

Analyse phylogénétique de 30 populations de truites de Corse à partir d'un marqueur mitochondrial (région de contrôle)

Décembre 2012



La rivière Rizzanese, © Nadia AMAR, corsematin.com, 26/04/2011

Analyses statistiques, interprétation, rédaction : Christelle Tougard*
Analyses moléculaires : Zhaojun Shao

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier
UMR CNRS 5554 et UMR IRD 226
Université Montpellier II
Place Eugène Bataillon, cc065
F-34095 Montpellier cedex 05
*Tel : +33 (0)4 67 14 47 17
*Fax : +33 (0)4 67 14 36 22
*E-mail : christelle.tougard@univ-montp2.fr



1. Introduction

Depuis presque 20 ans, le laboratoire de génétique de l'Université Montpellier 2 effectue des analyses génétiques des truites de Corse, essentiellement sur le type "ancestral corse" ou "macrostigma". Les marqueurs utilisés ont été successivement les allozymes puis les microsatellites. Ces marqueurs dits "nucléaires" ont permis de caractériser des dizaines de populations en termes de proportion de gènes de types "corse ancestral", "méditerranéen" ou "domestique atlantique". Ces informations sont essentielles pour une gestion patrimoniale des truites.

Cependant, ces marqueurs sont soit imprécis (allozymes) soit très précis mais décrivant les événements récents (microsatellites). Il fallait donc compléter le tableau en rajoutant un marqueur capable de décrire l'histoire ancienne des peuplements, et surtout l'origine continentale des diverses lignées de truites naturelles de Corse. Ce marqueur ADN ne se situe pas dans les chromosomes du noyau cellulaire mais dans les mitochondries du cytoplasme. Traditionnellement, c'est la région de contrôle de cet ADN qui est séquencée. Cela permet de comparer les nouvelles séquences à celles publiées par de nombreux scientifiques internationaux.

Cette nouvelle phase des recherches effectuées en génétique sur le peuplement salmonicole de Corse devrait nous apporter un nouveau type d'information reliant l'île au continent.

2. Matériel et méthodes

a) Echantillonnage

Les truites que nous avons étudiées dans le cadre de ce projet proviennent de 30 populations (4 à 6 ind. / pop.) de Corse. Ces truites avaient été pêchées dans le cadre des programmes LIFE et OEC. Le choix des populations s'est fait en concertation avec Stéphane Muracciole (FCPPMA). Chaque population a été localisée sur une carte de Corse (Fig. 1) avec le concours de Carole Passigny-Hernandez (DREAL Corse). Les détails concernant ces populations (rivières, bassins versants, n° ISEM des individus, programmes) sont présentés dans le Tableau 1.

