

THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de Recherche : Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement

Structure de Recherche : Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome

Discipline : Biologie

Spécialité : Ecologie aquatique et Génétique des populations

Présentée et soutenue le 03/12/2022 par :

Keltoum OUASSAL

Diversité génétique mitochondriale, phylogéographie et histoire démographique des poissons indigènes des eaux continentales du Maroc : Cas des genres *Luciobarbus*, *Cobitis* et *Coptodon*

JURY

Abdelaziz BENHOUSSA	PES, Université Mohammed V de Rabat, Faculté des Sciences	Président
Hocein BAZAIRI	PES, Université Mohammed V de Rabat, Faculté des Sciences	Rapporteur/Examinateur
Bouabid BADAOUI	PES, Université Mohammed V de Rabat, Faculté des Sciences	Rapporteur/Examinateur
Majida EL ALAMI	PES, Université Abdelmalek Essaâdi de Tétouan, Faculté des Sciences	Rapporteur/Examinateur
Ignacio DOADRIO	Professeur chercheur au MNCN de Madrid, Espagne	Co-Directeur de thèse
Hassane JAZIRI	PES, Université Mohammed V de Rabat, Faculté des Sciences	Directeur de thèse

Année Universitaire : 2021/2022



Dédicace

Je dédie ce travail

À mes chers parents Rokia et Miloud. Merci pour vos encouragements et votre soutien qui m'ont permis d'arriver où j'en suis aujourd'hui. Que Dieu vous bénisse et vous accorde santé et bonheur,

À ma douce sœur Fatima,

À mon petit frère Mohamed,

À toute ma famille,

À mes chères amies, Salma, Hanae, Malika, Mouna et Loubna,

Les mots me manquent pour décrire ce que je ressens pour vous tous, si ce n'est que je suis très heureuse lorsque nous sommes tous ensemble...

Avec tout mon amour

KELTOUM

Remerciements

La présente thèse de Doctorat s'inscrit dans le cadre d'une codirection au sein de la Faculté des Sciences de l'Université Mohammed V de Rabat, Maroc, et du Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid, Espagne. L'étude a porté sur la diversité génétique chez les poissons des eaux continentales du Maroc. Les travaux présentés dans le mémoire ont été effectués au sein du laboratoire « Biodiversité, Ecologie et Génome » (Responsable de Structure de Recherche : Professeur **Abdelaziz BENHOUSSA**) sous l'encadrement des Professeurs **Hassane JAZIRI** et **Ahmed YAHYAOU** et du laboratoire de « Systématique Moléculaire et Génétique des Populations » au Département de Biodiversité et Biologie Evolutive du Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid sous la direction du Professeur **Ignacio DOADRIO**. Les travaux de cette thèse ont été financés grâce au projet N° PPR/2015/1 soutenu par MENFPESRS et CNRST « Impact des changements climatiques sur la diversité génétique des poissons des eaux douces du Maroc ».

La rédaction de ce mémoire de thèse n'aurait pu avoir lieu sans l'aide et l'encadrement assurés par de nombreuses personnes auxquelles j'aimerais exprimer ma profonde gratitude et mes sincères remerciements, notamment les membres du comité de suivi de ma thèse.

Mes vifs remerciements à mon directeur de thèse, **Monsieur Hassane JAZIRI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir agréablement accepté de diriger ma thèse de doctorat et pour m'avoir généreusement transmis son savoir et son expertise sur les thématiques de la génétique des populations. Je le remercie pour sa disponibilité, son dévouement, ses précieux conseils, ses généreuses orientations et pour le soutien qu'il n'a cessé de m'apporter durant la réalisation de ma thèse.

J'exprime ma profonde gratitude à mon ancien directeur de thèse **Monsieur Ahmed YAHYAOU**, Professeur retraité de l'Enseignement Supérieur de la Faculté des Sciences de Rabat, pour m'avoir encadré tout au long de ma thèse et pour m'avoir généreusement transmis son savoir. Son dévouement, son engagement et ses encouragements m'ont été d'une grande motivation.

J'adresse mes plus grands remerciements et ma vive gratitude à mon codirecteur de thèse, **Monsieur Ignacio DOADRIO**, Professeur de recherche au Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid, pour m'avoir accueilli au sein d'une institution aussi prestigieuse que le

MNCN de Madrid. Je le remercie aussi pour ses critiques constructives, sa patience et le grand soin qu'il a apporté à mon travail.

Je tiens à exprimer mes vifs remerciements aux membres du jury, à commencer par son Président, **Monsieur Abdelaziz BENHOUSA**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, qui m'a amplement honoré en acceptant de présider le jury de ma thèse de Doctorat. Qu'il trouve ici toute ma reconnaissance et ma gratitude.

J'adresse mes remerciements à **Monsieur Hocein BAZAIRI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir accepté d'être rapporteur, sa participation au jury m'honore amplement. Je lui adresse mes sentiments les plus respectueux.

J'adresse mes sincères remerciements à **Monsieur Bouabid BADAoui**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir accepté d'être rapporteur. Sa participation au jury est pour moi un grand honneur, qu'il trouve ici ma profonde reconnaissance.

Mes vifs remerciements se dirigent vers **Madame Majida EL ALAMI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à l'Université Abdelmalek Essaâdi de Tétouan, pour avoir agréablement accepté d'être rapporteur de ce travail et de faire partie de mon jury de thèse. Qu'elle soit assurée de ma sincère reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma plus grande estime à **Madame Silvia Perea** pour m'avoir prodigué de nombreux conseils et beaucoup de reconnaissance à mes collègues de laboratoire **Monsieur Mohamed EL AMMOURI** et **Madame Salma BENMOKHTAR** pour leur partage d'informations concernant le logiciel Qgis et pour leur aide dans la construction des bassins versants marocains.

J'adresse mes profonds remerciements au Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat et au Directeur du Centre de Recherche Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement.

Je tiens à exprimer ma gratitude au personnel (professeurs, techniciens, étudiants...) du Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome et du Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid, pour leur sympathie, leur gentillesse et pour m'avoir permis de réaliser ce travail dans un environnement agréable.

Mes remerciements s'adressent également à tous mes enseignants et professeurs, qui ont contribué au développement de mes connaissances et compétences scientifiques.

Résumé

La conservation de la biodiversité implique non seulement la préservation de taxons spécifiques, mais aussi la préservation de la diversité génétique à l'intérieur des taxons. Bien que les données moléculaires semblent être essentielles pour la gestion de la conservation des poissons des eaux continentales, les informations sur la diversité génétique des populations de ces poissons au Maroc restent peu nombreuses. L'objectif principal de cette étude basée sur l'utilisation d'un marqueur mitochondrial, le cytochrome b, est de présenter des informations génétiques et biogéographiques chez onze espèces de poissons des eaux continentales appartenant aux genres *Cobitis*, *Coptodon* et *Luciobarbus* provenant de différentes localités. Cette étude a confirmé la présence de deux lignées évolutives divergentes au sein des genres *Luciobarbus* et *Cobitis*. Les résultats de structure génétique et de phylogéographie basés sur la mesure F_{st} et les réseaux d'haplotypes ont révélé des éléments clés concernant les patrons de structure génétique chez les trois genres étudiés et ont montré la présence de deux haplogroupes bien distinctes au sein du *C. maroccana* des bassins du Loukkos et Sebou. Au niveau populationnel, l'analyse et la cartographie de la diversité génétique nous a permis de conclure que les populations ayant la plus grande superficie et les espèces de petite taille présentaient le plus haut niveau de diversité génétique. Ainsi, les populations du nord du pays se trouvant dans des petits bassins ont de faibles valeurs de diversité génétique et par conséquent les premières cibles de conservation devraient donner la priorité à ces populations qui doivent être considérées comme des unités de conservation distinctes. Les résultats des paramètres démographiques calculés basés principalement sur l'indice d'irrégularité ont bien soutenu l'hypothèse d'expansion démographique suggérant qu'une expansion récente de la population après une période de faible taille effective a bien eu lieu dans toutes les populations de chaque espèce. Des investigations plus poussées devraient idéalement être entreprises séparément pour chaque espèce afin de démêler les différentes tendances de la diversité génétique.

Mots-clés : eau continentale marocaine ; cytochrome b ; phylogéographie ; diversité génétique ; démographie ; *Cobitis* ; *Coptodon* ; *Luciobarbus*

Abstract

Biodiversity conservation involves not only the preservation of specific taxa, but also the preservation of genetic diversity within taxa. Although molecular data seem to be essential for the conservation management of inland fishes, information on the genetic diversity of the populations of these fishes in Morocco remains scarce. The main objective of this study based on the use of a mitochondrial marker, cytochrome b, is to present genetic and biogeographic information in eleven species of inland water fishes belonging to the genera *Cobitis*, *Coptodon* and *Luciobarbus* from different localities. This study confirmed the presence of two divergent evolutionary lineages within the genera *Luciobarbus* and *Cobitis*. Genetic structure and phylogeography results based on F_{st} measurement and haplotype networks revealed key elements concerning the patterns of genetic structure in the three genera studied and showed the presence of two distinct haplogroups within *C. maroccana* from the Loukkos and Sebou basins. At the population level, the analysis and mapping of genetic diversity allowed us to conclude that the populations with the largest area and the smallest species had the highest level of genetic diversity. Thus, northern populations in small basins have low genetic diversity values and therefore the first conservation targets should prioritize these populations to be considered as distinct conservation units. The results of the calculated demographic parameters based mainly on the irregularity index supported well the demographic expansion hypothesis suggesting that a recent population expansion after a period of low effective population size did take place in all populations of each species. Further investigations should ideally be undertaken separately for each species to disentangle the different patterns of genetic diversity.

Keywords: Moroccan continental water; cytochrome b; phylogeography; genetic diversity; demography; *Cobitis*; *Coptodon*; *Luciobarbus*

Sommaire

Dédicace.....	I
Remerciements	II
Résumé	IV
Abstract.....	V
Liste des figures	VIII
Liste des tableaux	XI
Introduction générale.....	1
Première partie : Synthèse bibliographique	4
Chapitre I - Travaux antérieurs sur les poissons du Maroc.....	5
I. Bref historique	5
II. Aperçu sur l'ichtyofaune continentale marocaine	6
1. L'ichtyofaune autochtone	6
2. L'ichtyofaune allochtone	11
3. Conclusion.....	15
Chapitre II – Contexte scientifique et conceptuel	17
I. L'apport de la génétique dans la conservation des espèces.....	17
II. Présentation des espèces étudiées.....	18
1. La famille des Cyprinidés	18
1.1. <i>Luciobarbus guercifensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016.....	19
1.2. <i>Luciobarbus ksibi</i> (Boulenger, 1905)	21
1.3. <i>Luciobarbus lepineyi</i> Pellegrin, 1939	22
1.4. <i>Luciobarbus maghrebensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015.....	24
1.5. <i>Luciobarbus pallaryi</i> (Pellegrin, 1919).....	25
1.6. <i>Luciobarbus rabatensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015.....	27
1.7. <i>Luciobarbus rifensis</i> Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2015	28
1.8. <i>Luciobarbus yahyaoui</i> Doadrio, Casal-López & Perea, 2016.....	30
1.9. <i>Luciobarbus zayanensis</i> Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2016.....	32
2. La famille des Cobitidés.....	33
2.1. <i>Cobitis maroccana</i> Pellegrin, 1929.....	33
3. La famille des Cichlidés	35
3.1. <i>Coptodon guineensis</i> (Günther, 1862)	36
Deuxième partie : Phylogéographie, structure génétique et démographie des poissons étudiés..	38
CHAPITRE I – Matériel et Méthodes	39
I. Échantillonnage et sites d'étude	39
II. Etude moléculaire.....	46

1. Choix du gène du cytochrome b	46
2. Analyses au laboratoire.....	47
2.1. Extraction de l'ADN.....	47
2.2. Amplification de l'ADN par PCR	48
2.3. Séquençage du gène du cytochrome b	49
3. Traitement des données génétiques	49
3.1. Correction et alignement des séquences	49
3.2. Reconstruction phylogénétique	50
3.3. Construction des réseaux d'haplotypes	51
3.4. Diversité génétique	52
3.5. Différenciation génétique et flux génique.....	53
3.7. Analyse démographique.....	53
CHAPITRE II – Phylogéographie et différenciation génétique des poissons ciblés.....	55
I. Etude phylogénétique	55
1. Résultats	55
1.1. Le genre <i>Luciobarbus</i>	55
1.2. Le genre <i>Cobitis</i>	58
2. Discussion.....	58
II. Structure génétique au niveau populationnel.....	62
1. Résultats	62
1.1. Structure phylogéographique.....	62
1.2. Différenciation génétique et flux génique.....	69
3. Discussion.....	73
3.1. Le genre <i>Luciobarbus</i>	73
3.2. <i>Cobitis maroccana</i> : divergence allopatrique ?.....	75
3.3. <i>Coptodon guineensis</i>	76
CHAPITRE III – Diversité génétique et histoire démographique des poissons ciblés.....	78
I. Résultats.....	78
1. Diversité génétique	78
2. Démographie.....	90
II. Discussion.....	101
1. Diversité génétique et histoire démographique	101
2. Implications pour la conservation.....	105
Conclusion générale	108
Références bibliographiques	110
Annexes	133

Liste des figures

Figure 1: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune autochtone marocaine.....	11
Figure 2: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune allochtone marocaine	15
Figure 3: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune (autochtone et allochtone combinées)..	16
Figure 4: Photo de <i>Luciobarbus guercifensis</i> (Doadrio <i>et al.</i> , 2016a).....	20
Figure 5: Répartition géographique de <i>Luciobarbus guercifensis</i>	20
Figure 6: Photo de <i>Luciobarbus ksibi</i> (Yahyaoui <i>et al.</i> , 2020).....	21
Figure 7: Répartition géographique de <i>Luciobarbus ksibi</i>	22
Figure 8: Photo de <i>Luciobarbus lepineyi</i> (Yahyaoui <i>et al.</i> , 2020).....	22
Figure 9: Répartition géographique de <i>Luciobarbus lepineyi</i>	23
Figure 10: Photo de <i>Luciobarbus maghrebensis</i> (Casal-López <i>et al.</i> , 2015).....	24
Figure 11: Répartition géographique de <i>Luciobarbus maghrebensis</i>	25
Figure 12: Photo de <i>Luciobarbus pallaryi</i> (Yahyaoui <i>et al.</i> , 2020).....	25
Figure 13: Répartition géographique de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	26
Figure 14: Photo de <i>Luciobarbus rabatensis</i> (Casal-López <i>et al.</i> , 2015)	27
Figure 15: Répartition géographique de <i>Luciobarbus rabatensis</i>	28
Figure 16: Photo de <i>Luciobarbus rifensis</i> (Casal-López <i>et al.</i> , 2015)	29
Figure 17: Répartition géographique de <i>Luciobarbus rifensis</i>	30
Figure 18: Photo de <i>Luciobarbus yahyaouii</i> (Doadrio <i>et al.</i> , 2016b)	30
Figure 19: Répartition géographique de <i>Luciobarbus yahyaouii</i>	31
Figure 20: Photo de <i>Luciobarbus zayanensis</i> (Doadrio <i>et al.</i> , 2016a).....	32
Figure 21: Répartition géographique de <i>Luciobarbus zayanensis</i>	33
Figure 22: Photo de <i>Cobitis maroccana</i> (Yahyaoui <i>et al.</i> , 2020)	34
Figure 23: Répartition géographique de <i>Cobitis maroccana</i>	35
Figure 24: Photo de <i>Coptodon guineensis</i> (Yahyaoui <i>et al.</i> , 2020)	36
Figure 25: Répartition géographique de <i>Coptodon guineensis</i>	37
Figure 26: Points de prélèvement des espèces de <i>Luciobarbus</i>	40
Figure 27: Points de prélèvement de <i>Cobitis maroccana</i>	45
Figure 28: Position de l'ADN mitochondrial dans une cellule eucaryote (a) et du gène cytochrome b dans l'ADN mitochondrial (b) (www.genome.gov)	47
Figure 29: Electrophorèse de l'ADN sur gel d'agarose	49

Figure 30: Arbre phylogénétique de <i>Luciobarbus</i> obtenu par l'inférence bayésienne. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de probabilités postérieures (Pp)	57
Figure 31: Arbre phylogénétique de <i>C. maroccana</i> obtenu par l'inférence bayésienne. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de probabilités postérieures (Pp)	58
Figure 32: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>L. ksibi</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	63
Figure 33: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>L. lepineyi</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	64
Figure 34: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>L. maghrebensis</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	65
Figure 35: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>L. pallaryi</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	66
Figure 36: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>L. rifensis</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	67
Figure 37: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>C. maroccana</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	68
Figure 38: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de <i>C. guineensis</i> basé sur le gène Cytochrome b.....	69
Figure 39: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de <i>L. guercifensis</i>	80
Figure 40: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>L. ksibi</i>	81
Figure 41: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>L. lepineyi</i>	82
Figure 42: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>L. maghrebensis</i>	83
Figure 43: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>L. pallaryi</i>	84
Figure 44: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de <i>L. rabatensis</i>	85
Figure 45: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>L. rifensis</i>	86

Figure 46: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de <i>L. yahyaouii</i>	87
Figure 47: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de <i>L. zayanensis</i>	88
Figure 48: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>C. maroccana</i>	89
Figure 49: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de <i>C. guineensis</i>	90
Figure 50: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de <i>L. guercifensis</i>	92
Figure 51: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de <i>L. ksibi</i>	93
Figure 52: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de <i>L. lepineyi</i>	94
Figure 53: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de <i>L. maghrebensis</i>	95
Figure 54: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de <i>L. pallaryi</i>	96
Figure 55: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein de la population de <i>L. rabatensis</i>	97
Figure 56: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de <i>L. rifensis</i>	98
Figure 57: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de <i>L. yahyaouii</i>	99
Figure 58: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de <i>L. zayanensis</i>	99
Figure 59: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de <i>C. maroccana</i>	100
Figure 60: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de <i>C. guineensis</i>	101

Liste des tableaux

Tableau 1: Liste systématique avec le nom en français des espèces de poissons autochtones signalées au Maroc	9
Tableau 2: Liste systématique avec le nom en français des espèces de poissons allochtones signalées au Maroc	13
Tableau 3: Détails des espèces de <i>Luciobarbus</i> : localités d'échantillonnage, taille de l'échantillon (N), coordonnées et numéros sur la carte	41
Tableau 4: Détails de <i>Cobitis maroccana</i> : localités d'échantillonnage, taille de l'échantillon (N), coordonnées et numéros sur la carte	45
Tableau 5: Réactifs utilisés et leur volume exact pour l'extraction de l'ADN.....	48
Tableau 6: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>L. ksibi</i>	70
Tableau 7: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>L. lepineyi</i>	70
Tableau 8: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>L. maghrebensis</i>	71
Tableau 9: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>L. pallaryi</i>	71
Tableau 10: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>L. rifensis</i>	72
Tableau 11: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>C. maroccana</i>	72
Tableau 12: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de <i>C. guineensis</i>	72
Tableau 13: Indices de diversité génétique pour l'ensemble de données et les principaux bassins	79
Tableau 14: Caractéristiques démographiques pour chaque espèce	91

Introduction générale

Les écosystèmes des eaux continentales ne représentent qu'une petite fraction des ressources en eau de la planète (Strayer et Dudgeon, 2010), mais supportent une grande partie de sa biodiversité. Les poissons constituent les espèces les plus représentatives de ces écosystèmes par rapport aux autres taxons (Carrete Vega et Wiens, 2012) ; avec quelques 18.167 poissons Actinoptérygiens (Fricke *et al.*, 2021), selon une estimation récente.

À l'échelle mondiale, les poissons des eaux continentales sont confrontés aux effets de plusieurs pressions anthropiques et environnementales, souvent cumulatives, telles que la pollution, la construction de barrages, la dégradation de l'habitat, la prolifération des espèces allochtones et les changements climatiques (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Frankham *et al.*, 2010 ; Arthington *et al.*, 2016). Ces perturbations peuvent affecter la distribution de la diversité génétique entre les populations d'une même espèce (Schaberg *et al.*, 2008 ; Horreo *et al.*, 2011).

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) préconise la diversité génétique comme l'un des trois piliers de la biodiversité afin de concrétiser les différentes stratégies de conservation (McNeely *et al.*, 1990 ; Newton, 1999 ; Verma, 2016). La diversité génétique désigne la diversité des gènes au sein d'une espèce (diversité intraspécifique) (Frankham *et al.*, 2002). Elle fait allusion à la totalité de l'information génétique renfermée dans les gènes des différents organismes (flore, faune, bactéries, etc.).

Cette diversité est essentielle pour permettre aux espèces de s'adapter aux fluctuations environnementales telles que le changement climatique, la fragmentation des habitats et la prévalence des maladies (Reed *et al.*, 2002 ; Miraldo *et al.*, 2016). Par conséquent, une diminution de la diversité génétique est corrélée à une augmentation de la vulnérabilité et même du risque d'extinction (Markert *et al.*, 2010).

Bordé par les côtes méditerranéennes et atlantiques, le Maroc est le pays le plus pourvu en eaux continentales en Afrique du Nord. Ce réseau hydrographique est principalement alimenté par les eaux des montagnes du Rif, du Moyen Atlas, du Haut Atlas et de l'Anti-Atlas (Chillasse *et al.*, 2001 ; Chillasse et Dakki, 2004). Malgré cette richesse hydrique, le Maroc est caractérisé par une faune piscicole relativement pauvre par rapport à celle de l'Europe et de l'Afrique subsaharienne (Azeroual *et al.*, 2003).

Au Maroc, les travaux de recherche sur la diversité génétique chez les poissons des eaux continentales sont limités et rares. Nous citons particulièrement l'étude de la variabilité génétique reposant sur les marqueurs allozymiques (Lbadaoui *et al.*, 2011 ; Lbadaoui, 2012) et sur les marqueurs microsatellites et mitochondriaux (Snoj, 2011 ; Perea *et al.*, 2020 ; Snoj *et al.*, 2021) chez des espèces de salmonidés.

À cet égard, notre travail s'attache essentiellement à l'étude de la diversité génétique chez onze espèces indigènes appartenant aux familles des cyprinidés, cobitidés et cichlidés provenant de plusieurs localités. Le choix des espèces a entre autres été lié à leur représentativité, vulnérabilité et endémisme. Pour cette recherche, nous avons choisi d'estimer la diversité génétique via un marqueur moléculaire mitochondrial, le gène cytochrome b. Le choix de ce marqueur était motivé, comme nous l'expliquerons ultérieurement.

L'estimation de cette diversité génétique servira de base à la conservation de ces ressources naturelles. En effet, la diversité génétique des poissons des eaux continentales du Maroc doit être préservée afin de garantir leur pérennité et de s'en servir durablement en tant que ressources alimentaires ce qui est fortement indispensable et contribuera certainement au développement socio-économique de la population locale.

En outre, la cartographie des valeurs de la diversité génétique des espèces autochtones permettra de produire et de rendre disponible le premier Atlas génétique national qui sera une base importante pour toute étude consacrée à la conservation de l'ichtyofaune autochtone des eaux continentales marocaines.

Le présent travail de thèse est subdivisé en deux parties. La première est consacrée à une étude bibliographique et renferme deux chapitres. Dans le premier, nous avons effectué une compilation bibliographique portant sur les travaux antérieurs concernant les poissons des eaux continentales du Maroc. Le deuxième donne une présentation du concept adopté dans ce travail ainsi que l'ensemble des espèces étudiées.

La deuxième partie est dédiée à la présentation des différents composants et résultats obtenus dans le présent travail de recherche. Nous l'avons scindé en trois chapitres consacrés respectivement :

- Au Matériel et Méthodes où figure l'ensemble des approches et des méthodes employées,

- Aux principaux résultats liés à l'étude de la phylogéographie et la différenciation génétique chez les espèces étudiées,
- Aux résultats et discussions de la diversité génétique et de la démographie chez ces mêmes espèces,

Enfin, une conclusion générale rappelant les principaux résultats et ouvrant des perspectives immédiates à donner à ces premières investigations ayant abouti à des résultats fort intéressants clôtureront notre manuscrit.

Première partie : Synthèse bibliographique

Chapitre I - Travaux antérieurs sur les poissons du Maroc

I. Bref historique

Depuis la nuit des temps, l'Homme a eu une volonté de répertorier les espèces vivantes et les poissons ne font pas l'exception surtout en raison de leur valeur socio-économique. Au Maroc, les vieux travaux sur l'ichtyologie des eaux continentales ont été effectués par des chercheurs et des explorateurs européens ayant séjourné dans le pays lors du protectorat français (Boulenger, 1902, 1905, 1911, 1919 ; Pellegrin, 1913, 1919, 1921, 1922, 1924, 1930, 1939). Ces anciens travaux étaient axés plus particulièrement à la description de nouvelles espèces et à la répartition géographique des poissons.

La première note sur les poissons dulcicoles marocains a été diffusée par Günther, en 1874, qui a signalé la présence de trois espèces de barbeaux au Maroc. En général, Pellegrin est à l'origine de la plupart des premières découvertes. Grâce à lui, il a été possible de déterminer les poissons de tout le continent nord-africain ; ainsi son ouvrage (Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française : Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara) paru en 1921 devint une référence très utile pour tous les ichthyologistes s'intéressant à l'étude des poissons de l'Afrique du Nord. Les travaux rédigés qui l'ont succédé mettent davantage l'accent sur la pêche de loisir et les espèces qui y sont utilisées (dont plusieurs poissons allochtones).

Mis à part l'ancien catalogue dit « CLOFFA » (Catalogue of the Freshwater Fishes of Africa in the British Museum) de Boulenger (1911), l'ancienne monographie de Pellegrin (1921), le manuscrit de collection bibliographique (Mouslih, 1987), le premier article sur la répartition et la biogéographie historique de la faune piscicole du Maroc et d'autres pays d'Afrique du Nord (Doadrio, 1994), d'autres travaux partiels (*i.e.*, Almaça, 1966, 1978 ; Berrebi, 1981) et la monographie d'Azeroual (2003), les connaissances sur l'ichtyofaune marocaine ont évolué récemment d'une manière considérable grâce aux efforts des ichthyologues marocains et étrangers. Or, un large éventail d'articles sur de nombreux genres a été récemment publié, dont particulièrement :

- *Atherina* (Francisco *et al.*, 2008 ; Francisco *et al.*, 2011) ;
- *Carasobarbus* (Borkenhagen et Krupp, 2013 ; Vrevein *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017) ;
- *Cobitis* (Doadrio et Perdices, 2005) ;

- *Coptodon* (Qninba et Mataame, 2009 ; Qninba *et al.*, 2009 ; Qninba *et al.*, 2012 ; Clavero *et al.*, 2017b ; Agnès *et al.*, 2018 ; Louizi *et al.*, 2019 ; Ainou *et al.*, 2021) ;
- *Labeobarbus* (Tsigenopoulos *et al.*, 2010 ; Berrebi *et al.*, 2013 ; Vreven *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017) ;
- *Luciobarbus* (Geiger *et al.*, 2014 ; Casal-López *et al.*, 2015 ; Corona-Santiago *et al.*, 2016 ; Doadrio *et al.*, 2016a, Doadrio *et al.*, 2016b ; Brahimi *et al.*, 2018) ;
- *Pterocapoeta* (Vreivein *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017) ;
- *Salaria* (Doadrio *et al.*, 2011) ;
- *Salmo* (Delling et Doadrio, 2005 ; Lbadaoui *et al.*, 2011 ; Lbadaoui, 2012 ; Snoj *et al.*, 2011 ; Doadrio *et al.*, 2015 ; Clavero *et al.*, 2017a ; Ford *et al.*, 2020 ; Perea *et al.*, 2020 ; Snoj *et al.*, 2021).

Des mémoires de thèses portant sur l'étude d'une famille ou d'une espèce particulière ont été aussi publiés (Khodari, 2005 ; Nouiri, 2008 ; Lbadaoui, 2012 ; Wariaghli, 2013 ; Louizi, 2019 ; Rahmouni, 2019). Actuellement, un ouvrage complet comprenant des clés d'identification sur l'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc (Atlas des poissons des eaux continentales du Maroc) a été publié récemment par Yahyaoui *et al.*, (2020).

II. Aperçu sur l'ichtyofaune continentale marocaine

1. L'ichtyofaune autochtone

Dans sa globalité, la diversité ichtyologique autochtone actuelle du Maroc est représentée par 16 familles appartenant à trois types de divisions :

- Division primaire, occupant strictement l'eau douce : Familles des Cobitidae et Cyprinidae,
- Division secondaire, vivant en eau douce mais pouvant tolérer des eaux saumâtres : Familles des Aphaniidae, Blennidae et Cichlidae,
- Division périphérique, vivant en mer mais pouvant tolérer les eaux saumâtres : Familles des Acipenseridae, Anguillidae, Atherinidae, Clupeidae, Gobiidae, Moronidae, Mugilidae, Petromyzontidae, Pleuronectidae, Salmonidae et Syngnathidae.

En termes de diversité spécifique, la famille des Cyprinidés occupe l'ensemble des systèmes fluviaux dendritiques depuis le Nord jusqu'au bassin du Draa dans le Sud et d'Est en Ouest depuis les bassins côtiers atlantiques jusqu'aux bassins de Moulouya et Figuig. Ce n'est que récemment que la taxonomie et le statut spécifique des Cyprinidés ont reçu une attention

considérable grâce aux investigations récentes et aux nouvelles connaissances basées sur une approche multidisciplinaire, impliquant des outils moléculaires, biométriques et ostéologiques (Casal-López *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b ; Brahimi *et al.*, 2018). Ainsi, sept nouvelles espèces de *Luciobarbus* au Maroc ont été décrites : *Luciobarbus guercifensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016, *L. maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015, *L. rabatensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015, *L. rifensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2015, *L. yahyaoui* Doadrio, Casal-López & Perea, 2016, *L. zayanensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2016 et *Luciobarbus lanigarensis* Brahimi, Libois, Henrard & Freyhof, 2018.

La famille des Salmonidés est représentée par cinq espèces autochtones appartenant au genre *Salmo* dont deux espèces sont nouvelles pour la science : *Salmo viridis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015 et *S. multipunctata* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015. Cette famille est signalée dans plusieurs cours des eaux atlantiques et méditerranéens ainsi que dans les lacs des montagnes de l'Atlas (Delling et Doadrio, 2005 ; Snoj *et al.*, 2011 ; Doadrio *et al.*, 2015 ; Clavero *et al.*, 2017a ; Ford *et al.*, 2020 ; Snoj *et al.*, 2021).

La famille de Cichlidés est représentée par trois espèces autochtones appartenant aux genres *Coptodon* et *Oreochromis* et occupant les cours d'eau des basses latitudes au Sud du pays (Louizi *et al.*, 2019) et actuellement une espèce de *Coptodon* est inopinément trouvée dans le canal de Nador (Ainou *et al.*, 2021).

La famille des Blenniidés est représentée par une seule espèce nouvelle pour la science : *Salaria atlantica* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2011. Cette espèce est endémique au bassin de Sebou occupant la rivière de Ouergha (Doadrio *et al.*, 2011).

La famille des Cobitidés comprenant une seule espèce endémique *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929 est présente dans les eaux des bassins de Loukkos et Sebou. Elle a été capturée pour la première fois en 1923 dans l'Oued Tiflet, affluent de l'Oued Beht, à la région de Sidi Yahia, Beni Hassene (Azeroual, 2003 ; Ford *et al.*, 2020).

La famille des Mugilidés est représentée par cinq espèces autochtones appartenant aux genres *Chelon* et *Mugil* et occupant les eaux côtières et littorales en Méditerranée et en Atlantique (Ameur *et al.*, 2003 ; Nouri *et al.*, 2007 ; Durand *et al.*, 2016 ; Ford *et al.*, 2020).

La famille des Moronidés comprend deux espèces autochtones appartenant au genre *Dicentrarchus*. Ces espèces euryhalines se rencontrent dans les eaux côtières lagunaires et

estuariennes de l'Atlantique et de la Méditerranée (Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003 ; Ford *et al.*, 2020 ; Yahyaoui *et al.*, 2020).

La famille des Atherinidés comprend une seule espèce autochtone : *Atherina boyeri* Risso, 1810, habitant les côtes et les lagunes littorales de toute la Méditerranée et occupant aussi la côte atlantique entre la France et le Maroc. Des populations bien isolées peuvent être observées dans les eaux saumâtres comme au Lac de Sidi Bou Ghaba, Oued Sebou et aux bras morts de l'Oued Beht et Dayet Erroumi (Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003 ; Francisco *et al.*, 2008 ; Ford *et al.*, 2020).

La famille des Anguillidés est représentée par une seule espèce autochtone : *Anguilla anguilla* Linnaeus, 1758. Le Maroc est la limite Sud de sa répartition, celle-ci est représentée par l'oued Tissint, un affluent de l'Oued Draa à la latitude de 28°N (Qninba *et al.*, 2011). Cette espèce est en déclin dû à l'installation des barrages, la surpêche, le parasitisme et la pollution organique (Hydrocarbures aromatiques et polycycliques HAP) ou métallique (Wariaghli, 2013).

La famille des Aphaniidés, anciennement appelée famille des Cyprinodontidés, est représentée par trois espèces autochtones : *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821), *A. iberus* (Valenciennes, 1846), *A. saourensis* Blanco, Hrbek & Doadrio, 2006 (Yahyaoui *et al.*, 2020). Actuellement *A. fasciatus* a disparu de nombreux sites où il existait autrefois et ses populations ont diminué d'une façon spectaculaire (Taybi *et al.*, 2020). En général, des recherches et des prospections supplémentaires sont jugées nécessaires pour valider l'existence du genre *Aphanius* au Maroc, car il ne s'agirait probablement que d'une identification erronée de l'espèce allochtone *Fundulus heteroclitus* (Ignacio Doadrio, Communication personnelle).

La famille des Syngnathidés comprend deux espèces autochtones : *Syngnathus abaster* Risso, 1827 et *S. typhle* Linnaeus, 1758 largement répandues le long de toutes les côtes marines (Pollom, 2014 ; Ford *et al.*, 2020).

La famille des Petromyzontidés est représentée par une seule espèce autochtone : *Petromyzon marinus* Linnaeus 1758 qui a été signalée, pour la première fois, dans l'oued Moulouya par Clavero *et al.*, (2014a).

La famille des Acipenséridés comprend une seule espèce autochtone : *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 occupant les côtes atlantiques. Cette espèce est probablement éteinte, elle

n'est plus signalée dans la région depuis 1990 (Yahyaoui *et al.*, 2020). Des études approfondies et des prospections supplémentaires seront indispensables pour confirmer cette disparition.

La famille des Clupéidés comprend trois espèces autochtones : *Alosa fallax* (Lacepède, 1803), *A. algeriensis* Regan, 1916 et *A. alosa* (Linnaeus, 1758). *Alosa alosa* avait l'habitude de fréquenter la plupart des bassins marocains (Sebou, Bouregreg, Oum Errabiâ, Souss-Massa) jusqu'à la fin des années 80 (Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003). De nos jours, *A. alosa* n'est plus présente dans la région mais des recherches supplémentaires sur le terrain sont requises pour confirmer sa disparition (Ford *et al.*, 2020).

La famille des Gobiidés est représentée par deux espèces : *Gobius paganellus* (Linnaeus, 1758) et *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) qui fréquentent les eaux côtières atlantiques et méditerranéennes et aussi les embouchures, les estuaires et les lagunes du littoral (Yahyaoui *et al.*, 2020).

Enfin, la famille des Pleuronectidés comprend une seule espèce : *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) qui fréquente les estuaires et les lagunes de l'Atlantique et de la Méditerranée (Yahyaoui *et al.*, 2020).

Pour récapituler, nous avons établi une liste systématique la plus exhaustive possible des poissons autochtones signalés dans les eaux continentales du Maroc (Tableau 1).

Tableau 1: Liste systématique avec le nom en français des espèces de poissons autochtones des eaux continentales signalés au Maroc

Familles	Espèces	Nom commun
Acipenseridae	<i>Acipenser sturio</i> Linnaeus, 1758	Esturgeon
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i> Linnaeus, 1758	Anguille européenne
Aphaniidae	<i>Aphanius fasciatus</i> (Valenciennes, 1821)	Aphanius de Corse
	<i>Aphanius iberus</i> (Valenciennes, 1846)	Aphanius d'Espagne
	<i>Aphanius saourensis</i> Blanco, Hrbek & Doadrio, 2006	Aphanius saharien
Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	Athérine mochon
Blenniidae	<i>Salaria atlantica</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2011	Blennie marocaine
Cichlidae	<i>Coptodon zillii</i> (Gervais, 1848)	Tilapia de Zill
	<i>Coptodon guineensis</i> (Günther, 1862)	Tilapia de Guinée
	<i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864)	Tilapia bleu

Clupeidae	<i>Alosa algeriensis</i> Regan, 1916	Alose nord-africaine
	<i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)	Grande Alose
	<i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)	Alose feinte
Cobitidae	<i>Cobitis maroccana</i> Pellegrin, 1929	Loche marocaine
Cyprinidae	<i>Carasobarbus fritschii</i> (Günther, 1874)	Barbeau de Fritsch
	<i>Carasobarbus harterti</i> (Günther, 1901)	Barbeau de Hartert
	<i>Labeobarbus reinii</i> (Günther, 1874)	Barbeau de Rein
	<i>Luciobarbus lepineyi</i> (Pellegrin, 1939)	Barbeau de Lépine
	<i>Luciobarbus pallaryi</i> (Pellegrin, 1919)	Barbeau de Pallary
	<i>Luciobarbus figuigensis</i> (Pellegrin, 1913)	Barbeau de Figuig
	<i>Luciobarbus nasus</i> (Günther, 1874)	Barbeau de nase
	<i>Luciobarbus massaensis</i> (Pellegrin, 1922)	Barbeau de Massa
	<i>Luciobarbus ksibi</i> Boulenger, 1905	Barbeau de Ksib
	<i>Luciobarbus magniatlantis</i> (Pellegrin, 1919)	Barbeau de Grand Atlas
	<i>Luciobarbus maghrebensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015	Barbeau de Maghreb
	<i>Luciobarbus rabatensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015	Barbeau de Rabat
	<i>Luciobarbus rifensis</i> Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2015	Barbeau du Rif
	<i>Luciobarbus yahyaouii</i> Doadrio, Casal-López & Perea, 2016	Barbeau de Yahyaoui
	<i>Luciobarbus guercifensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016	Barbeau de Guercif
	<i>Luciobarbus zayanensis</i> Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2016	Barbeau de Zayane
	<i>Luciobarbus lanigarensis</i> Brahimi, Libois, Henrard & Freyhof, 2018	Barbeau de Lanigar
<i>Luciobarbus issenensis</i> (Pellegrin 1922)	Barbeau d'Issen	
<i>Pterocapoeta maroccana</i> Günther, 1902	Barbeau bleau	
Gobiidae	<i>Gobius paganellus</i> (Linnaeus, 1758)	Gobie paganel
	<i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838)	Gobie tacheté
Moronidae	<i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)	Loup commun
	<i>Dicentrarchus punctatus</i> (Bloch, 1792)	Bar tacheté
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	Muge à grosse tête
	<i>Chelon saliens</i> (Risso, 1810)	Mulet sauteur
	<i>Chelon ramada</i> (Risso, 1827)	Mulet porc
	<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1827)	Mulet à grosses lèvres
	<i>Chelon auratus</i> (Risso, 1810)	Mulet doré ou muge doré
Petromyzontidae	<i>Petromyzon marinus</i> Linnaeus 1758	Lamproie marine

Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	Flet d'Europe
Salmonidae	<i>Salmo macrostigma</i> (Duméril, 1858)	Truite fario à grandes taches
	<i>Salmo pellegrini</i> Werner, 1931	Truite de Pellegrin
	<i>Salmo akairos</i> Doadrio & Delling, 2005	Truine naine d'Ifni
	<i>Salmo viridis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015	Truite verte
	<i>Salmo multipunctata</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015	Truite de Dadès
Syngnathidae	<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827	Syngnathe de lagune
	<i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758	Petite vipère de mer

L'inventaire établi fait mention de 51 espèces autochtones réparties en 16 familles. Les Cyprinidés dominent avec 19 espèces (38 %), suivis par les Salmonidés et les Mugilidés avec 5 espèces (10 %) et par les Cichlidés et les Aphaniidés avec 3 espèces (6%) (Figure 1).

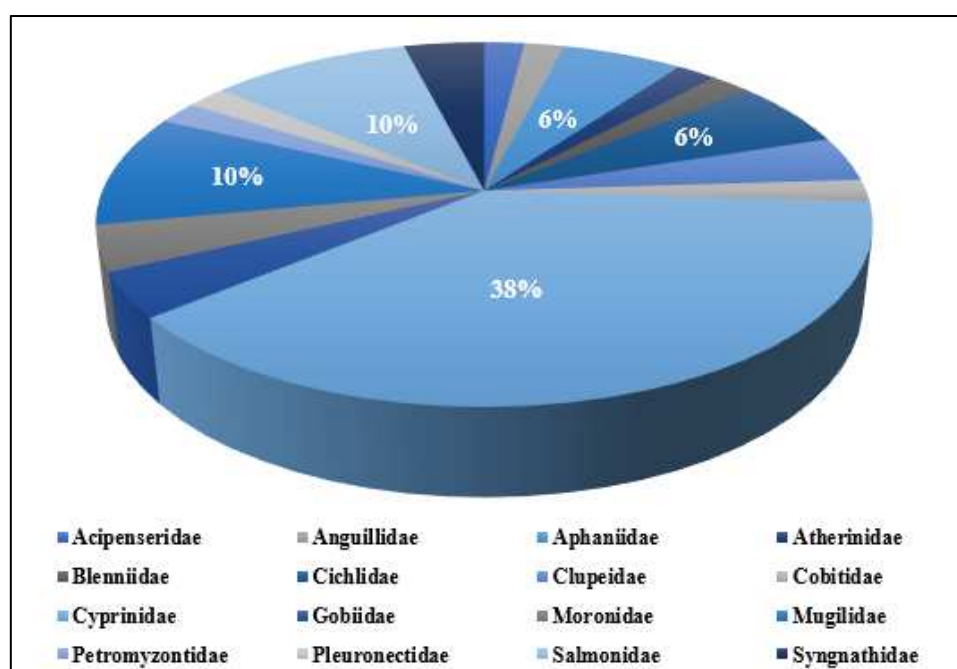


Figure 1: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune autochtone marocaine

2. L'ichtyofaune allochtone

Les poissons sont parmi les groupes faunistiques qui ont fait l'objet du plus grand nombre d'introductions dans le monde (Gozlan *et al.*, 2010). Tout au long de l'histoire de la pêche continentale au Maroc, il y a eu plusieurs tentatives d'introduction et d'adaptation des poissons aux habitats aquatiques naturels. Or, plusieurs espèces d'origine européenne, américaine ou

asiatique ont été introduites (Mouslih, 1987, 1989 ; Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003 ; Aba *et al.*, 2014).

Ces importations, qui ont été courantes tout au long de l'ère coloniale, continuent d'augmenter à des rythmes variables (Moreau *et al.*, 1988). La carpe commune, *Cyprinus carpio*, a fait l'objet des premières introductions en 1924. Depuis lors, trente-cinq espèces ont été introduites, mais seulement une douzaine d'entre elles sont actuellement naturalisées (Mouslih, 1987 ; Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003 ; Aba *et al.*, 2014 ; Clavero *et al.*, 2014b ; Ford *et al.*, 2020). Fréquemment, ces introductions font l'objet d'activité de pêche sportive, d'écotourisme et de production commerciale. Elles sont destinées également à enrichir la faune ichthyologique et à lutter contre l'eutrophisation ou le paludisme (Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003 ; Aba *et al.*, 2014).

En effet, les introductions sans étude scientifique préalable de leurs impacts potentiels sur l'ichtyofaune locale peuvent causer des dégâts importants notamment la disparition des espèces autochtones comme c'était le cas d'une espèce endémique marocaine *Salmo pallaryi* Pellegrin, 1924 disparue de nos cours d'eau (Mouslih, 1987 ; Azeroual *et al.*, 2000 ; Azeroual, 2003) probablement à cause de l'introduction de la carpe commune.

La plupart des introductions au Maroc avaient lieu dans la partie Nord (Mouslih, 1987) mais Clavero *et al.*, (2014b), dans leur étude sur les poissons des milieux arides marocains, ont pu conclure la présence de sept espèces allochtones aux bassins du Draa, Guir et Ziz dans la partie Sud du pays.

À ce jour et en se basant sur les données compilées les plus récentes, l'ichtyofaune allochtone marocaine est représentée par 26 espèces appartenant à neuf familles (Tableau 2, Figure 2) (Aba *et al.*, 2014 ; Laamiri *et al.*, 2014 ; Clavero *et al.*, 2014b ; Ford *et al.*, 2020 ; Mabrouki *et al.*, 2020 ; Taybi *et al.*, 2020 ; Yahyaoui *et al.*, 2020).

En provenance d'Egypte, le tilapia du Nil *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) est introduite au Maroc depuis 2004. Ce poisson est reconnu par sa croissance rapide, sa tolérance élevée à un large éventail de conditions environnementales, sa résistance au stress et aux maladies. L'élevage de cette espèce est destiné au commerce de consommation vu qu'elle est considérée comme une source importante de protéines probablement l'une des plus importantes au monde et la plus importante dans le contexte de l'aquaculture en Afrique du Nord (UICN, 2012 ; Aba *et al.*, 2014).

Originnaire d'Amérique du Nord, la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1752) est introduite au Maroc depuis 1924 pour la promotion de la pêche sportive et le commerce. Son élevage se déroule à la station de pisciculture de Ras El Ma à Azrou, qui a pour but le repeuplement des rivières et des lacs, ainsi qu'à la station de pisciculture également Ain Aghbal à Azrou, pour une production commerciale (Aba *et al.*, 2014 ; Ouaisa *et al.*, 2017).

L'élevage de la carpe argentée *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) est destiné à promouvoir la pêche commerciale et la lutte contre l'eutrophisation des barrages (Aba *et al.*, 2014).

La carpe herbivore *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) est introduite au Maroc depuis 1983 afin de lutter contre l'eutrophisation dans les barrages et de servir d'aliment au Black-bass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) (Aba *et al.*, 2014).

Le Black Bass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) est introduit depuis le début du siècle dernier et il est parfaitement acclimaté au Maroc. Il est élevé dans la station Deroua à Beni Mellal, et réputé par la pêche sportive et commerciale. Ce poisson a un rôle très important dans la promotion du tourisme de pêche au Maroc (Aba *et al.*, 2014).

Introduite depuis 1924, la carpe commune *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) peuple la majorité des barrages et lacs naturels. Ce poisson est destiné à favoriser la pêche commerciale au barrage d'Almassira (Aba *et al.*, 2014).

L'introduction du brochet commun *Esox lucius* Linnaeus, 1758) a lieu au Centre national d'hydrobiologie et de pisciculture d'Azrou (CNHP) (phase de fertilisation) et ensuite à la station d'Amghass. Cette introduction a comme objectif la pêche sportive et la régulation des populations d'autres espèces (Azeroual, 2003 ; Aba *et al.*, 2014).

De tout cela, nous avons établi une liste systématique, la plus exhaustive possible, des poissons allochtones signalés dans les eaux continentales du Maroc (Tableau 2).

