

Université de Montréal

**Variations dans la réponse de la diversité génétique de populations
de couleuvres insulaires faisant face à la perte d'habitat**

Par
Philippe Lamarre

Département des sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la faculté des études supérieures

En vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.)

En sciences biologiques

8 mai 2015

© Philippe Lamarre, 2015

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Mémoire intitulé :

**Variations dans la réponse de la diversité génétique de populations
de couleuvres insulaires faisant face à la perte d'habitat**

Présenté par

Philippe Lamarre

A être évalué par un jury composé de :

Patrick James, président-rapporteur

Denis Réale, co-directeur

Bernard Angers, directeur de recherche

Gabriel Blouin-Demers, membre du jury

RÉSUMÉ

La région métropolitaine de Montréal est formée de nombreuses îles à la jonction du fleuve Saint-Laurent et de la rivière des Outaouais, isolant ainsi les populations insulaires en fonction de distances respectives ainsi que des courants. Ce système offre un contexte idéal pour évaluer l'effet de la perte d'habitat liée à la pression d'urbanisation dans un paysage métropolitain insulaire ou en situation d'archipel. La présente étude a pour objectif de comparer l'effet de la perte d'habitat sur la diversité génétique de deux serpents très distincts, *Storeria dekayi* et *Thamnophis sirtalis*. Des analyses réalisées à l'aide de marqueurs microsatellites révèlent une plus importante structure génétique entre les populations de *S. dekayi* ($F_{ST}=0,19$) qu'entre celles de *T. sirtalis* ($F_{ST}=0,07$) dans la région montréalaise. Chez les deux espèces étudiées, la majorité des populations des habitats réduits présente une richesse allélique moyenne comparable à celle observée dans les habitats plus vastes. Néanmoins, certaines populations présentent des réponses différentes, dont des traces de goulots d'étranglement, une perte de richesse allélique ou encore une importante modification des fréquences alléliques. Au niveau régional, les résultats présentent une importante perte de diversité génétique chez les couleuvres se trouvant sur le continent alors que les populations insulaires de la région montréalaise constituent désormais un réservoir de diversité génétique. Les résultats observés auprès des populations insulaires démontrent que les effets de la perte d'habitat peuvent s'avérer très spécifiques à chaque situation et que la détection de traces génétiques d'un tel phénomène peut nécessiter un contexte logistique très particulier. Un nombre croissant de publications reportent une absence de signature génétique suite à la perte d'habitat chez des oiseaux et des mammifères. Il s'agit de la première étude témoignant de ce phénomène chez les reptiles. Une note est fournie en annexe à l'intention des gestionnaires au sujet de la conservation de la couleuvre brune, *S. dekayi*.

Mots clés : Marqueurs microsatellites, *Storeria dekayi*, *Thamnophis sirtalis*, diversité génétique, perte d'habitat

ABSTRACT

The Montreal metropolitan community includes numerous islands located at the confluence of the Saint-Lawrence and Ottawa Rivers. In such a fragmented landscape, dispersal of animals is limited by the distance between islands as well as the currents. This system offers an ideal context for the study of the effects of habitat loss on the genetic diversity of animal populations located on islands or archipelagos. This study seeks to assess the effects of habitat area by comparing the organization of genetic diversity of two highly distinct snake species, *Storeria dekayi* and *Thamnophis sirtalis*. Analysis realized with microsatellite markers reveals a much stronger genetic organisation in *S. dekayi* ($F_{ST}=0.19$) than in *T. sirtalis* ($F_{ST}=0.07$) in the Montreal area. For both studied species, most populations found in reduced habitats showed similar genetic diversity to what was observed in larger habitats. Nevertheless, some populations showed different responses to the loss of habitat, including traces of genetic bottlenecks, a loss in mean allelic richness or an important alteration of their allelic frequencies. This study also reveals an important loss of genetic diversity in the continental snake populations. At the regional scale, the results reveal an important loss of genetic diversity in the continental snake populations and that the insular populations of the Montreal area now constitute a reservoir of the remnant genetic diversity. Moreover, this study not only demonstrates that the genetic response to habitat loss can be very case-specific, but also that to detect traces of such a phenomenon can require a very particular framework. A growing number of publications based on birds and mammals have reported the absence of a genetic signature following a habitat loss. This is the first study to report this phenomenon in reptiles. A note intended for managers is provided about the conservation of the Dekay's brown snake, *S. dekayi*.

Keywords: Microsatellite markers, *Storeria dekayi*, *Thamnophis sirtalis*, genetic diversity, habitat loss

RÉSUMÉ DE VULGARISATION

La région métropolitaine de Montréal est formée de nombreuses îles à la jonction du fleuve Saint-Laurent et de la rivière des Outaouais où les populations sont isolées en fonction de la distance entre les différentes îles. Ce système offre un contexte idéal pour évaluer l'effet de la perte d'habitat liée à la pression d'urbanisation dans un paysage métropolitain insulaire. La présente étude a pour objectif de comparer l'effet de la perte d'habitat sur deux serpents très distincts, la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) et la couleuvre rayée (*Thamnophis sirtalis*), en utilisant la diversité génétique comme indicateur. L'analyse de leur ADN nucléaire révèle une plus importante différenciation entre les populations de couleuvres brunes qu'entre celles de couleuvres rayées à travers la région montréalaise. Chez les deux espèces étudiées, la majorité des populations des habitats réduits présente une diversité génétique comparable à celle observée dans les habitats plus vastes. Néanmoins, certaines populations présentent des réponses différentes, dont des traces d'effondrements démographiques, une altération ou encore une perte de diversité génétique. Au niveau régional, cette étude révèle également une importante perte de diversité génétique chez les couleuvres se trouvant sur le continent alors que les populations insulaires de la région montréalaise constituent désormais un réservoir de diversité génétique. Les résultats observés auprès des populations insulaires démontrent que les effets de la perte d'habitat peuvent s'avérer très spécifiques à chaque situation et que la détection de traces génétiques d'un tel phénomène peut nécessiter un contexte logistique très particulier. Un nombre croissant de publications reportent une absence de signature génétique suite à la perte d'habitat chez des oiseaux et des mammifères. Il s'agit de la première étude témoignant de ce phénomène chez les reptiles. Une note est fournie en annexe à l'intention des gestionnaires au sujet de la conservation de la couleuvre brune, *S. dekayi*.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Résumé de vulgarisation.....	v
Table des matières.....	vi
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures.....	xi
Liste des abréviations.....	xiii
Dédicace.....	xiv
Remerciements.....	xv

CHAPITRE I

1. INTRODUCTION.....	1
- 1.1 : Les populations à travers les mosaïques d’habitat.....	2
- 1.2 : La génétique des populations.....	3
- 1.3 : La diversité génétique et l’évolution.....	3
o 1.3.1 : La mutation.....	4
o 1.3.2 : Le flux génique.....	5
o 1.3.3 : La dérive génique.....	6
o 1.3.4 : Les goulots d’étranglement et la dérive.....	7
o 1.3.5 : La sélection naturelle.....	8
- 1.4 : Isolement et différenciation.....	9
- 1.5 : Anthropisation.....	10
- 1.6 : La problématique des petites populations.....	11
- 1.7 : Le milieu insulaire.....	13
- 1.8 : Problématique.....	14
- 1.9 : Objectifs.....	15
- 1.10 : Contexte géographique : la région métropolitaine de Montréal.....	17
- 1.11 : Les couleuvres.....	19

○ 1.11.1 : La couleuvre brune, <i>Storeria dekayi</i>	21
○ 1.11.2 : La couleuvre rayée, <i>Thamnophis sirtalis</i>	24
- 1.12 : Hypothèses et prédictions.....	26
Contribution des coauteurs.....	28

CHAPITRE II

Accord des coauteurs.....	30
- 2.1 : Résumé.....	31
- 2.2 : Abstract.....	32
- 2.3 : Introduction.....	33
- 2.4 : Methods.....	36
○ 2.4.1 : Sampling sites.....	36
○ 2.4.2 : DNA extraction and amplification.....	37
○ 2.4.3 : Test of molecular markers.....	37
○ 2.4.4 : Populations and diversity.....	37
○ 2.4.5 : Genetic structure.....	38
○ 2.4.6 : Detection of genetic bottlenecks.....	39
○ 2.4.7 : Correlation between allelic richness and habitat size.....	40
- 2.5 : Results.....	40
○ 2.5.1 : Sampling.....	40
○ 2.5.2 : Molecular markers.....	41
○ 2.5.3 : Population diversity.....	41
○ 2.5.4 : Population differentiation.....	42
○ 2.5.5 : Overall population structure.....	44
○ 2.5.6 : Effects of habitat size and bottlenecks.....	46
- 2.6 : Discussion.....	49
○ 2.6.1 : Colonization and differentiation across the region.....	49
○ 2.6.2 : A wide array of responses to habitat loss.....	51
○ 2.6.3 : Inconsistency of the bottleneck detection tests.....	53
○ 2.6.4 : Absence of the loss of genetic diversity.....	54
- 2.7 : Conclusion.....	55

- 2.8 : Acknowledgements.....	56
- 2.9 : References.....	57
- Appendix I	67

CHAPITRE III

3. CONCLUSION.....	78
3.1 : Réponse de la diversité génétique face à la perte d’habitat.....	78
3.2 : Les couleuvres montréalaises.....	80
3.3 : Sources documentaires.....	83

ANNEXE I

4. Recommandations de conservation à l’intention des gestionnaires.....	xvi
- 4.1 : La couleuvre brune au Québec.....	xvi
- 4.2 : Diversité génétique à travers la région montréalaise.....	xvi
- 4.3 : Perte d’habitat	xvii
- 4.4 : Relocalisation.....	xvii
- 4.5 : L’importance des hibernacles.....	xviii
- 4.6 : Milieux ouverts et biodiversité.....	xix
- 4.7 : Sources documentaires	xx

ANNEXE II

Détail des captures des couleuvres.....	xxii
-----------------------------------------	------

ANNEXE III

Permis obtenus.....	xxiv
---------------------	------

CHAPITRE II

Table 1 : Details of the retained microsatellite markers for the two species.....41

Table 2 : Genetic data for the continental and insular populations of A) *S. dekayi* and B) *T. sirtalis*.....43

Table 3 : Hierarchical AMOVA performed on all loci for *S. dekayi* and *T. sirtalis* using continental and insular populations as two separate regions.....46

Table S1 : Sites sampled and the number of captures for the two species. Too few individuals of *T. sirtalis* have been captured in Terrebonne and where substituted by 16 North shore individuals from Oka captured in a previous study (Talbot & Angers, unpublished data).....67

Table S2: List of tested microsatellite markers.....68

Table S3 : Pairwise FST values for the insular populations of *S. dekayi* (bottom) and *T. sirtalis* (top).....69

Table S4 : Most likely values of K for *S. dekayi* and *T. sirtalis* while running FLOCK on continental populations data or with all populations69

Table S5 : Most likely values of K for *S. dekayi* and *T. sirtalis* while running FLOCK on each population individually to test for intra-population structuring.....70

Table S6 : Results of the ANCOVAs performed on *S. dekayi* and *T. sirtalis* for the response of mean allelic richness (R_A) and proportion of private alleles (%) using longitude, latitude and open and open+forest habitat as predictors.....70

Table S7 : Data tables for the allelic frequencies of *Storeria dekayi*.....71

Table S8 : Data tables for the allelic frequencies of *Thamnophis sirtalis*.....74

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE I

Figure 1 : Progression des fréquences alléliques vers les états absorbants au fil des générations (Hartl, 2000).....	6
Figure 1.2 : Probabilité de retenir un allèle rare ($P=0.01$; 0.05 et 0.10) après un goulot d'étranglement de taille N d'une seule génération (Tiré de Allendorf, 1986).....	8
Figure 1.3 : Hypothèses sur la relation entre la taille de population et la quantité d'habitat disponible. Tiré de Fahrig, 2003.....	12
Figure 1.4 : Vue aérienne de la grande région métropolitaine de Montréal.....	18
Figure 1.5 : Couleuvre brune, <i>Storeria dekayi</i>	23
Figure 1.6 : Aire de répartition de la <i>S. dekayi</i> , UICN 2014 (UICN Red List, 2014).....	24
Figure 1.7 : Couleuvre rayée, <i>Thamnophis sirtalis sirtalis</i>	25
Figure 1.8 : Aire de répartition de la <i>T. sirtalis</i> , tiré du USA National Phenology Network (USANPN, 2014).....	26

CHAPITRE II

Figure 1 : Geographic distribution of the sampling sites with A) a close-up of the Montreal area and B) its location in North-America.....	36
Figure 2 : 3D AFCs performed on insular (i-#) and continental (c-#) populations for the genetic organisation for A) <i>S. dekayi</i> and B) <i>T. sirtalis</i> in the Montreal city region.....	45

Figure 3 : Genetic structure for the most likely value of K in *S. dekayi* while using A) all populations and B) only continental populations.....46

Figure 4 : Relationship of the insular habitat area and the mean allelic richness (R_A) for each of the two species with drawn linear regression and determination coefficient.....47

Figure 5 : Relationship of the latitude coordinates with A) the proportion of private alleles and B) the mean allelic richness, using all populations and both species.....48

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ADN : Acide désoxyribonucléique

AFC : Analyse de correspondance factorielle

AMOVA : Analyse de variance moléculaire

ANCOVA : Analyse de covariance

°C : Degrés Celsius

CMR : Capture-Marquage-Recapture

DNA : Acide désoxyribonucléique

dNTP : Solution de triphosphates désoxyribonucléiques

Ha : Hectare

HWE : Équilibre de Hardy-Weinberg

IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

MRNF : Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune

MFFP : Ministère de la Forêt de la Faune et des Parcs

N : Nombre d'effectifs

N_e : Taille efficace d'une population

PCR : Réaction de polymérisation en chaîne

R_A : Richesse allélique

SMM : Modèle de mutation pas-à-pas

T_a : Température lors de la phase d'hybridation d'une PCR

TPM : Modèle de mutation en deux phases

μl : microlitre

ἐν οἶδα ὅτι οὐδὲν οἶδα
« Je ne sais qu'une chose, c'est que je ne sais rien » - Socrate

REMERCIEMENTS

Ce projet, ainsi que ma première expérience dans le monde de la recherche sont tous les deux nés d'une main tendue et ont été portés par d'innombrables collaborations que je tiens à remercier personnellement. Mon projet de maîtrise est né de la prolongation de mon initiation à la recherche, initiée à l'UQÀM par une opportunité qui m'a été offerte par Denis Réale et qui fut épaulée par l'aide indispensable d'Emmanuel Milot. Bernard Angers, professeur à l'Université de Montréal m'a ensuite chaleureusement accueilli dans son laboratoire où s'est déroulé la majorité du projet. Les travaux de terrain ont nécessité des efforts particulièrement laborieux et m'ont amené à collaborer avec de nombreux groupes, dont Anaïs Boutin d'Éco-Nature, Jacynthe Guimont de Nature-Action Québec, Sarah Dixon d'Héritage Laurentien, Denis Fournier des parcs-nature de Montréal, Nathalie Rivard et François Xavier-Leclerc du parc national des Îles-de-Boucherville, Dre Sarah Annie Guénette de Anima-Plus ainsi que Claude Sirois du MRNF. Merci également à Olivier De Boisgelin, Anaïs Boutin et Francis Allaire pour leur support logistique sur le terrain, qui ont changé les travaux d'échantillonnage en journées mémorables. Suite à la création de mon projet est née « l'Équipe Couleuvre », se penchant sur les problématiques à plusieurs échelles de l'écologie de ces espèces, composée de Denis Réale, Emmanuel Milot, Anaïs Boutin, Francis Allaire, Jorys Maillochon, Bernard Angers et moi-même. Cette aventure académique a été menée à bien grâce au support technique et intellectuel des autres membres du laboratoire Angers, dont Christelle Leung qui largement contribué au développement des marqueurs moléculaires, Logan Schwartz, Léo Deremiens et Méloée Prudhomme. Je tiens à remercier le dévouement sans bornes de Bernard Angers à ses étudiants qui, en m'éclairant, m'a fait pleinement réaliser le sens de la sagesse socratique : « plus on en sait, plus on sait qu'on ne sait rien ».

CHAPITRE I :
Introduction

1 - INTRODUCTION :

1.1 : Les populations à travers les mosaïques d'habitat

De manière naturelle, les populations animales se trouvent séparées les unes des autres par des superficies d'habitat non utilisé. L'ampleur de ces aires vacantes varie selon la configuration du paysage et selon l'utilisation des ressources par l'espèce en question (MacArthur et Wilson, 1967; Fahrig, 1997). Par conséquent, des paramètres écologiques et des éléments abiotiques, tels les composantes du relief ou l'hydrographie, peuvent isoler les populations animales les unes des autres. La capacité de dispersion de ces dernières peut toutefois les aider à outrepasser ces barrières et à maintenir un contact par la migration entre les populations. L'hétérogénéité du paysage affecte donc la quantité d'échanges démographiques et génétiques que peuvent entretenir les populations entre elles (Pavlacky *et al.*, 2009).

Le nombre de migrants changeant de population est intimement lié à la capacité de dispersion de l'espèce étudiée et l'ampleur des obstacles à franchir. Effectivement, un obstacle facile à surmonter pour certains organismes sera infranchissable pour d'autres. La taille de l'animal, son sexe, son âge, la morphologie, l'abondance et la répartition des ressources agissent tous sur la capacité d'un individu à disperser dans un contexte donné (Baguette et Van Dyck, 2007; Bowler et Benton, 2009; Johst et Brandl, 1997). Dans la même ligne de pensée, beaucoup d'organismes présentent des adaptations à la mobilité, que ce soit au vol, à la marche ou la nage, qui facilitent leur déplacement et en font de meilleurs migrants que d'autres.

De par le passé, de nombreuses études se sont penchées sur les interactions entre les populations et leur habitat. En 1939 naquit une nouvelle façon d'interpréter la répartition des espèces

nommée l'écologie du paysage (Troll, 1939). Quelques années plus tard, MacArthur et Edward O. Wilson publiaient un important ouvrage intitulé « La théorie de la biogéographie des îles », qui devint un important pilier dans le domaine de l'écologie du paysage et de la biogéographie (MacArthur et Wilson, 1967). Dans leur sillage, de nombreux autres chercheurs s'interrogent, encore aujourd'hui, sur la relation entre l'abondance des espèces et les caractéristiques de l'habitat qui expliquent leur présence (Wiens, 2007).

1.2 : La génétique des populations

Dans les années 1920, suite aux publications de Wright, Haldane et Fischer, est née la génétique des populations une discipline dédiée à l'étude des relations entre les différents mécanismes évolutifs et la composition génétique des populations (Hartl, 2000). Depuis, l'interprétation de la diversité génétique est largement employée pour répondre à des questions de nature écologique chez des populations animales, dont des questions concernant l'écologie du paysage (Conner et Hartl, 2004). Il était désormais possible non seulement de quantifier la différenciation entre les populations, de retracer le passé démographique de certaines populations mais également d'estimer le potentiel adaptatif de ces dernières. Le concept de diversité génétique gagne rapidement en popularité à travers la communauté scientifique jusqu'à être reconnue comme faisant partie intégrante du concept de la biodiversité au même titre que la diversité spécifique et la diversité écosystémique.

1.3 : La diversité génétique et l'évolution

La diversité génétique est la diversité des allèles et leur distribution au sein des populations et entre elles, les allèles étant les formes que peuvent prendre un gène donné. Ces dernières sont

issues de mutations et la diversité génétique d'une population résulte de l'arrivée d'allèles par mutation et par le flux génique et elle se voit réduite par la dérive génique et la sélection (Hartl, 2000).

La diversité génétique est souvent utilisée comme un indice de la valeur adaptative d'une population et de sa viabilité à long terme (Reed, 2003 ; Reed et Frankham, 2003 ; Grueber *et al.*, 2008, mais voir Chapman *et al.*, 2009 et Szulkin *et al.*, 2010). Effectivement, la diversité des allèles dans une population permet l'expression différente de certains gènes et ainsi, confère un éventail de possibilités évolutives face à la sélection naturelle dans ce contexte précis.

Une population limitée au niveau de la diversité génétique est donc moins apte à répondre aux changements de son environnement et s'en trouve plus susceptible de s'éteindre (Frankham, 2005 ; Reed, 2003). Pour cette raison, dans une optique de conservation, il est primordial non seulement de préserver les populations et leur écosystème, mais également de tenir compte des mécanismes permettant le maintien de leur diversité génétique (UICN, 1980 ; Lande, 1988 ; Frankham, 2010). Les deux estimateurs les plus utilisés pour mesurer la diversité génétique des populations sont l'hétérozygotie et la richesse allélique (Hartl, 2000).

L'évolution elle-même résulte de la modification de la diversité génétique des populations par les divers mécanismes évolutifs.

1.3.1 : La mutation

La mutation est un processus par lequel une séquence d'ADN d'un organisme est modifiée de

manière permanente. Elle peut résulter d'une exposition à des radiations, une réaction chimique ou tout simplement par une erreur de réplication de l'ADN (Carlin, 2011). Il s'agit d'un mécanisme instantané mais survenant à une fréquence lente et, selon son emplacement dans le génome et sa nature, peut résulter chez les régions codantes en une mutation synonyme ou non-synonyme. Dans le cas des mutations non-synonymes, survenant au rythme approximatif de 10^{-10} mutation par nucléotide par génération, l'effet peut être délétère, neutre ou encore bénéfique (Hartl, 2000). Lorsqu'elle survient dans les cellules germinales d'un organisme, dans les zygotes ou lors des premiers stades de développement, la mutation peut alors se transmettre à la génération suivante. La mutation fournit du matériel génétique nouveau sur lequel peuvent agir les différents mécanismes évolutifs.

1.3.2 : Le flux génique

Le flux génique se définit comme la diversité génétique en circulation entre des populations. Il s'agit de la contribution génétique des individus migrants à la population qu'ils viennent de rejoindre. Le flux génique est d'une importance capitale au niveau évolutif car le déplacement d'allèles et la modification des fréquences alléliques peuvent affecter la diversité génétique qui est maintenue dans une population ainsi que sa capacité d'adaptation (Hartl, 2000; King et Lawson, 1995). Dans un contexte de métapopulation, soit un réseau de populations liées entre elles par la migration, la circulation de matériel génétique permet de maintenir un certain niveau de diversité en ramenant des allèles aux populations en ayant perdu, un processus nommé la rescousse génétique (Pulliam, 1988; Tallmon *et al.*, 2004). De ce fait, le flux génique joue un rôle important au niveau de la divergence des populations ainsi qu'au niveau de l'adaptation locale. Ces phénomènes peuvent, à leur tour, avoir des répercussions sur la survie des

populations et ultimement sur les mécanismes de spéciation en cours (King et Lawson, 1995).

1.3.3 : La dérive génique

La dérive génique est un phénomène lié aux mécanismes aléatoires de la reproduction qui entraîne la modification des fréquences alléliques d'une génération à une autre (Wright, 1929). Ces changements de fréquences peuvent entraîner des allèles vers des états dits « absorbants », soient la fixation lorsque la fréquence atteint (100%) ou la disparition lorsqu'elle atteint (0%) (Figure 1.1), suite à quoi la population ne possèdera plus qu'un seul allèle pour le locus donné et n'en gagnera que suite à une mutation ou à l'arrivée d'un autre allèle par des migrants (Maruyama et Kimura, 1974; Hartl, 2000).

