

UNIVERSITÉ DE MONTRÉAL

**Effets de la configuration du paysage sur la variabilité
génétique de populations de souris sylvestres
(*Peromyscus maniculatus*: Rodentia, Muridae)**

par PIERRE-ALEXANDRE LANDRY

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en sciences biologiques

Novembre 2000

© Pierre-Alexandre Landry, 2000



QH

302

U54

2001

v. 001

Page d'identification du jury

UNIVERSITÉ DE MONTRÉAL
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

**Effets de la configuration du paysage sur la variabilité génétique de populations de
souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*: Rodentia, Muridae)**

présentée par

PIERRE-ALEXANDRE LANDRY

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

Anne Bruneauprésidente du jury
François-Joseph Lapointe.....directeur de recherche
Sylvie Gauthiermembre du jury
Jean Ferronexamineur externe

Thèse acceptée le: 8 décembre 2000

SOMMAIRE

L'organisation spatiale des habitats et des écosystèmes influence la démographie et la répartition des populations. La structure qui en résulte module la variabilité génétique de ces populations, tant aux niveaux de la composition du bassin génique intrapopulationnel que de la répartition de la variabilité génétique entre les populations, de même que sur les processus microévolutifs altérant ces composantes. Il est fondamental de déchiffrer les effets des facteurs environnementaux sur l'ensemble de la diversité génétique, afin d'améliorer notre compréhension de l'évolution des organismes vivants. Dans la perspective où les paysages écologiques sont transformés à grande échelle par les activités humaines, il est urgent de s'attaquer à cette problématique. Ces connaissances apporteront une contribution essentielle à l'élaboration de stratégies de conservation de la biodiversité mieux intégrées au contexte environnemental.

Dans cette thèse, je me suis intéressé aux effets de la configuration spatiale du paysage sur les changements dans la diversité génétique des populations. Dans ce dessein, j'ai comparé des individus prélevés à l'intérieur d'un ensemble de populations de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) habitant des îles du lac Duparquet (Abitibi, Québec). Ce système couvre une superficie d'approximativement 50 km², ce qui est extrêmement réduit pour ce genre d'étude. Compte tenu des capacités natatoires limitées de cette espèce, l'objectif principal se résumait à quantifier l'effet des barrières aquatiques à la dispersion sur la diversité génétique retrouvée à l'intérieur des populations, ainsi que sur la différenciation de ces dernières. Les mesures génétiques ont été réalisées à l'aide de deux outils, l'un moléculaire (RAPD: Random Amplified Polymorphic DNA) et l'autre morphologique (craniométrie). Ces deux types de données procurent des mesures complémentaires de différenciation des populations.

La première partie de la thèse traite de la diversité génétique à l'intérieur des populations. Le chapitre 1 montre que la variabilité génétique (RAPD) intrapopulationnelle diminue en fonction de l'accessibilité des îles, définie comme étant l'inverse de la distance aquatique minimale séparant une île de la rive du lac. Cette tendance est confirmée par les analyses craniométriques du chapitre 2, où la variabilité craniométrique à l'intérieur des populations insulaires s'amointrit avec l'éloignement d'une île par rapport à la berge, mais

augmente avec le degré de péninsularité de la rive face à l'île. Effectivement, les îles localisées en face d'une péninsule possèdent des populations plus diversifiées que celles qui sont à distance comparable, mais où la berge est rectiligne. La combinaison linéaire de ces variables, formant un indice d'isolement, procure un excellent prédicateur de la diversité intrapopulationnelle. Donc, le degré de diversité génétique intrapopulationnelle diminue avec l'augmentation de l'isolement des îles par rapport aux rives du lac. Il semble que ce soit la réduction du flux génique en provenance des populations riveraines qui explique cette relation.

Au plan des comparaisons entre populations, les analyses moléculaires (RAPD) montrent que les populations insulaires sont génétiquement différentes de celles de la terre ferme. Le degré de cette différence est d'ailleurs fonction de l'éloignement des îles par rapport à la berge. De plus, la distance aquatique minimale séparant deux populations, incluant obligatoirement un saut sur la terre ferme, est significativement liée aux différences génétiques entre populations. Ces résultats suggèrent que le flux génique inter-île est dépendant de la dispersion des populations riveraines. Du point de vue morphologique, la relation différenciation-éloignement est maintenue; de plus, la comparaison avec l'indice d'isolement énoncé précédemment atteste que les différences interpopulationnelles sont positivement liées à la différence de leur degré d'isolement. Par contre, aucune influence marquante de la distance aquatique séparant les îles n'a été constatée. Finalement, la combinaison des données moléculaires et craniométriques a confirmé les effets décisifs du degré d'isolement et de la distance aquatique minimale inter-îles.