Tableau 2: Liste systématique avec le nom en français des espèces de poissons allochtones des eaux continentales signalés au Maroc

Familles	Espèces allochtones	Nom commun
Centrarchidae	<i>Lepomis cyanellus</i> Rafinesque, 1819	Perche-soleil verte
	<i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	Perche-soleil
	<i>Lepomis macrochirus</i> Rafinesque, 1819	Blue Gill
	<i>Lepomis microlophus</i> (Günther, 1859)	Perche-soleil rouge

	<i>Micropterus salmoides</i> (Lacepède, 1802)	Black-bass
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	Tilapia de Nil
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	Carpe commune
	<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	Ablette
	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	Carassin doré
	<i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	Goujon
	<i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	Faux gardon
	<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	Gardon
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	Rotengle
	<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	Carpe herbivore
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	Carpe argentée
	<i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	Carpe à grosse tête
	<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	Tanche
Esocidae	<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	Brochet commun
Fundulidae	<i>Fundulus heteroclitus</i> (Linnaeus, 1766)	Choquemort
Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	Poisson-chat
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	Perche commune
	<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	Sandre
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	Gambusie
	<i>Xiphophorus hellerii</i> Heckel, 1848	Porte-épée
Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1752)	Truite arc-en-ciel
	<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1814)	Saumon de fontaine

L'inventaire établi fait mention de 26 espèces allochtones réparties en 9 familles. Les Cyprinidés dominent avec 11 espèces (42 %), suivis par les Centrarchidés avec 5 espèces (19 %) (Figure 2).

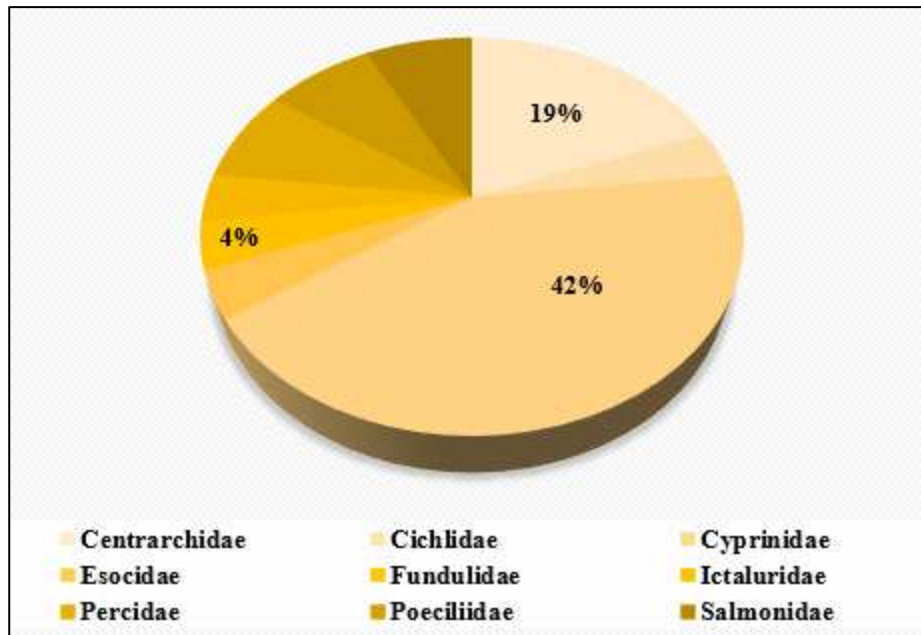


Figure 2: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune allochtone marocaine

3. Conclusion

La synthèse bibliographique des travaux effectués jusqu'à ce jour sur l'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc montre la présence de 77 espèces dont 51 autochtones et 26 introduites. Ce peuplement est caractérisé par la prédominance des cyprinidés (30 espèces, 39%) (Figure 3). Toutefois, des prospections supplémentaires devraient être réalisées pour confirmer la présence ou la disparition de certaines espèces.

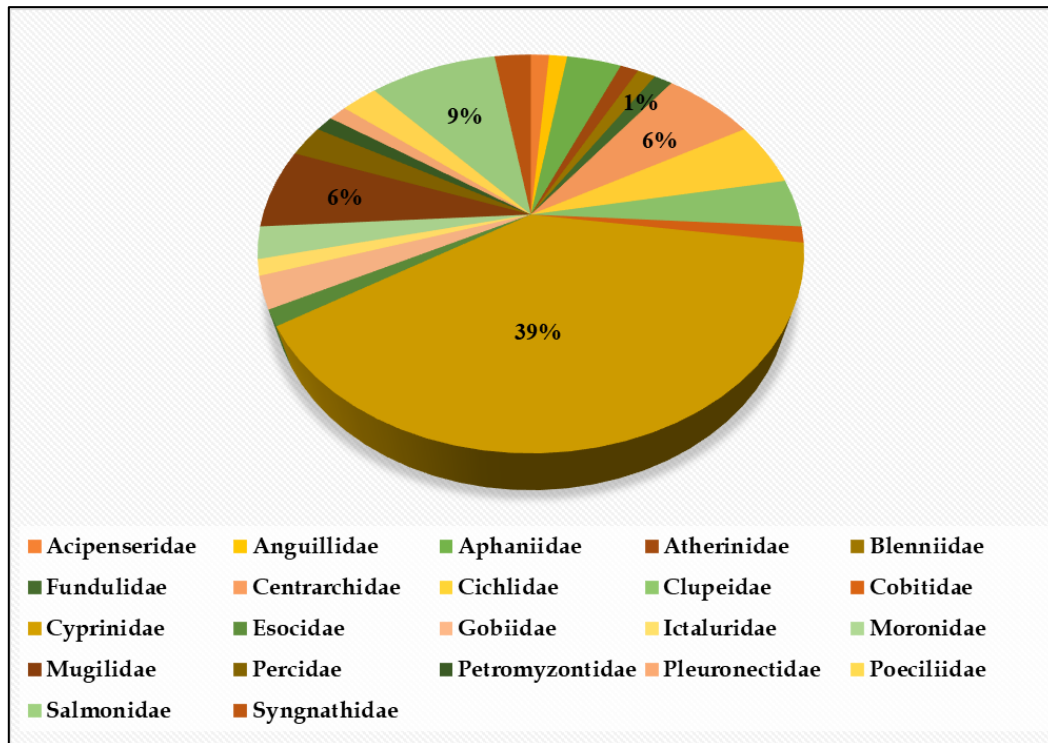


Figure 3: Répartition, par familles, de l'ichtyofaune (autochtone et allochtone combinées)

Bien que les poissons des eaux continentales du Maroc aient connu un essor considérable en matière de Systématique, de nombreuses lacunes persistent dans la compréhension de la biologie et l'écologie de nombreuses espèces. Ainsi, il est judicieux d'établir des études écologiques, physiologiques et génétiques afin de pouvoir envisager une gestion durable des milieux aquatiques et leur faune piscicole.

Chapitre II – Contexte scientifique et conceptuel

I. L'apport de la génétique dans la conservation des espèces

En réponse aux menaces qui pèsent sur la biodiversité, les efforts de la conservation s'appuient de plus en plus sur des approches scientifiques pluridisciplinaires. Ces menaces peuvent être soit à caractère déterministe, soit stochastique.

Les menaces déterministes sont principalement de nature anthropique tel que la pollution, la fragmentation des habitats, la surexploitation et l'introduction des espèces exotiques. Ces menaces déterministes sont à l'origine d'une pléthore de problèmes, impliquant des processus stochastiques liés à la fragmentation, à la réduction ou à la perte de populations. Ce qui entraîne une perte de diversité génétique, une réduction du potentiel d'adaptation, du potentiel de reproduction et de la survie des espèces (Epps *et al.*, 2006).

L'importance de la génétique pour la conservation de la biodiversité a émergé au milieu des années 1980 (Schonewald-Cox *et al.*, 1983). L'apport des approches génétiques, dans ce contexte, est d'apporter des connaissances qui permettent la mise en place des programmes durables de gestion et de conservation (Song *et al.*, 2005, Watts *et al.*, 2005).

Pour cela, l'application de la génétique fournit des estimateurs de paramètres génétiques qui peuvent donner des informations sur le polymorphisme génétique, le flux de gènes ou les groupes d'individus génétiquement différenciés (Zink, 2000, Diniz-Filho et De Campos-Telles, 2002).

Dans ce cadre, les poissons des eaux continentales (eau douce, eau saumâtre) peuvent être un bon exemple de la nécessité d'utiliser les données génétiques à des fins de conservation. Au niveau planétaire, les populations de poissons sont souvent très fragmentées, principalement en raison de la perte d'habitat, la construction de barrages et la propagation des espèces allochtones (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Frankham *et al.*, 2010 ; Arthington *et al.*, 2016) et on s'attend à ce qu'elles varient d'un bassin à l'autre, reflétant les adaptations à l'environnement local (Frankham *et al.*, 2010).

Ainsi, bien que difficile, la gestion des espèces de poissons des eaux continentales peut largement bénéficier des données obtenues grâce aux approches de la génétique des populations et de biotechnologies moléculaires.

II. Présentation des espèces étudiées

Pour notre étude, il était question de sélectionner des espèces autochtones. Ainsi, nous avons ciblé onze espèces appartenant aux genres *Luciobarbus*, *Cobitis* et *Coptodon*. Le choix de ces genres a été fait en accord avec l'équipe de Biodiversité et Biologie Evolutive du Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid-Espagne et repose principalement sur les raisons suivantes :

- La représentativité et l'endémicité des espèces du genre *Luciobarbus* ;
- Le caractère vulnérable et endémique du *Cobitis maroccana*, seule espèce représentant le genre *Cobitis* au Maroc ;
- Le critère relique du *Coptodon guineensis* ;

1. La famille des Cyprinidés

Sur la base des données moléculaires récentes des Cypriniformes (Yang *et al.*, 2015 ; Stout *et al.*, 2016), Schönhuth *et al.*, (2018) et Tan et Armbruster (2018) ont suggéré d'élever les familles désuètes de cet ordre à quatre sous-ordres, et de subdiviser les Cyprinoidei, l'ancien Cyprinidae *sensu lato*, en douze familles.

À présent, la famille des Cyprinidae Cuvier, 1817 (nouvellement définie comme Cyprinidae *sensu stricto*, Tan et Armbruster (2018)) englobe 1764 espèces appartenant à 156 genres (Fricke *et al.*, 2021). Cette famille a suscité beaucoup d'intérêt de la part des biologistes de l'évolution car elle est répartie dans toute l'Eurasie, l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Afrique (Durand *et al.*, 2002 ; Nelson *et al.*, 2016). Ce sont des poissons primaires intolérants à la salinité de l'eau (Myers, 1938 ; Fenolio *et al.*, 2013 ; Nelson *et al.*, 2016). Par conséquent, leur dispersion est limitée aux seuls bassins fluviaux ; ils sont incapables de migrer entre ceux qui sont déconnectés ou par les eaux marines (Myers, 1949 ; Darlington, 1957).

Préalablement décrites par Yang *et al.*, (2015), les onze lignées/tribus évolutives appartenant à l'ancienne sous-famille des Cyprininae sont actuellement élevées au rang de sous-famille (Tan et Armbruster, 2018). De ce fait, la famille des Cyprinidés est divisée en dix sous-familles valides (Tan et Armbruster, 2018 ; Fricke *et al.*, 2021).

En Afrique du Nord-Ouest, deux sous-familles ont été identifiées jusqu'à présent : Torinae et Barbinae (Yang *et al.*, 2015). La sous-famille des Torinae rassemble trois genres hexaploïdes ($2n=150$) de barbeaux de grande taille (*Carasobarbus* Karaman, 1971 ; *Labeobarbus* Rüppel,

1835 et *Pterocapoeta* Günther, 1902) tandis que la sous-famille des Barbinae est représentée par un seul genre tétraploïde *Luciobarbus* ($2n=100$) Heckel, 1843 (Borkenhagen et Krupp, 2013 ; Yang *et al.*, 2015 ; Vreven *et al.*, 2016 ; Fricke *et al.*, 2021).

Au Maroc, la famille des Cyprinidés est la plus diversifiée de l'ichtyofaune indigène (Azeroual *et al.*, 2000 ; Yahyaoui *et al.*, 2020) contribuant ainsi au hotspot méditerranéen de la diversité des poissons des eaux douces (Myers *et al.*, 2000 ; Geiger *et al.*, 2014). Parmi ceci, le genre *Luciobarbus* est devenu le plus abondant et le plus diversifié, avec 15 espèces reconnues (dont 14 sont endémiques) (Yahyaoui *et al.*, 2020 ; Fricke *et al.*, 2021) et il est divisé en deux catégories : les espèces limnétiques avec des corps moyennement grands et les espèces rhéophiles de petite taille (Doadrio, 1990 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b).

Diverses études phylogénétiques ont bien montré que les espèces de *Luciobarbus* d'Afrique du Nord-Ouest ne constituent pas un groupe monophylétique, car les espèces endémiques *Luciobarbus setivimensis* (Valenciennes, 1842) d'Algérie et *Luciobarbus guercifensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016 du Maroc se regroupent avec les espèces ibériques, tandis que les autres espèces restantes forment un groupe monophylétique bien soutenu (Machordom et Doadrio 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Gante *et al.*, 2011 ; Yang *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Casal-López et Doadrio 2018 ; Touil *et al.*, 2019 ; Benovics *et al.*, 2020).

1.1. *Luciobarbus guercifensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016

Morphologie

Le barbeau de Guercif (Figure 4) a une taille commune de 14 cm. Il se distingue en ayant : un corps allongé, des lèvres épaisses avec deux paires de barbillons d'apparence granulaire, 45 à 48 écailles sur la ligne latérale, un dernier rayon de la nageoire dorsale ossifié et denticulé tout au long de sa longueur (Doadrio *et al.*, 2016a).



Figure 4: Photo de *Luciobarbus guercifensis* (Doadrio *et al.*, 2016a)

Habitat, écologie et distribution géographique

L'espèce habite les grandes rivières, principalement au milieu du fleuve, généralement dans les zones rapides (Doadrio *et al.*, 2016a ; Yahyaoui *et al.*, 2020). Aucune information n'existe ni sur son régime alimentaire ni sur la période de frai ou le comportement reproductif. Ce barbeau est devenu rare, il est actuellement en déclin pour les raisons suivantes : le prélèvement d'eau pour l'irrigation, l'utilisation des engrais et des pesticides. Il est suggéré que ce poisson soit inclus dans la catégorie En danger (EN) de l'UICN (Doadrio *et al.*, 2016a). *Luciobarbus guercifensis* est endémique au bassin méditerranéen de Moulouya et habite précisément les oueds de Moulouya et Melloulou près du village de Guercif (Figure 5).

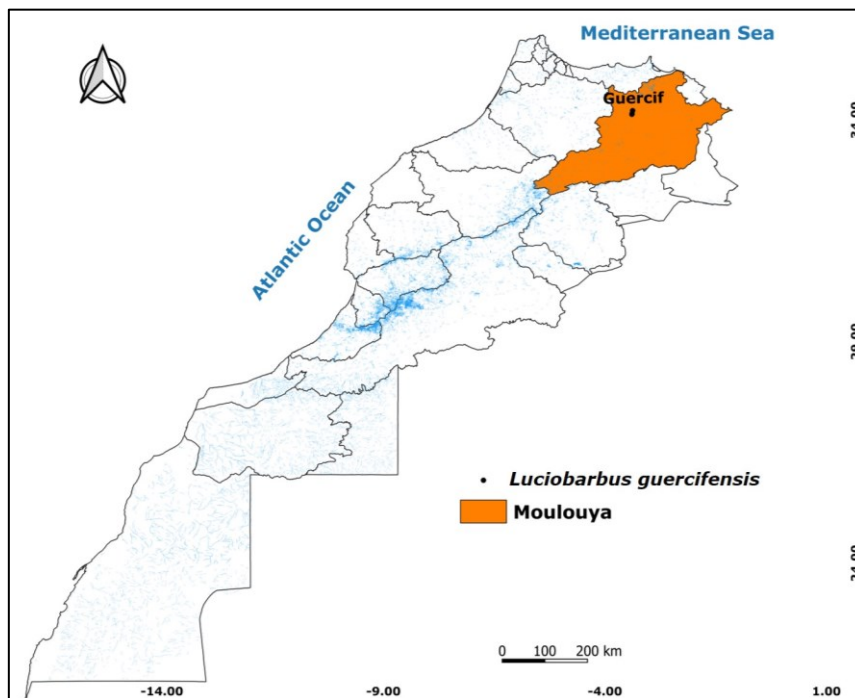


Figure 5: Répartition géographique de *Luciobarbus guercifensis*

1.2. *Luciobarbus ksibi* (Boulenger, 1905)

Morphologie

Le barbeau de Ksib (Figure 6) a une taille maximale de 22 cm. Il se distingue en ayant : un corps brunâtre au-dessus de la ligne latérale, plus clair au-dessous, 41 à 46 écailles sur la ligne latérale, des nageoires quasiment transparentes, une nageoire dorsale portant 3 rayons épineux et 7 à 8 mous, un dernier rayon dorsal ossifié de 1/2 à 3/5 de sa hauteur, une nageoire anale avec 3 rayons épineux et 5 mous (Yahyaoui *et al.*, 2020).



Figure 6: Photo de *Luciobarbus ksibi* (Yahyaoui *et al.*, 2020)

Habitat, écologie et distribution géographique

Ce barbeau est limnophile de fond vivant en bancs dans les cours moyens et inférieurs des grandes rivières à faible pente (zone à barbeau). Il préfère les fonds sablonneux et graveleux avec un courant lent. Il est omnivore, il se nourrit de macroinvertébrés, de zooplancton, d'algues et de débris de végétaux. La reproduction a lieu en saison printanière quand la température dépasse 14-16 °C. La ponte s'effectue sur le fond. Pendant cette période, les mâles sont couverts de tubercules blanchâtres, spécialement concentrés au niveau de la tête (Yahyaoui *et al.*, 2020). Cette espèce est menacée par les changements climatiques, le pompage et la dérivation des eaux pour l'irrigation, la fragmentation des habitats, la pollution et la pêche abusive. Elle est incluse dans la catégorie Vulnérable (VU) de la liste IUCN (Crivelli, 2018). *Luciobarbus ksibi* occupe les rivières des bassins de Ksob, Tensift et Oum Errabiâ (Figure 7).

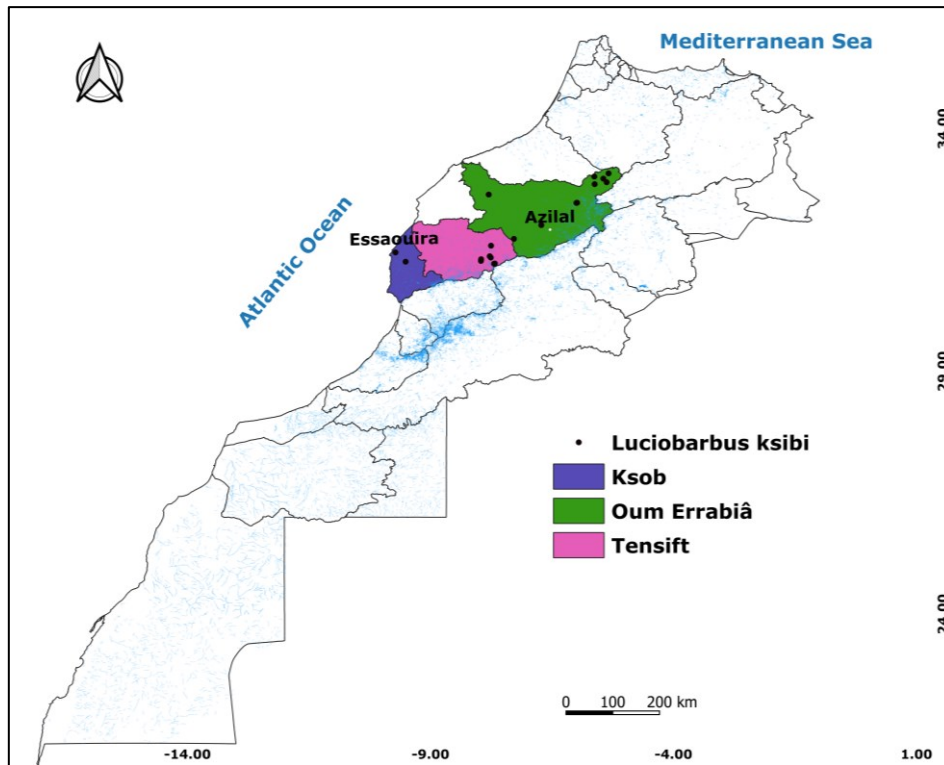


Figure 7: Répartition géographique de *Luciobarbus ksibi*

1.3. *Luciobarbus lepineyi* Pellegrin, 1939

Morphologie

Le barbeau de Lepiney (Figure 8) se distingue en ayant une coloration brun-noirâtre en dessus et rougeâtre en dessous, un museau allongé, une bouche infère sans bord tranchant, deux paires de barbillons subégaux, 44 écailles sur la ligne latérale, une nageoire dorsale débutant en avant de pelvienne, un dernier rayon de la dorsale ossifié sur 2/5 de sa longueur (Pellegrin, 1939).

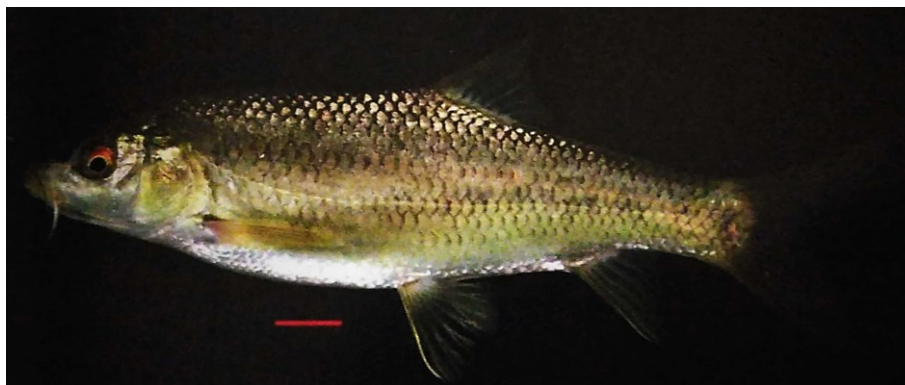


Figure 8: Photo de *Luciobarbus lepineyi* (Yahyaoui et al., 2020)

Habitat, écologie et distribution géographique

Cette espèce est limnophile, elle occupe les zones calmes et basses de rivière aux eaux pas trop froides. Elle est présente dans de nombreuses oasis de la région et supporte des salinités élevées. Son régime alimentaire est varié. Il est constitué principalement de macroinvertébrés, de zooplancton, d'algues et de débris de végétaux. La reproduction a lieu en saison printanière quand la température dépasse 14-16 °C. La ponte s'effectue sur le fond, les mâles sont couverts de tubercules blanchâtres sur la tête, concentres au niveau du museau. Le barbeau de Lepiney est menacé par les changements climatiques, le pompage et la dérivation des eaux pour l'irrigation (Yahyaoui *et al.*, 2020). Il est inclus dans la catégorie Préoccupation mineure (LC) de la liste IUCN (Crivelli, 2018). *Luciobarbus lepineyi* est une espèce endémique du Maroc. Elle vit dans les bassins de Draa, Ziz et Noun et elle est fréquente dans les oueds subsahariens (Figure 9).

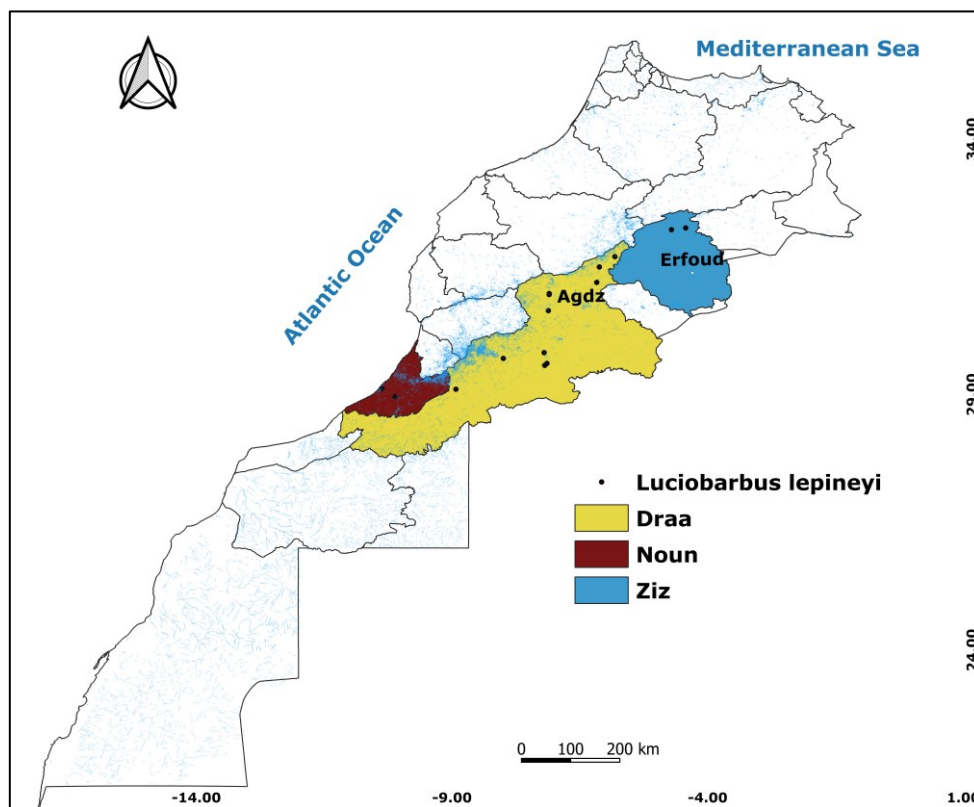


Figure 9: Répartition géographique de *Luciobarbus lepineyi*

1.4. *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015

Morphologie

Le barbeau du Maghreb (Figure 10) a une taille maximale de 17 cm. Il se distingue en ayant : une coloration argenté-jaunâtre avec des nageoires sombres, un corps allongé, une lèvre inférieure épaisse avec le lobe médian rétracté, deux paires de barbillons, 41 à 47 écailles le long de la ligne latérale, la nageoire dorsale débute en avant des pelviennes, un dernier rayon de la dorsale denticulé et fortement ossifié (Casal-López *et al.*, 2015).



Figure 10: Photo de *Luciobarbus maghrebensis* (Casal-López *et al.*, 2015)

Habitat, écologie et distribution géographique

Ce barbeau est limnophile. Il fréquente la majorité des cours d'eau et surtout les parties basses des rivières dont les eaux sont claires et courantes, mais pas trop froides. Son régime alimentaire se compose de proies animales (macroinvertébrés et zooplancton). La période de production est printanière et se produit quand la température dépasse 14-16 °C. La ponte s'effectue sur le fond. Pendant cette période, les mâles sont couverts de tubercules blanchâtres sur la tête et surtout au niveau du museau. Les principales menaces qui pèsent sur cette espèce sont : les obstacles physiques à la migration en amont pour frayer, la présence d'espèces exotiques, ainsi que la dégradation de la qualité de l'eau dans le cours inférieur, due aux engrais, pesticides et effluents urbains. Néanmoins, il est suggéré qu'elle soit incluse dans la catégorie Préoccupation mineure (LC) de l'UICN car elle est relativement abondante (Casal-López *et al.*, 2015 ; Yahyaoui *et al.*, 2020). *Luciobarbus maghrebensis* est une espèce endémique du centre Nord du Maroc. Elle est commune dans le bassin du Sebou et dans les cours d'eau débouchant dans la lagune de Moulay Bousselham (Oued Drader et canal de Nador) sur le littoral atlantique et aux bassins méditerranéens de Kanar et Mter (Figure 11).

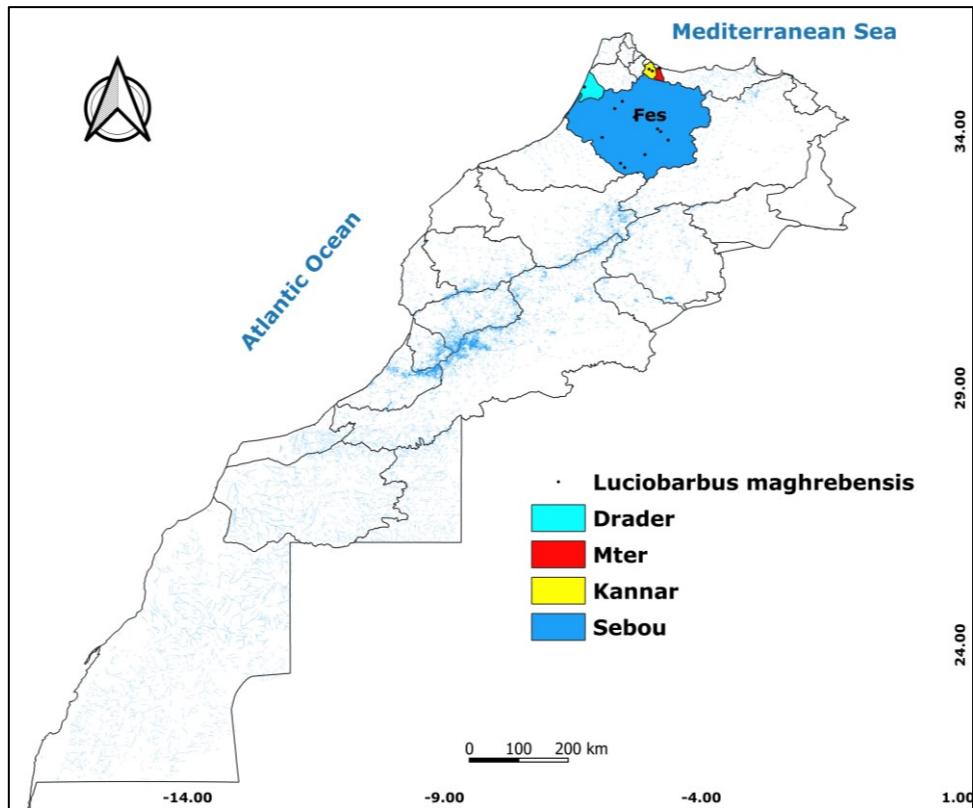


Figure 11: Répartition géographique de *Luciobarbus maghrebensis*

1.5. *Luciobarbus pallaryi* (Pellegrin, 1919)

Morphologie

Le barbeau de Pallaryi (Figure 12) a une taille maximale de 26 cm. Il se distingue en ayant un museau allongé et pointu à l'extrémité, une bouche infère et deux paires de barbillons, une lèvre inférieure interrompue, 41 à 44 écailles sur la ligne latérale, une coloration brunâtre ou grisâtre au-dessus et blanc ou jaunâtre en dessous (Pellegrin, 1919 ; Levin *et al.*, 2012).



Figure 12: Photo de *Luciobarbus pallaryi* (Yahyaoui *et al.*, 2020)

Habitat, écologie et distribution géographique

Ce poisson est benthopélagique vivant en bancs dans le cours moyen et inférieur des grandes rivières à faible pente (zone à barbeau) ; il préfère les fonds sablonneux et graveleux avec un courant modéré. Aucune information n'existe sur son régime alimentaire. La reproduction a lieu en saison printanière quand la température dépasse 14-16 °C. La ponte s'effectue sur le fond. Pendant cette période, les mâles sont couverts de tubercules nuptiaux blanchâtres (Yahyaoui *et al.*, 2020). Les principales menaces sur cette espèce sont : les changements climatiques, les périodes de sécheresse longues suivies de crues dévastatrices, les prélèvements des eaux pour l'irrigation, la pollution et la fragmentation des habitats. Toutefois, l'espèce est incluse dans la catégorie Préoccupation mineure (LC) dans la liste rouge de l'IUCN (Crivelli, 2018). Le barbeau de Pallary est présent dans les oueds du nord-est du Maroc et de l'ouest de l'Algérie, notamment dans les bassins de Guir, Figuig et Ziz (Figure 13). Des populations isolées se trouvent dans l'oasis d'Adrar, qui fait partie du bassin de Guir (Doadrio *et al.*, 1998).

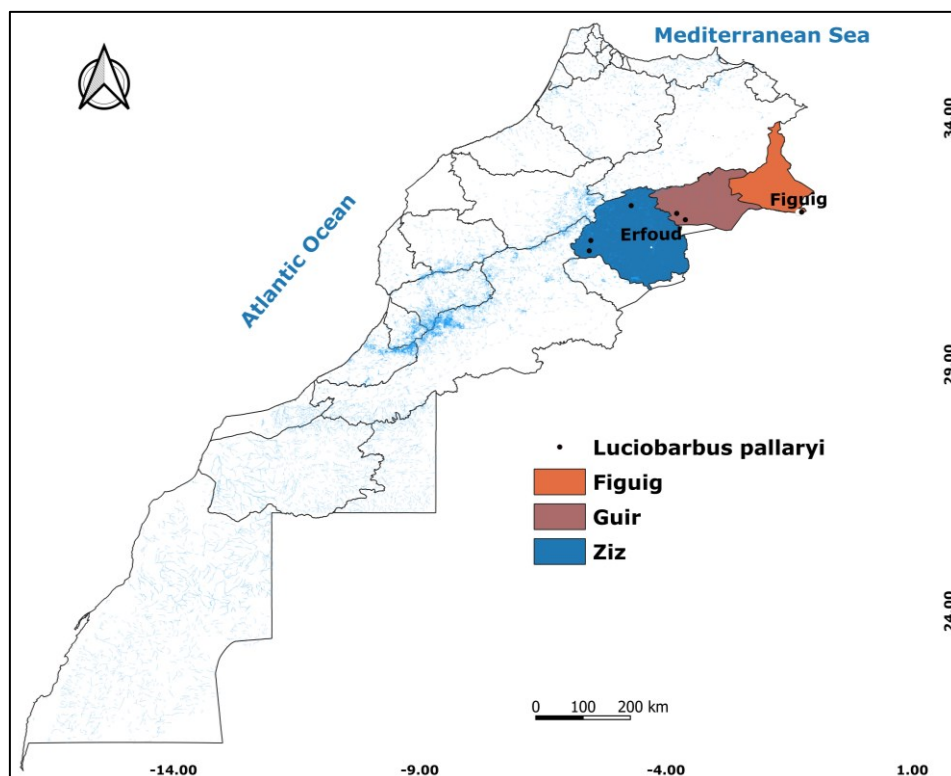


Figure 13: Répartition géographique de *Luciobarbus pallaryi*

1.6. *Luciobarbus rabatensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015

Morphologie

Le barbeau de Rabat (Figure 14) a une taille maximale de 13 cm. Il se distingue en ayant : une tête relativement grande par rapport au corps, une lèvre inférieure rétractée, une coloration légèrement jaune brunâtre dans la région dorsale et plus argentée dans la partie ventrale, le premier barbillon atteint généralement le bord antérieur de l'œil, le second barbillon se prolonge généralement vers le bord postérieur de l'œil mais ne parvient pas au préopercule, une nageoire dorsale concave avec un dernier rayon ossifié, un pédoncule caudal allongé par rapport aux autres espèces (Casal-López *et al.*, 2015).



Figure 14: Photo de *Luciobarbus rabatensis* (Casal-López *et al.*, 2015)

Habitat, écologie et distribution géographique

Ce barbeau habite les rivières de différentes typologies. Il est présent dans les réservoirs et les cours d'eau. Aucune information n'existe sur son régime alimentaire. En fin d'avril et début du mai, les géniteurs migrent en amont pour frayer dans les eaux froides et oxygénées où les femelles creusent un nid dans le gravier. Au cours de la reproduction, les mâles présentent des tubercules nuptiaux sur la tête. Malgré son abondance dans le bassin de Bouregreg, cette espèce souffre d'une légère baisse à cause de la pollution liée à l'agriculture, la construction de barrages et l'introduction d'espèces allochtones. Ainsi, elle devrait être incluse dans la catégorie Quasi menacée (NT) de l'UICN (Casal-López *et al.*, 2015). *Luciobarbus rabatensis* est une espèce endémique au Nord du Maroc et est localisée dans le bassin de Bouregreg (Figure 15).

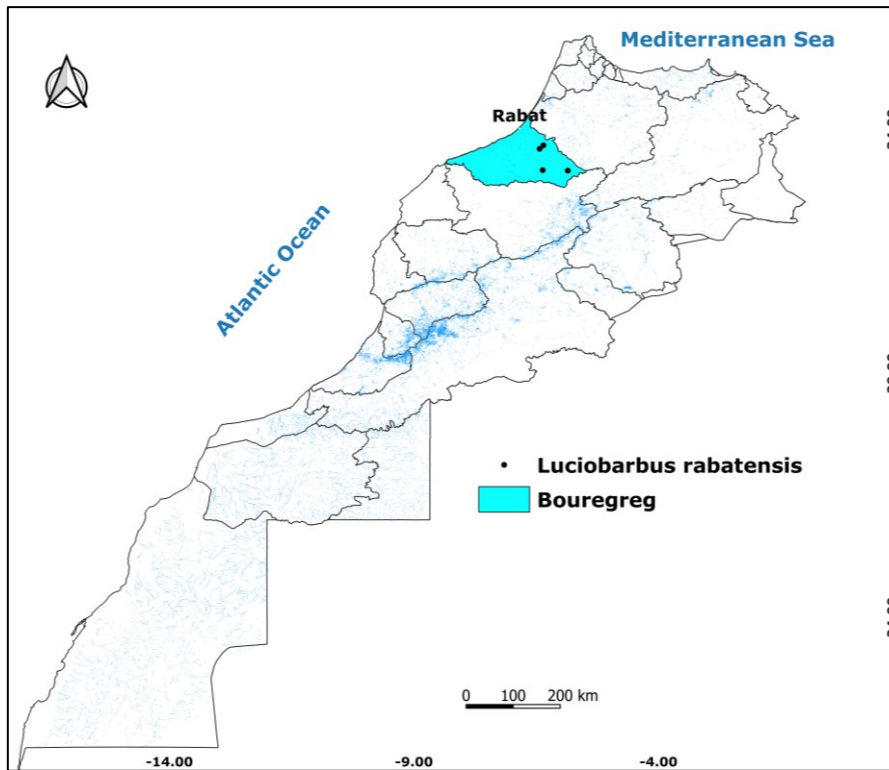


Figure 15: Répartition géographique de *Luciobarbus rabatensis*

1.7. *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2015

Morphologie

Le barbeau du Rif (Figure 16) a une taille maximale de 22.6 cm. Il se distingue en ayant : une lèvre inférieure développée avec un lobe médian rétracté, deux paires de barbillons longs, le barbillon antérieur n'atteint pas le bord antérieur de l'œil alors que le barbillon postérieur l'atteint mais ne parvient pas au préopercule, 42 à 46 écailles sur la ligne latérale, une nageoire dorsale commençant au même niveau ou légèrement en arrière des pelviennes, un dernier rayon ossifié de la nageoire dorsale denticulé sur toute sa longueur (Casal-López *et al.*, 2015).



Figure 16: Photo de *Luciobarbus rifensis* (Casal-López *et al.*, 2015)

Habitat, écologie et distribution géographique

Cette espèce est ubiquiste, on la trouve dans les ruisseaux et les rivières ayant un substrat allant de sableux à pierreux, elle n'est absente que dans les petits cours d'eau près des sources des rivières et dans les eaux peu profondes. L'espèce est présente dans les réservoirs. Aucune information n'existe sur son régime alimentaire. La période de ponte est variable mais a généralement lieu en avril et mai. L'espèce migre en amont pour frayer dans les eaux froides et oxygénées où les femelles creusent un nid dans le gravier. Il est suggéré qu'elle soit incluse dans la catégorie Préoccupation mineure (LC) de l'UICN car elle est actuellement commune et localement abondante. Toutefois, l'aire de répartition de cette espèce a été transformée ces dernières années en raison de la construction de barrages, qui empêchent la migration vers l'amont pendant la période de frai. Aussi, les réservoirs peuvent réfugier des espèces allochtones (piscivores) qui pourraient former une menace potentielle pour ce barbeau. De plus, la zone où se trouve cette espèce présente un intérêt pour les activités touristiques, ce qui accroît le prélèvement d'eau à des fins récréatives, entraînant une réduction des niveaux d'eau en été ainsi qu'un épuisement de l'oxygène de l'eau (Casal-López *et al.*, 2015). *Luciobarbus rifensis* est une espèce endémique au nord du Maroc. Elle est localisée dans les eaux du bassin du Loukkos (Atlantique) jusqu'au bassin du Laou (Méditerranée) (Figure 17).

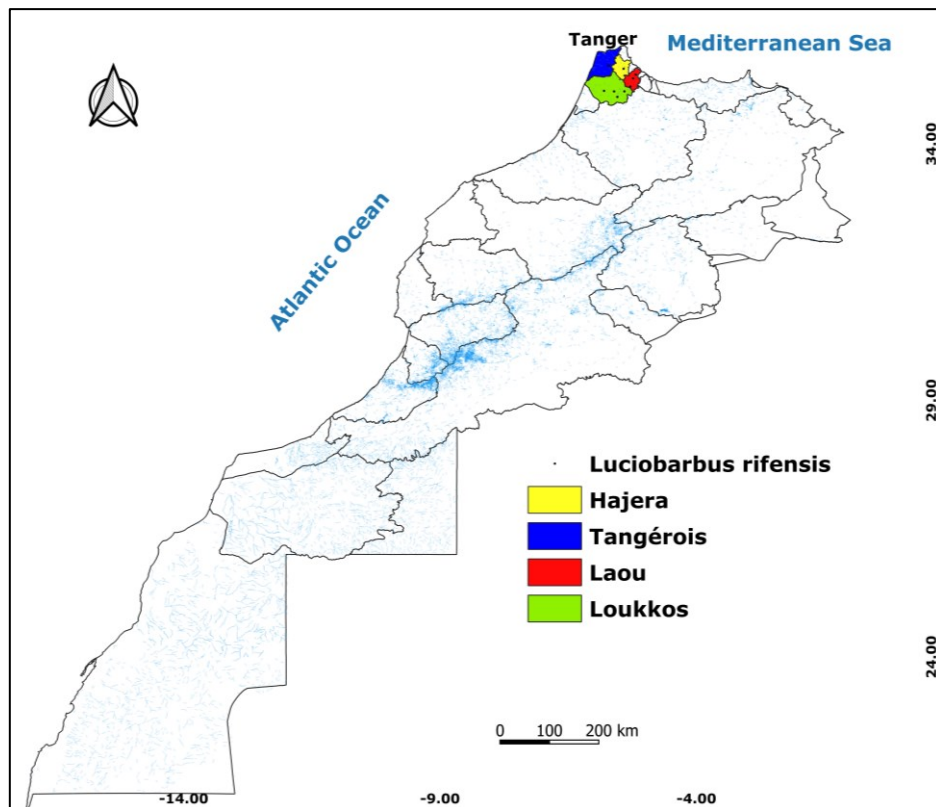


Figure 17: Répartition géographique de *Luciobarbus rifensis*

1.8. *Luciobarbus yahyaouii* Doadrio, Casal-López & Perea, 2016

Morphologie

Le barbeau de Yahyaoui (Figure 18) a une taille maximale de 18.3 cm. Il se distingue en ayant un corps allongé avec une tête courte, une coloration jaunâtre sur le dos avec des reflets métalliques bleuâtres et blanc argenté sur le ventre, une bouche infère avec des lèvres épaisses bien développées, 42 à 45 écailles sur la ligne latérale, des nageoires pelviennes insérées sous l'origine de la dorsale (Doadrio *et al.*, 2016b).

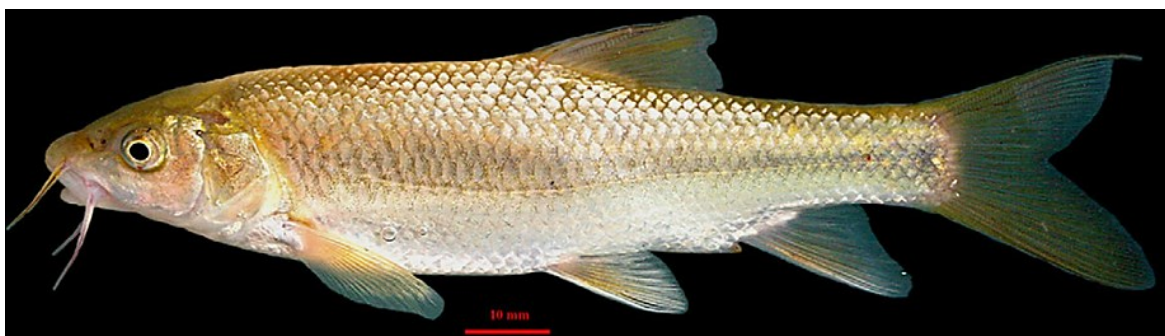


Figure 18: Photo de *Luciobarbus yahyaouii* (Doadrio *et al.*, 2016b)

Habitat, écologie et distribution géographique

Ce poisson est limnophile, il fréquente de nombreux types d'habitats à l'exception des zones à courant fort où il est remplacé par *L. guercifensis* qui occupe ces milieux aux eaux claires et rapides. Le régime alimentaire de cette espèce est très varié. Elle se nourrit de macro-invertébrées, de zooplancton, d'algues et de débris de végétaux. La reproduction a lieu en saison printanière quand la température dépasse 14-16 °C. Ce barbeau migre en amont pour se reproduire dans les zones de gravier avec des eaux plus claires mais pas trop froides. La ponte s'effectue sur le fond, les femelles réalisent des sillons, grâce à leur nageoire anale, au niveau du gravier, où elles déposent les œufs. Au cours de cette période, les barbeaux mâles sont couverts de tubercules blanchâtres (Doadrio *et al.*, 2016b ; Yahyaoui *et al.*, 2020). Cette espèce est en déclin en raison de la qualité médiocre de l'eau dû au développement de l'activité agricole. Il est suggéré qu'elle soit incluse dans la catégorie Quasi menacée (NT) de l'UICN (Doadrio *et al.*, 2016b). *Luciobarbus yahyaouii* est une espèce endémique au bassin méditerranéen de la Moulouya et ses affluents (Figure 19).

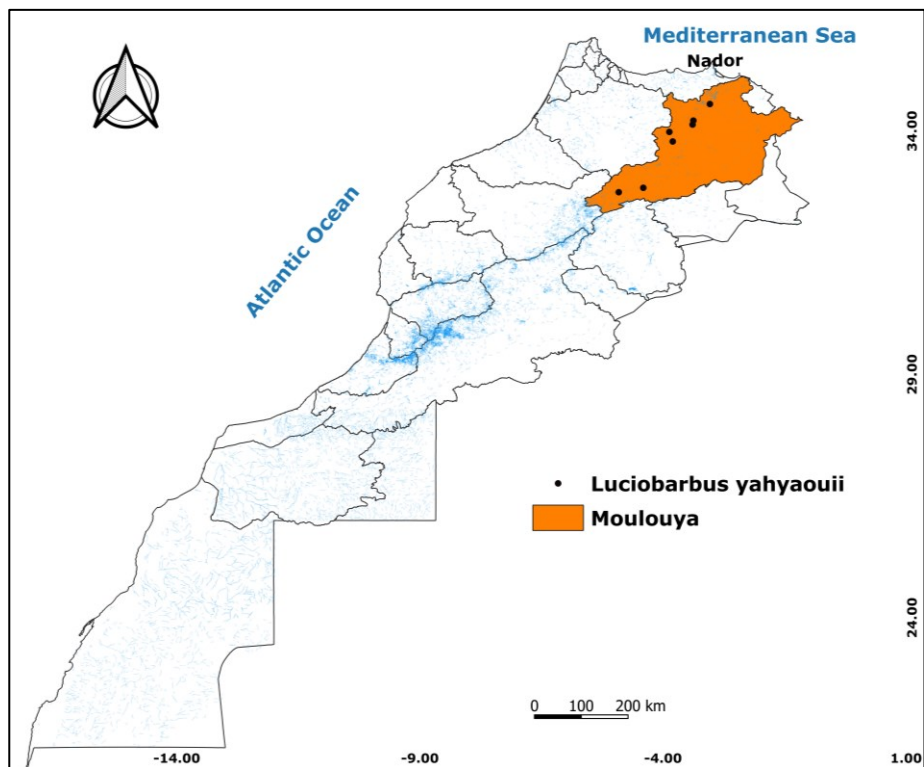


Figure 19: Répartition géographique de *Luciobarbus yahyaouii*

1.9. *Luciobarbus zayanensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2016

Morphologie

Le barbeau de Zayane (Figure 20) a une taille maximale de 17.8 cm. Il se distingue en ayant un corps allongé, une coloration brunâtre avec des taches noires le long du corps, une bouche protractile, des lèvres épaisses avec deux paires de barbillons granuleux, 49 à 53 écailles sur la ligne latérale, un dernier rayon de la nageoire dorsale ossifié et denticulé sur toute sa longueur (Doadrio *et al.*, 2016a).