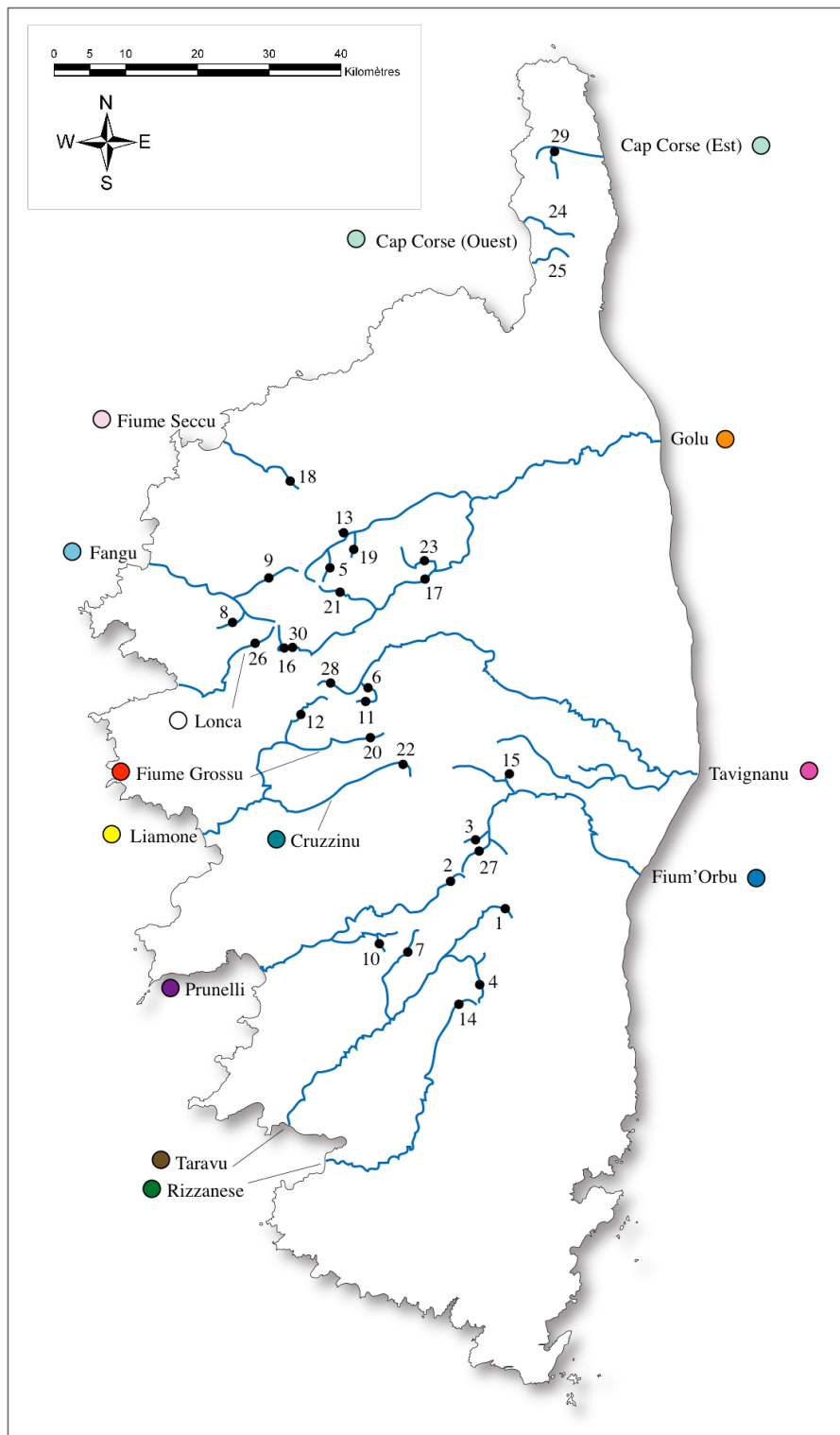


Figure 1 : Localisation des différentes populations corses étudiées dans le cadre du présent projet. Les numéros et les couleurs font référence, respectivement, aux rivières et aux bassins versants listés dans le Tableau 1.

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

	Rivière	Bassin Versant	Nb d'individus	Echantillons (n° ISEM)	Référence
1*	Uccialinu	Taravu	5	T08015-T08019	LIFE01
2	Val d'Ese	Prunelli	5	T08054-T08057, T08073	LIFE03
3	Rina	Fium'Orbu	5	T08094-T08097, T08113	LIFE05
4	Veraculongu	Taravu	5	T08115-T08119	LIFE06
5	A Manica	Golu	5	T08134, T08138, T08143, T08148, T08153	LIFE07
6	Paratella	Prunelli	5	T08197-T08201	LIFE10
7	Chjuva	Taravu	4	T08261-T08264	LIFE13
8	E Rocce	Fangu	5	T08314, T08318, T08323, T08328, T08333	LIFE16
9	Bocca Bianca	Fangu	6	T08334-T08336, T08338, T08343, T08348, T08353	LIFE17
10	Carnevalle	Prunelli	6	T08355-T08357, T08361-T08363	LIFE19
11	Puzzatelli	Tavignanu	5	T08368-T08372	LIFE20
12	Botaro	Liamone	5	T08399, T08403, T08408, T8413, T08417	LIFE22
13	E Ventose	Golu	5	T08530-T08534	LIFE31
14	Chjuvone	Rizzanese	5	T07703, T07707, T07712, T07717, T07721	LIFE35
15	Susinelle-Ruello	Fium'Orbu	5	T09232-T09236	LIFE42
16	E Radule	Golu	5	T10159-T10163	LIFE52
17	U Golu	Golu	5	T10179, T10183, T10188, T10193, T10198	LIFE53
18	Lette	Fiume Seccu	5	T10588, T10592, T10597, T10602, T10606	LIFE54
19	Corbica	Golu	5	T10788-T10792	LIFE60
20	Belle Bone	Fiume Grossu	5	T15388-T15392	OEC2
21	Ercu	Golu	5	T15408-T15412	OEC3
22	Corrachia	Cruzzinu	5	T15468-T15472	OEC6
23	Ancinu	Golu	5	T18483-T18487	OEC12
24	Olcani	Cap Corse (Ouest)	5	T18511-T18515	OEC13
25	Olmata du Cap	Cap Corse (Ouest)	5	T18531-T18535	OEC14
26	Forca a i Tassi	Lonca	5	T18584-T18587, T18603	OEC17
27	Pont de Marmano**	Fium'Orbu	5	T09212-T09216	LIFE41
28	Ninu	Tavignanu	5	T19862-T19866	OEC19
29	U Furcone	Cap Corse (Est)	5	T19957-T19961	OEC23
30	Haut Golu	Golu	4	T03088-T03091	-

* Numéro des populations sur la Figure 1 ; ** L'ADN des individus initialement choisis (Lataga, Ortolò ; rapport préliminaire 07/2012) n'a pu être amplifié.

b) Analyses moléculaires

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

- **Extraction de l'ADN** total avec la méthode dite Chelex / protéinase K^{1,2} à partir de fragments de nageoires des truites sélectionnées dans la banque de tissus de l'ISEM ;
- **Amplification du marqueur moléculaire** choisi, c'est-à-dire dans le cas présent, un fragment la région de contrôle de l'ADN mitochondrial (≈ 970 paires de base). Cette amplification s'est faite à l'aide des amorces PST (5'-CCCAAAGCTAAAATTCTAAAT-3') et FST (5'-GCTTTAGTTAAGCTACGC-3')³ ;
- **Obtention des séquences nucléotidiques**, support moléculaire nécessaire aux analyses statistiques⁴.

c) Analyses statistiques

Deux types d'analyses ont été principalement conduites :

- **Reconstructions phylogénétiques :**

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

Les reconstructions phylogénétiques ont été menées par le biais d'une méthode probabiliste : la méthode du maximum de vraisemblance (logiciel PhyML⁶). Dans un premier temps, un arbre phylogénétique a été construit à partir uniquement des séquences de truites de Corse pour voir comment se structurent les populations. Ensuite, nous avons replacé notre étude dans un contexte plus général, afin d'émettre des hypothèses sur l'origine des lignées de truites de Corse et plus particulièrement, sur la truite sauvage corse. Dans ce dernier cas, des

¹ Estoup *et al.* (1996) *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 5: 295-298.