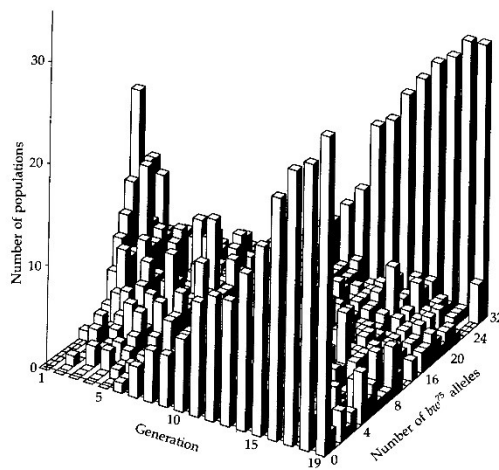


Figure 1.1 : Progression des fréquences alléliques vers les états absorbants au fil des générations (Hartl, 2000)

Il s'agit d'un mécanisme évolutif jouant un rôle capital dans la perte de diversité génétique chez les populations et la vitesse à laquelle ce phénomène agit dépend en grande partie du nombre d'individus prenant part à la reproduction d'une génération à l'autre, soit la taille efficace (N_e)

(Kimura, 1969; Kimura et Ohta, 1974; Charlesworth, 2009). Il a été démontré que, plus une population est petite, plus ses fréquences alléliques sont susceptibles d'atteindre les états absorbants rapidement, induisant donc une perte de diversité génétique accrue (Kimura, 1970; Frankham, 1995; Otto et Whitlock, 1997).

1.3.4 : Les goulots d'étranglement et la dérive

Les goulots d'étranglement sont des effondrements démographiques qui réduisent une population à un petit nombre d'individus pour une période de temps plus ou moins longue. Ce phénomène réduit drastiquement la variabilité génétique lors de l'effondrement démographique mais également en raison de l'accélération de la dérive génique qui s'ensuit (Mayr, 1963). Le temps de rémission de la diversité génétique après la perturbation varie selon plusieurs facteurs dont l'ampleur de la perturbation et la vitesse de croissance démographique suite à l'événement (England *et al.*, 2003). L'hétérozygotie moyenne peut se remettre relativement rapidement suite à une perturbation et surtout si la population recouvre rapidement un nombre d'effectifs important. La richesse allélique s'en trouvera affectée jusqu'à ce que d'autres allèles soient regagnés, par mutation ou par migration (Nei *et al.*, 1975). Les goulots d'étranglements provoquent des distorsions caractéristiques au niveau de la fréquence et de la distribution des allèles rares, ce qui rend possible leur détection à partir de marqueurs moléculaires (Cornuet et Luikart, 1996; Luikart *et al.*, 1998; Garza et Williamson, 2001).

Suite à une réduction importante de la taille efficace d'une population, la dérive génique se voit accélérée, ce qui augmente la vitesse à laquelle les allèles rares seront perdus (Figure 1.2)(Allendorf, 1986 ; Leberg, 1992; England *et al.*, 2003).



Figure 1.2 : Probabilité de retenir un allèle rare ($P=0,01$; $0,05$ et $0,10$) après un goulot d'étranglement de taille N d'une seule génération (Tiré de Allendorf, 1986)

Les populations ayant subi un goulot d'étranglement sont donc plus susceptibles de s'éteindre, en raison de leurs effectifs réduits mais également en raison de leur potentiel évolutif réduit par la perte de la diversité génétique (Newman et Pilon, 1997 ; Frankham, 1999).

1.3.5 : La sélection naturelle

La sélection naturelle, initialement décrite par Charles Darwin, est un mécanisme évolutif non-aléatoire agissant sur les individus (Darwin, 1859). Elle se résume par une aptitude différente des individus à survivre et à se reproduire dans un contexte donné, résultant en l'augmentation ou en la réduction en fréquence de leur matériel génétique dans la génération suivante, selon leur performance. La sélection, dictée par les interactions entre les individus et leur environnement, peut être directionnelle, uniformisante ou encore stabilisante. En augmentant la fréquence de certains phénotypes performants dans un contexte particulier et des allèles qui y sont associés, la sélection naturelle raréfie les allèles moins compétitifs, qui sont alors plus

susceptibles de disparaître par exclusion ou encore par la dérive génique (Dobzhansky et Pavlovsky, 1957). La sélection peut avoir des effets variables sur la vitesse de fixation des allèles, selon leur fréquence ou encore si les individus avantagés sont les homozygotes ou les hétérozygotes (Montgomery *et al.*, 2000).

1.4 : Isolement et différenciation

L'isolement des populations par des barrières naturelles telles que les plans d'eau et les chaînes de montagnes a été décrit et documenté chez un grand nombre d'espèces, notamment chez plusieurs espèces insulaires (Frankham, 1997 ; Losos, 2009; MacArthur et Wilson, 1967; Tolson, 1987). Il se manifeste par une réduction des interactions démographiques et génétiques entre des populations. Cette réduction peut provenir de barrières à la dispersion survenant subitement entre des populations, limitant ou bloquant totalement le flux génique entre elles, en faisant des populations isolées. Par exemple, des populations peuvent se retrouver isolées par vicariance, soit par l'apparition de barrières à la dispersion entre elles. D'autre part, des populations peuvent être isolées par des barrières géographiques lorsqu'une d'elles fonde une nouvelle colonie, le flux génique entre elles se trouve alors limité par la difficulté de passage d'une population à l'autre. Au niveau démographique, l'altération de la migration dans certains systèmes populationnels dits « source-puits » peut avoir des conséquences graves au niveau de la persistance des populations et de la dynamique des colonisations et extinctions (Pulliam, 1988; Marzluff, 2005; Shine et Mason, 2004).

L'isolement des populations peut avoir des conséquences importantes au niveau de la diversité génétique car en limitant l'arrivée de nouveaux allèles, il laisse court aux mécanismes évolutifs

locaux provoquant la perte de diversité, dont la sélection et la dérive génique. Ces mécanismes pourront par la suite induire graduellement la différenciation des populations concernées, leur adaptation ou leur extinction (Hartl, 2000; King et Lawson, 1995; Lawson et King, 1996).

Même en absence des barrières physiques naturelles et de celles liées aux activités humaines, l'isolement des populations peut être manifesté par des comportements philopatrics. Effectivement, la fidélité des individus à un certain site peut constituer un élément supplémentaire limitant le flux génique entre les populations. Par exemple, chez beaucoup de reptiles des habitats nordiques, les comportements philopatrics se trouvent souvent intimement liés au site d'hibernation, dont les conditions sont critiques à la survie de plusieurs centaines d'individus à la fois (Carpenter, 1953; Blouin-Demers et Weatherhead, 2002 ; Shine et Mason, 2004).

1.5 : Anthropisation

Récemment, une grande quantité de barrières à la dispersion sont apparues, issues des activités humaines. L'explosion démographique humaine, l'expansion des infrastructures et de l'amplification de l'utilisation des ressources naturelles ont provoqué une importante destruction et une fragmentation des habitats (Bender *et al.*, 1998; Fahrig, 1997). De ce fait, dans un contexte d'urbanisation, les populations animales se voient confinées dans des habitats de superficie restreinte, entourée d'une matrice nouvelle, souvent hostile à leurs déplacements.

Parmi ces nouvelles barrières, les routes peuvent agir de manière similaire aux rivières, créant des corridors de dispersion dont les bordures facilitent la migration mais dont la traversée peut s'avérer risquée, voire impossible (Forman et Alexander, 1998; Andrews *et al.*, 2008; Shepard

et al., 2008). Selon les espèces, ce phénomène peut limiter ou arrêter totalement la dispersion entre des populations et donc, de par l'interruption du flux génique, isoler les populations au niveau génétique.

1.6 : La problématique des petites populations

Face à la disparition rapide des aires naturelles, un des plus importants défis à la conservation des populations animales est de préserver des populations de peu d'effectifs, isolées et vivant dans des habitats réduits (Frankham, 1995; Frankham, 2010). Le fait de travailler avec des habitats de petite taille impose une situation complexe au niveau de la conservation à long terme des populations. Effectivement, il est reconnu que plus l'habitat est grand, plus sa capacité de support est grande et qu'une population peut contenir d'individus (Gibbs, 2001). Le simple fait d'inclure un plus grand nombre d'effectifs rend la population moins sensible aux fluctuations stochastiques de cet environnement (MacArthur et Wilson, 1967). Cette population d'un plus grand effectif (N) peut alors comporter un plus grand nombre de reproducteurs qui contribueront à la génération suivante et donc, une plus grande taille efficace (N_e). Une plus grande taille efficace limite la vitesse à laquelle cette population perdra des allèles en raison de la dérive génique, de la sélection naturelle et divergera des populations environnantes (Dobzhansky et Pavlovsky, 1957; Montgomery *et al.*, 2000). Effectivement, chez les petites populations, la diversité génétique se perd plus rapidement en raison d'une dérive génique accrue.

De nombreuses études se sont intéressées à la relation entre les populations et la taille des habitats et à la taille minimale d'habitat à protéger pour assurer la conservation des populations (Bender *et al.*, 1998; Fahrig, 2001; Kjooss et Litvaitis, 2001; Tear *et al.*, 2005). Au niveau de la taille efficace, il semble y avoir d'importantes divergences dans la littérature autour du nombre

de reproducteurs nécessaires pour éviter la détérioration de la diversité génétique. Effectivement, des études prenant place dans des conditions d'équilibre mutation-dérive ou sous sélection balancée tendent vers une taille efficace de $N_e=500-1000$ pour maintenir la diversité génétique à long terme (Lande et Barrowclough, 1987; Franklin et Frankham, 1998; Frankham, 1999). D'autre part, d'autres études basées sur l'équilibre mutation-dérive optaient pour un N_e de 4500 (Franklin, 1980), d'autres incluant la sélection préconisaient un N_e de 2000 (Schultz et Lynch, 1997; Reed et Bryant, 2000; Whitlock, 2000) alors que d'autres se basant sur la variation temporelle des populations naturelles visaient plutôt un N_e de 1500-5000 individus (Thomas, 1990; Reed et Hobbs, 2004). Un consensus est nécessaire pour déterminer les conditions qui définissent une population minimale viable (Reed, 2005).

D'autre part, de nombreuses études abordent la question en fonction de la taille de l'habitat et tendent à dire qu'il existe un seuil d'habitat spécifique, nommé le seuil d'extinction, sous lequel une population n'est plus capable de se maintenir et subit un effondrement démographique (Diaz *et al.*, 2000; Fahrig, 2003; Gibbs, 1998; Kareiva et Wennergren, 1995 ; Lande, 1987 ; Vance *et al.*, 2003). Cette hypothèse du seuil d'extinction s'oppose à une vision proportionnelle de la relation entre la taille de l'habitat et la taille de la population (Figure 1.3).

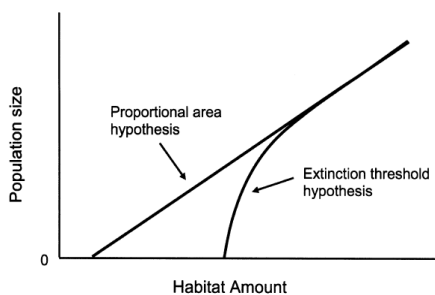


Figure 1.3 : Hypothèses sur la relation entre la taille de population et la quantité d'habitat

disponible. Tiré de Fahrig, 2003 (permission de l'éditeur accordée, No. 11345174)

Malgré leurs différences, les hypothèses illustrées convergent vers deux conclusions importantes : premièrement, davantage de superficie d'habitat signifie un meilleur potentiel de survie pour les populations animales et deuxièmement, la perte des milieux naturels les rapproche de leur extinction.

1.7 : Le milieu insulaire

Les systèmes insulaires présentent souvent des populations terrestres qui sont isolées par des plans d'eau. Cet isolement des populations terrestres résulte du fait qu'elles sont souvent moins mobiles dans le médium aquatique que sur la terre, limitant le contact par la migration avec les populations avoisinantes. Évidemment, des populations situées sur une même île peuvent être isolées à des degrés variables et même isolées entre elles, ce qui dépend de leur capacité à surmonter les défis à la dispersion et à maintenir un contact avec d'autres populations par la migration.

Les habitats de petite taille offrent une capacité de support réduite et imposent une limitation démographique aux populations qui s'y trouvent, phénomène particulièrement marqué chez les petites îles (Bender *et al.*, 1998; Gibbs, 2001; MacArthur et Wilson, 1967). Les populations de petite taille sont plus susceptibles de s'éteindre pour des raisons démographiques ou génétiques (Frankham, 1997). Au niveau génétique, les populations animales insulaires présentent également une vulnérabilité accrue en raison de leur diversité génétique réduite, intimement liée à l'effet fondateur et à la dérive génique (Allendorf, 1986 ; Kimura, 1969; James, 1971).

1.8 : Problématique

Les activités anthropiques affectent la grande majorité des habitats, dont ceux que l'on retrouve sur les îles, qu'elles soient océaniques ou continentales. Elles sont responsables d'un accroissement considérable du taux d'extinction des espèces, en particulier sur certains sites insulaires considérés comme des points chauds de biodiversité par l'UICN dont les Caraïbes et l'archipel indonésien (Lorvelec *et al.*, 2007 ; Sodhi *et al.*, 2004; Wilson, 2006)

Cette vulnérabilité accrue des populations insulaires met en relief la nécessité de comprendre les menaces auxquelles elles font face dans un monde où les activités humaines réduisent l'abondance et la taille des habitats naturels disponibles. Ces populations sont non seulement menacées à court terme par les effondrements démographiques liés à la destruction d'habitat mais à moyen terme également, car leur potentiel évolutif se voit également compromis par la perte de diversité génétique (Frankham, 1999; England *et al.*, 2003). De manière à pouvoir assurer leur persistance et développer des mesures de conservation efficaces, il est primordial de comprendre comment répondent les populations à la perte d'habitat en situation insulaire. Bien qu'il soit reconnu que le développement urbain puisse induire des réductions de populations et des extinctions, très peu d'études documentent l'effet de la perte d'habitat sur la diversité génétique des populations insulaires. Des études récentes démontrent que la biodiversité des parcelles d'habitat isolées est influencée par la composition de la matrice avoisinante et par les effets de bordure, affectant en retour la connectivité des habitats, le flux génique entre les populations et leur démographie (Laurance, 2008; Prevedello et Vieira, 2010). La différence de perméabilité entre la matrice aquatique et la matrice urbaine devrait donc induire une réponse différente des populations insulaires à la perte d'habitat par rapport aux

populations continentales isolées par le développement urbain. Comment la destruction et la réduction des milieux naturels par l'urbanisation affecte-t-elle la diversité génétique des populations? Quelle quantité d'habitat est-il nécessaire de préserver pour maintenir la diversité génétique et le potentiel adaptatif des populations lorsqu'elles sont situées sur des îles?

Répondre à ces questions peut s'avérer épineux car interpréter la diversité génétique de populations dans un système d'îles nécessite une certaine connaissance de l'origine des populations étudiées. De plus, il est souvent difficile de comparer les populations des îles perturbées à des populations de même espèce sur des îles indemnes et les données biologiques pré-colonisation pour l'espèce en question sont souvent inexistantes. Néanmoins, il existe des systèmes d'îles où l'on retrouve des populations de même origine perturbées à des degrés variables et dont le contexte permet la mise en relief des impacts humains.

1.9 : Objectifs

Dans cette étude, il est question de mesurer l'impact de la réduction des habitats en raison du développement urbain sur des populations insulaires au niveau de leur diversité génétique. De manière à bien cerner l'ampleur du phénomène dans ce système d'étude, il est d'abord nécessaire d'éviter deux pièges : tout d'abord d'attribuer à la destruction d'habitat une perte d'allèles historique plutôt liée à la colonisation ou encore de comparer des populations dont la diversité génétique provient de sources différentes.

Pour éviter le biais de l'effet fondateur induit par la colonisation des différentes îles, il est nécessaire d'obtenir une vision globale de l'organisation génétique à travers la région. La comparaison de la diversité observée sur le continent à celle observée dans les différentes îles permet alors d'interpréter la perte d'allèles liée au passage d'une île à une autre.

En observant le portrait génétique global de la région, il est ensuite possible d'identifier les populations sources qui ont colonisé les îles, ce qui permet d'éviter la comparaison de populations aux sources différentes, ce qui biaiserait le signal de perte d'allèles lié à la perte d'habitat.

Une fois ces deux étapes franchies, les populations de même origine pourront être comparées entre elles de manière à mettre en relief si celles qui se retrouvent dans des habitats réduits ont perdu de la diversité génétique en raison de la perte d'habitat. De cette façon, il sera possible d'avoir une bonne estimation de l'effet de la perte d'habitat liée développement urbain sur les couleuvres des îles de la région métropolitaine de Montréal. De plus, le fait de comparer plus d'une espèce permettra d'interpréter leur réponse à l'anthropisation du territoire à la lumière de leurs différences. L'utilisation de deux espèces offre néanmoins un faible taux de puissance statistique et une réponse différente observée entre deux espèces à un même phénomène pourrait résulter d'une combinaison de caractères ou encore d'un caractère non étudié (Garland et Adolph, 1994). Dans un contexte n'offrant pas de réplication au niveau des traits étudiés, les différences dans la réponse au phénomène d'intérêt devront donc être interprétées avec précaution.

1.10 : Contexte géographique : la région métropolitaine de Montréal

La région de Montréal présente une situation de métropole en milieu insulaire où les populations d'animaux terrestres se voient doublement isolées. Non seulement les espèces des habitats périurbains de la région sont-elles isolées par le développement de cette ville en pleine expansion mais la situation insulaire de plusieurs populations limite encore davantage leurs interactions au niveau démographique et génétique. Un tel contexte est idéal pour mesurer l'impact de la perte d'habitat sur des populations faisant face à l'expansion démographique dans un contexte d'archipel.

Sur le plan géographique, la région métropolitaine englobe plus de 380 îles de tailles variées au sein de l'archipel d'Hochelaga, un réseau d'îles d'une superficie totale de 4047km² bordées par le fleuve Saint-Laurent, la Rivière des Mille-Îles, la Rivière des Prairies, le lac Saint-Louis et le lac des Deux-Montagnes (Montréal en statistiques, 2014 ; Figure 1.4). Cette région présente un paysage insulaire composé d'une mosaïque très hétérogène d'habitats, passant des habitats datant de l'ère précoloniale à des sites complètement développés. Ces derniers ont augmenté de manière significative depuis les dernières années, notamment en raison de l'explosion démographique de la région. Effectivement, les municipalités de Montréal et de Laval, entre 1871 et 2006, ont vu leur population augmenter respectivement de 1147,2% et de 3892,6% (ISQ, 2008). Cette subite expansion humaine est en grande partie responsable de la perte des habitats naturels au profit des activités anthropiques et impose des défis croissants à la conservation de la faune et de la flore autour de la métropole.



Figure 1.4 : Vue aérienne de la grande région métropolitaine de Montréal (NASA, 2011)

Une grande quantité d'organismes vivant dans les habitats périurbains comme celui de Montréal font désormais face à de nombreux défis quant à leur survie à court et à moyen terme. À court terme, la modification et la destruction des milieux naturels affectent directement la démographie (Jackson et Fahrig, 2011 ; Marzluff, 2005; Vandergast *et al.*, 2009). À plus long terme, la perte de diversité génétique liée aux goulots d'étranglement réduit le potentiel adaptatif des populations et l'isolement des populations lié aux infrastructures urbaines s'ajoute à la condition insulaire de Montréal. Cet isolement entraîne la limitation ou l'interruption du flux génique, laissant alors cours à la différenciation des populations sur les îles de la région. Le développement d'une telle métropole en milieu insulaire peut donc comporter un impact au

niveau démographique et génétique, affectant survie et l'évolution des organismes qui l'entourent.

1.11 : Les couleuvres

Tout d'abord, de manière à détecter les effets de la perte d'habitat sur l'organisation génétique des animaux, il est important d'en comparer les impacts sur des espèces qu'on présume sensibles au phénomène étudié. De plus, la comparaison des impacts sur des espèces présentant des différences comportementales permet d'extrapoler les résultats de l'étude sur davantage d'organismes qu'en étudiant une seule espèce. Il est donc avantageux d'étudier des espèces qui comportent des différences morphologiques ou comportementales qui pourraient avoir un impact sur leur organisation génétique à travers le paysage. Ce faisant, il sera également possible d'interpréter la portée de ces différences dans le contexte d'étude donné.

Au niveau du choix des espèces, la situation des ectothermes par rapport à l'isolement des populations en milieu nordique est particulièrement intéressante puisqu'ils demeurent inactifs lors de la période hivernale. De ce fait, ils ne bénéficient pas de la connectivité rendue possible par la dispersion sur la glace comme le font de nombreux endothermes. Les populations hibernant sont donc plus susceptibles de demeurer isolées que les organismes qui n'hibernent pas. Effectivement, un certain nombre d'endothermes, dont les cerfs de Virginie, les renards, les coyotes, réussissent à traverser les cours d'eau sur la glace, minimisant alors l'effet de l'insularité sur leurs populations (Banfield, 1954 ; Fuller et Robinson, 1982; Ozoga et Harger, 1966).

La fragmentation d'habitat par les infrastructures humaines est reconnue pour affecter beaucoup

de petits organismes terrestres. Les routes, par leur bordure, s'avèrent largement utilisées par un grand nombre d'espèces comme corridor de migration, qu'il s'agisse d'espèces natives ou envahissantes (Forman et Alexander, 1998; Brown *et al.*, 2006; Tikka *et al.*, 2001). Cependant, la traversée des routes elles-mêmes augmentent drastiquement le taux de mortalité chez plusieurs espèces, ce qui limite le nombre de migrants capables de traverser et réduit le flux génique entre des populations se situant d'une part et d'autre de l'infrastructure (Bonnet *et al.*, 1999 ; Jackson et Fahrig, 2011; Clark *et al.*, 2010; Andrews *et al.*, 2008; Shepard *et al.*, 2008; Row *et al.*, 2007; Shine *et al.*, 2004; mais voir Klug *et al.*, 2011).

Les serpents sont des organismes particulièrement intéressants à étudier pour répondre à de nombreuses questions de nature écologique (Shine et Bonnet, 2000). Une de leurs caractéristiques importante est qu'ils présentent des comportements philopatrics qui proviennent, entre autres, de leur forte fidélité à leur site d'hibernation (Pisani, 2009; Blouin-Demers et Weatherhead, 2002 ; King et Lawson, 2001). Il a été suggéré que ce comportement s'est développé en raison du coût élevé à disperser et à utiliser un hibernacle inconnu (Shine et Mason, 2004). L'hibernacle possède des caractéristiques qui permettent aux individus qui y passent l'hiver d'y trouver un microclimat qui est critique à leur survie pendant la saison froide. Il peut s'agir de terriers, de fissures dans le roc, ou même de fourmilières, dont la profondeur et la composition entretiennent une température légèrement au-dessus du point de congélation permettant aux animaux qui y dorment de passer une période en conditions stables hors de danger du gel (Carpenter, 1953; Pisani, 2009). La forte philopatrie des couleuvres nordiques par rapport à leur site d'hibernation les expose à des goulots d'étranglements importants s'il venait à être altéré ou détruit, résultant en une organisation génétique à petite échelle géographique. De

plus, ces organismes sont sensibles à la perte d'habitat et sont isolés dans la saison chaude comme dans la saison froide. Ils s'avèrent donc des organismes particulièrement intéressants à étudier de manière à interpréter les impacts de la perte d'habitat sur les populations isolées par la philopatrie, l'hydrographie ainsi que l'anthropisation du paysage.

La région montréalaise ne comprend comme serpents que des espèces de la famille des *Colubridae*, les couleuvres (Desroches et Rodrigue, 2004). Les espèces de couleuvres retrouvées sur le territoire montréalais offrent un large éventail de différences comportementales et morphologiques qui en font des espèces particulièrement intéressantes à comparer.