Figure 20: Photo de *Luciobarbus zayanensis* (Doadrio *et al.*, 2016a)

Habitat, écologie et distribution géographique

Cette espèce rhéophile occupe la partie amont des rivières aux eaux claires des montagnes du Moyen Atlas. Aucune information n'existe sur son régime alimentaire. La période de frai a lieu à partir de fin avril au début mai. En cette période de reproduction, de petits tubercules nuptiaux recouvrent tout le corps des barbeaux mâles. Ce barbeau est en déclin à cause de la construction des barrages et des réservoirs et l'augmentation de la pollution liée à l'agriculture et au développement urbain (Doadrio *et al.*, 2016a ; Yahyaoui *et al.*, 2020). Par conséquent, il est suggéré qu'il soit inclus dans la catégorie vulnérable (VU) de la liste UICN (Doadrio *et al.*, 2016a). *Luciobarbus zayanensis* est une espèce endémique au bassin de l'Oum Errabiâ. Elle est principalement distribuée autour de la région de Zayane au Moyen Atlas (Figure 21).

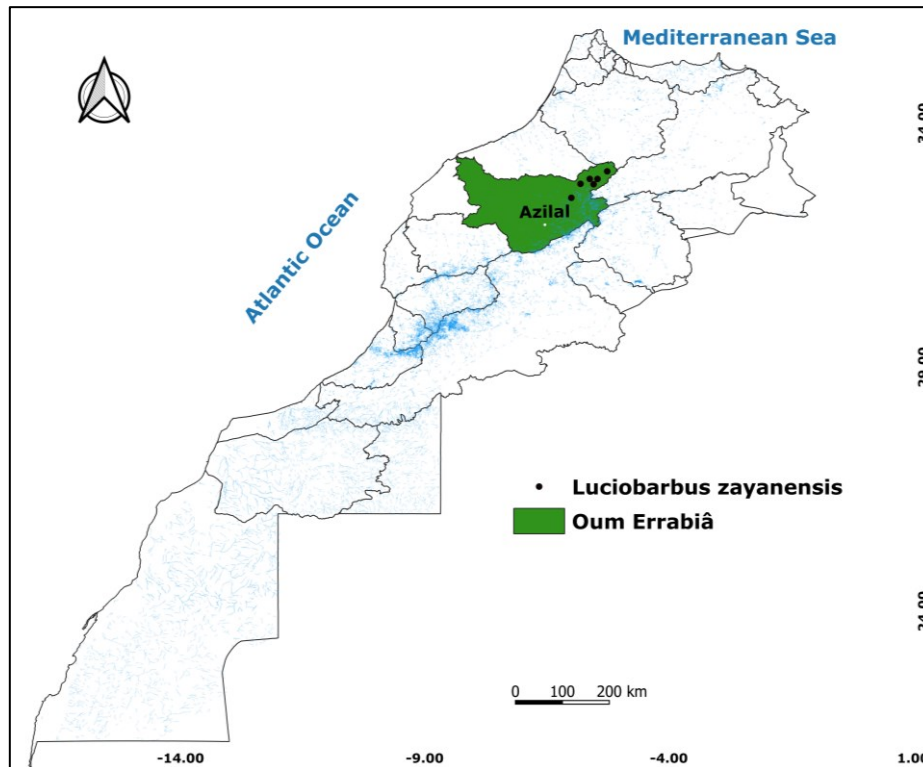


Figure 21: Répartition géographique de *Luciobarbus zayanensis*

2. La famille des Cobitidés

La famille des Cobitidae est apparue à la fin de l'Eocène, dans le Sud de la Chine avant de voyager durant l'Oligocène, le Miocène et le Pliocène jusqu'en Europe. Cette famille se compose de 45 genres et 340 espèces des eaux douces (Fricke *et al.*, 2021). Seulement un genre est présent au Maroc : *Cobitis* Linnaeus, 1758. Les loches à épines (genre *Cobitis*) sont de petites espèces de poissons de fond répandues en Europe, en Asie et en Afrique du Nord (Kottelat et Freyhof, 2007). Une seule espèce est présente au Maroc, elle y est endémique : *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929.

2.1. *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929

Morphologie

La loche marocaine se caractérise par un corps allongé cylindrique de coloration brun-jaunâtre avec plusieurs taches noires disposées d'une façon longitudinale. La peau est nue, sans écailles. La lèvre supérieure possède 3 paires de barbillons. La nageoire dorsale se compose de 10 rayons dont 3 sont épineux et 7 mous. La nageoire anale comprend 3 rayons épineux et 5 mous. Alors que les nageoires pectorales et pelviennes sont constituées chacune

d'un rayon épineux et 6 mous. Cette espèce se caractérise par la présence d'une épine dans la fente sous-orbitaire (Pellegrin, 1929).

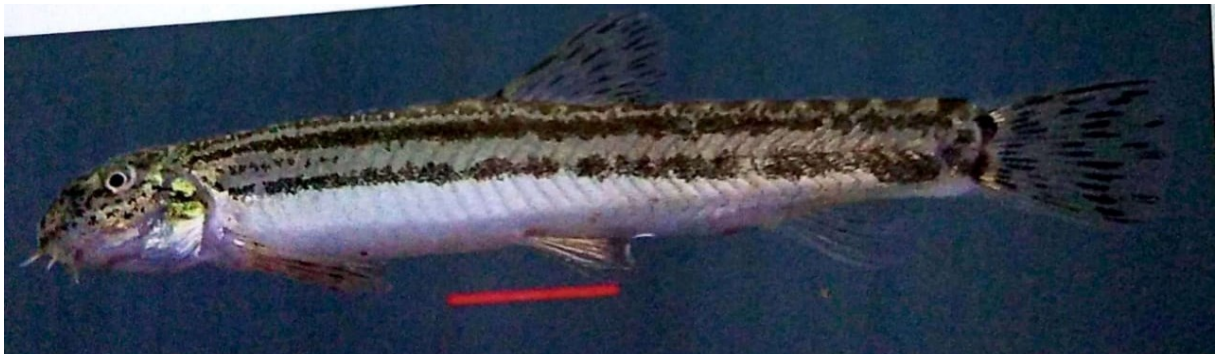


Figure 22: Photo de *Cobitis maroccana* (Yahyaoui *et al.*, 2020)

Habitat, écologie et distribution géographique

Cette espèce est sédentaire. Elle vit près des rives, sous les pierres ou dans la vase des cours des eaux de montagnes et de plaines de faible courant (Yahyaoui *et al.*, 2020). Aucune information n'existe sur son régime alimentaire ni sur sa période de frai ou son comportement reproductif. La loche marocaine est en déclin à cause de la destruction des habitats, du pompage, du drainage, des pesticides et de l'introduction d'espèces exotiques invasives. L'espèce est incluse dans vulnérable (VU) de la liste IUCN (Crivelli, 2010). *Cobitis maroccana* est une espèce endémique des bassins des oueds à faible courant et dans les bras morts des rivières du nord du Maroc des bassins du Sebou et du Loukkos (Oueds Loukkos, Sebou, Ouergha, Beht, Tifelt...) (Figure 23).

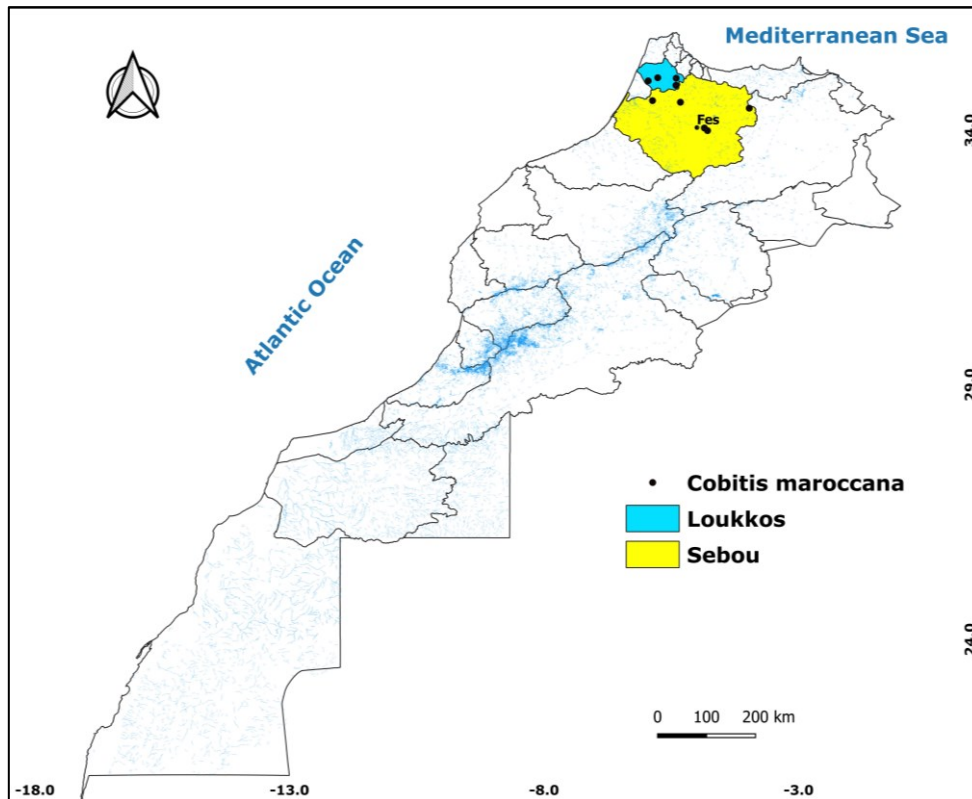


Figure 23: Répartition géographique de *Cobitis maroccana*

3. La famille des Cichlidés

Appartenant à l'ordre des Cichliformes, les poissons de la famille des Cichlidés compte environ 10 % de toutes les espèces de vertébrés vivants avec 2308 espèces dont 1744 sont actuellement considérées valides (Fricke *et al.*, 2021). Cette famille est fondamentalement marine, bien qu'elle compte également de nombreux représentants en eau douce (Friedman *et al.*, 2013). Certains membres de cette famille peuvent même survivre dans des environnements extrêmes (eaux thermales, eaux salées à faible teneur en oxygène ou à pH de 10.5). Les membres de cette famille sont largement distribués dans les eaux douces et saumâtres en Afrique, en Amérique centrale et du Sud, au Moyen Orient (Liban, Syrie et Palestine) et en Asie (Iran, Sud de l'Inde et Sri Lanka) (Nelson *et al.*, 2016).

Au Maroc, ces poissons reliques de la faune qui existait lors des dernières périodes glaciaires ont connu de nombreux goulots d'étranglement au cours des derniers millénaires, ce qui a entraîné un déclin spectaculaire de leurs effectifs (Louizi *et al.*, 2019). Ils sont représentés par quatre espèces au Maroc (Tableaux 1 et 2, Chapitre I).

3.1. *Coptodon guineensis* (Günther, 1862)

Morphologie

Le Tilapia de Guinée *Coptodon guineensis* (Figure 20) a une taille maximale de 30 cm. Il se distingue en ayant une tête convexe, une coloration argentée passant au blanchâtre sur le ventre et au jaune vert sur le dos et le dessus de la tête, une nageoire dorsale grisâtre portant une tâche 'tilapienne' bien marquée et composée de 16 épineux et 12 rayons mous, des écailles présentant une tache noire, six à huit bandes verticales sombres et peu marquées sur les flancs (Yahyaoui *et al.*, 2020).



Figure 24: Photo de *Coptodon guineensis* (Yahyaoui *et al.*, 2020)

Habitat, écologie et distribution géographique

Cette espèce est benthopélagique et euryhaline, elle vit en eau douce, saumâtre ou salée comme c'est le cas dans la Sebkhah d'Imlili au sud de la ville de Dakhla (Yahyaoui *et al.*, 2020). Elle est ovipare et elle se nourrit de mollusques bivalves, de crevettes, de phytoplancton et des détritus (Diouf, 1996). Le tilapia de Guinée est en déclin à cause de l'altération de ses habitats consécutive aux changements climatiques et aux activités touristiques. Ce poisson est inclus dans la catégorie Non évalué (NE) de la liste rouge de l'IUCN. Il est présent dans la Sebkhah d'Imlili (Qninba et Mataame, 2009) et dans l'oued Aabar (région de Smara) (Figure 25).

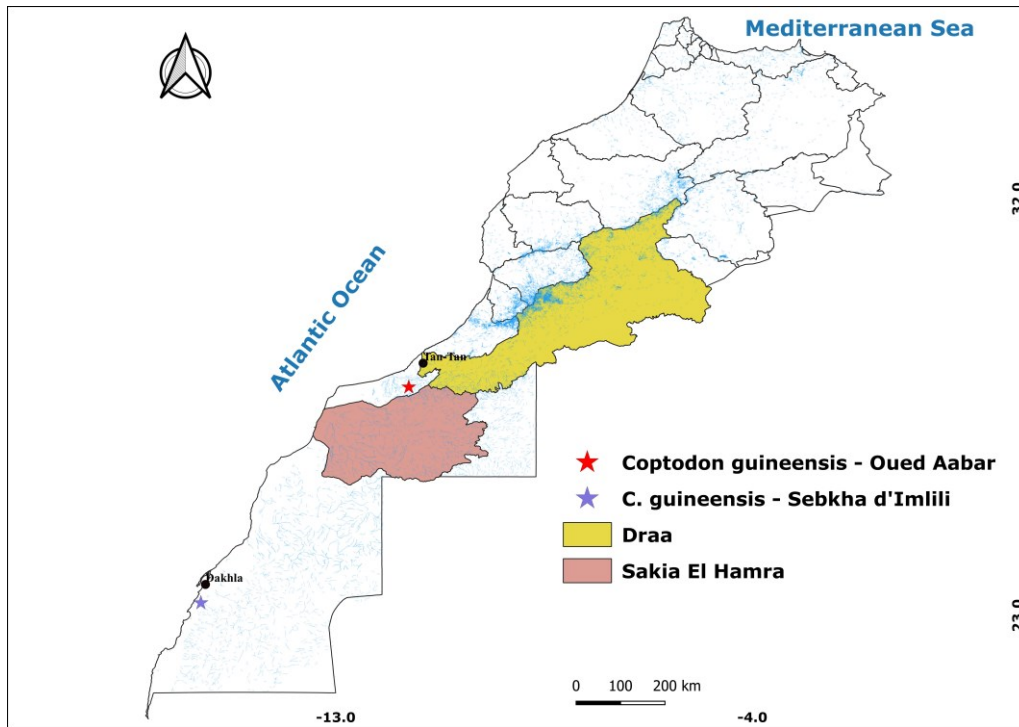


Figure 25: Répartition géographique de *Coptodon guineensis*

**Deuxième partie : Phylogéographie, structure génétique et
démographie des poissons étudiés**

CHAPITRE I – Matériel et Méthodes

I. Échantillonnage et sites d'étude

Pour cette étude, onze espèces appartenant aux genres *Cobitis*, *Coptodon* et *Luciobarbus* ont été collectés dans différentes zones de leur répartition au Maroc par l'équipe des professeurs Yahyaoui A. et Doadrio I. Les captures des poissons ont été effectuée selon les protocoles standard de la pêche électrique (autrement appelée : pêche au chalut à impulsions). Cette technique de pêche fonctionne bien sans tenir compte de l'espèce, de l'âge ou de la taille des individus.

Les données relatives aux points d'échantillonnage, les points GPS et le nombre de spécimens collectés pour *Luciobarbus* et *C. maroccana* sont représentés dans les figures 26 et 27 et les tableaux 3 et 4. Pour *C. guineensis*, deux seuls points/localité (Sebkha d'Imlili et Oued Aabar) ont été prospectés (voir Figure 25, Chapitre II de la partie bibliographique).

La construction des cartes des bassins et sous-bassins fluviaux (Hajera, Laou, Kanar et Mter) (Figures 26, 27) a été réalisée à l'aide du logiciel Qgis (anciennement connu sous le nom de Quantum GIS, (QGIS Development Team, 2021)). Pour nos analyses génétiques, nous avons rassemblé la totalité des échantillons de chaque espèce étudiée par population de bassin.

A l'exception d'un petit nombre de spécimens de chaque site d'échantillonnage qui ont été conservés dans du formol en tant que spécimens de référence ou 'vouchers', des prélèvements de tissus à l'aide d'une pince correspondant aux nageoires ont été effectués et les poissons vivants ont été remis à l'eau.

Par la suite, les bouts de nageoires prélevés ont été maintenus dans des tubes Eppendorf® remplis d'éthanol à 96%, puis gardés à 4 °C pour conserver le matériel génétique. Les 'vouchers' et les échantillons d'ADN ont été déposés dans la collection d'ADN et d'ichtyologie au Musée National des Sciences Naturelles (MNCN-CSIC, Madrid, Espagne) pour l'extraction, l'amplification et le séquençage ultérieurs de l'ADN.

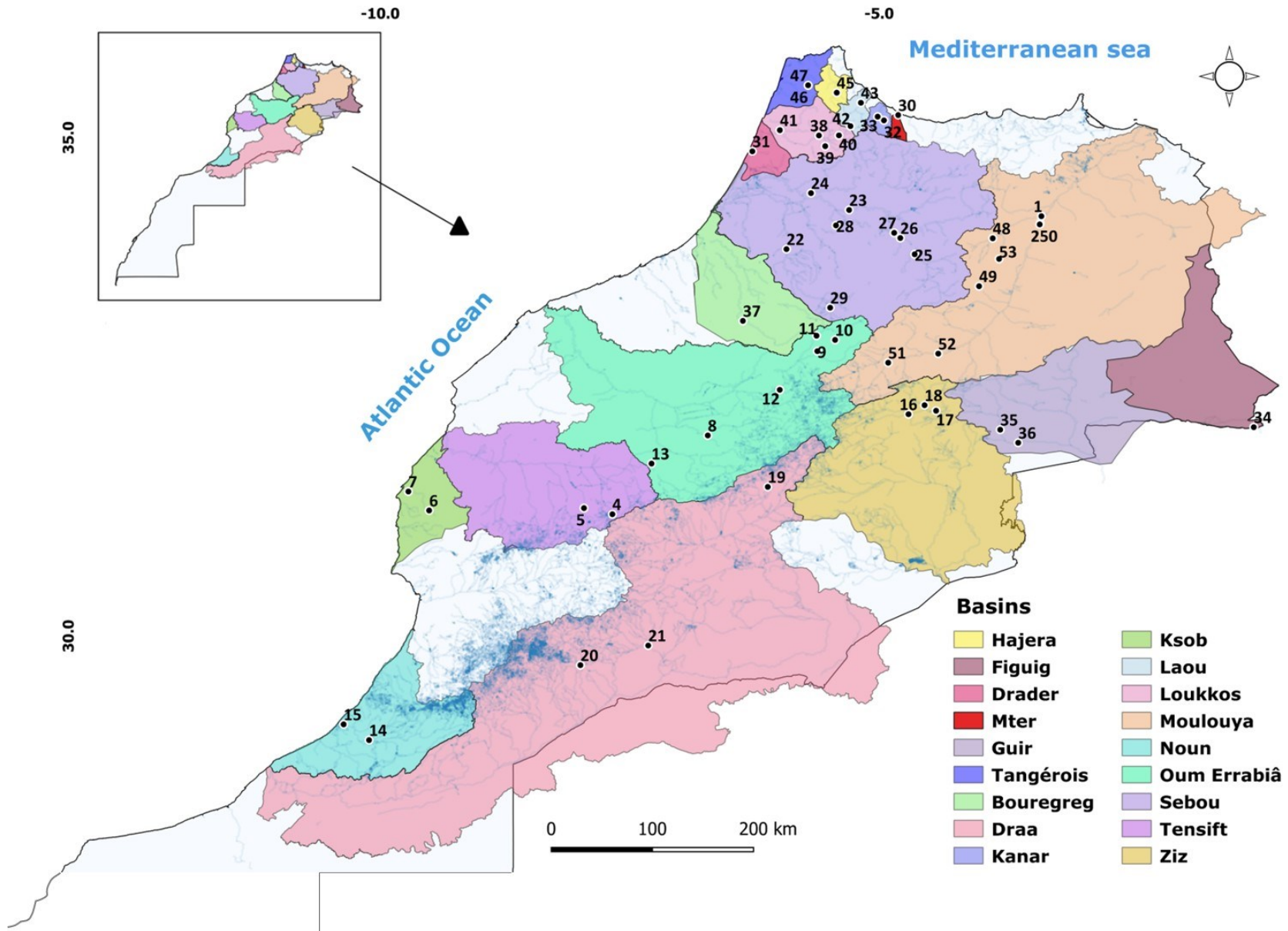


Figure 26: Points de prélèvement des espèces de *Luciobarbus* Les numéros correspondent aux localités du tableau 3

Tableau 3: Détails des espèces de *Luciobarbus* : localités d'échantillonnage, taille de l'échantillon (N), coordonnées et numéros sur la carte

Espèce	Rivière/Bassin/Localité	N	Carte	Latitude	Longitude	Code GenBank	Référence
<i>L. guercifensis</i>	Melloulou/ Moulouya /Guercif	1	1	34.21526	-3.37568	OK127918	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		2				KU257527, KU257528	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
		3				KX681691 to KX681693	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016b)
	Moulouya/ Moulouya /Guercif	1	2	34.132668	-3.392731	OK127921	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		1				KU257525	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
		2				KX681695, KX681696	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016b)
	Moulouya/ Moulouya /Ghafoula	2	3	34.14534	-3.38847	OK127919, OK127920	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		1				KU257526	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
		1				KX681697	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016b)
<i>L. ksibi</i>	Ourika/ Tensift /Setti Fatma	8	4	31.224847	-7.675381	OK127922 to OK127929	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Reraia/ Tensift /Moulay Brahim	8	5	31.2862	-7.9597	OK127930 to OK127937	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		1				AF145926	(Tsigenopoulos <i>et al.</i> , 2003)
		5				KT003956 to KT003960	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
	Zeltene/ Ksob /Douar Aït Al Kherwaa	10	6	31.26205	-9.5115	OK127969 to OK127978	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Ksob / Ksob /Eassouira	1	7	31.452708	-9.720049	MN961184	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
		1				AY004738	(Machordom et Doadrio, 2001)
		5				KT003951 to KT003955	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		2				KU257523, KU257524	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
	Cascades d'Ouzoud / Oum Errabiâ /Ouzoud	4	8	32.015202	-6.7189	OK127938 to OK127941	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Chbouka/ Oum Errabiâ /Lahri	1	9	32.8595	-5.6213	MN961183	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
		2				KU257529, KU257530	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
17					OK128152 to OK128168	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	
Lac de Miaami/ Oum Errabiâ /Azegza	9	10	32.973611	-5.443333	OK127960 to OK127968	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	
Oum Errabiâ/ Oum Errabiâ / El borj	3	11	33.015737	-5.629274	OK127950 to OK127952	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	
	1				AY004734	(Machordom et Doadrio, 2001)	

<i>L. lepineyi</i>	Bounoual/ Oum Errabiâ /Bounoual	8	12	32.47312	-5.99768	OK127942 to OK127949	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		1				AY004747	(Machordom et Doadrio, 2001)
	Izergane/ Oum Errabiâ /Taglaoute	7	13	31.73271	-7.28291	OK127953 to OK127959	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Noun/ Noun /Guelmim	9	14	28.958202	-10.113653	OK127979 to OK127987	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Noun/ Noun /Asaca	1	15	29.116205	-10.368351	AY004739	(Machordom et Doadrio, 2001)
	Ziz/ Ziz /Douar Amouguer	6	16	32.228372	-4.707606	OK128014 to OK128019	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Ziz/ Ziz /Zaouiat sidi hamza	6	17	32.262844	-4.430927	OK128020 to OK128025	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Ziz/ Ziz /Rich	1	18	32.318701	-4.546688	OK128026	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	M'goun/ Draa /Aguerzeka	9	19	31.498776	-6.118127	OK128005 to OK128013	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
<i>L. maghrebensis</i>	Draa/ Draa /Tata	1	20	29.710263	-7.995546	JF798261	(Levin <i>et al.</i> , 2012)
		9				OK127988 to OK127995	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	El Maleh/ Draa /Tissint	8	21	29.907228	-7.315988	OK127996 to OK128004	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Beht/ Sebou /El Hammam	17	22	33.884590	-5.930502	OK128135 to OK128151	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		4				KY457929 to KY457932	(Casal-López et Doadrio, 2018)
	Ouergha/ Sebou /Lembrabah	7	23	34.27744	-5.302550	KY457933 to KY457939	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		11				OK128116 to OK128126	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Ouergha/ Sebou /Khénichet	8	24	34.446433	-5.684737	OK128127 to OK128134	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Sebou/ Sebou /Azzaba	10	25	33.83312	-4.64584	OK128106 to OK128115	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Sebou/ Sebou /Zaouiat Sidi Salem	9	26	33.99624	-4.78959	OK128097 to OK128105	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Sebou/ Sebou /Skhinate	10	27	34.0479	-4.85142	OK128087 to OK128096	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Sebou/ Sebou /Nzala Beni Ammar	9	28	34.122876	-5.434295	OK128078 to OK128086	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Ifrane/ Sebou /Had Ifrane	5	29	33.296957	-5.492639	KT003941 to KT003945	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		2				KY457944, KY457945	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		4				KY457958 to KY457961	(Casal-López et Doadrio, 2018)
	23				OK128055 to OK128077	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	
Mter/ Mter /Dar Mter	2	30	35.22981	-4.81074	KY457941, KY457942	(Casal-López et Doadrio, 2018)	
	13				OK128042 to OK128054	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	
Drader/ Drader /Moulay Bouslham	2	31	34.866	-6.2726	KY457927, KY457927	(Casal-López et Doadrio, 2018)	
	1				OK128027	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)	

	Zaoui/ Kanar /Douar Zaouia Gamath	1	32	35.17676	-4.95385	KY457943	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		9				OK128033 to OK128041	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Kanar/ Kanar /Stehat	5	33	35.213787	-5.016889	OK128028 to OK128032	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		1				KY457940	(Casal-López et Doadrio, 2018)
<i>L. pallaryi</i>	Ain Dzadert/ Figuig	1	34	32.097935	-1.246993	AY004736	(Machordom et Doadrio, 2001)
		8				OK128169 to OK128176	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Guir/ Guir /Ksar Tazougart	10	35	32.072831	-3.788416	OK128177 to OK128186	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Guir/ Guir /Boudenib	1	36	31.941736	-3.607887	AY004745	(Machordom et Doadrio, 2001)
		7				OK128187 to OK128193	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Algeria	2	-	-	-	KU577513, KU577514	(Brahimi <i>et al.</i> , 2016)
		4	-	-	-	KU577507 to KU577509	(Brahimi <i>et al.</i> , 2016)
		1	-	-	-	MH042690	(Touil <i>et al.</i> , 2019)
<i>L. rabatensis</i>	Grou/ Bouregreg /Sebt Ait Rahhou	1	37	33.164763	-6.367478	MN961188	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
		5				KT003946 to KT003950	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		4				KY457915 to KY457918	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		11				OK128194 to OK128204	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
<i>L. rifensis</i>	Loukkos/ Loukkos /Mouires	1	38	35.025184	-5.605113	KY457946	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		4				MW588361 to MW588364	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
		1				JF798259	(Levin <i>et al.</i> , 2012)
	Zandoula/ Loukkos /Douar Tiama	6	39	34.917809	-5.542043	KY457919 to KY457924	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		14				MW588268 to MW588281	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
		1				MN961189	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
	Loukkos/ Loukkos /Laghdar	5	40	35.026244	-5.40466	KT003936 to KT003940	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		9				MW588352 to MW588360	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
	Sidi Amghar / Loukkos /Brikcha	5	41	35.078307	-5.996495	MW588263 to MW588267	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
	Laou / Laou /Chefchaoun	6	42	35.121699	-5.291349	MW588301 to MW588306	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
	Laou / Laou /Afertal	9	43	35.353254	-5.184840	MW588307 to MW588315	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
	Laou / Laou /Derdara	5	44	35.118986	-5.288900	KT003926 to KT003930	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		19				MW588282 to MW588300	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)

	Hajera/ Hajera /Zinat Tétouane	22	45	35.454443	-5.426819	MW588316 to MW588337	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
	Hachef/ Tangérois /Dar Chaoui	5	46	35.526763	-5.713771	KT003931 to KT003935	(Casal-López <i>et al.</i> , 2015)
		2				KY457925, KY457926	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		14	47	35.528962	-5.713638	MW588338 to MW588351	(Ouassal <i>et al.</i> , 2021)
L. yahyaouii	Melloulou/ Moulouya /Douar Assehloun	3	48	33.993275	-3.863623	KY457947 to KY457949	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		2				OK128226, OK128227	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Bared/ Moulouya /Boumia	1	49	33.512617	-4.0000161	AY004742	(Machordom et Doadrio, 2001)
	Moulouya/ Moulouya /Guercif	1	50	34.132714	-3.392625	KY457951	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		1				MN961189	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
		1				AF145925	(Tsigenopoulos <i>et al.</i> , 2003)
	Melloulou/ Moulouya /Guercif	1	1	34.21526	-3.37568	KY457950	(Casal-López et Doadrio, 2018)
		5				OK128221 to OK128225	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
		2				OK128218, OK128219	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Moulouya/ Moulouya /Ait Ayach	9	51	32.745013	-4.910954	OK128205 to OK128213	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Moulouya/ Moulouya /El Ksabi	4	52	32.836056	-4.409687	OK128214 to OK128217	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
	Zobzite/ Moulouya /Barkine	13	53	33.78631	-3.7998	OK128228 to OK128240	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)
L. zayanensis	Oum Errabiâ/ Oum Errabiâ / El borj	1	11	33.015737	-5.629274	MN961191	(Benovics <i>et al.</i> , 2020)
		1				AF145924	(Tsigenopoulos <i>et al.</i> , 2003)
		1				AY004744	(Machordom et Doadrio, 2001)
		3				KU257531 to KU257533	(Doadrio <i>et al.</i> , 2016a)
	Bounoual/ Oum Errabiâ /Bounoual	10	12	32.47312	-5.99768	OK128241 to OK128250	(Ouassal <i>et al.</i> , 2022)

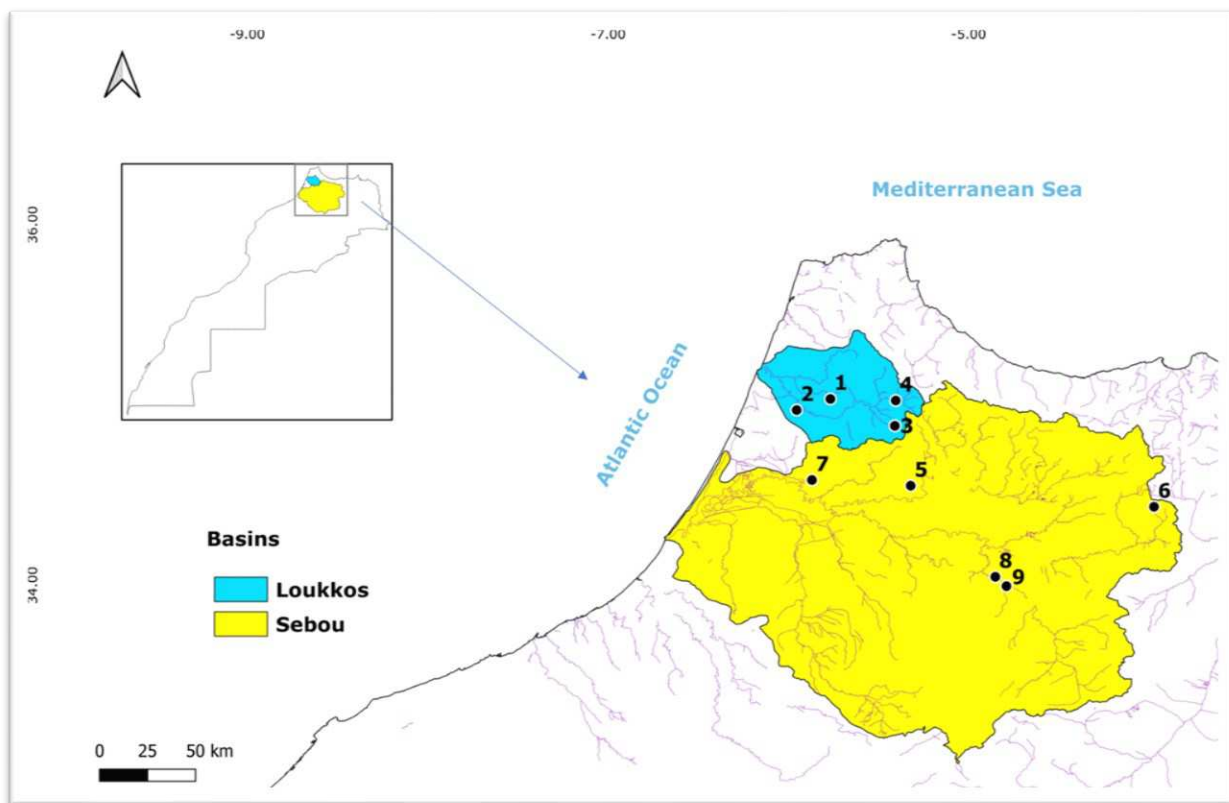


Figure 27: Points de prélèvement de *Cobitis maroccana*

Les numéros correspondent aux localités présentées en détail au tableau 4

Tableau 4: Détails de *Cobitis maroccana* : localités d'échantillonnage, taille de l'échantillon (N), coordonnées et numéros sur la carte

Rivière/Bassin/Localité	N	Carte	X	Y	Code GenBank	Référence
Loukkos/Loukkos/Tattofte	2	1	35.034989	-5.767666	AY860123, 24	(Doadrio et Perdices, 2005)
Sidi Amghar/Loukkos/Brikcha	2	2	34.973592	-5.9546273	OM386831, 32	Cette étude
Mlilah/Loukkos/Chefchaoun	4	3	34.885996	-5.4096	OM386833-36	Cette étude
Loukkos/Loukkos/Laghdir	3	4	35.026244	-5.404660	OM386837-39	Cette étude
Zandoula/Loukkos/Douar Tiama	1	5	34.55383	-5.32160	OM386840	Cette étude
Kherrouba/Sebou/Kherrouba	2	6	34.436755	-3.969711	AF263075,76	(Perdices et Doadrio, 2001)
	2				KP161091, 92	(Perdices <i>et al.</i> , 2016)
Oued rdat/Sebou/Aîn ol falî	2	7	34.585318	-5.870019	OM386819, 20	Cette étude
Sebou/Sebou/Skhinate	10	8	34.0479	-4.85142	OM386817, OM386821-29	Cette étude
Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi salem	2	9	33.99624	-4.78959	OM386818, 30	Cette étude

II. Etude moléculaire

1. Choix du gène du cytochrome b

L'ADN mitochondrial fait partie des marqueurs les plus fréquemment utilisés. Ce marqueur est un excellent outil pour mener des études phylogénétiques, phylogéographiques et écologiques (Howell et Gilbert 1988 ; Galewski *et al.*, 2006 ; Galtier *et al.*, 2006). Il présente une série d'avantages (Brown 1985 ; Avise 2000 ; Avise 2004 ; Luo *et al.*, 2011) :

- Molécule à hérédité maternelle absolue (Il est possible de suivre les lignées maternelles dans le temps) ;
- Molécule haploïde avec un faible taux de recombinaison ;
- Taux d'évolution proportionnellement rapide ;
- Nombre élevé de copies par cellule (1000 à 1000000 copies) donc, facile à l'extraction ;

Le cytochrome b (ou *cytb*) est une protéine présente dans les génomes mitochondriaux de presque tous les eucaryotes (Figure 28) et d'un nombre considérable de procaryotes, ce qui indique qu'elle a une longue histoire évolutive. Le gène cytochrome b joue un rôle essentiel dans le métabolisme énergétique cellulaire. Il code pour la sous-unité principale transmembranaire des complexes du cytochrome *bcl* et *b6f* de la chaîne respiratoire mitochondriale (Esposti *et al.*, 1993).

Ce gène est l'un des marqueurs d'ADN mitochondrial les plus utilisés car il est facile à aligner et il a été caractérisé chez de nombreux vertébrés, y compris plusieurs espèces de poissons (Orti *et al.*, 1994 ; Brito *et al.*, 1997 ; Zardoya et Doadrio, 1999 ; Avise 2004 ; Casal-López *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b).

Pour toutes ces raisons, nous avons choisi d'utiliser le gène cytochrome b pour accomplir notre étude moléculaire. Aussi, nous avons exploiter d'autres séquences disponibles pour ce gène dans la base de données internationale Genbank.

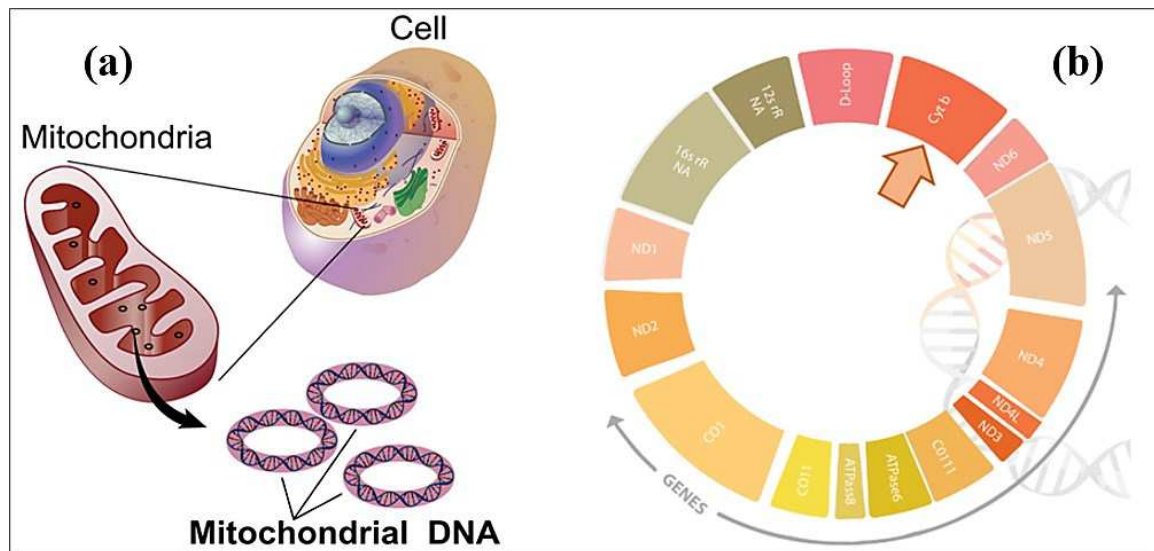


Figure 28: Position de l'ADN mitochondrial dans une cellule eucaryote (a) et du gène cytochrome b dans l'ADN mitochondrial (b) (www.genome.gov)

2. Analyses au laboratoire

2.1. Extraction de l'ADN

Nous avons extrait l'ADN à l'aide du kit QIAGEN (Kit Biosprint15 Blood & Tissue DNA) en suivant le protocole et les instructions du fabricant.

Un petit morceau de nageoire conservé dans l'éthanol (à 96°C) est prélevé pour être digéré. Pour procéder à la digestion, le tissu est lysé à l'aide d'un tampon ATL (180 µl) et de la protéinase K QIAGEN (20 µl). Ensuite, la solution est vortexée et placée dans un thermocycleur à 56 °C pour être incubée toute la nuit.

Après incubation, le liquide surnageant est isolé des tubes puis déposé dans des tubes Well fournis par le kit QIAGEN. Ces tubes 'puits' sont sous forme de cinq tubes liés (Well 1- Well 5). Dans chaque puits, un réactif approprié est additionné à la position adéquate comme l'indique le tableau 5. Le lysat (Well 1) comprend le volume d'échantillon (200 µl) (Tampon ATL et protéinase K), Tampon AL (200 µl), isopropanol (200 µl) et une suspension de MagAttract G (30 µl).

Tableau 5: Réactifs utilisés et leur volume exact pour l'extraction de l'ADN

Tube	Réactif	Volume de réactif (µl)
Well 1	Lysat	630
Well 2	Tampon AW1	700
Well 3	Tampon AW2	500
Well 4	Tampon AW2	500
Well 5	Tampon AE	200

Après ajout de réactifs, les colonnes de tubes sont déposées dans le Robot KingFisher pour une extraction automatisée sous le programme QiagenDNABlood200. En fin de programme, une quantité de 200 µl de la solution du tube Well 5 est prélevée puis gardée dans un nouveau tube Eppendorf ; c'est le tube Well 5 qui contient l'ADN extrait et purifié de tout produit de digestion.

La pureté de l'ADN obtenu est vérifiée en effectuant une migration d'électrophorèse sur gel d'agarose à 1.5 % ou mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre ND-1000 (Nano-drop® technologies). Finalement, l'ADN est conservé à -30 °C.

2.2. Amplification de l'ADN par PCR

Nous avons amplifié le gène du cytochrome b (1040 pb) via la réaction en chaîne par polymérase (PCR) en utilisant les amorces Forward (GluDG.L : 5'- TGA CTTGAAR AACCA YCGTGG) (Palumbi *et al.*, 1991) et Reverse (H16460 : 5'- CGAYC TTCGG ATTA CAAGA CCG) (Doadrio et Perdices, 2005).

Le mix de la PCR a un volume total de 25 µl, composé de 10.5 µl d'eau purifiée, 0.5µl de chaque amorce, 12.5 µl du Master Mix commercial de type Dream Taq Green MM PCR (composé de : dNTPs, Tampons, MgCl₂, Taq polymérase) et 1 µl d'ADN.

L'amplification est réalisée dans un thermocycleur selon le procédé suivant : une phase initiale de dénaturation de 5 min à 94 °C, suivie de 35 cycles de 45 sec à 94 °C, de 45 sec à 48 °C et de 90 sec à 72 °C, avec une phase d'extension finale de 10 min à 72 °C.

Une fois la PCR terminée, nous avons examiné la taille et la qualité des fragments amplifiés grâce à la migration d'électrophorèse sur gel d'agarose à 1%. Nous avons aussi introduit un témoin négatif contenant tous les composants du mix de la PCR à part l'ADN, pour tester la présence d'un contaminant externe. Les produits de la PCR sont chargés dans des puits de gel

et l'inspection visuelle de l'ADN se fait à l'aide d'une source de lumière fluorescente UV grâce à la technologie GeneSnap (Figure 29).

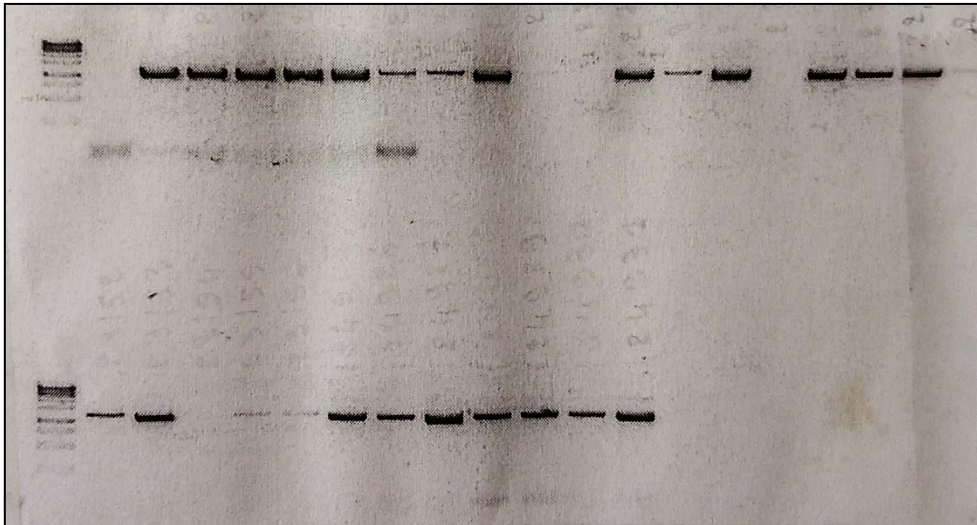


Figure 29: Electrophorèse de l'ADN sur gel d'agarose

2.3. Séquençage du gène du cytochrome b

Après vérification des produits de la PCR sur le gel d'agarose à 1%, ils ont été purifiés par l'enzyme ExoSAPit (USB, Cleveland, USA) et ont été directement séquencés en utilisant les amorces d'amplification par la société Macrogen (Amsterdam, Pays-Bas ; <http://www.macrogen.org>) à l'aide d'un séquenceur d'ADN de type 3730XL.

3. Traitement des données génétiques

3.1. Correction et alignement des séquences

Nous avons vérifié les séquences obtenues sous forme de chromatogrammes via le programme FinchTV v1.4.0 (Geospiza, 2009), puis nous avons corrigé et aligné les séquences à la fois manuellement et en utilisant Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) implémenté dans le logiciel Mega v 7.0.26 (Kumar *et al.*, 2016). Pour authentifier l'identification spécifique de nos séquences obtenues, nous les avons mises en comparaison avec celles déposées dans la base de données GenBank via l'outil de recherche BLAST (Basic Local Alignment Search Tool, <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Au total, 607 séquences de cytochrome b ont été analysés dont 125 ont été extraites de la base de données GenBank afin d'élargir l'aire de distribution étudiée.

3.2. Reconstruction phylogénétique

La phylogénie ou la phylogenèse est l'étude des liens de parenté entre les êtres vivants. Ces liens de parenté peuvent être déduites -via la phylogénie moléculaire- en se basant sur les séquences d'ADN ou de protéines. L'analyse phylogénétique tente de retracer l'histoire évolutive des organismes sous la forme d'un cladogramme ou un diagramme de ramification nommé arbre phylogénétique (Brinkman et Leipe, 2002).

Différentes approches peuvent être utilisées pour élaborer un arbre phylogénétique et estimer les relations évolutives entre les séquences. Pour notre cas, nous avons effectué des reconstructions d'arbres phylogénétiques via l'approche d'inférence bayésienne (Nascimento *et al.*, 2017). Le but de cette approche est de déceler une structure de population probable dans un jeu de données sans fournir d'informations préalables sur l'origine des échantillons.

De ce fait, nous avons construit nos arbres phylogénétiques en utilisant le logiciel MrBayes v3.2.7 (Ronquist *et al.*, 2012). Les séquences identiques ont été regroupées en haplotypes à l'aide du programme Alter (Glez-Peña *et al.*, 2010) afin de faciliter les processus de calcul. D'autres séquences en provenance de la base de données internationale Genbank ont été incluses dans l'analyse phylogénétique. A toute fin utile, elles sont inventoriées et placées en Annexe 1.