Cet ouvrage effectue une percée méthodologique dans l'étude de la structure génétique des populations, alliant la puissance des outils développés pour l'étude de l'écologie à celle des marqueurs de microdifférenciation génétique. De plus, il existe peu d'études traitant de la différenciation des populations, comparant et combinant données morphologiques et moléculaires. Les résultats présentés comportent des implications en biologie de la conservation, car ils illustrent la possibilité de favoriser le maintien naturel de la diversité, en contrôlant les variables associées à la configuration spatiale du paysage affectant la dispersion des individus, donc le flux génique entre les populations.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	II
TABLE DES MATIÈRES.....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	X
LISTE DES FIGURES	XIII
LISTE DES ABRÉVIATIONS	XVI
REMERCIEMENTS.....	XVII
CHAPITRE 1	1
1.1 Définition de la biodiversité	2
1.2 Importance de la diversité génétique	4
1.3 Facteurs modulant la diversité génétique intrapopulationnelle	7
1.3.1 RÉDUCTION DE LA DIVERSITÉ.....	7
1.3.1.1 <i>Facteurs non-adaptatifs</i>	7
1.3.1.1.1 <u>Dérive génétique (<i>genetic drift</i>)</u>	7
1.3.1.1.2 <u>Croisements consanguins (<i>inbreeding</i>)</u>	8
1.3.1.1.3 <u>Effet de goulot d'étranglement (<i>bottleneck</i>)</u>	8
1.3.1.1.4 <u>Effet fondateur (<i>founder effect</i>)</u>	9
1.3.1.2 <i>Facteurs adaptatifs: sélection directionnelle</i>	9
1.3.2 AUGMENTATION DE DIVERSITÉ.....	10
1.3.2.1 <i>Facteurs non-adaptatifs</i>	10
1.3.2.1.1 <u>Mutations</u>	10
1.3.2.1.2 <u>Flux génique (<i>gene flow</i>)</u>	10
1.3.2.2 <i>Facteurs adaptatifs: sélection stabilisatrice ou perturbatrice</i>	11
1.4 Diversité interpopulationnelle: structure génétique	12
1.5 Composante temporelle de différenciation: phylogéographie	13
1.6 La diversité génétique dans un environnement écologique	14
1.6.1 L'ÉTUDE DES SYSTÈMES INSULAIRES	15

1.6.2 EFFETS DE L'INSULARISATION	16
1.6.2.1 Démographie des populations insulaires	17
1.6.2.1.1 Modifications à l'intérieur des populations	17
1.6.2.1.2 Interactions, mouvements d'individus et dispersion	18
1.6.2.1.3 Modification des interactions entre populations (structure).....	19
1.6.2.2 Génétique des populations insulaires.....	20
1.6.2.2.1 Diversité intrapopulationnelle.....	20
1.6.2.2.2 Diversité interpopulationnelle (structure).....	21
1.7 Caractéristiques biologiques importantes de la souris sylvestre	23
1.7.1 INCLINATION À LA DISPERSION.....	23
1.7.2 CAPACITÉ DE DISPERSION	24
1.8 Mesure de la variabilité génétique	24
1.8.1 RAPD (RANDOM AMPLIFIED POLYMORPHIC DNA).....	25
1.8.2 MORPHOMÉTRIE.....	26
1.9 Organisation de la thèse	27
1.9.1 DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE INTRAPOPULATIONNELLE	28
1.9.2 DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE INTERPOPULATIONNELLE.....	28
CHAPITRE 2	29
2.1 Résumés	30
2.1.1 ENGLISH ABSTRACT	30
2.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS	30
2.2 Introduction.....	31
2.3 Materials and methods.....	32
2.3.1 SAMPLING SITE	32
2.3.2 MOLECULAR ANALYSIS.....	33
2.3.3 STATISTICAL ANALYSIS.....	35

2.4 Results and discussion	36
2.5 Acknowledgements	41
CHAPITRE 3	42
3.1 Résumés	43
3.1.1 ENGLISH ABSTRACT	43
3.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS	43
3.2 Introduction	45
3.3 Materials and methods	46
3.3.1 SAMPLING SITE	46
3.3.2 CRANIOMETRIC MEASURES	46
3.3.3 STATISTICAL ANALYSIS	48
3.3.3.1 <i>Body size comparisons</i>	48
3.3.3.2 <i>Within-population variability</i>	49
3.4 Results	50
3.4.1 EFFECTS OF INSULARITY ON POPULATION VARIABILITY	52
3.4.1.1 <i>Mainland vs. island</i>	52
3.4.1.2 <i>Population density and body size</i>	52
3.4.2 WITHIN-POPULATION CRANIOMETRIC VARIABILITY	55
3.5 Discussion	59
3.5.1 POPULATION DENSITY	59
3.5.2 GENETIC VARIABILITY	60
3.6 Acknowledgements	63
3.7 Appendix 1	64
CHAPITRE 4	66
4.1 Résumés	67
4.1.1 ENGLISH ABSTRACT	67
4.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS	67

4.2 Introduction	69
4.3 Materials and methods	70
4.3.1 SAMPLING SITES	70
4.3.2 TISSUE COLLECTION AND MOLECULAR ANALYSES.....	71
4.3.3 DATA ANALYSIS	74
4.3.3.1 <i>Ecological and landscape variables</i>	75
4.3.3.2 <i>Isolation-by-distance models</i>	76
4.3.3.3 <i>Distance-based regressions</i>	76
4.4 Results	78
4.4.1 INSULARITY AND GEOGRAPHICAL PARTITION	78
4.4.2 EFFECTS OF ECOLOGICAL AND LANDSCAPE VARIABLES	83
4.5 Discussion	86
4.5.1 EFFECTS OF INSULARITY ON POPULATION DIFFERENTIATION.....	87
4.5.2 RELATIONSHIPS AMONG POPULATIONS	88
4.5.3 EFFECTS OF ECOLOGICAL AND LANDSCAPE VARIABLES	90
4.5.4 RESIDUAL VARIANCE.....	92
4.6 Acknowledgements	93
CHAPITRE 5	94
5.1 Résumés	95
5.1.1 ENGLISH ABSTRACT	95
5.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS	95
5.2 Introduction	97
5.3 Materials and methods	99
5.3.1 SAMPLING SITE	99
5.3.2 CRANIOMETRIC MEASURES	99
5.3.3 STATISTICAL ANALYSES	101