1.11.1 : La couleuvre brune, *Storeria dekayi*

Au Québec, la couleuvre brune, *Storeria dekayi*, soulève un important problème de conservation puisqu'on ne la retrouve que dans la région montréalaise dont les habitats subissent une forte pression d'urbanisation. Il s'agit d'une espèce à écailles carénées, dont la coloration dorsale passe du brun crème au brun foncé et dont la coloration ventrale est plus pâle (Figure 1.5). Sa longueur varie entre 25 et 35cm et son alimentation se compose principalement de gastéropodes et d'annélides (Desroches et Rodrigue, 2004; Pouliot, 2008). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel au niveau de la taille, les mâles étant plus courts que les femelles et possèdent une queue plus longue que celle des femelles (King *et al.*, 1999). Au cours d'une année, des déplacements atteignant jusqu'à 600m ont été enregistrés et son domaine vital est estimé d'une superficie de 0.12 à 0.17 ha (Minton, 2001; Ernst et Ernst, 2003). Sa faible capacité de dispersion prédispose ses populations à se retrouver isolées par des obstacles de plus faible amplitude que d'autres espèces plus mobiles. L'aire de répartition de la couleuvre brune s'étend

du Honduras jusqu'au sud du Québec et de l'Ontario (Figure 1.6). Au Québec, son statut de conservation, d'après le Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs, en 2014, est celui d'espèce candidate à priorité intermédiaire selon les sous-comités de spécialistes des espèces (SSE) (MFFP, 2014; COSEPAC, 2014).

L'espèce se spécialise dans l'occupation de terres en friche et de premiers stades de régénération lors de la période estivale. Lors de la saison froide, elle trouve refuge dans des crevasses, des fourmilières ou des terriers (Carpenter, 1953; Pisani, 2009 ; Pouliot, 2008). On retrouve principalement la couleuvre brune dans des terrains vagues et des zones agricoles abandonnées avec un couvert végétal très ouvert et herbacé (asclépiade, armoise, astéracées, bardanes, marguerite, chicorée, cornouiller stolonifère, verge d'or, ...). On estime que sa colonisation de la région remonte au retrait des glaciers du post-Pléistocène, comme pour la majorité des couleuvres membres de la famille des *Natricinae* retrouvées au Québec de nos jours (Placyk *et al.*, 2007). La capacité de la couleuvre brune à subsister dans de très petits habitats, même très perturbés, lui a mérité le surnom de serpent des villes (Pouliot, 2008). Des rapports récents suggèrent que les populations de cette espèce font face à une perte d'habitat accélérée au Québec en raison du manque de protection associé à son habitat préférentiel (Ouellette et Rodrigue, 2006 ; Pouliot, 2008). À ce jour, peu d'études génétiques ont été réalisées sur cette espèce.

Le cycle vital de cette espèce ovovivipare comprend des accouplements printaniers au mois d'avril, suivi de la mise au monde de 14 petits en moyenne, entre juillet et septembre (Desroches et Rodrigue, 2004; King, 1993). La couleuvre brune atteint généralement la maturité sexuelle vers l'âge de deux ans chez les mâles et chez les femelles (Kofron, 1979). Leur longévité à l'état

sauvage demeure inconnue mais un spécimen captif aurait survécu plus de sept ans dans un zoo (Ernst et Ernst, 2003).



photo P. Lamarre

Figure 1.5 : Couleuvre brune, *Storeria dekayi*

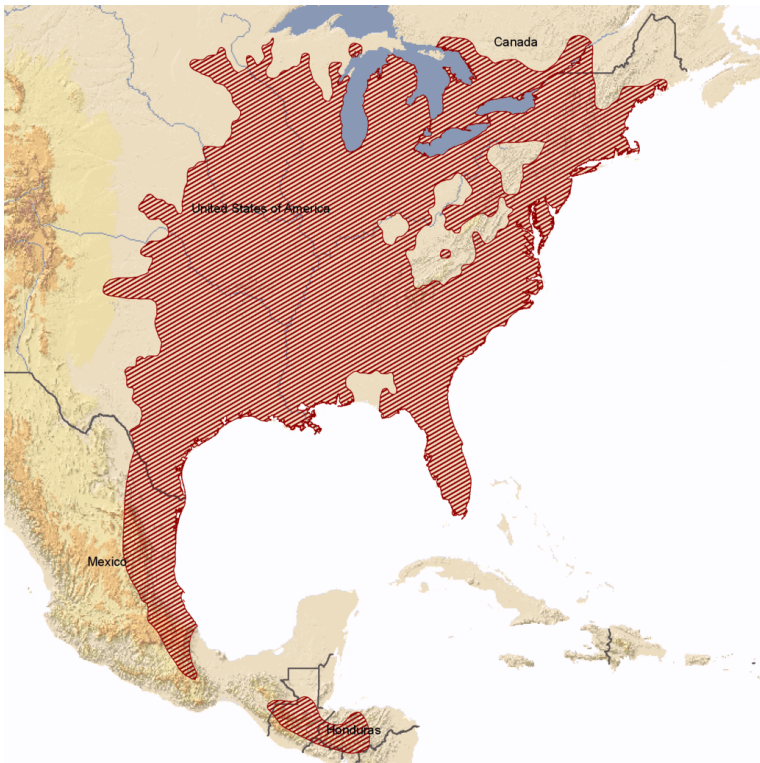


Figure 1.6 : Aire de répartition de la *S. dekayi*, UICN 2013 (UICN Red List, 2013)(permission de diffusion accordée le 22-04-2015)

1.11.2 : La couleuvre rayée, *Thamnophis sirtalis*

La couleuvre rayée, *Thamnophis sirtalis*, est une espèce de serpent généraliste très répandue en Amérique du Nord, notamment dans le sud du Canada ainsi que dans la majorité des États-Unis (Figure 1.8). Il s'agit d'une couleuvre noire pouvant atteindre une longueur au-delà de 1m de long et dont le nom provient de son patron de coloration avec des bandes noires bordées de bandes jaunes, oranges ou rouges (AARQ, 2014) (Figure 1.7). Elle se nourrit également de gastéropodes et d'annélides, mais également de poissons et d'amphibiens (Gregory et Nelson, 1991; Desroches et Rodrigue, 2004). Comme la couleuvre brune, elle aurait colonisé la région peu après le retrait des glaciers, au début de l'Holocène (Pouliot, 2008; Placyk *et al.*, 2007). Sa

capacité de dispersion lors de la période active annuelle se trouve largement supérieure à celle de la couleuvre brune, soit de plus de 10km par période active et son domaine vital est estimé entre 0.24 et 0.84 ha (Fitch, 1965; Freedman et Catling, 1979; Gregory et Stewart, 1975). La couleuvre rayée fait partie des serpents les plus abondants et fréquemment étudiés en Amérique du Nord (de Queiroz, 2002).

Au niveau de son cycle vital, la couleuvre rayée est une espèce ovovivipare qui s'accouple au printemps, lors de l'émergence des hibernacles, en une impressionnante saillie décrite comme une « boule d'accouplement ». Lors de cet événement, des centaines de mâles, sortis les premiers du site d'hibernation, tentent de s'accoupler avec les premières femelles à émerger, résultant en une haute fréquence des paternités multiples dans les portées de couleuvres rayées (McCracken G. F. *et al.*, 1999). Suite à cet événement, les individus se dispersent et les femelles donnent naissance à des portées moyennes de 17 petits vers le milieu de l'été (Gregory et Larsen, 1996). Les couleuvres rayées atteignent la maturité sexuelle vers deux ans et peuvent atteindre une longévité de 8 ans (Bronikowski et Vleck, 2010 ; Carpenter, 1953; Clesson *et al.*, 2002).



photo P. Lamarre

Figure 1.7 : Couleuvre rayée, *Thamnophis sirtalis sirtalis*

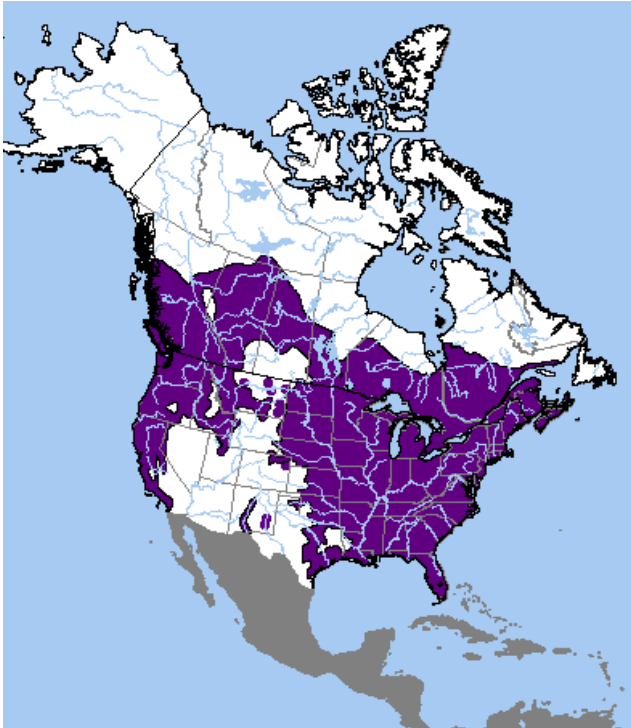


Figure 1.8 : Aire de répartition de la *T. sirtalis*, tiré du NatureServe Explorer (NatureServe, 2014) (permission de diffuser accordée le 06-05-2015)

1.12 : Hypothèses et prédictions

La première hypothèse de ce projet est que les deux espèces étudiées présenteront des différences au niveau de la distribution de leur diversité génétique en raison de l'effet fondateur lié à la colonisation des îles. Considérant le contexte géographique de l'étude composé de nombreuses îles ainsi que les caractéristiques des deux espèces étudiées, *S. dekayi* présenterait un effet fondateur plus marqué dans les îles de la région montréalaise que *T. sirtalis* en raison de sa moins bonne capacité de dispersion.

La seconde hypothèse de cette étude est que les deux espèces présenteront une réponse différente à la taille d'habitat dans lequel elles sont confinées en raison de différences au niveau de leur

domaine vital et de leur densité de population. Le domaine vital de *S. dekayi* étant plus petit que celui de *T. sirtalis* et cette dernière étant capable de maintenir de hautes densités de populations dans des habitats restreints, la diversité génétique de *S. dekayi* devrait être moins affectée que celle de *T. sirtalis* par la réduction de la taille de leur habitat.

CONTRIBUTION DES COAUTEURS

L'article suivant, ainsi que le mémoire lui-même, sont tous deux issus de mon travail personnel, réalisé au cours de ma maîtrise. Ce projet de recherche est né de mon initiative dans le laboratoire de Denis Réale de l'UQÀM, au cours de mon baccalauréat en biologie à l'UQÀM, alors supervisé par Denis Réale, Emmanuel Milot et encadrée par Bernard Angers de l'Université de Montréal. Initialement basée uniquement sur les données génétiques de la couleuvre brune, cette étude s'est ensuite poursuivie dans le laboratoire de Bernard Angers pour donner cours à ma maîtrise. Grâce à des données d'inventaires rendues disponibles par l'Atlas des Reptiles et Amphibiens du Québec (AARQ) et à la collaboration de nombreux groupes environnementaux, j'ai élaboré un plan d'échantillonnage et ai réalisé les travaux de terrain, suivi de près par Emmanuel Milot. La revue de littérature, la réalisation des travaux de laboratoire, analyses des résultats, leur interprétation et la rédaction ont été réalisées par moi et supervisées par Bernard Angers, qui a été présent dans toutes les étapes de ce projet à l'exception des travaux de terrain. Denis Réale et Emmanuel Milot ont également participé au processus de rédaction de l'article en tant que co-auteurs.

CHAPITRE II :

Article

Variation in the response of genetic diversity of insular snakes facing habitat loss

Cet article sera soumis pour publication prochainement :

Titre, auteur, coauteurs

Lamarre, P., Réale, D., Milot, E., Angers, B. (2015). Variation in the response of genetic diversity of insular snake populations facing habitat loss.

ACCORD DES COAUTEURS

1. Identification de l'étudiant et du programme

Philippe Lamarre,
2-235-1-0 M. Sc. En Sciences Biologiques

2. Description de l'article

Cet article sera soumis prochainement :

Lamarre, P., Réale, D., Milot, E., Angers, B. (2015). Variation in the response of genetic diversity of insular snake populations facing habitat loss.

3. Déclaration de tous les coauteurs autres que l'étudiant

À titre de coauteur de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Philippe Lamarre publie cet article dans son mémoire de maîtrise qui a pour titre « Variations dans la réponse de la diversité génétique de populations de couleuvres insulaires faisant face à la perte d'habitat ».

Bernard Angers

Coauteur



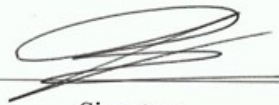
Signature

2 JUN 2015

Date

Denis Réale

Coauteur



Signature

02.06.2015

Date

Emmanuel Milot

Coauteur



Signature

28 MAI 2015

Date

2.1 : RÉSUMÉ

La région métropolitaine de Montréal est formée de nombreuses îles à la jonction du fleuve Saint-Laurent et de la rivière des Outaouais, isolant ainsi les populations insulaires en fonction de distances respectives ainsi que des courants. Ce système offre un contexte idéal pour évaluer l'effet de la perte d'habitat liée à la pression d'urbanisation dans un paysage métropolitain insulaire ou en situation d'archipel. La présente étude a pour objectif de comparer l'effet de la perte d'habitat sur la diversité génétique de deux serpents très distincts, *Storeria dekayi* et *Thamnophis sirtalis*. Des analyses réalisées à l'aide de marqueurs microsatellites révèlent une plus importante structure génétique entre les populations de *S. dekayi* ($F_{ST}=0,19$) qu'entre celles de *T. sirtalis* ($F_{ST}=0,07$) dans la région montréalaise. Chez les deux espèces étudiées, la majorité des populations des habitats réduits présente une richesse allélique moyenne comparable à celle observée dans les habitats plus vastes. Néanmoins, certaines populations présentent des réponses différentes, dont des traces de goulots d'étranglement, une perte de richesse allélique ou encore une importante modification des fréquences alléliques. Au niveau régional, les résultats présentent une importante perte de diversité génétique chez les couleuvres se trouvant sur le continent alors que les populations insulaires de la région montréalaise constituent désormais un réservoir de diversité génétique. De plus, cette étude démontre que les effets de la perte d'habitat peuvent être très spécifiques à chaque situation et que la détection de traces génétiques d'un tel phénomène peut nécessiter un contexte logistique très particulier. Un nombre croissant de publications reportent une absence de signature génétique suite à la perte d'habitat chez des oiseaux et des mammifères. Il s'agit de la première étude témoignant de ce phénomène chez les reptiles.

2.2 : ABSTRACT

The Montreal metropolitan community includes numerous islands located at the confluence of the Saint-Lawrence and Ottawa Rivers. In such a fragmented landscape, dispersal of animals is limited by the distance between islands as well as the currents. This system offers an ideal context for the study of the effects of habitat loss on the genetic diversity of animal populations located on islands or archipelagos. This study seeks to assess the effects of habitat area by comparing the organization of genetic diversity of two highly distinct snake species, *Storeria dekayi* and *Thamnophis sirtalis*. Analysis realized with microsatellite markers reveals a much stronger genetic organisation in *S. dekayi* ($F_{ST}=0.19$) than in *T. sirtalis* ($F_{ST}=0.07$) in the Montreal area. For both studied species, most populations found in reduced habitats showed similar genetic diversity to what was observed in larger habitats. Nevertheless, some populations showed different responses to the loss of habitat, including traces of genetic bottlenecks, a loss in mean allelic richness or an important alteration of their allelic frequencies. At the regional level, the results reveal an important loss of genetic diversity in the continental snake populations and that the insular populations of the Montreal area now constitute a reservoir of the remnant genetic diversity. Moreover, this study not only demonstrates that the genetic response to habitat loss can be very case-specific, but also that to detect traces of such a phenomenon can require a very particular framework. A growing number of publications based on birds and mammals have reported the absence of a genetic signature following a habitat loss. This is the first study to report this phenomenon in reptiles.

2.3 : INTRODUCTION

The loss of habitat resulting from urban development, exploitation of natural resources as well as changes in land uses has been recognized as the major causes for the loss of diversity (IUCN, 1980). Genetic diversity plays a fundamental role in population persistence, adaptation and evolution (Lande, 1988; Frankham, 1995; Hartl, 2000; Reed & Frankham, 2003; Jump *et al.*, 2009). It has been demonstrated that declining populations are adversely affected by genetic factors before they were driven to extinction (Amos & Balmford, 2001; Spielman *et al.*, 2004). As a result, demographically decreasing populations are expected to show signs of adverse genetic conditions, such as a loss of genetic diversity, which is typically measured by using heterozygosity or allelic richness (Hartl, 2000). Understanding these signs of decline can be of critical importance to develop proper management tools to preserve genetic diversity, such as short and long term conservation plans (Jump *et al.*, 2009 but see Kirk & Freeland, 2011).

Historically, metropolitan centers have often developed along waterways and on islands for the strategic military and commercial advantages they offer (Rodrigue, 2013). It has also been demonstrated that animal populations found on islands were more vulnerable to extinction than continental populations of the same species (Frankham, 1997). Not only are they isolated from other populations, they often live in smaller habitats and therefore, are typically of smaller size, which increases their vulnerability to environmental and demographic stochasticity, making them more prone to extinction (Wilson & MacArthur, 1967). They are also more likely to go extinct following genetic processes that reduce effective population sizes and fitness (Kimura & Crow, 1964; Brook *et al.*, 2002; Frankham, 1997; Frankham & Ralls, 1998; Frankham, 1998; Keller & Waller, 2002).

In this study, we do not address the matter of habitat loss explicitly, as it would require extended historical knowledge of local habitats, which is ambiguous for meadows and open habitats since their occurrence is intimately linked to local disturbances followed by a quick vegetal succession. Although human activities can create such habitats, the development of urban infrastructures such as buildings and roads result in a reduction in their size and abundance, confining animal populations to ever shrinking and precarious habitat patches. This paper will mainly focus on the relationship between the genetic diversity of animal populations and the

amount of habitat in which they occur.

Many studies have addressed the relationship between genetic diversity and the amount of suitable habitat size, notably to determine the area requirements to preserve minimum viable populations (Wenny *et al.*, 1993; Howells & Edwards-Johnes, 1997; Wolf & Harrison, 2001; Vergeer *et al.*, 2003). Nevertheless, comparing populations without taking into account their respective origins may result in potentially inadequate comparisons. For example, inferring the genetic consequences of a given phenomenon when comparing populations that initially differed in their genetic diversity could provide a false signal and lead to erroneous conclusions. Considering populations sharing a common past, such as a similar colonisation history, may then avoid the confounding effects of an historical signal.

Moreover, the assessment of the relationship between area and genetic diversity may be hampered by gene flow within population systems, allowing for genetic rescue and permitting the persistence of more alleles than could be maintained at mutation-drift equilibrium (Alcala *et al.*, 2013; Alcala & Vuilleumier, 2014). Doing this could induce an overestimation of the genetic diversity that can be maintained at a given habitat size. Conveniently, island populations of terrestrial species often provide the advantages of being weakly connected through gene flow and of comprising tractable founding populations, reducing the potential effect of genetic rescue on their genetic diversity (Frankham, 1997).

The aim of this paper is twofold: first, we compare the genetic diversity of island populations and take into account the diversity of the continental populations to control for population origins, then we measure the impact of the remnant patch size on the genetic diversity of populations.

The study was performed in the Montreal city area (Canada), which is composed of a natural network of 380 islands. During the last century, anthropization of islands and continental shores increased considerably, imposing major habitat reductions to local animal populations (Kerr & Cihlar, 2004; Tardif *et al.*, 2005). Snakes were used as they demonstrate a wide range of ecological differences such as biological requirements, population densities, dispersal ability, as

well as variable degrees of tolerance to the natural and human-induced parameters affecting them, making them ideal study organisms to examine ecological questions with (Shine & Bonnet, 2000). In this paper we compared two species of snakes in the Montreal area, differing notably in their dispersal ability, which will provide a valuable insight in the possibility for genetic rescue within the geographical system: the Dekay's brown snake, *Storeria dekayi*, and the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. Genetic rescue is the recovery of lost genetic material due to gene flow after a disturbance. Nevertheless, two-species studies are problematic when trying to infer ecological questions due to their low statistical power and risk that a difference in response may result from a non-studied difference between the studied species (Garland & Adolph, 1994). The intent of this paper is not to quantify the impact of the dispersal ability, which would require a multi-species framework in order to control for the other ecological differences between the studied species. The interpretation of the potential genetic rescue in this system due to differences in between *S. dekayi* and *T. sirtalis* must therefore be interpreted cautiously. The Dekay's brown snake, a 25-30 cm long snake, is fairly sedentary, rarely disperses over 600m in the same year and is characterised by a home range ranging from 0.12 to 0.17 hectares (Minton, 2001; Ernst & Ernst, 2003). It is a widely distributed species across Eastern North America but is facing local decline in the province of Québec (Ouellette & Rodrigue, 2006). Its persistence in high densities on very small habitat patches in urban landscapes gave it the nickname of the 'city snake' (Pouliot, 2008). On the other hand, the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*, is widely distributed in northern North America and has been described as an extreme generalist (Blaesing, 1979; Rodrigue & Desroches, 2004). The garter snake, a medium sized snake of up to 80 cm, can disperse over distances reaching over 10 km within a single year and is characterised by a home range of 0.24-0.84 hectares (Fitch, 1965; Freedman & Catling, 1979; Gregory & Stewart, 1975). These two species have been shown to demonstrate very different levels of population structure at small geographical scales, in the Lake Erie region, Ontario (King & Lawson, 2001).

Consequently, we will test the hypothesis that there are differences in the distribution of the genetic diversity of both species across the study system. We expect that 1) because of its higher dispersal ability, *T. sirtalis* should show a lower among-populations genetic differentiation than *S. dekayi*; 2) the extent of the founder events should be lower for *T. sirtalis* than for *S. dekayi*;

3) demographic events prior to human colonisation are expected to affect both species; and 4) because of *S. dekayi*'s ability to maintain high population densities in disturbed habitats its populations are expected to be less affected than *T. sirtalis* by their amount of habitat and therefore show higher genetic diversity in the remaining habitat patches.

2.4 : METHODS

2.4.1 : Sampling sites

Individuals were sampled from 11 sites distributed across the region, including habitats of various sizes (Figure 1; Table S1). These sites were selected based on the knowledge of occurring *S. dekayi* populations and *T. sirtalis* was presumed to be found in sympatry. These sites were documented in the Québec Reptile and Amphibian Atlas database (Société d'Histoire Naturelle de la Vallée du Saint-Laurent, 2010).