² Walsh *et al.* (1999) *Biotechniques* 10: 506-513.

³ Cortey & Garcia-Marin (2002) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 831-844.

⁴ Plateforme Séquençage-Génotypage du LabEx CeMEB, Montpellier.

⁵ Tamura *et al.* (2011) *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.

⁶ Guidon & Gascuel (2003) *Systematic Biology* 52: 696-704.

séquences de truites continentales appartenant aux lignées connues (Adriatique AD, Duero DU, Atlantique AT, Marbrée MA, Méditerranéenne ME) de *Salmo trutta* (Annexe 1) ont donc été téléchargées d'une banque de données publiques (GenBank). Dans les deux cas, des séquences de saumon, *Salmo salar*, ont été utilisés comme groupe externe pour enraciner l'arbre (Annexe 1).

- Diversité et structure des populations :

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

La structure des populations a été étudiée par le biais d'un réseau d'haplotypes (variants génétiques). Les haplotypes ont été définis grâce au logiciel DnaSP, et le réseau a été construit avec le logiciel NETWORK⁸.

3. Résultats

a) Reconstructions phylogénétiques

L'alignement des séquences de la région de contrôle comporte 978 paires de base, dont 864 sites constants, 90 sites variables et 48 sites phylogénétiquement informatifs. Toutes les séquences de truites corses présentent un polyT de 14 T entre les positions 529 et 542, alors que la majorité des séquences de truite extraites de GenBank en possèdent 13 (hormis ATPIG5, ATT7, ATU54 et ER127).

Les figures 2 et 3 présentent la topologie des arbres obtenus avec la méthode du maximum de vraisemblance, respectivement, pour l'analyse ne considérant que les séquences de truites de Corse et celle comprenant les haplotypes de truites de Corse ainsi que ceux provenant de GenBank.

⁷ Ramos-Onzins & Rozas (2002) *Molecular Biology and Evolution* 19: 2092-2100.

⁸ <http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>

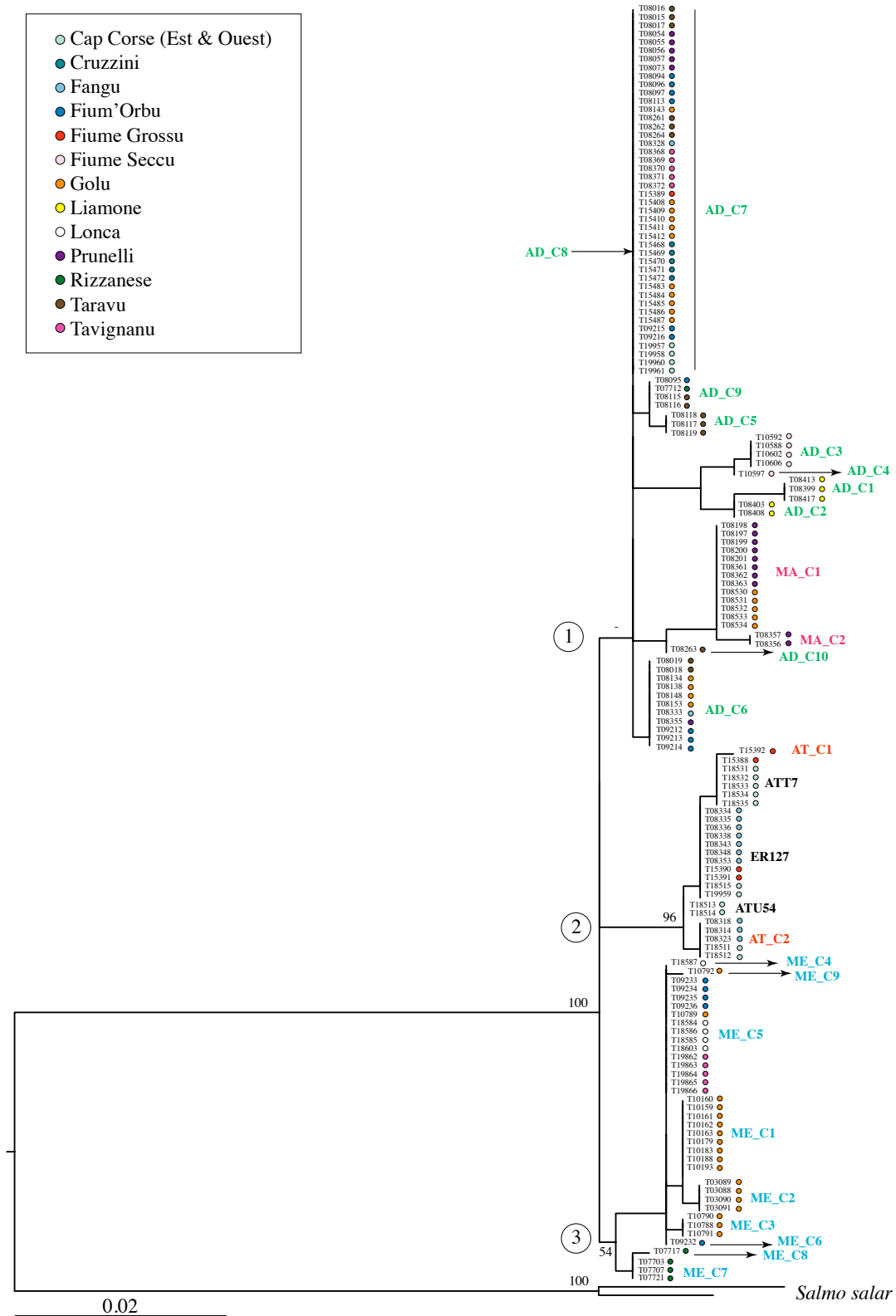


Figure 2 : Arbre reconstruit en maximum de vraisemblance à partir des séquences de la région de contrôle de truites de Corse. Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstraps ($\geq 50\%$). Les haplotypes identifiés sont indiqués majoritairement sur la droite de l'arbre.