5.3.3.1	<i>Isolation of shape components</i>	101
5.3.3.2	<i>Among-population differentiation</i>	101
5.3.3.3	<i>Analyses of morphometric variance</i>	102
5.3.3.4	<i>Matrix comparisons tests</i>	103
5.3.3.4.1	<u>Ecological and landscape variables</u>	103
5.3.3.4.1	<u>Isolation-by-distance models</u>	103
5.3.4	COMPARISON OF CRANIOMETRIC AND RAPD DATA	104
5.4	Results	106
5.4.1	CRANIOMETRIC DATA AND SIZE COMPONENT	106
5.4.2	MORPHOMETRIC DIFFERENTIATION	107
5.4.2.1	<i>Analyses of variance</i>	107
5.4.2.2	<i>Matrix comparison tests</i>	107
5.4.3	COMPARISON OF CRANIOMETRIC AND RAPD DATA	110
5.4.4	TOTAL-EVIDENCE ANALYSES	114
5.5	Discussion	114
5.5.1	INSULARITY AND BODY SIZE	114
5.5.2	MORPHOMETRIC DIFFERENTIATION	115
5.5.2.1	<i>Regression with ecological and landscape variables</i>	117
5.5.3	CRANIOMETRIC VS RAPD DATA	118
5.6	Acknowledgements	120
CHAPITRE 6	121
6.1	Composition génétique: volet intrapopulationnel	122
6.2	Structure génétique: volet interpopulationnel	125
6.2.1	INFLUENCE DE L'ISOLEMENT	125
6.2.2	DISTANCE AQUATIQUE ENTRE PAIRES DE POPULATIONS (SAQ)	126
6.2.3	MORPHOLOGIE ET PLASTICITÉ	128

6.3 Effet des expériences antérieures sur les îles du lac.....	129
6.4 La contribution des systèmes insulaires à l'étude de la fragmentation	130
6.5 Objectifs de la conservation à long terme.....	131
RÉFÉRENCES	135

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 2. The genetic heterogeneity of deer mouse populations (<i>Peromyscus maniculatus</i>) in an insular landscape	
2-I	Primer sequences and total numbers of markers amplified..... 35
2-II	Genetic variability among and within populations (F_{st}) and Bartlett's Heteroscedasticity Index (B_p); all tests based on 999 permutations..... 37
2-III	Geographical and ecological variables pertaining to the six islands and populations included in this study. 38
Chapitre 3. Within-population craniometric variability of insular deer mouse populations (<i>Peromyscus maniculatus</i>) elucidated by landscape configuration.	
3-I	Description of the six ecological and landscape variables investigated in this study..... 50
3-II	Ecological and geographical variables included in this study..... 53
3-III	Linear correlation results of the different variables with population density. All tests based on 9999 permutations. 55
3-IV	Linear correlation results of the different variables with Craniometric Variance ($CVar$), tested with 9999 permutations; bold-face type indicate the significance at $\alpha = 0.05$ 56
3-V	Multiple regression on craniometric variance; all variables were tested using a stepwise inclusion algorithm. All tests based on 9999 permutations..... 59
Chapitre 4. Landscape-dependent molecular variance and the genetic relationships among insular populations of deer mice (<i>Peromyscus maniculatus</i>).	
4-I	Details of the ecogeographical variables pertaining to each population and tested in this study..... 73

4-II Partition of the molecular variance among and within the sampled populations; all fixation indices tested with 9999 permutations.....	79
4-III Linearized pairwise F_{st} values among pairs of populations (upper triangular) with their associated probabilities, tested with 999 permutations (lower triangular).....	80
4-IV Partial linear correlation coefficient and associated probabilities concerning the residuals of tested variables on residual pairwise F_{st} , for which the effects of population status were controlled. All tests based on 9999 permutations.	83
4-V Comparison of isolation-by-distance models. Partial values represent the proportion of the remaining F_{st} matrix variance explained by the alternative model. Note that total and partial matrices are already corrected for population status (tests based on 9999 permutations).....	84
4-VI Results of the permutation tests between the linearized pairwise F_{st} matrix and the two significant ecogeographical residual variables involved in population differentiation (all tests based on 9999 permutations). All other variables (geographical distance, area and population density: $p > 0.10$) were not significant.	86
 Chapitre 5. Predominant role of remoteness and mainland geometry on insular deer mouse (<i>Peromyscus maniculatus</i>) population differentiation revealed by craniometric characters.	
5-I Details of the ecogeographical variables pertaining to each population and tested in this study.	105
5-II Partition of the morphometric variance among and within the sampled populations; all variance indices tested with 9999 permutations. Results in boldface type are those for which the Pac-Man population was excluded.....	108

5-III Morphometrical D_{pop} values among pairs of populations (above matrix diagonal) with their associated probabilities, tested with 999 permutations (below matrix diagonal). Values in boldface type indicate the non-significant pairwise interpopulation value at the 0.05 level, while the shaded values denote the pairwise comparisons of populations from the north-western and south-eastern sectors.....	109
5-IV Partial linear regression coefficients with their associated probabilities for each residual variable on residual pairwise D_{pop} , for which the effects of population status were controlled. All tests based on 9999 permutations.....	111

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1. Introduction.