Le critère d'information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1973) implémenté dans le logiciel jModeltest v2.1.10 (Guindon et Gascuel 2003 ; Darriba *et al.*, 2012) a été utilisé pour déterminer le modèle évolutif de substitution le mieux adapté au traitement de nos données. Les modèles de substitution nucléotidique servent à estimer les vraisemblances des différentes permutations discernées entre les séquences selon différentes hypothèses d'évolution (Delsuc et Douzery, 2004).

Pour *Luciobarbus*, le modèle évolutif TIM2+I+G a été sélectionné. L'analyse bayésienne a été réalisée en deux exécutions indépendantes simultanées, chacune avec quatre chaînes de Markov Monte-Carlo (MCMC), qui ont été exécutées pour 1.5×10^7 générations. Les premiers 25 % des générations ont été supprimés en tant que "burn-in". Les séquences de *Barbus petenyi* Heckel, 1852 et *Barbus barbuis* (Linnaeus, 1758) (Numéros d'accès Genbank : AF090789, KC465927) ont été utilisées comme « Outgroups » pour enraciner l'arbre phylogénétique.

En outre, les distances génétiques entre les groupes définis des espèces de ce genre ont été estimées par la méthode de P-distance implémenté dans Mega v7.0.26 (Kumar *et al.*, 2016). Pour éviter d'alourdir le manuscrit, elles ont été placées en Annexe 2.

A titre de précision, vu le grand nombre des haplotypes inclus dans l'analyse phylogénétique pour *Luciobarbus*, nous avons eu recours à employer MrBayes v3.2.7 (Ronquist *et al.*, 2012) sur Cipres Science Gateway v3.3 (Miller *et al.*, 2010).

Concernant *Cobitis*, le modèle évolutif GTR+G a été choisi. L'analyse bayésienne a été effectuée également en deux exécutions indépendantes simultanées, chacune avec quatre chaînes de Markov Monte-Carlo (MCMC), qui ont été exécutées pour 500.000 générations. Les premiers 25 % des générations ont été supprimés en tant que "burn-in". Les séquences de *Bibarba bibarba* Chen & Chen, 2007 et *Sabanejewia romanica* (Băcescu, 1943) (Numéros d'accès Genbank : MG710539, AY059337) ont été utilisées comme « Outgroups ».

A propos du *Coptodon*, nous nous contenterons d'analyser le réseau d'haplotypes des deux localités échantillonnées (Sebkha d'Imlili et Oued Aabar) vu que nous n'avons pas pu tracer l'arbre phylogénétique en raison du manque de données examinant le gène cytochrome b sur la base Genbank.

La robustesse des topologies obtenues dans nos arbres phylogénétiques a été estimée dans tous les traitements par des valeurs de probabilité postérieure (Pp). Le programme Tracer v1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018) a été employé pour examiner la convergence. L'inspection visuelle des graphes, ainsi que la taille effective des échantillons (ESS) de chaque paramètre (> 200), nous a permis de confirmer que la représentativité de notre analyse a été adéquate. Les arbres phylogénétiques ont été figurés à l'aide du programme Figtree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

3.3. Construction des réseaux d'haplotypes

En phylogéographie, la construction d'un réseau d'haplotypes, c'est-à-dire un arbre reliant les haplotypes les plus proches entre eux, est une approche largement utilisée pour analyser et visualiser les relations entre les séquences d'ADN au sein d'une population ou d'une espèce (Avice *et al.*, 1987 ; Excoiffier et Smouse, 1994 ; Bandelt *et al.*, 1999 ; Avice, 2009 ; Paradis, 2018).

Dans la présente étude, nous avons déduit les haplotypes pour chaque espèce répartie dans plusieurs bassins avec DnaSP v6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017). Ensuite, pour montrer de façon

graphique les relations entre les haplotypes analysés, nous avons reconstruit les réseaux d'haplotypes en utilisant l'algorithme du Median-Joining (Bandelt *et al.*, 1999), implémenté dans le logiciel PopArt (Leigh et Bryant, 2015), afin de déterminer comment sont répartis les haplotypes dans le jeu de données et donc en fonction des localités.

3.4. Diversité génétique

Pour caractériser la diversité génétique des séquences du cytochrome b de chaque population, nous avons calculé les deux indices standard ainsi que leurs écart-types (SD). Il s'agit de la diversité haplotypique (H_d) et de la diversité nucléotidique (π) (Nei, 1987).

Le premier indice (H_d) définit la probabilité que deux séquences tirées au hasard et sans remise dans un échantillon soient différentes (Nei, 1987) et prend en compte le nombre d'individus ainsi que la fréquence des haplotypes (c'est l'équivalent de l'hétérozygotie). Le deuxième indice (π) mesure le nombre moyen de différences nucléotidiques entre paires de séquences prises au hasard dans la même population (Tajima, 1983). Nous avons également estimé les paramètres suivants :

- Le nombre d'haplotypes (H) : séquences polymorphes uniques qui peuvent être partagées ou non par plusieurs individus ;
- Le nombre de sites polymorphes (S) ;
- Le nombre moyen de différences nucléotidiques (K) ;

Tous ces calculs ont été faits en employant le logiciel DnaSP v6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017).

Dans le but d'élaborer le premier Atlas génétique national des poissons autochtones des eaux continentales du Maroc, nous avons choisi de cartographier l'indice de diversité génétique haplotypique.

Les principaux critères à l'origine du choix de cet indice sont : (1) qu'il s'agit d'un indice qui reflète la variabilité des haplotypes dans une population et (2) le fait que, à la suite d'un calcul probabiliste, il a une plage de variation connue (entre 0 et 1) (Avise, 1994). Cette dernière particularité va nous permettre d'établir des classes de diversité communes à toutes les espèces, ce qui facilitera, en termes visuels, la comparaison immédiate, dans les cartes établies, de la situation dans laquelle se trouvent les populations des espèces différentes.

De ce fait, la diversité haplotypique (H_d) des populations échantillonnées des 11 espèces étudiées a été cartographiée à l'aide du logiciel QGIS (QGIS Development Team, 2021). Sur

chaque carte, les bassins échantillonnés par espèce ont été colorés en fonction de leur niveau de diversité génétique, selon une échelle de couleurs prédéfinie.

Il faut tenir en compte qu'un nombre d'échantillons prélevés inférieur à 10 ne valide pas le calcul de l'indice de diversité génétique de la population correspondante (marqué d'un astérisque sur chaque carte), car nous avons considéré que les résultats ne seraient pas représentatifs.

3.5. Différenciation génétique et flux génique

Le degré de différenciation génétique et le flux de gènes entre les populations ont été exprimés par l'indice de fixation F_{st} (la composante inter-populationnelle de la variation génétique ou la variance standardisée des fréquences alléliques entre les populations) (Weir et Cockerham, 1984). Cet indice est l'une des mesures les plus couramment utilisées pour évaluer la différenciation génétique entre différentes populations géographiques (Holsinger et Weir, 2009).

En règle générale, le F_{st} varie entre 0 et 1. Les valeurs F_{st} comprises entre 0 et 0.05 caractérisent une faible différenciation désignant qu'il y a de nombreux échanges génétiques entre les populations (population panmictique), les valeurs comprises entre 0.05 et 0.25 indiquent une différenciation modérée, et les valeurs supérieures à 0.25 signalent une forte différenciation entre les populations suggérant très peu voire aucun flux de gènes entre les populations (Wright, 1978).

3.7. Analyse démographique

Afin d'inférer l'histoire démographique, nous avons effectué les tests de neutralité sélective : D de Tajima (Tajima, 1989) et F_s de Fu (Fu, 1997), au moyen du logiciel DnaSP v6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017). Les significativités de ces tests ont été testées à l'aide de 1000 simulations de coalescence et sans recombinaison.

Ces deux tests permettent de voir s'il existe un excès de mutations récentes dans les séquences, ce qui correspondrait à un processus sélectif non neutre tel que la sélection positive ou la croissance d'une population. Si les valeurs de D de Tajima et de F_s de Fu sont significativement négatives (*i.e.*, excès de mutations récentes), cela suggère une population en expansion récente (*i.e.* une zone à partir de laquelle la diversité génétique pourrait s'accroître).

Nous avons également examiné la distribution du nombre observé de différences entre paires d'haplotypes : les distributions de mésappariements ou « Mismatch distribution » grâce au modèle intégré dans Dnasp v6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017) et nous avons tracé les graphes correspondants (Rogers et Harpending, 1992). Les distributions unimodales sont interprétées comme la signature d'une expansion démographique soudaine, alors que les multimodales indiquent la stabilité (Slatkin et Hudson, 1991). Ensuite, nous avons calculé l'indice d'irrégularité (r) ou « Harpending Raggedness Index » (Rogers et Harpending, 1992). La significativité de cet indice a été testée à l'aide de 1000 simulations de coalescence et sans recombinaison. Cet indice correspond à une estimation de la fluctuation de la fréquence des différences entre les paires d'haplotypes (Harpending *et al.*, 1993).

CHAPITRE II – Phylogéographie et différenciation génétique des poissons ciblés

Dans ce chapitre, nous présentons et discutons, en première partie, les résultats de l'étude phylogénétique basée sur l'inférence bayésienne. La deuxième section de ce chapitre est dédiée aux résultats et discussion de la phylogéographie et la différenciation génétique chez les sept espèces rencontrées dans plusieurs bassins ou localités.

I. Etude phylogénétique

1. Résultats

1.1. Le genre *Luciobarbus*

Les résultats de l'arbre phylogénétique issu de l'approche bayésienne confirment que les populations du Maroc constituent un groupe non monophylétique. *Luciobarbus guercifensis*, comme signalé précédemment, se regroupe avec les espèces ibériques du même genre.

L'arbre phylogénétique (Figure 30) nous a permis de séparer les clades en fonction de zonation biogéographique. Ainsi, on constate l'existence de :

- Un clade Atlanto-saharien comprenant *Luciobarbus massaensis* et *L. issenensis* des bassins du Draa, du Noun et du Souss-Massa et formant un groupe monophylétique faiblement soutenu ($P_p = 0.63$) avec les espèces algériennes suivantes : *L. chelifensis*, *L. callensis* et *L. leptopogon*.
- Un groupe monophylétique du Nord-Ouest fortement soutenu ($P_p = 0.95$) ; limité au Moyen Atlas, au Haut Atlas et au Rif ; comprenant quatre clades différents fortement soutenus ($P_p = 1$) : Le premier clade regroupant *L. ksibi* géographiquement limité aux bassins de Ksob, Oum Errabiâ et Tensift. Le deuxième clade regroupant *L. rabatensis* limité au bassin du Bouregreg. Le troisième et quatrième clade sont Atlanto-méditerranéens, le troisième clade regroupe *L. maghrebensis* des bassins du Drader, du Kanar, du Mter et du Sebou tandis que le quatrième clade correspond à *L. rifensis* des bassins de Hajera, du Laou, du Loukkos et du Tangérois.
- Deux clades distincts qui sont fortement soutenus dans l'analyse bayésienne ($P_p = 1$). Il s'agit de : *L. magniatlantis* limité au bassin de Tensift et *L. zayanensis* limité au bassin d'Oum Errabiâ.
- Un groupe du Nord-Est faiblement soutenu ($P_p = 0.53$) présentant trois clades : Le premier clade ($P_p = 1$) regroupe *L. pallaryi* (du Maroc et de l'Algérie) et *L. antinorii*

(de la Tunisie). Le deuxième clade ($P_p = 1$) correspond à *L. yahyaoui* limité géographiquement au bassin de la Moulouya. Le troisième clade ($P_p = 1$) comprend *L. lanigarensis* endémique de la rivière Isly. Les deux derniers clades sont modérément soutenus ($P_p = 0.88$).

- Un dernier clade Atlanto-saharien ($P_p = 1$) englobant exclusivement les haplotypes de *L. lepineyi* géographiquement restreint aux bassins du Draa, du Noun et du Ziz.

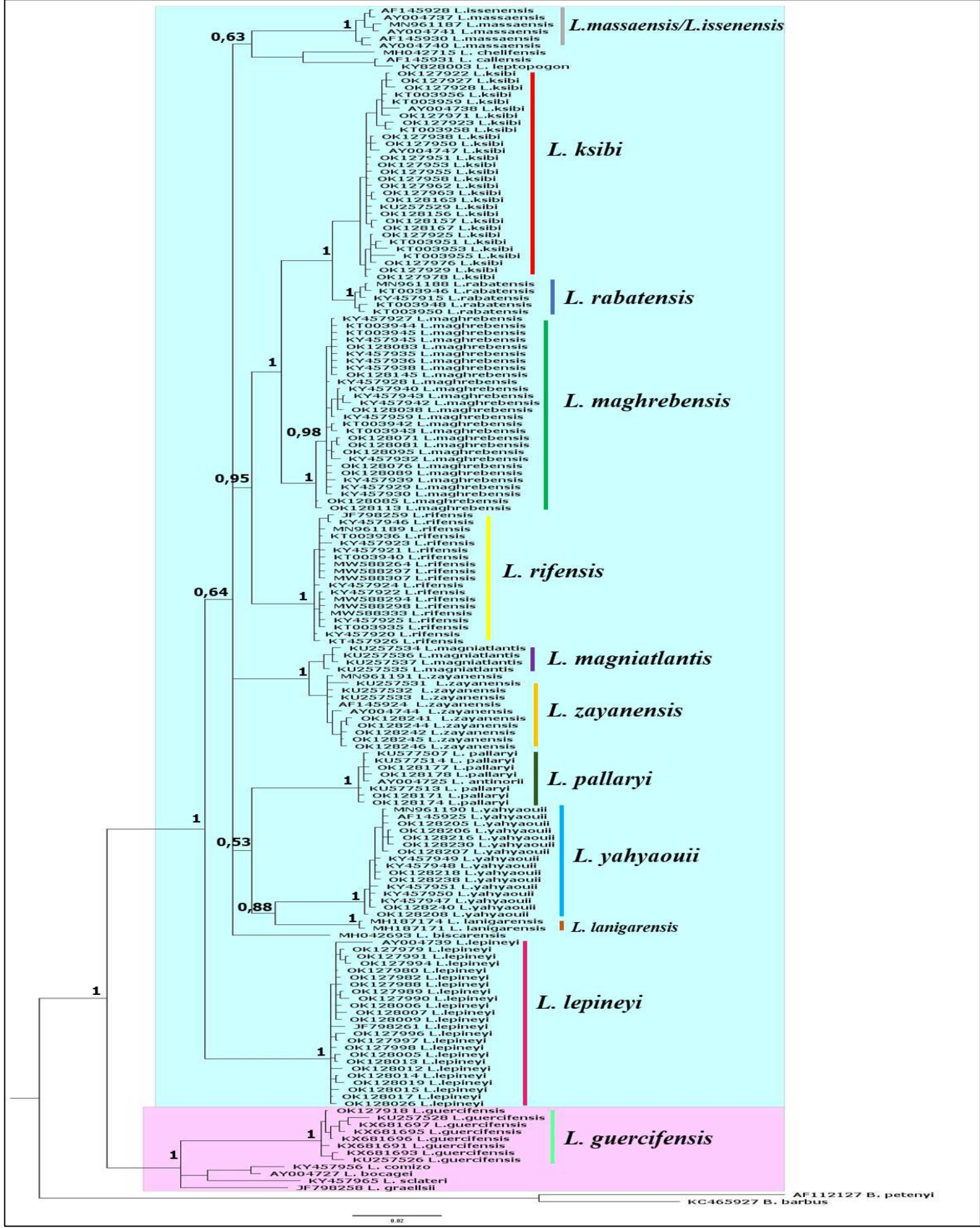


Figure 30: Arbre phylogénétique de *Lucioibarbus* obtenu par l'inférence bayésienne. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de probabilités postérieures (Pp)

1.2. Le genre *Cobitis*

D'après les résultats de l'arbre phylogénétique (Figure 31), on constate que les haplotypes de *C. maroccana* en provenance de Loukkos et Sebou appartiennent à deux clades bien distincts. Le premier clade comprend les haplotypes du bassin du Sebou tandis que le deuxième clade rassemble ceux du bassin du Loukkos.

Ces deux clades (Figure 31) forment un groupe Ibéro-Africain monophylétique fortement soutenu ($P_p=1$) avec les espèces ibériques suivantes : *C. calderoni*, *C. paludica* et *C. vettonica*.

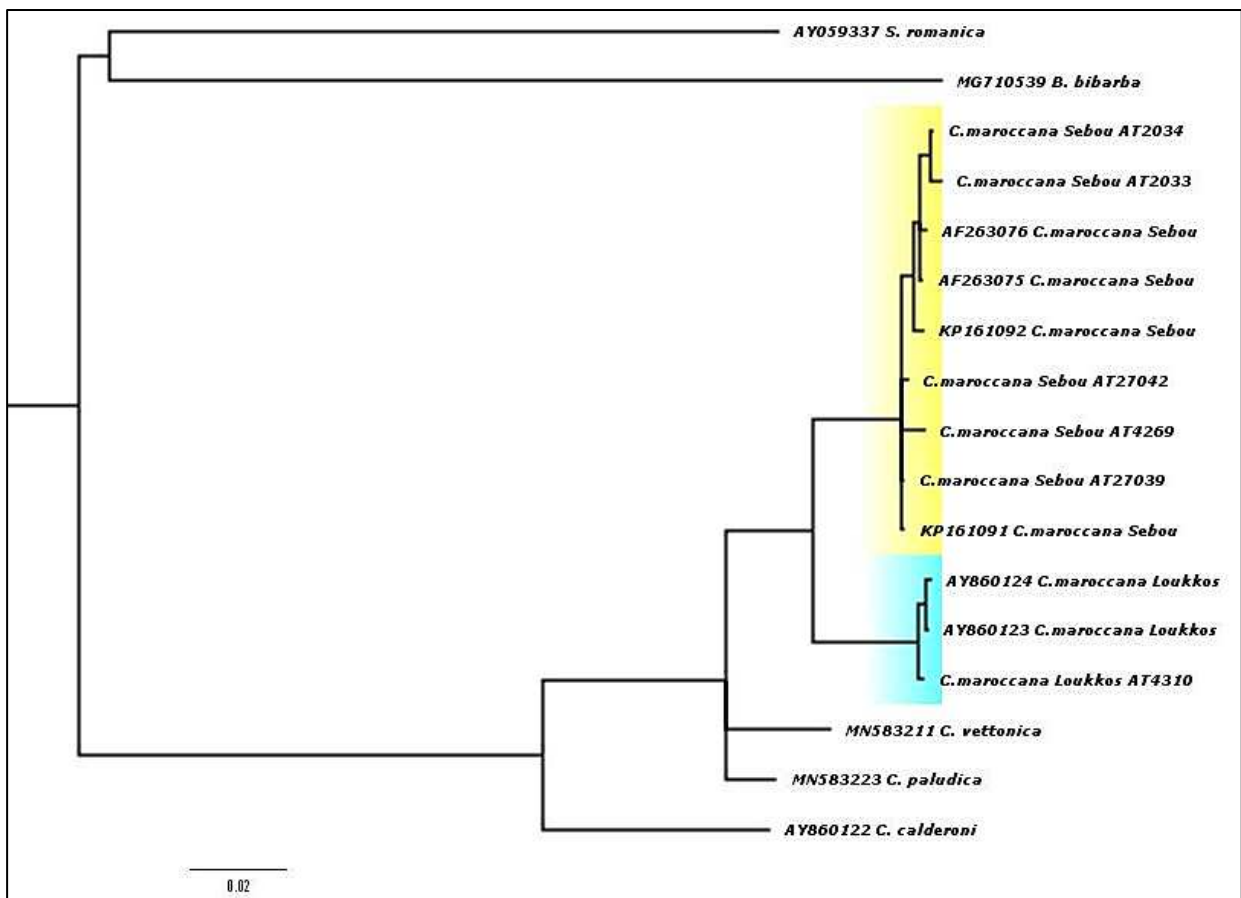


Figure 31: Arbre phylogénétique de *C. maroccana* obtenu par l'inférence bayésienne. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de probabilités postérieures (Pp)

2. Discussion

Au Maroc, les espèces du genre *Luciobarbus* appartenant à la sous famille des Barbinae sont réparties depuis le Nord jusqu'au sud du bassin de Draa qui sert de limite inférieure à leur répartition géographique. L'absence de ces espèces au-delà de cette limite pourrait s'expliquer

fort probablement par la forte salinité des cours d'eau de la région méridionale majoritairement désertique. D'une autre part, l'espèce *C. Maroccana* appartenant à la famille des Cobitidae se rencontre uniquement dans les bassins de Loukkos et Sebou.

Cobitis Maroccana et la majorité des espèces *Luciobarbus* semblent être allopatriques et endémiques à des bassins ou sous-bassins fluviaux distincts. Cet endémisme pourrait être due à l'influence de divers événements historiques géologiques et/ou climatiques au cours du temps, tels que la dynamique tectonique et les oscillations climatiques associées aux périodes glaciaires et interglaciaires ainsi qu'aux régressions marines (Bianco, 1998 ; Hrbek et Meyer, 2003).

Tous ces éléments cités ont pu entraîner un isolement géographique et des connexions continentales, favorisant les processus de dispersion et de vicariance des populations, le déplacement de la faune, la confluence de plaines alluviales, la capture des rivières, les connexions de bassins versants et l'isolement géographique des populations (Tsigenopoulos *et al.*, 2002 ; Aboim *et al.*, 2013 ; Perea *et al.*, 2015 ; Brahim *et al.*, 2016).

En revanche, l'existence de certaines espèces en un même lieu (*i.e.* *Luciobarbus ksibi* et *L. zayanensis* dans le bassin d'Oum Errabiâ ; *L. guercifensis* et *L. yahyaouii* dans le bassin de Moulouya) peut divulguer une exigence écologique ou plus communément un état transitoire reflétant un contact récent entre ces espèces (Aboim *et al.*, 2013).

D'une façon générale, le genre *Luciobarbus* semble avoir une distribution paléarctique ; sa divergence du genre *Barbus* Daudin, 1805 a été estimée à ~8 Ma (Doadrio, 1990 ; Machordom et Doadrio, 2001) aboutissant à la formation des quatre lignées géographiques suivantes : Caucase, Grèce (Occidentale et Orientale), Ibérie et Afrique du Nord, où la crise de salinité messénienne (~5.5 Ma) est jugée comme un moteur de leur spéciation (Tsigenopoulos *et al.*, 2003).

En se basant sur l'analyse du gène cytochrome b, la phylogénie inférée dans notre étude (Figure 30) met clairement en évidence la présence de deux lignées évolutives distinctes du genre *Luciobarbus* au Maroc. La première lignée rassemble tous les individus du Maghreb (Maroc, Algérie et Tunisie). La seconde reprend les espèces de la péninsule ibérique ainsi que les individus de *L. guercifensis* limité au bassin de Moulouya. Notre résultat est en concordance avec la majorité des études précédentes (Doadrio *et al.*, 2016a ; Casal-López et Doadrio, 2018 ; Touil *et al.*, 2019 ; Benovics *et al.*, 2020 ; Ouassal *et al.*, 2022).

La première lignée comprend cinq clades majeurs, dont *L. lepineyi* constitue un clade Atlanto-saharien clairement distinct (Figure 30). Sur la base de l'application d'une horloge moléculaire, *Luciobarbus lepineyi* semble être la première espèce à diverger du reste des espèces de *Luciobarbus* en Afrique du Nord durant le Miocène il y a environ 6.7 Ma (Casal-López, 2017). Généralement, la divergence des espèces nord-africaines s'est apparemment produite entre l'époque du Miocène supérieur et celle du Pliocène.

Au sein du premier clade Atlanto-saharien de la première lignée (Figure 30), la distance génétique (d) entre les séquences de *L. issenensis* et de *L. massaensis* sont extrêmement mineures (d = 0.4 %), ce qui n'a pas permis de séparer entre eux (Annexe 2). Concrètement, puisque ces deux espèces existent en sympatrie dans le bassin de Souss-Massa et ne diffèrent pas significativement sur le plan morphologique (Pellegrin, 1922 ; Almaça, 1968 et 1970) ou génétique (Doadrio *et al.*, 1998, Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Ouassal *et al.*, 2022), il serait approprié de les regrouper sous le nom de *L. massaensis* (Pellegrin, 1922). D'ailleurs, Yahyaoui *et al.* (2020) dans leur Atlas des poissons des eaux continentales du Maroc ont uniquement considéré *L. massaensis* comme espèce présente aux bassins de répartition de ces deux espèces, compte tenu que *massaensis* a été décrite en premier par Pellegrin (1922).

Au sein du premier groupe monophylétique (Pp = 1) rassemblant les quatre espèces présentes dans le nord-ouest du Maroc (Figure 30), *Luciobarbus rifensis* qui est la plus proche du nord du pays se voit en position basale par rapport à *L. ksibi*, *L. rabatensis* et *L. maghrebensis*. Ces dernières sont un groupe apparenté (ou sœur) à *L. rifensis*. En outre, on pense que ce groupe s'est séparé du reste autour de 5.1 Ma (Casal-López, 2017).

Le clade nord-est qui regroupe *L. pallaryi* (Maroc et Algérie) avec *L. antinorii* (Tunisie) (Figure 30) confirme les recherches mitochondriales antérieures qui ont constaté que *L. pallaryi* et *L. antinorii* sont moléculairement apparentés (Machordom et Doadrio 2001 ; Touil *et al.*, 2019). Par conséquent, *L. pallaryi* peut être traité comme un synonyme de *L. antinorii*.

Or, des données nucléaires antérieures, basées sur des marqueurs allozymiques, ont révélé une divergence génétique substantielle entre les deux espèces (Doadrio *et al.*, 1998), mettant en évidence un désaccord entre les données nucléaires et mitochondriales. Cette discordance entre les deux marqueurs a été observée chez d'autres poissons des eaux continentales (Perea *et al.*, 2016 ; Wallis *et al.*, 2017). Ainsi, des investigations plus poussées seront exigées avant de confirmer ou abroger la synonymie de ces deux espèces. En outre, la distance génétique (d)

entre les haplotypes des deux clades apparentés de *L. lanigarensis* et *L. yahyaouii* de ce groupe est relativement large (4.2% < d < 4.5%) (Annexe 2).

Néanmoins, certaines relations phylogénétiques entre les espèces étudiées sont restées non résolues. Ce manque de résolution ou polytomie montre que les espèces de *Luciobarbus* ont subi une radiation rapide sur une courte période (Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Levin *et al.*, 2012 ; Geiger *et al.*, 2014 ; Touil *et al.*, 2019). La crise messinienne serait à l'origine de cette diversification (Tsigenopoulos *et al.*, 2003), et on pense que le dessèchement de la Méditerranée a favorisé le passage des poissons d'un bassin à l'autre pendant la phase du "Lago mare" (Bianco, 1990).

D'autre part, la deuxième lignée est constituée par les espèces ibériques comprenant l'espèce marocaine *L. guercifensis* (Figure 30). Ce résultat semble indiquer que la colonisation de l'Afrique du Nord-Ouest par les Cyprinidae s'est probablement produite en deux étapes. La première remonterait vraisemblablement au début de la crise de salinité messinienne, tandis que la seconde s'est produite à la fin de cette période catastrophique, avec le remplissage de la Méditerranée et le développement de la structure actuelle du détroit de Gibraltar (Casal-López et Doadrio, 2018).

En effet, la répartition de *L. guercifensis* dans le bassin de la Moulouya au Maroc oriental pourrait être due à la rotation des blocs du détroit de Gibraltar à la fin du Miocène (Krijgsman *et al.*, 1999 ; Crespo-Blanc *et al.*, 2016 ; Casal-López et Doadrio, 2018 ; Touil *et al.*, 2019). Ceci soutient un événement de dispersion-vicariante entre les populations du sud de l'Ibérie et du nord du Maroc comme explication possible de l'aire de répartition actuelle de cette espèce au Maroc.

Contrairement aux Cyprinidae, les Cobitidae sont peu étudiés dans les recherches biogéographiques très probablement en raison d'une grande confusion taxonomique entre les espèces, de la présence d'espèces et/ou de genres polyploïdes et de fréquents événements d'hybridation. Les études antérieures ont bien décelé que les principales lignées du genre *Cobitis* sont apparues principalement au cours du Miocène (9.3 - 8.0 Ma).

En se basant sur l'analyse du gène cytochrome b, la phylogénie inférée dans notre étude (Figure 31) met en exergue la présence de deux clades divergents au sein de *C. maroccana* au Maroc. Le regroupement phylogénétique de ces deux clades avec les espèces ibériques (*C. calderoni*, *C. paludica* et *C. vettonica*) confirme les lignées morphologiques précédemment définies.

En effet, les espèces du genre *Cobitis* se distinguent par : la forme allongée de leur corps, leur épine suborbitale mobile et le dimorphisme sexuel des mâles traduisant la présence d'une structure osseuse dite 'lamina circularis' sur le deuxième rayon de la nageoire pectorale ou le gonflement du corps. Les premières classifications des loches à épines reposaient sur des caractéristiques sexuelles secondaires ou sur la coloration du corps pour définir les frontières taxonomiques.

En se basant principalement sur les caractères sexuels secondaires, ces espèces Ibéro-Africaines ont été divisées en deux sous-genres : *Acanestrinia* (*C. calderoni*) et *Iberocobitis* (*C. maroccana*, *C. paludica* et *C. vettonica*) (Bacescu, 1961, 1962). *Cobitis calderoni* est inclus dans le genre *Cobitis* en tant qu'espèce sœur de la lignée *Iberocobitis* ; ceci explique sa différenciation des autres espèces ibériques en constituant une branche isolée dans notre étude basée sur le gène cytochrome b (Figure 31) ainsi que dans l'étude de Perdices *et al* (1995) basée sur les marqueurs allozymiques.

A l'instar de *L. guercifensis*, l'ouverture du détroit de Gibraltar après la crise de salinité messinienne (5.5 Ma) (Krijgsman *et al.*, 1999 ; Crespo-Blanc, 2016), traduisant un scénario de dispersion par la vicariance, a entraîné la séparation de l'espèce nord-africaine *C. maroccana* des espèces ibériques du sous-genre *Iberocobitis* (Perdices et Doadrio, 2001 ; Doadrio et Perdices, 2005) et a favorisé son installation dans les cours d'eau marocains.

L'explication de la divergence mitochondriale tirée de notre travail entre les individus de *C. maroccana* des deux bassins Loukkos et Sebou serait bien détaillée dans la partie suivante de ce chapitre en se basant sur le réseau d'haplotypes et sur la mesure Fst.

II. Structure génétique au niveau populationnel

1. Résultats

1.1. Structure phylogéographique

Les réseaux d'haplotypes pour les sept espèces présentes dans plusieurs bassins distincts ont été conçus et les fréquences estimées des haplotypes sont présentées dans l'Annexe 3.

- ***L. ksibi***

Le réseau d'haplotype de *L. ksibi* (Figure 32) présente une structure dite « en étoile » et identifie trois haplogroupes légèrement distincts. Le premier haplogroupe regroupe 13 haplotypes en provenance d'Oum Errabiâ avec deux haplotypes majoritaires : HAP_13

partagé par 21 (22%) individus et HAP_10 partagé par 17 (18%) individus. Les autres haplotypes sont liés aux haplotypes communs par une à trois mutations.

Le deuxième haplogroupe comprend sept haplotypes, dont l'haplotype le plus fréquent HAP_4 partagé par 12 (13%) individus de Ksob et Tensift, cinq haplotypes exclusifs de Ksob, un haplotype propre à Tensift. Une seule mutation sépare l'haplotype le plus commun du reste des haplotypes, à l'exception de HAP_26 et HAP_28 qui sont séparés par quatre et sept pas mutationnels respectivement.

De même, le troisième haplogroupe comprend neuf haplotypes provenant de Ksob et Tensift dont l'haplotype le plus commun HAP_1 est partagé par dix (10%) individus. Les huit haplotypes restants, six propres à Tensift et deux exclusifs de Ksob, sont reliés à l'haplotype commun HAP_1 par une à sept mutations.

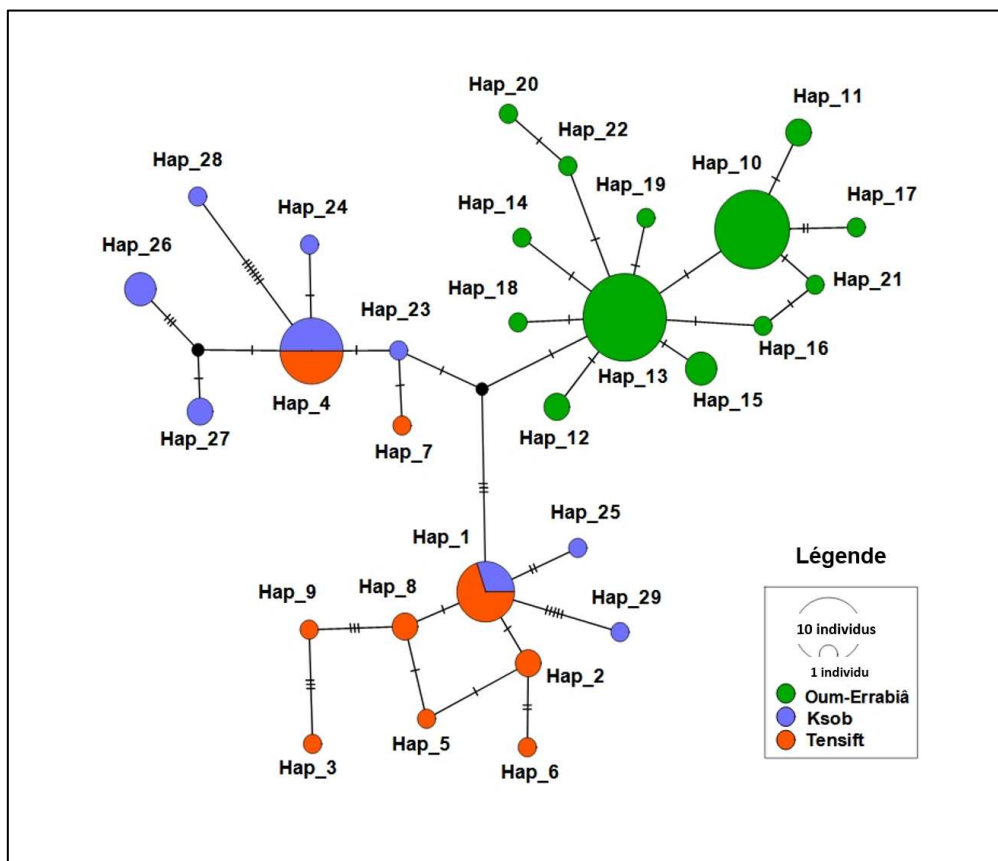


Figure 32: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *L. ksibi* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende. Les petits cercles noirs désignent les vecteurs médians qui représentent des séquences probablement non échantillonnées et sont créés par le programme pendant la construction du réseau

▪ *L. lepineyi*

Le réseau d'haplotype de *L. lepineyi* (Figure 33) montre un modèle en forme d'étoile et identifie deux haplogroupes légèrement distincts. Le premier haplogroupe rassemble 12 haplotypes de Draa et de Noun dont l'haplotype le plus commun HAP_3 est partagé par sept (14%) individus, huit haplotypes sont exclusifs à Draa et liés à HAP_3 par une à trois mutations, trois haplotypes sont limités à Noun et liés à HAP_3 par une à onze mutations.

Le deuxième haplogroupe comprend 12 haplotypes provenant de Draa et Ziz dont deux haplotypes sont majoritaires : HAP_22 partagé par six (12%) individus de Ziz et HAP_13 par cinq (10%) individus. Les haplotypes restants, quatre privés à Ziz et sept privés à Draa, sont reliés aux haplotypes majoritaires par un à quatre pas mutationnels.

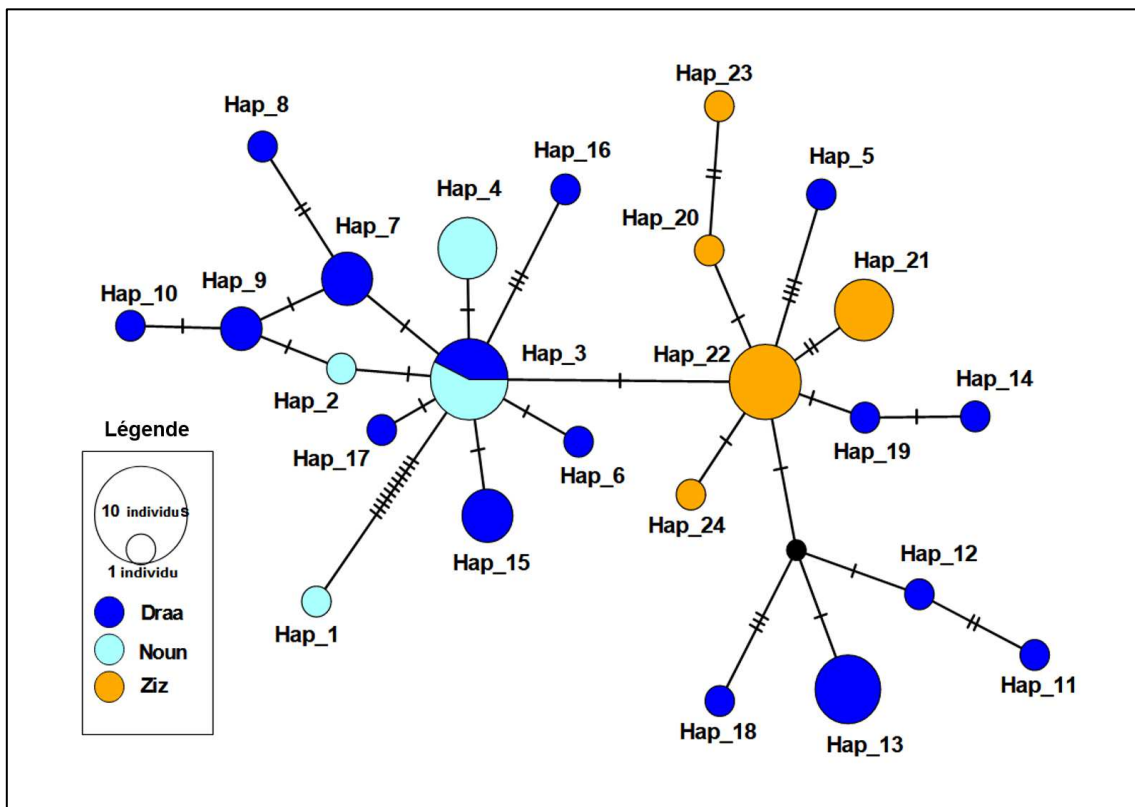


Figure 33: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *L. lepineyi* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende. Les petits cercles noirs désignent les vecteurs médians qui représentent des séquences probablement non échantillonnées et sont créés par le programme pendant la construction du réseau

▪ *L. maghrebensis*

Le réseau d'haplotype de *L. maghrebensis* (Figure 34) illustre une structure en forme d'étoile et révèle trois haplogroupes légèrement distincts. Le premier haplogroupe regroupe neuf haplotypes dont l'haplotype le plus commun HAP_1 est partagé par 38 (25%) individus de Drader et Sebou. A partir du HAP_1, huit haplotypes exclusifs de Sebou ont divergé par une seule mutation.

Le deuxième haplogroupe comprend 14 haplotypes de Drader et Sebou dont l'haplotype le plus commun HAP_2 est partagé par 28 (18%) individus. Les autres haplotypes, en provenance de Sebou, sont liés à HAP_2 par une à quatre mutations.

Le troisième haplogroupe est un haplogroupe terminal qui dérive de celui décrit précédemment et comprend quatre haplotypes dont l'haplotype le plus commun HAP_3 est partagé par 28 (18%) individus de Kanar, Mter et Sebou, un haplotype exclusif de Kanar, un haplotype propre à Mter et un autre haplotype partagé entre Kanar et Mter.

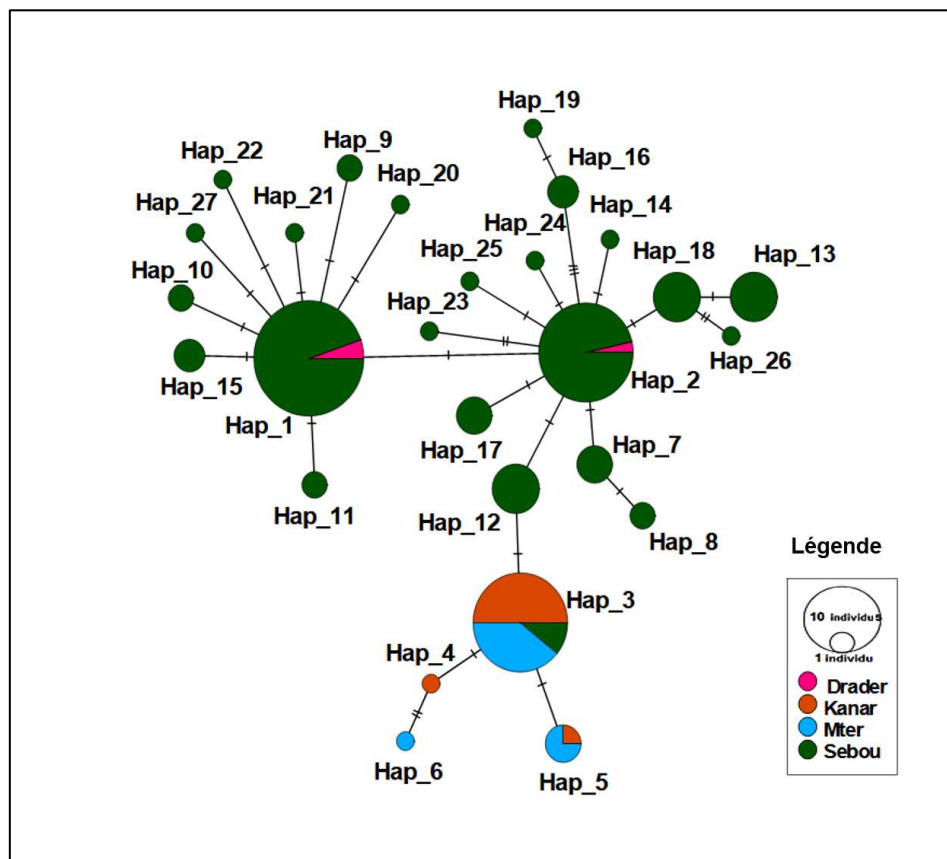


Figure 34: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *L. maghrebensis* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende

- *L. pallaryi*

Le réseau d'haplotype de *L. pallaryi* (Figure 35) montre un agencement en étoile dont l'haplotype le plus commun HAP_3 est partagé par 28 (18%) individus de toutes les zones géographiques échantillonnées. Les haplotypes restants, deux partagés entre les bassins de Figuig et de Guir, deux propres au bassin de Guir et un propre à l'Algérie, sont tous liés à l'haplotype majoritaire par une à deux mutations seulement.

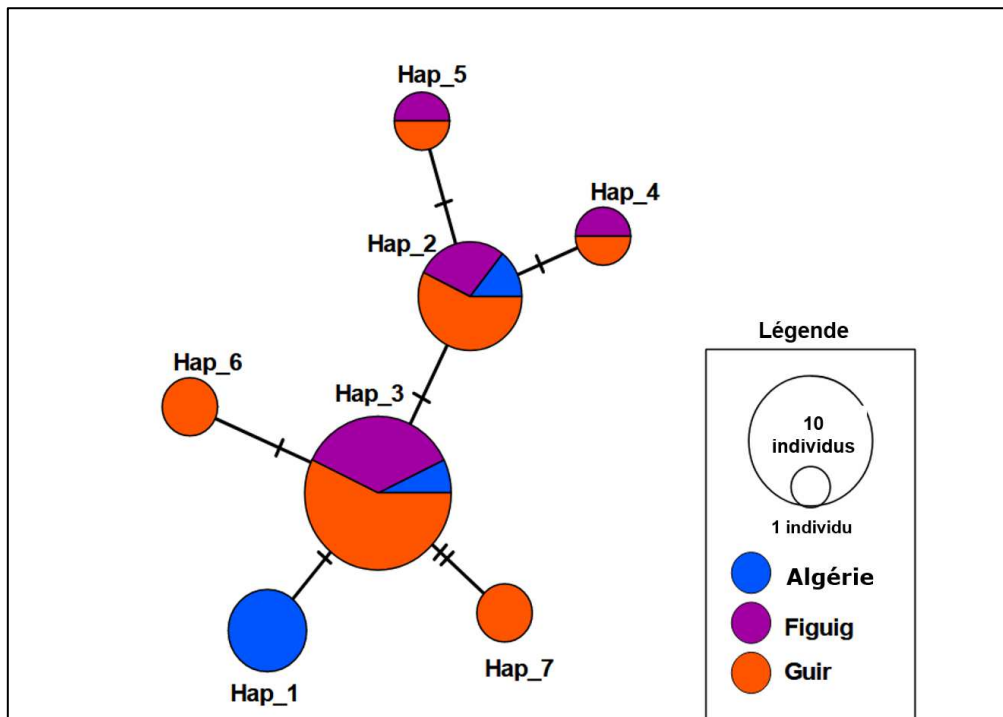


Figure 35: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *L. pallaryi* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende

- *L. rifensis*

Le réseau d'haplotypes de *L. rifensis* (Figure 36) montre un modèle en étoile dont deux haplotypes sont majoritaires : HAP_3 partagé par 59 (45%) individus de toutes les populations et HAP_7 partagé par 48 (37%) individus de toutes les populations également. Les autres haplotypes restants, huit propres à la population de Loukkos, trois haplotypes propres à la population de Tangérois, quatre haplotypes exclusifs de la population de Laou et un haplotype partagé entre les populations de Laou et de Loukkos, sont tous liés aux haplotypes majoritaires par une à trois mutations.