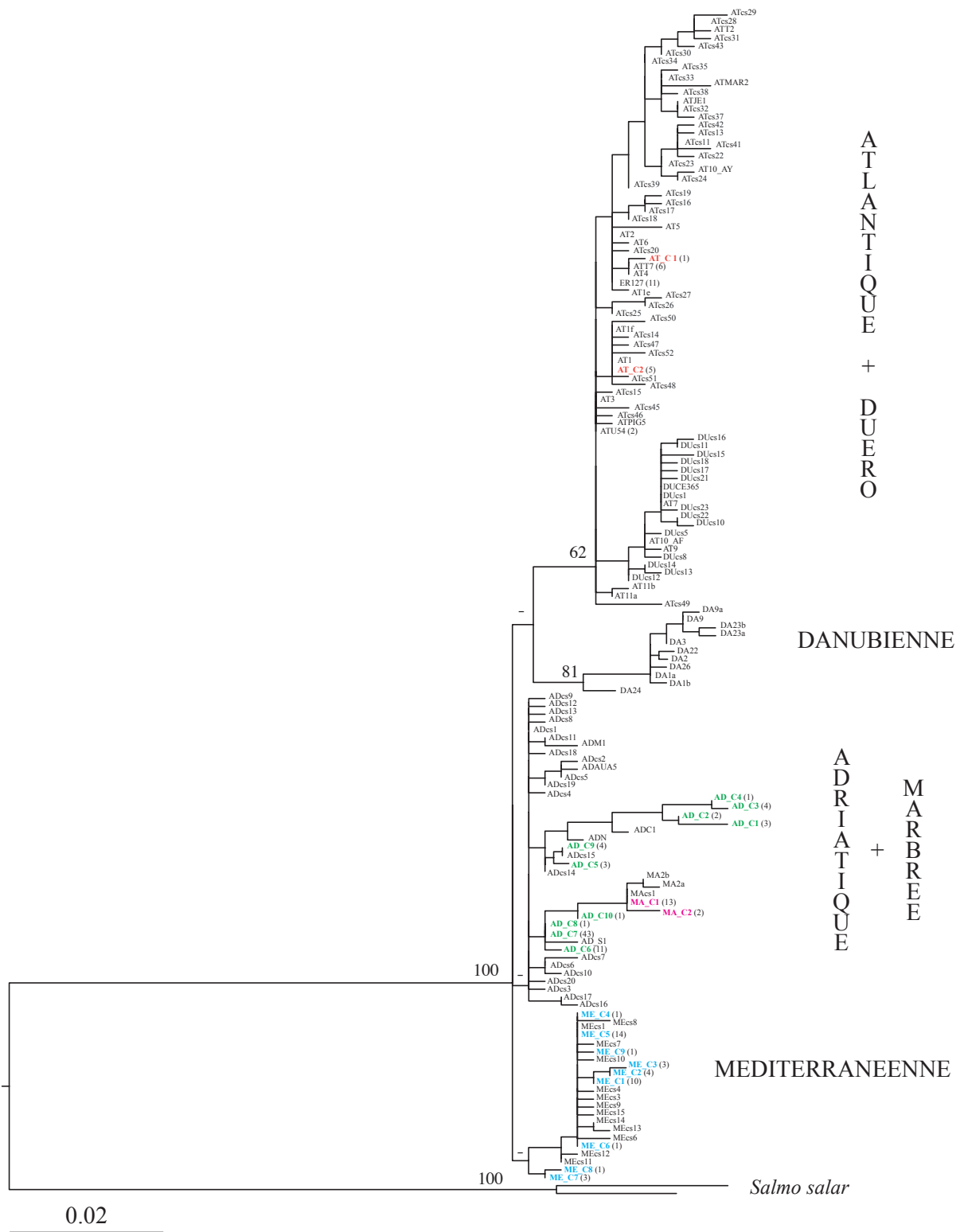


Figure 3 : Arbre reconstruit en maximum de vraisemblance à partir des haplotypes de truites de Corse et extraits de GenBank. Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstraps ($\geq 50\%$). Le nom des lignées est indiqué à droite de l'arbre. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de séquences correspondant à l'haplotype mentionné.

Dans les deux cas, la monophylie de *Salmo trutta* est hautement supportée (valeurs de bootstraps BP = 100%). Les truites de Corse se distribuent en trois clades (Fig. 2). Replacées dans un contexte général (Fig. 3), il apparaît que ces trois clades appartiennent à trois lignées connues de truites : Atlantique (AT), Adriatique (AD) + Marbrée (MA), Méditerranéenne (ME). Cependant, les relations de parentés entre ces trois clades corses (Fig. 2) ou entre les lignées connues de truites (Fig. 3) sont incertaines puisque peu ou pas supportées. Il est à noter la position particulière de la lignée MA au sein de la lignée AD. Nous ne reviendrons pas sur ce point plus loin, l'objet du présent rapport n'étant pas en lien avec la validité de cette lignée.

