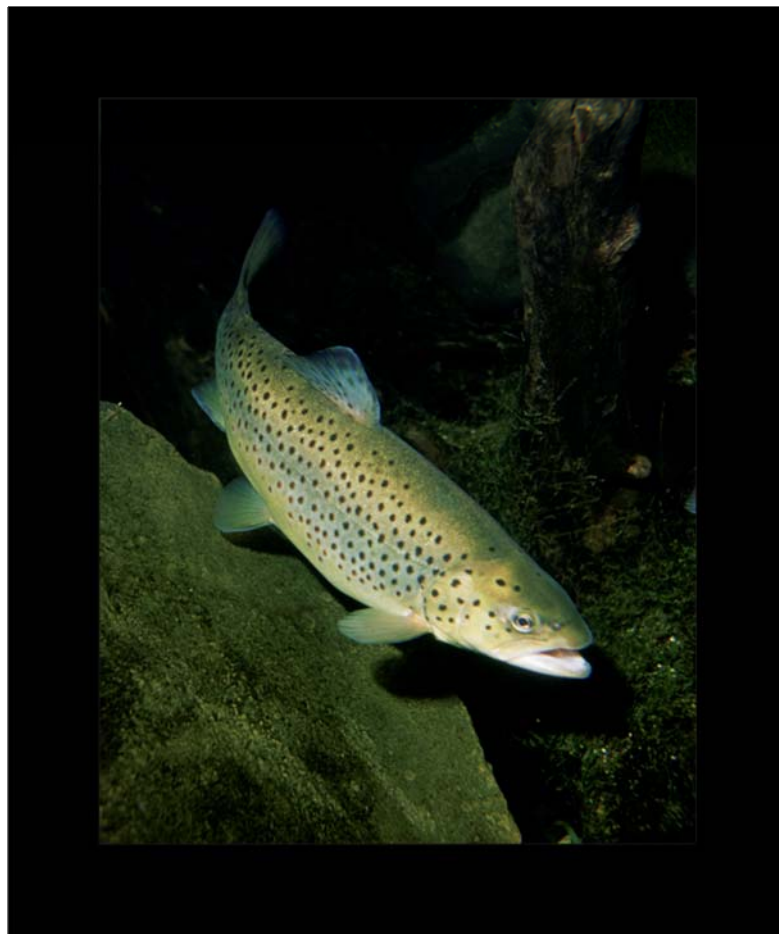


Structuration géographique de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en France basée sur le séquençage de la région de contrôle mitochondriale



Nathalie REYNAUD, Christelle TOUGARD & Patrick BERREBI,

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, UMR CNRS/UM2/IRD 5554
Équipe Evolution des Poissons

-terminé février 2011-

Avant propos

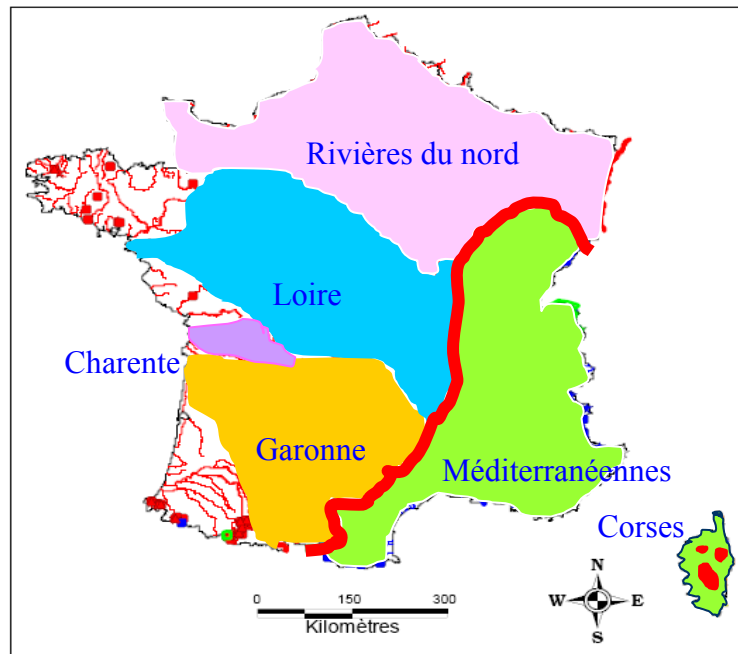
La truite commune (Salmo trutta) est une espèce extrêmement manipulée par l'homme en raison de sa qualité de "poisson roi" de la pêche sportive, spécialement en France.

La pratique ancienne et actuelle du repeuplement à partir de souches de pisciculture est une menace majeure, non pas pour la survie de l'espèce, mais pour sa diversité.

La description de la diversité naturelle et l'estimation de l'impact des repeuplements sont donc deux domaines de connaissances indispensables à la gestion dite patrimoniale, ayant pour but de protéger cette diversité naturelle.

Paradoxalement, nous en connaissons aujourd'hui assez peu sur la structure génétique naturelle de la truite. Les quelques connaissances fractionnées, dispersées dans des milliers de publications sur cette espèce, ne permettent pas de se faire une idée précise au niveau européen.

Le projet GENESALM (2006-2008), poursuivi sous une autre forme jusqu'à aujourd'hui (dont le programme GENETRUTTA à partir de 2011), a pour but de décrire la structure génétique des truites françaises. Déjà le rapport de 2009 (Berrebi et Cherbonnel, 2009) donne une idée plus claire de la structure des populations atlantiques.



Carte de synthèse de GENESALM

En 2009-2010, une aide de l'Observatoire des Sciences de l'Univers (OSU) OREME nous a permis de compléter les connaissances déjà acquises sur la génétique nucléaire par l'ajout d'un marqueur mitochondrial. Des centaines de nouvelles séquences ont déjà été obtenues, augmentant considérablement les connaissances.

C'est cette nouvelle avancée, intercalée entre les programmes GENESALM et GENETRUTTA, et impulsée par l'OSU OREME, qui fait l'objet de ce rapport.

Introduction

La truite commune ou "brown trout" (*Salmo trutta*) est une espèce de poisson téléostéen de l'ordre des Salmoniformes et de la famille des Salmonidae. C'est aujourd'hui, avec le saumon atlantique (*Salmo salar*), l'un des principaux représentants du genre *Salmo*. De nombreuses espèces nominales existent (Kottelat et Freyhof, 2007) mais peu ont été confirmées par analyses génétiques : *Salmo ohridanus* (Sušnik *et al.*, 2006) et *Salmo obtusirostris* (Snoj *et al.*, 2008) en sont des exemples récents localisés dans les Balkans.

Salmo trutta est originaire de l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Asie occidentale (MacCrimmon et Gots, 1970) mais a été introduite avec succès dans de nombreux autres pays à travers le monde, en raison de l'intérêt qu'elle présente pour la pêche sportive et la gastronomie, ce qui lui confère aujourd'hui une distribution mondiale (MacCrimmon et Marshal, 1968 ; Elliott, 1994). Ce remarquable succès s'explique en grande partie par une très grande capacité d'adaptation de l'espèce à son environnement, de même qu'une importante tolérance au changement d'habitat (Baglinière, 1991).

Salmo trutta présente une morphologie et des traits d'histoire de vie extrêmement variables en fonction de son environnement, ce qui rend complexe leur interprétation. Cela a d'ailleurs conduit à de nombreuses confusions taxonomiques et ainsi, pendant près de deux siècles, ce sont plus de 50 espèces qui ont été décrites sur la base de variations observées chez *Salmo trutta* (Behnke, 1986 ; Kottelat et Freyhof, 2007). Mais bien que ces différenciations morphologiques possèdent une composante héréditaire, elles demeurent très fortement influencées par l'habitat, et ce essentiellement au cours de la période de développement des juvéniles (Pakkasmaa et Piironen, 2001). Au sein d'écosystèmes complexes et étendus, il est même fréquent que les individus des différentes zones d'un même habitat présentent des tailles différentes (Klemtesen *et al.*, 2003). C'est sur la base de ces observations que la quasi-totalité des variants de truite sont aujourd'hui regroupés en une seule espèce polytypique.

La très forte plasticité écologique de *Salmo trutta* démontre donc l'utilité de l'utilisation de la génétique pour l'étude de la structure phylogéographique des populations.

Dans un premier temps, l'analyse par électrophorèse des distributions géographiques d'allèles d'allozymes (ou isozymes) s'est révélée utile pour déterminer la structure géographique globale de l'espèce, ainsi que les relations évolutives entre les différentes populations différenciées (Guyomard, 1989), en permettant d'établir différents scénarios de colonisation/recolonisation post-glaciaires plus ou moins complexes (Ferguson et Fleming, 1983 ; García-Marín *et al.*, 1999 ; Hamilton *et al.*, 2006). L'utilisation, par la suite, des marqueurs microsatellites s'est révélée intéressante puisqu'elle a permis de poursuivre les études sans plus avoir à sacrifier de poisson (réalisation de biopsies de nageoire). Ces

marqueurs ont fait l'objet de nombreuses publications (par exemple Aurelle *et al.*, 2002 ; Sønstebo *et al.*, 2007) mais, s'ils sont efficaces pour des études à l'échelle régionale ou nationale, ils sont en revanche inadaptés à une échelle européenne.

L'emploi des variations de séquences de l'ADN mitochondrial, et spécialement de la région de contrôle, a précédé l'emploi des microsatellites et a permis de révéler l'existence de cinq lignées évolutives majeures : atlantique (AT), méditerranéenne (ME), adriatique (AD), danubienne (DA) et *marmoratus* (MA) dans l'article fondateur de Bernatchez *et al.* (1992). Une sixième lignée, Duero (DU), cantonnée au bassin hydrologique espagnol du même nom, a été proposée par la suite par Suárez *et al.* (2001) lors d'une étude génétique comparative de 19 séquences de la région de contrôle mitochondriale de truites ibériques.

Du point de vue global des structures décrites, si un nombre relativement important d'analyses phylogéographiques des populations de truite commune a été mené à travers l'Europe, peu d'entre elles ont été conduites en France. Krieg et Guyomard (1985) ont démontré le haut niveau de différenciation génétique de *Salmo trutta* dans les différents bassins français par l'analyse de la variabilité allozymique de 532 individus provenant de 7 piscicultures et de 14 localités, réparties sur toute la France. Cette forte variabilité géographique a souvent été observée chez *Salmo trutta* (Ferguson *et al.*, 1995 ; Estoup *et al.*, 1998) et a été confirmée par analyses microsatellites et mitochondriales dans le bassin pyrénéen par Aurelle et Berrebi (1998, 2001). Il s'avère, en revanche, qu'au sein des lignées, les différents haplotypes varient relativement peu, ce qui rend les relations phylogénétiques entre les populations souvent difficiles à déterminer (Aurelle et Berrebi, 1998).

Entre 2006 et 2008, un programme d'analyses des truites au niveau national français a été entrepris (programme GENESALM). Basée sur le génotypage de 16 locus microsatellites, cette étude a permis de confirmer les données déjà acquises sur les truites méditerranéennes et de combler une grande partie du vide concernant la structure génétique des peuplements atlantiques de truites françaises (Berrebi et Cherbonnel, 2009)

L'objectif de la présente étude a été d'analyser la variabilité génétique des populations françaises de *Salmo trutta* par séquençage de la région de contrôle mitochondriale, afin de déterminer le niveau de structuration génétique de ces populations. Ces analyses utilisent en grande partie les truites échantillonnées lors du programme GENESALM. Il s'agit donc d'un complément. Des données de séquences provenant de diverses études internationales réalisées précédemment ont été incluses afin de relativiser la diversité française et de déterminer les relations phylogéniques entre les populations françaises et européennes. Nous proposons également un état des lieux des données haplotypiques disponibles ainsi qu'une mise en évidence des sites variables typiques permettant une distinction systématique des différentes lignées reconnues.

Matériel et méthodes

1. Echantillons

Les individus analysés ont été choisis parmi un stock à disposition de près de 9500 échantillons de nageoires ou de muscles, prélevés sur des truites de France métropolitaine et de Corse (**Fig. 1**) entre 1993 et 2009 et conservés dans l'éthanol 96% à l'ISEM.

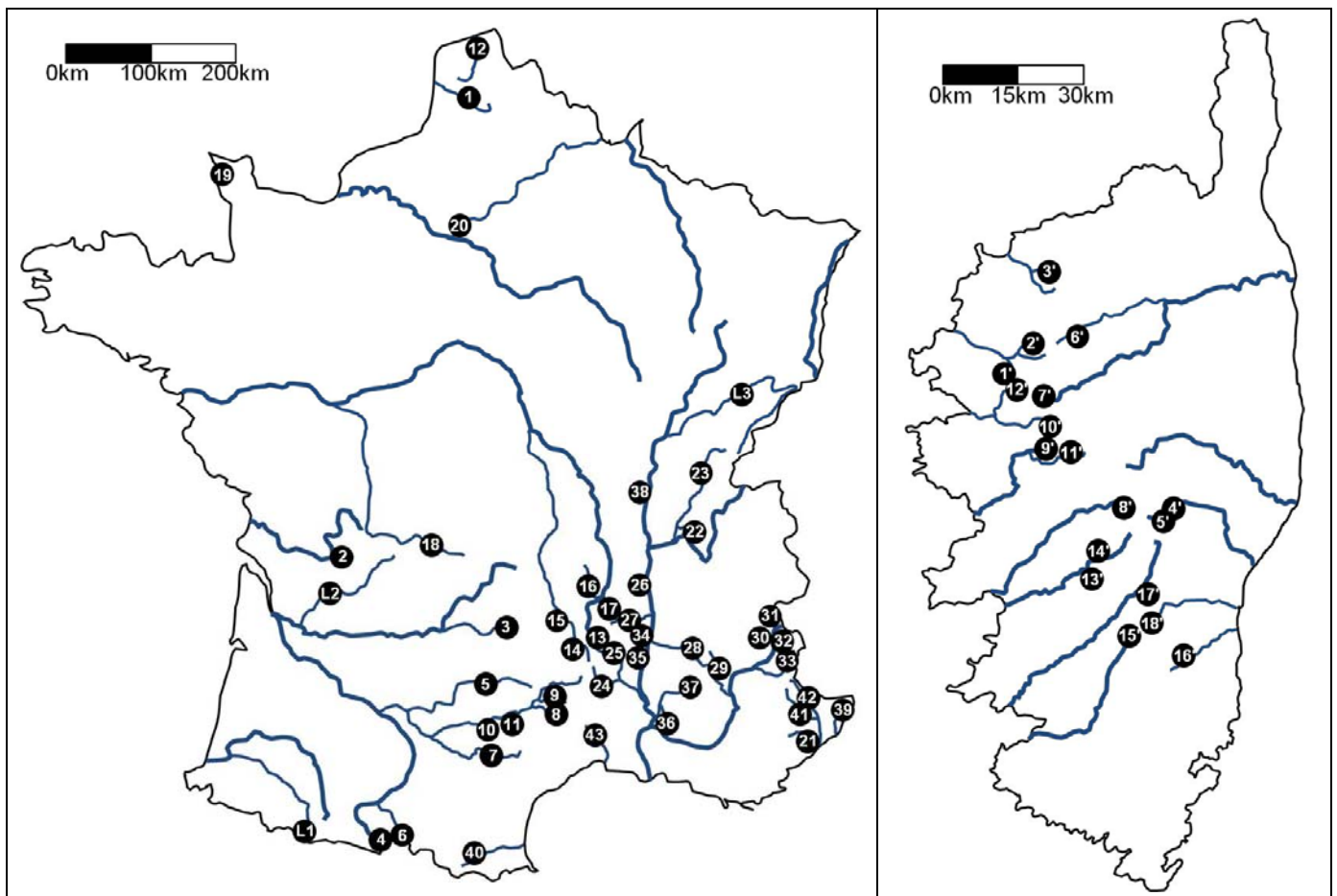


Fig. 1 : Position géographique des stations étudiées au cours de la présente étude.