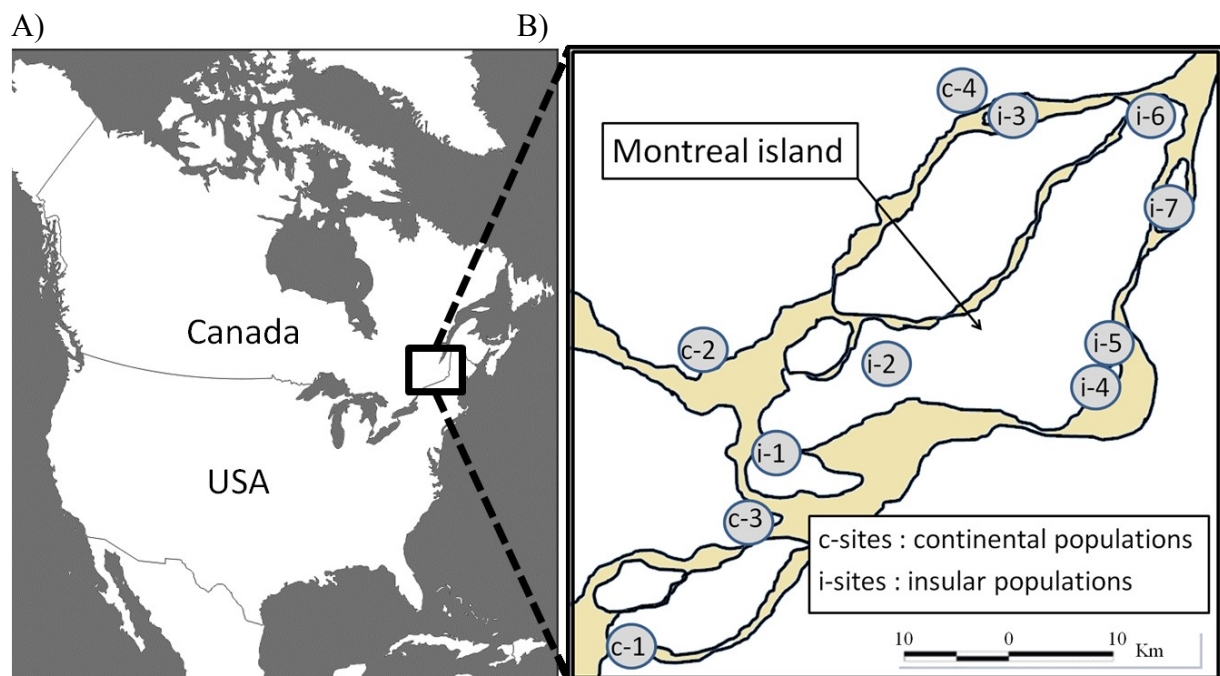


Figure 1 : Geographic distribution of the sampling sites with A) North-America and B) a closeup of the Montreal area

The sampling method was adapted from a USDA multiple species sampling protocol and, at each site, roofing shingles were installed at 15 meters intervals (Manley *et al.*, 2006). Animal

were caught by hand, administered a 2% lidocaine hydrochloride solution (Xylocaine ®) as a local anesthetic and a tissue sample was taken by removing 3 mm from the tip of the tail with a sterile surgical blade, which was then preserved in 95% ethanol.

The habitat size was calculated using the Quantum GIS software and woody areas were subtracted for *S. dekayi* to better represent its habitat preferences (QGIS Development Team, 2014) (Table S1). Highly disturbed areas undergoing early vegetal succession were included but small adjacent areas were not considered as part of the habitat if they did not connect directly with it.

2.4.2 : DNA extraction and amplification

Total DNA was extracted using a DNeasy Blood & Tissue kit (Qiagen®, Austin, USA). The PCR amplifications were performed in a 12.5µl volume with 1X Taq buffer (Feldan®, Quebec, Canada), 0.5µg dNTP (2.5mM), 1,0µg of each primer, 2,0µg DNA and 0.04µg Taq polymerase (5 units/µL). The PCR conditions were as follow: 92°C for 30 sec, then 92°C for 20 sec, annealing temperature (Table 1) for 10 sec, and 68°C for 10 sec and the final elongation lasted 5 minutes at 68°C. The steps 2 to 5 were repeated 45 times.

2.4.3 : Test of molecular markers

In total, 35 loci were tested for *S. dekayi* and *T. sirtalis* (Table S2). They were tested for linkage disequilibrium and Hardy-Weinberg equilibrium with a heterozygote deficit test in GENEPOP v 4.2 to avoid markers presenting null alleles. Markers were tested on the most densely populated sites, notably i-3 for *S. dekayi* and i-6 for *T. sirtalis* (Table 2) as these sites are more likely to be found at equilibrium. The loci at or near equilibrium were then investigated for null alleles using MICRO-CHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004).

2.4.4 : Populations and diversity

We inferred HWE probability in each of the studied populations in GENEPOP (Table 2) and corrected for increased type I error with multiple exact tests by using a Benjamini-Yekutieli (B-Y) correction, a modified False Discovery Rate (FDR) procedure which is less conservative than

the Bonferroni correction and recommended while investigating multilocus data (Benjamini & Yekutieli, 2001; Narum, 2006; Rice, 1989). Populations deviating from HWE were further investigated for internal genetic structuring by using FLOCK v 3.1 (Duschesne & Turgeon, 2012). The allelic richness was used to infer the reduction in effective population size because it takes much more time to recover from a disturbance and is less dependent on post-bottleneck growth rate than expected heterozygosity, H_E (Nei *et al.*, 1975; Allendorf, 1986). Moreover, the number of alleles is a measure that is more sensitive than heterozygosity to the presence of rare alleles, which can play an important role in evolutionary potential (James, 1971; England, 2003; but see Reed & Frankham, 2001 and Chapman *et al.*, 2009).

The absolute number of alleles per population was determined by using GENEPOP. The mean allelic richness was obtained first by controlling for sample size by using the rarefaction method in the software FSTAT v.2.9.3 (Goudet, 1995) and then by calculating the average number of alleles per locus (Petit *et al.*, 1998). The proportions of private alleles for each population were calculated relatively to the total amount of alleles within the study system and were also calculated in relation the total amount of alleles found throughout the islands.

To assess the impact of human activities on genetic diversity and to avoid a false diversity signal, the compared populations have to share a common genetic origin. To disentangle the effects of distinct origins from demographic events, the private alleles were used (bottlenecks reduce the number of alleles but do not provide new ones). The proportions of private alleles were compared by using a two-tailed proportion test. Populations presenting significant proportions of private alleles would then be excluded from the habitat-diversity analyses.

2.4.5 : Genetic structure

GENEPOP was used to determine if the populations were significantly differentiated from one another using a pairwise exact test of genic differentiation (Raymond & Rousset, 1995). We estimated the global F_{ST} index of Weir and Cockerham (1984) in FSTAT. Population differentiation was assessed in GENEPOP with a pairwise population differentiation test and pairwise F_{ST} values were used to establish the extent of that differentiation. We assessed the population structure with a clustering analysis in the software FLOCK which, in opposition to

the commonly used STRUCTURE, does not prove sensitive to the HWE conditions (Pritchard J.K *et al.*, 2000; Duschesne & Turgeon, 2012). This analysis was performed in order first, to test whether the insular populations were different from their potential founder populations and secondly to see if the continental populations were composed of different groups. The detection of genetic structuring in continental populations was necessary to choose which continental populations to use while measuring the extent of the founder event due to the colonization of the islands.

The three continental populations were then tested for significant differentiation from each other by using GENEPOP. Contribution of each continental population to the foundation of the island populations was investigated by conducting tests for genetic proximity using a 3D correspondence factor analysis (AFC) on population data using GENETIX v. 4.05 (Belkhir *et al.*, 2004). The AFC is a chi-square based method which studies the inertia within a dataset, organizes the variation into hierarchical factors and projects the data according to the produced axes (Benzécri, 1982). A tighter cluster including some of the continental populations would suggest a contribution to the insular genetic material by migration. The sources of genetic variation, notably among groups (F_{CT}), among collections within groups (F_{SC}) and among all collections (F_{ST}), were investigated by using a hierarchical AMOVA in the software Arlequin (Excoffier & Lischer, 2010). All retained loci were used: 8 loci for *S. dekayi* and 7 for *T. sirtalis*. Continental and insular populations were described as distinct regions.

2.4.6 : Detection of genetic bottlenecks

Mutation-drift disequilibrium resulting from demographic perturbation was assessed using BOTTLENECK v.1.2.02 (Piry *et al.*, 1999). We used the stepwise mutation model (SMM) with 5% of two phase model (TPM) according to recommendation for microsatellite markers (Piry *et al.*, 1999). Habitats showing bottlenecks in their *S. dekayi* population and not in *T. sirtalis* could result from a colonization effect, considering the relatively limited dispersal ability in *S. dekayi*. Using naturally bottlenecked populations to interpret the relationship between area and diversity would result in an underestimation of the genetic diversity than can be maintained at that given habitat size and will therefore be excluded from this analysis.

The different methods used to detect bottlenecks using molecular markers show a very limited statistical power and could lead to erroneous conclusions (Cornuet & Luikart, 1996; Luikart *et al.*, 1998; Perry *et al.*, 2012). Moreover, life-history traits and an underestimation of migration rates can also quickly cover the genetic traces of very recent population crashes, which leads to an increase in type II error, the failure to detect a genetic bottlenecks after a demographic crash (Keller *et al.*, 2001). To limit the possibility of such biases, we chose to perform three bottleneck detection tests proposed in the software BOTTLENECK (Piry *et al.*, 1999) and reviewed their p-values for statistical significance with a B-Y correction (Benjamini & Yekutieli, 2001).

2.4.7 : Correlation between allelic richness and patch size

To investigate the relationship between genetic diversity and the amount of suitable habitat, we compared allelic richness with the amount of open habitat as well as with open+forested habitat by using a Pearson correlation test. Roofing shingles is a sampling technique based on the thermoregulatory behaviour of snakes and should perform poorly on the forest floor where there is little sunlight. This technique could falsely lead us to the impression that the studied species does not occur in forested areas. We therefore also tested for a correlation, for both species, between genetic diversity and the amount of habitat, including woody areas, to test the assumption that only open areas were used by that *S. dekayi*, known as an open habitat specialist. ANCOVAs were performed in R version 3.0.3 (R Core Development Team 2014) on the insular populations to establish correlations for both mean allelic richness and proportion of private alleles according to longitude, latitude, and the amount of open and open+forested habitat in hectares as predictors. The ANCOVAs included the georeferenced coordinates of the sampled populations to take into account the possibility for fine-scale differences.

2.5 : RESULTS

2.5.1 : Sampling

A total of 254 brown snakes and 175 garter snakes were captured in 2010-2012 with an average of 25.1 individuals per site for *S. dekayi* and 18.7 for *T. sirtalis* (Table S1). The two species were found in sympatry in 10 out of the 11 sampling sites, but we gathered a single *T. sirtalis* sample in i-2. Capture success was significantly lower and more variable among sites for *T. sirtalis* than for *S. dekayi* (Table S1).

2.5.2 : Molecular markers

Over the 34 different markers tested with MICRO-CHECKER, 8 loci for *S. dekayi* and 7 loci for *T. sirtalis* did not reveal any large allele dropouts. The selected markers *StodL12*, *Nesi3* and *Ns μ 10* revealed the possibility for null alleles for *S. dekayi* while *Ts2* and *Stodk7* did so with *T. sirtalis*. The chosen markers presented allelic richness varying from 3 to 13 alleles and H_E from 0.290 to 0.673 in *S. dekayi*, while the number of alleles ranged from 3 to 30 and H_E varied between 0.339-0.868 in *T. sirtalis* (Table 1).

Table 1 : Details of the retained microsatellite markers for the two species

<i>S. dekayi</i>	A	Product size (bps)	(Repeat motif) Number of repeats	Ta°C	H_E	H_O	P	Source
<i>Ts2</i>	3	119-125	(AAT)10	52	0.290	0.417	0.5816	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts3</i>	9	176-231	(AAT)7	52	0.673	0.500	0.001*	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Te1Ca2</i>	6	164-192	(CA)20	52	0.536	0.542	0.324	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Nb1b10</i>	12	126-162	(GT)14	52	0.622	0.750	<0.001*	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb1b14ba</i>	4	140-146	(AC)22	52	0.323	0.292	0.034	S. Lougheed (unpublished data)
<i>StodL12</i>	7	320-358	(TTCTA)6	52	0.584	0.542	0.056	B. Angers (unpublished data)
<i>Nsμ3</i>	13	152-194	(CA)20	52	0.666	0.389	0.005*	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>Nsμ10</i>	10	136-164	(TG)22	52	0.666	0.125	<0.001*	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>T. sirtalis</i>								
<i>Ts2</i>	30	115-233	(AAT)10	52	0.868	0.400	<0.001*	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts3</i>	7	94-115	(AAT)7	52	0.708	0.938	0.01*	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts4</i>	5	152-168	(GT)7	52	0.528	1.000	<0.001*	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Te1ca50</i>	3	110-118	(CA)21	52	0.339	0.467	0.2549	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Nsμ2</i>	13	136-180	(AC)18	52	0.780	0.813	0.001*	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>StodL12</i>	12	274-524	(TTCTA)6	52	0.790	0.563	0.08	B. Angers (unpublished data)
<i>Stodk7</i>	5	126-136	(GA)10	56	0.587	0.313	<0.001*	B. Angers (unpublished data)

* : Significant departure from Hardy-Weinberg Equilibrium after Benjamini-Yekutieli (B-Y) correction

2.5.3 : Population diversity

We found that 6 populations in *S. dekayi* and 7 populations in *T. sirtalis* presented a significant departure from HWE for the two studied species (Table 2A and B). While random deviations from HWE are expected to occur occasionally due to sampling effect when using few loci and individuals, so many populations departures from HWE could imply that some of the conditions for equilibrium were not met in the studied populations. Populations were investigated for

internal substructuring with the software FLOCK (Duchesne & Turgeon, 2012), and we found evidence of intra-population subdivisions in most populations besides for c-1, i-2 and i-7 in *S. dekayi* and c-2, i-1 and i-7 in *T. sirtalis* (Table S5).

The number of alleles per population (R_A) for *S. dekayi* varied from 23 to 33 and H_E from 0.449 to 0.634. Surprisingly, the snakes from continental sites displayed less diversity than the insular ones. Continental sites contained a significantly higher allelic richness (p-value < 0.001) with an estimation of 34.94 alleles for a subsample of 33 diploid individuals, while the insular populations contained 45.73 alleles with an equivalent sample size. Moreover, the continental populations showed a mean H_E value of 0.508, while that value was of 0.560 in the islands.

A_R for *T. sirtalis* varied from 25 to 37 and H_E from 0.587 to 0.678. The mean H_E value on the continent was 0.627, while it was 0.661 in island populations. Once again, the continental populations contained a higher (p-value < 0.001) allelic diversity (69.22 alleles) in comparison to the islands (63.34) for a subsample of 60 diploid individuals.

2.5.4 : Population differentiation

In *S. dekayi*, all differentiation tests and pairwise F_{ST} were significant (p-value < 0.001). The pairwise F_{ST} values varied from 0.061 to 0.319. The F_{ST} value over all populations of *S. dekayi* was 0.191 (p-value = 0.001). Insular populations were different from each other with $F_{ST} = 0.150$ (p-value < 0.001) while continental populations were even more differentiated from one another with $F_{ST} = 0.290$ (p-value < 0.001).

Table 2 : Genetic data for the continental and insular populations of A) *S. dekeyi* and B) *T. sirtalis*

A) *S. dekeyi*

Sampling sites		HWE	R _A		Private alleles distribution (%)		Bottleneck detection tests		
Category	Code	Prob. HWE	Mean	Absolute	Total	Insular	Sign test	Wilcoxon het. Deficit	Mode shift
Continent	c-1	0.47	3.46	23	13.64	NA	0.025**	0.98	Normal
	c-2	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	c-3	<0.001*	3.06	23	0.00	NA	0.51	0.422	Shifted**
	c-4	0.28	4.18	33	22.73	NA	0.418	0.527	Shifted**
	Continent			42					
Islands	i-1	0.01*	3.35	25	0.00	0.00	0.229	0.578	Normal
	i-2	<0.001*	4.08	33	18.18	17.00	0.51	0.422	Normal
	i-3	0.082	3.67	30	18.18	20.00	0.199	0.844	Normal
	i-4	<0.001*	3.54	29	0.00	0.00	0.582	0.656	Normal
	i-7	0.004*	3.54	30	4.55	4.00	0.299	0.711	Normal
	i-6	0.002*	3.85	32	9.09	7.41	0.245	0.037**	Normal
	i-7	0.001*	3.67	30	13.64	9.38	0.562	0.273	Normal
	Islands			57					

B) *T. sirtalis*

Sampling sites		HWE	R _A		Private alleles distribution (%)		Bottleneck detection tests		
Category	Code	Prob. HWE	Mean	Absolute	Total	Insular	Sign test	Wilcoxon het. Deficit	Mode shift
Continent	c-1	0.664	4.26	31	21.05	NA	0.117	0.973	Normal
	c-2	<0.001*	4.50	36	10.53	NA	0.357	0.656	Normal
	c-3	0.001*	4.23	35	5.26	NA	0.335	0.852	Normal
	c-4	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	Continent			51					
Islands	i-1	<0.001*	4.51	28	0.00	3.57	0.418	0.469	Normal
	i-2	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	i-3	<0.001*	5.23	35	26.32	17.14	0.11	0.852	Normal
	i-4	<0.001*	4.38	35	10.53	14.29	0.621	0.469	Normal
	i-7	<0.001*	3.38	25	5.26	12.00	0.401	0.188	Shifted**
	i-6	<0.001*	4.71	37	10.53	15.79	0.618	0.531	Normal
	i-7	0.052	4.99	27	10.53	6.90	0.028**	0.004**	Shifted**
	Islands			58					

* : Statistical significance after Benjamini-Yekutieli (B-Y) correction

** : Detection of a genetic bottleneck

Similarly, all pairwise differentiation tests were significant in *T. sirtalis* (p-value < 0.001). Pairwise F_{ST} values ranged from 0.03 to 0.171 and the F_{ST} over all populations 0.072 (p-value=0.001). Pairwise F_{ST} values were much lower in *T. sirtalis* than in *S. dekayi* (p-value < 0.001). The average continental population pairwise F_{ST} value (0.233) was higher but that trend was not significant from what was found on the continent (0.171) (p-value=0.08).

For both species the i-7 populations showed a significantly higher average pairwise F_{ST} with surrounding populations than the other insular populations (p-value < 0.001 for *S. dekayi* and 0.005 for *T. sirtalis*) (Table S3). The average continental population pairwise F_{ST} value (0.080) was higher but not significantly different from what was found in between the islands (0.072) (p-value=0.237).

2.5.5 : Overall population structure

In *S. dekayi*, results of a 3D AFC performed on the populations revealed that most insular populations were genetically similar with i-7 being the only exception (Figure 2A). Not only were they comparable to each other, but the insular populations were also very genetically close to the continental population c-3. The other continental populations, c-1 and c-4 seemed particularly different from the insular stock. The results from the clustering analysis performed in FLOCK concluded that the most likely value of K was two (Table S4) and clearly separated the insular from the continental populations when using all population data. The i-1 population showed some degree of admixture with the continental population as well as i-6, to a lesser extent (Figure 3A). While investigating the continental populations alone, we detected four distinct populations, separating c-4 in two (Figure 3B). Using the AMOVA, we found that the genetic variation was both at the among-population/within group level, with a significant F_{SC} value of 0.183 (p-value < 0.001), and the between-group level (i.e. insular vs continental) with a F_{CT} value of 0.032. Most of the variation was found at the within-population level, but around 20% of the variation was found among populations within groups (Table 3).

In *T. sirtalis*, the 3D AFC did not reveal a clear pattern of genetic similarity relative to continental or insular position. The population of c-2 appeared to be particularly differentiated from the rest and, interestingly, the population of i-7 was also found to be the most distinct one

as in *S. dekayi* (Figure 2B). Results from the clustering analysis found no evidence of genetic structuring in *T. sirtalis* using all studied populations and also failed to detect any while using continental populations alone (Table S4). The hierarchical AMOVA indicated significant genetic variation at all the levels. Genetic variation was found at the among-population within group level with a F_{SC} value of 0.067 (p -value < 0.001), and at the between group level with an F_{CT} of 0.021 (Table 3). More than 90% of the genetic variation was found at the within-population level (Table 3).

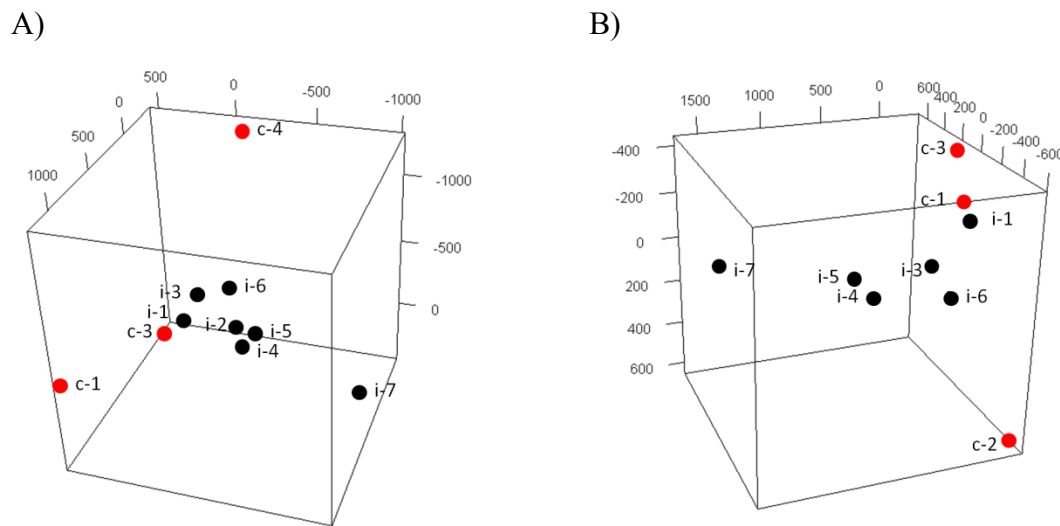


Figure 2 : 3D AFCs performed on insular (i-#, black) and continental (c-#, red) populations for the genetic organisation for A) *S. dekayi* and B) *T. sirtalis* in the Montreal city region.