La distribution des truites de Corse au sein des lignées connues n'est pas homogène. Les populations se répartissent de la façon suivante :

- lignée AD : Taravu, Prunelli, Fium'Orbu, Golu, Fangu, Tavignanu, Cruzzini, Rizzanese, Cap Corse (Est), Fiume Seccu, Liamone ;
- lignée MA : Prunelli ;
- lignée ME : Lonca, Golu, Fium'Orbu, Tavignanu, Rizzanese ;
- lignée AT : Fiume Grossu, Cap Corse (Est & Ouest), Fangu.

b) Diversité génétique

Le pourcentage de divergence génétique a été estimé au sein des lignées mais aussi entre les lignées de truites Corse (Tab. 2). La divergence intra-lignée est comprise entre 0,03% et 0,21%, alors que la divergence inter-lignée est comprise entre 0,5% et 1,2%. Dans les deux cas, ces divergences sont faibles.

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

	d (S.E) ^a	MA_C	AD_C	ME_C	AT_C
MA_Corse	0,0003 (0,0000)	-	0,002 ^b	0,003	0,003
AD_Corse	0,0021 (0,0007)	0,005	-	0,003	0,003
ME_Corse	0,0017 (0,0008)	0,008	0,008	-	0,004
AT_Corse	0,0013 (0,0006)	0,010	0,010	0,012	-

^a et ^b = erreur standard

Les indices de diversité présentent des valeurs homogènes mais relativement faibles quelque soit la lignée considérée. La diversité nucléotidique (π) est comprise entre 0,12 et 0,24%, alors que la diversité haplotypique (h) est comprise entre 0,552 et 0,725. Enfin, le nombre moyen de nucléotides divergents lorsqu'on compare deux à deux les séquences (k) est compris entre 1,111 et 2,232.

Malgré des valeurs faibles de divergence et de diversité, la lignée en Corse qui présente le plus de diversité génétique semble être la lignée ME.

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

	N	nh	π	h (sd)	k
MA_Corse	15	2	0,0020	0,552 (0,137)	1,886
AD_Corse	73	10	0,0024	0,612 (0,060)	2,323
ME_Corse	38	9	0,0017	0,725 (0,052)	1,613
AT_Corse	19	5	0,0012	0,614 (0,095)	1,111

c) Structure des populations

Le réseau d'haplotypes obtenu (Fig. 4) pour les truites de Corse confirme que les populations se structurent selon les lignées connues de truites : AD, MA, ME et AT. Vingt-quatre haplotypes ont pu être identifiés pour les truites de Corse (cf. détail par lignée dans Tab. 4). Parmi ces haplotypes, trois existaient déjà (ATU54, ER127 et ATT7). Les 21 haplotypes restant semblent, en revanche, endémiques de Corse. Ces haplotypes ont été nommés dans le présent rapport AD_CX, ME_CX, MA_CX et AT_CX (X prenant une valeur différente à chaque haplotype). Seuls les haplotype ME_C5 et MA_C1 se différencient d'un haplotype extrait de GenBank (Mecs1⁹ et MA1a¹⁰) au niveau du polyT (respectivement 14 et 13 T), les autres haplotypes présentant une à plusieurs mutations tout le long de la région de contrôle. Les haplotypes phylogénétiquement proches des haplotypes identifiés en Corse sont originaires pour :

⁹ Cortey *et al.* (2004) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 831-844.

¹⁰ Meraner *et al.* (2007) *Hydrobiologia* 579: 337-349.