Un total de 397 individus provenant de 61 populations naturelles et de 10 souches de piscicultures (souches nationales INRA-SEMII ou locales) ont été sélectionnées (**Tab. 1**) d'après des résultats d'analyses microsatellites provenant de différents rapports d'étude, de façon à (1) couvrir les différents bassins français de la manière la plus homogène possible et (2) offrir la meilleure représentativité des souches locales pures.

Tab. 1 : Collection d'échantillons.

	population	bassin de référence	bassin principal	bassin secondaire	rivière	<i>N</i>
L1	Pisc. Cauterets	Atlantique	Adour	Gave de Pau	Gave de Cauterets	5
L2	Pisc. Dronne	Atlantique	Dordogne	Isle	Dronne	5
L3	Pisc. Roquebillière	Méditerranée	Rhône	Doubs		5
D	Pisc. Caïros					11
D	Pisc. Camaret					10
D	Pisc. Corse					12
D	Pisc. Etrun					10
D	Pisc. Murgat					12
D	Pisc. Ste Gertrude					12
D	Pisc. Teppe					12
1	Créquoise	Atlantique	Canche	Créquoise		5
2	Touvre	Atlantique	Charente	Touvre		5
3	Cère amont	Atlantique	Dordogne	Jordanne	Cère	5
4	Plan d'Arem	Atlantique	Garonne			4
5	M. de Moyrazès	Atlantique	Garonne	Aveyron		5
6	Ars	Atlantique	Garonne	Salat	Garbet	5
7	Saint Pierre	Atlantique	Garonne	Tarn	Agout	5
8	Linguas	Atlantique	Garonne	Tarn	Dourbie	5
9	Bethuzon	Atlantique	Garonne	Tarn	Jonte	5
10	Oulas	Atlantique	Garonne	Tarn	Rence	5
11	Fouzette	Atlantique	Garonne	Tarn	Sorgues	5
12	Hem	Atlantique	Hem			6
13	Croromeau	Atlantique	Loire			5
14	Chantelouve	Atlantique	Loire	Allier	Chapeauroux	5
15	Desges	Atlantique	Loire	Allier		5
16	Andrable	Atlantique	Loire	Andrable		5
17	Lignon	Atlantique	Loire	Lignon		5
18	Vienne	Atlantique	Loire	Vienne		5
19	Grande Vallée	Atlantique	Manche	Grande Vallée		5
20	Aubette	Atlantique	Seine	Oise		5
21	Loup	Méditerranée	Loup			5
22	Albarine	Méditerranée	Rhône	Ain	Albarine	5
23	Merlue	Méditerranée	Rhône	Ain		5
24	Thines	Méditerranée	Rhône	Ardèche	Chassezac	5
25	Ardèche amont	Méditerranée	Rhône	Ardèche		5
26	Riotet	Méditerranée	Rhône	Cance		5
27	Sumène	Méditerranée	Rhône	Doux	Sumène	5
28	Drôme amont	Méditerranée	Rhône	Drôme		5
29	Petit Buëch	Méditerranée	Rhône	Durance	Petit Buëch	5
30	Biaysse amont	Méditerranée	Rhône	Durance	Biaysse	5
31	Plampinet	Méditerranée	Rhône	Durance	Clarée	5
32	Guil	Méditerranée	Rhône	Durance	Guil	5
33	Gleizolles	Méditerranée	Rhône	Durance	Ubaye	5

population	bassin de référence	bassin principal	bassin secondaire	rivière	N
34 Glueyre	Méditerranée	Rhône	Eyrieux	Glueyre	5
35 Lavezon	Méditerranée	Rhône	Lavezon		5
36 F. de Vaucluse	Méditerranée	Rhône	Ouvèze	Sorgue	5
37 Ouvèze	Méditerranée	Rhône	Ouvèze		5
38 Mouge	Méditerranée	Rhône	Saône		5
39 Fontan aval	Méditerranée	Roya			5
40 Nohèdes amont	Méditerranée	Têt			5
41 Cians	Méditerranée	Var	Cians		5
42 Sallevieille	Méditerranée	Var	Tinée		5
43 Vidourle	Méditerranée	Vidourle			4
1' Rocce	Corse	Fangu			5
2' Bocca Bianca	Corse	Fangu			5
3' Lette	Corse	Fiume Seccu			5
4' Ariola	Corse	Fium'Orbu			5
5' Marmanu	Corse	Fium'Orbu			5
6' Manica	Corse	Golu			5
7' Golu	Corse	Golu			5
8' Capiaghja	Corse	Gravona			5
9' Haut Botaro	Corse	Liamone			5
10' Ciuttare	Corse	Liamone			5
11' Zoïcu	Corse	Liamone			5
12' Lonca	Corse	Porto			5
13' Carnevalle	Corse	Prunelli			4
14' Ese	Corse	Prunelli			5
15' Chjuvone	Corse	Rizzanese			5
16' Renaju	Corse	Solenzara			5
17' Veraculungu	Corse	Taravu			5
18' Forcinchesi	Corse	Travu			5
Total					397

Pour pouvoir, par la suite, assigner chaque séquence obtenue aux différents haplotypes connus ainsi qu'aux différentes lignées identifiées et avoir une vision globale de la relation entre ces séquences et les données disponibles dans la littérature, 332 séquences de la région de contrôle mitochondriale provenant de GenBank et issues de nombreuses études antérieures, ont été ajoutées à notre jeu de données (voir **Annexe 1**).

Par ailleurs, le saumon atlantique *Salmo salar* (n° d'accèsion AF133701, U12143, GQ376145, -147; -150 et -151) ainsi que le genre *Oncorhynchus* sp. (n° d'accèsion AF044147 et AF044167) ont été utilisés comme outgroups.

2. Séquençage ADN et alignement

La totalité de l'ADN génomique a été extrait des tissus par incubation "overnight" à 56°C dans un mélange de 200µl de CHELEX 5% et 2µl de protéinase K (20mM) (Estoup *et al.*, 1996).

L'amplification par PCR est réalisée dans un volume réactionnel de 50µl contenant 13,5µl d'eau distillée stérile, 4µl de MgCl₂ (25mM), 5µl de tampon PCR 10X, 5µl d'un mélange de dNTP (2mM chacun), 10µl de chaque amorce (2pM), 0,5µl de polymérase ADN *Taq* (5U/µl) et 2µl d'ADN. Les conditions d'amplifications sont définies comme suit : 5 min de dénaturation initiale à 95°C ; 30 cycles incluant 1 min de dénaturation à 95°C, 1 min d'hybridation à 52°C et 1 min d'élongation à 72°C ; une phase d'élongation finale de 5 min à 72°C.

La totalité de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial a été amplifiée en utilisant les amorces spécifiques suivantes : PST (5'-CCCAAAGCTAAAATTCTAAAT-3') pour le brin léger et FST (5'-GCTTTAGTTAAGCTACGC-3') pour le brin lourd (Cortey et García-Marín, 2002).

L'intégralité des produits d'amplification a été purifiée et séquencée sur les deux brins par la société Macrogen (Séoul, Corée). Les séquences obtenues ont été alignées manuellement à l'aide du programme MEGA 4.0 (Tamura *et al.*, 2007).

3. Analyse SSCP

Le cas particulier des truites de Corse, précédemment reconnues comme présentant très peu de polymorphisme (Jacolin, 1998 ; Callas, Snoj, données non publiées), nous a incité à utiliser la technique du SSCP (Single-Strand Conformation Polymorphism) afin d'être en mesure d'identifier les individus possédant des séquences identiques avant même la phase de séquençage (Orita *et al.*, 1989 ; Desmarais *et al.*, 1995). Le SSCP permet en effet de visualiser les éventuels polymorphismes de séquences, par migration différentielle sur un gel de polyacrylamide non dénaturant (expression de la structure quaternaire du brin d'ADN), avec une discrimination d'environ 89% pour des fragments de 300 à 450 bases (Hayashi, 1991). La même technique a été employée pour traiter les individus de pisciculture de souche domestique nationale.

Préalablement au passage en SSCP, les produits de PCR ont été digérés par restriction enzymatique (enzyme *Mae* III : Roche Applied Science, Penzberg, Allemagne) de manière à obtenir deux sous-fragments d'environ 500 bases chacun, longueur optimale pour la

discrimination de mutations de séquence en SSCP. Cela nous a permis de scanner la totalité des fragments amplifiés (plus de 1000 bases) sans pour autant perdre en résolution. La réaction de digestion est réalisée pour 6µl de produit de PCR, en présence de 0,5µl d'enzyme (2U/µl) et de 12,5µl de buffer 2X spécifique, dans un volume final de 25µl.

Après la digestion, chaque produit obtenu est mélangé (à ratio 1:1) à un tampon de charge spécifique, composé d'un tampon de charge dénaturant contenant de la formamide et d'une solution de SYBR Green Gold 1X, à ratio 5:1. Les produits sont ensuite soumis à 10 min de dénaturation à 95°C avant d'être déposés sur gel non-dénaturant de polyacrylamide à 7,3% (5,5ml acrylamide/N,N'-méthylène-bis-acrylamide ratio 37,5:1, 25ml TBE 0,5X pH8,8, 171µl APS, 25,5µl Temed) et mis à migrer pendant 13h à 20W. La température lors de la migration est maintenue à ≈4°C par un système de réfrigération en circuit fermé (cryostat à glycol). Après électrophorèse, le gel est visualisé à l'aide d'un analyseur d'images fluorescentes FMBIO II Multi-View (Hitachi Software Engineering, Tokyo, Japon).

Les échantillons présentant différents patrons de position des quatre molécules (deux fragments découpés et chacun dénaturé en deux simples brins) ont été séquencés de manière à être identifiés. Plusieurs individus présentant *a priori* le même haplotype ont également été séquencés afin de révéler d'éventuelles mutations non mises en évidence par le SSCP.

4. Reconstructions phylogénétiques et diversité génétique

Les relations phylogénétiques entre les haplotypes distincts des 397 individus échantillonnés ont été déterminées par la construction d'arbres phylogénétiques en utilisant les méthodes bayésienne et de maximum de vraisemblance. En maximum de vraisemblance, le modèle d'évolution HKY+I+G a d'abord été choisi, à l'aide du programme Modeltest3.7 (Posada et Crandall, 1998), après quoi la topologie présentant la meilleure vraisemblance a été estimée à l'aide du programme PhyML2.4.4 (Guindon et Gascuel, 2003). La robustesse des nœuds a été évaluée sur la base de 1000 bootstraps. Pour la méthode bayésienne, le modèle HKY+I+G a également été choisi, à l'aide du programme MrModeltest2.3 (Nylander, 2004) et l'analyse a été conduite à l'aide du programme MrBayes3.1.2 (Ronquist et Huelsenbeck, 2003). Cinq analyses ont été menées en parallèle avec des paramètres identiques : cinq chaînes de Markov avec technique de Monte-Carlo de cinq millions de générations, échantillonnées toutes les 100 générations, avec une phase de burn-in rejetant les 250 premiers arbres. Pour relativiser le poids de certains haplotypes français et positionner l'ensemble dans un contexte européen, nous avons ajouté à l'analyse 14 haplotypes parmi les plus fréquemment rencontrés dans les pays limitrophes (ATcs12, MEcs5, MEcs11, ADcs6 et ADcs14 dans Cortey *et al.*, 2004 ; ATcs50, DUcs1 et DUcs2 dans Cortey *et al.*, 2009 ; At11a et Da1a dans Duftner *et al.*, 2003 ; Da26, Ma2a et Ma2b dans Meraner *et al.*, 2007).

La variabilité génétique a été estimée pour les lignées et les groupes géographiques, en utilisant strictement les séquences des 397 individus échantillonnés. Le nombre d'haplotypes (n_H), la diversité haplotypique (h) et nucléotidique (π) ainsi que le nombre moyen de différences nucléotidiques (k) ont été estimés à l'aide du programme DnaSP 5.1 (Librado et Rozas, 2009). La divergence génétique inter- et intra-groupes (lignées et groupes géographiques) a été calculée à l'aide du modèle p -distance inclus dans le logiciel MEGA 4.0.

La diversité génétique au sein des lignées ainsi que les relations entre haplotypes ont été représentées par un réseau d'haplotypes, construit sous l'algorithme de median-joining (Bandelt *et al.*, 1999), à l'aide du programme NETWORK 4.5.1.6 (<http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>).

