bellemain E, Poillot C, Bessière J, Durand A, Taberlet P (2006) Quality indexes to assess reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. *Mol Ecol Notes* 6:985-988
- Morellet N, Gaillard JM, Hewison AJM, Ballon P, Boscardin Y, Duncan P, Klein F, Maillard D (2007) Indicators of ecological change : new tools for managing populations of large herbivores. *J Appl Ecol* 44:634-643
- Moritz C (1994) Defining 'evolutionary significant units' for conservation. *Trends Ecol Evol* 9:373-375
- Myers N, Mittermeier R, Mittermeier C, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nei M (1973) Analyse de la diversité génétique dans des populations subdivisées. *Proc Natl Acad Sci USA* 70:3321-3323
- Niu L, Chen X, Xiao P, Zhao Q, Zhou J, Hu J, Sun H, Guo J, Li L, Wang L, Zhang H, Zhong T (2016) Detecting signatures of selection within the Tibetan sheep mitochondrial genome. *Mitochondrial DNA Part A* 28:801-809
- Ozüt D (2001) Conservation genetics of Anatolian mouflon (*Ovis gmelinii anatolica*). Mémoire de maîtrise, Université technique du Moyen-Orient
- Paeth H, Hense A (2005) Mean versus extreme climate in the Mediterranean region and its sensitivity to future global warming conditions. *Meteorol Z* 14:329-347
- Palsbøl PJ, Bérubé M, Allendorf FW (2007) Identification of management units using population genetic data. *Trends Ecol Evol* 22:11-16
- Peakall R, Smouse PE (2006) GenAlEx 6 : genetic analysis in Excel. Logiciel de génétique des populations pour l'enseignement et la recherche. *Mol Ecol Notes* 6:288-295
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5 : genetic analysis in Excel. Logiciel de génétique des populations pour l'enseignement et la recherche - une mise à jour. *Bioinformatics* 28:2537-2539
- Pedrosa S, Uzun M, Arranz JJ, Gutierrez-Gil B, San Rimitivo F, Bayon Y (2005) Evidence of three maternal lineages in near eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proc R Soc B* 272:2211-2217

- Pfeffer P (1967) Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782) : position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia* 31(Suppl):1-262
- Poplin F (1979) Origine du mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique, par marronnage. *Ann Genet Sel Anim* 11:133-143
- Portanier E (2018) Parasitisme et structuration génétique et spatiale : exemple chez le mouflon méditerranéen, *Ovis gmelini musimon*. × *Ovis* sp. Thèse de doctorat, Université de Montpellier
- Portanier E, Garel M, Devillard S, Marchand P, Andru J, Maillard D, Bourgoïn G (2017) Introduction history overrides social factors in explaining genetic structure of females in Mediterranean mouflon. *Ecol Evol* 7:9580-9591
- Portanier E, Larroque J, Garel M, Marchand P, Maillard D, Bourgoïn G, Devillard S (2018) Landscape genetics match with behavioural ecology and brings new insight on the functional connectivity in Mediterranean mouflon. *Landsc Ecol* 33:1069-1085
- Portanier E, Garel M, Devillard S, Maillard D, Poissant J, Galan M, Benabed S, Poirel MT, Duhayer J, Itty C, Bourgoïn G (2019) Both candidate gene and neutral genetic diversity correlate with parasite resistance in female Mediterranean mouflon. *BMC Ecol* 19:1-14
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959
- R Development Core Team (2019) R : a language and environment for statistical computing. Fondation R pour le calcul statistique, Vienne
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G, Suchard MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst Biol* 67:901-904
- Rezaei HR, Naderi S, Chintauan-Marquier IC, Taberlet P, Virk AT, Naghash HR, Rioux D, Kaboli M, Pompanon F (2010) Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Mol Phylogenet Evol* 54:315-326
- Rezaei H (2007) Phylogénie moléculaire du genre *Ovis* (Mouton et Mouflons)-Implications pour la conservation du genre et pour l'origine de l'espèce domestique. Thèse de doctorat, Université Joseph Fourier Grenoble 1
- Ricketts TH, Dinerstein E, Boucher T, Brooks TM, Butchart SHM, Hoffmann M, Lamoreux JF, Morrison J, Parr M, Pilgrim JD, Rodrigues ASL, Sechrest W, Wallace GE, Berlin K, Bielby J, Burgess ND, Church DR, Cox N, Knox D, Loucks C, Luck GW, Master LL, Moore R, Naidoo R, Ridgely R, Schatz GE, Shire G, Strand H, Wettengel W, Wikramanayake E (2005) Pinpointing and preventing imminent extinctions. *PNAS* 102:18497-18501
- Rieu L (2007) LIFE NATURE Conservation et extension des populations de mouflons corses en Corse. Projet LIFE03NAT/F/000099 (2003-2007). Rapport technique, Parc Naturel Régional de Corse Rosenberg
- NA (2004) DISTRUCT : a program for the graphical display de la structure de la population. *Mol Ecol Notes* 4:137-138
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sanchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sanchez-Gracia A (2017) DnaSP v6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets. *Mol Biol Evol* 34:3299-3302
- Ryder OA (1986) Species conservation and systematics : the dilemma of subspecies. *Trends Ecol Evol* 1:9-10
- Safner T, Miller MP, McRae BH, Fortin MJ, Manel S (2011) Comparison of bayesian clustering and edge detection methods for inferring boundaries in landscape genetics. *Int J Mol Sci* 12:865-889
- Sanchis F (2018) Etude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier
- Sanna D, Barbato M, Hadjisterkotis E, Cossu P, Decandia L, Trova S,