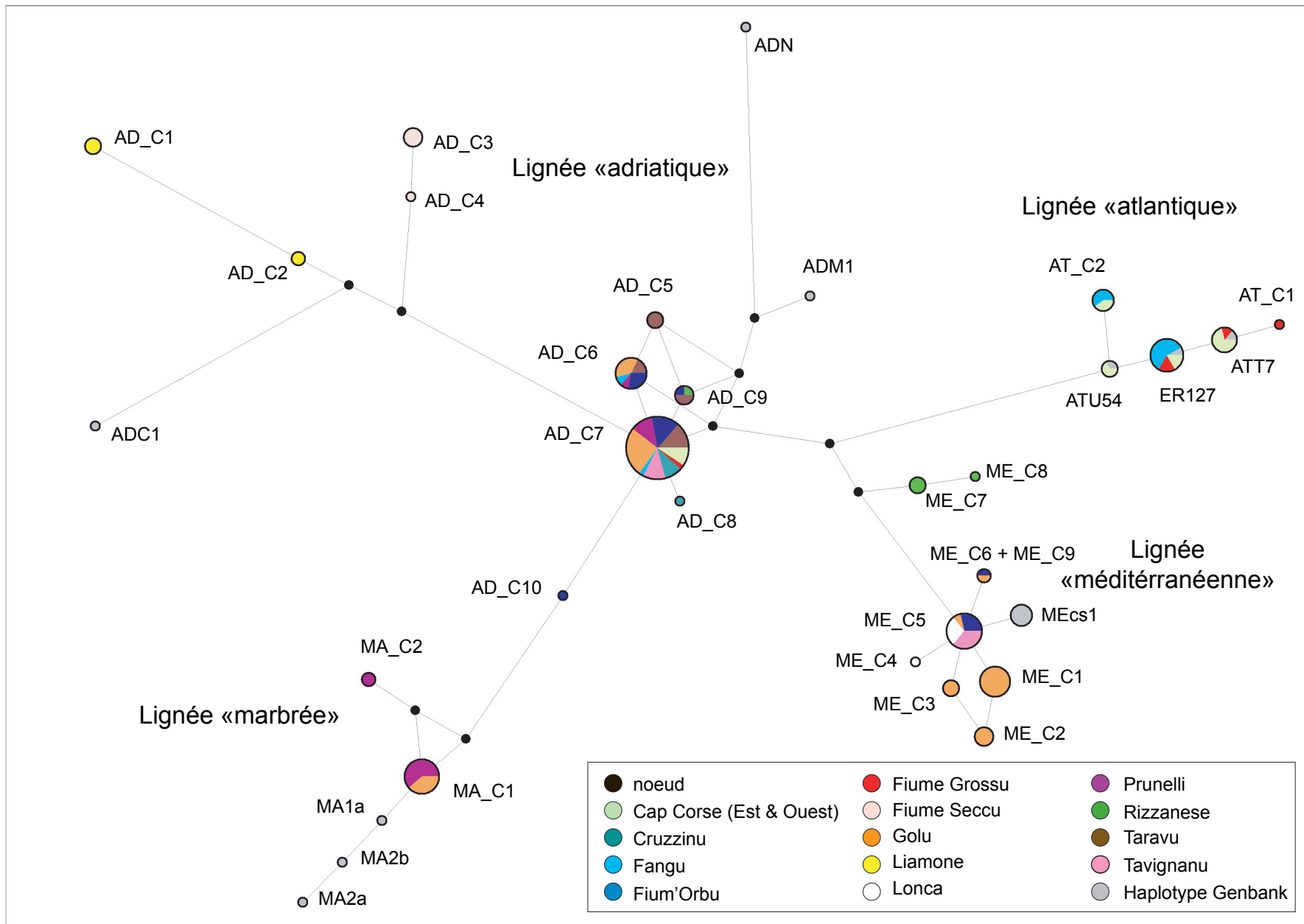


Figure 4 : Réseau obtenu à partir des haplotypes de truites de Corse et des haplotypes extraits de GenBank les plus proches phylogénétiquement.

Tableau 4 : Liste des populations (rivières). Pour chacune, sont mis en correspondance les résultats antérieurs (microsatellites) avec les résultats présents (ADN mitochondrial).

	Rivière	Bassin Versant	Microsatellites	Lignée ADNmt	Haplotypes	Echantillons (n° ISEM)	Référence
1	Uccialinu	Taravu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7 ^a	T08015-T08019	LIFE01
2	Val d'Ese	Prunelli	100% C	5 AD	AD_C7	T08054-T08057, T08073	LIFE03
3	Rina	Fium'Orbu	100% C	5 AD	AD_C7, AD_C9	T08094-T08097, T08113	LIFE05
4	Veraculongu	Taravu	100% C	5 AD	AD_C5, AD_C9	T08115-T08119	LIFE06
5	A Manica	Golu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7	T08134, T08138, T08143, T08148, T08153	LIFE07
6	Paratella	Prunelli	100% C	5 MA	MA_C1	T08197-T08201	LIFE10
7	Chjuva	Taravu	90% C 5% Me 5% At	4 AD	AD_C7, AD_C10	T08261-T08264	LIFE13
8	E Rocce	Fangu	90% C 10% At	2 AD, 3 AT	AD_C6, AD_C7, AT_C2	T08314, T08318, T08323, T08328, T08333	LIFE16
9	Bocca Bianca	Fangu	89% C 11% At	6 AT	ER127^b	T08334-T08336, T08338, T08343, T08348, T08353	LIFE17
10	Carnevalle	Prunelli	100% C	1 AD, 5 MA	AD_C6, MA_C1, MA_C2	T08355-T08357, T08361-T08363	LIFE19
11	Puzzatelli	Tavignanu	100% C	5 AD	AD_C7	T08368-T08372	LIFE20
12	Botaro	Liamone	81% C 17% Me	5 AD	AD_C1, AD_C2	T08399, T08403, T08408, T8413, T08417	LIFE22
13	E Ventose	Golu	100% C	5 MA	MA_C1	T08530-T08534	LIFE31
14	Chjuvone	Rizzanese	100% C	1 AD, 4 ME	AD_C9, ME_C7, ME_C8	T07703, T 07707, T07712, T07717, T07721	LIFE35
15	Susinelle-Ruello	Fium'Orbu	89% C 11% Me	5 ME	ME_C6, ME_C5	T09232-T09236	LIFE42
16	E Radule	Golu	100% C	5 ME	ME_C1	T10159-T10163	LIFE52
17	U Golu	Golu	100 Me	5 ME	ME_C1	T10179, T010183, T10188, T10193, T10198	LIFE53
18	Lette	Fiume Seccu	100% C	5 AD	AD_C3, AD_C4	T10588, T10592, T10597, T10602, T10606	LIFE54
19	Corbica	Golu	100% C	5 ME	ME_C3, ME_C5, ME_C9	T10788-T10792	LIFE60
20	Belle Bone	Fiume Grossu	96% C 4% At	1 AD, 4 AT	AD_C7, ATT7, ER127, AT_C1	T15388-T15392	OEC2
21	Ercu	Golu	94% C 6% At	5 AD	AD_C7	T15408-T15412	OEC3
22	Corrachia	Cruzzinu	95% C 5% At	5 AD	AD_C7, AD_C8	T15468-T15472	OEC6
23	Ancinu	Golu	97% C 3% At	5 AD	AD_C7	T18483-T18487	OEC12
24	Olcani	Cap Corse (Ouest)	99% C 1% At	5 AT	AT_C2, ATU54, ER127	T18511-T18515	OEC13
25	Olmata du Cap	Cap Corse (Ouest)	98% C 2% At	5 AT	ATT7	T18531-T18535	OEC14
26	Forca a i Tassi	Lonca	100% C	5 ME	ME_C5, ME_C4	T18584-T18587, T18603	OEC17
27	Pont de Marmano	Fium'Orbu	100% C	5 AD	AD_C6, AD_C7	T09212-T09216	LIFE41
28	Ninu	Tavignanu	90% Me 10% C	5 ME	ME_C5	T19862-T19866	OEC19
29	U Furcone	Cap Corse (Est)	95% ? 5% At	4 AD, 1 AT	AD_C7, ER127	T19957-T19961	OEC23
30	Haut Golu	Golu	-	4 ME	ME_C2	T03088-T03091	-