Résultats

1. Variabilité de séquence de la région de contrôle mitochondriale

Les séquences générées au cours de la présente étude ont pu être déterminées pour 939 à 1008 bases. L'analyse de ces 397 séquences, couplées aux 332 séquences importées de GenBank, nous indique la présence, sur les 1034 sites composant l'alignement final, de 169 sites variables (**Fig. 2**), dont 78 se sont avérés phylogénétiquement informatifs. L'opération de séquençage de nos échantillons ayant été perturbée par la présence, au milieu de la région de contrôle, d'un homopolymère formé par une succession de thymine, l'utilisation systématique de deux aliquots nous a permis de séquencer les fragments situés de part et d'autre de cet homopolymère dans deux réactions séparées. La séquence totale de la région de contrôle a ensuite été obtenue, pour chaque individu, en compilant les séquences des deux fragments et en optant pour une standardisation du nombre de thymine à 13, d'après les données présentes dans la littérature (Cortey et García-Marín, 2002). De plus, les résultats obtenus par Bernatchez *et al.* (1992), Sušnik *et al.* (2004) et Aurelle et Berrebi (2001), ainsi que certaines des séquences produites lors de la présente étude semblaient présenter des "effets opérateurs", *i.e.* des variations artéfactueuses systématiques (voir **Annexe 2**), que nous avons dû corriger, puisque n'apportant aucune information sur le plan phylogénétique.

```

*   * * * *   *           * * *           * *           * * *   * * *   *
5' - ATTTT-CA- GC-TATGTAC AATAACAATT GTTGACCTT GCTAACCCAA TGTTATACTA CATCTATGTA
      *           * * *           *           *   * *           *           *
TAATATTACA TATTATGTAT TTACCCATAT ATATAATATA GCATG-TGAG TAGTACATCA TATGTATTAT
      * *           *           * * * * *           * *
CAACA-TTAG TGAATTTAAC CCCTCATACA TCAGCACTAA CTCAAGGTTT ACATAAAGCA AAACACGTGA
                        * * * * * * * *           * *           * * *           *
TAATAACCAA CTAAGTTGTC TTAACCC-GA TTA-ATTGTT ATATCAATAA AACTCCAGCT AACACGGGCT
* * *           * * *           * *           *           *           *           * *
CCG-TCTTTA CCCACCAACT -TTCAGCATC AGTCCTGCTT AATGTAGTAA GAACCGACCA ACGATATATC
      *           *           *           * * * * * * * *           * * *           *
AGTAGGCATA CTCTTATTGA TGGTCA-GGG ACAGATATCG --TATTAGGC TGCATCTCGT GAATTATTCC
                        *           *           *           *           *           * *
TGGCATTGGG TTCCTATATC AAGGGCTATC CTTAAGAAAC CACCCCCTGA AAGCCGAATG TAAAGCATCT
      *           * *           * *           * *           * *           * * * * *
GGTTAATGGT GTCAATCTTA TTGCCCGTTA CCCACCAAGC CGGGCGTTCT TTTATATGCA TAGGGTTC-C
                        *           *
CTTTTTTTTT TTTTTCCTTT CAGCTTGCAT ATACAAGTGC AAGCAAAGAA GTCTAACAAG GTCGAACTAG
                        *           * *           *           *
ATCTTGAATT CCAG-AGAAC CCATGTATCA TGGTCAAATG ATATTC-TAT AAAGAATCAC ATACTTGGAT
      *           * * * *           * * * *           * *           * *
ATCAAGTGCA TAAGGTTAAT ATTTCACTTC ATATATCTCT AAG-ATACCC CC-GGCTTCT GCGCGGTAAA
                        * *           * *           * *           * * *
CCCCCTACC CCCCTACGCT GAAGGATCCT TATATTCCTG TCAAACCCCT AAACCAGGAA GTCTCAAAT-
      * * *           * *           *           * * *           * * *
CAGCGCCAAT CTTTTTATAT ACATTAAT-G AACTTTTTTG CCAATTTTAT AGCATTGGC ACCGACTACA
      * * * * * * * *           * * * *           * * * * * * * *           * * *
CTATCATTAG CACCACTTTT ATAATTAAG TATACATTAA TAAACTTTT- CGTAAATTT TATAACATTT
*           *           * * *           * * * * * * * * * *           * *
AGCACCGACT CCACTGTCAT TAGCACCTC TCAATCAAAC ATATAAAGGC CTA -3'

```

Fig. 2 : Séquence de la région de contrôle mitochondriale. La séquence ci-dessus correspond au brin léger de la séquence de la région de contrôle incluse dans la séquence de génome mitochondrial complet déposée dans GenBank par Duc *et al.*, 2007 (non publié, numéro d'accèsion AM910409). Les astérisques au dessus de la séquence indiquent la position des 169 sites variables recensés dans notre alignement.

Les variations nucléotidiques dans la séquence de la région de contrôle sont majoritairement des transitions ($n=93$) dont le nombre surpasse celui des transversions ($n=75$), comme il est couramment observé chez *Salmo trutta* (17:6 Bernatchez *et al.*, 1992 ; 4:1 Weiss *et al.*, 2000 ;

8:4 Cortey et García-Marín, 2002). De plus, on observe plusieurs motifs d'insertion/délétion ($n=38$), dont deux insertions/délétions doubles et une insertion multiple de 80 nucléotides.

Ces variations nous ont permis de détecter, pour l'ensemble des séquences de *Salmo trutta*, un total de 237 haplotypes, tout en confirmant l'existence de 214 haplotypes déjà connus dans la littérature (voir **Annexe 2**). Les nombreux haplotypes dont la lignée avait été déterminée dans des études précédentes nous ont permis de mettre en évidence des sites variables typiques permettant une distinction systématique des différentes lignées connues (**Tab. 2**). L'ensemble des haplotypes détectés a ainsi pu être assigné sans ambiguïté à l'une de ces six lignées. La majorité des haplotypes sont distribués dans la lignée AT ($n=97$) puis AD ($n=51$). Les lignées DA, ME et DU rassemblent un nombre moyen d'haplotypes (respectivement $n=23$, $n=28$ et $n=25$) alors que la lignée MA est celle qui en présente le moins ($n=13$).

Tab. 2 : Position des sites variables caractéristiques des différentes lignées. Le positionnement est donné par référence à la séquence de la région de contrôle incluse dans la séquence de génome mitochondrial complet déposée dans GenBank par Duc *et al.*, 2007 (non publié, n° d'accession AM910409). Le nucléotide entre parenthèses correspond à une mutation occasionnelle. Une mutation fréquente d'un nucléotide est signalée par une flèche (>).

lignée	sites variables																						
	2	29	116	150	200	241	268	269	400	401	414	559	560	725	847	908	920	923	956	961	980	990	1006
Adriatique	T	C	-	G	A	T	C(T)	C	T	C	C	-	C	C	C	T	G	A	C	T	T	C	A
Atlantique	T	T	-	G>A	A	T	G	C	C	T	T	-	C	C	C	T	A	A	C>A	-	T(C)	C	A
Danubienne	C	A	-	G	A	G	G	C	T	C	T	T	-	C	C	T	G	A	C	-	T	T	A
Duero	T	T	-	G	A	T	G	C	C	T	T	-	C	T	C	T	G	G	C	-	T	C	A
<i>marmoratus</i>	T	C	A	G	A	T	A	T	T	C	C	-	C	C	T	T	G	A	C	-	T	C	T
Méditerranéenne	T	C	-	A	C	T	G	C	T	C	C	-	C	C	C	C	G	A	C	-	C	C	A

L'analyse stricte des 977 sites communs entre nos données et celles de la littérature (dont 24 indels) composant l'alignement des 397 séquences de truites françaises générées dans cette étude, rapporte la présence de 72 (7%) sites variables, dont 34 (3,3%) sont phylogénétiquement informatifs.

2. Relations phylogénétiques et structuration des populations françaises

La reconstruction d'arbres phylogénétiques par la méthode de maximum de vraisemblance et la méthode bayésienne révèle des topologies très similaires, malgré de faibles valeurs de bootstrap sur les nœuds principaux avec la méthode de maximum de vraisemblance (**Fig. 3**). Les seules divergences concernent (1) le groupe DU, qui est inclus dans le groupe AT en méthode bayésienne et (2) l'organisation interne du groupe AT lui-même. Quatre à cinq lignées, parmi les six mentionnées dans la littérature, sont reconnues dans notre étude (nous n'avons pas trouvé de représentants de la lignée danubienne dans nos analyses).

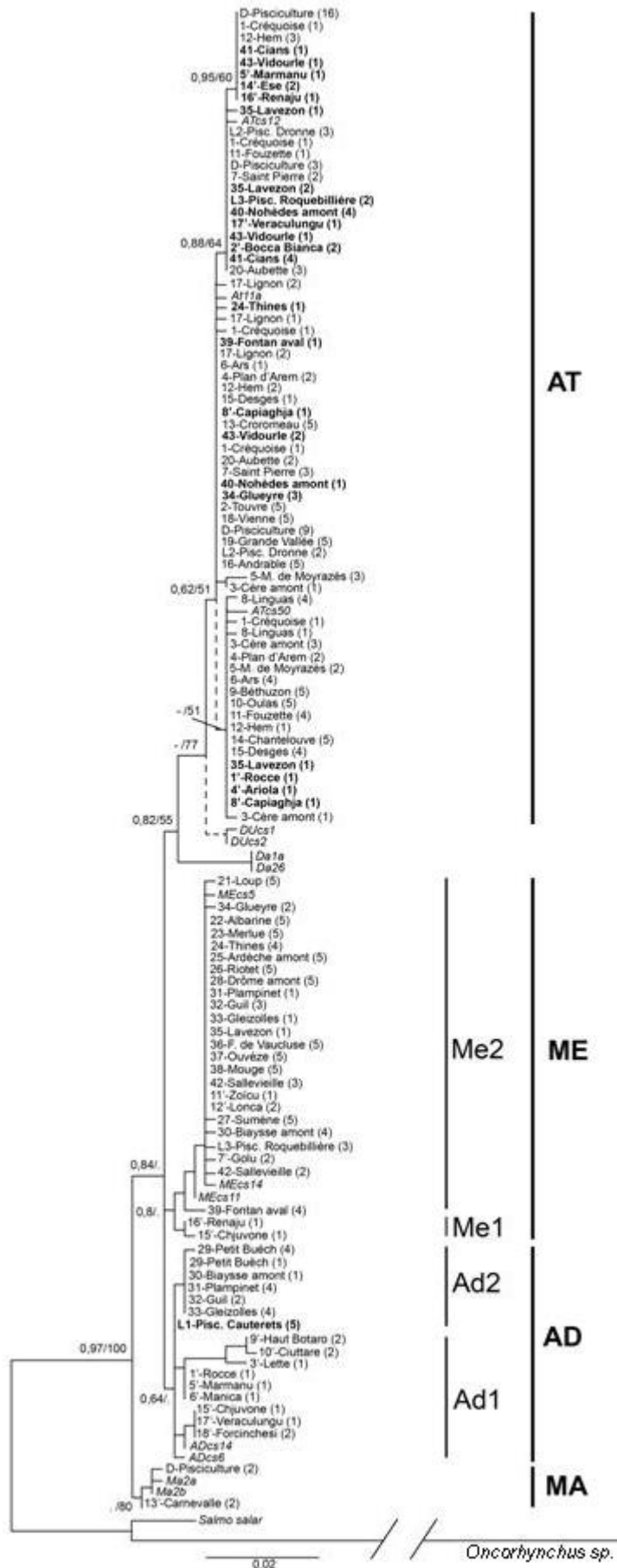


Fig. 3 : Arbre phylogénique obtenu par la méthode de maximum de vraisemblance à partir des différents haplotypes trouvés dans les individus échantillonnés. Les lignes pointillées indiquent les nœuds suggérés par l'analyse en maximum de vraisemblance qui ne sont pas retrouvés en analyse bayésienne. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de bootstrap (en pourcentage) en maximum de vraisemblance et aux probabilités postérieures de l'analyse bayésienne. Les chiffres entre parenthèses donnent le nombre d'individus d'une même population ayant le même haplotype. Le caractère gras indique les individus qui apparaissent en dehors de leur groupement géographique. Les séquences provenant d'autres études sont écrites en italiques.

Tous les haplotypes tirés de la littérature et précédemment définis comme appartenant à la même lignée dans les études antérieures se retrouvent effectivement regroupés, servant ainsi d'étalons pour nos propres séquences. L'analyse révèle l'existence de quatre groupements principaux pour les individus français : AT, ME, AD et MA. Le clade MA, bien supporté en analyse de maximum de vraisemblance (80%), est placé en position basale par les deux méthodes. Il rassemble à la fois des individus de Corse et de pisciculture. Les clades ME et AD semblent phylogénétiquement plus proches (du moins ensemble dans une zone non résolue de l'arbre). Ils sont moyennement soutenus en analyse bayésienne, avec des valeurs de probabilités postérieures de 0,8 et 0,64 respectivement, ils ne sont en revanche pas soutenus en maximum de vraisemblance (valeurs de bootstraps <50%). Le clade ME est subdivisé en deux branches non soutenues correspondant, l'une aux individus du bassin méditerranéen continental et l'autre aux individus de Corse. Notons que les cinq individus de la souche locale entretenue par la pisciculture de Cauterets, provenant du bassin atlantique, se placent dans le sous-clade adriatique Ad2. Le clade AT, quant à lui, s'avère très peu structuré et correspond en grande majorité aux individus du bassin atlantique.

Les variations nucléotidiques décrites précédemment définissent 36 haplotypes différents dans notre échantillonnage, parmi lesquels 23 sont décrits ici pour la première fois et seront prochainement disponibles dans GenBank. Quinze haplotypes ont été assignés à la lignée AT, onze à la lignée ME, huit à la lignée AD et seulement deux à la lignée MA, atypique dans l'aire échantillonnée.

Le réseau retraçant les relations entre ces haplotypes est en accord avec nos reconstructions phylogénétiques. On retrouve la même organisation générale de nos séquences avec quatre groupes principaux représentant les différentes lignées évolutives (AT, ME, AD et MA) (**Fig. 4**). Ces groupes sont séparés par deux à six pas mutationnels et présentent des structures en étoile plus ou moins complexes. A nouveau, nous avons ajouté à l'analyse 14 haplotypes tirés de la littérature afin de positionner nos propres séquences.

L'haplotype MEcs1 (Cortey *et al.*, 2004) occupe une position centrale au sein de la lignée ME et les autres haplotypes du groupe n'en diffèrent que par un ou deux pas mutationnels, à l'exception des haplotypes MEcs22 et MEcs23.

Pour la lignée AD, c'est l'haplotype ADcs1 (Cortey *et al.*, 2004) qui se trouve en position centrale, mais la structure est plus complexe, avec des haplotypes différenciés par 7, 8 et même 10 mutations.

La lignée AT s'articule selon une structure en étoile multiple autour du triangle formé par les haplotypes ATcs1, ATcs2 et ATcs3. Les haplotypes DU issus de la littérature apparaissent ici comme distincts mais proches des haplotypes AT.