- 1.1** Schéma illustrant les relations parmi les différentes composantes de la biodiversité, à la fois entre les grands axes (composition, structure et processus) mais également entre les niveaux de complexité (Adapté de Noss 1990). 3

Chapitre 2. The genetic heterogeneity of deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*) in an insular landscape.

- 2.1** Map of Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the six islands (in black) selected in this study. 34
- 2.2** Relationship between the ln-transformed Genetic Heterogeneity Index (*GH*) and the accessibility of each island from the mainland, estimated as the inverse of the aquatic distance separating each island from the closest shore. 39

Chapitre 3. Within-population craniometric variability of insular deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*) elucidated by landscape configuration.

- 3.1** Map of Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the twelve islands (in black) and the four mainland sites (⊗) analyzed in this study. 47
- 3.2** Computation of the mainland geometry (Taylor 1987). The parameter α describes the shore configuration near the island, and is obtained with a circle of radius r drawn around point A, located at the shortest distance separating the island from the shore. Small values of α characterize peninsulas whereas large values define straight-line shores. A radius of $r = 200$ m was chosen, following Hanski & Peltonen (1988) because it represents a reasonable value for deer mice (Stickel 1968). 51

3.3 Relationship between individual body size and island remoteness, tested with 9999 permutations.	54
3.4 Relationship between Craniometric Variance (<i>CVar</i>) and the Competitor abundance (number of boreal redback voles) on each island, tested with 9999 permutations.	57
3.5 Relationship between the residual Craniometric Variance (<i>CVar</i>) corrected for Competitor abundance and isolation index, tested with 9999 permutations.	58

Chapitre 4. Landscape-dependent molecular variance and the genetic relationships among insular populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*).

4.1 Map of the Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the six islands (in black) and four mainland populations (⊗) sampled for this study. The solid line illustrates the geographical separation in two groups of populations, north-western and south-eastern.	72
4.2 Computation of isolation distances accounting for water barriers. 1) the straight-line water distances are represented by the dotted black arrows separating pairs of islands (e.g. Mouk-Mouk—Amik, A; Amik—Hell, B). 2) The Shortest AQUatic distances (SAQ) are symbolized by the thick black arrows, corresponding to the smallest water barrier separating an island to the shore located on the route between two populations. The large gray arrows represent the mainland component of the path, ignored in the computation of the SAQ distances. For example, the SAQ separating Mouk-Mouk and Amik islands corresponds to C+D, whereas the distance from Hell to Amik islands is obtained by adding D and E.	77

4.3	Split decomposition graph illustrating the relationships among the ten populations; ellipses stand for islands, whereas rectangles designate mainland populations. Terminal branches are not drawn to scale to focus on internal edges of the network; true terminal branch lengths are indicated by the numbers on the graph. Fit between the matrix and the illustrated distances is 83.0%.....	81
4.4	Relationship between the residual pairwise F_{st} matrix and the residual Shortest AQUatic distance (SAQ); significance tested with 9999 permutations.....	85
Chapitre 5. Predominant role of remoteness and mainland geometry on insular deer mouse (<i>Peromyscus maniculatus</i>) population differentiation revealed by craniometric characters.		
5.1	Map of the Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the twelve islands (in black) and four mainland populations (⊗) sampled for this study. The solid line illustrates the geographical separation of populations in two groups: north-western and south-eastern.....	100
5.2	Relationship between the pairwise D_{pop} matrix and isolation index adjusted for population status; significance tested with 9999 permutations.....	112
5.3	Split decomposition graph illustrating the relationships among the nine populations included in the total-evidence matrix. Terminal branches are not drawn to scale to focus on internal edges of the network; true terminal branch lengths are indicated by the numbers on the graph. A: craniometric data; B: RAPD data. The shaded splits indicate the relationships involving groups of insular populations, whereas the white splits represent those among mainland populations.....	113

LISTE DES ABRÉVIATIONS

°C	degree Celsius
ADN	Acide Désoxyribonucléique
AMOVA	Analysis of Molecular Variance
ANOVA	Analysis of Variance
deg	degree
DNA	Desoxyribonucleic Acid
dNTP	deoxynucleotide triphosphates
EDTA	Ethylenediaminetetraacetic acid
ha	hectare
ind.	individual
km	kilometre
m	metre
M	Molar
mg	milligram
MHC	Major Histocompatibility Complex
min	minute
µl	microlitre
ml	millilitre
µM	microMolar
nb	number
ng	nanogram
pb	paire de bases
PCA	Principal Component Analysis
PCR	Polymerase Chain Reaction
pH	pouvoir Hydrogène
RAPD	Random Amplified Polymorphic DNA
SAQ	Shortest AQuatic Distance
SDS	Sodium dodecyl sulfat
sec	second
TAE	Tris-acetate-EDTA
U	Unit