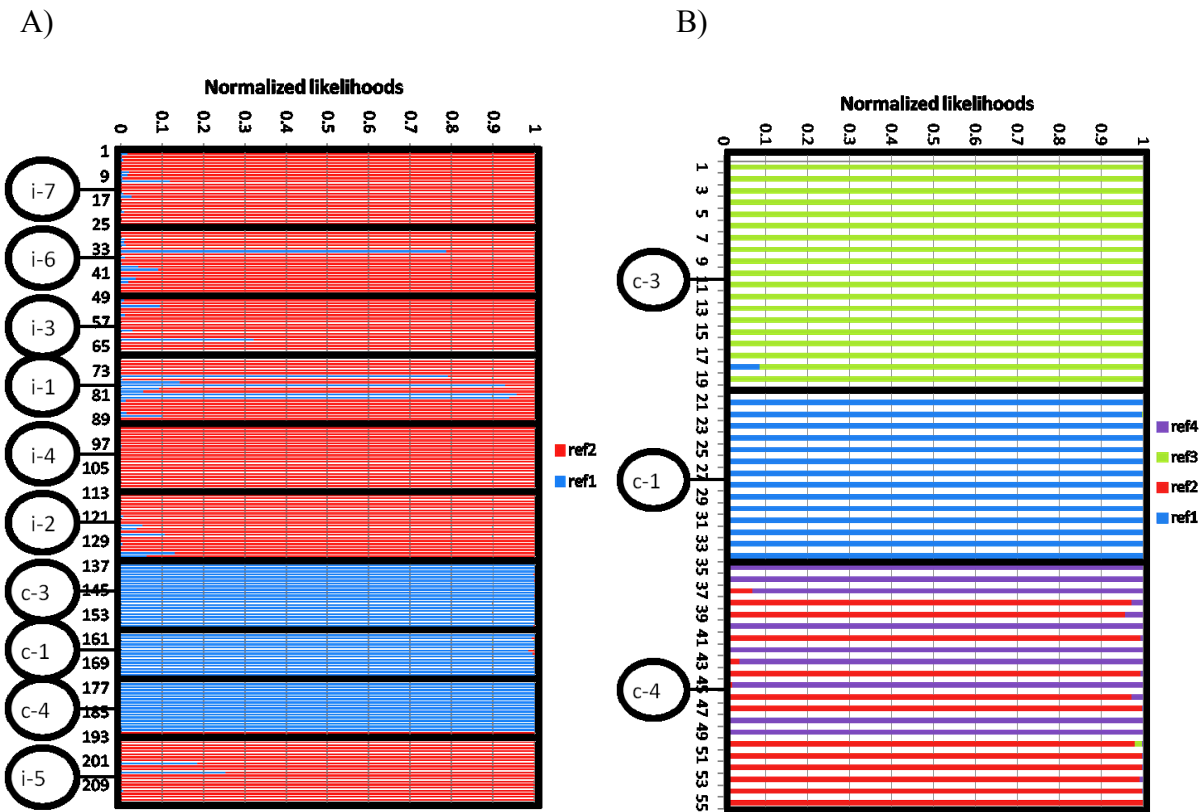


Figure 3 : Genetic structure for the most likely value of K in *S. dekayi* while using A) all populations and B) only continental populations

Table 3 : Hierarchical AMOVA performed on all loci for *S. dekayi* and *T. sirtalis* using continental and insular populations as two separate regions

<i>Storeria dekayi</i>						
AMOVA hierarchy level	SS ²	d. f.	Variance components	% Variation	F-statistic	P-value
Among regions (FCT)	35.160	1	0.089	3.194	0.032	0.005
Among populations within regions (FSC)	178.629	18	0.490	17.678	0.183	<0.001
Within populations (FST)	876.784	418	2.194	79.129	0.209	<0.001
<i>Thamnophis sirtalis</i>						
Among regions (FCT)	15.023	1	0.053	2.139	0.021	0.042
Among populations within regions (FSC)	48.205	7	0.161	6.518	0.067	<0.001
Within populations (FST)	590.571	267	2.257	91.344	0.087	<0.001

2.5.6 : Effects of habitat size and bottlenecks

Considering their higher average pairwise F_{ST} values, the i-7 populations of both species were tested for their genetic origins by investigating their differences in mean allelic richness and

proportion of private alleles. The assessment of the mean allelic richness (R_A) did not reveal any significant difference between the i-7 populations and other insular populations (Table 2), neither for *S. dekayi* (p-value = 0.9881) nor for *T. sirtalis* (p-value = 0.1442). Similarly, the i-7 populations for both species showed comparable proportions of private alleles with those observed in the other insular sites. In *S. dekayi*, the proportion of private alleles in i-7 was of 9.38% compared to an average of 8.07% in other islands (p-value = 0.8889), while in *T. sirtalis*, i-7 had a proportion of 6.90% and the other islands had an average of 12.56% for (p-value = 0.6966). According to these results there was no evidence for different origins among the insular populations, and all of them could therefore be used to analyse an area-genetic diversity relationship.

For *S. dekayi*, using sign bottleneck detection test, we found a bottleneck in population c-1 and detected another one in i-6 with the Wilcoxon heterozygote deficit. We also detected bottlenecks in c-3 and c-4 for *S. dekayi* and in i-5 for *T. sirtalis*, with the mode shift detection test. The only bottleneck detected by the three methods and significant after the B-Y correction was found in the *T. sirtalis* i-7 population (Table 2).

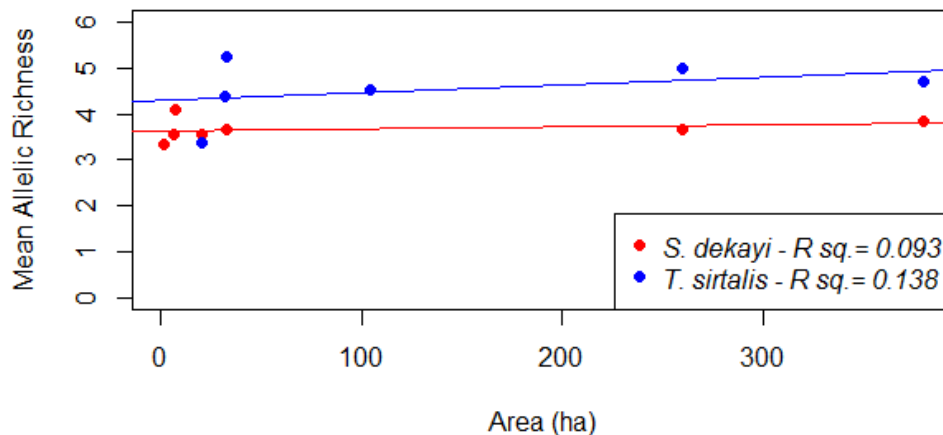


Figure 4 : Relationship of the insular habitat area and the mean allelic richness (R_A) for each of the two species with drawn linear regression and determination coefficient.

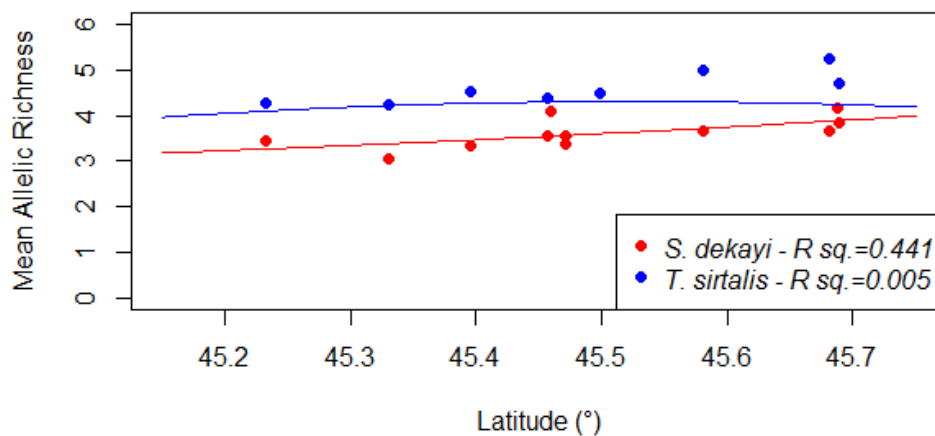
For both species, allelic richness did not change significantly with the size of the area (Figure 4). The *T. sirtalis* of i-5, living in a habitat of only 20.18 ha, is the only population showing a

reduced genetic diversity relatively to the others. The two populations closest in size for that species (31.5 and 36.79 ha for the i-4 and i-3 populations respectively) maintained similar genetic diversity than what was observed in larger ones.

Results of the ANCOVAs performed on all populations for a response of mean allelic richness and proportion of private alleles to longitude and latitude coordinates as well as the amount of forested and open habitat as predictors indicated a single statistically significant relationship between latitude and the allelic richness in *S. dekayi* (p -value = 0.0439). No relationships were discovered when using all *T. sirtalis* populations (Table S6). Also, when using the insular populations alone, there were no significant relationships when assessing these relationships for either species.

Drawing polynomial regressions through the data with these parameters revealed an important fit of the latitude coordinates with the mean allelic richness in *S. dekayi* ($R^2=0.441$) but not in *T. sirtalis* ($R^2=0.005$) (Figure 5). We also observed a strong fit of the latitude coordinates with the proportion of private alleles in *S. dekayi* ($R^2=0.413$) and in *T. sirtalis* ($R^2=0.515$) (Figure 5). These relationships were weak when using insular data alone. The Figure 5 highlights the fact that, for both species, mean allelic richness is higher within the islands than on the continental populations but that these latter present more important proportions of private alleles.

A)



B)

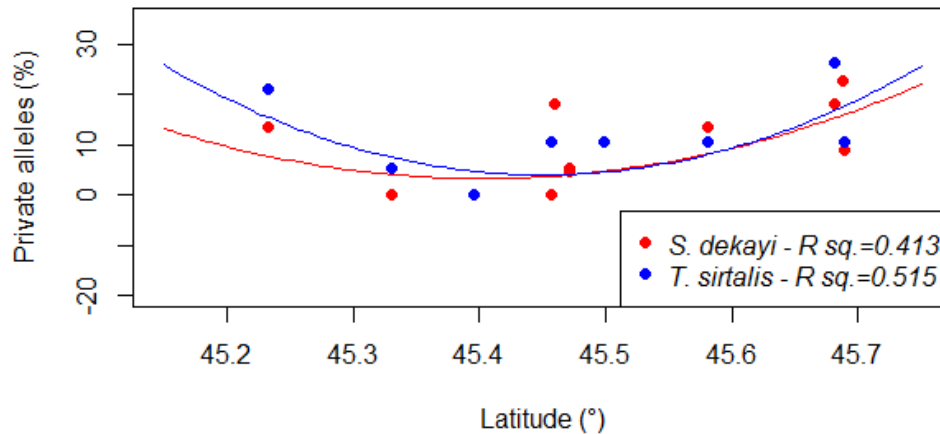


Figure 5 : Relationship of the latitude coordinates with A) the proportion of private alleles and B) the mean allelic richness, using all populations and both species.

2.6 : DISCUSSION

2.6.1 : Colonization and differentiation across the region

Our analysis of the genetic similarity across the region revealed that the insular population of *S. dekayi* are genetically very close to the population of c-3 on the western shore. Moreover, the test for the most likely number of populations revealed that the western island of i-1 was found to contain the highest genetic admixture with the continental populations. Both these observations suggest a likely colonization of the Montreal islands from the Western shore. Since the colonization, small amounts of gene flow among populations resulted in several isolated populations of similar genetic origins (Figure 2). In contrast, *T. sirtalis* would have colonised the area from all shores and the insular populations have been able maintain a relatively more important level of gene flow than *S. dekayi*, resulting in less differentiated populations throughout the islands.

The results based on the comparison of the F_{ST} indexes both species supports our prediction that at a small geographical scale *S. dekayi* would show a stronger population structure than *T. sirtalis*, as was observed in similarly disturbed habitats near Lake Erie (King & Lawson, 2001).

The weak differentiation between *T. sirtalis* populations within this network of islands can most

likely be explained by its high dispersal ability and due to its foraging habits, since it has been described as an edge-feeding predator (Arnold & Wassersug, 1978). Fish and amphibians compose an important part of the diet of adult specimens and larger specimen might therefore be exposed to more opportunities for overwater dispersal resulting in higher rates of dispersal and gene flow, although limited by water currents, width of the water body and swimming endurance (Nelson & Gregory, 2000). Because of its smaller size and lower swimming endurance, *S. dekayi* may show lower dispersal abilities resulting in reduced migration and in a greater differentiation among populations than garter snakes. This observation was supported by the F_{ST} results but also by the AMOVA, according to which, a most important part of the genetic variation was partitioned in between populations among groups (F_{SC}), indicating more variation in between populations for *S. dekayi* than for *T. sirtalis*. Dispersal ability appears as a likely explanation for the differences in genetic structures, as it strongly differs in between the two studied species and can result in differences in gene flow, differentiation rates and possibility for genetic rescue. While it may be tempting to attribute these observations on population structure to such evolutionary mechanisms, caution must be taken in two-species studies, as the observed differences could result from another, unstudied ecological parameter differing in between *S. dekayi* and *T. sirtalis*. To clearly establish the impacts of the dispersal ability within this study system, several more species should be compared to distinguish its extent from the other ecological differences between the studied species.

Similarly, we predicted that higher dispersal ability of *T. sirtalis* would reduce the extent of founder events from the continent to the islands due to the multiple colonisations opportunities. Surprisingly, we discovered a loss of genetic diversity in continental populations of a magnitude sufficient that founder events could not be estimated for either studied species. Moreover, the genetic diversity in the island and metropolitan populations was higher than the one observed in their presumed founder populations on the continent. This suggests that the loss on the continental population is likely to be due to post-colonisation events since the islands would also show low diversity if the founder had been affected prior to reaching the islands. The gap of genetic diversity between continental and insular populations was greater in *S. dekayi* than in *T. sirtalis*. The larger gap in the genetic diversity of brown snakes could be linked to both the scarcity of continental *S. dekayi* populations and its lower dispersal ability, resulting in lower

possibilities of genetic rescue from neighboring populations. The Montreal area, which could have been foreseen as the epicenter of habitat loss, now appears as a reservoir for the remnant genetic diversity of local snake populations.

The southernmost populations of *S. dekayi* showed less genetic diversity than the ones found further North. This is surprising because the northernmost populations are located at the margin of the species distribution, which are often described as lower on genetic diversity than populations closer to the core of the range (Eckert *et al.*, 2008). This fine-scale difference could result from a very local phenomenon, such as a more important urban pressure on the southern habitats in Québec, resulting in genetically richer marginal populations. On the other hand, the scarcity of *S. dekayi* populations in southern Quebec could limit gene flow and opportunities for genetic rescue, also resulting in lower genetic diversity in these southern populations.

2.6.2 : A wide array of responses to habitat size

To infer the impact of remnant habitat size on insular populations, it was initially necessary to solve two important problems: first, lower genetic diversity due to colonization events could falsely be attributed to anthropic disturbances and secondly, comparing populations of different genetic origins could induce a biased estimation of the local genetic diversity for a given habitat size. Perhaps the most striking feature of this study is the absence of association between allelic richness and amount of habitat. We predicted a declining gradient of the mean allelic richness along with decreasing amount of remnant habitat, but found no evidence of this whatsoever. Our results contrast strongly with many conclusions found in the literature, where declining populations were adversely affected by genetic factors before being driven to extinction and many studies found a habitat threshold under which populations could not sustain themselves (Diaz *et al.*, 2000; Fahrig, 2003; Gibbs, 1998; Kareiva & Wennergren, 1995; Lande, 1987; Spielman, 2004; Vance *et al.* 2003).

On the other hand, the genetic diversity of the i-7 populations (Boucherville islands), in both species, showed an altered genetic composition but did not lose any allelic richness. Considering that genetic bottlenecks can induce in a reshuffling of allelic frequencies, it is likely that the genetic composition of the i-7 snake populations result from past bottlenecks. The fact that the

main affected population on i-7 was of *T. sirtalis* also strengthens the hypothesis of a post-colonization bottleneck, as *S. dekayi* would have been presumed to be the first to be affected, had the genetic reorganisation been caused by a founder event. Luikart *et al.*'s mode-shift test is particularly appropriate when traditional indices of genetic variation such as mean allelic richness (H), heterozygosity (H) and proportion of polymorphic loci (P) remain high after a bottleneck (Luikart *et al.*, 1998B). This model successfully detected a genetic bottleneck in i-5 for *T. sirtalis*, but also in i-7 for the same species, where the R_A was particularly low. Interestingly, this test did detect bottlenecks in two of the three continental populations of *S. dekayi*, which could contribute to explain the important gap of genetic diversity between insular and continental populations for that species.

Moreover, the i-5 (Verdun) *T. sirtalis* population sampled on the smallest habitat, showed the lowest allelic richness by far. The closest population (i-4), mostly reachable for snakes by the Verdun shores and otherwise isolated from the continent, contains a higher allelic richness than currently observed in i-5. The geographic proximity of the i-4 and i-5 shores makes i-5 the most likely founder of the i-4 population. Therefore, the lower genetic diversity on i-5 was attributed to a post-colonization event, as i-4 would have also shown a reduced allelic richness, had the loss been caused prior to colonization. Our data supports the post-colonization disturbance scenario since, although the two populations are significantly differentiated from one another, they appear to share more genetic affinities than any other pair of populations within our study system. The allelic richness now observed on i-4 could be a legacy of that previously observed in i-5, just a few kilometers away. Although i-4 did contain larger amounts of suitable habitat, it is unlikely that this difference could explain the gap in genetic diversity, considering that we did not observe a relationship between habitat size and diversity within this study system.

According to our predictions, where a reduction in genetic diversity was observed, *S. dekayi* was less affected than *T. sirtalis*, which could be interpreted as a sign of resilience to habitat loss in *S. dekayi*, reflecting both its smaller home range as well as its ability to maintain large population densities within restricted amounts of habitat. It is likely that the surviving populations of *S. dekayi* were able to mitigate most of the impacts of the disturbances in the islands due to their low habitat requirements.

2.6.3 : Inconsistency of the bottleneck detection tests

The absence of bottleneck in most populations analysed must be interpreted with caution. First, the small number of loci and individuals used resulted in weak statistical power of the bottleneck detection tests and inconsistency in detecting population demographic crashes in populations of both species (Table 2). Secondly, the absence of bottlenecks in the populations that have undergone habitat losses could be linked to violations of the assumptions on which the bottleneck detection tests are made, namely panmictic populations, the absence of mutation and gene flow as well as no overlapping generations. Interestingly, several publications based on species undergoing important population variations due to environmental stochasticity have reported a failure to detect a genetic signature after a demographic crash (Berthier *et al.*, 2006; Busch *et al.*, 2007; Keller *et al.*, 2001). Populations undergoing frequent and important demographic variations might not be able to recover much genetic diversity in between their population cycles, notably due to genetic drift rapidly purging rare alleles (Mayurama & Fuerst, 1985). Their genetic diversity therefore stays in a below mutation-drift equilibrium condition and the N_e remains close to their harmonic mean (Nei *et al.*, 1975), which reduces the likelihood of detecting demographic crashes. It is likely that many North-American snake populations exhibit such demographic trends, considering that the survival of large numbers of individuals depends on the performance of their common overwintering den (Shine & Mason, 2003). Moreover, species like *S. dekayi* depend upon early successional habitats, and should thus express this type of population patterns, making it difficult to detect genetic bottlenecks.

Another possible reason for the absence of bottlenecks within this study system is that the populations in reduced habitats have simply not yet met their habitat threshold. According to the habitat threshold hypothesis (Fahrig, 2003), populations undergoing a reduction in their amount of suitable habitat might not display any sign of decline until their numbers fall to rapid extinction. Detecting a population bottleneck in such a context would prove challenging due to the need to sample populations within the small range of areas where the populations are experiencing a current decline prior to going extinct.

2.6.4 : Absence of the loss of genetic diversity

According to population genetics theory, populations subject to a demographic crash will show

a reduction in genetic diversity (Nei *et al.*, 1975) but there is growing evidence in the literature of natural bottlenecked populations that have retained high levels of genetic diversity. These studies, using either allozymes or microsatellite markers, included publications on the European rabbit as well as the Eastern barren bandicoot, the white-tailed eagles and the greater one-horned rhinoceros (Dinerstein & McCracken, 1990; Hailer *et al.*, 2006; Queney *et al.*, 2000; Robinson *et al.*, 1993). While these studies share conclusions similar to ours, none of them included reptiles and the absence of the loss of genetic diversity when restricted to a small habitat size remains surprising according to standard population genetic theory. This situation could result from a certain number of circumstances that will be discussed shortly.

First, habitat size may not be the main factor explaining the genetic diversity of snake populations. For instance, winterkill is one of the most important causes of mortality in the Manitoba populations of *T. sirtalis parietalis* (Shine & Mason, 2003). The performance of hibernating sites and the possibility for local recolonization-extinction dynamics may prove better predictors for the amounts of genetic diversity that can be maintained in cold climate snake populations than summer habitat alone.

Secondly, if summer habitat size was the main factor explaining genetic diversity in northern snakes, minimal amounts of gene flow could have induced a rapid genetic recovery in the population ongoing habitat reduction. This scenario is particularly plausible in *T. sirtalis*, which is widespread across the region and could bring back lost alleles to declining populations. On the other hand, *S. dekayi* populations are scarce on the North, West and South shores of the Montreal area and presumed absent from the East shore. *S. dekayi* is known to be able to remain in very small habitats and even minimal amounts of gene flow from remnant patches could accelerate the genetic recovery in neighboring reduced populations. This would suggest that, although surrounded by an urban matrix, the snake populations of the Montreal area are not completely isolated and might yet be able to maintain gene flow to a certain degree, notably by occupying peripheral areas not described as habitat in this study, such as railroads and industrial wastelands. Moreover, in population systems distributed across fragmented landscapes, it has been suggested that a sufficient colonization rate can lead to a reduction of the local habitat threshold, thus allowing population persistence with high levels of habitat destruction (Hills &

Cawell, 1999; Ovaskainen *et al.*, 2002). Altogether, this could be plausible in *T. sirtalis*, but is highly unlikely in *S. dekayi* due to the surprisingly high differentiation observed within our study system, which indicate very low rates of gene flow for that species. The same situation applies to gene flow due to artificial migration due to transportation of individuals by land owners or population managers. This scenario is unlikely to have played an important role in shaping the genetic structure or genetic recovery across this landscape, since the studied populations for both species were strongly differentiated from one another and such a migration would have resulted in low fixation indexes.

In such a context of habitat loss and reduction, the most likely explanation for the absence of response of the genetic diversity in these peri-urban snake populations is a historically low N_e value. This occurs in populations that have faced frequent reductions of their effective population size, notably in presence of metapopulation dynamics with high rates of local extinctions and recolonization, or undergoing polygyny or inbreeding (Pimm *et al.*, 1989). The metapopulation scenario is particularly likely in *S. dekayi*, a habitat specialist that favors unstable habitats, quickly disturbed by the turnover in vegetation cover. Contrary to short population collapses or extinction-colonization dynamics that could have happened prior to urban development, habitat destruction due to urban sprawl reduces N_e for a much longer period of time. Since most of the habitat loss due to human activities in Southern Quebec is fairly recent, the effect of the disturbances might yet have to be felt, especially in populations with a more important remnant N_e . These explanations are not mutually exclusive and may have acted together for the snake populations to maintain genetic diversity even when facing habitat loss.

2.7 : CONCLUSION

Our results based on genetic similarity suggest that the *S. dekayi* of the Montreal region appear to have settled in the islands from the western shore while we did not detect a clear signal as for the origin of the insular *T. sirtalis* populations. The continental populations and the populations with the southernmost coordinates presented the most important loss of genetic diversity, possibly due to the habitat loss due to the development of the suburban areas.

This study reveals that not only the consequences for the entrapment of animal populations to

small remnant habitats can be very case-specific, but it also highlights the fact that detecting the genetic traces of a demographic decline requires a very particular framework. This implies to study species with constant demographic trends that are not subject to frequent crashes with a maximum of habitat sizes to detect potential habitat thresholds in a context that allows little to no gene flow in between the studied populations. Nevertheless, our results point out important patterns in the distribution of the genetic diversity of snakes occurring in various patch sizes within an urbanised context. This underlines the need for further case-studies of populations experiencing a reduction in habitat size including historical data and perhaps, the amount of reachable surrounding habitat according to a given dispersal ability.

2.8 : ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank O. De Boisgelin, C. Besson, J. De Luca, V. Thomasson, S. A. Guénette, S. Dixon, Rivard N., D. and N. Fournier for the field assistance as well as the UQAM-UdeM-Éco-Nature Snake Team, including F. Allaire, J. Maillochon with special thanks to A. Boutin. We would also like to thank the many organisations who responded positively to this study, provided us with permits or permissions, namely the Montreal Nature-Parks, the Ministry of Natural Resources and Fauna of Québec, the Îles-de-Boucherville National Park, Éco-Nature, the Ecomuseum, the AARQ held by the Société d'Histoire Naturelle de la Vallée du Saint-Laurent, Nature-Action and Héritage Laurentien. This study was supported by a research granted from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to the Angers and Réale laboratories.

2.9 : REFERENCES :

Alcala, N., Streit, D., Goudet, J., & Vuilleumier, S. (2013). Peak and persistent excess of genetic diversity following an abrupt migration increase. *Genetics*, 193(3), 953-971.

Alcala, N. & Vuilleumier, S. (2014). Turnover and accumulation of genetic diversity across large time-scale cycles of isolation and connection of populations. *Proceedings of the Royal Society B.*, 281, 20141369.

Allendorf, F. W. (1986). Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology*, 5, 181-190.

Amos, W. & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter? *Heredity*, 87, 257-265.

Arnold, S. J., & Wassersug, R. J. (1978). Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*): social behavior as a possible defense. *Ecology*, 1014-1022.

Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004). GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France).