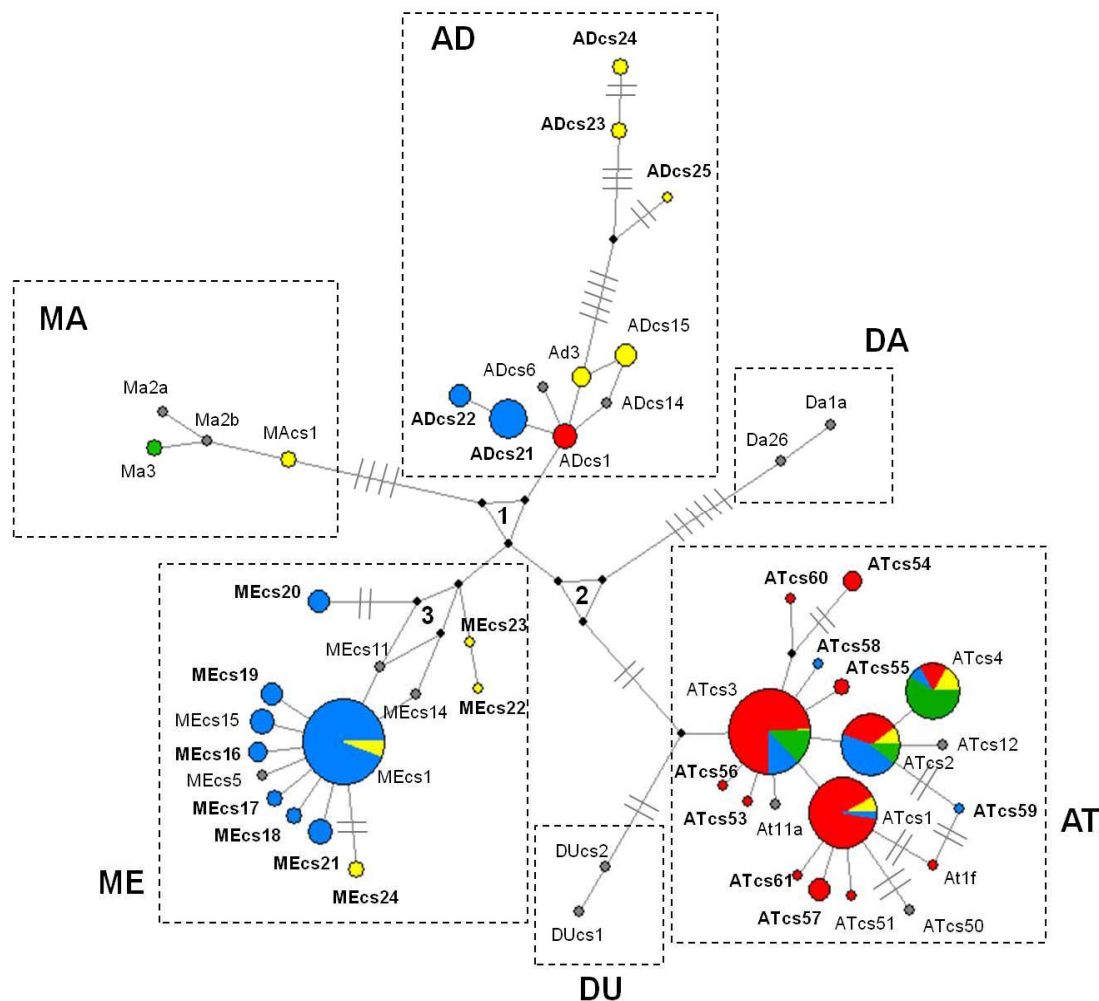


Fig. 4 : Réseau haplotypique mettant en relation les différents haplotypes retrouvés dans les populations de truites françaises pour la région de contrôle mitochondriale. Chaque branche représente *a priori* un pas mutationnel. Dans le cas contraire, le nombre de barres sur la branche indique le nombre de pas. Les points noirs correspondent aux haplotypes manquants ou théoriques, nécessaires à la construction du réseau. Les haplotypes importés d'études antérieures sont représentés par des points gris de taille similaire. Pour les haplotypes trouvés dans cette étude, le diamètre du cercle reflète le nombre d'individus partageant cet haplotype. La coloration des cercles décrit le pourcentage d'apparition des haplotypes dans chaque bassin (rouge : atlantique, bleu : méditerranéen, jaune : corse, vert : pisciculture).

Tous les nouveaux haplotypes découverts dans cette étude sont distants de un à trois pas mutationnels des haplotypes déjà connus, excepté pour quelques haplotypes retrouvés en Corse (MEcs22, ADcs23, ADcs24 et ADcs25) pour lesquels la divergence est beaucoup plus importante (4 à 10 pas mutationnels).

3. Diversité génétique

La divergence moyenne, estimée par la *p*-distance (pourcentage de divergence), s'avère relativement basse au sein de chaque lignée (0,12±0,06% pour la lignée AT, 0,11±0,03% pour la lignée ME, 0,34±0,10% pour la lignée AD) et même nulle pour la lignée MA, pour laquelle très peu d'individus ont pu être analysés. En revanche, la divergence entre ces groupes est élevée (**Tab. 3**) avec un minimum de 0,52±0,2% entre la lignée AD et la lignée MA, et un maximum de 1,04±0,3% entre la lignée AT et la lignée ME. Les diversités haplotypique et nucléotidique ont été calculées par lignée et par bassin géographique. La diversité haplotypique est très hétérogène au sein des différentes lignées, (de $h=0$ pour la lignée MA à $h=0,82$ pour la lignée AD, voir **Tab. 4**), alors que la diversité nucléotidique demeure globalement très basse ($\pi \leq 0,001$), excepté pour la lignée AD ($\pi=0,003$). De la même manière, la lignée AD présente le nombre moyen de différences nucléotidiques le plus élevé ($k=3,17$), ce qui en fait la lignée la plus diverse génétiquement. Parallèlement, la diversité haplotypique reste toujours élevée dans les différents bassins (atlantique, méditerranéen et corse) avec des valeurs comprises entre $h=0,65$ et $h=0,90$. La diversité nucléotidique y est également élevée ($\pi \geq 0,003$) lorsqu'on a des groupes de populations avec des haplotypes de lignées différentes : 9 populations sur 24 dans le bassin méditerranéen et 6 populations sur 18 en Corse.

Tab. 3 : Divergence génétique inter- et intra-groupes phylogénétiques (a) et géographiques (b). *d*=distance moyenne estimée ; s.e.=erreur standard.

a

groupes phylogénétiques	divergence	divergence inter-groupes			
	intra-groupes	AT	ME	AD	MA
	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)
AT	0,123 (0,061)	-	-	-	-
ME	0,105 (0,031)	1,039 (0,297)	-	-	-
AD	0,336 (0,108)	0,922 (0,281)	0,753 (0,247)	-	-
MA	0	0,860 (0,286)	0,752 (0,261)	0,524 (0,199)	-

b

groupes géographiques	divergence	divergence inter-groupes		
	intra-groupes	Atlantique	Méditerranéen	Corse
	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)	<i>d</i> (s.e. %)
Atlantique	0,162 (0,058)	-	-	-
Méditerranéen	0,291 (0,084)	0,963 (0,270)	-	-
Corse	0,640 (0,176)	1,008 (0,269)	0,662 (0,186)	-

Tab. 4 : Polymorphisme génétique des groupes phylogénétiques et géographiques. n =nombre de séquences ; n_H =nombre d'haplotypes ; h =diversité haplotypique ; π =diversité nucléotidique ; k =nombre moyen de différences nucléotidiques ; s.d.=déviation standard.

groupes	n	n_H	h (s.d.)	π (s.d.)	k
<i>groupes phylogénétiques</i>					
total	261	29	0,87 (0,01)	0,0062 (<0,0005)	5,85
AT	141	11	0,76 (0,02)	0,0012 (<0,0001)	1,16
ME	85	9	0,49 (0,07)	0,0011 (<0,0005)	0,99
AD	33	8	0,82 (0,05)	0,0034 (<0,001)	3,17
MA	2	1	0	0	0
<i>groupes géographiques</i>					
Atlantique	110	11	0,74 (0,03)	0,0016 (<0,0005)	1,53
Méditerranéen	96	11	0,65 (0,05)	0,0029 (<0,0005)	2,75
Corse	21	9	0,90 (0,04)	0,0065 (<0,001)	6,22

4. Distribution géographique des lignées haplotypiques en France

En ce qui concerne les populations de France métropolitaine, cette étude confirme la subdivision géographique nette entre truites atlantiques et truites méditerranéennes, bien que les motifs de distribution géographique au sein des lignées soient irréguliers. En effet, neuf populations sur 43 (21%) présentent des individus appartenant à des lignées différentes.

Le bassin atlantique est peuplé exclusivement d'individus d'haplotypes AT, à l'exception de l'échantillon de pisciculture souche locale de Cauterets (L3-PLCAU), dont les cinq individus étudiés portent un haplotype AD. On retrouve majoritairement les haplotypes ATcs1 (31,8%), ATcs2 (9,09%) et ATcs3 (37,27%) de Cortey et García-Marín (2002), considérés comme caractéristiques des truites de pisciculture en Espagne (Cortey *et al.*, 2004). Cinq stations présentent cependant des haplotypes AT originaux jamais décrits jusqu'alors (1-Créquoise, 3-Cère, 5-M. de Moyrazès, 8-Linguas, 17-Lignon).

Au sein du bassin méditerranéen, on retrouve de manière prédominante des haplotypes ME. Cependant, trois populations (23-Vidourle, 41-Têt et 43-Cians) présentent exclusivement des haplotypes AT et quatre (12-Thines, 20-Glueyre, 48-Lavezon et 36-Fontan) un mélange d'haplotypes AT et ME. La plupart des haplotypes AT retrouvés dans le bassin méditerranéen sont des haplotypes de pisciculture, leur présence est donc simplement l'effet des repeuplements, mais on retrouve également des haplotypes AT uniques dans deux populations (12 et 48). De plus, les cinq populations de la Durance (rivière du sud-est de la France, affluent du Rhône) présentent un mélange d'haplotypes ME et AD.

Chez les individus de Corse, l'analyse SSCP a conduit à la distinction de quatre profils de bandes (B-E) et trois sous-profils (B₂, D₂ et BC). Après vérification par séquençage, chaque

profil SSCP s'est avéré représentatif d'une lignée, même si l'attribution des sous-profil s'est révélée un peu plus confuse. Au final, ce sont 14 haplotypes, répartis de manière inégale au sein des différentes populations corses, qui ont pu être déterminés. Quatre populations parmi les 18 étudiées (1'-Rocce, 4'-Ariola, 5'-Marmanu et 6'-Manica) présentent un haplotype AD, apparenté à l'haplotype AD-s3 défini par Bernatchez (2001). Cet haplotype se retrouve uniquement sur l'île et, bien qu'on le trouve fréquemment mélangé avec des haplotypes AT (ATcs1, ATcs2 ou ATcs4), il est considéré comme caractéristique des populations ancestrales corses pures (Jacolin, 1998), improprement appelées "macrostigma". L'haplotype ADcs15 de Cortey *et al.* (2004), un autre haplotype de référence en Corse (Bernatchez, 2001 ; Cortey *et al.*, 2004), apparaît dans trois populations (15'-Chjuvone, 17'-Veraculungu et 18'-Forcinchesi). Parallèlement, toutes les populations définies antérieurement comme purement méditerranéennes par les études microsatellites (7'-Golu, 11'-Zoïcu et 12'-Lonca dans Berrebi *et al.*, 2007c) se révèlent effectivement porteuses d'haplotypes exclusivement méditerranéens, et la présence d'un haplotype MA dans le fleuve Prunelli est confirmée. Cependant, alors que nous nous attendions à une diversité extrêmement faible au sein des populations typiquement corses (ce qui a d'ailleurs motivé l'utilisation du SSCP), nous avons détecté trois nouveaux haplotypes AD et trois nouveaux haplotypes ME (ADcs23, ADcs24, ADcs25, MEcs22, MEcs23 et MEcs24), caractérisant chacun une population définie. Seules trois stations présentent des haplotypes uniquement AT, même si l'on retrouve des haplotypes de pisciculture dans sept stations, au total (**Tab. 5**).

Tab. 5 : Fréquence des haplotypes dans les différentes populations françaises. Les haplotypes notés en gras correspondent à ceux générés au cours de la présente étude (dénommés à la suite de la nomenclature de Cortey *et al.*, 2004).

population	bassin	N	haplotypes			
			AD	AT	MA	ME
L Pisc. Cauteret	Atlantique	5	ADcs1(5)			
L Pisc. Dronne	Atlantique	5		ATcs2(3), ATcs3(2)		
L Pisc. Roquebilière	Méditerranée	5		ATcs2(2)		MEcs16(3)
D Pisc. Caïros		11		ATcs3(10)	Ma3(1)	
D Pisc. Camaret		10		ATcs2(4), ATcs3(2), ATcs4(3)	Ma3(1)	
D Pisc. Corse		12		ATcs3(8), ATcs4(4)		
D Pisc. Etrun		10		ATcs3(5), ATcs4(5)		
D Pisc. Murgat		12		ATcs4(12)		
D Pisc. Ste Gertrude		12		ATcs2(1), ATcs3(6), ATcs4(5)		
D Pisc. Teppe		12		ATcs3(9), ATcs4(3) ATcs2(1), ATcs3(1), ATcs4(1),		
1 Créquoise	Atlantique	5		ATcs51(1), ATcs53(1)		
2 Touvre	Atlantique	5		ATcs3(5) ATcs1(3),		
3 Cère amont	Atlantique	5		ATcs60(1), ATcs61(1)		

	population	bassin	N	haplotypes			
				AD	AT	MA	ME
4	Plan d'Arem	Atlantique	4		ATcs1(2), ATcs3(2)		
5	M. de Moyrazès	Atlantique	5		ATcs1(2), ATcs54(3)		
6	Ars	Atlantique	5		ATcs1(4), ATcs3(1)		
7	Saint Pierre	Atlantique	5		ATcs2(2), ATcs3(3)		
8	Linguas	Atlantique	5		At1f(1), ATcs57(4)		
9	Bethuzon	Atlantique	5		ATcs1(5)		
10	Oulas	Atlantique	5		ATcs1(5)		
11	Fouzette	Atlantique	5		ATcs1(4), ATcs2(1)		
12	Hem	Atlantique	6		ATcs1(1), ATcs3(2), ATcs4(3)		
13	Croromeau	Atlantique	5		ATcs3(5)		
14	Chantelouve	Atlantique	5		ATcs1(5)		
15	Desges	Atlantique	5		ATcs1(4), ATcs3(1)		
16	Andrable	Atlantique	5		ATcs3(5)		
17	Lignon	Atlantique	5		ATcs3(2), ATcs55(2) , ATcs56(1)		
18	Vienne	Atlantique	5		ATcs3(5)		
19	Grande Vallée	Atlantique	5		ATcs3(5)		
20	Aubette	Atlantique	5		ATcs2(3), ATcs3(2)		
21	Loup	Méditerranée	5				MEcs21(5)
22	Albarine	Méditerranée	5				MEcs1(5)
23	Merlue	Méditerranée	5				MEcs1(5)
24	Thines	Méditerranée	5		ATcs58(1)		MEcs1(4)
25	Ardèche amont	Méditerranée	5				MEcs1(5)
26	Riotet	Méditerranée	5				MEcs1(5)
27	Sumène	Méditerranée	5				MEcs15(5)
28	Drôme amont	Méditerranée	5				MEcs1(5)
29	Petit Buëch	Méditerranée	5	ADcs22(4) , ADcs21(1)			
30	Biaisysse amont	Méditerranée	5	ADcs21(1)			MEcs19(4)
31	Plampinet	Méditerranée	5	ADcs21(4)			MEcs1(1)
32	Guil	Méditerranée	5	ADcs21(2)			MEcs1(3)
33	Gleizolles	Méditerranée	5	ADcs21(4)			MEcs1(1)
34	glueyre	Méditerranée	5		ATcs3(3)		MEcs18(2)
35	Lavezon	Méditerranée	5		ATcs1(1), ATcs2(2), ATcs59(1)		MEcs1(1)
36	F. de Vaucluse	Méditerranée	5				MEcs1(5)
37	Ouvèze	Méditerranée	5				MEcs1(5)
38	Mouge	Méditerranée	5				MEcs1(5)
39	Fontan aval	Méditerranée	5		ATcs3(1)		MEcs20(4)
40	Nohèdes amont	Méditerranée	5		ATcs2(4), ATcs3(1)		
41	Cians	Méditerranée	5		ATcs2(4), ATcs4(1)		
42	Sallevieille	Méditerranée	5				MEcs1(3), MEcs17(2)
43	Vidourle	Méditerranée	4		ATcs2(1), ATcs3(2), ATcs4(1)		
1'	Rocce	Corse	5	Ad3(2)	ATcs1(3)		
2'	Bocca Bianca	Corse	5		ATcs2(5)		
3'	Lette	Corse	5	ADcs25(5)			
4'	Ariola	Corse	5	Ad3(3)	ATcs1(2)		
5'	Marmanu	Corse	5	Ad3(4)	ATcs4(1)		
6'	Manica	Corse	5	Ad3(5)			

population	bassin	N	haplotypes			
			AD	AT	MA	ME
7' Golu	Corse	5				MEcs24(5)
8' Capiaghja	Corse	5		ATcs1(1), ATcs3(1), AT(3)		
9' Haut Botaro	Corse	5	ADcs23(5)			
10' Ciuttare	Corse	5	ADcs24(5)			
11' Zoïcu	Corse	5				MEcs1(5)
12' Lonca	Corse	5				MEcs1(5)
13' Carnevalle	Corse	4			MAcs1(4)	
14' Ese	Corse	5		ATcs4(5)		
15' Chjuvone	Corse	5	ADcs15(1)			MEcs22(4)
16' Renaju	Corse	5		ATcs4(2)		MEcs23(3)
17' Veraculungu	Corse	5	ADcs15(1)	ATcs2(4)		
18' Forcinchesi	Corse	5	ADcs15(5)			
	Total	397				