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à souligner la contribution multidimensionnelle de mon directeur de thèse à cet ouvrage. Cher François, merci de m'avoir confié l'inauguration du LEMEE et de m'avoir toujours fait comprendre ta foi en mes capacités. Sache que j'ai immensément apprécié ta philosophie collaborationniste et anti-hiérarchique. Ton enthousiasme communicatif, ta créativité et ta grande inspiration ont souvent représenté le moteur auxiliaire qui a permis la poursuite du projet dans les passages plus difficiles. Ton ouverture d'esprit, tes encouragements à publier et à communiquer les résultats, de même que le soutien financier et moral que tu m'as accordé sont des variables significatives dans l'explication de mon cheminement scientifique. Et finalement, merci d'avoir partagé toutes les bonnes occasions de fêter et d'arroser avec ces scotchs que je n'aurais pas découverts de la même façon sans passer par ton labo... sans oublier Lemmy, KJ et les autres que nous avons côtoyés...

Je suis également très reconnaissant envers tous les collègues qui ont partagé mes heures de labo... Merci à Anouka, Antoine N., Anne-Marie, Claudine, Nathalie et Antoine C.P., pour les blagues et les rires que nous avons partagés et qui ont garanti le plaisir de chaque journée en votre compagnie. J'ai apprécié toutes vos contributions directes et indirectes, à travers des discussions au niveau de sérieux variable... Un merci particulier à Sophie, pour avoir longtemps été la seule à affronter avec moi l'absence de fenêtre du F-180, pour ton épiluchette annuelle et pour ton soutien moral. Je me souviendrai longtemps de nos discussions qui ne menaient jamais nulle part, mais qui nous faisaient incontestablement avancer.

Et merci à Yves de Repentigny d'avoir élu le LEMEE comme labo d'adoption... Tu as beaucoup contribué à joindre l'inutile à l'agréable, terrassant la baisse d'énergie du milieu d'après-midi avec ta bonne humeur légendaire et tes "*Let's get to the action!*".

J'aimerais également souligner la contribution de Pierre P. à toute cette aventure. Ta tête bourdonnante d'idées, ton dynamisme, tes multiples projets et ta grande capacité d'échanger se sont avérés plus que contagieux. Tout cela, avec les séances de

statisticothérapie,... et juste le fun qu'on a eu, ça devrait convaincre n'importe qui de commencer un doc demain matin, ne serait-ce que pour le plaisir!

À l'extérieur du laboratoire, je voudrais souligner le support de mes parents, Clo, Pierre et "Foots" Jean-François... J'ai toujours senti vos encouragements et votre confiance en moi, et ces appuis ont joué un grand rôle tout au long de mon parcours.

Et spécialement, je souhaite témoigner de toute ma gratitude envers ma tendre Julie. Merci de m'avoir si bien su partager tout ton savoir, je te dois une grande partie de mes connaissances en biologie moléculaire! Je te serai éternellement reconnaissant de m'avoir toujours montré ta confiance et ton admiration; ton désir de dépassement, ton absence de demi-mesure, ton support dans les moments de découragement, ton intérêt envers mes réalisations, ta compréhension, ton affection et tes bons mots ont été essentiels à l'accomplissement de ma thèse. Merci infiniment...

Enfin, je me dois de remercier les différents organismes qui m'ont procuré le support financier nécessaire à la réalisation de ce projet: le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG); le Fonds pour la formation de l'Aide à la Recherche du Québec (FCAR); la Fondation J. A. DeSève de la Faculté des Études Supérieures de l'Université de Montréal, sans oublier la contribution financière du Laboratoire d'Écologie Moléculaire Et Évolution.

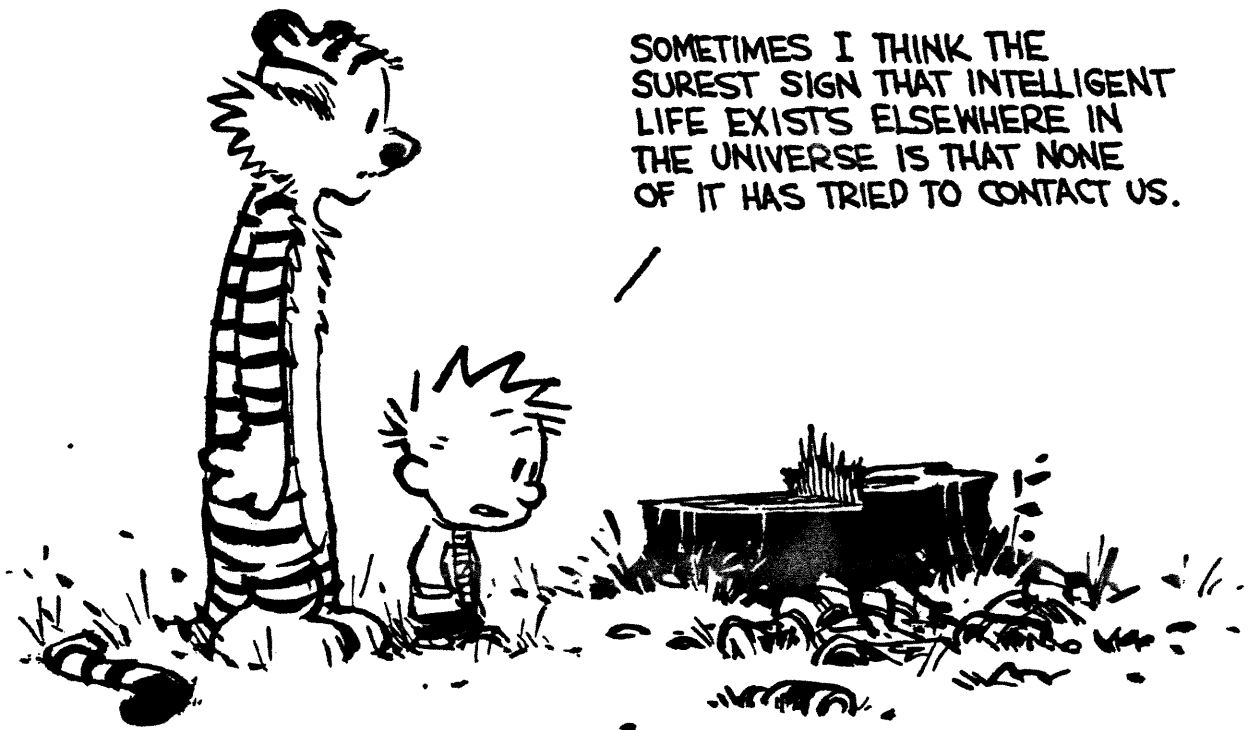
*En hommage à mon père,
pour avoir stimulé ma curiosité naturelle
par ses multiples réponses
à mes innombrables questions d'enfant*