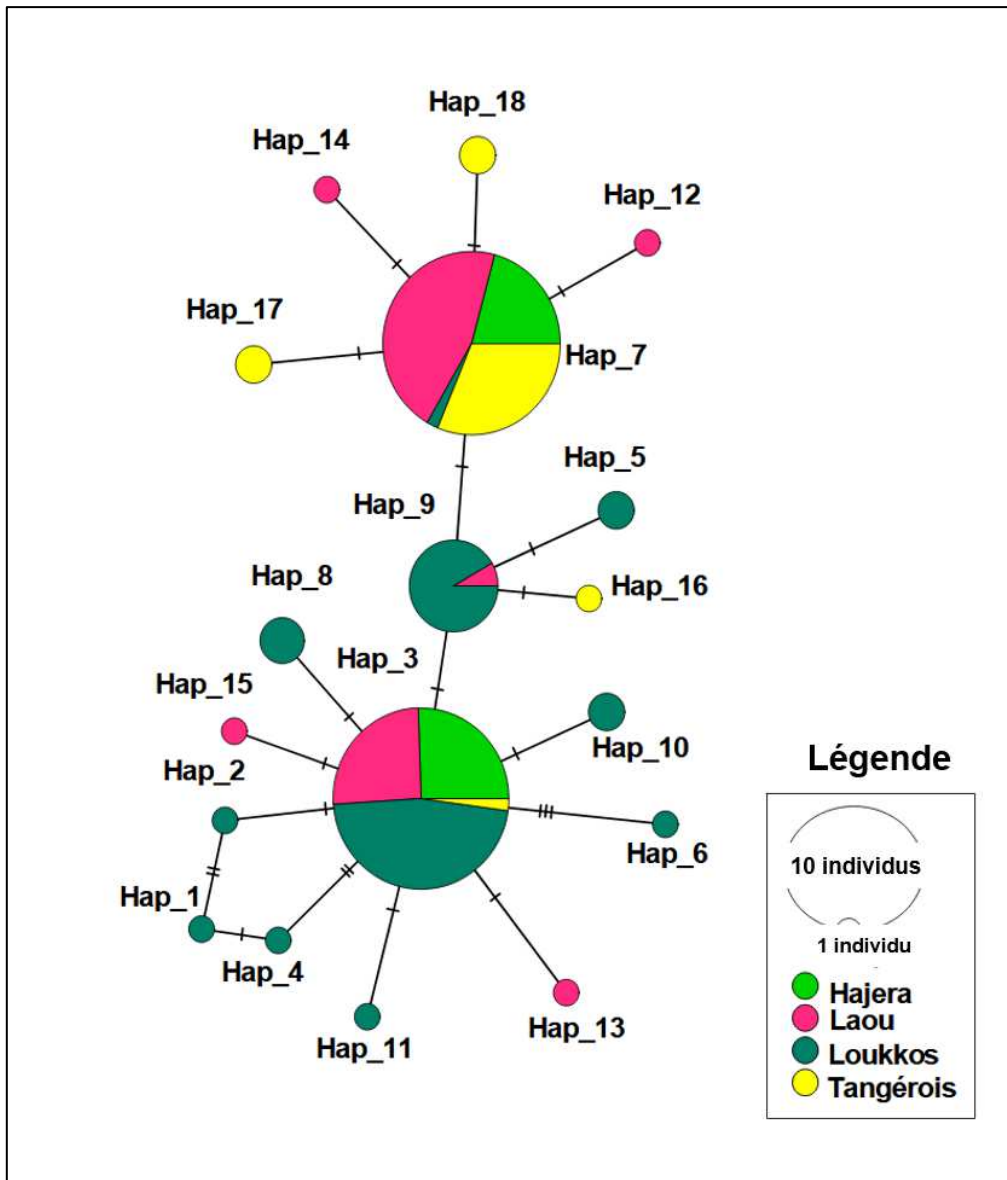


Figure 36: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *L. rifensis* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende

▪ *C. maroccana*

L'analyse du réseau d'haplotypes de *C. maroccana* (Figure 37) conforte l'analyse phylogénétique (Figure 31). Le réseau d'haplotypes illustre bien la présence de deux lignées mitochondriales distinctes au sein des deux bassins juxtaposés.

La première lignée regroupe tous les haplotypes du bassin du Sebou et la seconde regroupe les haplotypes du bassin du Loukkos. Les trois haplotypes du Loukkos ne diffèrent les uns des autres que par une seule mutation. La disposition de ces haplotypes indique une structure en

étoile, dont trois haplotypes sont majoritaires : HAP_9 partagé par dix (33%) individus de Loukkos ; HAP_1 et HAP_7 partagés par cinq (17%) individus de Sebou.

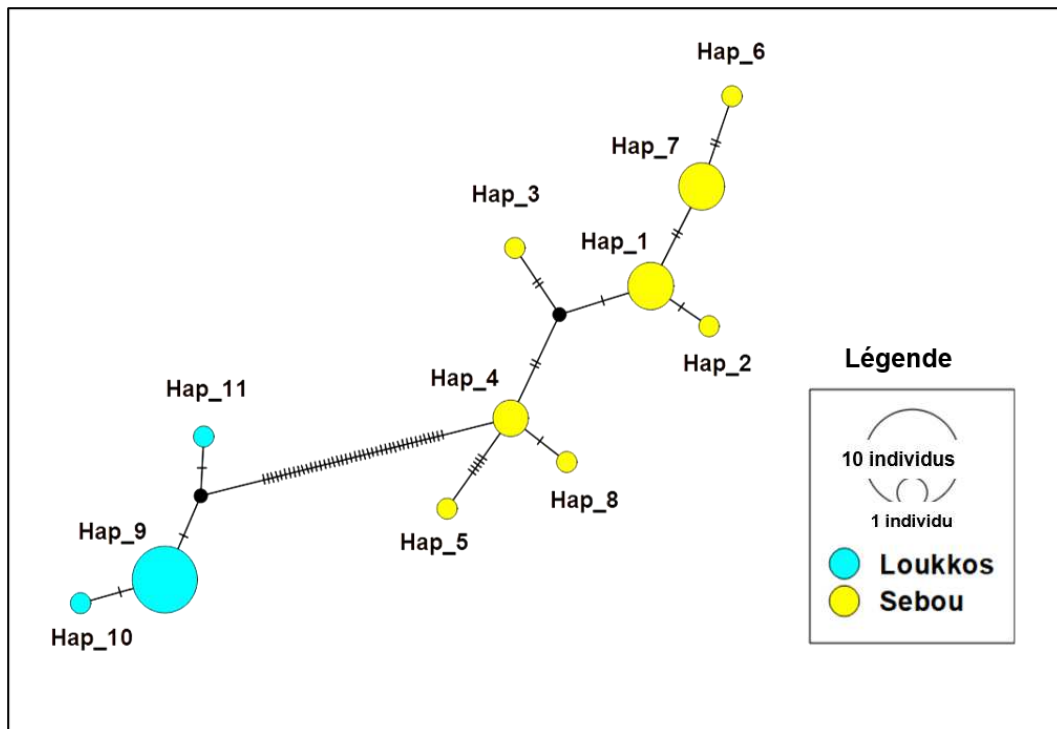


Figure 37: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *C. maroccana* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur indique l'origine géographique des haplotypes, comme mentionné sur la légende. Les petits cercles noirs désignent les vecteurs médians qui représentent des séquences probablement non échantillonnées et sont créés par le programme pendant la construction du réseau

- *C. guineensis*

Le réseau d'haplotype de *C. guineensis* (Figure 38) ne comprend que quatre haplotypes dont l'haplotype le plus commun Hap_1 est partagé par 15 (18%) individus d'Oued Aabar et Imlili. Les trois haplotypes restants, deux partagés entre Oued Aabar et Imlili et un exclusif d'Oued Aabar, divergent de Hap_1 par une seule mutation.

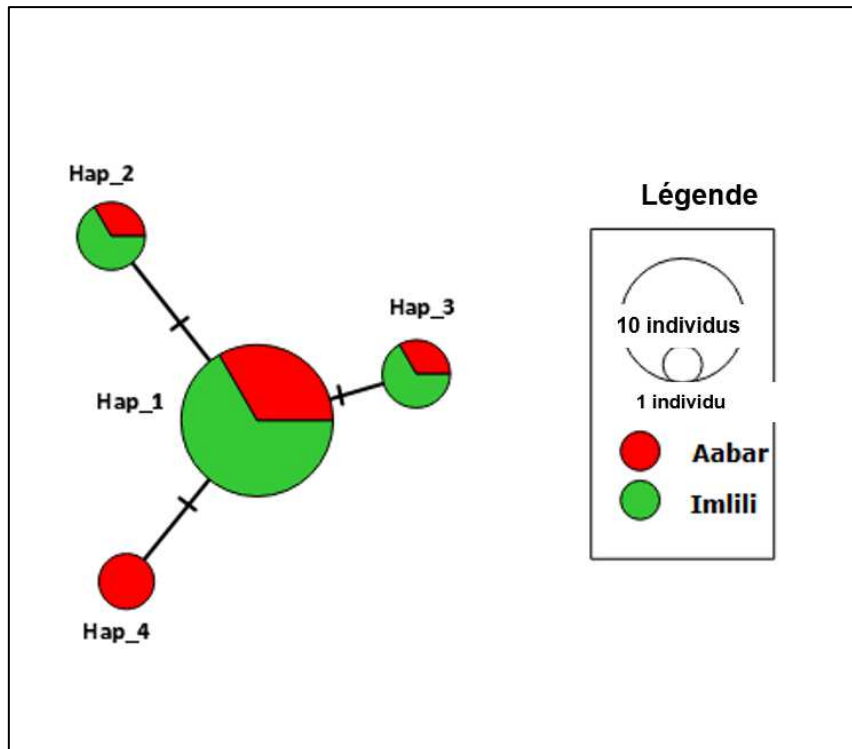


Figure 38: Réseau d'haplotype (basé sur la méthode du Median-joining) de *C. guineensis* basé sur le gène Cytochrome b. Les barres entre les haplotypes correspondent aux pas mutationnels. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus ayant cet haplotype. La couleur représente l'origine géographique des haplotypes, comme indiqué sur la légende.

1.2. Différenciation génétique et flux génique

Une analyse basée sur la F_{st} a été effectuée afin d'avoir une idée plus détaillée sur la structure génétique de nos sept espèces présentes dans plusieurs bassins ou localités.

- *L. ksibi*

La matrice de valeurs de l'indice de fixation F_{st} pour les trois populations prises deux à deux nous montre que la différenciation génétique va de 0.165 entre Ksob et Tensift à 0.522 entre Oum Errabiâ et Ksob (Tableau 6). Dans l'ensemble, une différenciation significative entre les populations a été observée d'un point de vue statistique ($p < 0.001$).

Les valeurs de l'indice de fixation F_{st} entre Tensift et Oum Errabiâ et entre Ksob et Oum Errabiâ sont supérieures à 0.25 indiquant une forte différenciation génétique et ainsi un flux génique peu fréquent. La valeur de F_{st} entre Tensift et Ksob est modérée ($0.05 < F_{st} < 0.25$) désignant une différenciation génétique modérée (Tableau 6).

Tableau 6: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de *L. ksibi*

Population	Tensift	Oum Errabiâ	Ksob
Tensift	-	-	-
Oum Errabiâ	0.522	-	-
Ksob	0.165	0.440	-

▪ *L. lepineyi*

Les valeurs de l'indice de fixation Fst des trois populations de *L. lepineyi* analysées (Tableau 7) montrent que la différenciation génétique entre les populations va de 0.125 entre Noun et Draa, à 0.361 entre Noun et Ziz. Dans sa globalité, une différenciation significative entre les populations a été observée ($p < 0.001$).

Les valeurs de l'indice de fixation Fst entre Noun et Draa et entre Ziz et Draa sont modérées ($0.05 < Fst < 0.25$) désignant une différenciation génétique modérées. La valeur de Fst entre Noun et Ziz est supérieure à 0.25 indiquant une forte différenciation génétique et ainsi un flux génique peu fréquent (Tableau 7)

Tableau 7: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de *L. lepineyi*

Population	Noun	Draa	Ziz
Noun	-	-	-
Draa	0.125	-	-
Ziz	0.361	0.213	-

▪ *L. maghrebensis*

Les valeurs de l'indice de fixation Fst des populations de *L. maghrebensis* montrent que la différenciation génétique entre les trois populations va de 0 entre Kanar et Mter, à 0.662 entre Kanar et Sebou (Tableau 8). La population de Drader n'a pas été incluse dans cette analyse en raison du faible nombre de spécimens inclus (3 spécimens). Tout bien considéré, une différenciation significative entre les populations a été observée ($p < 0.001$).

Les valeurs de l'indice de fixation Fst entre Kanar et Sebou et entre Mter et Sebou sont supérieures à 0.25 indiquant une forte différenciation génétique et ainsi un flux génique peu

fréquent. La valeur nulle de Fst entre Kanar et Mter est une forte indication d'une faible une différenciation génétique traduisant un flux génique très fréquent entre ces deux bassins (Tableau 8).

Tableau 8: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de *L. maghrebensis*

Population	Kanar	Mter	Sebou
Kanar	–		
Mter	0	–	
Sebou	0.662	0.614	–

▪ *L. pallaryi*

Les valeurs de l'indice de fixation Fst des populations de *L. pallaryi* montrent que la différenciation génétique entre les trois populations va de 0 entre Figuig et Guir, à 0.31 entre Guir et l'Algérie (Tableau 9). Cependant, on n'a pas pu constater une valeur significative de cet indice ($p > 0.05$).

La valeur de Fst entre Figuig et Algérie est supérieure à 0.25 indiquant une forte différenciation génétique et ainsi un flux génique peu fréquent. La valeur nulle de Fst entre Figuig et Guir est une forte indication d'une faible une différenciation génétique interprétant un flux génique fréquent entre ces deux bassins. La valeur de Fst entre Algérie et Guir indique une différenciation génétique modérée (Tableau 9).

Tableau 9: Différenciation génétique (Fst) entre les populations de *L. pallaryi*

Population	Figuig	Guir	Algérie
Figuig	–		
Guir	-0.33	–	–
Algérie	0.31	0.25	–

▪ *L. rifensis*

Les valeurs de l'indice de fixation Fst des populations de *L. rifensis* (Tableau 10) montrent que la différenciation génétique entre les quatre populations va de 0.024 entre Laou et Hajera à 0.555 entre Loukkos et Tangérois. Dans l'ensemble, une différenciation significative a été observée entre les populations ($p < 0.001$).

La valeur de l'indice de fixation F_{st} entre Laou et Hajera est inférieure à 0.05 désignant une faible différenciation génétique et ainsi un flux génique très fréquent. Les valeurs de F_{st} entre Loukkos et Hajera et entre Laou et Tangérois indiquent une différenciation génétique modérée. Les valeurs de F_{st} entre Loukkos et Laou, entre Loukkos et Tangérois et entre Hajera et Tangérois sont supérieures à 0.25 indiquant une forte différenciation génétique et ainsi un flux génique peu fréquent (Tableau 10).

Tableau 10: Différenciation génétique (F_{st}) entre les populations de *L. rifensis*

Population	Loukkos	Laou	Hajera	Tangérois
Loukkos	–			
Laou	0.28	–		
Hajera	0.144	0.024	–	
Tangérois	0.555	0.155	0.327	–

- *C. maroccana*

Un très fort niveau de différenciation génétique a été repéré entre les deux populations considérées ($F_{st} = 0.956$, $p < 0.001$) (Tableau 11). Ce résultat est une indication très claire d'un flux génique quasiment faible ou inexistant entre Sebou et Loukkos.

Tableau 11: Différenciation génétique (F_{st}) entre les populations de *C. maroccana*

Population	Sebou	Loukkos
Sebou	–	
Loukkos	0.956	–

- *C. guineensis*

Selon la valeur de l'indice de fixation F_{st} , il n'y a pas de différenciation génétique entre les deux populations étudiées de *C. guineensis* (Tableau 12). Toutefois, on n'a pas pu percevoir une valeur statistiquement significative ($p > 0.05$).

Tableau 12: Différenciation génétique (F_{st}) entre les populations de *C. guineensis*

Population	Imlili	Aabar
Imlili	–	–
Aabar	0.014	–

3. Discussion

Les patterns de différenciation génétique entre les populations ont été évalués par les analyses phylogéographiques plus précisément par les illustrations graphiques des réseaux d'haplotypes ainsi que par l'indice de différenciation F_{st} .

En termes de différenciation génétique, les populations des poissons des eaux continentales ont tendance à présenter un niveau de différenciation génétique plus élevé que les espèces marines, en raison de la petite taille effective des populations et de la nature isolante des systèmes dendritiques fluviaux qui est susceptible de constituer une barrière au flux génique entre les populations (Gyllensten, 1985 ; Ward *et al.*, 1994). Dans la présente étude basée sur le gène mitochondrial cytochrome b, nous avons obtenu des résultats qui soutiennent cette tendance.

3.1. Le genre *Luciobarbus*

Pour *Luciobarbus ksibi*, la structure haplotypique (Figure 32) et la forte différenciation génétique (Tableau 6) observées entre les bassins d'Oum Errabiâ et du Tensift pourraient fort probablement s'expliquer par la faible ou la perte de connectivité à cause de barrières montagneuses entre ces deux populations qui sont des bassins juxtaposés ou bien par la différence des affluents des rivières qui traversent les deux régions.

En outre, on constate également une forte différenciation génétique entre Oum Errabiâ et Ksob. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné que ces deux populations sont éloignées géographiquement.

De même, pour *L. lepineyi*, les populations du Ziz et du Noun sont génétiquement différenciées avec un flux génique limité (Figure 33 ; Tableau 7). Cette différenciation génétique pourrait s'expliquer comme chez les populations de *L. ksibi* par l'isolement géographique par la distance.

Les valeurs élevées de la mesure F_{st} (Tableau 8) ainsi que la structure du réseau d'haplotypes (Figure 33) nous laissent également penser au schéma de différenciation génétique par isolement géographique par la distance entre les bassins de Kanar et Sebou et entre Mter et Sebou chez *L. maghrebensis*.

En effet, le principe de l'isolement géographique par la distance stipule que plus les individus sont éloignés géographiquement, plus ils seront génétiquement distincts. Ce schéma est

fréquemment observé chez les Cypriniformes, car leur faible capacité de dispersion conduit à l'accumulation de divergences génétiques entre les populations.

En ce qui concerne *L. pallaryi*, les haplotypes analysés proviennent des bassins du Figuig et du Guir (Maroc et Algérie). On remarque une différenciation génétique plus ou moins faible entre les haplotypes partagés entre l'Algérie et le Maroc (Figure 35, Tableau 9) qui pourrait s'expliquer par l'installation d'un réseau hydraulique artificiel très ancien (Foggara) entre les deux pays afin d'irriguer les oasis (Touil *et al.*, 2019), évidence d'un flux génique induit par l'homme.

Par ailleurs, le même scénario de flux de gènes régulé par les activités humaines a été détecté dans les populations d'Oum Errabiâ et de Moulouya chez la truite brune (*Salmo trutta*) ; ces populations partagent des haplotypes mitochondriaux avec la population du Ziz qui est connue être l'une des principales populations utilisées dans les programmes de repeuplement de l'écloserie de Ras el Ma au cours des dernières décennies (Perea *et al.*, 2020).

Les activités anthropiques (*i.e.* irrigation, repeuplement...) peuvent accroître le flux génique entre les populations de poissons continentales de deux manières : en modifiant les patrons de distribution et de dispersion des individus, et en affectant les croisements entre les individus. Par conséquent, n'importe laquelle de ces méthodes pourrait avoir deux effets différents sur la biodiversité : des changements dans le nombre de taxons en raison de la fusion ou de la division de groupes et l'extinction de taxons en raison d'effets sur la condition physique (Crispo *et al.*, 2011).

Pour *L. rifensis*, nous avons constaté une forte différenciation génétique entre Loukkos et Laou, entre Loukkos et Tangérois et entre Hajera et Tangérois (Tableau 10). Cette forte différenciation génétique pourrait être due à la faible ou la perte de connectivité entre les bassins ou par la différence des affluents des rivières qui traversent ces régions.

Pour conclure, l'isolement géographique par la distance, la faible connectivité entre les bassins traduisant les caractéristiques géologiques, la faible capacité de dispersion, l'activité anthropique semblent être les facteurs majeurs affectant la différenciation génétique chez les espèces de ce genre.

À cela s'ajoute le fait que des événements tels que des captures de rivières, qui sont connus pour se produire dans les montagnes du Haut Atlas occidental au cours du Pléistocène (Babault *et al.*, 2012 ; Boulton *et al.*, 2014) ou des confluences des parties inférieures des

bassins en raison de la fluctuation du niveau de la mer peuvent affecter la structure génétique des populations en connectant des populations géographiquement séparées et en permettant aux individus de s'échanger (Burridge *et al.*, 2007).

3.2. *Cobitis maroccana* : divergence allopatrique ?

La distribution phylogénétique (Figure 31), le réseau d'haplotypes indiquant un très grand nombre de mutations (Figure 37) et la valeur élevée et significative de l'indice de différenciation génétique F_{st} (Tableau 11) ont dévoilé des signes de très forte structure spatiale traduisant un isolement extrême des allèles entre la population du Loukkos et du Sebou.

Pour expliquer cette forte différenciation génétique, trois hypothèses peuvent être avancées. La première porte sur la sélection naturelle. Face aux pressions environnementales, les génotypes les mieux adaptés dans une population donnée, et par conséquent les traits phénotypiques, sont privilégiés par la sélection naturelle. Les différentes interventions de cette sélection ont le potentiel de provoquer des différences entre les populations qui indiquent une adaptation locale et l'émergence des phénotypes les plus aptes (Kawecki et Ebert, 2004). Or, nous ne pouvons pas retenir cette hypothèse pour la simple raison que les deux populations ne semblent pas être en contact géographique. C'est en situation de sympatrie que la sélection naturelle s'implique (Coyne et Orr, 2004).

La deuxième hypothèse implique le changement démographique c'est-à-dire le changement dans la taille de la population au fil du temps (réduction ou expansion). Cette hypothèse a été renforcée par les distributions de disparités qui ont révélé une distribution unimodale pour les deux populations (Tableau 14 et Figure 59, Chapitre III) caractéristique de populations instables qui ont changé de taille au fil du temps (Rogers et Harpending, 1992). Cette hypothèse est plausible. Ainsi, les populations de *C. maroccana* pourraient être le résultat d'une histoire à long terme créant des effets fondateurs et/ou d'une histoire plus récente liée à la fragmentation de l'habitat due à l'augmentation des activités humaines qui augmente probablement les effets de la dérive génétique.

La troisième hypothèse concerne la divergence allopatrique qui peut se produire lorsque deux populations d'une même espèce initialement semblables et interfécondes sont isolées géographiquement. Au fil du temps, les populations isolées se différencient et établissent des barrières reproductives pour finalement former deux espèces distinctes. Il s'agit du mécanisme de spéciation le plus répandu chez les poissons des eaux continentales (Jordan, 1908 ; Coyne

et Orr, 2004). Cette hypothèse est aussi plausible. Dans notre cas d'étude, le piémont rifain composé d'une variété de reliefs entre Loukkos et Sebou (Boudouhou, 2004) pourrait avoir agi comme une barrière physique, empêchant le flux de gènes d'un bassin à l'autre et ainsi entraînant une divergence par spéciation allopatrique.

Nous pouvons donc considérer les deux populations Loukkos et Sebou comme appartenant à deux espèces sœurs (Figure 31). Selon la loi de Jordan (1908), les espèces les plus étroitement apparentées, c'est-à-dire les espèces sœurs, ont une faible possibilité de cohabiter la même région, mais plutôt une forte possibilité d'être situées de part et d'autre d'une barrière de dispersion. D'ailleurs, c'est le cas de plusieurs espèces de *Luciobarbus* (Figure 30) qui sont apparentées et localisées dans des bassins différents mais juxtaposés.

Toutefois, cette idée de spéciation allopatrique reste à prouver par des analyses morphologiques aussi bien que par l'utilisation d'autres marqueurs moléculaires (mitochondriaux et nucléaires combinés). La concordance entre la divergence morphologique et la divergence moléculaire pourrait bien révéler le processus de spéciation au sein de *C. maroccana*.

En outre, une des meilleures façons de prouver cette spéciation allopatrique consiste à démontrer que les individus de Loukkos et Sebou restent reproductivement isolés lorsqu'ils se rencontreraient en sympatrie dans une zone de contact secondaire (Coyne et Orr, 2004).

3.3. *Coptodon guineensis*

La structure du réseau d'haplotypes (Figure 38) ainsi que la faible valeur de l'indice de différenciation F_{st} (Tableau 12) divulguent une faible voire une absence de différenciation génétique entre la population d'Oued Aabar et de la Sebkha d'Imlili. Nous pensons que le faible nombre de spécimens utilisé dans cette étude n'est peut-être pas suffisant pour détecter des différences subtiles dans la différenciation des populations.

Toutefois, notre résultat est cohérent avec l'étude phylogénétique de Louizi *et al* (2019) basée sur le gène cytochrome oxydase qui n'a pas révélé une forte différenciation génétique entre les deux populations analysées. En effet, ce résultat est étonnant vu la distance géographique qui isole les deux populations. Dès lors, notre résultat affirme qu'il peut y avoir un isolement géographique et malgré tout une similitude génétique entre les populations (Waters et Wallis, 2000).

Nous supposons que la faible différenciation génétique détectée entre Aabar et Imlili et l'absence de preuve d'isolement par la distance suggèrent qu'aucune barrière évidente ne limite la dispersion (*i.e.* flux de gènes) de *C. guineensis* malgré leur éloignement géographique (voir Figure 25) et malgré leur différenciation morphologique (Louizi *et al.*, 2020). Contrairement aux Cypriniformes, il est largement documenté que cette espèce se caractérise par une forte capacité de dispersion en raison de sa nature euryhaline et de sa capacité à supporter des environnements extrêmes.

Probablement, des épisodes rares de dispersion à longue distance par des événements géologiques historiques parmi les populations de *C. guineensis* ont suffisamment perturbé la formation d'une relation d'isolement par la distance entre les populations qui habitent maintenant différents drainages. De rares transferts entre les deux drainages médiés par des activités humaines contemporaines peuvent également se produire.

En effet, l'absence de différenciation génétique est communément interprétée comme une preuve de panmixie (Ben Chehida *et al.*, 2020). Ainsi, les deux populations prospectées échangent suffisamment d'individus pour homogénéiser les géotypes (migration efficace).

A titre de précision, les individus de *C. guineensis* au sein de la Sebkhah d'Imlili peuvent être trouvés dans différents étangs et forment une métapopulation plutôt qu'une population unique (Agnèse *et al.*, 2018). Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure d'étudier la différenciation génétique entre ces poches d'eau en utilisant notre approche d'échantillonnage afin de prouver la présence d'une métapopulation.

CHAPITRE III – Diversité génétique et histoire démographique des poissons ciblés

Dans ce chapitre, nous présentons, en première tranche, les résultats de l'étude du polymorphisme basé sur les indices standards d'estimation de la diversité génétique ainsi que les résultats de l'histoire démographique étudiée via les indices de neutralité et les distributions de mésappariements. La deuxième partie de ce chapitre est consacrée aux discussions des résultats et à leurs implications pour la conservation de ces ressources.

Les résultats issus de notre analyse de la diversité génétique serviront de point de départ et de référence à l'avenir pour l'élaboration d'un Atlas génétique plus complet incluant toutes les espèces autochtones des eaux continentales du Maroc. Ce projet d'Atlas génétique aidera à prioriser les populations destinées à la conservation.

I. Résultats

1. Diversité génétique

Dans la présente étude, la diversité génétique estimée par cinq indices dont la diversité haplotypique (H_d) et la diversité nucléotidique (π) varient entre les populations de toutes les espèces ciblées (Tableau 13).

D'autre part, la cartographie de l'indice de diversité génétique ou haplotypique (H_d) nous a permis de discerner visuellement les différences entre les populations au sein d'une même espèce ainsi que les différences entre les espèces (Figures 39-49).

Tableau 13: Indices de diversité génétique pour l'ensemble de données et les principaux bassins

N : nombre d'individus analysés, H : nombre d'haplotypes, S : nombre de sites polymorphes, Hd : diversité haplotypique, π : diversité nucléotidique, SD : écart-type, K : nombre moyen de différences nucléotidiques

Populations	N	H	S	Hd±SD	π ±SD	K
<i>Luciobarbus guercifensis</i>						
Moulouya	14	8	20	0.868±0.076	0.00521±0.00094	5.934
<i>L. ksibi</i>						
Total	94	29	38	0.893±0.018	0.00339±0.00028	3.860
Ksob	19	9	24	0.871±0.055	0.00447±0.00081	5.088
Oum Errabiâ	53	13	12	0.745 ±0.043	0.00098±0.00012	1.119
Tensift	22	9	13	0.835±0.055	0.00332±0.00039	3.675
<i>L. lepineyi</i>						
Total	50	24	40	0.947±0.014	0.00301±0.00041	3.433
Draa	27	16	22	0.943±0.026	0.00319±0.00033	3.641
Noun	10	4	13	0.733±0.101	0.00257±0.00147	2.933
Ziz	13	5	6	0.731±0.09	0.00146±0.00033	1.667
<i>L. maghrebensis</i>						
Total	153	27	29	0.867±0.015	0.00188±0.00010	2.136
Drader	3	2	1	0.667±0.314	0.00058±0.00028	0.667
Kanar	16	3	2	0.242±0.135	0.00022±0.00013	0.25
Mter	15	3	4	0.448±0.134	0.00065±0.00030	0.743
Sebou	119	27	27	0.849±0.023	0.00161±0.00013	1.835
<i>L. pallaryi</i>						
Total	33	7	7	0.769±0.056	0.00113±0.00114	1.265
Algeria	6	3	2	0.6±0.215	0.00078±0.00030	0.867
Figuig	9	4	3	0.694±0.147	0.00088±0.00023	1
Guir	18	6	6	0.765±0.080	0.00116±0.00023	1.32
<i>L. rabatensis</i>						
Bouregreg	21	5	7	0.805±0.045	0.00239±0.00021	2.724
<i>L. rifensis</i>						
Total	128	18	17	0.719±0.026	0.00123±0.00008	1.396
Hajera	22	2	2	0.519±0.038	0.00091±0.00091	1.039
Laou	39	7	4	0.599±0.062	0.00102±0.00011	1.158
Loukkos	46	11	12	0.719±0.057	0.00105±0.00018	1.2
Tangérois	21	5	5	0.49±0.127	0.00064±0.00021	0.733
<i>L. yahyaouii</i>						
Moulouya	44	16	15	0.87±0.028	0.00185±0.00014	2.106
<i>L. zayanensis</i>						
Oum Errabiâ	16	11	18	0.9±0.063	0.00312±0.00066	3.55
<i>Cobitis maroccana</i>						
Total	30	11	57	0.844 ± 0. 046	0.02109 ± 0.00148	
Loukkos	12	3	3	0.318 ± 0.164	0.00044 ± 0.00025	0.5

Sebou	18	8	15	0.85 ± 0.055	0.00305 ± 0.00056	3.471
<i>Coptodon guineensis</i>						
Total	23	4	3	0.557±0.108	0.00056±0.00013	0.64
Imlili	14	3	2	0.484±0.142	0.00046±0.00015	0.527
Aabar	9	3	2	0.694±0.147	0.00073±0.00021	0.833

Pour plus de clarté, les résultats de la diversité génétique seront interprétés séparément pour chaque espèce :

- ***L. guercifensis***

Sur les 14 séquences obtenues de *L. guercifensis*, 8 haplotypes ont pu être identifiés. La diversité génétique a montré une valeur de diversité nucléotidique (π) de 0.00521 et une valeur de diversité haplotypique (Hd) de 0.868 (Tableau 13 ; Figure 39).

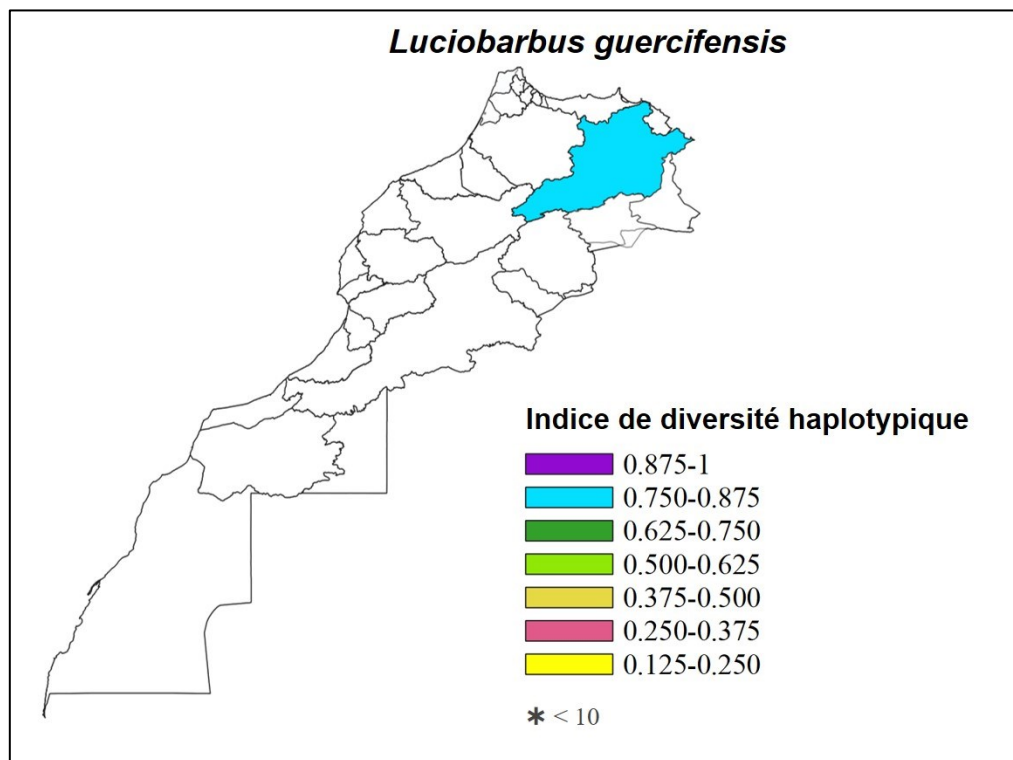


Figure 39: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de *L. guercifensis*

- ***L. ksibi***

Sur l'ensemble des 94 séquences analysées de *L. ksibi*, un total de 29 haplotypes a été identifié avec une diversité haplotypique globale Hd de 0.893 et une diversité nucléotidique

globale π de 0.00339. Les estimations de la diversité génétique présentées pour chaque population dans le Tableau 13 montrent que la diversité haplotypique (Hd) et la diversité nucléotidique (π) varient de 0.694 (Oum Errabiâ) à 0.871 (Ksob) et de 0.00083 (Oum Errabiâ) à 0.00447 (Ksob) respectivement. La valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population de Ksob (Figure 40).

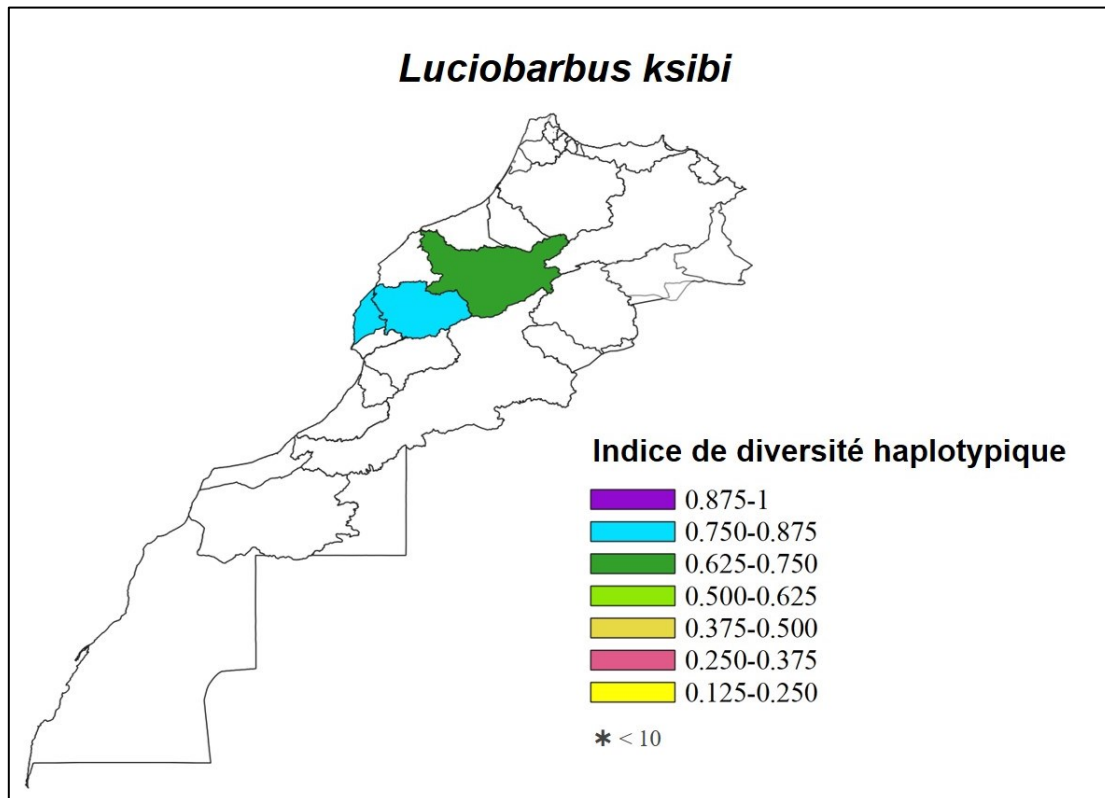


Figure 40: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *L. ksibi*

- *L. lepineyi*

Sur la base des 50 séquences analysées de *L. lepineyi*, un total de 24 haplotypes a été identifié avec une diversité haplotypique globale Hd de 0.947 et une diversité nucléotidique globale π de 0.00301. Les calculs de la diversité génétique présentés pour chaque population dans le Tableau 13 montrent que la diversité haplotypique (Hd) et la diversité nucléotidique (π) varient de 0.731 (Ziz) à 0.943 (Draa) et de 0.00146 (Ziz) à 0.00319 (Draa) respectivement. Le plus grand nombre d'haplotypes (16) et la valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population de Draa (Figure 41).

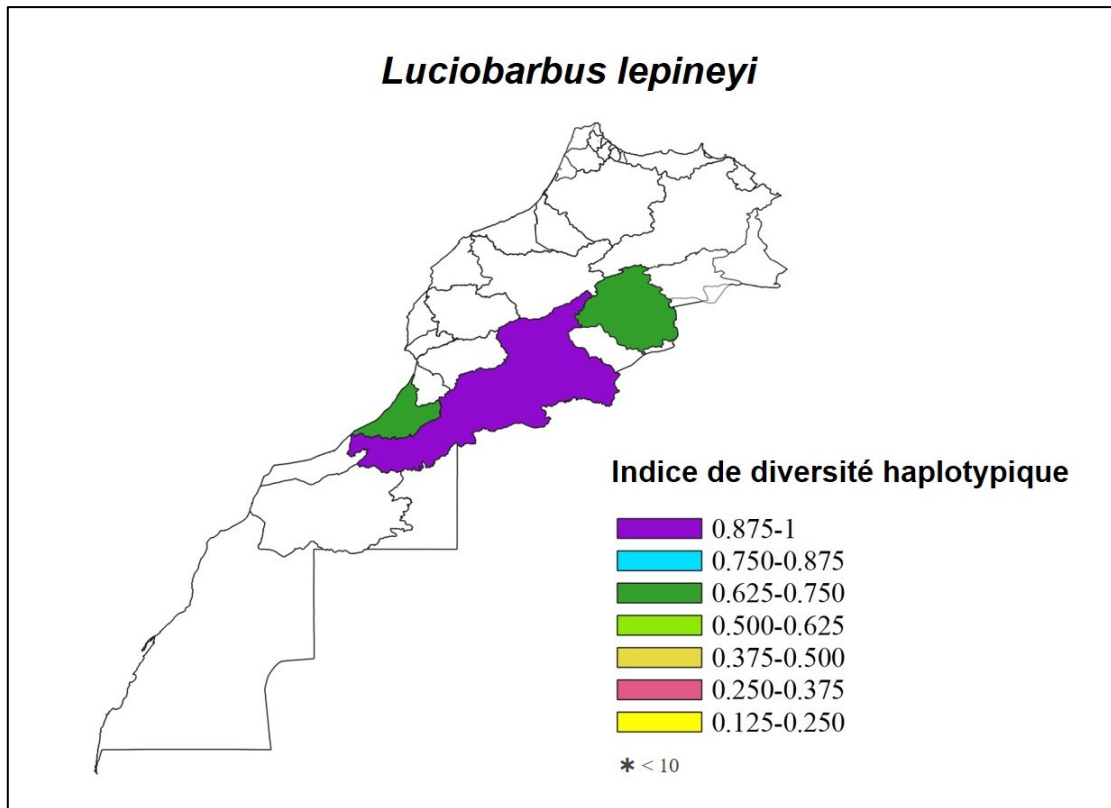


Figure 41: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *L. lepineyi*

- ***L. maghrebensis***

Sur l'ensemble des 153 séquences analysées de *L. maghrebensis*, un total de 27 haplotypes a été identifié. On constate une diversité haplotypique globale Hd de 0.867 et une diversité nucléotidique globale π de 0.00188. Les calculs de la diversité génétique présentés pour chaque population dans le Tableau 13 montrent que la diversité haplotypique (Hd) et la diversité nucléotidique (π) varient de 0.242 (Kanar) à 0.849 (Sebou) et de 0.00022 (Kanar) à 0.00161 (Sebou) respectivement. Le plus grand nombre d'haplotypes (27) et la valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population de Sebou (Figure 42).

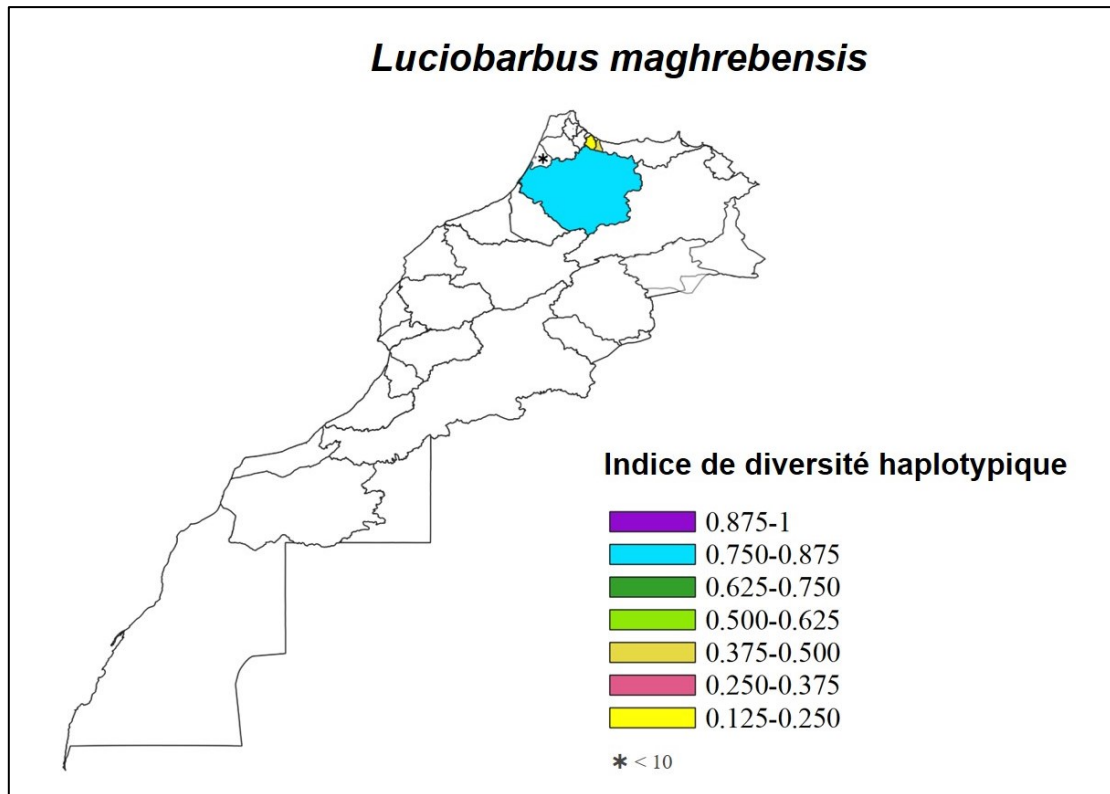


Figure 42: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *L. maghrebensis*

- *L. pallaryi*

Un total de 19 haplotypes a été identifié parmi les 27 séquences analysées de *L. pallaryi*. On constate une diversité haplotypique globale Hd de 0.665 et une diversité nucléotidique globale π de 0.00082. Les calculs de la diversité génétique obtenus pour chaque population sont présentés dans le Tableau 13. Le plus grand nombre d'haplotypes (6) et la valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population de Guir (Figure 43).

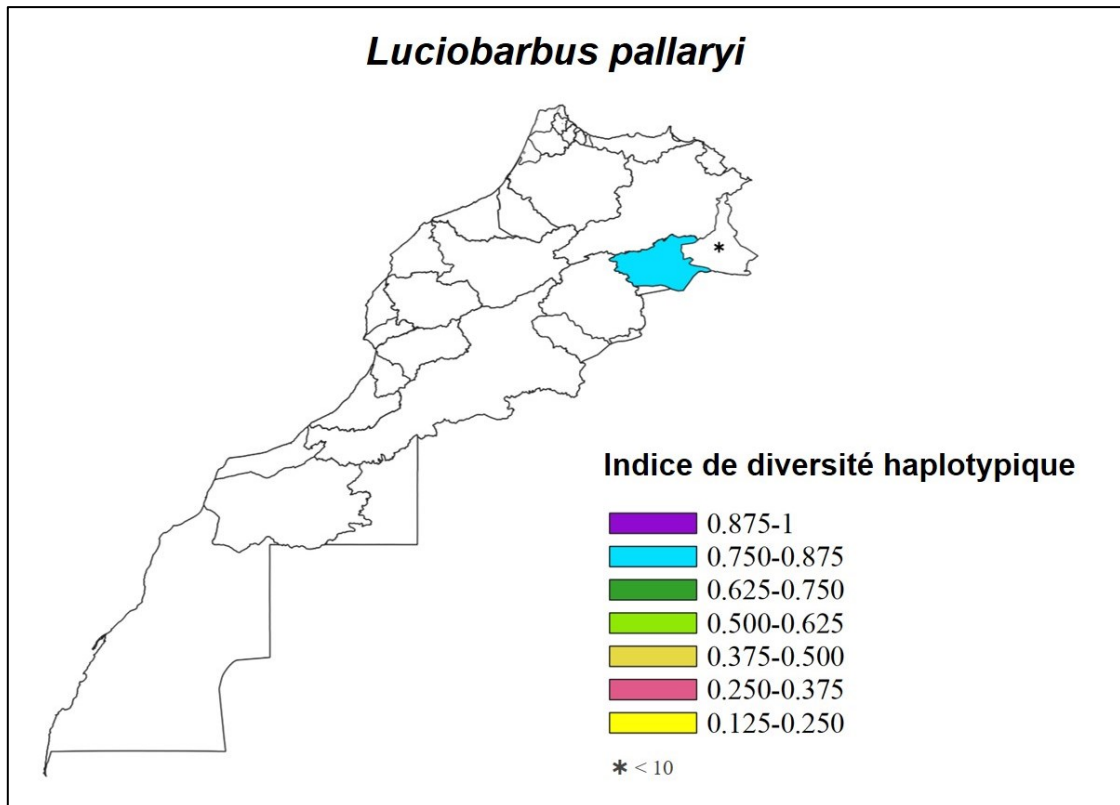


Figure 43: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *L. pallaryi*

- ***L. rabatensis***

Sur la base des 21 séquences obtenues de *L. rabatensis*, cinq haplotypes ont été identifiés. La diversité génétique a montré une valeur de diversité haplotypique (Hd) de 0.805 et une valeur de diversité nucléotidique (π) de 0.00239 (Tableau 13 ; Figure 44).