^a haplotypes endémiques de Corse ad_CX, MA_CX, ME_CX et AT_CX ; ^b en gras, haplotypes existant dans GenBank

- la lignée AD_CX : Serbie, Monténégro, Bosnie-Herzégovine ;
- la lignée MA_CX : le Nord de l'Italie (Sud Tyrol) ;
- la lignée ME_CX : l'Est de l'Espagne ;
- la lignée AT_CX : le Nord de l'Atlantique.

Il existe certaines contradictions lorsqu'on compare les résultats obtenus avec un marqueur mitochondrial (la région de contrôle) avec les résultats antérieurement obtenus à partir de marqueurs nucléaires (microsatellites). C'est particulièrement vrai pour les rivières Paratella, Bocca Bianca, E Ventose, E Radule, Corbica et Forca a i Tassi (Tab.4). De manière générale, les contradictions entre les lignées naturelles (AD, ME et MA) sont probablement dues à des hybridations anciennes et sont donc naturelles. Les contradictions entre lignées naturelles et la lignée AT (domestique) sont des erreurs d'assignation des microsatellites (erreurs à corriger).

4. Interprétation - Conclusion

L'analyse de l'ADN mitochondrial (région de contrôle) de 30 populations de truites de Corse confirme l'appartenance de ces truites aux lignées adriatique (AD), marbrée (MA), méditerranéenne (ME) et atlantique (AT), comme mis en évidence par les études antérieures basées sur l'analyse de marqueurs nucléaires (microsatellites). En revanche, il n'est pas possible de définir des sous-unités, comme ce fut le cas avec les microsatellites (types Prunelli, Fangu, Taravu, Rizzanese, Fium'Orbu et Tavignanu). Ceci est notamment dû au plus pouvoir de résolution du marqueur mitochondrial analysé.

Parmi ces populations, 15 populations avaient un génotype 100% Corse à partir des analyses nucléaires. A partir des analyses mitochondriales, 16 populations semblent posséder 100% d'haplotypes Corse (AD et/ou MA). Des contradictions ont été révélées lorsque l'on regarde en détail le contenu « génétique » de l'ensemble des populations, certaines ayant majoritairement des haplotypes AT ou ME alors qu'elles ont un génotype majoritairement Corse. Ces différences résultent principalement des problèmes liés aux méthodes d'assignation utilisées pour l'analyse des microsatellites (cf. rapport 12/2011 de P. Berrebi¹¹). De plus, les marqueurs nucléaires et mitochondriaux n'ont pas le même taux d'évolution, le taux étant plus rapide plus les premiers. Ainsi les marqueurs mitochondriaux permettent de

¹¹ Berrebi (2011) Description génétique de cinq populations de truites corses basée sur six locus microsatellites.

connaître l'histoire ancienne des populations, alors que les microsattellites racontent une histoire plus récente et sont donc plus amène à enregistrer les introgressions récentes.

D'après nos reconstructions phylogénétiques et le réseau d'haplotypes, l'origine des différentes lignées pourrait se situer dans les Balkans pour les individus AD de Corse, dans l'Est de l'Espagne pour les individus ME et dans le Nord de l'Italie pour les individus MA. L'arrivée de ces lignées en Corse pourrait être liée à un abaissement du niveau de la Méditerranée ; notamment durant le Quaternaire. En revanche, l'origine lointaine des individus AT, à savoir le Nord de l'Atlantique, laisse à penser que l'arrivée de cette lignée en Corse est le résultat des repeuplements en truites domestiques. Quoiqu'il en soit, le niveau faible de diversité génétique de ces populations en fait des populations fragiles à tout événement pouvant impacter leur démographie.

Des compléments d'information pourraient être apportés sur l'origine tant géographique que temporelle de ces truites de Corse : (1) en augmentant le jeu de données des populations continentales (notamment France, Espagne, Italie) car les données disponibles dans GenBank sont trop partielles ; (2) en utilisant la méthode des datations moléculaires pour dater et identifier les événements qui ont favorisé l'arrivée des truites en Corse. Pour ce deuxième point, dans la mesure où les relations entre les lignées ne sont pas hautement résolues, il sera nécessaire de combiner l'analyse de la région de contrôle à un autre marqueur mitochondrial moins variable comme le gène du cytochrome *b*.