“It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us. These laws, taken in the largest sense, being Growth with Reproduction; inheritance which is almost implied by reproduction; Variability from the indirect and direct action of the external conditions of life, and from use and disuse; a Ratio of Increase so high as to lead to a Struggle for Life, and as a consequence to Natural Selection, entailing Divergence of Character and the Extinction of less-improved forms. Thus, from the war of nature, from famine and death, the most exalted object which we are capable of conceiving, namely, the production of the higher animals, directly follows. There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.”

Charles Robert Darwin (1859)

CHAPITRE 1

INTRODUCTION



Calvin and Hobbes ©1989 Watterson
Réimprimé avec la permission de
Universal Press Syndicate.
Tous droits réservés.

1.1 Définition de la biodiversité

Les écologistes ont depuis longtemps cherché à décrire la distribution de la diversité biologique et à comprendre ses mécanismes sous-jacents (Ghilarov 1996). À l'origine, l'étude de la diversité visait simplement à mesurer le nombre d'espèces présentes dans un milieu, une communauté ou un écosystème donné. Toutefois, l'accroissement du taux d'extinction d'espèces, lié à l'accélération du rythme de destruction des habitats naturels, a renouvelé l'intérêt des écologistes envers la diversité biologique. Cette prise de conscience, face à la perspective de la rupture de l'équilibre écologique planétaire, a donné naissance à la biologie de la conservation, réponse du milieu scientifique à la crise de la biodiversité (Frankel & Soulé 1981; Meffe & Carrol 1997). Cette dernière a concrétisé le besoin de définir clairement le concept de la biodiversité, afin de gérer adéquatement cette crise et déterminer globalement les objectifs de la conservation. À partir de ce moment, la signification du terme "biodiversité" s'est énormément enrichie. En 1992, une cinquantaine de nations réunies à Rio de Janeiro a reconnu pour la première fois l'existence d'une crise mondiale de la biodiversité, ce qui a propulsé le mot *biodiversité* dans le vocabulaire populaire (Aubertin & Vivien 1998). Depuis, ce terme s'est intégré dans toutes les facettes du discours écologique, devenant fréquemment le lien principal entre la nécessité de la conservation et le financement public de la recherche (Ghilarov 1996).

Encore aujourd'hui, la biodiversité est trop souvent décrite simplement comme représentant le nombre d'espèces différentes (richesse) retrouvées en un lieu et à un moment donnés (Williams & Gaston 1994). La richesse ainsi décrite diminue sans cesse suite à l'extinction quotidienne de nombreuses espèces (Reid 1998; Myers *et al.* 2000; Pimm & Raven 2000). Cependant, le nombre d'espèces n'est qu'une fraction de l'ensemble de la diversité biologique planétaire, et son utilisation comme reflet de la biodiversité totale tient au fait que la richesse est un concept imagé, facile à expliquer et à comprendre. En fait, la biodiversité se définit plutôt par l'ensemble de la variété et variabilité des organismes vivants et des complexes écologiques qui y sont associés (Meffe & Carrol 1997). Ce concept englobe tous les éléments composant la biosphère. Noss (1990) a décrit de façon très complète l'étendue de ce que constitue la biodiversité, classant ses composantes selon trois grands axes: composition, structure et processus (Fig. 1.1). À l'intérieur de chacun de ces