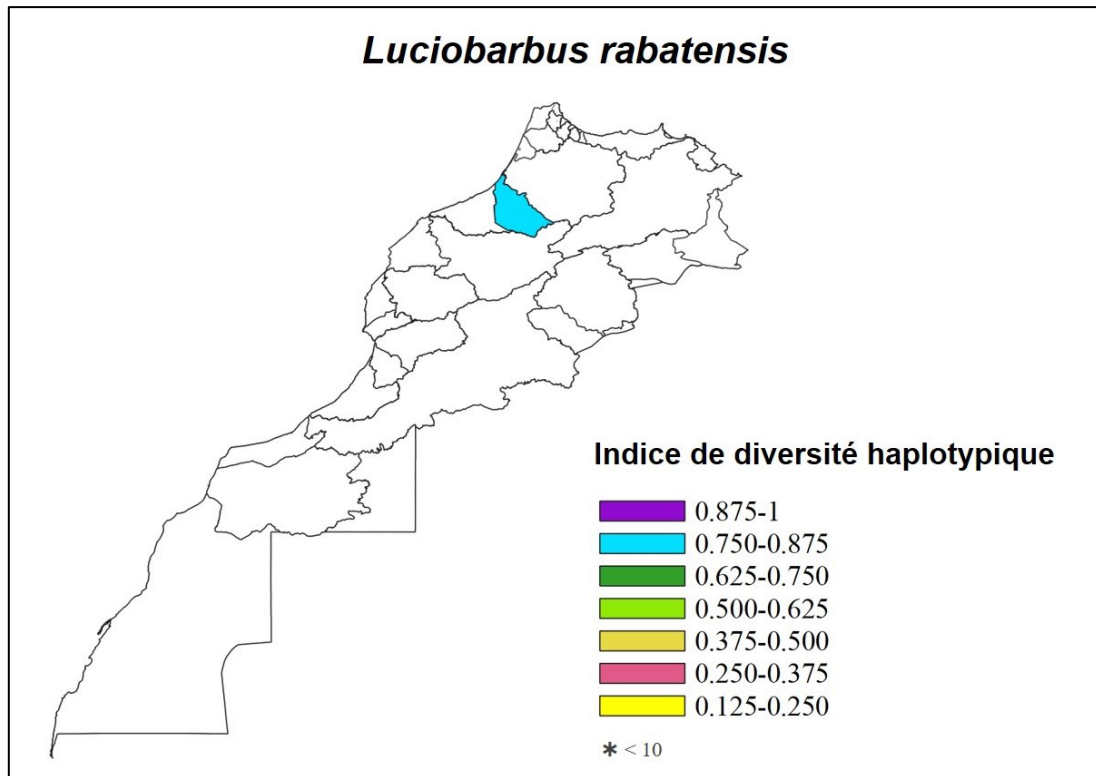


Figure 44: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de *L. rabatensis*

- *L. rifensis*

Sur l'ensemble des 128 séquences analysées de *L. rifensis*, un total de 18 haplotypes a été identifié. On perçoit une diversité haplotypique globale Hd de 0.719 et une diversité nucléotidique globale π de 0.00123. Les calculs de la diversité génétique présentés pour chaque population dans le Tableau 13 montrent que la diversité haplotypique (Hd) et la diversité nucléotidique (π) varient de 0.49 (Tangérois) à 0.719 (Loukkos) et de 0.00064 (Tangérois) à 0.00105 (Loukkos) respectivement. Le plus grand nombre d'haplotypes (11) et la valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population de Loukkos (Figure 45).

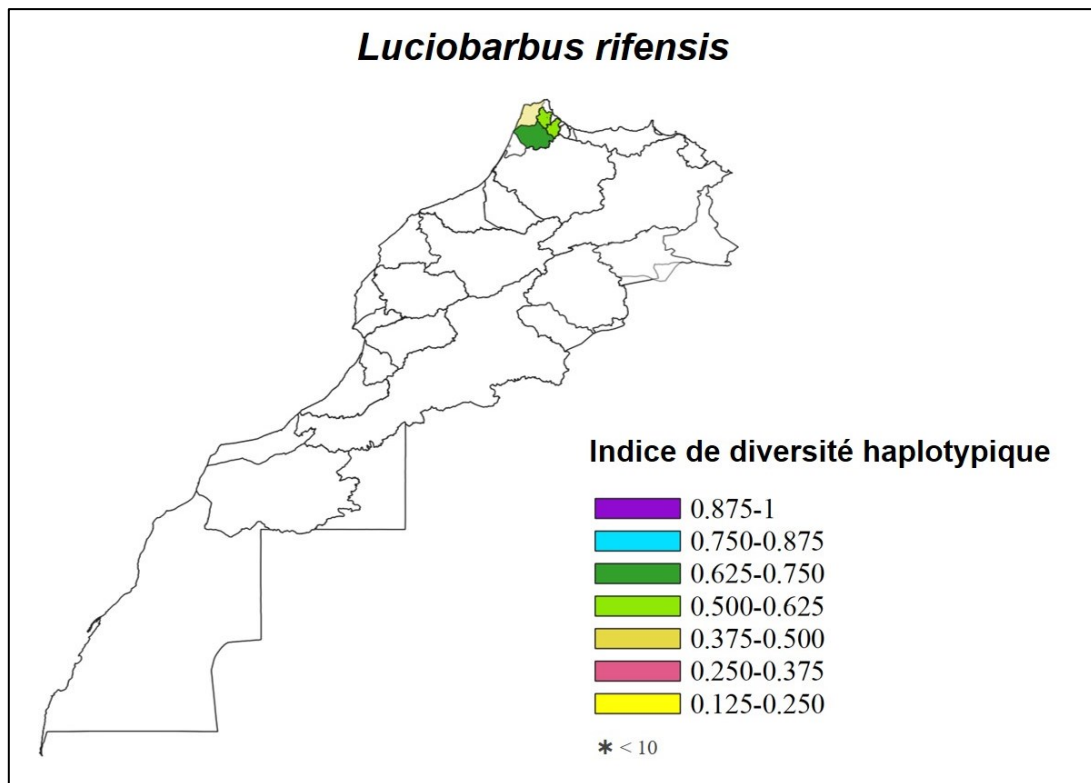


Figure 45: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *L. rifensis*

- ***L. yahyaoui***

Sur la base des 44 séquences obtenues de *L. yahyaoui*, 16 haplotypes ont été identifiés. La diversité génétique a montré une valeur élevée de diversité haplotypique (Hd) de 0.87 et une faible valeur de diversité nucléotidique (π) de 0.00185 (Tableau 13 ; Figure 46).

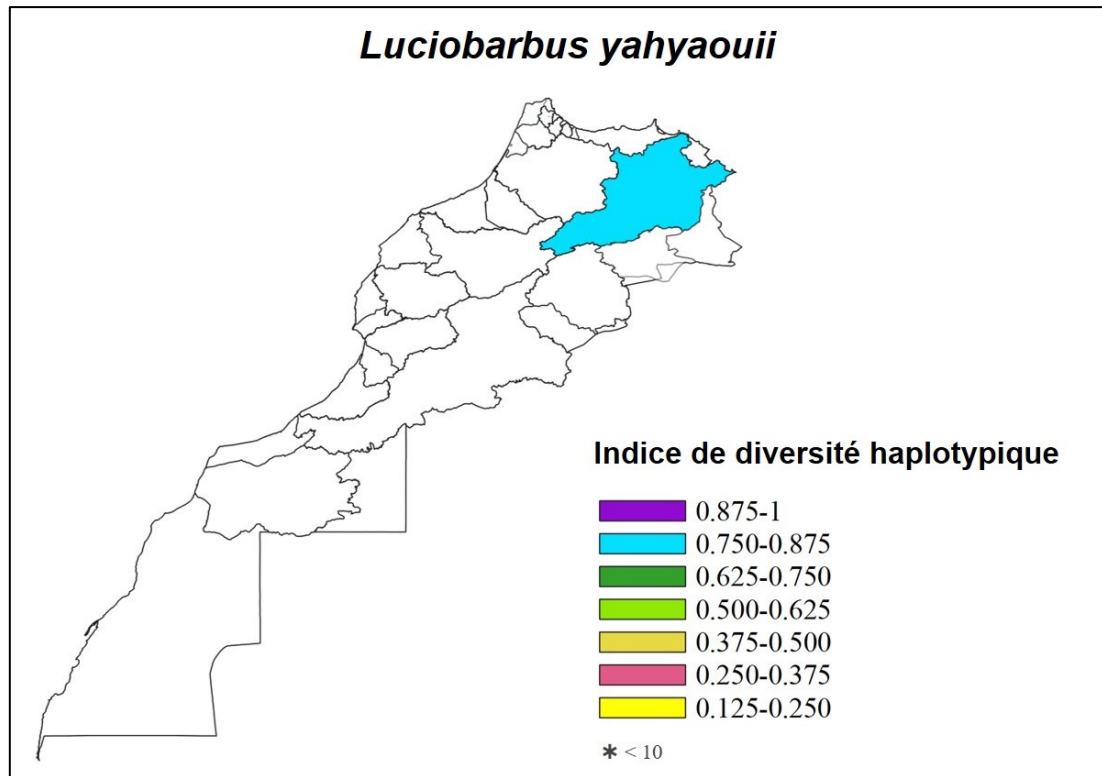


Figure 46: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de *L. yahyaouii*

- *L. zayanensis*

Sur l'ensemble des 16 séquences obtenues de *L. zayanensis*, 11 haplotypes ont été identifiés. La diversité génétique a montré une valeur élevée de diversité haplotypique (Hd) de 0.9 et une faible valeur de diversité nucléotidique (π) de 0.00312 (Tableau 13 ; Figure 47).

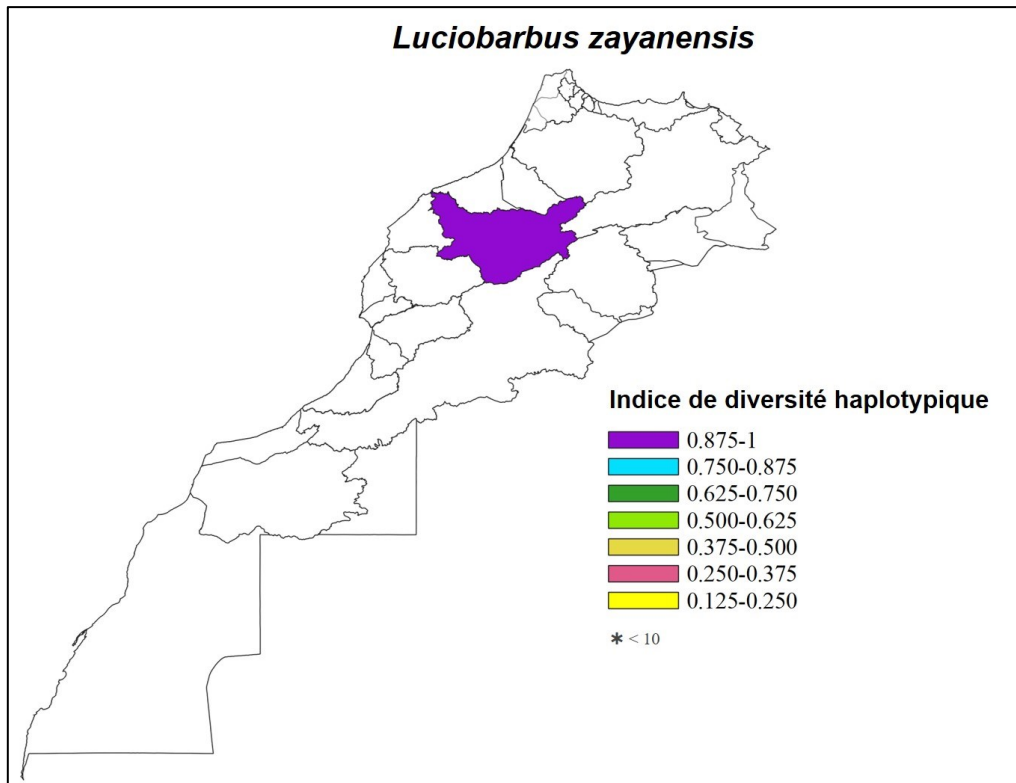


Figure 47: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour la population de *L. zayanensis*

- ***C. maroccana***

Sur l'ensemble des 30 séquences analysées de *C. maroccana*, un total de huit haplotypes a été identifié. On constate une diversité haplotypique globale Hd de 0.844 et une diversité nucléotidique globale π de 0.02109. Les calculs de la diversité génétique pour chaque population sont exposés dans le Tableau 13. Le plus grand nombre d'haplotypes (8) et la valeur la plus élevée de diversité génique a été identifiée dans la population de Sebou (Figure 48).

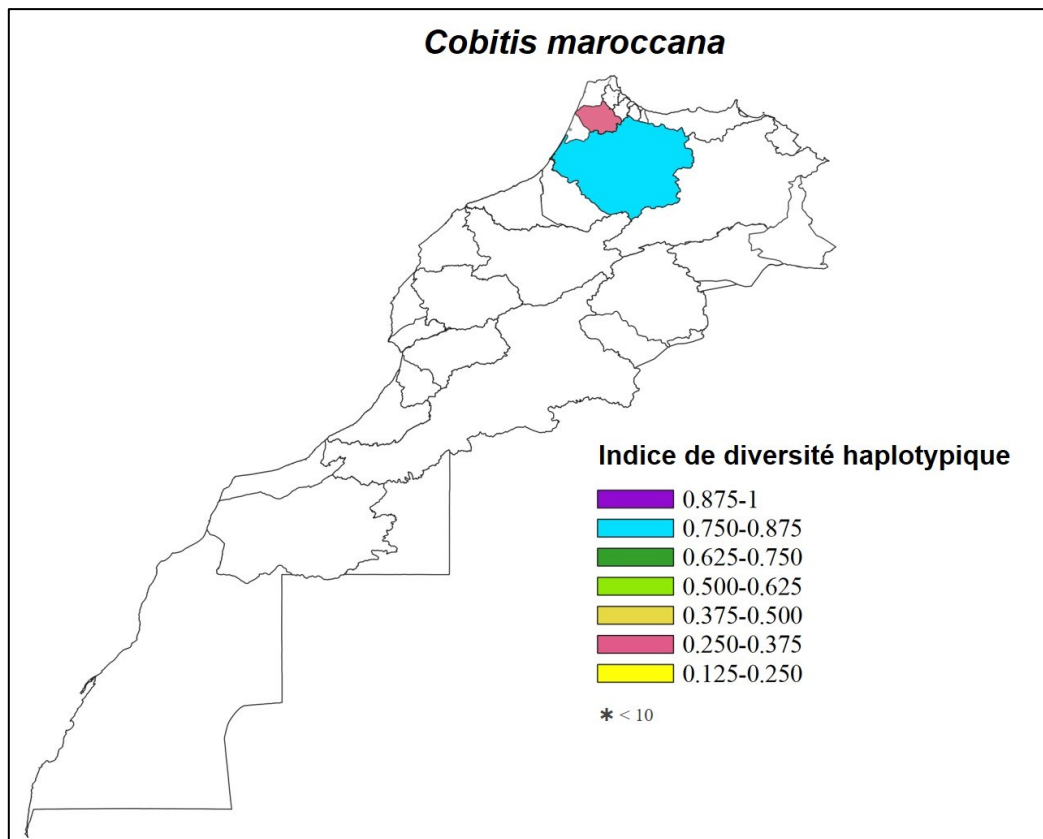


Figure 48: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *C. maroccana*

- *C. guineensis*

Sur l'ensemble des 23 séquences analysées de *C. guineensis*, un total de quatre haplotypes a été identifié. On perçoit une diversité haplotypique globale Hd de 0.447 et une diversité nucléotidique globale π de 0.00043. Les estimations de la diversité génétique pour chaque population sont étalées dans le Tableau 13. La valeur la plus élevée de diversité génétique a été identifiée dans la population d'Oued Aabar (Figure 49).

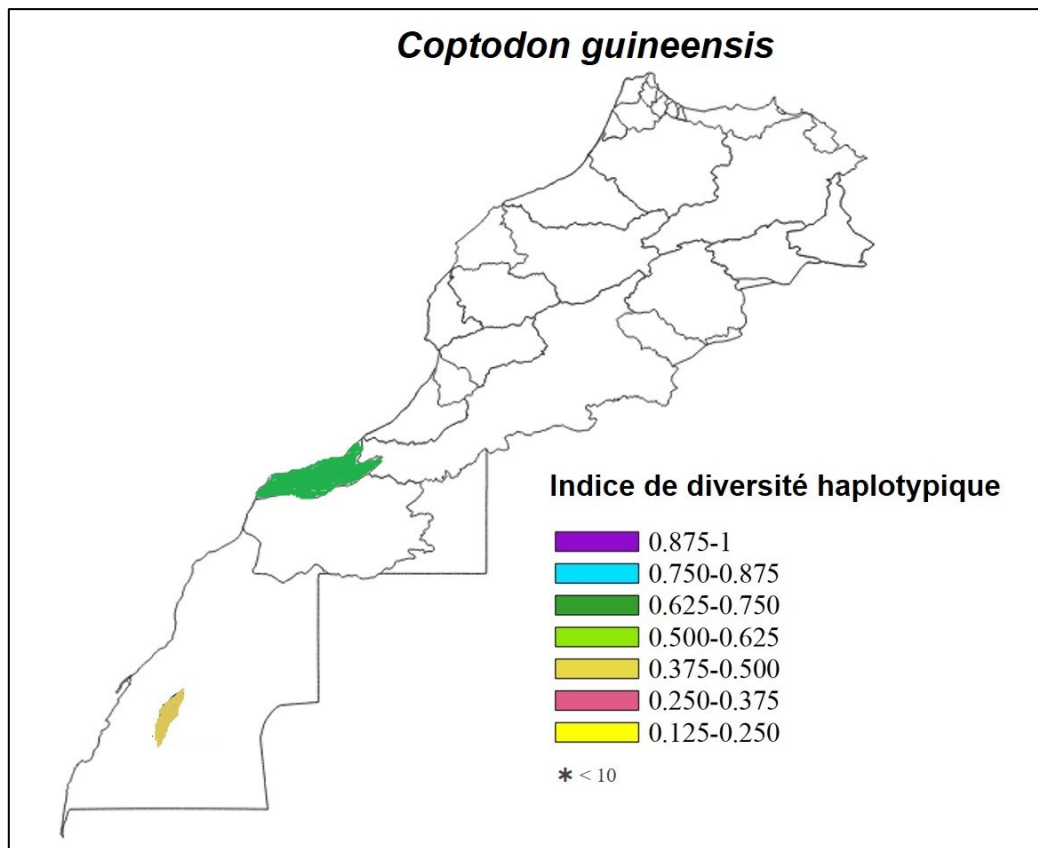


Figure 49: Cartographie de la diversité génétique. Distribution spatiale de la diversité haplotypique (Hd) obtenue pour les populations de *C. guineensis*

2. Démographie

Les tests de neutralité et la distribution du nombre de différences par paires entre les séquences (Mismatch distribution) ont été estimés pour détecter les expansions de populations à partir des séquences de cytochrome b. Les résultats des tests de neutralité de chaque espèce sont présentés dans le tableau 14.

Tableau 14: Caractéristiques démographiques pour chaque espèce. D : Test D de Tajima, Fs : Test Fs de Fu, r : indice d'irrégularité, p : valeurs entre parenthèses, les chiffres en gras correspondent à des valeurs significatives

Populations	N	D (p)	Fs (p)	r (p)
<i>Luciobarbus guercifensis</i>				
Moulouya	14	-0.23595 (0.45)	0.046 (0.51)	0.0601 (0.42)
<i>L. ksibi</i>				
Ksob	19	-1.01174 (0.16)	-0.173 (0.48)	0.0746 (0.71)
Oum Errabiâ	53	-1.68901 (0.019)	-8.845 (0.002)	0.1189 (0.71)
Tensift	22	0.10840 (0.61)	-0.775 (0.39)	0.0696 (0.45)
<i>L. lepineyi</i>				
Draa	27	-1.30024 (0.00)	-7.450 (0.012)	0.0778 (0.74)
Noun	10	-1.64575 (0.04)	1.492 (0.76)	0.1867 (0.78)
Ziz	13	-0.50958 (0.32)	-0.504 (0.39)	0.1011 (0.32)
<i>L. maghrebensis</i>				
Drader	3	*	*	*
Kanar	16	-1.49796 (0.14)	-1.615 (0.1)	0.3263 (0.68)
Mter	15	-1.26993 (0.08)	0.315 (0.61)	0.1731 (0.53)
Sebou	119	-1.86614 (0.006)	-16.958 (0.0002)	0.0511 (0.6)
<i>L. pallaryi</i>				
Algérie	6	-0.05002 (0.62)	-0.427 (0.45)	0.08 (0.08)
Figuig	9	-0.35929 (0.33)	-1.039 (0.16)	0.1073 (0.2)
Guir	18	-0.80057 (0.23)	-1.620 (0.18)	0.0602 (0.16)
<i>L. rabatensis</i>				
Bouregreg	21	1.29664 (0.91)	1.704 (0.84)	0.0796 (0.30)
<i>L. rifensis</i>				
Hajera	22	2.02478 (0.98)	3.154 (0.98)	0.7706 (0.97)
Laou	39	0.53771 (0.71)	-1.816 (0.13)	0.2056 (0.65)
Loukkos	46	-1.68241 (0.02)	-5.874(0.016)	0.0866 (0.55)
Tangérois	21	-1.42367 (0.06)	-1.862 (0.12)	0.0822 (0.24)
<i>L. yahyaoui</i>				
Moulouya	44	-1.22029 (0.10)	-8.706 (0.002)	0.0334 (0.16)
<i>L. zayanensis</i>				
Oum Errabiâ	16	-1.37764 (0.06)	-4.392 (0.002)	0.0651 (0.46)
<i>Cobitis maroccana</i>				
Loukkos	12	-1.62929 (0.001)	-0.614 (0.33)	0.3 (0.8)
Sebou	18	-0.77424 (0.22)	-0.684 (0.41)	0.0602 (0.39)
<i>Coptodon guineensis</i>				
Imlili	14	-0.95919 (0.17)	-0.855 (0.22)	0.1804 (0.36)
Aabar	9	-0.58325 (0.23)	-0.532 (0.32)	0.2037 (0.5)

Pour une meilleure compréhension, l'interprétation des résultats des caractéristiques démographiques ainsi que les distributions de mésappariements ou Mismatch distribution sera donnée pour chaque espèce indépendamment :

- *L. guercifensis*

Les valeurs du test D de Tajima et du test Fs de Fu ne sont pas statistiquement significatives dans la population du bassin du Moulouya (Tableau 14).

L'analyse de Mismatch distribution où la distribution du nombre de différences entre les haplotypes pris deux à deux a produit une courbe multimodale (Figure 50). L'indice d'irrégularité (r) a également été calculé dans le cadre du modèle d'expansion démographique. Cet indice a donné une valeur faible et non significative (Tableau 14).

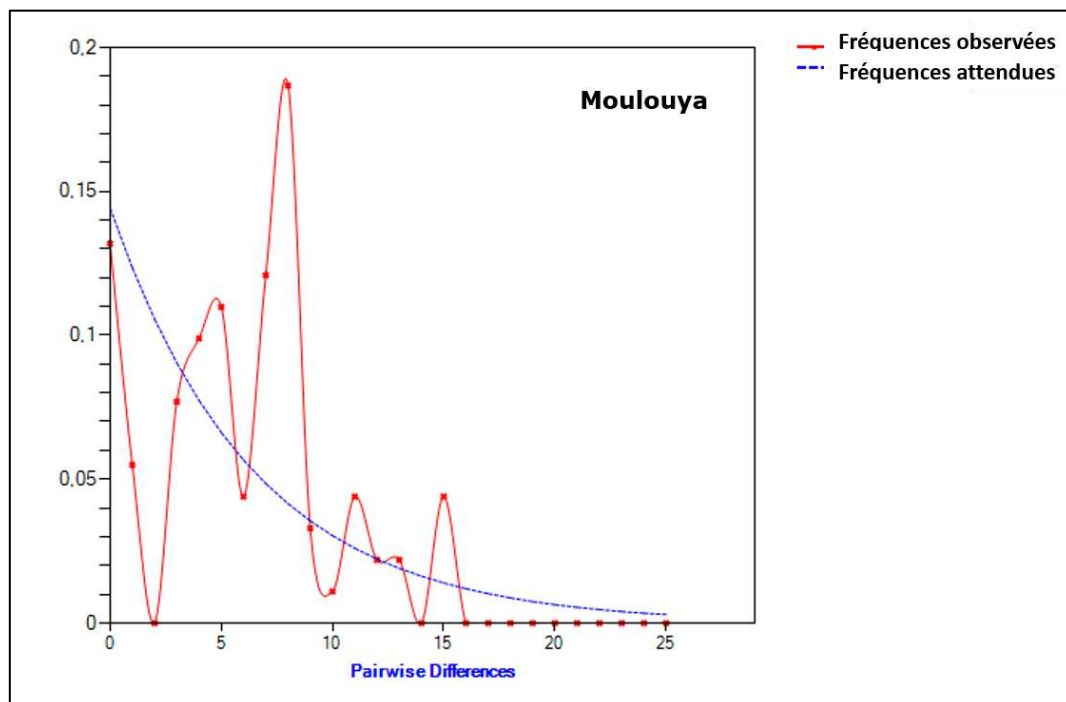


Figure 50: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de *L. guercifensis*

- *L. ksibi*

Les deux tests de neutralité analysés ne sont statistiquement significatifs que dans la population d'Oum Errabiâ (Tableau 14).

L'analyse de Mismatch distribution a révélé une distribution multimodale pour la population de Ksob, alors qu'elle semble être unimodale à Oum Errabiâ et Tensift (Figure 51). Les valeurs de l'indice d'irrégularité (r) sont faibles et non significatives dans les trois populations (Tableau 14).

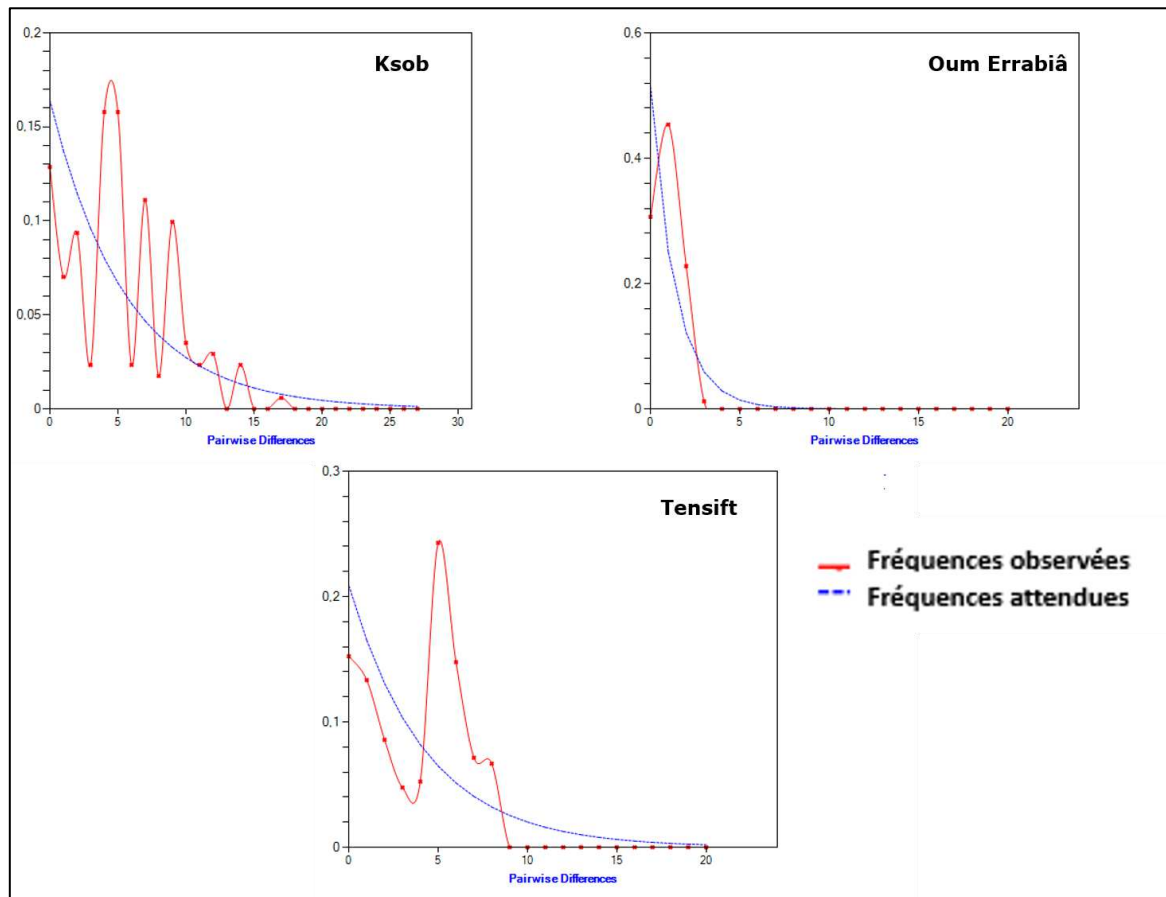


Figure 51: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de *L. ksibi*

- *L. lepineyi*

Nous avons constaté des valeurs négatives et significatives pour D de Tajima et F_s de F_u à Draa, une valeur négative et significative pour D de Tajima et une valeur insignifiante pour F_s de F_u à Noun, des valeurs insignifiantes pour D de Tajima et F_s de F_u à Ziz (Tableau 14).

L'analyse de Mismatch distribution a révélé une distribution multimodale pour la population de Draa, alors qu'elle est apparue bimodale à Noun et Ziz (Figure 52). L'indice d'irrégularité (r) indique des valeurs sont faibles et non significatives dans les trois populations (Tableau 14).

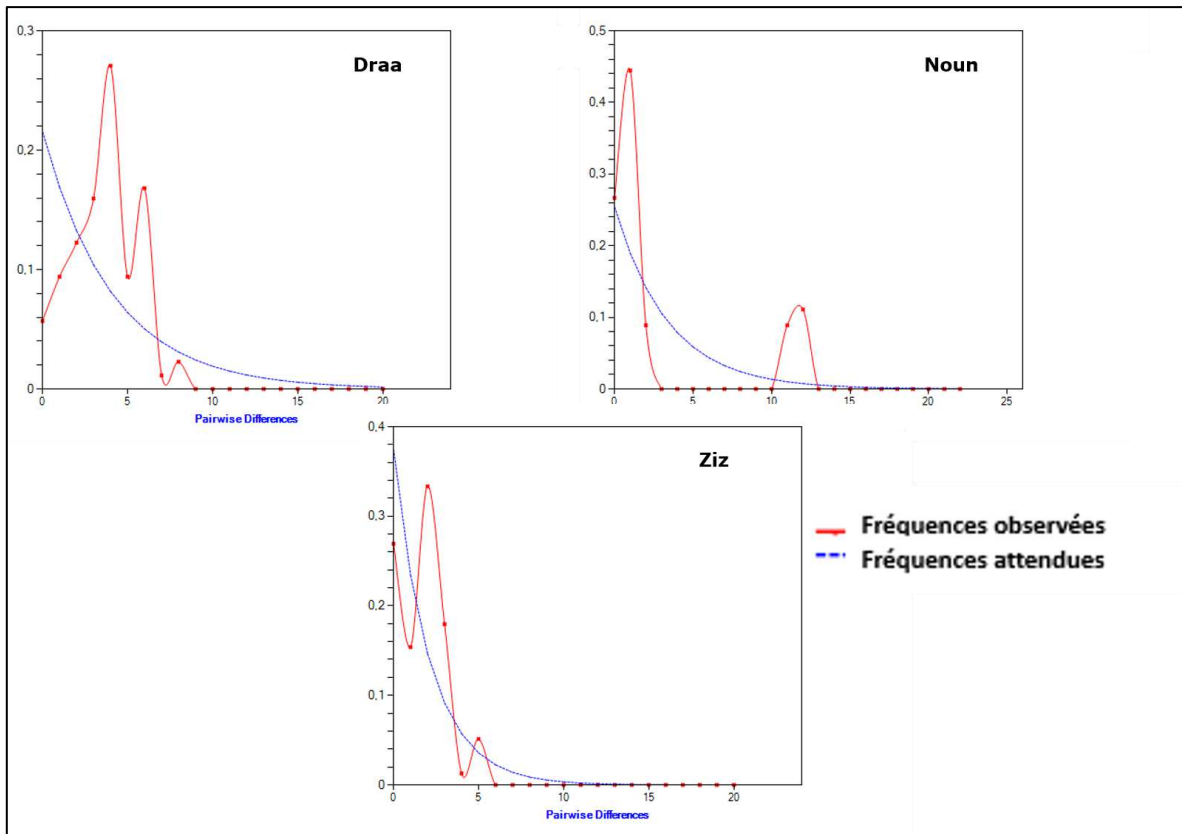


Figure 52: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de *L. lepineyi*

- *L. maghrebensis*

Le test de neutralité par la statistique D de Tajima donne des valeurs négatives dans toutes les populations. Les valeurs de la statistique F_s de F_u sont négatives dans Sebou et Kanar mais positive dans la population de Mter. Néanmoins, les valeurs des deux tests ne sont significatives au seuil de 5% qu'au sein de la population du Sebou (Tableau 14).

L'analyse de distribution Mismatch a montré une forme unimodale pour les trois populations (Figure 53). L'indice d'irrégularité est d'une valeur faible et non significative dans toutes les populations (Tableau 14).

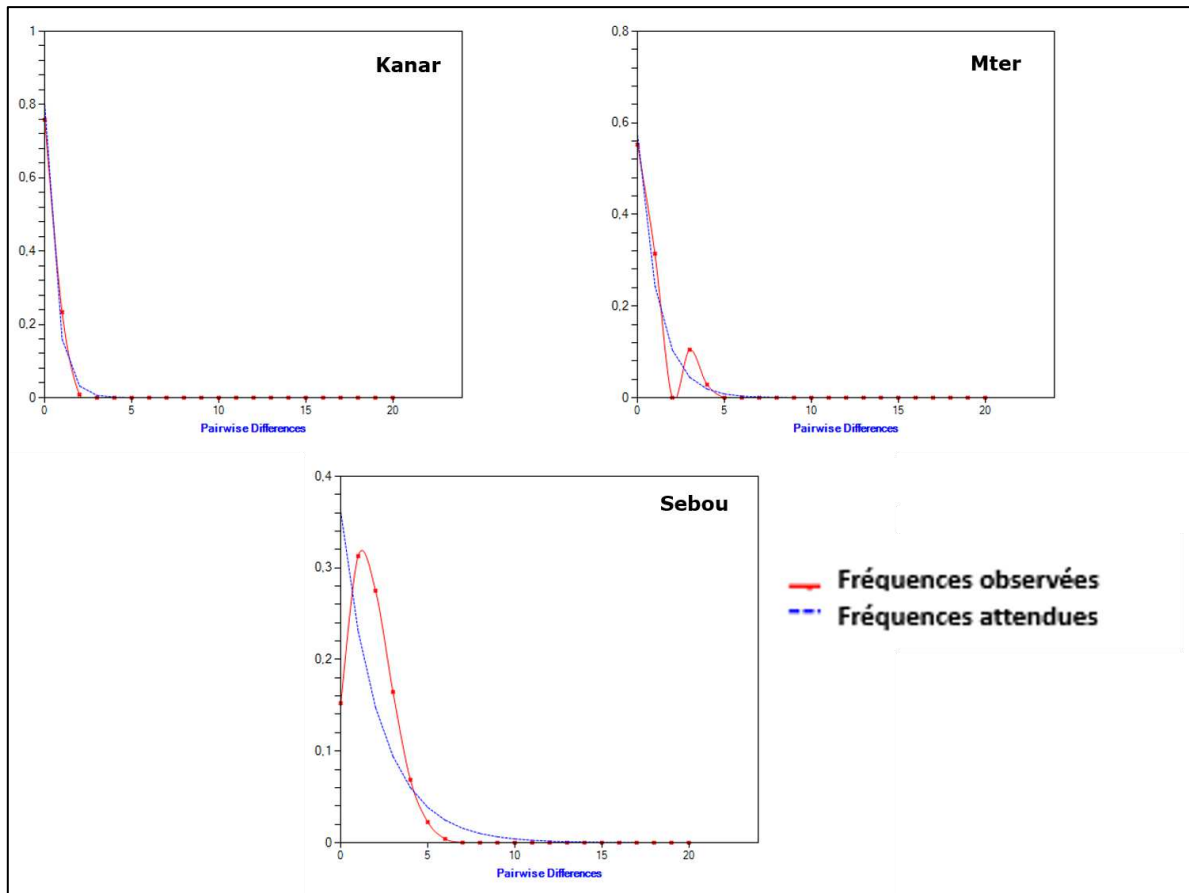


Figure 53: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de *L. maghrebensis*

- *L. pallaryi*

Dans chaque population, les deux tests de neutralité analysés donnent des valeurs négatives mais statistiquement non significatives (Tableau 14).

Les trois populations étudiées de *L. pallaryi* ont montré des modèles unimodales de courbes de Mismatch distribution (Figure 54). L'indice d'irrégularité (r) indique des valeurs faibles et non significatives dans tous les lieux (Tableau 14).

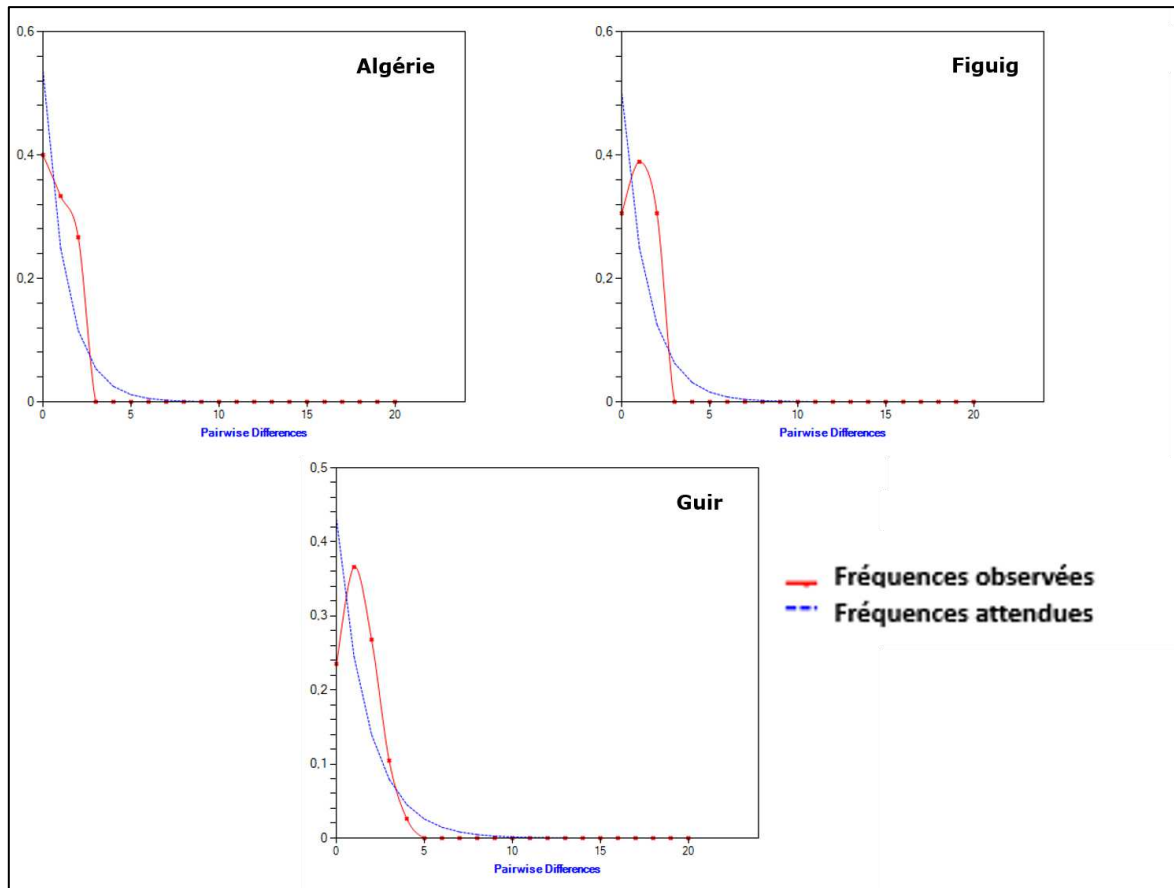


Figure 54: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de *L. pallaryi*

- *L. rabatensis*

Les deux tests de neutralité analysés ont produit des valeurs positives et non significatives (Tableau 14) dans la population du bassin du Bouregreg.

L'analyse du Mismatch distribution a révélé une courbe unimodale (Figure 55). L'indice d'irrégularité a donné une valeur faible et non significative au sein de la population de *L. rabatensis* (Tableau 14).

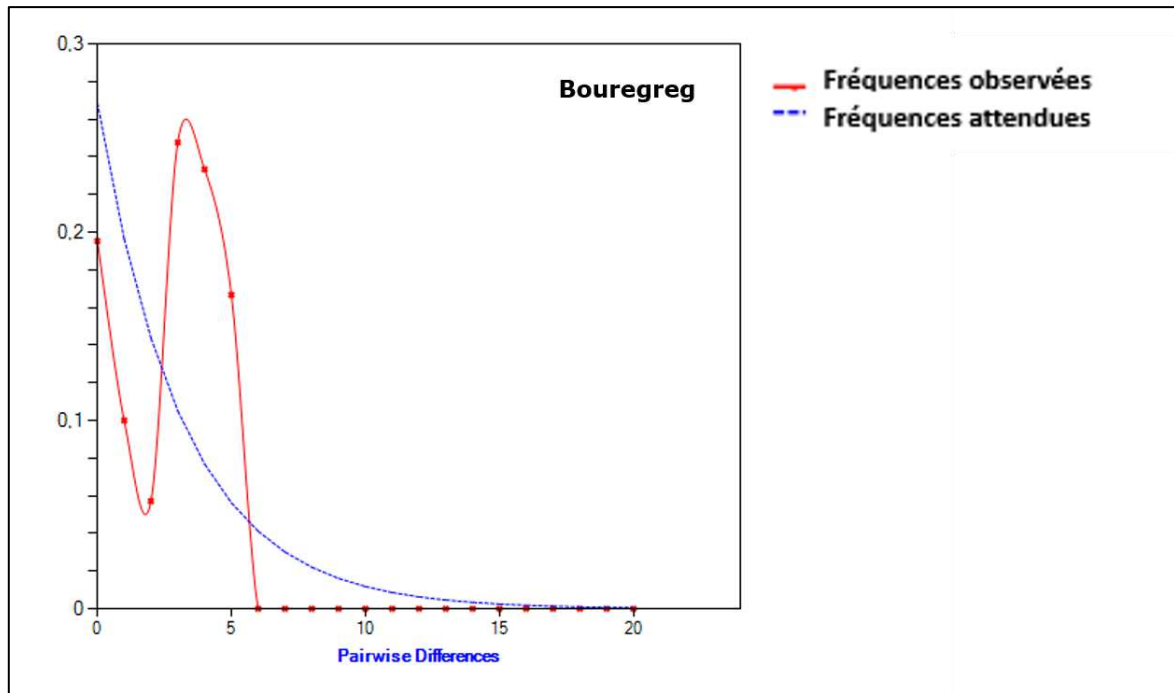


Figure 55: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein de la population de *L. rabatensis*

- *L. rifensis*

Les valeurs du test de neutralité sont négatives et statistiquement non significatives dans la majorité des populations excepté la population du Loukkos (Tableau 14).

L'analyse de Mismatch distribution a présenté une courbe unimodale pour les quatre populations (Figure 56). L'indice d'irrégularité a donné des valeurs faibles et non significatives au sein de toutes les populations étudiées (Tableau 14).

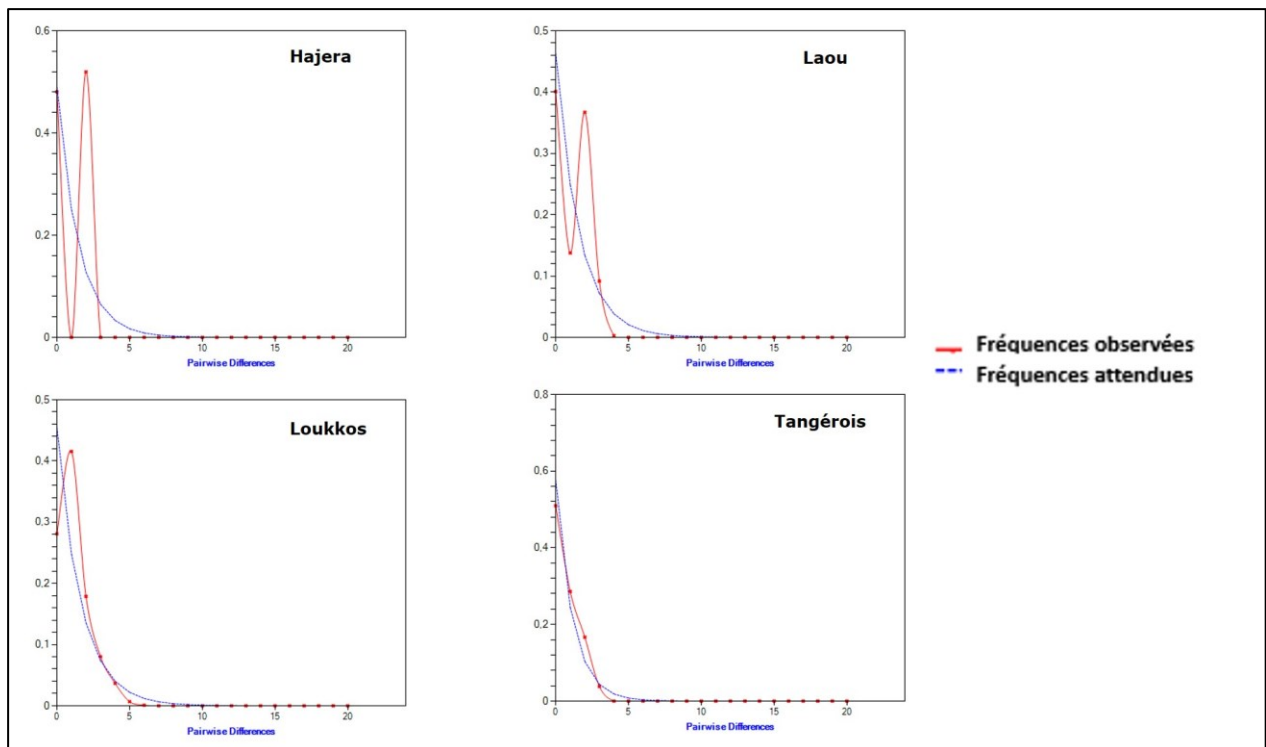


Figure 56: Analyse de distributions « Mismatch » observées (trait rouge) et simulées (pointillés bleu) au sein des populations de *L. rifensis*

- *L. yahyaoui*

Les valeurs des deux tests de neutralité sont négatives ; bien que le test D de Tajima n'a pas donné une valeur significative (Tableau 14).

L'analyse de distribution « Mismatch » a montré une forme unimodale (Figure 57). L'indice d'irrégularité a donné une valeur faible et non significative au sein de la population étudiée (Tableau 14).