En perspective donc, nous proposons un complément d'analyses en 2013 consistant d'une part à compléter les séquences de truites de Corse déjà obtenues par le séquençage d'une autre zone mitochondriale (cytochrome *b*), et d'autre part à analyser des localités continentales stratégiques avec les deux marqueurs mitochondriaux.

Fait à Montpellier le 13 décembre 2012.

Annexe 1 : Liste des haplotypes extraits de GenBank et utilisés pour l'obtention de l'arbre phylogénétique présenté en Figure 3.

	N° Accession Genbank	Références Bibliographiques
<i>Salmo strutta</i>		
Lignée DU		
DUcs1	EF530513	Cortey <i>et al.</i> (2009)
Ducs5	EF530517	Cortey <i>et al.</i> (2009)
Ducs8	EF530520	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs10	EF530522	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs11	EF530523	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs12	EF530524	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs13	EF530525	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs14	EF530526	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs15	EF530527	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs16	EF530528	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs17	EF530529	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs18	EF530530	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs21	EF530533	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs22	EF530534	Cortey <i>et al.</i> (2009)
DUcs23	EF530535	Cortey <i>et al.</i> (2009)
Lignée AT		
ATcs11	AY836327	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ATcs13	AY836329	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ATcs14	EF530476	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs15	EF530477	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs16	EF530478	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs17	EF530479	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs18	EF530480	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs19	EF530481	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs20	EF530482	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs22	EF530484	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs23	EF530485	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs24	EF530486	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs25	EF530487	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs26	EF530488	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs27	EF530489	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs28	EF530490	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs29	EF530491	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs30	EF530492	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs31	EF530493	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs32	EF530494	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs33	EF530495	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs34	EF530496	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs35	EF530497	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs37	EF530499	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs38	EF530500	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs39	EF530501	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs41	EF530502	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs42	EF530503	Cortey <i>et al.</i> (2009)

ATcs43	EF530504	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs45	EF530505	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs46	EF530506	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs47	EF530507	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs48	EF530508	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs49	EF530509	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs50	EF530510	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs51	EF530511	Cortey <i>et al.</i> (2009)
ATcs52	EF530512	Cortey <i>et al.</i> (2009)
AT1e	DQ841192	Meraner <i>et al.</i> (2007)
AT1f	DQ841193	Meraner <i>et al.</i> (2007)
AT1	AF273086	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT2	AF273087	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT3	AF274574	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT4	AF274575	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT5	AF274576	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT6	AF274577	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT7	AF274578	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT9	AF274579	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT10_AF	AF274580	Cortey & Garcia-Marin, unpubl.
AT10_AY	AY185577	Duftner <i>et al.</i> (2003)
AT11a	AY185578	Duftner <i>et al.</i> (2003)
AT11b	AY185579	Duftner <i>et al.</i> (2003)
ATPIG5	AF253559	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ATJE1	AF253557	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ATMar2	AF253556	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ATT2	AF253554	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ATU54	AF253543	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ATT7	AF253542	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ER127	AF253541	Suarez <i>et al.</i> (2001)
Lignée AD		
ADAUA5	AF253551	Suarez <i>et al.</i> (2001)
ADC1	DQ381567	Susnik <i>et al.</i> (2007)
ADM1	DQ381566	Susnik <i>et al.</i> (2007)
ADZ1	DQ381565	Susnik <i>et al.</i> (2007)
ADN	DQ297172	Melkic <i>et al.</i> , unpubl.
ADcs1	AY836330	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs2	AY836331	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs3	AY836332	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs4	AY836333	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs5	AY836334	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs6	AY836335	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs7	AY836336	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs8	AY836337	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs9	AY836338	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs10	AY836339	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs11	AY836340	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs12	AY836341	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs13	AY836342	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs14	AY836343	Cortey <i>et al.</i> (2004)

ADcs15	AY836344	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs16	AY836345	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs17	AY836346	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs18	AY836347	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs19	AY836348	Cortey <i>et al.</i> (2004)
ADcs20	AY836349	Cortey <i>et al.</i> (2004)
Lignée MA		
MA1a	DQ841191	Meraner <i>et al.</i> (2007)
MA2a	DQ841189	Meraner <i>et al.</i> (2007)
MA2b	DQ841190	Meraner <i>et al.</i> (2007)
Lignée ME		
MEcs1	AY836350	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs3	AY836352	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs4	AY836353	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs6	AY836355	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs7	AY836356	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs8	AY836357	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs9	AY836358	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs10	AY836359	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs11	AY836360	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs12	AY836361	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs13	AY836362	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs14	AY836363	Cortey <i>et al.</i> (2004)
MEcs15	AY836364	Cortey <i>et al.</i> (2004)
Lignée DA		
DA26	DQ841194	Meraner <i>et al.</i> (2007)
DA24	AY185576	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA23b	AY185575	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA23a	AY185574	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA22	AY185573	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA9	AY185572	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA9a	GQ222380	Jadan <i>et al.</i> , unpubl.
DA3	AY185571	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA2	AY185570	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA1b	AY185569	Duftner <i>et al.</i> (2003)
DA1a	AY185568	Duftner <i>et al.</i> (2003)
<i>Salmo salar</i>		
GQ376145	GQ376145	Machado-Schiaffino <i>et al.</i> , unpubl.
GQ376150	GQ376150	Machado-Schiaffino <i>et al.</i> , unpubl.