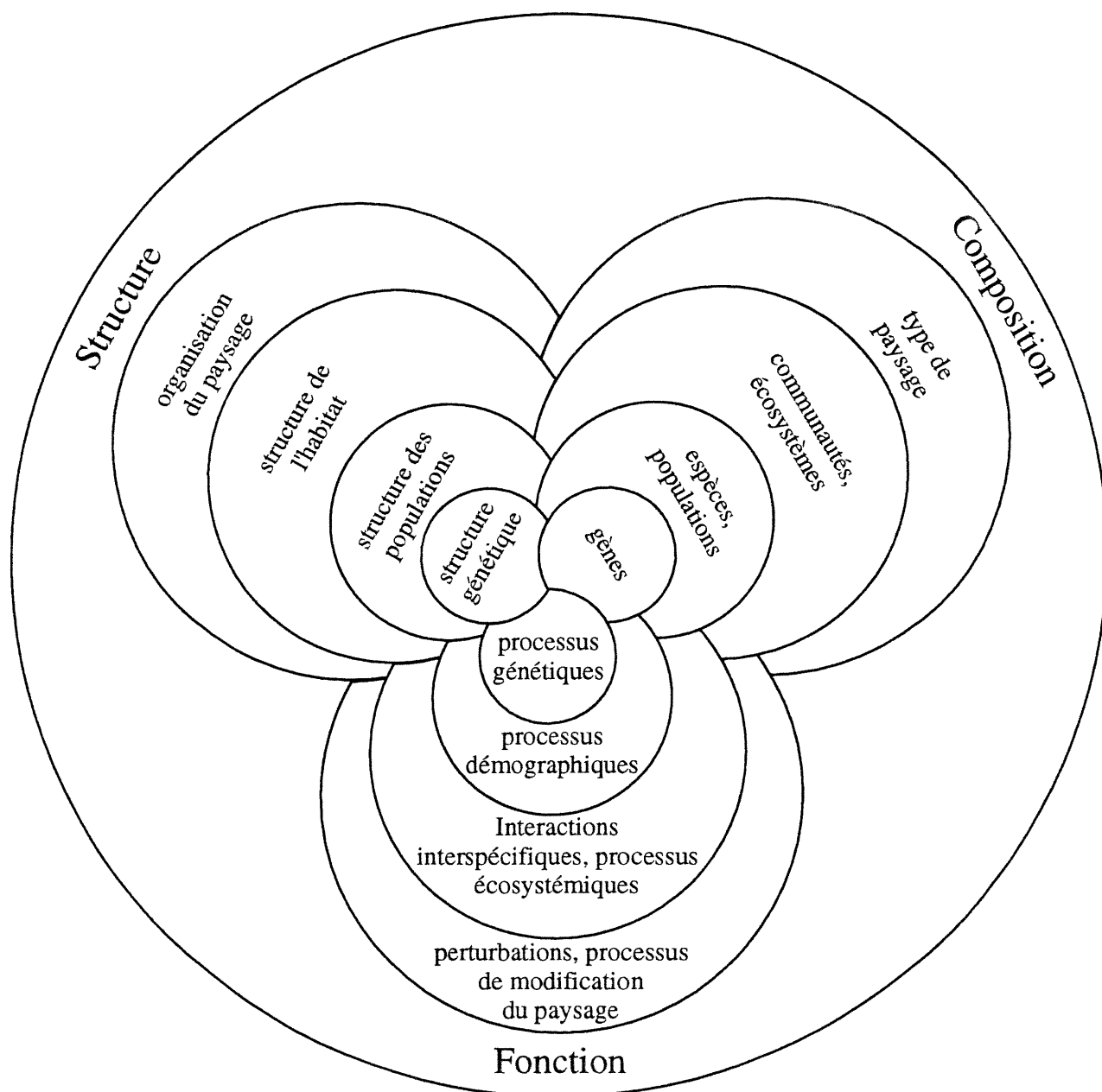


Figure 1.1 Schéma illustrant les relations parmi les différentes composantes de la biodiversité, à la fois entre les grands axes (composition, structure et processus) mais également entre les niveaux de complexité (Adapté de Noss 1990).

axes, il est possible de regrouper de façon hiérarchique les différents niveaux de complexité biologique en fonction de l'échelle d'observation. Cette conception illustre clairement l'interdépendance des éléments de la biodiversité, où la structure est nécessairement fonction de la composition, et dictera les interactions et processus qui en découleront; réciproquement, ces processus modifieront la structure et la composition, et ainsi de suite. Par exemple, une communauté sera composée d'espèces différentes, dont les interactions (processus: prédation, compétition...) façonneront la structure (réseau trophique) pour éventuellement en modifier la composition (exclusion compétitive), etc. La diversité biologique est donc en constante évolution. De plus, cette description hiérarchique souligne l'importance des perturbations et des modifications des paysages et des écosystèmes sur les espèces et les populations, car les transformations s'opérant à grande échelle se répercuteront en cascade sur les niveaux supérieurs. D'un point de vue de la conservation, la biodiversité doit être considérée comme un tout, dont chaque élément est dépendant de tous les autres.

Au sommet de la pyramide de la biodiversité se trouve la diversité génétique, constituant une fraction de la biodiversité totale. Elle comprend la totalité des gènes disponibles à travers la biosphère. Ces gènes sont distribués selon une structure fonctionnelle: d'abord dans les individus, regroupés en populations, elles-mêmes soumises aux processus de transformation (évolution). Une population se définit comme un ensemble d'individus d'une même espèce partageant un espace spatio-temporel commun (Begon *et al.* 1996). C'est le plus petit ensemble de gènes pouvant interagir via les processus de reproduction, ce qui lui confère le statut d'unité de base de l'évolution (Ehrlich & Raven 1969; Berry 1986; Simberloff 1988; Moritz 1994; Crozier 1997; Avise 1998).