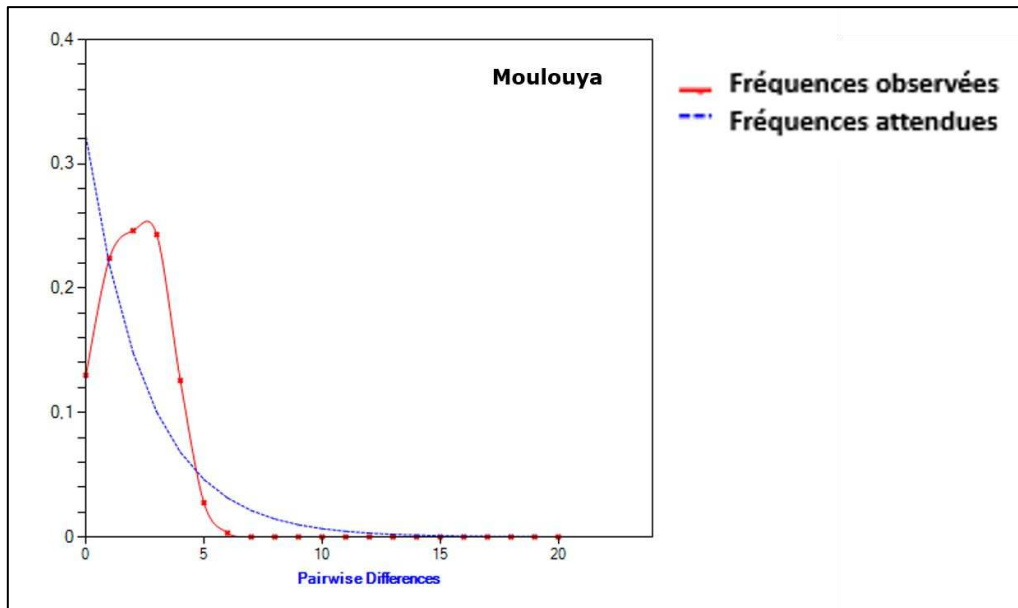


Figure 57: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de *L. yahyaouii*

▪ *L. zayanensis*

Les valeurs des deux tests de neutralité sont négatives ; bien que le test D de Tajima n'ait pas donné pas une valeur significative (Tableau 14).

L'analyse du Mismatch distribution a montré une courbe bimodale (Figure 58). L'indice d'irrégularité a donné une valeur faible et non significative au sein de la population étudiée (Tableau 14).

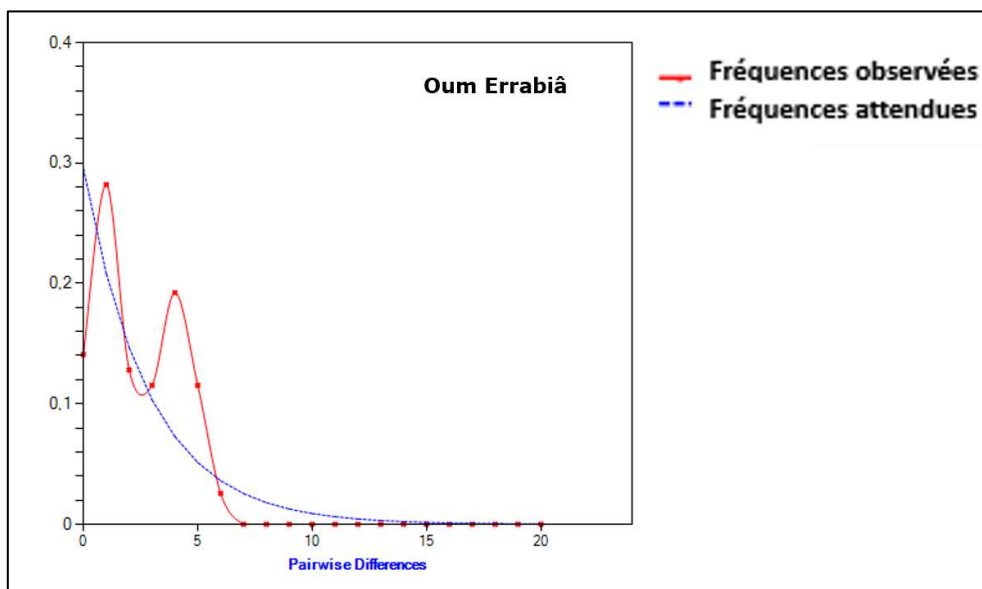


Figure 58: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de *L. zayanensis*

- *C. maroccana*

Les deux tests de neutralité donnent des valeurs négatives dans les deux populations. Néanmoins, ces valeurs ne sont pas toutes significatives au seuil de 5% (Tableau 14).

L'analyse de distribution « Mismatch » a révélé une distribution unimodale pour la population de Loukkos, alors qu'elle semblait être multimodale à Sebou (Figure 59). L'indice d'irrégularité a donné des valeurs faibles et non significatives dans les deux populations étudiées (Tableau 14).

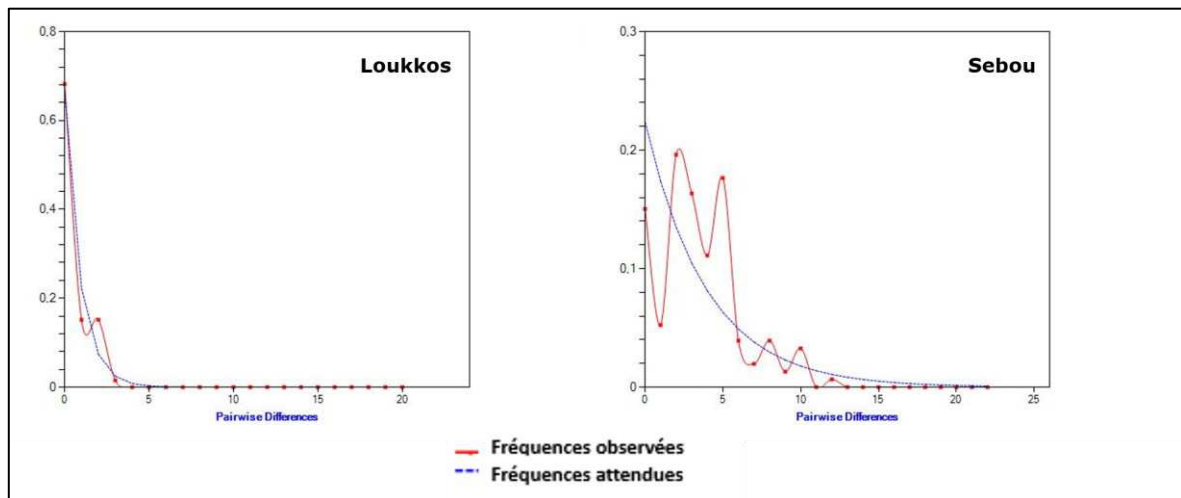


Figure 59: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de *C. maroccana*

- *C. guineensis*

Au sein des deux populations étudiées, les deux tests de neutralité donnent des valeurs négatives mais statistiquement non significatives au seuil de 5% (Tableau 14).

L'analyse de Mismatch distribution a révélé une distribution unimodale pour les deux populations (Figure 60). L'indice d'irrégularité a donné des valeurs faibles et non significatives dans les deux populations étudiées (Tableau 14).

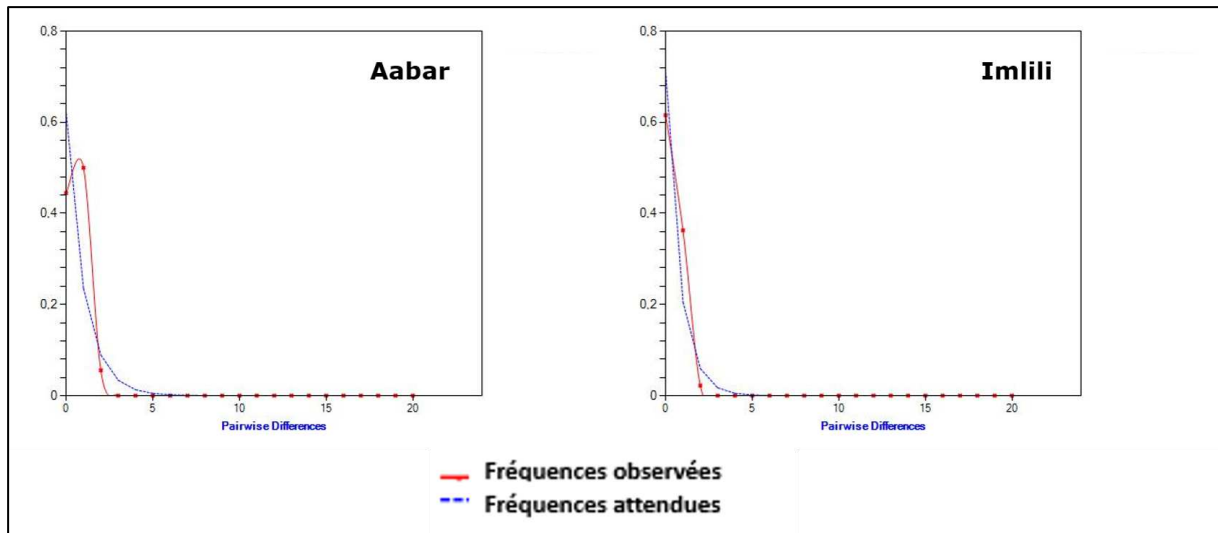


Figure 60: Analyse de distribution « Mismatch » observée (trait rouge) et simulée (pointillés bleu) au sein de la population de *C. guineensis*

II. Discussion

La discussion abordera les résultats déduits de l'analyse de diversité génétique et des caractéristiques démographiques. Elle apportera aussi des implications pour la conservation des populations en péril.

1. Diversité génétique et histoire démographique

La diversité haplotypique (H_d) et la diversité nucléotidique (π) sont deux indices robustes permettant l'évaluation de la diversité génétique d'une population (Nei et Li, 1979). La valeur de H_d va de 0 à 1 (Avise, 1994) et la valeur de π varie entre 0.0005 et 0.2 (Stephan et Langley, 1992). Selon Grant et Bowen (1998), la combinaison de ces deux indices de diversité génétique peut être scindée en quatre catégories :

- La première catégorie inclut les espèces présentant de faibles valeurs de H_d et π ; ce qui, en général, peut représenter une **recolonisation récente** après des périodes de faible taille effective de la population au cours des derniers milliers ou de dizaines de milliers d'années.
- La deuxième catégorie est constituée de populations présentant un H_d élevé et un π faible ; ce qui peut être attribué à une **expansion rapide** de la population après une période de faible taille effective de la population.

- La troisième catégorie caractérise les populations présentant un faible Hd et un π élevé ; ce qui peut résulter d'un **contact secondaire entre des populations isolées** ou d'un **fort goulot d'étranglement** dans une population autrefois importante et stable.
- La quatrième catégorie est constituée d'espèces dont les valeurs élevées de Hd et π peuvent être attribuées à un **contact secondaire entre des lignées allopatriques** précédemment différenciées ou à une **longue histoire évolutive dans une grande population stable**.

Dans la présente étude, l'ensemble des données pour la majorité des espèces étudiées (Tableau 13) révèle une diversité génétique ou haplotypique (Hd) modérée ou élevée mais une faible diversité nucléotidique (π), ce qui les place dans la deuxième catégorie. Il est bien évident que ce n'est pas le cas si l'on examine les mesures de ces deux indices au niveau populationnel.

L'examen détaillé de la question de savoir si nos populations appartiennent à cette catégorie a été effectué par l'étude démographique à l'aide des tests de neutralité et les distributions de mésappariements.

Les résultats obtenus dans la présente étude montrent que les populations de toutes les espèces étudiées ont une plage de diversité génétique allant de faible à élevée (Tableau 13). Nos résultats sont en conformité avec ceux rapportés sur diverses espèces de poissons des eaux continentales, qui ont révélé une diversité haplotypique (Hd) modérée ou élevée associée à une faible diversité nucléotidique (π), comme par exemple *Luciobarbus chelifensis* (Hd = 0.82 ± 0.033 et $\pi = 0.00155 \pm 0.0002$), *Luciobarbus setivimensis* (Hd = 0.83 ± 0.072 et $\pi = 0.0055 \pm 0.00074$) de l'Algérie (Touil *et al.*, 2019), *Luciobarbus sclateri* (Hd = 0.94 ± 0.005 et $\pi = 0.007 \pm 0.0022$) originaire d'Espagne (Casal-López *et al.*, 2017), *Pseudochondrostoma willkommii* (Hd = 0.818 ± 0.024 et $\pi = 0.002 \pm 0.002$) et *Iberochondrostoma lusitanicum* (Hd = 0.827 ± 0.016 et $\pi = 0.008 \pm 0.004$) en provenance du Portugal (Sousa-Santos *et al.*, 2016).

Au sein des populations marocaines étudiées ici, la diversité génétique (Tableau 13 ; Figures 39 à 49) a démontré la possibilité d'une corrélation positive entre la diversité génétique et l'aire géographique de distribution (en tant qu'approximation de la taille de la population). La population ayant la plus grande taille expose le plus haut niveau de diversité génétique, tandis que la plus petite population en présente le moins. Dans leur étude sur les populations des espèces de *Poecilia*, Brown *et al.* (2017) ont également exploré une relation possible entre la diversité génétique et la taille de la population.

Concernant le genre *Luciobarbus*, les valeurs les plus élevées pour les indices de diversité génétique ont été trouvées chez *L. lepineyi* au bassin de Draa qui est le plus long bassin du sud-est du Maroc avec une superficie totale de ~115.000 km² (Carrillo-Rivera *et al.*, 2013).

De même pour le genre *Coptodon*, on note que la diversité génétique est plus élevée pour la population d'Oued Aabar malgré le nombre faible (N=9) d'échantillons en comparaison avec la population d'Imlili (N=14). Certes, les deux populations ont le même nombre d'haplotypes (H=3) mais ces haplotypes ont une plus grande différence nucléotidique au sein de la population d'Aabar (K=0.833).

Pour *Luciobarbus pallaryi*, les valeurs de diversité génétique sont plus élevées au Maroc que celles obtenues pour l'Algérie, en tenant compte du faible nombre de spécimens algériens (Tableau 13).

Les valeurs les plus faibles pour les indices de diversité génétique ont été enregistrées chez *Luciobarbus maghrebensis* et *L. rifensis* dans les petites populations des bassins méditerranéens (Hajera, Laou et Mter) et dans le bassin du Tangérois dans la région du nord-ouest du pays et chez *Coptodon guinnensis* rencontrée dans Oued Aabar et Imlili. Cette faible diversité génétique observée au sein de ces populations pourrait être due à leur aire de répartition assez restreinte. De nombreuses études ont affirmé qu'en raison des effets d'événements stochastiques tels que la dérive génétique et la consanguinité, les petites populations ont tendance à perdre leur diversité génétique (Nei *et al.*, 1975 ; Wishard *et al.*, 1984 ; Frankham *et al.*, 2002 ; Garner *et al.*, 2020).

Pour ce qu'il en est du *Cobitis maroccana*, nous constatons une faible diversité génétique au niveau du bassin de Loukkos supposée être due à l'introduction d'espèces allochtones notamment *Lepomis spp* dans les cours d'eau de Loukkos (Mouslih, 1987)

En outre, les poissons des eaux douces de la partie nord-ouest du Maroc (i.e., *L. rifensis* et *L. maghrebensis*) ont été confrontés aux effets des perturbations causées par l'homme, telles que la pollution, la construction de barrages, la dégradation de l'habitat et la prolifération d'espèces exotiques (Casal-López *et al.*, 2015). En raison de ces pressions, la diversité génétique s'amenuise (Keyghobadi, 2007 ; Radespiel et Bruford, 2014).

Malgré le fait que *L. guercifensis* devienne de plus en plus rare en raison des activités anthropiques (Casal-López *et al.*, 2015), la population de cette espèce dans le bassin de la Moulouya au nord-est du Maroc a une diversité génétique modérée à élevée (Tableau 13).

D'autre part, les espèces sympatriques *L. ksibi* et *L. zayanensis* présents dans le bassin d'Oum Errabiâ n'ont pas montré un niveau de diversité génétique identique ; *L. zayanensis* a montré une plus grande variation génétique que *L. ksibi*. Ceci peut être expliqué par des caractéristiques spécifiques à l'espèce tels que la taille du corps. *Luciobarbus ksibi* a une taille corporelle maximale de 22 cm et *L. zayanensis* de 11.3 cm (Yahyaoui *et al.*, 2020).

En effet, la taille corporelle maximale d'une espèce est négativement corrélée à la diversité génétique (Romiguier *et al.*, 2014 ; Sousa-Santos *et al.*, 2016). À cet égard, les espèces de petite taille sont susceptibles d'être moins vulnérables à la dérive génétique. Il est largement connu que la taille corporelle est un bon prédicteur de l'âge de maturation et de la taille des œufs (Moyle *et Cech*, 2004 ; Breck *et al.*, 2014). Les poissons de petite taille sont des géniteurs précoces et pondent plus d'œufs par lot (r-stratégistes) que les poissons de grande taille, qui arrivent à maturité plus tard et produisent moins d'œufs (k-stratégistes). À cet égard, dans des écosystèmes perturbés imposant des durées de vie plus courtes que la normale, les espèces ayant une petite taille devraient être favorisées car elles laisseront vraisemblablement plus de progéniture que les espèces de taille plus grande et seront susceptibles d'être moins vulnérables au déclin génétique.

Les perturbations environnementales auront un impact démographique différent sur une population donnée selon la stratégie d'histoire de vie de l'espèce : les niveaux de diversité génétique seront généralement plus élevés chez les r-stratégistes que chez les k-stratégistes, quelle que soit leur démographie actuelle, ce qui explique également pourquoi les r-stratégistes peuvent être en danger d'extinction sans aucun signal génétique d'alerte (Romiguier *et al.*, 2014).

Généralement, la diversité génétique des poissons des eaux continentales peut être influencée par plusieurs facteurs tels que les caractéristiques écologiques et biologiques intrinsèques des espèces (*i.e.* la fécondité, la taille corporelle, la capacité de dispersion), les événements historiques (les phénomènes glaciaires et interglaciaires), la latitude et les changements d'habitat provoqués par l'homme (Osborne *et al.*, 2014 ; Sousa-Santos *et al.*, 2016 ; Martinez *et al.*, 2018 ; Manel *et al.*, 2020). Néanmoins, les patterns de diversité génétique sont difficiles à séparer en détail.

Les recherches ultérieures devraient idéalement être menées séparément pour chaque espèce afin de comparer et de démêler les patterns de diversité génétique, en se concentrant sur l'obtention d'échantillons plus grands par population et sur l'échantillonnage de populations

plus nombreuses et plus proches dans toute l'aire de répartition de l'espèce, ainsi qu'en se concentrant davantage sur les déterminants écologiques, biologiques et environnementaux de la diversité génétique.

En revanche, les résultats des analyses démographiques ont mis en lumière l'histoire des populations étudiées. Les valeurs négatives et statistiquement significatives du D de Tajima et du F de Fu ont mis en évidence une expansion démographique récente et rapide à partir de petites tailles effectives.

En dépit du fait que (1) les tests de neutralité pour chaque espèce n'a pas donné de résultats significatifs et/ou négatifs et que (2) les distributions de mésappariement ne sont pas unimodales dans certaines populations, les valeurs statistiquement non significatives de l'indice d'irrégularité extraites des distributions de mésappariement ont bien soutenu l'hypothèse d'expansion démographique suggérant qu'une expansion récente de la population après une période de faible taille effective de population a bien eu lieu dans toutes les populations de chaque taxon (Harpending, 1994; Schneider et Excoffier, 1999).

L'indice d'irrégularité de Harpending s'est révélé être une méthode efficace pour mesurer l'histoire démographique de petits échantillons de population (Ramos-Onsins et Rozas, 2002). Les constatations concernant les schémas d'expansion de la population pourraient s'expliquer par des changements démographiques historiques (Harpending, 1994). Lorsqu'une population donnée n'est pas en équilibre démographique, elle est plus susceptible d'être sujette aux maladies, aux parasites, et aux changements environnementaux (Atarhouch *et al.*, 2006) et devient par conséquent vulnérable.

De plus, l'analyse phylogéographique basée sur les réseaux d'haplotypes a révélé un modèle « en étoile » dans les populations des sept espèces (Figures 32 à 38). Ce modèle « en étoile » est souvent compris comme indiquant une population qui a récemment augmenté en taille à partir d'un nombre limité de fondateurs en raison d'un goulot d'étranglement de la population (Slatkin et Hudson, 1991 ; Avise, 2004).

2. Implications pour la conservation

En termes de conservation, la forte endémicité des espèces de *Luciobarbus* et *Cobitis* marocaines les rend particulièrement vulnérables. D'après la présente étude sur la diversité génétique, les différentes populations d'une même espèce présentent des niveaux de diversité génétique distincts.

Luciobarbus maghrebensis et *L. rifensis* qui sont suggérées comme étant moins concernés (LC) (Casal-López *et al.*, 2015) ont montré une diversité génétique plus faible que les autres espèces de *Luciobarbus*, en particulier dans les petites populations méditerranéennes (Hajera, Kanar, Laou, Mter) et dans la population de Tangérois. *Cobitis maroccana* a également montré une faible diversité génétique au bassin de Loukkos.

Le faible niveau de diversité génétique détecté dans les populations de *L. maghrebensis*, *L. rifensis* et *C. maroccana* n'est pas surprenant, étant donné que la partie nord du Maroc est connue pour être la zone la plus stressée et sujette à une variété d'activités humaines telles que l'introduction d'espèces exotiques notamment *Lepomis spp* dans les cours d'eau de Loukkos où vit *C. maroccana* (Mouslih, 1987), l'installation de barrages et les activités touristiques (Casal-López *et al.*, 2015). Par conséquent, les premières cibles de conservation devraient donner la priorité à ces populations nordiques qui doivent être considérées comme des unités de conservation distinctes et donc gérées séparément.

En général, la conservation des poissons des eaux continentales doit être considérée comme un cas exceptionnel dans le cadre de la conservation des poissons *sensu lato*, à l'instar de ce qui se passe pour la conservation des espèces insulaires, en raison de leur isolement et de leur faible capacité de dispersion. En effet, les bassins fluviaux génèrent ce que l'on peut appeler des 'îles biogéographiques' (Hugueny *et al.*, 2010) en raison de leur hiérarchie de barrières et de la taille de d'habitat définie par le débit des rivières ou le volume des lacs (Xenopoulos *et al.*, 2005 ; McGarvey et Ward, 2008).

Coptodon guineensis à Oued Aabar arbore une diversité faible mais légèrement élevée que celle d'Imlili. D'après Louizi (2019), aucune mesure de conservation ne peut être mise en œuvre pour le *C. guineensis* d'Imlili sans suivre la variabilité génétique de chaque plan d'eau afin de mieux comprendre la structure de leur population ou plutôt de la métapopulation.

Les stratégies de conservation suggérées impliquent la création de zones protégées, la restauration de l'habitat, la réintroduction et la translocation de la population dans des environnements similaires où les conditions sont favorables (conservation *in situ*). Néanmoins, des phénomènes d'hybridation et la perte de la diversité des poissons peuvent se produire lorsque les Cyprinidés et les Cobitidés indigènes sont transférés d'un bassin à l'autre (Doadrio, 2001).

Il est plutôt recommandé d'encourager les programmes d'élevage en captivité (conservation *ex situ*), car les petites tailles de population peuvent entraîner un comportement de

consanguinité. La stratégie de reproduction en captivité est un outil prometteur pour la préservation à long terme, principalement pour les populations de poissons des eaux douces très menacées (Sousa-Santos *et al.*, 2014).

Par conséquent, l'état de conservation de ces poissons, en général, doit d'être mis à jour en mettant l'accent sur les données génétiques intraspécifiques avant de commencer toute méthode de préservation.

Conclusion générale

Les populations de poissons des eaux continentales sont confrontées à une perte de leur diversité génétique à l'échelle mondiale en raison de pressions multiples et cumulatives. Les populations marocaines ne font pas l'exception. La compréhension de la structure et de la diversité génétique des poissons indigènes répartis à travers les différents systèmes hydriques du Maroc est essentielle pour la gestion de ces espèces en tant que ressources naturelles et pour réviser ou redéfinir leur statut de conservation.

La présente étude nous a permis de mettre en évidence certaines informations concernant la phylogéographie, la diversité génétique et l'histoire démographique chez onze espèces appartenant à trois genres différents (*Cobitis*, *Coptodon* et *Luciobarbus*) via l'utilisation du gène cytochrome b de l'ADN mitochondrial.

Au cours de l'étude phylogéographique, nous avons pu confirmer la présence de deux lignées évolutives divergentes au sein du genre *Luciobarbus* appartenant à la sous-famille des Barbinae. Pour le genre *Cobitis*, notre arbre phylogénétique confirme l'appartenance de *C. maroccana* aux espèces Afro-ibériques. Nous avons également pu ressortir quelques éléments clés concernant les patrons de structure génétique chez les différentes espèces étudiées. De plus, à la lumière des résultats basées sur le réseau d'haplotypes et sur la mesure du paramètre F_{st} que nous avons obtenu chez *C. maroccana*, il est préconisé de mener une caractérisation morphologique de chaque haplogroupe décrit afin de reconnaître éventuellement chacun d'eux comme une espèce distincte.

Lors de l'étude de la diversité et de la structuration génétique des populations, les divers indices calculés entre nos populations dont les effectifs étaient de taille acceptable (supérieure à dix individus) nous ont montré une diversité génétique globalement très basse pour les populations des espèces en provenance des bassins du Nord du pays : *C. maroccana*, *L. maghrebensis* et *L. rifensis*.

En ce qui concerne les caractéristiques démographiques, nos estimations basées plus spécifiquement sur l'indice d'irrégularité (r) n'ont pas révélé des disparités entre les espèces, ce qui pourrait indiquer des histoires évolutives similaires ainsi que des sensibilités similaires aux événements écologiques qui se sont produits dans la région depuis des milliers d'années voire plus.

Les principales contributions de ce travail peuvent être récapitulées à travers les points suivants :

- la péninsule ibérique a fait office d'un pont continental entre les régions méditerranéennes du nord et celle du sud, ce qui justifie la présence des espèces ibériques (*C. maroccana*, *L. guercifensis*) au Maroc,
- le rôle de la spéciation allopatrique dans la structuration des populations des eaux continentales,
- l'estimation et la cartographie de la diversité génique au niveau populationnel paraît d'une utilité fondamentale dans l'ajustement des statuts de conservation,
- toutes les populations des espèces étudiées sont sujettes à une expansion démographique récente.

Pour donner suite à ce travail et inscrire les résultats obtenus dans la perspective majeure, ambitieuse mais justifiée de s'en servir comme base fondamentale destinée à élaborer un « Atlas génétique des poissons des eaux continentales du Maroc », plusieurs perspectives s'ouvrent dans la continuité de ce travail et ce en se reposant sur les recommandations suivantes :

- étendre notre étude aux autres espèces autochtones de poissons des eaux continentales du Maroc,
- étoffer l'échantillonnage en collectant davantage d'individus,
- combiner divers marqueurs moléculaires afin de fournir une perspective génétique complète de la transmission biparentale en faisant appel, en plus du cytochrome b, à des marqueurs nucléaires,
- associer les descriptions morphologiques et anatomiques aux études moléculaires,
- recourir à des approches de génétique du paysage, c'est-à-dire des tests explicitement conçus pour mesurer l'impact des caractéristiques du paysage sur la diversité génétique.

Références bibliographiques

Aba M., Belghyti D., and Benabid M., **2014**. The main species of freshwater fish aquaculture interest in Morocco, current status and prospects. *International Journal of Fisheries and Aquatic studies*, 2(1): 216-218.

Aboim M.A., Mesquita N., Drago M., Coelho M.M., Alves M.J., **2013**. Assessing inter-drainage connections: patterns of genetic diversity in an Iberian cyprinid fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109: 656–669.

Agnès J.F., Louizi H., Gilles A., Berrada Rkhami O., Benhoussa A., Qninba A., Pariselle A., **2018**. A euryhaline fish, lost in the desert: The unexpected metapopulation structure of *Coptodon guineensis* (Günther, 1862) in the Sebkhha of Imlili. *Comptes Rendus Biologies*, 341: 75-84.

Ainou H., Louizi H., Rahmouni I., Pariselle A., Benhoussa A., Berrada Rkhami O., Agnès J.F., **2021**. The discovery of *Coptodon guineensis* (Günther, 1862) (Perciformes, Cichlidae) in the Moulay Bouselham lagoon extends the species' range 1000 km northward in Morocco. *Check List*, 17 (5): 1365–1373.

Akaike H., **1973**. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov B.N., Csaki F. (eds) *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory*, Akadémiai Kiado, Budapest, pp. 267–281.

Almaça C., **1966**. Sur la systématique des Barbeaux marocains (Pisces, Cyprinidae, *Barbus*). *Archives du Musée du Bocage*, 1(7) :111-121.

Almaça C., **1968**. Révision critique de quelques types de cyprinidés d'Europe et d'Afrique du Nord des collections de Muséum national d'histoire naturelle. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, Paris, 40 :1116-1144.

Almaça C., **1970**. Sur un cyprinidé nord-africain : *Barbus issenensis* ou *Varicorhinus issensis*. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, Paris, 42 (1) : 159-160.

Almaça C., **1978**. Spéciation et sub-spéciation chez les Cyprinidés ibériques et nord-africains. *Bulletin de l'Office National des Pêches*, Tunisie, 2 (1-2) : 23-30.

Ameur B., Bayed A., Benazzou T., **2003**. Rôle de la communication de la lagune de Merja Zerga (Gharb, Maroc) avec l'océan Atlantique dans la reproduction d'une population de

Mugil cephalus L. (Poisson Mugilidae). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, section Sciences de la Vie, n°25, 77-82.

Arthington A.H., Dulvy N.K., Gladstone W., Winfield I.J., **2016**. Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26 (5):838–857.

Atarhouch T., Rüber L., Gonzalez E.G., Albert E.M., Rami M., Dakkak A., Zardoya R., **2006**. Signature of an early genetic bottleneck in a population of Moroccan sardines (*Sardina pilchardus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(2):373-383.

Avise J.C., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A., Saunders N.C., **1987**. Intraspecific phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:489-522.

Avise J.C., **1994**. Molecular markers, natural history and evolution. *Springer Science & Business*, Media Chapman and Hall, New York, London, 511 pp.

Avise J.C., **2000**. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

Avise J.C., **2004**. Molecular markers, natural history, and evolution. 2nd ed. Sunderland, Mass : Sinauer Associates.

Avise J.C., **2009**. Phylogeography: retrospect and prospect. *journal of Biogeography* 36: 3–15.

Azeroual A., Crivelli A.J., Yahyaoui A., Dakki M., 2000. *L'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc*. *Cybium*, 24 : 17-22.

Azeroual A., **2003**. Monographie des poissons des eaux continentales du Maroc : systématique, distribution et écologie. Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat : 1-193

-B-

Babault J., Van Den Driessche J., Teixell A., **2012**. Longitudinal to transverse drainage network evolution in the High Atlas (Morocco): the role of tectonics. *Tectonics*, 31: 1-15.

- Băcescu M., **1961**. Données nouvelles sur les loches (*Cobitis*) d'Europe avec des références sur les cagnettes de l'Italie du Nord. *Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 3 : 281–301.
- Băcescu M., **1962**. Contribution à la systématique du genre *Cobitis* description d'une espèce nouvelle, *Cobitis calderoni*, provenant de l'Espagne. *Revue Roumaine de Biologie*, 4 : 435–448.
- Bandelt H.J., Forster P., Rohl A., **1999**. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16:37–48.
- Ben Chehida Y., Thumloup J., Vishnyakova K., Gol'din P., Fontaine M.C., **2020**. Genetic homogeneity in the face of morphological heterogeneity in the harbor porpoise from the Black Sea and adjacent waters (*Phocoena phocoena relicta*). *Heredity*, 124, 469–484.
- Benovics M., Vukić J., Šanda R., Rahmouni I., Šimková A., **2020**. Disentangling the evolutionary history of peri-Mediterranean cyprinids using host-specific gill monogeneans. *International Journal for Parasitology*, 12 :969–984.
- Berrebi P., **1981**. Contribution à l'étude du sous-genre *Labeobarbus* (Genre *Barbus*, poissons Cyprinidés) au Maroc. *Bulletin de l'Institut Scientifique de Rabat*, 5 : 59-72.
- Berrebi P., Retif X., Bouhbouh S., **2013**. Genetic evidence of unisexual reproduction in the Moroccan hexaploid barbel *Labeobarbus fritschi*. *Folia Zoologica*, 62(4): 257-263.
- Bianco P.G., **1990**. Potential role of the palaeohistory of the Mediterranean and Paratethys basins on the early dispersal of Euro-Mediterranean freshwater fishes. *Ichthyological Exploration of Freshwater*, 1: 167-184.
- Bianco P.G., **1998**. Diversity of Barbinae fishes in southern Europe with description of a new genus and a new species (Cyprinidae). *Italian Journal of Zoology*, 65(S1): 125-136.
- Borkenhagen K., Krupp F., **2013**. Taxonomic revision of the genus *Carasobarbus* Karaman, 1971 (Actinopterygii, Cyprinidae). *ZooKeys*, 339:1–53.
- Borkenhagen K., **2017**. Molecular phylogeny of the tribe Torini Karaman, 1971 (Actinopterygii: Cypriniformes) from the Middle East and North Africa. *Zootaxa*, 4236 (2).

- Boudouhou N., **2004**. La population de la région du piémont rifain entre le Loukkos et le Sebou (Maroc) de la période romaine à la période islamique. *Carocci L'Africa romana, Atti del XV convegno di studio. Tozeur*, 11-15.
- Bouhbouh S., **2002**. Bio-écologie de *Barbus callensis* (Valencienne 1842) & *Barbus fritschi* (Günther 1874) au niveau du réservoir Allal El Fassi (Maroc). Thèse de Doctorat, Université Sidi Mohamed Ben Abdallah, Fès : 1-197.
- Boulenger G.A., **1902**. Description of two new cyprinid fishes from Morocco. *Annals and Magazine of Natural History*, 9 (50):124-125.
- Boulenger G.A., **1905**. Another new *Barbus* from Morocco. *Novitates Zoologicae*, 12: 505.
- Boulenger G.A., **1911**. Catalogue of the fresh water fish of Africa. *British Museum Natural History*, 2, 1-529.
- Boulenger G.A., **1919**. La distribution en Afrique des Barbeaux du sous-genre *Labeobarbus*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, Paris, 169 : 1016-1018.
- Boulton S.J., Stokes M., Mather A.E., **2014**. Transient fluvial incision as an indicator of active faulting and Plio-Quaternary uplift of the Moroccan High Atlas. *Tectonophysics*, 633: 16-33.
- Brahimi A., Tarai N., Benhassane A., Henrard A., Libois R., **2016**. Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations: a relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*) of the Guir basin (Algeria). *Comptes Rendus Biologies*, 339 : 83-98.
- Brahimi A., Libois R., Henrard A., Freyhof J., **2018**. *Luciobarbus lanigarensis* and *L. numidiensis*, two new species of barbels from the Mediterranean Sea basin in North Africa (Teleostei [sic Teleostei]: Cyprinidae). *Zootaxa*, 4433(3): 542-560.
- Brinkman F.S., Leipe D.D., **2002**. Phylogenetic analysis. In: Baxevanis A.D., Francis Ouellette B.F. (eds) *Bioinformatics: a practical guide to the analysis of genes and proteins*. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons, Inc, pp. 323–358.
- Brito R.M, Briolay J, Galtier N., Bouvet Y., Coelho M.M., **1997**. Phylogenetic relationships within genus *Leuciscus* (Pisces, Cyprinidae) in Portuguese freshwaters, based on mitochondrial DNA Cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(3): 435–442.

Brown W.M., **1985**. The mitochondrial genome of animals. In: Molecular evolutionary genetics. MacIntyre R. J. (ed), Plenum Press, New York, pp. 95-130.

Brown A.P., Greenway R., Morgan S., Corey R., Quackenbush C.R., Giordani L., Arias-Rodriguez L., Tobler M., Joanna L. Kelley J.L., **2017**. Genome-scale data reveal that endemic *Poecilia* populations from small sulphidic springs display no evidence of inbreeding. *Molecular Ecology*, 19(19):4920–4934.

Burrige C.P., Craw D., Waters J.M., **2007**. An empirical test of freshwater vicariance via river capture. *Molecular Ecology*, 16:1883–1895.

- C -

Carrete Vega G., Wiens J.J., **2012**. Why are there so few fish in the sea? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 2323–2329.

Carrillo-Rivera J.J., Ouyse S., Hernández-García G.J., **2013**. Integrative approach for studying water sources and their vulnerability to climate change in semi-arid regions (Drâa Basin, Morocco). *International journal of water resources and arid environments*, 2:26–36.

Casal-Lopez M., Perea S., Yahyaoui A., Doadrio I., **2015**. Taxonomic review of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Actinopterygii, Cyprinidae) from northwestern Morocco with the description of three new species. *Graellsia*, 71: e027.

Casal-López M., **2017**. Filogenia, filogeografía y evolución de *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Actinopterygii, Cyprinidae) en la cuenca del Mediterráneo occidental. Tesis doctoral, Facultad de ciencias biológicas, Universidad complutense de Madrid.

Casal-López M., Doadrio I., **2018**. The Messinian imprint on the evolution of freshwater fishes of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Teleostei, Cyprinidae) in the western Mediterranean. *Journal of Biogeography*, 45:1593–1603.

Cavin L., Forey, P.L., **2004**. New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco. In: *Mezozoic Fishes* (eds A., Tintori & G., Arratia, pp. 493–506, Dr Pfeil Verlag, Munich.

Chillasse L., Dakki M., Abbassi M., **2001**. Valeurs et fonctions écologiques des Zones humides du Moyen Atlas (Maroc). *Humedales Méditerranéens*, 1 :139 – 146.

- Chillasse L., Dakki M., **2004**. Potentialités et statuts de conservation des zones humides du Moyen-Atlas (Maroc), avec référence aux influences de la sécheresse. *Sécheresse*, 15 (4) : 337-45.
- Clavero M., Adrados B., Calzada J., Jacome-Flores M., **2014a**. On the presence of *Petromyzon marinus* in Oued Moulouya (Morocco). *Cybium*, 38(4): 307-308.
- Clavero M., Esquivias J., Qninba A., Riesco M., Calzada J., Ribeiro F., Fernández N., Delibes M., **2014b**. Fish invading deserts: non-native species in arid Moroccan rivers. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25(1) :49-60.
- Clavero M., Calzada J., Esquivias J., Verissimo A., Hermoso V., Qninba A., Delibes, M., **2017a**. Nowhere to swim to: climate change and conservation of the relict Dades trout *Salmo multipunctatus* in the High Atlas Mountains, Morocco. *Oryx*, 52(4) : 627-635.
- Clavero M., Qninba A., Riesco M., Esquivias J., Calzada J., delibes M., **2017b**. Moroccan desert rivers : fish on the arid extreme of Mediterranean streams. *Fishes in Mediterranean Environments*, 3: 1-21.
- Corona-Santiago D.K., Casal-López M., Perea S, Doadrio I., **2016**. The complete mitogenome of the Moroccan *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2015 (Actinopterygii: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 1 (1):931-933.
- Coyne J.A., Orr H.A., **2004**. Speciation. Sinauer Associates. Sunderland, MA. USA. 545 p.
- Crespo-Blanc A., Comas M., Balanyá J.C., **2016**. Clues for a Tortonian reconstruction of the Gibraltar Arc: Structural pattern, deformation diachronism and block rotations. *Tectonophysics*, 683:308-324.
- Crispo E., Moore J., Lee-Yaw J.A., Gray M.S., Haller B.C., 2011. Broken barriers: Human-induced changes to gene flow and introgression in animals. *Bioessays*, 33(7): 508–518.
- Crivelli A.J., **2010**. *Cobitis maroccana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T40697A10351287
- Crivelli A.J., **2018**. *Luciobarbus lepineyi* (amended version of 2006 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T61376A136082077.

-D-

Darlington P.J., **1957**. Freshwater fishes zoogeography: the geographical distribution of animals. John Wiley & Sons, New York.

Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D., **2012**. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9:772.

Delling B., Doadrio I., **2005**. Systematics of the trout's endemic to Moroccan lakes, with description of a new species (Teleostei: Salmonidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 16 :49-64.

Delsuc F., Douzery E., **2004**. Les méthodes probabilistes en phylogénie moléculaire : (1) Les modèles d'évolution des séquences et le maximum de vraisemblance. *Biosystema*, Société Française de Systématique, 22, pp.59-74.

Diniz-Filho J.A.F., De Campos-Telles M.P., **2002**. Spatial Autocorrelation Analysis and the Identification of Operational Units for Conservation in Continuous Populations. *Conservation Biology*, 16(4): 924-935.

Diouf P.S., **1996**. Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'Ouest : L'exemple de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum. Université de Montpellier II. Thèses et Documents Microfiches No.156. Orstom, Paris. 267 p.

Doadrio I., **1990**. Phylogenetic relationships and classification of western palearctic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae). *Aquatic Living Resources*, 3(4): 265-282.

Doadrio I., **1994**. Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*, 8:21-34.

Doadrio I., Bouhadad R., Machordom A., **1998**. Genetic differentiation and biogeography in Saharan populations of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae). *Folia Zoologica*, 47(1): 7-20.

Doadrio I., **2001**. Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio De Medio Ambiente, Madrid.

Doadrio I., Perdices A., **2005**. Phylogenetic relationships among the Ibero-African cobitids (*Cobitis*, cobitidae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(2):484-493.

Doadrio I., Perea S., Yahyaoui A., **2011**. Morphological and molecular analyses of freshwater blennids: a new species of the genus *Salaria*, Forsskål 1775 (Actinopterygii, Blennidae) in Morocco. *Graellsia*, 67:151–173.

Doadrio I., Perea S., Yahyaoui A., **2015**. Two new species of Atlantic trout (Actinopterygii, Salmonidae) from Morocco. *Graellsia*, 71(2): e031.

Doadrio I., Casal-Lopez M., Perea S., Yahyaoui A., **2016a**. Taxonomy of rheophilic *Luciobarbus* Haeckel, 1842 (Actinopterygii, Cyprinidae) from Morocco with the description of two new species. *Graellsia*, 72(1): e039.

Doadrio I., Casal-Lopez M., Perea S., **2016b**. Taxonomic remarks on *Barbus moulouyensis* Pellegrin, 1924 (Actinopterygii, Cyprinidae) with the description of a new species of *Luciobarbus* Haeckel, 1843 from Morocco. *Graellsia*, 72(2): e054.

Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.I., Knowler D.J., Lévêque C., Naiman R.J., Prieur-Richard A., Soto D., Stiassny M.L.J., Sullivan C.A., **2006**. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81: 163–182.

Durand J.D., Tsigenopoulos C.S., Ünlü E., Berrebi P., **2002**. Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the Middle East inferred from cytochrome b DNA—evolutionary significance of this region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22:91–100.

Durand J.D., Hubert N., Shen K.N., Borsa P., **2016**. DNA barcoding grey mullets. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 275(1): 233–243.

Doadrio I., Perea S., Yahyaoui A., **2015**. Two new species of Atlantic trout (Actinopterygii, Salmonidae) from Morocco. *Graellsia*, 71(2): e031.

-E-

Epps C.W., Palsboll P.J., Wehausen J.D., Roderick G.K., McCullough D.R., **2006**. Elevation and connectivity define genetic refugia for mountain sheep as climate warms. *Wiley Online Library*, 15(14): 4295-4302.

Esposti M.D., De Vries S., Crimi M., Ghelli A., Patarnello T., Meyer A., **1993**. Mitochondrial cytochrome b: evolution and structure of the protein. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143: 243–271.

Excoffier L., Smouse P.E., **1994**. Using Allele Frequencies and Geographic Subdivision to Reconstruct Gene Trees Within a Species: Molecular Variance Parsimony. *Genetics*, 136(1):343-59.

-F-

Fenolio D.B., Zhao Y., Niemiller M.L., Stout J.F., **2013**. In-situ observations of seven enigmatic cave loaches and one cave barbel from Guangxi, China, with notes on conservation status. *Speleobiology Notes*, 5:19–33.

Ford M., Brahimi A., Baikeche L., Bergner L., Clavero M., Doadrio I., Lopes-Lima M., Perea S., Yahyaoui A., Freyhof J., **2020**. Freshwater fish distribution in the Maghreb: a call to contribute.

Francisco S.M., Congiu L., Stefanni S., Congiu L., Brito A., Vieira M.N., Almada V.C., **2008**. Phylogenetic relationships of the North-eastern Atlantic and Mediterranean forms of *Atherina* (Pisces, Atherinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 782-788.

Francisco S.M., Congiu L., von der Heyden S., Almada V.C., **2011**. Multilocus phylogenetic analysis of the genus *Atherina* (Pisces: Atherinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 71-78.

Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A., **2002**. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge: Cambridge University Press.

Frankham R., **2010**. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation*, 143:1919-1927.

Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R., **2021**. Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accédé le 15 juillet 2021.

Friedman M., Keck B.P., Dornburg A., Eytan R.I., Martin C.H., Hulsey C.D., Wainwright P.C., Near T.J., **2013**. Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. Proceedings of the Royal Society, *Biological Sciences*, 280(1770): 20131733.

Fu Y.X., **1997**. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2):915-925.

-G-

Galewski T., Tilak M., Sanchez S., Chevret P., Paradis E., Douzery E.J.P., **2006**. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies. *BMC Evolutionary Biology*, 6:80.

Galtier N., Enard D., Radondy Y., Bazin E., Belkhir K., **2006**. Mutation hot spots in mammalian mitochondrial DNA. *Genome Research*, 16(2):215-222.

Gante H.F., **2011**. Diversification of Circum-Mediterranean Barbels. In: Grillo O., Venora G., (eds) Changing biodiversity in changing environment. Intech, Rijeka, pp 283–298.

Garner B.A., Hoban S., Luikart G., **2020**. IUCN red list and the value of integrating genetics. *Conservation Genetics*, 21:795–801.

Geiger M.F., Herder F., Monaghan M.T., Almada V., Barbieri R., Bariche M., Berrebi P., Bohlen J., Casal-Lopez M., Delmastro G.B. Denys G.P., Dettai A., Doadrio I., Kalogianni E., Kärst H., Kottelat M., Kovačić M., Laporte M., Lorenzoni M., Marčić Z., Özuluğ M., Perdices A., Perea S., Persat H., Porcelotti S., Puzzi C., Robalo J., Šanda R., Schneider M., Šlechtová V., Stoumboudi M., Walter S., Freyhof J. **2014**. Spatial heterogeneity in the Mediterranean biodiversity hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources*, 14: 1210–1221.

Geospiza, **2009**. FinchTV 1.4. 0. Available at: <https://digitalworldbiology.com/FinchTV>

Glez-Peña D., Gómez-Blanco D., Reboiro-Jato M., Fdez-Riverola F., Posada D., **2010**. ALTER: program-oriented format conversion of DNA and protein alignments. *Nucleic Acids Research*, 38(2):14–18.

Gozlan R.E., Andreou D., Saeda T.A, Beyer K., Bouhadad R., Burnard D., Caiola N., Cakic P., Djikanovic V., Esmaili H.R., Falka I., Golicher D., Harka A., Jeney G., Kováč V., Musil J., Ocita N.A., Povz M., Poulet N., Virbickas T., Wolter C., Tarkan A.S., Tricarico E., Trichkova T., Verreycken H., Witkowski A., Zhang C.G., Zweimueller I., R.Britton J., **2010**. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions. *Fish and Fisheries*, 11: 315–340.

Grant W.S., Bowen B.W., **1998**. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5):415-426.

Gu X., Fu Y.X., Li W.H., **1995**. Maximum likelihood estimation of the heterogeneity of substitution rate among nucleotide sites. *Molecular Biology and Evolution*, 12: 546–557.

Guindon S., Gascuel O., **2003**. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, 52:696–704.

Günther A., **1874**. Notice of some new species of fishes from Morocco. *Annals and magazine of natural history*, (Ser. 4) 13 (75): 230-232.

Gyllensten Y.U., **1985**. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *Journal of Fish Biology*, 26:691-699.

-H-

Harpending H.C., Sherry S.T., Rogers A.R., Stoneking M., **1993**. Genetic structure of ancient human populations. *Current Anthropology*, 34:483–496.