5. *Autochtones vs allochtones*

Quatre haplotypes différents ont été détectés dans les sept piscicultures élevant la souche domestique nationale : ATcs2, ATcs3, ATcs4 et Ma3. L'haplotype Ma3 n'a été observé que chez deux individus, l'un provenant de la pisciculture Caïros et l'autre de la pisciculture Camaret. De plus, sa présence s'explique probablement par l'utilisation de plus en plus courante en France de souches italiennes pouvant porter cet haplotype (Bernatchez *et al.*, 1992). Les trois haplotypes AT (séquences de 1013 pb) portent tous en 5' la séquence de 310 pb correspondant à l'haplotype AT-s1 de Bernatchez (2001). Avec ATcs1, ces haplotypes ont été décrits par Cortey *et al.* (2004) comme caractéristiques des truites de pisciculture en Espagne. Les haplotypes ATcs1 à 4 se retrouvent dans 26 populations de France métropolitaine, principalement dans le bassin atlantique (20 populations), et dans 8 populations de Corse, avec une fréquence allant de 20 à 100%. Dans cette étude, les stations et individus sélectionnés pour l'analyse ont systématiquement été choisis parmi ceux classés par les microsatellites comme pas ou peu influencés par la souche domestique (plus faciles à détecter au moyen des microsatellites). Ces observations nous ont donc incité à conserver les individus du bassin atlantique portant des haplotypes considérés comme typiques de pisciculture lors des analyses, mais à supprimer les populations et individus porteurs de ces haplotypes atlantiques dans le bassin méditerranéen et de Corse.

Discussion

1. *Origine des populations*

De nombreuses études menées sur la région de contrôle mitochondriale ont permis de révéler l'existence de six lignées évolutives majeures chez *Salmo trutta* (Bernatchez *et al.*, 1992 ; Suárez *et al.*, 2001). Ainsi, les truites du bassin atlantique appartiennent à la lignée AT, à l'exception de celles du bassin de Duero qui constituent la lignée DU. Les truites trouvées dans les bassins de la mer Caspienne, la mer Noire, la mer d'Aral et le Danube appartiennent à la lignée DA. Les truites du bassin méditerranéen appartiennent à l'une des trois lignées dites "méditerranéennes", à savoir, MA, ME ou AD. Les analyses menées dans la présente étude suggèrent que quatre, parmi les six lignées évolutives majeures, sont retrouvées en France (lignées AT, AD, ME et MA).

La grande majorité des arbres phylogéniques disposant des principales lignées proposent une tripartition : les lignées DA et/ou AT sont placées en position basale, puis les trois lignées méditerranéennes en râteau (Bernatchez *et al.*, 1992 ; Cortey *et al.*, 2004 ; Giuffra *et al.*, 1994 ; Griffiths *et al.*, 2009 ; Marić *et al.*, 2006). Les lignées méditerranéennes sont parfois également placées en cascade avec soit la lignée AD (Bernatchez, 2001) soit la lignée ME (Apostolidis *et al.*, 1997 ; Sušnik *et al.*, 2006) à la base. A partir de ces résultats, plusieurs modèles d'évolution ont été établis pour *Salmo trutta*, sur la base de l'application d'une horloge moléculaire permettant d'estimer temporellement la divergence entre les différents embranchements. Tous s'accordent sur le fait que la plus ancienne séparation phylogéographique impliquerait une fragmentation allopatrique entre les trois principaux bassins : Atlantique (AT), Ponto-Caspien (DA) et Méditerranéen (AD, ME et MA). Si l'on considère le taux de substitution de 1-2% par million d'années (Brown *et al.*, 1979 ; Bernatchez, 2001), cette séparation serait associée à un changement climatique et environnemental majeur apparu pendant la première moitié du Pléistocène (il y a environ 700 000 ans) et ayant entraîné l'isolation de nombreux bassins (Rhin, Rhône et Danube par exemple), vraisemblablement durant une glaciation (régression marine). L'émergence plus tardive des trois lignées du bassin méditerranéen est toujours en question. En effet, si certaines études (Bernatchez, 2001) penchent en faveur d'une nouvelle spéciation allopatrique par isolation physique dans les différentes aires de refuge méditerranéennes, elles pourraient au contraire tirer leur origine d'une divergence parapatrique consécutive aux dernières glaciations. Ces dernières auraient ainsi favorisé la colonisation des fleuves et des rivières

adjacents, alors vidés de leurs populations d'origine, conduisant à une divergence et finalement l'apparition de nouvelles populations (Cortey *et al.*, 2004).

2. Relations entre haplotypes et populations

De façon paradoxale, une espèce aussi étudiée par les scientifiques que la truite commune ne dispose pas d'une phylogénie fiable de ses composants géographiques. Le territoire français n'échappe pas à cette faiblesse et il a fallu attendre 2009 pour qu'une première proposition de structuration des populations atlantiques, basée sur 16 locus microsatellites, soit avancée (Programme GENESALM, Berrebi et Cherbonnel, 2009).

La présente étude révèle pour la première fois la structure phylogéographique des populations de truites en France à partir de données mitochondriales. Les populations de truites françaises ont été très largement remaniées depuis le milieu du XIXe (Baglinière, 1991), c'est pourquoi la distribution actuelle des haplotypes doit être analysée en y intégrant l'action de l'homme. Estimer la phylogénie de l'espèce consiste à essayer de reconstituer sa structuration géographique naturelle, il importe donc de distinguer les éléments qui ont été introduits. Dans ce sens, la zone atlantique est la plus complexe à étudier : on y a introduit des truites atlantiques domestiques là où la forme naturelle est également atlantique. La distinction s'avère un peu plus simple en zone méditerranéenne. De nombreuses études, dont le programme GENESALM, ont ainsi montré qu'il est possible, grâce aux marqueurs microsatellites, de discriminer les individus issus de souches de pisciculture. Ainsi, la présente étude a porté presque intégralement sur des populations sauvages (ou à défaut des individus) déterminées comme pures par les études microsatellites.

Dans la présente étude, les haplotypes ATcs1 à 4 se retrouvent dans 26 populations de France métropolitaine, principalement dans le bassin atlantique (20 populations), et dans huit populations de Corse, avec une fréquence allant de 20 à 100%. Cette présence importante des haplotypes dits "de pisciculture" ou "domestiques" suggère une influence conséquente de la pratique actuelle ou passée d'introductions de souches de pisciculture pour la gestion des stocks. Il convient cependant de noter que l'haplotype ATcs1, largement représenté chez les truites sauvages ($n=44$, soit 13,8%) n'a jamais été détecté dans les piscicultures françaises jusqu'à présent (Aurelle et Berrebi, 2001 ; Van Houdt *et al.*, 2005 ; présente étude), ce qui laisse à penser que cet haplotype marquerait essentiellement les formes atlantiques sauvages. *A contrario*, l'haplotype ATcs4, très fréquemment rencontré chez les individus de pisciculture ($n=32$, soit 40,5%) et décrit par Aurelle et Berrebi (2001) comme un marqueur potentiel des souches de pisciculture en France, se retrouve peu chez les individus sauvages ($n=13$, soit 4,1%) et essentiellement dans des populations connues pour être influencées par la souche domestique (14'-Ese, 16'-Renaju, 41'-Cians). Les haplotypes ATcs1 à 3 pourraient donc être

présents de manière naturelle en France, avant d'avoir été disséminés par les repeuplements et les translocations. Ainsi, seul l'haplotype ATcs4 serait purement artificiel et constituerait véritablement un bon marqueur de l'impact des truites domestiques en France.

2.1. En France continentale

La distribution géographique des haplotypes en France continentale montre clairement un clivage AT/ME, séparant les truites du bassin atlantique de celles du bassin méditerranéen. Cette séparation avait déjà été déterminée par des études sur les allozymes (Krieg et Guyomard, 1985 ; Guyomard, 1989) puis avait été confirmée par la suite par l'étude GENESALM portant sur l'analyse de marqueurs microsatellites (Berrebi et Cherbonnel, 2009).

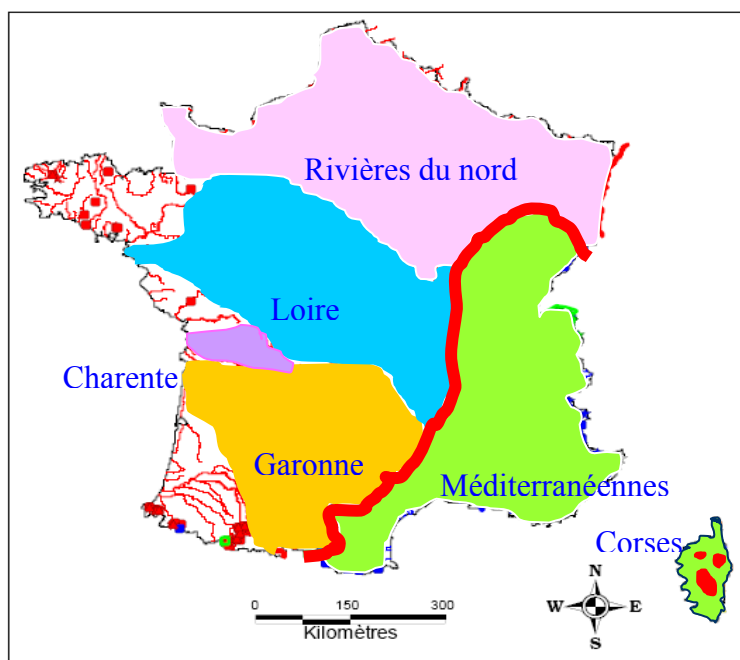


Fig. 5 : Structuration géographique principale des truites françaises, d'après Berrebi et Cherbonnel (2009), basée sur l'analyse de 16 locus microsatellites.

La structuration géographique des truites françaises décrite à partir des microsatellites comprend en réalité une grande unité méditerranéenne et cinq sous-unités atlantiques, soit une par grand bassin : Garonne, Charente, Loire, Adour et rivières du nord dont le Rhin (**Fig. 5**). Les microsatellites permettent parfaitement de distinguer les différents types de truites provenant des principaux fleuves du pays, ainsi que celles issues de pisciculture. Chacune de ces 6 types principaux apparaît lui-même structurée en de nombreuses sous-unités pouvant aller jusqu'au sous-affluent, comme dans le cas de la Loire ou de la Garonne (**Tab. 6**).

Tab. 6 : Mise en correspondance des données microsatellites obtenues lors du projet GENESALM (Berrebi et Cherbonnel, 2009) et des données mitochondriales obtenues à l'occasion de la présente étude (seuls les échantillons analysés dans les deux études sont représentés).

	population	lignée	type fleuve	type affluent 2	type affluent 1	fleuve	affluent 2	ATcs1, 2, 3 et 4				MEcs1	haplotypes locaux
22	Albarine	M	R			Rhône	Ain					X	
23	Merlue	M	R			Rhône	Ain					X	
43	Vidourle	M	R			<i>Vidourle</i>	<i>Vidourle</i>		X	X	X		
28	Drôme amont	M	R			Rhône	Drôme					X	
37	Ouvèze	M	R			Rhône	Ouvèze					X	
26	Riotet	M	R			Rhône	Cance					X	
38	Mouge	M	G			<i>Rhône</i>	<i>Saône</i>					X	
2	Touvre	A	C			Charente	Touvre			X			
8	Linguas	A	G			Garonne	Tarn						ATcs57, AT1f
9	Bethuzon	A	G			Garonne	Tarn	X					
10	Oulas	A	G			Garonne	Tarn	X					
5	M. de Moyrazès	A	G			Garonne	Aveyron	X					ATcs54
16	Andrable	A	L			Loire	Andrable			X			
17	Lignon	A	L			Loire	Lignon			X			ATcs55, ATcs56
15	Desges	A	L			Loire	Allier	X	X				
14	Chantelouve	A	L			Loire	Allier	X					
19	Grande Vallée	A	N			Manche	Grande Vallée			X			
1	Créquoise	A	N			Canche	Créquoise		X	X	X		ATcs51, ATcs53
12	Hem	A	N			Hem	Hem	X		X	X		
L1	Pisc. Cauterets	A	Ad			<i>Adour</i>	<i>Gave de Pau</i>						<i>ADcs1</i>
11	Fouzette	A	P			Garonne	Tarn	X					
20	Aubette	A	P			-	-		X	X			
	Piscicultures commerciales	A	P			-	-	X	X	X	X		

M= Méditerranée; A = Atlantique; R = Rhône;

Face à cette structuration extrême décrite par les marqueurs microsatellites, les résultats obtenus par le biais du marqueur mitochondrial semblent plus modestes. La zone atlantique ne présente pas d'haplotypes distincts caractérisant chacun des fleuves français : de nombreuses stations partagent un ou plusieurs haplotypes dits "domestiques" (ATcs1 à 4) et, si l'on dénombre également plusieurs haplotypes privés (rencontré uniquement là) présents dans un seul échantillon, ce type d'information ne nous permet pas malgré tout de comparer les différentes stations. Exception est faite du fleuve de l'Adour, représenté dans les analyses par la souche locale de la pisciculture de Cauterets, qui apparaît être de type adriatique.

Cette unité intra-bassin se retrouve de manière encore plus frappante en zone méditerranéenne, où la grande majorité des stations ne partagent qu'un seul et même haplotype dominant :

l'haplotype MEcs1. L'échantillon de la Saône (38-Mouge), anormalement classé dans le type Garonne par les microsatellites, retrouve d'ailleurs ici une place méditerranéenne banale. Un seul échantillon dévie de ce schéma, il s'agit de l'échantillon méditerranéen du Vidourle (affluent de l'Ain), entièrement composé de truites d'haplotypes atlantiques domestiques (ATcs2 à 4).