Benjamini, Y., and Yekutieli, D. (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Annals of Statistics* 29, 1165–1188.

Jean-Paul Benzécri, *Histoire et préhistoire de l'analyse des données.*, Dunod, Paris, 1982, 159 p.

Berthier, K., Charbonnel, N., Galan, M., Chaval, Y., & Cosson, J. F. (2006). Migration and recovery of the genetic diversity during the increasing density phase in cyclic vole populations. *Molecular Ecology*, 15(9), 2665-2676.

Blaesing, M. E. (1979). Some aspects of the ecology of the eastern garter snake (*Thamnophis*

sirtalis sirtalis) in a semi-disturbed habitat in west-central Illinois. *Journal of Herpetology*, 13, 177-181.

Brook, B. W., Tonkyn, D. W., O'Grady, J. J., & Frankham, R. (2002). Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conservation Ecology*, 6 (1), 1-16.

Busch, J. D., Waser, P. M., & DeWoody, J. A. (2007). Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Molecular Ecology*, 16(12), 2450-2462.

Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J., & Sheldon, B. C. (2009). A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, 18(13), 2746-2765.

Cornuet, J.M. & Luikart, G. (1996). Description and power analysis of the two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144, 2001-2014

Desroches, J.F. et Rodrigue, D. (2004). Amphibiens et reptiles du Québec et des maritimes. Édition Michel Quintin. Waterloo.

Díaz, J. A., Carbonell, R., Virgós, E., Santos, T., & Tellería, J. L. (2000). Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammotromus algirus*. *Animal Conservation*, 3(3), 235-240.

Dinerstein, E. & McCracken, G. F. (1990). Endangered greater one-horned rhinoceros carry high levels of genetic variation. *Conservation biology*, 4 (4), 417-422.

Duchesne, P. & Turgeon, J. (2012). FLOCK provides reliable solutions to the “number of populations” problem. *Journal of Heredity*. DOI: 10.1093/jhered/ess038

Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species'

geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular ecology*, 17(5), 1170-1188.

England, P. R., Osler, G. H., Woodworth, L. M., Montgomery, M. E., Briscoe, D. A., & Frankham, R. (2003). Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conservation Genetics*, 4(5), 595-604.

Ernst, C. H. & Ernst, E. M. (2003). *Snakes of the United States and Canada*. Smithsonian Books. Washington, D.C., USA.

Excoffier, L., & Lischer, H.E. (2010). Arlequin suite v3.5 : A new series of programs to perform population genetic analysis under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 564-567.

Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.

Fitch, H. S. (1965). An ecological study of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. University of Kansas. *Publications of the Museum of Natural History*, 15 (10), 23-25.

Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review Genetics*, 29, 305-327.

Frankham, R. (1997). Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78, 311-327.

Frankham, R. & Ralls, K. (1998). Inbreeding leads to extinction. *Nature*, 392, 441-442.

Frankham, R. (1999). Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? *Animal Conservation*, 2, 255-260.

Freedman, W. & Catling, P. M. (1979). Movements of sympatric species of snakes at

Amherstburg, Ontario, Canada. *Canadian Field Naturalist*, 93 (4), 399-404.

Garland, T., & Adolph, S. C. (1994). Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology*, 797-828.

Gibbs, J.P. (1998). Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 13, 263-268.

Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics. *Journal of Heredity*, 86 (6) : 485-486.

Gregory, P. T. & Stewart, K. W. (1975). Long-distance dispersal and feeding strategy of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the Interlake of Manitoba. *Canadian Journal of Zoology*, 53, 238-245.

Hailer, F., Helander, B., Folkestad, A. O., Ganusevich, S. A., Garstad, S., Hauff, P., ... & Ellegren, H. (2006). Bottlenecked but long-lived: high genetic diversity retained in white-tailed eagles upon recovery from population decline. *Biology Letters*, 2(2), 316-319.

Hartl, D. L. (2000). *A primer of population genetics*. Sinauer, Sunderland, MA.

Hills, M. F. & Cawell, H. (1999). Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters*, 2 (2), 121-127.

Howells, O. & Edwards-Johnes, G. (1997). A feasibility study of reintroducing wild boar *Sus scrofa* to Scotland - are existing woodlands large enough to support minimum viable populations? *Biological Conservation*, 81, 77-89.

James, J. W. (1971). The founder effect and response to artificial selection. *Genetic Research*, 16, 241-250.

Jump, A. S., Marchant, R., & Penuelas, J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in plant science*, 14(1), 51-58.

Kareiva, P. & Wennergren, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystems and population processes. *Nature*, 373, 299-302.

Keller, L. F., Jeffery, K. J., Arcese, P., Beaumont, M. A., Hochachka, W. M., Smith, J. N., & Bruford, M. W. (2001). Immigration and the ephemerality of a natural population bottleneck: evidence from molecular markers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1474), 1387-1394.

Keller, L. F. & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (5) : 230-241.

Kerr, J. T & Cihlar, J. (2004). Patterns and causes of species endangerment in Canada. *Ecological Applications*, 14, 743-753.

Kimura, M. & Crow, J.F. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49, 725-738.

King, R. B. & Lawson, R. (2001). Patterns of population subdivision and gene flow in three sympatric natricine snakes. *Copeia*, 2001 (3), 602-614.

Kirk, H. & Freeland, J. R. (2011). Applications and implications of neutral versus non-neutral markers in molecular ecology. *International Journal of Molecular Sciences*, 12, 3966-3988.

Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241 (4872), 1455-1460.

Lande, R. & Barrowclough, G. F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In *Viable Populations for Conservation*, 87-123.

Lawson, R. & King, R. B. (1996). Gene flow and melanism in Lake Erie garter snake populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 1-19.

Luikart, G., Sherwin, W. B., Steele, B. M., & Allendorf, F. W. (1998A). Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change. *Molecular Ecology*, 7(8), 963-974.

Luikart, G., Allendorf, F. W., Cornuet, J. M., & Sherwin, W. B. (1998B). Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity*, 89(3), 238-247.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press.

Manley, P., Van Horne, B., Roth, J. K., Zielinski, W. J., McKenzie, M. M., Weller, T. J., Weckerly, F. W., & Vojta, C. (2006). *Multiple species inventory and monitoring technical guide*. Forest Service. Department of Agriculture. USA.

Maruyama, T. & Fuerst, P.A. (1985). Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. 3. Genic homozygosity in populations which experience periodic bottlenecks. *Genetics*, 111, 691–703.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) (2014). Liste des espèces fauniques menacées ou vulnérables au Québec [En ligne]. Accessible au <http://www3.mffp.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=69>. Cité le 14 novembre 2014

Minton, S. A. (2001). *Amphibians and reptiles of Indiana*. Indianapolis, Indiana, USA: Indiana Academy of Science.

Montréal en statistiques (2014). Caractéristiques géographiques. [En ligne]. Accessible at http://ville.montreal.qc.ca/portal/page?_pageid=6897,67859572&_dad=portal&_schema=POR

[TAL](#). Consulted on November 14th, 2014

Narum, S. R. (2006). Beyond Bonferroni: less conservative analyses for conservation genetics. *Conservation Genetics*, 7(5), 783-787.

Nei, M., Maruyama, T., et Chakraborty, R. (1975). The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1-10.

Nelson, K. J. & Gregory, P. T. (2000). Activity patterns of garter snakes, *Thamnophis sirtalis*, in relation to weather conditions at a fish hatchery on Vancouver Island, British Columbia. *Journal of Herpetology*, 34 (1), 32-40.

Ouellette, M. & Rodrigue, D. (2006). Identification, caractérisation et évaluation des sites de populations de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) dans une perspective de conservation appliquée. Prepared for the Fondation de la Faune du Québec. Sainte-Anne-de-Bellevue.

Ovaskainen, O., Sato, K., Bascompte, J., & Hanski, I. (2002). Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes. *Journal of Theoretical Biology*, 215(1), 95-108.

Peery, M. Z., Kirby, R., Reid, B. N., Stoelting, R., Doucet-Béer, E., Robinson, S., ... & Palsboll, P. J. (2012). Reliability of genetic bottleneck tests for detecting recent population declines. *Molecular Ecology*, 21(14), 3403-3418.

Petit, R. J., El Mousadik, A., & Pons, O. (1998). Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation biology*, 12(4), 844-855.

Pimm, S. L., Gittleman, J. L., McCracken, G. F. & Gilpin, M. (1989). Plausible alternatives to bottlenecks to explain reduced genetic diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (6) :176-178.

Piry, S., Luikart, G., & Cornuet, J-M. (1999). BOTTLENECK : A computer program for detecting recent reduction in the effective population size using allele frequency data. *The Journal of Heredity*, 90 (4), 502-503.

Pouliot D. (2008). Rapport sur la situation de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) au Québec. Pour le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune Québec.

Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.

Queney, G., Ferrand, N., Marchandeu, S., Azevedo, M., Mougel, F., Branco, M., et Monnerot, M. (2000). Absence of a genetic bottleneck in a wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population exposed to a severe viral epizootic. *Molecular Ecology*, 9(9), 1253-1264.

QGIS Development Team (2014). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

R Core Development Team (2014). R: language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>

Raymond, M. & Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.

Reed, D. H. & Frankham, R. (2001). How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution*, 55 (6), 1095-1103.

Reed, D. H. & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 17 (1), 230-237.

Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223-225.

Robinson, N. A., Murray, N. D., & Sherwin, W. B. (1993). VNTR loci reveal differentiation between and structure within populations of the eastern barred bandicoot *Perameles gunnii*. *Molecular Ecology*, 2(4), 195-207.

Rodrigue, J. P. (2013). *The geography of transport systems*, third Edition. New York. Routledge.

Shine, R. & Bonnet, X. (2000). Snakes : a new “model organism” in ecological research? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 221-222.

Shine, R. & Mason, R.T. (2003). Patterns of mortality in a cold-climate population of garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Biological Conservation*, 120, 201-210.

Spielman, D., Brook, B. W., et Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(42), 15261-15264

Statistique Canada (2007). Profils des communautés de 2006. Recensement de 2006. Produit no 92-591-XWF au catalogue de Statistique Canada. Ottawa. Diffusé le 13 mars 2007.

Tardif, B., Lavoie, G., & Lachance, Y. (2005). Atlas de la biodiversité du Québec: les espèces menacées ou vulnérables. Ministère du développement durable, de l'environnement et des parcs, Direction du développement durable, du patrimoine écologique et des parcs.

Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535-538.

Vance, M. D., Fahrig, L., et Flather, C. H. (2003). Effect of reproductive rate on minimum habitat requirements of forest-breeding birds. *Ecology*, 84(10), 2643-2653.

Vergeer, P., Rengelink, R., Copal, A., & Ouborg, N. (2003). The interacting effects of genetic

variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology*, 91(1), 18-26.

Wenny, D. G., Clawson, R. L., Faaborg, J., & Sheriff, S. L. (1993). Population density, habitat selection and minimum area requirements of three forest-interior warblers in central Missouri. *Condor*, 968-979.

Wolf, A. T. & Harrison, S. P. (2001). Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conservation Biology*, 15 (1), 111-121.

APPENDIX I

Table S1 : Sites sampled and the number of captures for the two species. Too few individuals of *T. sirtalis* have been captured in Terrebonne and were substituted by 16 North shore individuals from Oka captured in a previous study (Talbot & Angers, unpublished data).

Sampling sites			Coordinates		Area (ha)		Captures (n)			
Category	Name	Code	Latitude	Longitude	Open	Open+forested	<i>S. dekayi</i>	N/visit	<i>T. sirtalis</i>	N/visit
Continent	South (Salaberry-de-Valleyfield)	c-1	45.232050	-74.112849	7.10	16.40	15	0.88	23	1.65
	North (Oka)	c-2	45.497844	-74.008461	634.51	634.51	0	NA	16	NA
	West (Pointe-des-cascades)	c-3	45.329935	-73.956901	2.02	37.70	19	1.73	30	2.91
	North (Terrebonne)	c-4	45.688627	-73.699866	24.70	26.79	21	3.00	0	NA
	Continental total						55		69	
Islands	Île Perrot	i-1	45.395161	-73.964873	0.87	104.32	21	4.14	14	2.00
	Kirkland	i-2	45.460232	-73.836848	7.16	23.73	28	5.60	1	NA
	Saint-Joseph	i-3	45.681960	-73.697402	32.41	36.79	30	5.67	12	1.63
	Île-des-Sœurs	i-4	45.457423	-73.557414	6.01	31.50	30	5.50	22	3.50
	Verdun	i-5	45.470765	-73.556300	20.18	20.18	30	4.78	7	0.78
	Pointe-aux-prairies	i-6	45.688779	-73.516173	380.10	380.10	30	4.44	27	3.67
	Boucherville islands	i-7	45.581151	-73.480640	246.42	246.42	30	5.29	8	1.29
	Insular total :						199		91	
Overall :						254		160		

Table S2: List of tested microsatellite markers

Microsatellite marker		Retained (+/-)		Reference
Name	Species of origin	<i>S. dekayi</i>	<i>T. sirtalis</i>	
<i>Nessi2</i>	<i>N. sipedon</i>	-	-	L. Gibbs (unpublished data)
<i>Nsμ2</i>	<i>N. sipedon</i>	-	+	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>Nsμ3</i>	<i>N. sipedon</i>	+	-	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>Nsμ10</i>	<i>N. sipedon</i>	+	-	M. R. Prosser <i>et al.</i> , 1999
<i>Nb1b10</i>	<i>S. dekayi</i>	+	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb1b14</i>	<i>S. dekayi</i>	+	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb2a16</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb2a3</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb2b77</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Nb3a34</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Rb1a34</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Rb3b36</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Rb3b38</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	S. Lougheed (unpublished data)
<i>Stod-g1</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-g11</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-g32</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-i20</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-j6</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-k25</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-k31</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-k7</i>	<i>S. dekayi</i>	-	+	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-l12</i>	<i>S. dekayi</i>	+	+	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-l16</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Stod-l3</i>	<i>S. dekayi</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Te1ca18</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	-	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Te1Ca2</i>	<i>T. sirtalis</i>	+	-	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Te1ca50</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	+	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Thaso-1</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	-	M. K. Manier et S. J. Arnold, 2005
<i>Ts1</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	-	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts1b</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	-	B. Angers (unpublished data)
<i>Ts1ca4</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	-	T. Garner <i>et al.</i> , 2004
<i>Ts2</i>	<i>T. sirtalis</i>	+	+	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts3</i>	<i>T. sirtalis</i>	+	+	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999
<i>Ts4</i>	<i>T. sirtalis</i>	-	+	G. F. McCracken <i>et al.</i> , 1999

Table S3 : Pairwise F_{ST} values for the insular populations of *S. dekayi* (bottom) and *T. sirtalis* (top)

<i>S. dekayi</i> / <i>T. sirtalis</i>	i-1	i-2	i-3	i-4	i-5	i-6	i-7	Average F_{ST} <i>T. sirtalis</i>
i-1	0	NA	0.006	0.057	0.079	0.003	0.087	0.046
i-2	0.117	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA
i-3	0.086	0.158	0	0.075	0.107	0.024	0.066	0.056
i-4	0.065	0.093	0.156	0	0.042	0.050	0.096	0.064
i-5	0.127	0.121	0.205	0.061	0	0.082	0.092	0.080
i-6	0.110	0.098	0.102	0.136	0.132	0	0.086	0.049
i-7	0.250	0.159	0.245	0.243	0.234	0.138	0	0.086
Average F_{ST} <i>S. dekayi</i>	0.126	0.124	0.159	0.126	0.147	0.119	0.211	

Table S4 : Most likely values of K for *S. dekayi* and *T. sirtalis* while running FLOCK on continental populations data or with all populations

<i>Storeria dekayi</i>				<i>Thamnophis sirtalis</i>			
Continental populations				Continental populations			
k	Completed runs	Aborted runs	Sequence of plateau lengths	k	Completed runs	Aborted runs	Sequence of plateau lengths
2	50	0	32, 6, 4, 2, 4	2	50	0	3, 2, 3, 2
3	50	0	4, 23, 19, 2	3	50	0	0
4	46	4	2, 7, 2, 3, 2, 2, 2	4	48	2	0
K=4				K=1?			
Total populations				Total populations			
k	Completed runs	Aborted runs	Sequence of plateau lengths	k	Completed runs	Aborted runs	Sequence of plateau lengths
2	50	0	17, 2, 2	2	50	0	2
			Analysis stopped	3	50	0	0
				4	50	0	0
				5	50	0	0
				6	50	0	0
K=2				K=1?			

N. B. : The most likely value of K is attained whenever a single sequence of plateau lengths reaches over 6 repetitions and the absence of a plateau indicates that FLOCK does not detect any population structure.

Table S5 : Most likely values of K for *S. dekayi* and *T. sirtalis* while running FLOCK on each population individually to test for intra-population structuring.

	Site	<i>S. dekayi</i>	<i>T. sirtalis</i>
Continent	c-1	1?	2
	c-2	NA	1?
	c-3	4	3
	c-4	2	NA
Islands	i-1	2	1?
	i-2	1?	NA
	i-3	2	2
	i-4	2	2
	i-5	3	2
	i-6	3	3
	i-7	1?	1?

N. B. : The most likely value of K is attained whenever a single sequence of plateau lengths reaches over 6 repetitions and the absence of a plateau indicates that FLOCK does not detect any population structure

Table S6 : Results of the ANCOVAs performed on *S. dekayi* and *T. sirtalis* for the response of mean allelic richness (R_A) and proportion of private alleles (%) using longitude, latitude and open and open+forest habitat as predictors.

	<i>S. dekayi</i>					<i>T. sirtalis</i>				
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Mean allelic richness VS										
Longitude	1	0.01005	0.01005	0.1317	0.72743	1	0.00348	0.00348	0.0136	0.911
Latitude	1	0.45944	0.45944	6.017	0.04392*	1	0.66667	0.66667	2.6047	0.1577
Residuals	7	0.5345	0.07636			6	1.53567	0.25594		
Open	1	0.06387	0.06387	0.5869	0.4687	1	0.14473	0.14473	0.4244	0.5389
Open+forest	1	0.17839	0.17839	1.6393	0.2412	1	0.01519	0.01519	0.0446	0.8398
Residuals	7	0.76175	0.10882			6	2.0459	0.34098		
Private alleles VS										
Latitude	1	113.458	113.458	2.3799	0.1978	1	90.41	90.411	1.3574	0.2882
Longitude	1	66.643	66.643	1.3979	0.3026	1	33.32	33.317	0.5002	0.5059
Residuals	4	190.694	47.674			6	399.64	66.607		
Open	1	6.67	6.67	0.1099	0.74995	1	0.24	0.239	0.0044	0.949
Open+forest	1	221.44	221.442	3.649	0.09772	1	200.73	200.726	3.7355	0.1015
Residuals	7	424.8	60.685			6	322.41	53.734		

Table S7 : Data tables for the allelic frequencies of *Storeria dekayi*

Ts3	Alleles								
pop	177	195	198	201	207	210	213	216	231
c-1	0	0.033	0.4	0.033	0	0	0.1	0	0.433
c-3	0	0	0.658	0	0	0.184	0.158	0	0
c-4	0	0	0.238	0.429	0	0.048	0.262	0	0.024
i-1	0	0	0.452	0	0	0.405	0.143	0	0
i-2	0	0	0.188	0.229	0	0.312	0.271	0	0
i-3	0	0	0.438	0.125	0.031	0.219	0.125	0.062	0
i-4	0	0	0.316	0.158	0	0.5	0.026	0	0
i-5	0	0.025	0.225	0.275	0	0.475	0	0	0
i-6	0	0	0.568	0.114	0.023	0.25	0.045	0	0
i-7	0.042	0	0.25	0.333	0	0.042	0.25	0.042	0.042

Te1ca2	Alleles					
pop	164	174	176	180	182	192
c-1	0	0	0	0.833	0.167	0
c-3	0.056	0	0	0.944	0	0
c-4	0.262	0.19	0	0.5	0	0.048
i-1	0.19	0.262	0.048	0.476	0	0.024
i-2	0.479	0.146	0	0.083	0	0.292
i-3	0.472	0.028	0	0.389	0	0.111
i-4	0.381	0.357	0	0.262	0	0
i-5	0.457	0.239	0	0.304	0	0
i-6	0.542	0.125	0	0.333	0	0
i-7	0.763	0.053	0	0.184	0	0

Ts2	Alleles		
pop	119	122	125
c-1	0.1	0.5	0.4
c-3	0	0.944	0.056
c-4	0.786	0.024	0.19
i-1	0	0.921	0.079
i-2	0	0.771	0.229
i-3	0	0.725	0.275
i-4	0	1	0
i-5	0	1	0
i-6	0	0.708	0.292
i-7	0	0.618	0.382

<i>Nb1b10</i>	Alleles												
	pop	126	130	136	138	142	144	146	148	150	154	158	162
c-1	0	0	0	0.7	0.067	0.233	0	0	0	0	0	0	0
c-3	0	0	0	0.316	0.079	0.474	0	0.132	0	0	0	0	0
c-4	0	0	0	0	0.143	0.476	0	0	0	0.095	0.286	0	0
i-1	0	0	0	0.262	0.024	0.476	0	0.167	0	0	0.071	0	0
i-2	0	0	0	0.045	0.136	0.432	0.159	0.182	0	0.045	0	0	0
i-3	0	0	0	0	0.263	0.632	0	0	0	0	0.105	0	0
i-4	0	0.19	0.357	0.024	0	0.429	0	0	0	0	0	0	0
i-5	0	0.068	0.114	0	0	0.818	0	0	0	0	0	0	0
i-6	0	0	0	0	0.25	0.375	0	0.167	0	0	0.208	0	0
i-7	0.022	0.043	0.522	0.087	0	0.239	0	0.043	0.022	0	0	0	0.022

<i>Nb1b14ba</i>	Alleles					
	pop	140	142	144	146	148
c-1	0	0	1	0	0	0
c-3	0	0	0.972	0.028	0	0
c-4	0	0	0.31	0.667	0.024	0
i-1	0	0	0.875	0.125	0	0
i-2	0	0	0.63	0.37	0	0
i-3	0.05	0	0.925	0	0.025	0
i-4	0.028	0.056	0.889	0	0.028	0
i-5	0.026	0.237	0.605	0.132	0	0
i-6	0	0	0.438	0.562	0	0
i-7	0	0.386	0.045	0.568	0	0

<i>Stod12</i>	Alleles							
	pop	320	325	330	335	345	355	360
c-1	0	0	0	0.036	0.143	0.679	0.143	0
c-3	0	0.421	0	0	0.211	0.316	0.053	0
c-4	0.119	0.619	0	0.048	0	0.167	0.048	0
i-1	0	0.405	0	0	0	0.381	0.214	0
i-2	0	0.146	0	0	0.021	0.771	0.062	0
i-3	0.026	0.711	0	0	0.053	0.079	0.132	0
i-4	0	0.182	0	0	0.159	0.659	0	0
i-5	0.024	0.119	0	0	0.214	0.643	0	0
i-6	0	0.312	0.083	0	0.104	0.417	0.083	0
i-7	0	0.188	0	0	0.229	0.417	0.167	0

<i>Nesi3</i>	Alleles													
pop	152	160	162	166	168	170	172	174	176	178	180	186	190	194
c-1	0.067	0	0	0.7	0	0.033	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0
c-3	0	0	0	0.361	0	0	0	0.333	0.306	0	0	0	0	0
c-4	0.125	0	0	0.4	0	0.075	0	0.1	0.05	0	0.125	0	0	0.125
i-1	0	0	0	0.452	0	0	0	0.143	0.31	0	0	0.095	0	0
i-2	0	0.021	0	0.583	0	0	0.229	0.021	0.021	0.062	0	0	0.062	0
i-3	0	0	0.025	0.55	0	0	0	0	0.325	0	0	0	0	0.1
i-4	0	0	0.091	0.545	0	0	0	0.091	0.045	0	0	0.205	0	0.023
i-5	0	0	0.028	0.167	0.111	0	0	0.028	0	0.028	0	0.528	0	0.111
i-6	0	0	0.104	0.25	0	0	0	0.271	0.042	0	0	0.208	0	0.125
i-7	0	0	0	0.25	0	0	0	0.205	0.545	0	0	0	0	0