Harpending H.C., **1994**. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology*, 66(4):591-600.

Holsinger K.E., Weir B.S., **2009**. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. *Nature Reviews. Genetics*, 10(9):639-650.

Horreo J.L., Martinez J.L., Ayllon F., Pola I.G., Monteoliva J.A., Heland M., Garcia-Vazquez E., **2011**. Impact of habitat fragmentation on the genetics of populations in dendritic landscapes. *Freshwater Biology*, 56:2567–2579.

Howell N., Gilbert K., **1988**. Mutational analysis of the mouse mitochondrial cytochrome *b* gene. *Journal of Molecular Biology*, 203:607-617.

Hrbek T., Meyer A., **2003**. Closing of the Tethys Sea and the phylogeny of Eurasian killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 17–36.

Hugueny B., Oberdorff, T., Tedesco P.A., **2010**. Community ecology of river fishes: a large scale perspective. Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques (ed. by K.B. Gido and D.A. Jackson). American Fisheries Society, Bethesda, MA.

-J-

Jordan D.S., **1908**. The law of germinate species. *American Naturalist*, 42: 73-80.

-K-

Kawecki T.J., Ebert D., **2004**. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters*, 7:1225-1241.

Keyghobadi N., **2007**. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 85(10):1049–1064.

Kumar S., Stecher G., Tamura K., **2016**. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7):1870-1874.

Khodari M., **2005**. Gestion patrimoniale de la truite fario (*Salmo trutta macrostigma*) au Maroc : Acclimatation à l'alimentation artificielle et fabrication locale de granulés spécifiques. Thèse de Doctorat, Université de Cadi Ayyad, Marrakech.

Kottelat M., Freyhof J., **2007**. Handbook of European Fishes. Publications Kottelat, Cornol. Switzerland.

Krijgsman W., Hilgen F.J., Raffi I., Sierro F.J., Wilson D.S., **1999**. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652–655.

-L-

Laamiri M.B., Oufriid S., Yahyaoui A., **2014**. Implementing a unified methodology for fisheries management (UMFM) in fresh water in Morocco. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 6(8) :94-103.

Lbadaoui K., Nouiri H., Jaziri H., 2011. Les populations marocaines autochtones des truites du genre *Salmo* : variation allozymique et statut taxinomique. *Lebanese Science journal*, 12(2) : pp. 13-23.

Lbadaoui K., **2012**. Évaluation et perspectives de valorisation des ressources génétiques des eaux continentales et littorales du Maroc - les modèles : truite fario (*Salmo trutta macrostigma*) et moule africaine *Perna perna*. Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat : 1-100.

Leigh J.W., Bryant D., **2015**. Data from: PopART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9):1110–1116.

Levin B.A., Freyhof J., Lajbner Z., Perea S., Abdoli A., Gaffaroglu M., Özulug M., Rubenyan H.R., Salnikov V.B., Doadrio I., **2012**. Phylogenetic relationships of the algae scraping cyprinid genus *Capoeta* (Teleostei: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 542-549.

Louizi H., **2019**. Les poissons Cichlidae du Maroc et leurs Cichlidogyrus parasites branchiaux : Statut taxonomique, Phylogénie et Biogéographie. Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat : 1-173.

Louizi H., Agnès J.F., Bitja Nyom A.R., De Buron I., Berrada Rkhami O., Benhoussa A., Qninba A., Parisselle A., **2019**. The distribution and systematic status of cichlid fishes (Teleostei, Cichliformes: Cichlidae) from Morocco. *Vie et Milieu*, 69 (2-3) : 95-106.

Louizi H., Agnès J.F., Berrada Rkhami O., Bitja Nyom A.R., Abdelaziz Benhoussa A., Parisselle A., **2020**. Différenciation morphologique de deux populations de *Coptodon guineensis* (Teleostei, Cichliformes : Cichlidae) du Maroc. In : Qninba *et al* (eds) Sebkhath Imlili (région Dakhla-oued Eddahab) une zone humide saharienne relique, 152p.

Luo A., Zhang A., Ho S. Y., Xu W., Zhang Y., Shi W., Cameron S. L., Zhu C., **2011**. Potential efficacy of mitochondrial genes for animal DNA barcoding: a case study using eutherian mammals. *BMC Genomics*, 12 :84.

-M-

Mabrouki Y., Taybi A.F., Bahhou J., Doadrio I., **2020**. The first record of the swordtail *Xiphophorus hellerii* Heckel, 1848 (Poeciliidae, Actinopterygii) established in the wild from Morocco. *Journal of Applied Ichthyology*, 36(6) : 795-800.

Machordom A., Doadrio I., **2001**. Evidence of a Cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 252–263.

Manel S, Guerin PE, Mouillot D., Blanchet S., Velez L., Albouy C., Pellissier L., **2020**. Global determinants of freshwater and marine fish genetic diversity. *Nature Communications*, 11:692.

Markert J.A., Champlin DM, Gutjahr-Gobell R., Grear J.S., Kuhn A., McGreevy T.J.J., Roth A., Bagley M.J., Nacci D.E., **2010**. Population genetic diversity and fitness in multiple environments. *BMC Evolutionary Biology*, 10:205.

Martinez A.S., Willoughby J.R., Christie M.R., **2018**. Genetic diversity in fishes is influenced by habitat type and life-history variation. *Ecology and Evolution*, 8:12022–12031.

McGarvey D.J., Ward G.M., **2008**. Scale dependence in the species-discharge relationship for fishes of the southeastern U.S.A. *Freshwater Biology*, 53(11):2206-2219.

McNeely J.A., Miller K.R., Reid W.V., Mittermeier R.A., Werner T.B., **1990**. Conserving the world's biological diversity. World Conservation Union, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund–US, and the World Bank, Washington, D.C.

Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T., **2010**. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees in proceedings of the gateway computing environments workshop (GCE), New Orleans, LA.

Miraldo A, Li S, Borregaard M.K., Flórez-Rodríguez A., Gopalakrishnan S., Rizvanovic M., Wang Z., Rahbek C., Marske K.A., Nogués-Bravo D., **2016**. An Anthropocene map of genetic diversity. *Science*, 353(6307) :1532–1535.

Mouslih M., **1987**. Introduction de poissons et d'écrevisses au Maroc. *Revue d'hydrobiologie tropicale*, 20(1): 65-72.

Moyle P.B., Cech J.J., **2004**. Fishes, an introduction to ichthyology. New Jersey: Prentice Hall.

Myers G.S., **1938**. Freshwater fishes and west Indian zoogeography. *Annual Reports of Smithsonian Institution*, 1937:339–364.

Myers G.S., **1949**. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr Dierk*, 28:315–322.

Myers M, Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A., Kent J., **2000**. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772):853–858.

-N-

Nascimento F.F., Reis M.D., Yang Z., **2017**. A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis. *Nature ecology and evolution*, 1(10): 1446–1454.

Nei M., Maruyama T., Chakraborty R., **1975**. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29:1–10.

Nei M., Li W.H., **1979**. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 76:5269–5273.

Nei M., **1987**. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, 512 pp.

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V., **2016**. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, New Jersey.

Newton A.C., Allnutt T.R., Gillies A.C.M., Lowe A.J., Ennos R.A., **1999**. Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *Tree*, 14(4):140–145.

Nouiri H., Jaziri H., Benazzou T., **2007**. Utilisation des marqueurs allozymiques dans la détermination des espèces de Mugilidae de la lagune Merja Zerga (Littoral atlantique du Maroc). *Zoologica baetica*, 18 : 73-77.

Nouiri H., **2008**. Diversité génétique, phylogénie, et variation saisonnière de l'abondance chez les Mugilidae de la lagune de Merja Zerga (Littoral atlantique, Maroc). Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat.

-O-

Orti G, Bell MA, Reimchen TE, Meyer A., **1994**. Global survey of mitochondrial DNA sequences in the three-spine stickleback: evidence for recent migrations. *Evolution*, 48 : 608-622.

Osborne M.J., Perkin J.S., Gido K.B., Turner T.F., **2014**. Comparative riverscape genetics reveals reservoirs of genetic diversity for conservation and restoration of Great Plains fishes. *Molecular Ecology*, 23:5663–5679.

Ouassa K., Kritihi A., Oumessoud Y., Maychal A., Hasnaoui M., **2017**. Effets d'un aliment extrude sur les performances de croissance de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) et sur la qualité de l'eau de l'Oued Oum Er-Rbia (Station Ain Aghbal, Azrou-Maroc). *Journal of Water and Environmental Sciences*, (Numéro spécial COP22), 132-139.

Ouassal K., Perea S., Doadrio I, Casal-Lopez M., Yahyaoui A., **2021**. Assessment of genetic diversity in *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui, 2015 (Teleostei: Cyprinidae) using cytochrome b. *AAFL Bioflux*, 14(1):282-290.

Ouassal K., Doadrio I., Perea S., Casal-López M., Yahyaoui A., Jaziri H., **2022**. Mitochondrial genetic diversity, phylogeography and historical demography of Moroccan native freshwater fishes: a case study of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843. *Biologia*, 77(5).

-P-

Palumbi S.R., Martin A.P., Romano S., McMillan W.O., Stice L., Grabowski G., **1991**. The simple fool's guide to PCR, version 2.0. Honolulu: Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, 47 pp.

Paradis E., **2018**. Analysis of haplotype networks: The randomized minimum spanning tree method. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(5): 1308-1317.

Pellegrin J., **1913**. Sur une variété nouvelle du *Barbus callensis* C.V. provenant de l'oasis de Figuig (Maroc). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 38 : 119-124.

Pellegrin J., **1919**. Poissons du Gribingui recueillis par M. Baudon. Description de sept espèces nouvelles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 44 : 201 - 214.

Pellegrin J., **1921**. Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française Maroc (Algérie, Tunisie, Sahara). *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles*, I, 2 : 217 pp.

Pellegrin J., **1922**. Poissons recueillis par M.C. Alluaud dans la région du Sous (Maroc). *Bulletin de la Société des sciences naturelles du Maroc*, 2 : 103-106.

Pellegrin J., **1924**. Batraciens et poissons du Maroc oriental recueillis par M.C. Alluaud. Description d'un barbeau nouveau. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 49 : 457-461.

Pellegrin J., **1930**. Variété nouvelle de Barbeau du Maroc. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 2(6) : 623-624.

Pellegrin J., **1939**. Les barbeaux de l'Afrique du Nord Française : description d'une espèce nouvelle. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, 19: 1-10.

Perdices A., Machordom A., Doadrio I., **1995**. Allozyme variation of African and Iberian populations of the genus *Cobitis*. *Journal of Fish Biology*, 47(4): 707-718.

Perdices A., Doadrio I., **2001**. The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19: 468-478.

Perea S., Doadrio I., **2015**. Phylogeography, historical demography and habitat suitability modelling of freshwater fishes inhabiting seasonally fluctuating Mediterranean river systems: a case study using the Iberian cyprinid *Squalius valentinus*. *Molecular Ecology*, 24(14): 3706-3722.

Perea S., Cobo-Simon M., Doadrio I., **2016**. Cenozoic tectonic and climatic events in southern Iberian Peninsula: implications for the evolutionary history of freshwater fish of the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97:155–169.

Perea S., Al Amouri M., Gonzalez E.G., Alcaraz L., Yahyaoui A., Doadrio I., **2020**. Influence of historical and human factors on genetic structure and diversity patterns in peripheral populations: implications for the conservation of Moroccan trout. *BioRxiv*, The preprint server for Biology.

Pollom R., **2014**. *Syngnathus typhle*. The IUCN Red List of Threatened Species.

-Q-

QGIS Development Team, **2021**. ‘QGIS Geographic Information System’. Open-Source Geospatial Foundation Project. Available at: <http://qgis.osgeo.org/en/site/>

Qninba A., Mataame A., **2009**. Mise au point sur la répartition au Maroc des Cichlidés (Pisces, Perciformes) basée sur les échantillons conservés dans les collections du Muséum national d’Histoire naturelle de l’Institut Scientifique (Rabat, Maroc). *Bulletin de l’Institut Scientifique*, Rabat, 31 : 57-61.

Qninba A., Ibn Tattou M., Radi M., El Idrissi Essougrati A., Bensouiba H., Ben Moussa S., Ougga T., Bouzrou J., Azaguagh I., Bensbai J., Khayya M.L., **2009**. Sebket Imlily, une zone humide originale dans le Sud marocain. *Bulletin de l’Institut Scientifique*, Rabat, 31 : 51-55.

Qninba A., Lieron V., Dieuleveut T., amairat M., Yahyaoui A., **2011**. Sur la présence de l’Anguille *Anguilla anguilla* (Linnaeus. 1758) dans l’Oued Tissint, un affluent de l’Oued Draa (Maroc). *Bulletin de l’Institut Scientifique*, Rabat, 33(2) 65 : 66.

Qninba A., El Agbani M., Radi M., Pariselle A., **2012**. Sur la présence de *Tilapia guineensis* (Teleostei, Cichlidae) dans les gueltas d'un affluent de l'oued Chbeyka, l'oued Aabar (Province de Tan Tan, Sud-ouest du Maroc). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, 34 :125-126.

-R-

Radespiel U., Bruford M.W., **2014**. Fragmentation genetics of rainforest animals: insights from recent studies. *Conservation Genetics*, 15:245–260.

Rahmouni I., **2019**. Les Cyprinidae autochtones du Maroc et leurs Monogènes branchiaux : Systématique, Phylogénie et Biogéographie. Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat : 1-193.

Rambaut A., **2018**. FigTree v1.4.4. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A., **2018**. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5):901-904.

Ramos-Onsins S.E., Rozas J., **2002**. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*, 19(2):2092-2100.

Reed D.H., Briscoe D.A., Frankham R., **2002**. Inbreeding and extinction: the effect of environmental stress and lineage. *Conservation Genetics*, 3(3):301-7.

Rogers A.R., Harpending H., **1992**. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9(3):552–569.

Romiguier J., Gayral P., Ballenghien M., Bernard A., Cahais V., Chenuil A., Chiari Y., Derrat R., Duret L., Faivre N., Loire E., Lourenço J.M., Nabholz B., Roux C., Tsagkogeorga G., Weber A.A-T, Weinert L.A., Belkhir K., Bierne N., Glømin S., Galtier N., **2014**. Comparative populations genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity. *Nature*, 515:261–263.

Ronquist F., Teslenko M., Van der Mark P., Ayres D., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P., **2012**. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61 :539-542.

Rozas J., Ferrer-Mata A., Sanchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sanchez-Garcia A., **2017**. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34 (12):3299-3302.

-S-

Schaberg P.G., DeHayes D.H., Hawley G.J., Nijensohn S.E., **2008**. Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience. *Forest Ecology and Management*, 256 :855–862.

Schonewald-Cox C.M., Chambers S.M., MacBryde B., Thomas W.L., **1983**. Genetics and conservation. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.

Schönhuth S, Vukić J, Šanda R., Yang L., Mayden R.L., **2018**. Phylogenetic relationships and classification of the Holarctic family Leuciscidae (Cypriniformes: Cyprinoidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127:781-799.

Schneider S., Excoffier L., **1999**. Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA. *Genetics*, 152: 1079-1089.

Slatkin M., Hudson R.R., **1991**. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, 129:555–562.

Snoj A., Maric S., Sušnik Bajec S., Berrebi P., Janjani S., Schöffmann J., **2011**. Phylogeographic structure and demographic patterns of Brown trout in North-West Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(1): 203-211.

Snoj A., Bravnicar J., Maric S., Sušnik Bajec S., Benaissa H., Schöffmann J., **2021**. Nuclear DNA reveals multiple waves of colonisation, reticulate evolution and a large impact of stocking on trout in north-west Africa. *Hydrobiologia*, 848:3389–3405.

Song Z., Li B., Chen J., Lu B.R., **2005**. Genetic diversity and conservation of common wild rice (*Oryza rufipogon*) in China. *Plant Species Biology*, 20(2):83-92.

Sousa-Santos C., Gil F., Almada V.C., **2014**. Ex situ reproduction of Portuguese endangered cyprinids in the context of their conservation. *Ichthyological Research*, 61:193–198.

Sousa-Santos C., Robalo J.I., Pereira A.M., Branco P., Santos J.M., Ferreira M.T., Sousa M., Doadrio I., **2016**. Broad-scale sampling of primary freshwater fish populations reveals the

role of intrinsic traits, inter-basin connectivity, drainage area and latitude on shaping contemporary patterns of genetic diversity. *Peer J*, 4:1694.

Stephan W., Langley C.H., **1992**. Evolutionary consequences of DNA mismatch inhibited repair opportunity. *Genetics*, 132:567-574.

Stout C.C., Tan M., Lemmon A.R., Lemmon E.M., Armbruster J.W., **2016**. Resolving Cypriniformes relationships using an anchored enrichment approach. *BMC Ecology and Evolution*, 16:244.

Strayer D.L., Dudgeon D., **2010**. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of The North American Benthological Society*, 29, 344–358.

-T-

Tajima F., **1983**. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105:437-460.

Tajima F., **1989**. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3):585–595.

Tan M, Armbruster J.W., **2018**. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi). *Zootaxa*, 4476:006–039.

Taybi A.F., Mabrouki Y., Doadrio I., **2020**. The occurrence, distribution and biology of invasive fish species in fresh and brackish water bodies of NE Morocco. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 18: 59–73.

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J., **1994**. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22): 4673-4680.

Touil A., Casal-López M., Bouhadad R., Doadrio I., **2019**. Phylogeny and phylogeography of the genus *Luciobarbus* (Heckel, 1843) in Algeria inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Mitochondrial DNA Part A*, 30(2) :332–344.

Tsigenopoulos C.S., Kotlik P., Berrebi P., **2002**. Biogeography and pattern of gene flow among *Barbus* species (Teleostei: Cyprinidae) inhabiting the Italian Peninsula and neighboring Adriatic drainages as revealed by allozyme and mitochondrial sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(1): 83-99.

Tsigenopoulos C.S., Durand J.D., Unlu E., Berrebi P., **2003**. Rapid radiation of the Mediterranean *Luciobarbus* species (Cyprinidae) after the Messinian salinity crisis of the Mediterranean Sea, inferred from mitochondrial phylogenetic analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 207–222.

Tsigenopoulos C.S., Kasapidis P., Berrebi P., **2010**. Phylogenetic relationships of hexaploid large-sized barbs (genus *Labeobarbus*, Cyprinidae) based on mtDNA data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56 : 851 - 856.

-U-

UICN, **2012**. Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1. Deuxième édition. UICN, Gland, Suisse. Cambridge, Royaume-Uni. 32 p.

-V-

Verma A.K., **2016**. Biodiversity: its different levels and values. *International Journal on Environmental Sciences*, 7(2):143–145.

Vreven E.J.W.M.N., Musschoot T., Snoeks J., Schlieven U.K., **2016**. The African hexaploid Torini (Cypriniformes: Cyprinidae): Review of a tumultuous history. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177:231–305.

-W-

Wallis G.P., Cameron-Christie S.R., Kennedy H.L., Palmer G., Sanders T.R., Winter D.J., **2017**. Interspecific hybridization causes long-term phylogenetic discordance between nuclear and mitochondrial genomes in freshwater fishes. *Molecular Ecology*, 26(12):3116-3127.

Ward R.D., Woodwark M., Skibinski D.O.F., **1994**. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*, 44 :213-232.

Wariaghli F., **2013**. Etude écotoxicologique et parasitologique chez l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires marocains : Sebou et Loukkos (Atlantique). Thèse de Doctorat, Université Mohammed V-Agdal, Rabat : 1-190.

Watts P.C., Kemp S.J., Saccheri I.J., Thompson D.J., **2005**. Conservation implications of genetic variation between spatially and temporally distinct colonies of the endangered damselfly *Coenagrion mercurial*. *Ecological Entomology*, 30(5):541-547.

Weir B.S., Cockerham C.C., **1984**. Estimating F -statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6) :1358-1370.

Wishard L., Seeb J., Utter F., Stefan D., **1984**. A genetic investigation of suspected Redband trout populations. *Copeia*, 1:120–132.

Wright S., **1978**. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4: Variability within and among natural populations. Chicago: The University of Chicago Press, 590 pp.

-X-

Xenopoulos M.A., Lodge D.M., Alcamo J., Märker M., Schulze K., Van Vuuren D.P., **2005**. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, 11:1557–1564.

-Y-

Yahyaoui A., Perea S., Garzon P., Doadrio I., **2020**. Atlas des poisons des eaux continentales du Maroc. Faculté des Sciences de Rabat, ISBN : 978-9920-9398-0-5, Dépôt légal : 2020MO0094.

Yang L., Sado T., Vincent Hirt M.V., Pasco-Viel E., Arunachalam M., Li J., Wang X., Freyhof J., Saitoh K., Simons A.M., Miya M., **2015**. Phylogeny and polyploidy: resolving the classification of Cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85:97–116.

-Z-

Zardoya R., Doadrio I., **1999**. Molecular Evidence on the Evolutionary and Biogeographical Patterns of European Cyprinids. *Journal of Molecular Evolution*, 49 : 227-237.

Zink R.M., Barrowclough G.F., Atwood J.L., Blackwell-Rago R.C., **2000**. Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology*, 14 : 1394-1405.

Annexes

Liste des annexes

Annexe 1 : Séquences supplémentaires utilisées dans l'étude phylogénétique

Annexe 2 : Distances génétiques entre les haplotypes estimées par la méthode de P-distance implémenté dans Mega

Annexe 3 : Fréquences d'haplotypes observées dans les réseaux d'haplotypes pour chaque espèce

Annexe 4 : Article publié 1

Annexe 5 : Article publié 2

Annexe 1

Séquences supplémentaires utilisées dans l'étude phylogénétique

Espèces	Origine	N	Code Genbank
<i>L. antinorii</i>	Oued Bichri (Tunisie)	1	AY004725
<i>L. biscarensis</i>	Oued Abiod (Algérie)	1	MH042693
<i>L. bocagei</i>	Tajo (Espagne)	1	AY004727
<i>L. callensis</i>	Lac El Hodna (Algérie)	1	AF145931
<i>L. chelifensis</i>	Oued Rhio (Algérie)	1	MH042715
<i>L. comizo</i>	Guadalmez (Espagne)	1	KY457956
<i>L. graellsii</i>	Cadagua (Espagne)	1	JF98258
<i>L. issenensis</i>	Oued Souss (Maroc)	1	AF145928
<i>L. magniatlantis</i>	Oued Reraia/Nfis (Maroc)	4	KU257534 - KU257537
<i>L. massaensis</i>	Oued Zag Mouzen (Maroc)	1	AY004737
	Oued Noun (Maroc)	1	AY004740
	Oued Tamrhalcht (Maroc)	2	AY004741 et MN961187
	Oued Massa (Maroc)	1	AF145930
<i>L. lanigarensis</i>	Lac d'Isly (Maroc)	5	MH187170 - MH187174
<i>L. leptopogon</i>	Oued Hammam (Algérie)	1	KY828003
<i>L. sclateri</i>	Montoro (Espagne)	1	KY457965
<i>C. calderoni</i>	Lozoya (Espagne)	1	AY860122
<i>C. paludica</i>	Ocreza (Portugal)	1	MN583223
<i>C. vettonica</i>	Aravil (Portugal)	1	MN583211

Annexe 2

Distances génétiques entre les haplotypes estimées par la méthode de P-distance implémenté dans Mega

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 Outgroup																							
2 <i>L. guercifensis</i>	0.113																						
3 <i>L. issenensis</i>	0.111	0.084																					
4 <i>L. ksibi</i>	0.118	0.093	0.058																				
5 <i>L. Lepineyi</i>	0.113	0.092	0.063	0.063																			
6 <i>L. maghrebensis</i>	0.109	0.080	0.049	0.035	0.055																		
7 <i>L. magniatlantis</i>	0.115	0.082	0.055	0.055	0.062	0.042																	
8 <i>L. massaensis</i>	0.113	0.085	0.004	0.059	0.064	0.049	0.057																
9 <i>L. pallaryi</i>	0.119	0.084	0.059	0.057	0.071	0.049	0.051	0.061															
10 <i>L. rabatensis</i>	0.117	0.092	0.060	0.016	0.064	0.031	0.056	0.061	0.058														
11 <i>L. rifensis</i>	0.105	0.080	0.049	0.038	0.055	0.033	0.039	0.049	0.053	0.040													
12 <i>L. yahyaouii</i>	0.112	0.078	0.059	0.061	0.064	0.050	0.046	0.060	0.050	0.062	0.053												
13 <i>L. zayanensis</i>	0.116	0.084	0.053	0.057	0.059	0.043	0.011	0.055	0.053	0.058	0.042	0.050											
14 <i>L. lanigarensis</i>	0.107	0.082	0.055	0.055	0.057	0.049	0.048	0.056	0.051	0.057	0.049	0.044	0.050										
15 <i>L. comizo</i>	0.103	0.054	0.079	0.087	0.086	0.072	0.070	0.078	0.076	0.086	0.069	0.076	0.074	0.076									
16 <i>L. sclateri</i>	0.110	0.061	0.088	0.093	0.089	0.078	0.076	0.087	0.079	0.089	0.076	0.075	0.077	0.084	0.040								
17 <i>L. graellsii</i>	0.109	0.063	0.085	0.093	0.088	0.079	0.078	0.085	0.085	0.094	0.081	0.083	0.078	0.080	0.047	0.056							
18 <i>L. bocagei</i>	0.103	0.056	0.082	0.089	0.085	0.069	0.070	0.082	0.074	0.086	0.072	0.074	0.072	0.075	0.010	0.035	0.045						
19 <i>L. chelifensis</i>	0.117	0.094	0.053	0.063	0.069	0.055	0.048	0.055	0.063	0.061	0.050	0.062	0.050	0.058	0.083	0.092	0.093	0.084					
20 <i>L. antinorii</i>	0.119	0.085	0.060	0.058	0.072	0.050	0.052	0.062	0.002	0.059	0.054	0.051	0.054	0.053	0.077	0.080	0.086	0.075	0.064				
21 <i>L. callensis</i>	0.120	0.087	0.056	0.057	0.068	0.053	0.054	0.057	0.057	0.053	0.051	0.057	0.052	0.055	0.077	0.084	0.085	0.076	0.037	0.058			
22 <i>L. leptopogon</i>	0.124	0.092	0.060	0.061	0.073	0.057	0.059	0.062	0.061	0.058	0.056	0.061	0.056	0.060	0.081	0.089	0.090	0.080	0.041	0.062	0.004		
23 <i>L. biscarensis</i>	0.114	0.087	0.055	0.054	0.061	0.045	0.046	0.056	0.055	0.054	0.046	0.059	0.048	0.054	0.080	0.084	0.084	0.079	0.054	0.056	0.053	0.056	

Annexe 3

Fréquences d'haplotypes observées dans les réseaux d'haplotypes pour chaque espèce

Espèce	Haplotype	Fréquence	Rivière/Bassin/Localité
<i>L. ksibi</i>	Hap_1	7	Reraia/Tensift/Moulay Brahim
		3	Zeltene/Ksob/Douar Aït Al Kherwaa
	Hap_2	2	Ourika/Tensift/Setti Fatma
	Hap_3	1	Ourika/Tensift/Setti Fatma
	Hap_4	2	Ourika/Tensift/Setti Fatma
		4	Reraia/Tensift/Moulay Brahim
		2	Ksob/Ksob/Eassouira
		4	Zeltene/Ksob/Douar Aït Al Kherwaa
	Hap_5	1	Ourika/Tensift/Setti Fatma
	Hap_6	1	Ourika/Tensift/Setti Fatma
	Hap_7	1	Ourika/Tensift/Setti Fatma
	Hap_8	2	Reraia/Tensift/Moulay Brahim
	Hap_9	1	Reraia/Tensift/Moulay Brahim
	Hap_9	1	Reraia/Tensift/Moulay Brahim
	Hap_10	4	Cascades d'Ouzoud/Oum Errabiâ/Ouzoud
		8	Bounoual/Oum Errabiâ/Bounoual
		1	Izergane/Oum Errabiâ/Taglaoute
		2	Lac de Miaami/Oum Errabiâ/Azegza
		1	Oum Errabiâ/Oum Errabiâ/ El borj
		1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri
	Hap_11	1	Oum Errabiâ/Oum Errabiâ/ El borj
		1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri
	Hap_12	2	Oum Errabiâ/Oum Errabiâ/ El borj
	Hap_13	5	Izergane/Oum Errabiâ/Taglaoute
5		Lac de Miaami/Oum Errabiâ/Azegza	
11		Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_14	1	Izergane/Oum Errabiâ/Taglaoute	
Hap_15	1	Lac de Miaami/Oum Errabiâ/Azegza	
	2	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_16	1	Lac de Miaami/Oum Errabiâ/Azegza	
Hap_17	1	Bounoual/Oum Errabiâ/Bounoual	
Hap_18	1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_19	1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_20	1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_21	1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_22	1	Chbouka/Oum Errabiâ/Lahri	
Hap_23	3	Zeltene/Ksob/Douar Aït Al Kherwaa	
Hap_24	1	Zeltene/Ksob/Douar Aït Al Kherwaa	

	Hap_25	1	Zeltene/Ksob/Douar Aït Al Kherwaa
	Hap_26	3	Ksob/Ksob/Eassouira
	Hap_27	2	Ksob/Ksob/Eassouira
	Hap_28	1	Ksob/Ksob/Eassouira
	Hap_29	1	Ksob/Ksob/Eassouira
<i>L. Lepineyi</i>	Hap_1	1	Noun/Noun/Asaca
	Hap_2	1	Noun/Noun/Guelmim
	Hap_3	4	Noun/Noun/Guelmim
		2	El Maleh/Draa/Tissint
		1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_4	4	Noun/Noun/Guelmim
	Hap_5	1	Draa/Draa/Tata
	Hap_6	1	Draa/Draa/Tata
	Hap_7	3	Draa/Draa/Tata
	Hap_8	1	Draa/Draa/Tata
	Hap_9	2	Draa/Draa/Tata
	Hap_10	1	Draa/Draa/Tata
	Hap_11	1	El Maleh/Draa/Tissint
	Hap_12	1	El Maleh/Draa/Tissint
	Hap_13	5	El Maleh/Draa/Tissint
	Hap_14	1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_15	3	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_16	1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_17	1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_18	1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_19	1	M'goun/Draa/Aguerzeka
	Hap_20	1	Ziz/Ziz/Douar Amouguer
	Hap_21	2	Ziz/Ziz/Douar Amouguer
		2	Ziz/Ziz/Zaouiat sidi hamza
Hap_22	2	Ziz/Ziz/Douar Amouguer	
	4	Ziz/Ziz/Zaouiat sidi hamza	
Hap_23	1	Ziz/Ziz/Douar Amouguer	
Hap_24	1	Ziz/Ziz/Rich	
<i>L. maghrebensis</i>	Hap_1	2	Drader/Drader/Moulay Bouslham
		11	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
		4	Sebou/Sebou/Nzala Beni Ammar
		5	Sebou/Sebou/Skhinate
		2	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
		2	Sebou/Sebou/Azzaba
		1	Ouergha/Sebou/Khénichet
		7	Ouergha/Sebou/Lembrabah
		4	Beht/Sebou/El Hammam
	Hap_2	1	Drader/Drader/Moulay Bouslham
		5	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
		1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem

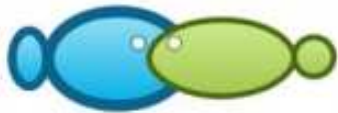
	4	Sebou/Sebou/Azzaba
	7	Ouergha/Sebou/Khénichet
	10	Beht/Sebou/El Hammam
Hap_3	14	Kanar/Kanar/Stehat
	11	Mter/Mter/Dar Mter
	1	Sebou/Sebou/Azzaba
	1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_4	1	Kanar/Kanar/Stehat
Hap_5	1	Kanar/Kanar/Stehat
	3	Mter/Mter/Dar Mter
Hap_6	1	Mter/Mter/Dar Mter
Hap_7	4	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_8	2	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_9	2	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_10	2	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_11	2	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_12	3	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
	1	Sebou/Sebou/Nzala Beni Ammar
	1	Sebou/Sebou/Skhinate
	2	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_13	2	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
	1	Sebou/Sebou/Nzala Beni Ammar
	2	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
	2	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_14	1	Ifrane/Sebou/Had Ifrane
Hap_15	2	Sebou/Sebou/Nzala Beni Ammar
	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_16	1	Sebou/Sebou/Nzala Beni Ammar
	1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
	1	Sebou/Sebou/Azzaba
Hap_17	2	Sebou/Sebou/Skhinate
	1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
	1	Sebou/Sebou/Azzaba
Hap_18	2	Sebou/Sebou/Skhinate
	1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi Salem
	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
	3	Beht/Sebou/El Hammam
Hap_19	1	Sebou/Sebou/Azzaba
Hap_20	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_21	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_22	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_23	1	Ouergha/Sebou/Khénichet
Hap_24	1	Beht/Sebou/El Hammam
Hap_25	1	Beht/Sebou/El Hammam

	Hap_26	1	Beht/Sebou/El Hammam
	Hap_27	1	Beht/Sebou/El Hammam
<i>L. pallaryi</i>	Hap_1	4	Algeria
	Hap_2	1	Algeria (Guir)
		2	Ain Dzadert/Figuig
		2	Guir/Guir/Ksar Tazougart
		2	Guir/Guir/Boudenib
	Hap_3	1	Algeria (Guir)
		4	Guir/Guir/Boudenib
		4	Ain Dzadert/Figuig
		5	Guir/Guir/Ksar Tazougart
	Hap_4	1	Ain Dzadert/Figuig
		1	Guir/Guir/Ksar Tazougart
	Hap_5	1	Ain Dzadert/Figuig
		1	Guir/Guir/Boudenib
	Hap_6	1	Guir/Guir/Boudenib
		1	Guir/Guir/Ksar Tazougart
	Hap_7	1	Guir/Guir/Boudenib
		1	Guir/Guir/Ksar Tazougart
<i>L. rifensis</i>	Hap_1	1	Loukkos/Loukkos/Mouires
	Hap_2	1	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
	Hap_3	9	Loukkos/Loukkos/Laghdir
		10	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
		1	Loukkos/Loukkos/Mouires
		2	Sidi Amghar /Loukkos/Brikcha
		5	Laou /Laou/Beni Ferten
		1	Laou /Laou/Chefchaoun
		6	Laou /Laou/Derdara
		12	Hajera/Hajera/Zinat Tétouane
		1	Hachef/Tangérois/Dar Chaoui
	Hap_4	1	Loukkos/Loukkos/Mouires
	Hap_5	1	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
		1	Loukkos/Loukkos/Laghdir
	Hap_6	1	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
	Hap_7	1	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
		14	Laou /Laou/Derdara
		5	Laou /Laou/Chefchaoun
		3	Laou /Laou/Beni Ferten
		10	Hajera/Hajera/Zinat Tétouane
15		Hachef/Tangérois/Dar Chaoui	
Hap_8	2	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama	
	1	Sidi Amghar /Loukkos/Brikcha	
Hap_9	5	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama	
	2	Loukkos/Loukkos/Laghdir	
	1	Sidi Amghar /Loukkos/Brikcha	

		3	Loukkos/Loukkos/Mouires
		1	Laou /Laou/Derdara
	Hap_10	2	Loukkos/Loukkos/Laghdir
	Hap_11	1	Sidi Amghar /Loukkos/Brikcha
	Hap_12	1	Laou /Laou/Derdara
	Hap_13	1	Laou /Laou/Derdara
	Hap_14	1	Laou /Laou/Derdara
	Hap_15	1	Laou /Laou/Beni Ferten
	Hap_16	1	Hachef/Tangérois/Dar Chaoui
	Hap_17	2	Hachef/Tangérois/Dar Chaoui
	Hap_18	2	Hachef/Tangérois/Dar Chaoui
<i>C. maroccana</i>	Hap_1	1	Kherrouba/Sebou/Kherrouba
		1	Oued rdat/Sebou/Aîn ol falı
		3	Sebou/Sebou/Skhinate
	Hap_2	1	Kherrouba/Sebou/Kherrouba
	Hap_3	1	Kherrouba/Sebou/Kherrouba
	Hap_4	1	Kherrouba/Sebou/Kherrouba
		1	Sebou/Sebou/Skhinate
		1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi salem
	Hap_5	1	Oued rdat/Sebou/Aîn ol falı
	Hap_6	1	Sebou/Sebou/Skhinate
	Hap_7	4	Sebou/Sebou/Skhinate
		1	Sebou/Sebou/Zaouiat Sidi salem
	Hap_8	1	Sebou/Sebou/Skhinate
	Hap_9	1	Loukkos/Loukkos/Tattofte
		1	Sidi Amghar/Loukkos/Brikcha
		4	Mlilah/Loukkos/Chefchaoun
		3	Loukkos/Loukkos/Laghdir
		1	Zandoula/Loukkos/Douar Tiama
	Hap_10	1	Loukkos/Loukkos/Tattofte
	Hap_11	1	Sidi Amghar/Loukkos/Brikcha
<i>C. guineensis</i>	Hap_1	10	Sebkha d'Imlili
		5	Oued Aabar
	Hap_2	1	Oued Aabar
		2	Sebkha d'Imlili
	Hap_3	1	Oued Aabar
		2	Sebkha d'Imlili
Hap_4	2	Oued Aabar	

Annexe 4

Article publié 1



Assessment of genetic diversity in *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui, 2015 (Teleostei: Cyprinidae) using cytochrome b

¹Keltoum Ouassal, ²Silvea Perea, ²Ignacio Doadrio, ²Miriam Casal-Lopez, ³Ahmed Yahyaoui

¹Laboratory of Biodiversity, Ecology and Genome, Faculty of Sciences, Mohammed V University, Rabat, Morocco; ²Biodiversity and Evolutionary Group, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, Spain. Corresponding author: K. Ouassal, ouassal.keltoum@gmail.com

Abstract. Understanding the genetic diversity of native fishes distributed throughout Morocco, e.g., *Luciobarbus rifensis*, the target species of this study, is essential for the management of these species as a natural resource and for improving their conservation. In this study, total genomic DNA extracted from *L. rifensis* samples (n = 128) belonging to four watersheds: Loukkos, Hachef, Laou and Hajera was analyzed to assess the genetic diversity of this freshwater fish. Sequencing of 1140 bp Cytochrome-b mtDNA fragment revealed the presence of 18 number of haplotypes (h) in the overall dataset with a high haplotype diversity value (Hd = 0.68) and a low nucleotide diversity value (n = 0.00090). Fixation index (Fst) values in the four populations ranged from 0.05326 to 0.53408. The pattern of haplotype network revealed no obvious genealogical structure. Our results showed a moderate to high value of Fst which means a moderate to high level of genetic divergence between the different localities. All results obtained in this study are the data that were extracted for *L. rifensis* species for the first time.

Key Words: *Luciobarbus rifensis*, genetic diversity, genetic differentiation, mitochondrial DNA, cytochrome b gene.

Introduction. The Rifian barbel (*Luciobarbus rifensis*) is a freshwater fish belonging to the Cyprinidae family and is endemic to northern Morocco, populating rivers from the Loukkos watershed on the eastern Atlantic slope to the Laou watershed on the south-western Mediterranean slope. In recent years, *L. rifensis* has faced the effects of several environmental and anthropogenic pressures such as pollution, damming, habitat degradation and proliferation of exotic species (Casal-Lopez et al 2015). In fact, those pressures can lead to reduced genetic diversity, modified population genetic structure and a decline of the total effective population size (Keyghobadi 2007; Radespiel & Bruford 2014). Thus, the conservation of genetic diversity is widely considered to be an essential basis of all conservation efforts because genetic diversity is thought to be mandatory to evolutionary adaptation, and such adaptation is the key to the long-term survival of any species (Schemske et al 1994).

To elucidate the genetic diversity of fish population, different molecular markers are used. The mitochondrial DNA is among the most frequent marker used. This marker is an excellent tool in conducting phylogenetic, phylogeographic, ecological and population genetics studies (Howell & Gilbert 1988; Galewski et al 2006; Galtier et al 2006). Likewise, it is recognized to have some advantages compared to nuclear DNA in the study of sequence divergence, due to its rapid evolution rate, low recombination rate, lack of introns and high copy number (Brown 1985; Luo et al 2011).

Until recently, no previous works have been conducted to assess the genetic diversity in *L. rifensis*. Therefore, the current study aims to determine the genetic diversity, the genetic differentiation and the demographical history of the endemic *L. rifensis* using the mitochondrial gene cytochrome b (Cytb).

Annexe 5

Article publié 2

Biologia
https://doi.org/10.1007/s11756-022-01107-6

ORIGINAL ARTICLE



Mitochondrial genetic diversity, phylogeography and historical demography of Moroccan native freshwater fishes: a case study of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843

Keltoum Ouassal¹ · Ignacio Doadrio² · Silvia Perea² · Miriam Casal-López² · Ahmed Yahyaoui¹ · Hassane Jaziri¹

Received: 8 September 2021 / Accepted: 20 April 2022

© The Author(s), under exclusive licence to Plant Science and Biodiversity Centre, Slovak Academy of Sciences (SAS), Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences (SAS), Institute of Molecular Biology, Slovak Academy of Sciences (SAS) 2022

Abstract

Conservation of biodiversity entails not just the preservation of specific taxa, but also genetic diversity. Despite the fact that molecular data appear to be crucial for freshwater fish conservation management, the information about genetic diversity of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843 populations in Morocco is still very rare. Accordingly, this study's main purpose was to present genetic and biogeographic information of nine *Luciobarbus* species out of 15 *Luciobarbus* species native to Morocco. Sequencing of the complete cytochrome b gene (1140 bp) confirmed the presence of two evolutionary lineages of *Luciobarbus* in Morocco and displayed low to high level of genetic diversity within *Luciobarbus* populations. Populations with the largest size had the highest level of genetic diversity, according to our findings. Moreover, the "star-like" shape of the haplotype networks along with low and insignificant value of the Harpending raggedness index supported the hypothesis of population expansion in *Luciobarbus* populations. Nevertheless, additional investigations should ideally be undertaken separately for each species in order to untangle genetic diversity trends.

Keywords Mitochondrial cytochrome b gene · Genetic diversity · Haplotype networks · Freshwater fish · *Luciobarbus* · Cyprinids · Morocco

Introduction

It is widely acknowledged that the conservation of biodiversity requires a state of knowledge and an assessment of the current situation of populations before considering conservation and management action. Genetic diversity is one of the three levels of biodiversity that the International Union for Conservation of Nature (IUCN) recommends for planetary environmental conservation (McNeely et al. 1990; Newton et al. 1999; Verma 2016). It has been demonstrated that genetic variability is essential for species to respond to

environmental fluctuations such like changing climate, habitats, and biotic interactions such as new or altered diseases (Reed et al. 2002; Miraldo et al. 2016). The importance of genetic diversity in sustaining ecosystem resilience and functionality (Schaberg et al. 2008; Roger et al. 2012), as well as species diversity (Vellend and Geber 2005) cannot be overstated. Therefore, species with low genetic diversity will be far more vulnerable to extinction (Markert et al. 2010).

In this context, freshwater fish fauna might be an excellent illustration of the necessity to use genetic data for conservation and fisheries management. At the global level, freshwater fish populations are subjected to a variety of anthropogenic stressors, many of which are cumulative, such as pollution, damming, habitat loss, and the spread of allochthonous species (Dudgeon et al. 2006; Frankham et al. 2010; Arthington et al. 2016). Therefore, environmental and anthropogenic disruptions may have an impact on the distribution of genetic diversity among populations (Schaberg et al. 2008; Horreo et al. 2011).

✉ Keltoum Ouassal
keltoum_ouassal@um5.ac.ma

¹ Biodiversity, Ecology and Genome Laboratory, Plant and Microbial Biotechnology, Biodiversity and Environment Research Center, Faculty of Sciences, Mohammed V University in Rabat, Rabat, Morocco

² Biodiversity and Evolutionary Group, National Museum of Natural Sciences, CSIC, Madrid, Spain

Published online: 02 May 2022

Springer

Résumé

La conservation de la biodiversité implique non seulement la préservation de taxons spécifiques, mais aussi la préservation de la diversité génétique à l'intérieur des taxons. Bien que les données moléculaires semblent être essentielles pour la gestion de la conservation des poissons d'eau continentale, les informations sur la diversité génétique des populations de ces poissons au Maroc restent peu nombreuses. L'objectif principal de cette étude basée sur l'utilisation d'un marqueur mitochondrial, le cytochrome b, est de présenter des informations génétiques et biogéographiques chez onze espèces de poissons d'eau continentale appartenant aux genres *Cobitis*, *Coptodon* et *Luciobarbus* provenant de différentes localités. Cette étude a confirmé la présence de deux lignées évolutives divergentes au sein des genre *Luciobarbus* et *Cobitis*. Les résultats de structure génétique et de phylogéographie basées sur la mesure Fst et les réseaux d'haplotypes ont révélé des éléments clés concernant les patrons de structure génétique chez les trois genres étudiés et ont montré la présence de deux haplogroupes bien distinctes au sein du *C. maroccana* des bassins du Loukkos et Sebou. Au niveau populationnel, l'analyse et la cartographie de la diversité génétique nous a permis de conclure que les populations ayant la plus grande superficie et les espèces de petite taille présentaient le plus haut niveau de diversité génétique. Ainsi, les populations du nord du pays se trouvant dans des petits bassins ont de faibles valeurs de diversité génétique et par conséquent les premières cibles de conservation devraient donner la priorité à ces populations qui doivent être considérées comme des unités de conservation distinctes. Les résultats des paramètres démographiques calculés basées principalement sur l'indice d'irrégularité ont bien soutenu l'hypothèse d'expansion démographique suggérant qu'une expansion récente de la population après une période de période de faible taille effective de population a bien eu lieu dans toutes les populations de chaque espèce. Des investigations plus poussées devraient idéalement être entreprises séparément pour chaque espèce afin de démêler les différentes tendances de la diversité génétique.

Mots clés : eau continentale marocaine ; cytochrome b ; phylogéographie ; diversité génétique ; démographie ; *Cobitis* ; *Coptodon* ; *Luciobarbus*

Abstract

Biodiversity conservation involves not only the preservation of specific taxa, but also the preservation of genetic diversity within taxa. Although molecular data seem to be essential for the conservation management of inland fishes, information on the genetic diversity of the populations of these fishes in Morocco remains scarce. The main objective of this study based on the use of a mitochondrial marker, cytochrome b, is to present genetic and biogeographic information in eleven species of inland water fishes belonging to the genera *Cobitis*, *Coptodon* and *Luciobarbus* from different localities. This study confirmed the presence of two divergent evolutionary lineages within the genera *Luciobarbus* and *Cobitis*. Genetic structure and phylogeography results based on Fst measurement and haplotype networks revealed key elements concerning the patterns of genetic structure in the three genera studied and showed the presence of two distinct haplogroups within *C. maroccana* from the Loukkos and Sebou basins. At the population level, the analysis and mapping of genetic diversity allowed us to conclude that the populations with the largest area and the smallest species had the highest level of genetic diversity. Thus, northern populations in small basins have low genetic diversity values and therefore the first conservation targets should prioritize these populations to be considered as distinct conservation units. The results of the calculated demographic parameters based mainly on the irregularity index supported well the demographic expansion hypothesis suggesting that a recent population expansion after a period of low effective population size did take place in all populations of each species. Further investigations should ideally be undertaken separately for each species to disentangle the different patterns of genetic diversity.

Keywords: Moroccan continental water; cytochrome b; phylogeography; genetic diversity; demography; *Cobitis*; *Coptodon*; *Luciobarbus*