En complément de la dichotomie principale AT/ME en France, nos résultats font apparaître une nouvelle subdivision au sein du bassin méditerranéen. Elle distingue du reste du bassin purement ME une zone AD correspondant géographiquement à l'amont de la Durance. La présence, dans les populations de la haute Durance, de la lignée AD (nous avons 12 haplotypes AD contre 12 ME et un AT) est une information nouvelle et originale. Aucune étude portant sur l'analyse de données mitochondriales n'avait intégré ce fleuve jusqu'à présent, et c'est la première fois que des haplotypes AD sont retrouvés dans le bassin méditerranéen français. La Durance et ses affluents sont connus pour être très alevinés depuis de nombreuses années, mais ces alevinages sont réalisés uniquement à partir de la souche atlantique domestique retrouvé en quantité infime ici. Ceci peut s'expliquer (1) par le fait que les localités aient été choisies parmi celles décrites comme sauvages par les microsatellites ; (2) par des repeuplements qui se font plutôt à l'aval et peu dans les petits affluents ; (3) probablement par des conditions environnementales et une fitness des truites sauvages de la Durance qui empêchent la survie des individus allochtones introduits (Berrebi et Minegishi, 2009 ; Berrebi et Dubois, 2007a, 2007b ; Berrebi et Cherbonnel, 2010).

Il est donc à exclure que la présence d'haplotypes AD soit le fait d'une manipulation anthropique. La lignée AD (= adriatique) a été nommée ainsi car, d'après Bernatchez (2001), elle serait originaire des Balkans et se serait ensuite étendue vers l'ouest (haplotype ancestral ADcs1), atteignant ainsi l'Italie, où l'on retrouve aujourd'hui de nombreuses populations de type AD (Guiffra *et al.*, 1994 ; Splendiani *et al.*, 2006). Une étude plus récente (et plus complète) propose plutôt une origine ibérique de la lignée (Cortey *et al.*, 2004) avec comme haplotype fondateur ADcs1. La lignée AD peut donc être considérée comme une seconde lignée méditerranéenne plutôt qu'une lignée strictement adriatique. Deux types d'hypothèses peuvent ainsi être proposés concernant la présence d'haplotypes AD dans la Durance : (1) soit il s'agit d'un peuplement antéglaciaire qui s'est maintenu (on peut supposer que les rivières méditerranéennes françaises étaient alors peuplées par la lignée AD avant qu'elle ne soit remplacée par la lignée ME) ; (2) soit il s'agit d'une colonisation par l'Italie via d'anciennes connexions entre têtes de rivières (captures hydrographiques), par exemple avec le Chisone ou la Dora Riparia, deux affluents du Pô géographiquement proche du Guil et de la Clarée et abritant des truites de type AD (Guiffra *et al.*, 1994).

Malgré une corrélation globale entre distribution haplotypique et biogéographie française, il existe quelques populations pour lesquelles le profil de distribution général ne se vérifie pas.

Tout d'abord, l'une des stations du bassin atlantique, la pisciculture de Cauterets, présente un profil AD avec des individus d'haplotype ADcs1. A première vue, cela peut paraître étonnant puisque la lignée AD fait partie des "trois lignées évolutives majeures de la truite méditerranéenne" et ne devrait donc pas être retrouvée côté atlantique. Localisée à l'extrémité du Gave de Cauterets, en amont du bassin de l'Adour, proche de la frontière espagnole, il est possible que la pisciculture de Cauterets ait pu adapter une population à profil adriatique issue du bassin méditerranéen ibérique. Cependant, la pisciculture qualifie de locale sa souche d'élevage du Gave qui l'alimente en eau. La présence d'haplotypes AD pourrait alors s'expliquer de manière naturelle par une ancienne connexion entre le Gave de Cauterets et la rivière frontalière espagnole Ara, affluent de l'Ebre par la Circa, dont les populations apparaissent 100% adriatiques, avec une large dominance de l'haplotype ADcs1 (Cortey *et al.*, 2004).

La présence d'haplotypes AT, caractéristiques ou non de pisciculture, dans le bassin méditerranéen peut être interprétée de deux manières : (1) il peut s'agir du résultat de repeuplements à partir de souches domestiques atlantiques de pisciculture, telles les populations de l'amont de la Roya (notamment à la station 36-Fontan) (Berrebi et Dubois, 2008) ou de l'amont du Cians (à la station 43-Cians) (Berrebi *et al.*, 2010) ; (2) dans le cas des zones situées à la frontière entre les deux bassins, cette présence peut également s'expliquer par des captures hydrographiques s'étant opérées postérieurement à la différenciation entre les groupes AT et ME. En Ardèche, la station 12-Thines (un haplotype privé ATcs58 sur cinq) du le bassin méditerranéen est située sur la rivière Chassezac, géographiquement très proche de l'Allier, situé dans le bassin atlantique. On observe une configuration similaire pour la station 20-Glueyre (trois haplotypes ATcs3 sur cinq) qui est située sur l'Eyrieux, géographiquement très proche de la rivière Lignon. Il est cependant difficile d'arriver à une certitude sans des analyses plus poussées basées sur davantage de séquences, cependant la présence d'un allèle privé dans la Thines va dans le sens d'une capture de cours d'eau.

2.2. En Corse

Les caractéristiques mitochondriales des truites corses sont très différentes de celles des truites de France continentale. Le niveau de divergence génétique intra-bassin est très élevé ($d=0,640\pm 0,176\%$) et on retrouve fréquemment des haplotypes privés à une station, ainsi que des populations ne partageant aucun haplotype commun avec les autres. Cette différenciation significative est certainement due à des isolations géographiques de longue date, associés à des goulots d'étranglements et témoigne d'une histoire évolutive complexe. Une importante structuration, différenciant les truites de chaque bassin, avait déjà été observée avec les analyses microsatellites menées à l'occasion du programme LIFE macrostigma (Berrebi *et al.*, 2007c). La structuration obtenue par le marqueur mitochondrial dans la présente étude ne présente en revanche pas toujours de logique géographique et ne permet donc que très peu de

rapprochement entre les différentes populations, si l'on exclut l'influence domestique. L'influence de plusieurs lignées (AD, ME, MA), déjà observée dans l'étude de Bernatchez *et al.* (1992), suggère des événements de colonisation successifs par des populations ayant évolué en allopatrie, suivis d'une absence quasi-totale d'échanges. La présence de quelques haplotypes AT est due aux repeuplements par des truites domestiques. L'origine des haplotypes AD trouvés en tête de bassins peut, elle, avoir deux explications. Tout d'abord, si l'on suit le scénario établi par Bernatchez (2001), les haplotypes AD ont pu diffuser des Balkans via l'Italie, la chaîne de montagne des Apennins formant une barrière partiellement perméable permettant un contact entre bassins adriatique et méditerranéen (Splendiani *et al.*, 2006). De la même manière, l'haplotype MAcs1 trouvé en Corse, génétiquement relié à l'haplotype Ma1 de la rivière Toce du nord de l'Italie (Guiffra *et al.*, 1994), a pu diffuser de sa région d'origine dans la vallée du Pô jusqu'en Méditerranée occidentale. Mais selon Cortey *et al.* (2004), les lignées MA et AD pourraient avoir eu une origine ibéro-méditerranéenne, puis des propagules différenciées auraient envahi la Méditerranée jusqu'en Grèce (Apostolidis *et al.*, 1997) et en Turquie (Bardakçi *et al.*, 2006).

Ces hypothèses nécessitent cependant d'autres travaux pour pouvoir être départagées. Même la présence de la lignée AT est encore à étudier car, si nous sommes certains que la plupart des truites portant des haplotypes de cette lignée sont d'origine domestique, il ne faut pas pour autant négliger la présence, entre autre, de truites atlantiques naturelles en Sicile (haplotype AT-s6), tirant probablement leur origine d'Afrique du nord (Schöffmann *et al.*, 2007). Notons cependant que les haplotypes atlantiques observés en Corse se limitent strictement aux quatre haplotypes dits "domestiques": ATcs1 à 4.

3. Données mitochondriales, nucléaires et gestion de la truite en France

Salmo trutta a été reconnue comme l'une des espèces de poisson les plus structurées phylogénétiquement (Bernatchez *et al.*, 1992). Les analyses microsatellites menées antérieurement sur la truite française montrent effectivement une forte sédentarité. Cependant, si la divergence génétique inter-bassin dans cette étude s'avère effectivement élevée, avec un minimum de $0,662 \pm 0,186\%$ et un maximum de $1,008 \pm 0,269\%$, la divergence intra-bassin se révèle beaucoup plus faible, avec un minimum de $0,162 \pm 0,058\%$ et un maximum de $0,640 \pm 0,176\%$. Cette relative homogénéité génétique intra-lignée correspond au partage d'un ou plusieurs haplotypes par de nombreuses populations de bassins différents, bien visible sur les **Fig. 3** et **4**.

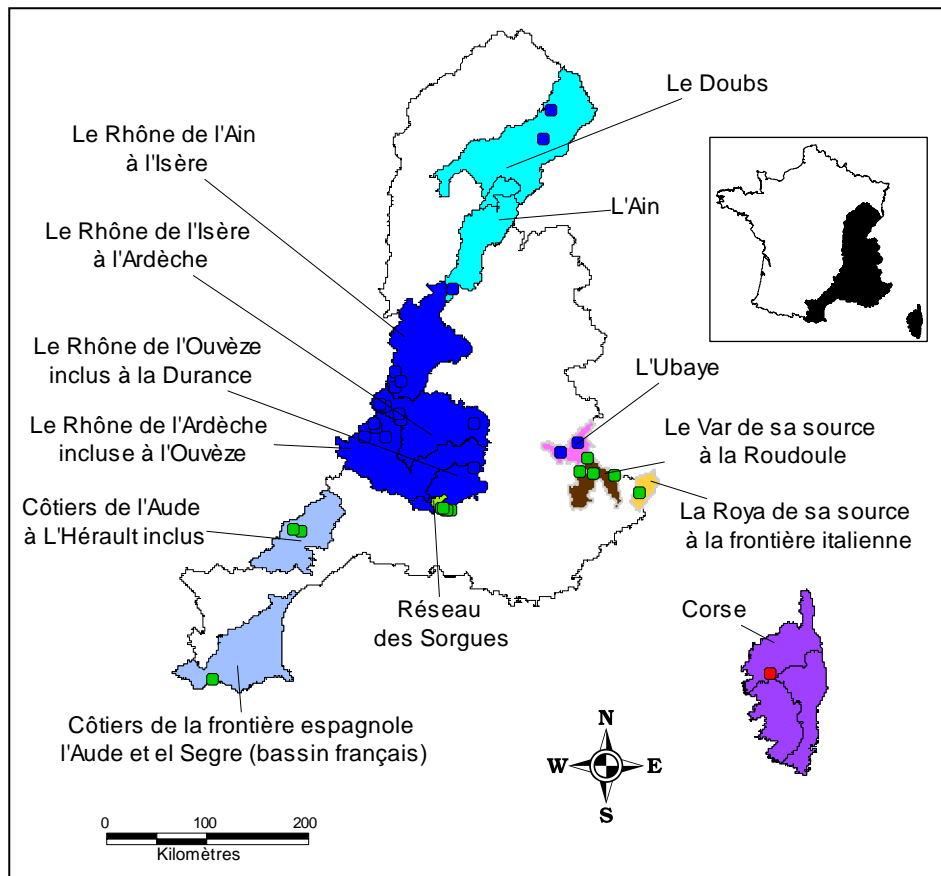


Fig. 6 : Synthèse cartographique de la différenciation de la lignée méditerranéenne de truite commune en France, selon Berrebi et al. (2006) et Marchand (2008) d'après l'étude de six locus microsatellites et l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). (Source : BD Carthage ®, IGN). Distinction au : ● : premier niveau ; ● : second niveau ; ● : troisième niveau de l'AFC. ■ = groupe « Corse » ; ■ = groupe « ouest » (bassin français du Rio Irati non représenté) ; ■ = type « Var » ; ■ = type « Roya » ; ■ = type « Sorgues » ; groupe « Rhône » dont ■ = groupe « Rhône moyen » ; ■ = groupe « haut-Rhône » ; ■ = type « Ubaye ».

En effet, les populations du bassin atlantique partagent trois haplotypes majeurs (ATcs1-3), globalement très proches des souches de pisciculture, fait déjà remarqué dans les études allozymiques de Krieg et Guyomard (1985) et Guyomard (1989). Les populations du bassin méditerranéen partagent essentiellement un seul haplotype (MEcs1). Cette faible divergence résulte probablement de goulots d'étranglement récents, notamment liés aux dernières glaciations. A l'inverse, nous avons vu que le marqueur microsatellite permet de distinguer aisément chaque affluent d'un même bassin et le **Tab. 6** ne rend pas compte de la totalité de la diversité à micro-échelle telle que développée à la **Fig. 6**.

Cette différence de sensibilité est classique entre marqueurs historiques à évolution lente (ici l'ADN mitochondrial), qui nous renseigne sur l'époque d'apparition des lignées maternelles et donc de formation des populations, et marqueurs hypervariables (les microsatellites), décrivant l'ancienneté de l'isolement entre populations sédentaires, ce qui justifie d'autant

mieux la nécessité d'examiner plusieurs systèmes génomiques pour être en mesure de comprendre parfaitement l'origine de chaque population.

Toutes ces informations sont essentielles pour la gestion de la truite. Les gestionnaires sont en effet régulièrement confrontés à la nécessité, à tort ou à raison, de repeupler, que ce soit en raison de la pression exercée par les pêcheurs ou de la disparition d'une population suite à une crue ou une pollution catastrophique. La question de la souche à déverser est toujours sensible :

- la gestion classique utilise des truites domestiques atlantiques avec les conséquences négatives qu'on imagine sur la conservation de la diversité et de la structure naturelle de l'espèce.
- la gestion patrimoniale, respectueuse de cette diversité naturelle, emploie soit des souches locales d'origine sauvage, soit induit la pratique de translocations (pêche et déplacement de nombreuses truites de tout âge). Décider dans ce cas de ce que l'on se doit de préserver (ne pas repeupler avec une souche du bassin voisin, par exemple) et de ce que l'on peut sacrifier (la micro-différence entre deux affluents du même fleuve) nécessite une connaissance précise des petites et grandes différenciations génétiques. Ainsi, il peut être considéré comme acceptable, faute de mieux, de repeupler un affluent de la Durance par des truites d'un autre affluent de la même rivière, mais refuser d'y déverser des truites du Doubs (souche de la pisciculture de Roquebillière). Le scientifique doit fournir les éléments d'information, c'est-à-dire le niveau de différenciation nucléaire et mitochondriale, et le gestionnaire, décider en connaissance de cause.