<i>Nsμ10</i>	Alleles								
pop	136	140	144	148	152	154	158	162	164
c-1	0	0	0.033	0.033	0	0.233	0	0.067	0.633
c-3	0.111	0	0.25	0.222	0	0.111	0	0.306	0
c-4	0	0.119	0.286	0.405	0	0.19	0	0	0
i-1	0	0	0	0.69	0	0.071	0	0.214	0.024
i-2	0.174	0	0.065	0.261	0	0.043	0	0.174	0.283
i-3	0	0	0.028	0.417	0	0.5	0.056	0	0
i-4	0.119	0	0.119	0.524	0	0.048	0	0.19	0
i-5	0.065	0	0.152	0.37	0	0	0	0.413	0
i-6	0	0	0.13	0.304	0.022	0.478	0	0.065	0
i-7	0	0	0.25	0.062	0	0.167	0	0	0.521

Table S8 : Data tables for the allelic frequencies of *Thamnophis sirtalis*

Ts2	Alleles																															
pop	115	118	121	124	127	130	133	136	139	142	145	148	154	157	160	166	169	172	175	178	181	193	202	205	211	214	217	221	224	227	230	233
c-1	0.477	0	0.023	0.045	0	0	0	0	0.045	0	0.023	0.068	0	0.045	0.068	0	0	0	0	0	0	0.023	0.023	0.023	0.023	0	0	0.023	0.091	0	0	0
c-2	0.067	0	0.033	0.233	0	0	0	0	0	0.1	0.267	0	0.033	0	0.033	0.033	0	0	0.133	0	0	0	0	0	0	0.067	0	0	0	0	0	0
c-3	0.3	0	0.08	0.12	0.06	0.02	0.04	0.14	0	0.08	0.04	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.02	0	0	0	0	0
i-1	0.273	0.045	0.136	0	0	0	0	0	0	0.091	0.091	0.045	0.091	0	0.045	0	0	0	0.045	0.045	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.045	0	0.045
i-3	0.091	0	0.273	0	0	0	0	0.045	0	0.136	0	0	0.045	0	0	0.045	0	0.045	0.136	0	0	0.045	0	0	0	0	0	0	0	0	0.091	0.045
i-4	0.2	0	0.1	0.067	0	0.033	0.1	0	0.033	0.067	0	0	0	0	0.167	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.067	0	0.067	0	0	0	0	0
i-5	0.15	0	0.2	0	0.3	0	0.2	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05
i-6	0.056	0	0	0.083	0	0	0.139	0.028	0.056	0.083	0.167	0.083	0	0	0.028	0	0	0	0	0.056	0.028	0.028	0	0	0	0	0	0	0.083	0.056	0.028	0
i-7	0	0	0.357	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.214	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

$N_s \mu^2$	Alleles													
pop	136	138	140	144	148	152	156	160	162	164	168	172	176	180
c-1	0	0	0	0.318	0	0.159	0.114	0.114	0	0.023	0.182	0.091	0	0
c-2	0	0	0	0.375	0	0.062	0.094	0.188	0	0.031	0.125	0.062	0.031	0.031
c-3	0	0	0	0.34	0.1	0.02	0.08	0.02	0	0	0.34	0.1	0	0
i-1	0	0	0	0.318	0.227	0.136	0	0.045	0	0	0.136	0.136	0	0
i-3	0	0.045	0	0.318	0.045	0	0.045	0	0.091	0	0.273	0.182	0	0
i-4	0	0	0	0.094	0	0.438	0.125	0.031	0	0	0.312	0	0	0
i-5	0	0	0.1	0	0	0.55	0.15	0	0	0	0.2	0	0	0
i-6	0	0	0.158	0.368	0	0.053	0.079	0.105	0	0	0.237	0	0	0
i-7	0.071	0.214	0.357	0.214	0	0	0.143	0	0	0	0	0	0	0

Stod12	Alleles																
pop	274	302	326	366	370	375	382	402	410	426	450	462	470	482	502	524	548
c-1	0	0	0.109	0	0.37	0.022	0.087	0	0	0.109	0.196	0.022	0	0	0.065	0	0.022
c-2	0	0	0	0	0.219	0	0	0	0.062	0.094	0.469	0	0	0	0.031	0.125	0
c-3	0.04	0	0.28	0	0.22	0	0.02	0	0.18	0.02	0.06	0	0.1	0.04	0.04	0	0
i-1	0	0	0	0	0.273	0	0.318	0	0.182	0.045	0	0	0	0	0.182	0	0
i-3	0.091	0.045	0	0.045	0.273	0	0.455	0.045	0.045	0	0	0	0	0	0	0	0
i-4	0.031	0	0.312	0	0.031	0	0.156	0	0.156	0.031	0.031	0	0.062	0.125	0.062	0	0
i-5	0	0	0.5	0	0.3	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0
i-6	0	0	0.079	0	0.289	0	0.316	0	0.184	0	0.079	0	0.026	0	0.026	0	0
i-7	0	0	0.214	0.214	0.214	0	0.071	0	0.071	0.071	0	0	0.143	0	0	0	0

<i>Ts4</i>	Alleles				
pop	152	154	156	162	168
c-1	0.214	0.595	0.19	0	0
c-2	0	0.5	0.5	0	0
c-3	0.188	0.604	0.208	0	0
i-1	0.227	0.545	0.227	0	0
i-3	0	0.5	0.5	0	0
i-4	0.094	0.562	0.344	0	0
i-5	0	0.75	0.2	0.05	0
i-6	0.056	0.694	0.222	0	0.028
i-7	0	0.714	0.286	0	0

<i>Te1ca50</i>	Alleles		
pop	110	112	118
c-1	0	0.048	0.952
c-2	0	0.3	0.7
c-3	0	0.021	0.979
i-1	0.091	0.091	0.818
i-3	0	0.136	0.864
i-4	0	0.438	0.562
i-5	0	0.3	0.7
i-6	0	0.222	0.778
i-7	0.167	0.333	0.5

<i>Stodk7</i>	Alleles				
pop	126	128	130	132	136
c-1	0	0.043	0.174	0.761	0.022
c-2	0.031	0.062	0.219	0.625	0.062
c-3	0	0.083	0.208	0.479	0.229
i-1	0.182	0	0.273	0.5	0.045
i-3	0.227	0.045	0.227	0.5	0
i-4	0	0.133	0.067	0.733	0.067
i-5	0	0.1	0.45	0.45	0
i-6	0.026	0.079	0.184	0.632	0.079
i-7	0	0.071	0.571	0.357	0

<i>Ts3-L2</i>	Alleles						
pop	94	97	100	103	109	112	115
c-1	0.261	0.152	0.043	0	0	0.522	0.022
c-2	0.25	0	0.281	0.188	0	0.281	0
c-3	0.065	0.196	0.174	0	0	0.565	0
i-1	0.409	0	0.182	0.091	0	0.318	0
i-3	0.273	0	0.045	0.045	0.318	0.273	0.045
i-4	0.533	0	0.2	0	0.233	0.033	0
i-5	0.4	0.05	0.3	0	0.1	0.15	0
i-6	0.389	0	0.222	0.056	0	0.222	0.111
i-7	0.429	0.143	0	0	0.429	0	0

CHAPITRE III :
Conclusion

3 : CONCLUSION

3.1 : Réponse de la diversité génétique à la taille d'habitat

Le premier objectif de ce projet de recherche était de déterminer quel était l'impact de la réduction des habitats sur la diversité génétique de la faune insulaire. Les résultats de cette étude se sont avérés surprenants à plusieurs égards car, malgré la prédiction que les habitats plus petits démontreraient une diversité moindre, plusieurs des populations insulaires étudiées ont présenté des réponses très différentes à la perte d'habitat. Parmi ces réponses figuraient la perte de diversité génétique, la distorsion des fréquences alléliques et une absence totale de réaction.

Cette dernière observation détonne par rapport à ce qui est suggéré par la littérature, selon laquelle des facteurs génétiques affectent les populations avant qu'elles soient menées à l'extinction (Spielman *et al.*, 2004). Néanmoins, une littérature croissante portant principalement sur des mammifères et des oiseaux reporte des exemples de populations ayant subi des pertes démographiques importantes mais ne gardant aucune signature génétique de ces dernières (Hailer *et al.*, 2006; Queney *et al.*, 2000; Berthier *et al.*, 2006; Busch *et al.*, 2007). Cette étude s'avère la première à reporter ce genre de situation chez des reptiles.

Les raisons énoncées pour expliquer le manque de signature génétique suite à un effondrement démographique incluent entre autres des périodes longues entre les générations de certains animaux (Hailer *et al.*, 2006), une migration permettant de recouvrir rapidement la diversité génétique perdue (Keller *et al.*, 2001) et un passé de variations cycliques ou stochastiques fréquentes (Queney *et al.*, 2000). Parmi les différents scénarios, l'historique d'importantes fluctuations démographiques s'accorde particulièrement bien à la situation des couleuvres

comparées dans cette étude par rapport aux autres propositions. Tout d'abord, le temps de génération est relativement court chez les deux espèces étudiées (Desroches et Rodrigue, 2004). En second lieu, la perte d'habitat liée à l'expansion urbaine s'avère un phénomène récent dans la région montréalaise et il est improbable que la migration ait suffi pour recouvrir la diversité perdue entre ces populations séparées par de la matrice urbaine en plus des cours d'eau. Néanmoins, il a été suggéré que la survie des populations de couleuvres soit intimement liée à la performance des sites d'hibernation, nommés hibernacles (Shine et Mason, 2004). Considérant que de nombreux individus passent l'hiver dans un même hibernacle, les populations de couleuvres sont susceptibles de subir des extinctions locales et de présenter une dynamique d'extinction-colonisation. Une fréquence élevée d'effondrements démographiques limite l'accumulation de mutations et la diversité génétique des populations se trouve alors près de la moyenne harmonique, très influencée par l'état démographique le plus bas atteint par la population (Wright, 1931). De plus, les espèces spécialistes de milieux instables, dont *S. dekayi*, se voient particulièrement susceptibles de présenter ce genre de dynamique de population en raison de la modification constante de leur habitat.

Il existe plusieurs raisons pour laquelle une population pourrait perdre de la superficie de son habitat préférentiel, par exemple la succession naturelle des stades de végétation, des incendies, ou la destruction de milieux naturels pour des usages anthropiques comme l'expansion des centres urbains. Malgré leur nature différente, tous ces phénomènes ont en commun d'altérer le nombre d'individus d'une population qui se trouve ou qui peut être maintenu dans un habitat donné. L'ampleur et la rapidité à laquelle ces transformations surviennent sont également susceptibles de varier d'un habitat à un autre, qu'il s'agisse d'une perturbation mineure et

ponctuelle ou encore de la suppression totale et instantanée d'un habitat. Considérant que chaque milieu naturel est lui-même unique, formé de communautés différentes et que les phénomènes qui l'affectent le sont tout autant, il n'est pas surprenant de retrouver un éventail de réponses différentes chez les populations faisant face à la destruction des milieux naturels.

Nos résultats corroborent les conclusions de nombreuses publications dont le contexte d'étude n'a pas permis de détecter de signature génétique suite à un goulot d'étranglement (Dinerstein & McCracken, 1990; Robinson *et al.*, 1993; Hailer *et al.*, 2006; Queney *et al.*, 2000; Berthier *et al.*, 2006; Busch *et al.*, 2007; Keller *et al.*, 2001). Effectivement, une des conclusions importantes de cette étude est que la détection de réductions démographiques à l'aide de marqueurs moléculaires peut nécessiter un contexte très particulier. Ce dernier peut s'avérer incompatible avec la situation de nombreuses populations naturelles, comme celles des couleuvres montréalaises dont le passé d'importantes fluctuations démographiques masque les effets de la perte d'habitat.

L'utilisation d'un plus grand nombre de marqueurs moléculaires ainsi que d'individus pourrait contribuer à augmenter la valeur statistique des analyses effectuées ainsi qu'à aborder des phénomènes agissant à une échelle géographique de plus en plus fine.

3.2 : Les couleuvres montréalaises

Les couleuvres montréalaises et leurs habitats disparaissent à un rythme alarmant. Effectivement, à Montréal, comme dans de nombreuses régions urbaines en Amérique du Nord, les habitats ouverts et les espèces qui en dépendent présentent une répartition irrégulière et

disparaissent à une vitesse préoccupante (Kjoss et Litvaitis, 2001 ; Litvaitis *et al.*, 1999; Vickery *et al.*, 1995). De plus, au cours des quatre années qu'on a nécessité ce projet de recherche (2010-2014), trois des dix habitats où populations de couleuvres ont été échantillonnées ont vu leur habitat détruit de manière partielle ou totale. Cette observation souligne la vitesse à laquelle se produit la perte des habitats ouverts dans la région.

Au niveau de la différenciation des populations, les résultats de cette étude laissent croire que les populations étudiées se seraient naturellement différenciées les unes des autres dans la grande région montréalaise, tout d'abord en raison des barrières à la dispersion de nature aquatique. Par la suite vient la matrice urbaine, constituée de routes, de bâtiments et de terrains tondus, très peu propice à la dispersion de ces espèces. L'isolement subséquent des populations dans de petites parcelles d'habitats entre lesquelles la migration est difficile laisse croire que la dérive génétique jouera un rôle particulièrement important dans la différenciation de ces populations dans le futur.

De plus, cette étude met en relief la pression d'urbanisation des banlieues, qui est particulièrement importante dans la grande région de Montréal. Effectivement, les données suggèrent que cette pression ait été suffisante pour provoquer une réduction importante de la diversité génétique des couleuvres sur les rives nord, sud et ouest de la région. En plus de réduire la diversité génétique des populations, la perte d'habitat des banlieues dans ce système isole graduellement les populations insulaires du reste de leur aire de répartition.

Dans la région montréalaise, la diversité génétique des couleuvres se trouve isolée dans les îles.

Cette étude révèle que la majorité des populations insulaires de la région ont une composition génétique similaire au niveau du nombre et de l'identité des allèles, qui diffère cependant au niveau des fréquences alléliques dans le cas des populations du Parc national des Îles-de-Boucherville. Les résultats obtenus n'ont cependant pas permis de déterminer quelles étaient les populations insulaires à prioriser en matière de conservation et de nombreux détails de leur démographie demeurent inconnus. La réalisation d'études de CMR (capture-marquage-recapture) dans la région de Montréal permettrait d'obtenir un portrait des tendances démographiques des couleuvres et d'en interpréter les résultats à la lumière des paramètres écologiques de chacun des habitats.

L'étude de la diversité génétique des couleuvres et de sa répartition à travers la région a permis d'interpréter les relations entre les différentes populations sans observer leurs échanges *de visu* en plus d'apporter une perspective intéressante sur l'histoire biogéographique de la colonisation des îles. L'information sur la diversité et l'identité génétique des populations de couleuvres pourra contribuer à identifier des objectifs de conservation tout en tenant compte des différences entre certaines populations. Ces informations clés n'auraient pu être obtenues sans le recours à une étude basée sur la génétique de ces populations.

3.3 : Sources documentaires

Allendorf, F. W. (1986). Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology*, 5, 181-190.

Andrews, K. M., Gibbons, J. W., Jochimsen, D. M. (2008). Ecological effects of roads on amphibians and reptiles : A literature review. *Herpetological Conservation*, 3, 121-143.

Atlas des Amphibiens et Reptiles du Québec (AARQ) (2010). Atlas des amphibiens et reptiles du Québec.[En ligne]: <http://www.atlasamphibiensreptiles.qc.ca>.

Baguette, M. et Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior : functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117-1129.

Banfield, A. W. F. (1954). The role of ice in the distribution of mammals. *Journal of Mammalogy*, 35, 104-107.

Bender, D. J., Contreras, T.A. et Fahrig, L. (1998). Habitat loss and population decline : A meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79 (2), 517-533.

Berthier, K., Charbonnel, N., Galan, M., Chaval, Y., et Cosson, J. F. (2006). Migration and recovery of the genetic diversity during the increasing density phase in cyclic vole populations. *Molecular Ecology*, 15(9), 2665-2676.

Blouin-Demers, G., et Weatherhead, P. J. (2002). Implications of movement patterns for gene flow in black rat snakes (*Elaphe obsoleta*). *Canadian Journal of Zoology*, 80(7), 1162-1172.

Bonnet, X., Naulleau, G., & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological conservation*, 89(1), 39-50.

Bowler, D. E. et Benton, T. J. (2009). Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals : the effect of age, sex and resource availability. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1234-1241.

Bronikowski, A. et Vleck, D. (2010). Metabolism, body size and life span : A case study in evolutionary divergent populations of the garter snake (*Thamnophis elegans*). *Integrative and Comparative Biology*, 50 (5), 880-887.

Brown, G. P., Phillips, B. L., Webb, J. K., et Shine, R. (2006). Toad on the road: use of roads as dispersal corridors by cane toads (*Bufo marinus*) at an invasion front in tropical Australia. *Biological conservation*, 133(1), 88-94.

Busch, J. D., Waser, P. M., et DeWoody, J. A. (2007). Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Molecular Ecology*, 16(12), 2450-2462.

Carpenter, C. (1953). A study of hibernacula and hibernating association of snakes and

amphibians in Michigan. *Ecology*, 34 (1), 74-80.

Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J., & Sheldon, B. C. (2009). A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, 18(13), 2746-2765.

Charlesworth, B. (2009). Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews*, 10, 195-205.

Clark, R. W., Brown, W. S., Stechert, R., et Zamudio, K. R. (2010). Roads, interrupted dispersal, and genetic diversity in timber rattlesnakes. *Conservation Biology*, 24(4), 1059-1069.

Clesson, D., Bautista, A., Baleckaitis, D. D., & Krohmer, R. W. (2002). Reproductive biology of male eastern garter snakes (*Thamnophis sirtalis sirtalis*) from a denning population in central Wisconsin. *The American midland naturalist*, 147(2), 376-386.

Conner, J.K. et Hartl, D. L. (2004). *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates Incorporated., MA.

Cornuet, J.M. et Luikart, G. (1996). Description and power analysis of the two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics Society of America*, 144, 2001-2014.

Comité sur la Situation des Espèces en Péril du Canada (COSEPAC) (2014). Liste des espèces

candidates du COSEPAC en ordre de priorité. [En ligne]. Disponible en ligne au : http://www.cosewic.gc.ca/fra/sct3/index_f.cfm#7

Darwin, C. R. (1859). On the Origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life, *Nature*. London.

De Queiroz, A., Lawson R., Lemos-Espinal J. A. (2002). Phylogenetic relationships of North American Garter snakes (*Thamnophis*) based on four mitochondrial genes : how much DNA sequence is enough? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22 (2), 315-329.

Desroches, J.F. et Rodrigue, D. (2004). *Amphibiens et reptiles du Québec et des maritimes*. Édition Michel Quintin.

Díaz, J. A., Carbonell, R., Virgós, E., Santos, T., et Tellería, J. L. (2000). Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammodromus algirus*. *Animal Conservation*, 3(3), 235-240.

Dobzhansky, T. et Pavlovsky, O. (1957). An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution*, 11 (3), 311-319.

England, P. R., Osler, G. H., Woodworth, L. M., Montgomery, M. E., Briscoe, D. A., et Frankham, R. (2003). Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conservation Genetics*, 4(5), 595-604 .

Ernst, C. H. et Ernst, E. M. (2003). *Snakes of the United States and Canada*. Smithsonian Books. Washington, D.C., USA.

Fahrig, L. (1997). Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61 (3), 603-610.

Fahrig, L. (2001). How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100, 65-74.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.

Fitch, H. S. (1965). An ecological study of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. University of Kansas. *Publications of the Museum of Natural History*, 15 (10), 23-25.

Forman, R. T. et Alexander, L. (1998). Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 207-231.

Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review Genetics*, 29, 305-327.

Frankham, R. (1997). Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78, 311-327.

Frankham, R. (1999). Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? *Animal Conservation*, 2, 255-260.

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

Franklin, I. R. (1980). Evolutionary change in small populations. *Conservation biology : an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts

Freedman, W. et Catling, P. M. (1979). Movements of sympatric species of snakes at Amherstburg, Ontario, Canada. *Canadian Field-Naturalist*, 93 (4), 399-404.

Fuller, T. K. et Robinson, W. L. (1982). Winter movements of mammals across a large Northern river. *Journal of Mammalogy*, 63 (3), 506-510.

Garland, T., et Adolph, S. C. (1994). Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology*, 797-828.

Garza, J. C. et Williamson, E. G. (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10, 305-318

Gibbs, J.P. (1998). Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 13, 263-268.

Gibbs, J. P. (2001). Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation*, 100, 15-20.

Gregory, P. T. et Larsen, K. W. (1996). Are there meaningful correlates of geographic life-history variation in the garter snake, *Thamnophis sirtalis*? *Copeia*, 1996 (1), 183-189.

Gregory, P. T. et Nelson, K. J. (1991). Predation on fish and interside variation in the diet of common garter snakes, *Thamnophis sirtalis*, on Vancouver Island. *Canadian Journal of Zoology*, 69 (4), 988-994.

Gregory, P. T. et Stewart, K. W. (1975). Long-distance dispersal and feeding strategy of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the Interlake of Manitoba. *Canadian Journal of Zoology*, 53, 238-245.

Grueber, C. E., Wallis, G. P., et Jamieson, I. G. (2008). Heterozygosity–fitness correlations and their relevance to studies on inbreeding depression in threatened species. *Molecular Ecology*, 17(18), 3978-3984.

Grund, M. D., McAninch, J. B., et Wiggers, E. P. (2002). Seasonal movements and habitat use of female white-tailed deer associated with an urban park. *The Journal of wildlife management*, 123-130.

Hailer, F., Helander, B., Folkestad, A. O., Ganusevich, S. A., Garstad, S., Hauff, P., et Ellegren,

H. (2006). Bottlenecked but long-lived: high genetic diversity retained in white-tailed eagles upon recovery from population decline. *Biology Letters*, 2(2), 316-319.

Hartl, D. L. (2000). *A primer of population genetics*. Sinauer, Sunderland, MA.

Institut de la Statistique du Québec (ISQ) (2008). Données sociodémographiques en bref [En ligne] Accessible à : <http://www.stat.gouv.qc.ca/> (Cité le 14 novembre 2014)

Jackson, N. D. et Fahrig, L. (2011). Relative effect of road mortality and decreased connectivity on population genetic diversity. *Biological Conservation*, 144, 3143-3148.

James, J. W. (1971). The founder effect and response to artificial selection. *Genetical Research*, 16 (3), 241-250.

Johst, K. et Brandl, R. (1997). The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling*, 104, 87-101.

Kareiva, P. et Wennergren, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystems and population processes. *Nature*, 373, 299-302.

Keller, L. F., Jeffery, K. J., Arcese, P., Beaumont, M. A., Hochachka, W. M., Smith, J. N., et Bruford, M. W. (2001). Immigration and the ephemerality of a natural population bottleneck: evidence from molecular markers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological*

Sciences, 268(1474), 1387-1394.

Kingsbury, B. A. et Attum, O. (2009). Conservation strategies. captive rearing, translocation and repatriating. In *Snakes ecology and conservation*. Cornell University Press. New York.

Kimura, M. (1962). On the probability of fixation of mutant genes in a population. *Genetics*, 47, 713-719.