- Manca L, Mereu P (2015) The first mitogenome of the Cyprus mouflon (*Ovis gmelini ophion*) : new insights into the phylogeny of the genus *Ovis*. PLoS ONE 10:e0144257
- Satta V, Lereu P, Doro M, Casula S, Casu G, Bassu G, Frongia G, Berlinguer F, Masala B, Manca L, Naitana S, Leoni GG (2016) Habitat fragmentation causes genetic differentiation of Sardinian mouflon. In : 6th World Congress on Mountain Ungulates and the 5th International Symposium on Mouflon. Book of Abstracts, 3rd edn, Nicosia, pp 72-73
- Simonpoli P (1995) Le mouflon dans le massif de Bavella. In : Simonpoli P (ed) La chasse en Corse. PNRC, Ajaccio, pp 153-175
- Stone GN, White SC, Csoka G, Melika G, Mutun S, Péntzes Z, Sadeghi SE, Schönrogge K, Majid T, Nicholls JA (2017) Tournament ABC analysis of the western Palaearctic population history of an oak gall wasp, *Synergus umbraculus*. Mol Ecol 26:6685-6703
- Taylor BL, Dizon AE (2005) First policy then science : why a management unit based solely on genetic criteria cannot work. Mol Ecol 8:S11-S16
- Taylor HR, Colbourne RG, Robertson HA, Nelson NJ, Allendorf FW, Ramstad KAM (2017) Cryptic inbreeding depression in a growing population of a long-lived species. Mol Ecol 26:799-813
- Tofanelli S, Taglioli L, Varesi L, Paoli G (2001) Genetic history of the population of Corsica (Western Mediterranean) as inferred from autosomal STR analysis. Hum Biol 76:229-251
- Uloth W (1972) Histoire de la répartition, de l'introduction et du croisement du mouflon Tyrrhenis en Europe et outre-mer. Acta Theriol 17:412-413
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER : software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Mol Ecol Notes 4:535-538
- Vigne JD (1988) Paléontologie, archéologie et mammalogie. XIème Colloque Francophone de Mammalogie, Maison-Alfort
- Vigne JD (1992) Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. Mammal Rev 22:87-96
- Vona G, Moral P, Memmi M, Ghiani ME, Varesi L (2003) Genetic structure and affinities of the Corsican population (France) : classical genetic markers analysis. Am J Hum Biol 15:151-163
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38:1358-1370
- Weller KE (2001) Le statut du mouflon (*Ovis musimon*) en Europe. In : Náhlik A, Uloth W (eds) Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon, Sopron, 27-29 October 2000
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) Island biogeography, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford
- Williams GC (1966) Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton
- Wilson DE, Reeder DM (2005) Mammal species of the world : a taxonomic and geographic reference, 3rd edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. Genetics 16:97-159
- Zeder MA (2008) Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin : origins, diffusion, and impact. Proc Natl Acad Sci USA 105:11597-11604

Note de l'éditeur Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridictionnelles dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.