Littérature citée

- Antunes A., Faria R., Weiss S. et Alexandrino P.**, 2001. Complex evolutionary history in the brown trout: Insights on the recognition of conservation units. *Conservation Genetics*, **2**: 337-347.
- Aurelle D., Cattaneo-Berrebi G. et Berrebi P.**, 2002. Natural and artificial secondary contact in brown trout (*Salmo trutta*, L.) in the French western Pyrenees assessed by allozymes and microsatellites. *Heredity*, **89**: 171-183.
- Aurelle D. et Berrebi P.**, 1998. Microsatellite markers and management of brown trout *Salmo trutta fario* populations in southwestern France. *Genetics, Selection, Evolution*, **30** (Suppl.1): S75-S90.
- Aurelle D. et Berrebi P.**, 2001. Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta*, L.) populations from southwestern France: data from mitochondrial control region variability. *Molecular Ecology*, **10**: 1551-1561.
- Apostolidis A.P., Triantaphyllidis C., Kouvatsi A. et Economidis P.S.**, 1997. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography among *Salmo trutta* L. (Greek brown trout) populations. *Molecular Ecology*, **6**: 531-542.
- Baglinière J.L.**, 1991. La truite commune (*Salmo trutta* L.), son origine, son aire de répartition, ses intérêts économique et scientifique. In *La truite : biologie et écologie*. Baglinière J.L., Maise G. [eds]. INRA ed., Rennes, p.11-22.
- Bandelt H.J., Forster P. et Röhl A.**, 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 37-48.
- Bardakçi F., Degerli N., Ozdemir O. et Basibüyük H.H.**, 2006. Phylogeography of the Turkish brown trout *Salmo trutta* L.: mitochondrial DNA PCR-RFLP variation. *Journal of Fish Biology*, **68** (Suppl.A): 36-55.
- Behnke R.J.**, 1986. Brown trout. *Trout*, **27**: 42-47.
- Bernatchez L., Guyomard R. et Bonhomme F.**, 1992. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology*, **1**: 161-173.
- Bernatchez L. et Osinov A.**, 1995. Genetic diversity of trout (genus *Salmo*) from its most eastern native range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation. *Molecular Ecology*, **4**: 285-297.
- Bernatchez L.**, 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, **55**: 351-379.
- Berrebi P., Lasserre B., Dubois S., 2006**, Analyse génétique (microsatellites) des truites du Parc du Mercantour - Rapport final, 19 pages + annexes.

- Berrebi P. et Cherbonnel C.**, 2009. *Cartographie génétique des populations sauvages de truites françaises - Programme Genesalm - tome 1 - version du 15 décembre 2009*. Rapport de contrat du projet Genesalm. Université Montpellier 2, France: 22pp.
- Berrebi P. et Cherbonnel C.**, 2010. *Analyse génétique (microsatellites) des truites de l'aval du Guil : recherche des conséquences de la crue de 2008*. Rapport d'étude de Janvier 2010. Université Montpellier 2, France: 10pp
- Berrebi P. et Dubois S.**, 2007a. *Etude génétique du peuplement de truites fario de la Clarée*. Rapport d'étude de Mars 2007. Université Montpellier 2, France: 9pp.
- Berrebi P. et Dubois S.**, 2007b. *Etude génétique du peuplement de truites fario de la Biaysse*. Rapport d'étude de Décembre 2007. Université Montpellier 2, France: 10pp.
- Berrebi P., Dubois S., Recorbet B., Muracciole S., Mattei J.** 2007c. Les progrès en génétique obtenus lors du LIFE. In : *Guide de gestion de la truite macrostigma*, 52-60.
- Berrebi P. et Dubois S.**, 2008. *Etude génétique des truites de la Roya*. Rapport d'étude final de Janvier 2008. Université Montpellier 2, France: 15pp.
- Berrebi P., Dubois S., Recorbet B., Muracciole S. et Mattei J.**, 2007. Les progrès en génétique obtenus lors du LIFE dans *Guide de gestion de la truite macrostigma*, p.52-60.
- Berrebi P. et Minegishi Y.**, 2009. *Structure génétique des populations de truites du Buëch (affluent de la Durance)*. Rapport d'étude final d'Avril 2009. Université Montpellier 2, France: 20pp
- Berrebi P., Shao Z. et Barla C.**, 2010. *Composition génétique des truites du Haut Var et du Loup (Alpes Maritimes)*. Rapport d'étude de Janvier 2010. Université Montpellier 2, France: 10pp.
- Brown W.M., George Jr. M., Wilson A.C.**, 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **76**: 1967-1971.
- Cortey M. et García-Marín J.L.**, 2002. Evidence for phylogeographically informative sequence variation in the mitochondrial control region of Atlantic brown trout. *Journal of Fish Biology*, **60**: 1058-1063.
- Cortey M., Pla C. et García-Marín J.L.**, 2004. Historical biogeography of Mediterranean trout. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 831-844.
- Cortey M., Vera M., Pla C. et García-Marín J.L.**, 2009. Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**: 904-917.
- Desmarais E., Vigneron S., Buresi C. et Roizès G.**, 1995. *Détection du polymorphisme dans l'ADN: applications en biologie et médecine diagnostique, épidémiologique et pronostique*. Inserm publications., Paris.
- Duftner N., Weiss S., Medgyesy N. et Sturmbauer C.**, 2003. Enhanced phylogeographic information about Austrian brown trout populations derived from complete mitochondrial control region sequences. *Journal of Fish Biology*, **62**: 427-435.

- Elliott J.M.**, 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press publications., Oxford: xi+286 pp.
- Estoup A., Largiader C.R., Perrot E. et Chourrot D.**, 1996. Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **5**: 295-298.
- Estoup A., Rousset F., Michalakis Y., Cornuet J.M., Adriamanga M. et Guyomard R.**, 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology*, **7**: 339-353.
- Ferguson A. et Fleming C.C.**, 1983, Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in brown trout (*Salmo trutta* L.) and other salmonids. In *Protein polymorphism: adaptative and taxonomic significance*. Oxford G.S., Rollinson D. [eds]. Academic Press, London, p.86-99.
- Ferguson A., Taggart J.B., Prodöhl P.A., Mcmeel O., Thompson C., Stone C., McGinnity P. et Hynes R.A.**, 1995. The application of molecular markers to the study and conservation of fish populations, with special reference to *Salmo*. *Journal of Fish Biology*, **47** (Suppl. A): 103-126.
- García-Marín J.L., Utter F.M. et Pla C.**, 1999. Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants. *Heredity*, **77**: 313-323.
- Giuffra E., Bernatchez L. et Guyomard R.**, 1994. Mitochondrial control region and protein coding genes sequence variation among phenotypic forms of brown trout *Salmo trutta* from northern Italy. *Molecular Ecology*, **3**: 161-171.
- Griffiths A.M., Bright D. et Stevens J.R.**, 2009. Complete mitochondrial control region sequences indicate a distinct variety of brown trout *Salmo trutta* in the Aral Sea. *Journal of Fish Biology*, **74**: 1136-1142.
- Guindon S. et Gascuel O.**, 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, **52** (5): 696-704.
- Guyomard R.**, 1989. Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **314**: 118-135.
- Hamilton K.E., Ferguson A., Taggart J.B., Tómasson T., Walker A et Fahy E.**, 2006. Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: *Ldh-5* as a phylogeographic marker locus. *Journal of Fish Biology*, **35** (5): 651-664.
- Hayashi K.**, 1991. PCR-SSCP: a simple and sensitive method for detection of mutations in the genomic DNA. *Genome Research*, **1**: 34-38.
- Jacolin M.**, 1998. *Analyse SSCP de l'ADN mitochondrial de Salmo trutta, structuration génétique de l'espèce à l'échelle européenne et gestion génétique appliquée aux populations de truites corses*. Rapport de DESS. Université de Corte, France: 20pp.

- Klemtesen A., Amundsen P.A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F. et Mortensen E.,** 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., Brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**: 1-59.
- Kottelat M. et Freyhof J.,** 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Publisher Kottelat: Cornol, Switzerland.
- Krieg F. et Guyomard R.,** 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Genetics, Selection, Evolution*, **17** (2): 225-242.
- Librado P. et Rozas J.,** 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**: 1451-1452.
- MacCrimmon H.R. et Gots B.L.,** 1970. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*: further observations. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **27** (4): 811-818.
- MacCrimmon H.R. et Marshall T.L.,** 1968. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **25**: 2527-2548.
- Marchand P.,** 2008. *Projet GENESALM : Cartographie de la diversité génétique française chez la truite commune Salmo trutta L.* Rapport de Master 1. Université Jean Monnet, Saint-Etienne, France : 55pp.
- Marić S., Sušnik S., Simonović P. et Snoj A.,** 2006. Phylogeographic study of brown trout from Serbia based on mitochondrial DNA control region analysis. *Genetics, Selection, Evolution*, **38**: 411-430.
- Meraner A., Baric S., Pelster B. et Dalla Via J.,** 2007. Trout (*Salmo trutta*) mitochondrial DNA polymorphism in the centre of the marble trout distribution area. *Hydrobiologia*, **579**: 337-349.
- Nylander J.,** 2004. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Orita M., Suzuki Y., Sekiya T. et Hayashi K.,** 1989. Rapid and sensitive detection of point mutations and DNA polymorphisms using the polymerase chain reaction. *Genomics*, **5**(4): 874-879.
- Pakkasmaa S. et Piironen J.,** 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**: 231-239.
- Posada D. et Crandall K.A.,** 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**: 817-818.
- Ronquist F. et Huelsenbeck J.P.,** 2003. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**: 1572-1574.
- Sell J. et Spirkovski Z.,** 2004. Mitochondrial DNA differentiation between two forms of trout *Salmo letnica*, endemic to the Balkan Lake Ohrid, reflects their reproductive isolation. *Molecular Ecology*, **13**: 3633-3644.
- Schöffmann J., Sušnik S. et Snoj A.,** 2007. Phylogenetic origin of *Salmo trutta* L 1758 from Sicily, based on mitochondrial and nuclear DNA analyses. *Hydrobiologia*, **575**: 51-55.

- Snoj A., Melkič E., Sušnik S., Muhamedagić S. et Dovč P.**, 2002. DNA phylogeny supports revised classification of *Salmothymus obtusirostris*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**: 399-411.
- Snoj A., Bogut I. et Sušnik S.**, 2008. Evidence of a genetically distinct population of Vrljika softmouth trout *Salmo obtusirostris* Heckel evolved by vicariance. *Journal of Fish Biology*, **72**: 1945-1959.
- Sønstebø J.H., Borgstrøm R. et Heun M.**, 2007. Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) from the Hardangervidda mountain plateau (Norway) analyzed by microsatellite DNA: a basis for conservation guidelines. *Conservation Genetics*, **8**: 33-44.
- Splendiani A., Giovannotti M., Nisi Cerioni P., Caniglia M.L. et Caputo V.**, 2006. Phylogeographic inferences on the native brown trout mtDNA variation in central Italy. *Italian Journal of Zoology*, **73**: 179-189.
- Suárez J., Bautista J.M., Almodóvar A. et Machordom A.**, 2001. Evolution of the mitochondrial control region in Palaearctic brown trout (*Salmo trutta*) populations: the biogeographical role of the Iberian Peninsula. *Heredity*, **87**: 198-206.
- Sušnik S., Schöffmann J. et Snoj A.**, 2004. Phylogenetic position of *Salmo (Platysalmo) platycephalus* Behnke 1968 from south-central Turkey, evidence by genetic data. *Journal of Fish Biology*, **64**: 947-960.
- Sušnik S., Knizhin I., Snoj A. et Weiss S.**, 2006. Genetic and morphological characterization of a Lake Ohrid endemic, *Salmo (Acantholingua) ohridanus* with a comparison to sympatric *Salmo trutta*, *Journal of Fish Biology*, **68** (Suppl.A): 2-23.
- Sušnik S., Weiss S., Odak T., Delling B., Treer T. et Snoj A.**, 2007. Reticulate evolution: ancient introgression of the Adriatic brown trout mtDNA in softmouth trout *Salmo obtusirostris* (Teleostei: Salmonidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **90**: 139-152.
- Tamura K., Dudley J., Nei M. et Kumar S.**, 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology & Evolution*, **24** (8): 1596-1599.
- Van Houdt J.K.J., Pinceel J., Flamand M.C., Briquet M., Dupont E., Volckaert F.A.M. et Baret P.V.**, 2005. Migration barriers protect indigenous brown trout (*Salmo trutta*) populations from introgression with stocked hatchery fish. *Conservation Genetics*, **6**: 175-191.
- Weiss S., Antunes A., Schlötterer C., Alexandrino P.** 2000. Mitochondrial haplotype diversity among Portuguese trout *Salmo trutta* L. populations: relevance of the post-Pleistocene recolonization of northern Europe. *Molecular Ecology* **9**: 691-698
- Weiss S., Schlötterer C., Waidbacher H. et Jungwirth M.**, 2001. Haplotype (mtDNA) diversity of brown trout *Salmo trutta* in tributaries of the Austrian Danube: massive introgression of Atlantic basin fish – by man or nature? *Molecular Ecology*, **10**: 1241-1246.

Annexe 1 : Séquences de référence, références et numéros d'accession. Les astérisques indiquent les séquences en deux parties (fragments 5' et 3').

référence	n°	n	séquences	n° d'accession GENBANK	taxon
Antunes <i>et al.</i> , 2001	1	3	At12-14 ^a	AF330822 - AF330824	<i>S. trutta</i>
Apostolidis <i>et al.</i> , 1997	2	10	A-J ^a	U63786 - U63795	<i>S. trutta</i>
Aurette et Berrebi, 2001	3	10*	AB, AE, BB, BC, CF, DA, DB, DC, DG, DH ^b	AF188305 - AF188324	<i>S. trutta</i>
Bernatchez <i>et al.</i> , 1992	4	12*	ME1-2, MA1-3, DA1-2, AT1-2, AD1-3 ^b	M97962 - M97985	<i>S. trutta</i>
Bernatchez et Osinov, 1995	5	8	DA3-10 ^a	U18198 - U18205	<i>S. trutta</i>
Bobbio <i>et al.</i> , 1997 (NP)	6	8	sic, lat, sar, tir, emi, Dm1-3 ^a	Y11695 - Y11702	<i>S. trutta</i>
Ciesielski, 2001 (NP)	7	1	<i>S. trutta</i> Poland ^a	AF363686	<i>S. trutta</i>
Ciesielski et Brzuzan, 2003 (NP)	8	3	Rut19, Rut20, Slup32 ^a	AY236220 - AY236222	<i>S. trutta trutta</i>
Coombs <i>et al.</i> , 2002 (NP)	9	1	haplotype 1 ^a	AF545060	<i>S. trutta</i>
Cortey et García-Marín, 2000 (NP)	10	10	haplotype 1-10 (ATcs1-10)	AF273086 - AF273088 ; AF274574 - AF274580	<i>S. trutta</i>
Cortey <i>et al.</i> , 2004	11	39	MAcs1, MEcs1-15, ADcs1-20, ATcs11-13	AY836327 - AY836365	<i>S. trutta</i>
Cortey <i>et al.</i> , 2009	12	60	ATcs14-52, Ducs1-23	EF530476 - EF530535	<i>S. trutta</i>
Duftner <i>et al.</i> , 2003	13	12	At10, At11a, At11b, Da2, Da3, Da9, Da22, Da24, Da1a, Da1b, Da23a, Da23b	AY185568 - AY185579	<i>S. trutta</i>
Griffiths <i>et al.</i> , 2009	14	2	AFA2, AFE2	EU329720 - EU329721	<i>S. trutta oxianus</i>
Jadan <i>et al.</i> , 2008 (NP)	15	1	MaK ^b	FJ492948	<i>S. trutta</i>
Jadan <i>et al.</i> , 2009 (NP)	16	1	Da9a	GQ222380	<i>S. trutta</i>
Jamshidi et Kalbassi, 2009 (NP)	17	1	<i>S. caspius</i>	FJ770380	<i>S. trutta caspius</i>
		1	<i>S. caspius</i> A	FJ655772	<i>S. trutta caspius</i>
Marić <i>et al.</i> , 2006	18	8	Da-VI, Da-Dz, Da-Vr, Ad-Pe, Ad-Ti, Ad-Boz, Ad-Prz, Ma-s2 ^b	DQ318123 - DQ318130	<i>S. trutta</i>
Marić, 2007 (NP)	19	4	Ma-AL1 ; Ad-AL1-3 ^b	EU359768 - EU359771	<i>S. trutta</i>
Melkic <i>et al.</i> , 2005 (NP)	20	1	AdN	DQ297172	<i>S. trutta</i>
Meloni <i>et al.</i> , 2007 (NP)	21	4	R10, R34, R35, R57 ^a	EF689132 - EF689135	<i>S. trutta</i>
		11	M1-3, M5-12 ^a	EF689121 - EF689131	<i>S. marmoratus</i>