Kimura, M. (1970). The length of time required for a selectively neutral mutant to reach fixation through random frequency drift in a finite population. *Genetic Research*, 15, 131-133.

Kimura, M. et Ohta, T. (1969). The average number of generations until fixation of a mutant gene in a finite population. *Genetics*, 61, 763-771.

King, R. B. (1993). Determinants of offspring number and size in the brown snake, *Storeria dekayi*. *Journal of Herpetology*, 27 (2), 175-185

King, R. B., Bittner, T. D., Queral-Regil, A., et Cline, J. H. (1999). Sexual dimorphism in neonate and adult snakes. *Journal of Zoology*, 247(1), 19-28.

King, R. B. et Lawson, R. (2001). Patterns of population subdivision and gene flow in three sympatric natricine snakes. *Copeia*. 2001 (3). 602-614.

Kjoss, V. A. et Litvaitis, J. A. (2001). Community structure of snakes in a human-dominated landscape. *Biological Conservation*, 98, 285-292.

Klug, P. E., Wisely, S. M., et With, K. A. (2011). Population genetic structure and landscape connectivity of the Eastern Yellowbelly Racer (*Coluber constrictor flaviventris*) in the contiguous tallgrass prairie of northeastern Kansas, USA. *Landscape Ecology*, 86, 281-294.

Kofron, C. P. (1979). Female reproductive biology of the brown snake, *Storeria dekayi*, in Louisiana. *Copeia*, 3, 463-466.

Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241 (4872), 1455-1460.

Lande, R. et Barrowclough, G. F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. *Viable Populations for Conservation*, 87-123.

Laurance, W. F. (2008). Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological conservation*, 141(7), 1731-1744.

Lawson, R. et King, R. B. (1996). Gene flow and melanism in Lake Erie garter snake populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 1-19.

Leberg, P. (2002). Estimating allelic richness : Effects of sample size and bottlenecks. *Molecular*

Ecology, 11, 2445-2449.

Litvaitis, J. A., Wagner, D. L., Confer, J. L., Tarr, M. D., & Snyder, E. J. (1999). Early-successional forests and shrub-dominated habitats: land-use artifact or critical community in the Northeastern United States. *Northeast Wildlife*, 54, 101-118.

Lorvelec, O., Pascal, M., Pavis, C., et Feldmann, P. (2007). Amphibians and reptiles of the French West Indies: inventory, threats and conservation. *Applied Herpetology*, 4(2), 131-161.

Losos, J. B. (2009). *Lizards in an evolutionary tree : ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press. Loss Angeles.

Luikart, G., Sherwin, W. B., Steele, B. M., et Allendorf, F. W. (1998). Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change. *Molecular Ecology*, 7(8), 963-974.

MacArthur, R.H. et Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press.

Macdonald, D. W. et Newdick, M. T. (1982). The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes* (L.) in urban areas. *Urban Ecology*, 123-138.

Maruyama, T. et Kimura, M. (1974). A note on the speed of gene frequency change in reverse

direction in a finite population. *Society for the Study of Evolution*, 28 (1), 161-163.

Marzluff, J. M. (2005). Island biogeography for an urbanizing wild : How extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems*, 8, 157-177.

Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. *Evolution as a Process*, 157-180.

McCracken, G. F., Burghardt, G. M., et Houts, S. E. (1999). Microsatellite markers and multiple paternity in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Molecular Ecology*, 8(9), 1475-1479.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) (2014). Liste des espèces fauniques menacées ou vulnérables au Québec [En ligne]. Accessible au <http://www3.mffp.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=69>. Cité le 14 novembre 2014

Minton, S. A. (2001). *Amphibians and reptiles of Indiana*. Indianapolis, Indiana, USA: Indiana Academy of Science.

Montgomery, M. E., Woodworth, L. M., Nurthen, R. K., Gilligan, D. M., Briscoe, D. A., et Frankham, R. (2000). Relationships between population size and loss of genetic diversity: comparisons of experimental results with theoretical predictions. *Conservation Genetics*, 1(1),

33-43.

Montréal en statistiques (2014). Caractéristiques géographiques. [En ligne]. Accessible au http://ville.montreal.qc.ca/portal/page?_pageid=6897,67859572&_dad=portal&_schema=PORTAL. Cité le 14 novembre 2014

NASA, 2011. Vue de l'archipel d'Hochelaga par satellite, Capteur NASA Worldwind Landsat 7 (image satellite, Montréal satellite.jpeg). Wikipedia [En ligne]. Accessible au http://en.wikipedia.org/wiki/Greater_Montreal

NatureServe Explorer, 2014 : *Thamnophis sirtalis* [En ligne]. Accessible à http://explorer.natureserve.org/servlet/NatureServe?searchSpeciesUid=ELEMENT_GLOBAL_2.101158 (Cité le 14 novembre 2014).

Nei, M., Maruyama, T., et Chakraborty, R. (1975). The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 1-10.

Newman, D. et Pilson, D. (1997). Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size : Experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution*, 51 (2), 354-362.

Otto, S. P. et Whitlock, M. C. (1997). The probability of fixation in populations of changing size. *Genetics*, 146, 723-733.

Ouellette, M. et Rodrigue, D. (2006). Identification, caractérisation et évaluation des sites de populations de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) dans une perspective de conservation appliquée. Préparé pour la Fondation de la Faune du Québec. Sainte-Anne-de-Bellevue.

Ozoga, J. J. et Harger, E. M. (1966). Winter activities and feeding habits of northern Michigan coyotes. *Journal of Wildlife Management*, 30, 809-818.

Pisani, G. R. (2009). Use of an active ant nest as a hibernaculum site by small snake species. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 112 (1/2), 113-118.

Placyk, J. S., Burghardt, G. M., Small, R. L., King, R. B., Casper, G. S., et Robinson, J. W. (2007). Post-glacial recolonization of the Great Lakes region by the common gartersnake (*Thamnophis sirtalis*) inferred from mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 452-467.

Pouliot, D. (2008). Rapport sur la situation de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) au Québec. Pour le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune Québec.

Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, 19(5), 1205-1223.

Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks and population regulations. *The American Naturalist*, 132

(5), 652-661.

Queney, G., Ferrand, N., Marchandeu, S., Azevedo, M., Mougel, F., Branco, M., et Monnerot, M. (2000). Absence of a genetic bottleneck in a wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population exposed to a severe viral epizootic. *Molecular Ecology*, 9(9), 1253-1264.

Reed, D. H. et Bryant, E. H. (2000). Experimental tests on minimum viable population size. *Animal Conservation*, 3, 7-14.

Reed, D. H. et Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 17 (1), 230-237.

Reed, D. H. et Hobbs, G. R. (2004). The relationship between population size and temporal variability in population size. *Animal Conservation*, 7, 1-8.

Row, J. R., Blouin-Demers, G., et Weatherhead, P. J. (2007). Demographic effects of road mortality in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Biological Conservation*, 137(1), 117-124.

Schultz, S. T. et Lynch, M. (1997). Mutation and extinction : the role of variable mutational effects, synergistic epistasis, beneficial mutations and pedigree of outcrossing. *Evolution*, 51, 1363-1371.

Seburn, D. et Seburn, C. (2000). Conservation priorities for the reptiles and amphibians of

Canada. For the World Wildlife Fund Canada and Canadian Amphibian and Reptile Conservation Network

Shepard, D. B., Kuhns, A. R., Dreslik, M. J., et Phillips, C. A. (2008). Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, 11(4), 288-296.

Shine, R. et Bonnet, X. (2000). Snakes: a new “model organism” in ecological research? *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (6), 221-222.

Shine, R., Lemaster, M., Wall, M., Langkilde, T., et Mason, R. (2004). Why Did the Snake Cross the Road? Effects of Roads on Movement and Location of Mates by Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Ecology and Society*, 9(1), 1-9.

Shine, R. et Mason, R. T. (2004). Patterns of mortality in a cold-climate population of garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Biological Conservation*, 120, 201-210.

Sodhi, N. S., Koh, L. P., Brook, B. W., et Ng, P. K. (2004). Southeast Asian biodiversity: an impending disaster. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 654-660.

Spielman, D., Brook, B. W., et Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(42), 15261-15264.

Szulkin, M., Bierne, N., & David, P. (2010). Heterozygosity-fitness correlations : a time for reappraisal. *Evolution*, 64(5), 1202-1217.

Tallmon, D. A., Luikart, G., et Waples, R. S. (2004). The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 489-496.

Tear, T. H., Kareiva, P., Angermeier, P. L., Comer, P., Czech, B., Kautz, R., ... et Wilhere, G. (2005). How much is enough? The recurrent problem of setting measurable objectives in conservation. *BioScience*, 55(10), 835-849.

Thomas, C. D. (1990). What do real populations dynamics tell us about minimum viable population sizes? *Conservation Biology*, 4, 324-327.

Tikka, P. M., Högmander, H., & Koski, P. S. (2001). Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape ecology*, 16(7), 659-666.

Tolson, P. (1987). Phylogenetics of the boid snake genus *Epicrates* and Carribean vicariance theory. *Occasional Papers of the Museum of Zoology*. (715), 1-68.

Troll, C. (1939). Luftbildplan und ökologische Bodenforschung (Aerial photography and ecological studies of the earth). *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde*, Berlin. p.241.

Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (1980). World Conservation

Strategy. Living resource conservation for sustainable development. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Switzerland.

Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (2013). *Storeria dekayi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2 [En ligne]. Accessible à <http://www.iucnredlist.org/details/63928/0>. (Cité le 14 novembre 2014).

Vance, M. D., Fahrig, L., et Flather, C. H. (2003). Effect of reproductive rate on minimum habitat requirements of forest-breeding birds. *Ecology*, 84(10), 2643-2653.

Vandergast, A. G., Lewallen, E. A., Deas, J., Bohonak, A. J., Weissman, D. B., et Fisher, R. N. (2009). Loss of genetic connectivity and diversity in urban microreserves in a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus* n. sp. "santa monica"). *Journal of insect conservation*, 13(3), 329-345.

Vickery, P. D., Hunter, M. L., & Melvin, S. M. (1994). Effects of habitat area on the distribution of grassland birds in Maine. *Conservation Biology*, 8(4), 1087-1097.

Whitlock, M. C. (2000). Fixation of new alleles and the extinction of small populations : drift load, beneficial alleles and sexual selection. *Evolution*, 54, 1855-1861.

Wiens, J. A. (Ed.). (2007). *Foundation papers in landscape ecology*. Columbia University Press.

Wilson, B. S., Horrocks, J. A., et Hailey, A. (2006). Conservation of insular herpetofaunas in the West Indies. *Applied Herpetology*, 3(3), 181-195.

Wright, S. I. (1929). The evolution of dominance. *The American Naturalist*, 63 (689), 556-561.

Wright, S. I. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 16 (2),

ANNEXE I

4 : Recommandations de conservation à l'intention des gestionnaires

4.1 : La couleuvre brune au Québec

La couleuvre brune, *S. dekayi* est décrite par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP, 2014) comme étant « Susceptible d'être déclarée menacée ou vulnérable » au Québec. Néanmoins, la destruction accélérée de son habitat préférentiel, au sein d'une aire de répartition très limitée, constitue une menace directe à la survie de la couleuvre brune et appelle à une réponse rapide en matière de conservation (Ouellette et Rodrigue, 2006 ; Pouliot, 2008 ; cette étude). En effet, la majorité des populations de *S. dekayi* du Québec se trouvent en condition précaire face au développement immobilier et une fraction minime d'entre elles se situe dans des habitats bénéficiant d'un statut de protection. Les paragraphes suivants décrivent plusieurs enjeux autour de la conservation de cette espèce dans la région montréalaise.

4.2 : Diversité génétique à travers la région montréalaise

Les données observées chez les deux espèces étudiées suggèrent que, plutôt que de présenter l'épicentre de la perte d'habitat, les îles de la région montréalaise seraient devenues un sanctuaire pour la diversité génétique des couleuvres locales. De plus, la composition génétique de *S. dekayi* et *T. sirtalis* s'avère similaire entre les populations insulaires à l'exception près de celles du Parc National des Îles-de-Boucherville, qui semblent uniques dans la région. Dans l'éventualité de l'élaboration d'un plan de conservation où il serait question de préserver une diversité génétique représentative de ce qu'on observe dans la région montréalaise, cette population devrait être considérée comme distincte et traitée à part. Parmi les populations insulaires, la diversité génétique s'avère très similaire entre les différents sites échantillonnés et

ne permet pas de distinguer quelle population prioriser en matière de conservation. Cette sélection devra être effectuée suite à une étude démographique des populations et une caractérisation de leurs différents habitats.

4.3 : Perte d'habitat

Dans la région de Montréal, la menace principale pour la survie des couleuvres s'avère la perte d'habitat. Pour en assurer la pérennité, la priorité est d'identifier et de caractériser les populations locales, de déterminer le potentiel de conservation de différents habitats et d'en assurer une protection efficace. Ces derniers sont souvent éparés et isolés les uns des autres par une matrice urbaine peu propice à leurs déplacements. De plus, les habitats en question sont de tailles variables et présentent individuellement des avantages et des menaces à la persistance des populations locales. Par conséquent, ces aires devraient être rigoureusement évaluées de manière à établir leur priorité de conservation.

À moyen terme, la succession végétale naturelle pourrait elle-même s'avérer une cause de perte d'habitat et un problème à la conservation des espèces de milieux ouverts. Effectivement, ces derniers vont graduellement devenir de plus en plus boisés, pénalisant alors les espèces spécialisées dans l'occupation des milieux en friche. Ces dernières nécessitent donc un suivi de leurs tendances démographiques et, possiblement, l'entretien d'un certain régime de perturbations de manière à maintenir leur habitat préférentiel.

4.4 : Relocalisation

La relocalisation est une mesure de mitigation très utilisée pour résoudre des conflits humain-

animal et particulièrement avec les serpents (Kingsbury et Attum, 2009). Conséquemment, fréquemment ces dernières années, des couleuvres ont été relocalisées dans la région de Montréal suite à la destruction de leur habitat. Les résultats de cette étude suggèrent que les populations montréalaises de *S. dekayi* sont très différenciées les unes des autres et ce, à très petite échelle. Cela implique que la relocalisation d'individus dans une population adjacente peut présenter des conséquences au niveau de la composition génétique de la population d'accueil et devrait donc être seulement être pratiqué dans un contexte éclairé.

De plus, de nombreuses études réalisées chez les serpents révèlent que ces mesures induisent un comportement erratique chez les individus déplacés qui tentent de revenir au site de capture, ce qui peut ultimement affecter leurs chances de survie (Brown *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2005; Reinert et Rupert, 1999; Roe *et al.*, 2010, Sullivan *et al.*, 2014 mais voir aussi Holding *et al.*, 2014). Dans le cas de la destruction d'un habitat, investir des ressources financières pour déplacer des individus peut non seulement s'avérer vain s'ils ne survivent pas, mais peut également véhiculer l'idée fausse que la faune a été sauvegardée (Kingsbury & Attum, 2009). La relocalisation devrait donc être évitée dans la mesure du possible. Une alternative intéressante serait de préserver certains habitats de choix en contrepartie de ceux qui seront détruits, ce qui en protégerait l'ensemble de sa communauté animale sans risquer l'introduction de matériel génétique non adapté ou de pathogènes au site préservé.

4.5 : L'importance des hibernacles

De manière à employer les mesures les plus efficaces, l'ensemble des facteurs jouant un rôle clé dans le cycle de vie de ces animaux devrait être considéré dans le choix de ces milieux naturels

à protéger. Par exemple, il a été suggéré que les populations de couleuvres survivent grâce à des systèmes dynamiques d'extinction et de recolonisation, suite à l'important taux de mortalité annuel lié à la performance des différents sites d'hibernation (Shine et Mason, 2004). De ce fait, le maintien à long terme de ces animaux ainsi que de leur diversité génétique s'avèrent tous deux intimement liés à l'abondance des hibernacles et à la connectivité entre ces derniers. De manière à limiter l'impact des effondrements démographiques liés à la mortalité hivernale, la protection des habitats de grande taille devrait être favorisée de manière à couvrir davantage de sites d'hibernation et ainsi augmenter les chances de survie et de recolonisation. D'autre part, des réseaux de petits habitats interconnectés pourraient offrir des avantages comparables.

4.6 : Milieux ouverts et biodiversité

La situation de la couleuvre brune au Québec demande une action rapide de la part des gestionnaires sous la forme d'une protection de son habitat, ce qui bénéficiera également aux autres espèces spécialistes des milieux ouverts. En plus de la couleuvre brune (*S. dekayi*), une importante communauté faunique et floristique dépend des habitats en premiers stades de régénération, dont plusieurs vivent un déclin alarmant, tels que le papillon monarque (*Danaus plexippus*), l'asclépiade (*Asclepias syriaca*), le vacher à tête brune (*Molothrus ater*) et le tyran tritri (*Tyrannus tyrannus*) (Atlas des oiseaux migrateurs du Québec, 2011; Rendon-Salinas et Tavera-Alonso, 2014). La protection des friches et des habitats en premiers stades de régénération est critique car elle contribuera à la conservation de la biodiversité à tous ces niveaux : génétique, spécifique mais également écosystémique (Litvaitis *et al.*, 1999).

4.7 : Sources documentaires

Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (2011) [En ligne]. Accessible à : <http://www.atlas-oiseaux.qc.ca/>

Brown, J. R., Bishop, C. A., et Brook, R. J. (2009). Effectiveness of short distance translocation and its effects on western rattlesnakes. *The Journal of Wildlife Management*, 73(3), 419-425.

Butler, H., Malone, B., & Clemann, N. (2005). The effects of translocation on the spatial ecology of tiger snakes (*Notechis scutatus*) in a suburban landscape. *Wildlife Research*, 32(2), 165-171.

Holding, M. L., Owen, D. A., et Taylor, E. N. (2014). Evaluating the thermal effects of translocation in a large bodied pitviper. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321(8), 442-449.

Kingsbury, B. A. et Attum, O. (2009). Conservation strategies. captive rearing, translocation and repatriating. In *Snakes ecology and conservation*. Cornell University Press. New York.

Litvaitis, J. A., Wagner, D. L., Confer, J. L., Tarr, M. D., & Snyder, E. J. (1999). Early-successional forests and shrub-dominated habitats: land-use artifact or critical community in the Northeastern United States. *Northeast Wildlife*, 54, 101-118.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) (2014). Liste des espèces fauniques menacées ou vulnérables au Québec [En ligne]. Accessible à : <http://www3.mffp.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=69>. Cité le 14 novembre 2014

Ouellette, M. & Rodrigue, D. (2006). Identification, caractérisation et évaluation des sites de populations de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) dans une perspective de conservation appliquée. Prepared for the Fondation de la Faune du Québec. Sainte-Anne-de-Bellevue.

Pouliot D. (2008). Rapport sur la situation de la couleuvre brune (*Storeria dekayi*) au Québec. Pour le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune Québec.

Reiner, H. K. et Rupert, R. R. (1999). Impacts of translocation on behavior and survival of timber rattlesnakes, *Crotalus horridus*. *Journal of Herpetology*, 33 (1), 45-61.

Rendon-Salinas, E. et Tavera-Alonso, G. (2014). Forest surface occupied by monarch butterfly hibernation colonies in December 2013. World Wildlife Fund- Mexico report. Available from : <http://worldwildlife.org/publications/forest-surface-occupied-by-monarch-butterfly-hibernationcolonies-in-december-2013> (accessed August 20, 2014).

Roe, J. H., Frank, M. R., Gibson, S. E., Attum, O., et Kingsbury, B. A. (2010). No place like home: an experimental comparison of reintroduction strategies using snakes. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1253-1261.

Shine, R. et Mason, R. T. (2004). Patterns of mortality in a cold-climate population of garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Biological Conservation*, 120, 201-210.

Sullivan, B. K., Nowak, E. M., & Kwiatkowski, M. A. (2014). Problems with Mitigation Translocation of Herpetofauna. *Conservation Biology*.

ANNEXE II :

Détail des captures de *S. dekayi* et *T. sirtalis*.

Site	Date	<i>S. dekayi</i>	<i>T. sirtalis</i>
Populations continentales			
c-1	20/05/2013	2	1
(Terrebonne)	27/05/2013	3	0
	30/05/2013	4	0
	07/06/2013	3	0
	14/06/2013	0	3
	20/06/2013	4	0
	01/07/2013	5	1
	Total :	21	5
c-3	23/04/2012	0	0
(Pointe-des-cascades)	02/05/2012	0	0
	03/05/2012	0	0
	23/05/2012	0	2
	30/05/2012	0	4
	05/06/2012	2	4
	09/06/2012	0	4
	15/06/2012	2	6
	04/07/2012	8	5
	05/09/2012	5	3
	17/09/2012	2	1
	Total :	19	29
c-4	07/05/2012	1	0
(Salaberry-de-Valleyfield)	21/05/2012	0	0
	31/05/2012	1	8
	11/06/2012	0	2
	03/07/2012	1	0
	19/07/2012	0	3
	02/09/2012	0	1
	18/09/2012	0	0
	23/09/2012	2	3
	01/10/2012	1	1
	15/10/2012	3	3
	23/10/2012	3	2
	03/06/2013	0	3
	10/06/2013	1	1
	17/06/2013	1	3
	08/07/2013	1	0
	Total :	15	30

Détail des captures de *S. dekayi* et *T. sirtalis*, suite.

Populations insulaires			
i-1	02/05/2010	8	3
(Boucherville)	16/05/2010	5	3
	18/05/2010	5	2
	28/05/2010	6	0
	20/07/2011	1	2
	23/07/2011	1	0
	27/09/2011	4	0
	Total :	30	10
i-2	24/05/2010	3	4
(Île-des-Soeurs)	27/05/2010	3	2
	29/05/2010	7	5
	30/05/2010	9	8
	31/05/2010	8	3
	Total :	30	22
i-3	12/07/2011	1	0
(Île Perrot)	19/07/2011	3	2
	01/08/2011	1	8
	03/08/2011	3	1
	24/09/2011	11	2
	07/10/2011	2	3
	Total :	21	16
i-4	08/06/2012	0	0
(Kirkland)	13/06/2012	2	0
	28/06/2012	10	1
	10/07/2012	12	0
	19/07/2012	4	0
	Total :	28	1
i-5	20/06/2011	4	3
(Pointe-aux-prairies)	08/07/2011	1	6
	13/07/2011	4	5
	24/07/2011	1	5
	30/07/2011	1	0
	02/08/2011	2	0
	09/08/2011	1	4
	16/09/2011	8	2
	23/09/2011	8	2
	Total :	30	27
i-6	25/05/2010	2	0
(Île Saint-Joseph)	07/06/2010	2	0
	18/06/2010	8	7
	01/07/2010	6	1
	22/07/2011	12	0
	14/06/2012	0	4
	Total :	30	12
i-7	18/04/2010	2	0
(Verdun)	25/04/2010	8	2
	06/06/2010	14	2
	16/06/2012	0	0
	10/07/2012	6	0
	07/09/2012	0	0
	21/09/2012	0	2
	28/09/2012	0	0
	29/09/2012	0	1
	Total :	30	7

ANNEXE III : Permis obtenus

Comité Institutionnel de Protection des Animaux (CIPA)
Période 2011-2013, # 0512-R2-685-0513

Permis SEG

Année 2011, #2011-05-20-1274-06-16-SF

Année 2012, #2012-04-17-1367-04-06-15-16-SF

Année 2013, #2013-05-06-1507-06-13-14-16-SF

Ville de Montréal, Parcs Nature

Période 2011-2012, Permis d'occupation octroyé par Johanne Fradette, 03-06-11

Parc National des Îles-de-Boucherville

Année 2011, # PNIB-2011-003