Annexe 1 : Suite.

référence	n°	n	séquences	n° d'accession GENBANK	taxon
		35	T1-4, T6-8, T12, T14-18, T21-24, T26-28, T30, T33, T35-37, T43, T46-47, T49-50, T52, T54, T56-58 ^a	EF689086 - EF689120	<i>S. marmoratus</i>
Meraner <i>et al.</i> , 2007	22	6	Da26, At1e, At1f, Ma1a, Ma2a, Ma2b	DQ841189 - DQ841194	<i>S. trutta</i>
Sell et Spirkovski, 2004	23	3	AD-s13, AD-s14, AD-s17 ^a	AY362183 - AY362185	<i>S. letnica</i>
		3	AD-s10, AD-s12, AD-s15 ^a	AY598350 - AY598352	<i>S. letnica</i>
		1	AD-s16 ^a	AY240158	<i>S. letnica</i>
Snoj <i>et al.</i> , 2002	24	4	Ma1, Da1, At1, Ad1 ^a	AF498755 - AF498758	<i>S. marmoratus</i>
Snoj <i>et al.</i> , 2004 (NP)	25	1	Ad13 ^a	AY653217	<i>S. trutta</i>
Splendiani <i>et al.</i> , 2006	26	5	At-s1, Me-s1, Me-s4, Ma-s5, Ad-s7 ^a	DQ002924-DQ002928	<i>S. trutta</i>
Suárez <i>et al.</i> , 2001	27	19	ER127, T7, U54, CE365, TI2, DU246, J53, S61, T5, DU240, AUA5, GA22, JA387, T2, LM20, STMAR2, JE1, MI9, PIG5	AF253541 - AF253559	<i>S. trutta</i>
Sušnik <i>et al.</i> , 2004	28	5*	Da1, Ma1, Ad1, Ad3, Ad4 ^b	AH012977 - AH012981	<i>S. trutta</i>
		1*	<i>S. platycephalus</i> ^b	AY260514	<i>S. platycephalus</i>
Sušnik <i>et al.</i> , 2004 (NP)	29	1*	Da26 ^b	AH014547	<i>S. trutta</i>
Sušnik <i>et al.</i> , 2006	30	4	haplotype 12-15	AY926570 - AY926573	<i>S. letnica</i>
Sušnik <i>et al.</i> , 2006 (NP)	31	3	haplotype 16-18	DQ381568 - DQ381570	<i>S. letnica</i>
		3	AD-C1, AD-M1, AD-Z1	DQ381565 - DQ381567	<i>S. trutta</i>
Sušnik <i>et al.</i> , 2007	32	1	Ad11 ^a	AY653218	<i>S. obtusirostris</i>
		1	Ad12 ^a	AY653216	<i>S. trutta</i>
Sušnik, 2008 (NP)	33	1	AdRc ^b	EU391632	<i>S. trutta</i>
Van Houdt <i>et al.</i> , 2005	34	8*	DAN1, ATL1-7 ^b	AY362846 - AY362861	<i>S. trutta</i>
Weiss <i>et al.</i> , 2000 (NP)	35	5	At5-9 ^a	AF321985 - AF321989	<i>S. trutta</i>
Weiss <i>et al.</i> , 2001	36	11	Da1+, Da2+, Da3+, Da9+, Da22-24, Ma2+, At1, At10, At11 ^a	AF321990 - AF322000	<i>S. trutta</i>
total		332			

NP=Données Non Publiées

^a Séquences incomplètes (<500pb)

^b Séquences incomplètes (<800pb)

Annexe 2 : Positions des sites variables de la région de contrôle mitochondriale au sein des différentes lignées haplotypiques de *Salmo trutta* : AT, AD, ME, DA, DU, MA. Le numéro de chaque nucléotide réfère à sa position dans la Fig. 2. Les points font référence au nucléotide identifié à la même position dans la séquence en tête de tableau. Les tirets indiquent les insertions/délétions. Les nucléotides sur fond gris indiquent les artéfacts opérateur (variations systématiques) ou les nucléotides localisés dans un fragment de séquence extérieur à la région de contrôle mitochondriale, qui n'ont pas été pris en compte dans la classification.

Haplotype	Séquence GENBANK	ref	Sites variables																																															
			-1	2	7	9	27	29	64	110	138	146	150	182	187	232	238	239	240	241	401	541	553	554	556	559	560	575	677	678	730	748	768	858	897	910	925	926	932	960	989	1001	+5							
Da1a	Da1a	13	G	C	-	A	A	A	C	A	T	-	G	T	G	T	-	G	A	G	C	C	A	C	T	T	-	-	-	T	C	C	A	A	T	A	A	C	T	-	T	T								
	Da1	24				
	Da1+	36				
	DA1	4	G	T				
	DAN1	34				
	Da1	28	T	G			
Da1b	Da1b	13				
DA AFE2	AFE2	14	G				
Da26	Da26	22			
	Da22	36	T			
	Da22	13	T			
DA-VI	DA-VI	18	G	G	T			
	Da2+	36	G		
Da2	DA2	4	G	G	T		
	Da2	13	G	
	Da9+	36	A	
	DA9	4	G	A		
Da9	Da9	13	A	
Da9a	Da9a	16	A	C	
DA AFA2	AFA2	14	G	A	
	DA4	5	A	A	
DA3	DA3	5	G	A	
	Da3+	36	A
	Da3	13	A
Da-Vr	Da-Vr	18	G	G	T	G	G	
J (DA-s14)	J (DA-s14)	2	G	A		
	Da24	36	C
Da24	Da24	13	C	T	
	Da23	36	A	.	.	.	A
Da23b	Da23b	13	A	.	.	.	A
Da23a	Da23a	13	A	.	.	.	A
DA10	DA10	5	G	A	
DA8	DA8	5	G	
DA5	DA5	5	G	G	A
Da-Dz	Da-Dz	18	G	T	
DA6	DA6	5	G	.	.	.	G	A	
DA7	DA7	5	G	.	.	G	
Da26	Da26	29	G	T	T	G	T	.	.	G	G	C	A	

Haplotype	Séquence GENBANK	ref	Sites variables																																			
			-7	9	13	29	47	83	93	150	182	200	232	268	414	460	484	495	541	544	559	560	678	694	730	748	768	873	896	903	922	939	940	960	979	995	1010	1023
	MEcs1	11	A	-	C	C	T	A	A	T	C	T	G	C	C	A	A	T	A	-	C	T	C	C	C	A	C	C	C	A	A	G	-	C	T	C	A	
MEcs1	S61	27	■
	T5	27	■
	J53	27	T
	H	2	■
	Me-s1	26	■
	I (ME-s3)	2	C
MEcs2	MEcs2	11	A
Me1	ME1	4	■	A	-	-	T	.	.	
MEcs18	MEcs18		A	.	.	
MEcs17	MEcs17	
MEcs3	MEcs3	11	G	.	.	
MEcs6	MEcs6	11	T	G	
MEcs19	MEcs19		T	
MEcs4	MEcs4	11	T	A	
MEcs5	MEcs5	11	T	
MEcs21	MEcs21		C	
MEcs24	MEcs24		T	-	
MEcs7	MEcs7	11	T	A	
MEcs8	MEcs8	11	A	.	.	.	T	
MEcs15	MEcs15	11	T	
MEcs9	MEcs9	11	C	
	lat	6	A	
MEcs11	MEcs11	11	A	
MEcs12	MEcs12	11	A	T	
MEcs20	MEcs20		A	.	.	.	G	.	C	T	.	
MEcs16	MEcs16		C
MEcs13	MEcs13	11	G	G	.	
MEcs23	MEcs23		■	G	.	A	G	T	.	
MEcs14	DU240	27	■	G	
	MEcs14	11	G	
MEcs22	MEcs22		■	G	G	.	A	G	T	.
MEcs10	MEcs10	11	G	
Me2	ME2	4	■	.	.	T	A	-	-		
ME Dm3	Dm3	6	.	.	T	T	
ME-s4	Me-s4	26	■	G	A	

Haplotypes	Séquence GENBANK	ref	Sites variables																				
			10	150	185	196	337	400	407	511	541	645	677	694	789	812	830	834	838	845	919	1007	1013
DUcs2	DUcs2	12	-	G	A	A	A	C	T	T	T	-	-	C	T	C	A	T	A	G	G	C	A
DUcs9	DUcs9	12	C
DUcs4	DUcs4	12	G
DUcs12	DUcs12	12	A	.	.	.
DUcs19	DUcs19	12	C	T	.
DUcs15	DUcs15	12	C	C	A
DUcs1	DUcs1	12	?	C
DUcs18	DUcs18	12	T	.	C
DUcs20	DUcs20	12	G	T	.
DUcs14	DUcs14	12	G	A	.	.	.
DUcs13	DUcs13	12	G
DUcs23	DUcs23	12	T	.	.	C
DUcs7	DUcs7	12	C	G
DUcs22	DUcs22	12	C	C
DUcs10	DUcs10	12	C	G	C
DUcs3	DUcs3	12	C
DUcs5	DUcs5	12	T	G
DUcs6	DUcs6	12	T
DUcs11	DUcs11	12	G	C
DUcs16	DUcs16	12	G	.	A	C	T	.
DUcs21	DUcs21	12	.	.	.	T	C
DUcs17	DUcs17	12	.	T	C
DUcs8	DUcs8	12	.	A	G
DU CE365	CE365	27	A	G	C
DU TI2	TI2	27	A	T	C

Haplotypes	Séquence GENBANK	ref	Sites variables																				
			6	47	116	182	268	269	296	359	399	541	559	560	730	748	768	910	+5	+8			
MAcs1	MAcs1	11	-	C	A	T	A	C	C	T	G	C	-	C	-	C	A	A	
	Ma1a	22
	G(MA-s1)	2
	Ma1	24
	MA1	4	A	-	-	.	T	T	.	.
MaK	MaK	15	T	-	
Ma1	Ma1	28	T	T	G	.	.	.	
Ma-AL1	Ma-AL1	19	A	
	Ma2+	36	T	
	M1	21	T	.	.	-	
	MA2	4	T	A	-	-	.	T	C	.	.	
Ma2b	Ma2b	22	T	
Ma2a	Ma2a	22	T	T	
MA-s2	MA-s2	19	T	.	.	.	T	
MA M12	M12	21	T	-	.	-	
MA T36	T36	21	G	.	.	.	-	
	T56	21	G	.	.	.	-	
MA T21	T21	21	.	.	.	G	-	
Ma3	MA3	4	.	.	.	C	.	T	A	-	-	.	T	C	.	.	
MA emi	emi	6	.	T	
MA-s5	MA-s5	26	C	

Haplotype	Séquence	ref	Sites variables																																	
			768	819	834	840	847	848	856	873	896	910	917	922	926	928	932	952	960	961	964	965	975	980	981	993	1001	1002	1006	1009	1010	1011	1015	1017	1022	+5
ADcs1	ADcs1	11	A	C	T	-	C	A	T	C	T	A	G	A	C	T	T	A	T	C	T	A	A	T	A	A	T	A	C	T	C	T	T	A	T	
	GA22	27
	B(AD-s1)	2
	Ad1	24
ADcs19	ADcs19	11
	ADcs4	11	T
<i>S. platycephalus</i>	<i>S. platycephalus</i>	28	T	T	G
ADcs21	ADcs21	A
ADcs6	ADcs6	11	.	.	C
ADcs8	ADcs8	11	.	A
ADcs9	ADcs9	11
ADcs5	ADcs5	11
ADcs2	ADcs2	11	?
AUA5	AUA5	27	G
Ad-Ti	Ad-Ti	18
ADhaplo12	Ad1	28	T	G
	haplo12	30	G
ADhaplo13	haplo13	30	G
ADcs7	ADcs7	11	.	C
ADcs18	ADcs18	11
ADhaplo17	haplo17	31	A
ADcs3	ADcs3	11
Ad-Pe	Ad-Pe	18
ADcs10	ADcs10	11	.	C
ADcs22	ADcs22	A
Ad-AL2	Ad-AL2	19
Ad4	Ad4	28	T	G
ADcs17	ADcs17	11	G
AD-Z1	AD-Z1	31	.	.	.	T	C
AD2	AD2	4	-	T
Ad11	Ad11	32
ADcs20	D(AD-s8)	2
	ADcs20	11
ADcs14	ADcs14	11
Ad-Prz	Ad-Prz	18
AD-C1	AD-C1	31	G	.	T	C	-	
AdN	AdN	20	?	?	.	-	G	G	-	?	.	.
ADhaplo18	haplo18	31
	C(AD-s7)	2
Ad-s7	Ad-s7	26
ADcs11	ADcs11	11
Ad-AL3	Ad-AL3	19
Ad12	Ad12	32
AD-M1	AD-M1	31	G
Ad-AL1	Ad-AL1	19
ADcs12	ADcs12	11
ADhaplo14	haplo14	30	G	G
ADhaplo15	haplo15	30	G	G
AD-s10 (F)	AD-s10	23	G
	F(AD-s10)	2
ADcs13	ADcs13	11
ADhaplo16	haplo16	31
	tir	6
AD3	AD3	4	-	T
	Ad3	28	T	G
ADcs23	ADcs23	G	.	T	C	-	G	.	G	
ADcs24	ADcs24	.	.	.	T	G	.	T	C	-	G	.	G	
ADcs25	ADcs25	C	G	.	T	C	-	G	
ADcs15	ADcs15	11
ADcs16	E(AD-s9)	2
	Ad13	25
	Ad-Boz	18
	ADcs16	11	G
AdRc	AdRc	33	
	AD-s12-17	23	