1.2 Importance de la diversité génétique

La diversité génétique est une caractéristique fondamentale, autant au niveau individuel que populationnel, car elle procure plusieurs avantages adaptatifs. De nombreuses études ont démontré que les individus aux profils génétiques plus diversifiés (taux d'hétérozygotie plus important) possèdent un taux de survie plus élevé, une résistance accrue face aux maladies, un taux de croissance supérieur, une plus grande stabilité

développementale ainsi qu'une meilleure capacité d'adaptation que les individus plutôt homozygotes (Bijlsma-Meeles & van Delden 1974; Allendorf & Leary 1986; Cook 1991; Sugg *et al.* 1997). La diversification génétique semble être un atout important dans l'expression du fitness individuel. Dans la perspective où les populations font face à des probabilités d'extinction de plus en plus élevées, il est donc essentiel de maintenir un niveau de diversité génétique élevé, de façon à augmenter les taux de survie actuels (Frankel & Soulé 1981; Beardmore 1983).

La somme des variations génétiques individuelles constitue le bassin génique d'une population. D'une génération à l'autre, ce bassin est perpétué par la reproduction, *i.e.* le transfert vertical de matériel génétique par l'hérédité. La composition et la diversité du bassin génique des générations futures sont donc fonction des caractéristiques du bassin présent. Plus le bassin initial comporte une variabilité importante, plus les générations suivantes seront génétiquement diversifiées. Le maintien d'un bassin génique d'une grande variabilité est souhaitable, puisqu'il existe une relation positive entre les taux d'hétérozygotie des individus d'une population et la diversité de son bassin génique (nombre d'allèles: Meffe & Carrol 1997); ces considérations ont mené au principe de taille minimale de population à conserver (Frankel et Soulé 1981). À court terme, il semble que la réduction de la variabilité génétique puisse accroître la probabilité d'extinction des populations et conséquemment des espèces (Soulé 1973; Gilpin & Soulé 1986; Lande 1988, 1993; Gilpin 1991; Ellstrand & Elam 1993). En effet, des études théoriques et de simulations ont suggéré que les populations génétiquement plus variables sont moins vulnérables à la stochasticité démographique ou environnementale pouvant causer leur extinction (Schaffer 1981; Harrison 1991; Boyce 1992; Ellstrand & Elam 1993; Lande 1993; Lacy & Lindenmayer 1995). À cause de la difficulté inhérente à établir un lien de cause à effet entre l'extinction et la diversité génétique, peu d'études sur le terrain ont été en mesure de corroborer ces prédictions. Néanmoins, Saccheri *et al.* (1998) ont publié un exemple très convaincant de l'augmentation des taux d'extinction dans les populations génétiquement moins variables.

À une échelle temporelle plus étendue, la diversité génétique d'une population constitue le matériel de base pour la sélection naturelle et l'évolution (Allendorf & Leary 1986; Berry 1986). À l'aide d'un raisonnement reposant sur des bases théoriques, Fisher

(1930) a prédit l'existence d'une corrélation entre la quantité de variation génétique d'une population et le taux de croissance de son fitness, donc potentiellement de son taux évolutif. Ces idées ont amené plusieurs auteurs à considérer que la diversité génétique est à la base des processus d'adaptation et de la flexibilité évolutive des populations (Frankel 1974; Frankel & Soulé 1981; Berry 1986; Templeton 1994; Lande & Shannon 1996). En effet, il semble que les populations plus diversifiées disposent d'une plus grande capacité à faire face à des conditions environnementales variables. Plusieurs études expérimentales ont montré que les populations vivant dans des environnements hétérogènes maintiennent des niveaux de diversité génétique supérieurs à celles retrouvées dans des milieux homogènes (Bryant 1974; Hedrick *et al.* 1976; Powell & Wistrand 1978). De plus, les populations constituées d'individus polymorphes (hauts niveaux d'hétérozygotie) montrent généralement un taux de survie supérieur sous une gamme de conditions environnementales (Bijlsma-Meeles & van Delden 1974). L'accumulation de ces connaissances a contribué à établir l'importance de la diversité génétique dans une perspective de conservation.

La biologie de la conservation à long terme requiert une gestion des ressources génétiques visant à la préservation d'un maximum de la variabilité, ceci afin d'optimiser le potentiel adaptatif des populations et des espèces (Allendorf 1983; Berry 1986; Gilpin & Soulé 1986; Lande 1988; Ellstrand & Elam 1993). L'objectif ultime des programmes de conservation doit être de permettre la poursuite de l'évolution des populations et espèces; la conservation de la biodiversité future implique nécessairement la conservation de la diversité génétique actuelle (Allendorf & Leary 1986; Bowen 1999). Dans ce contexte, il devient primordial de comprendre les mécanismes affectant la diversité génétique des populations. Ces connaissances visent à prédire les effets des perturbations et modifications d'origine anthropique des milieux naturels pour élaborer des stratégies efficaces de conservation de la diversité génétique, et par conséquent d'un maximum de la biodiversité planétaire, tant au niveau de la composition, de la structure que des processus, toujours afin d'assurer l'équilibre de la biosphère (Schlapfer 1999; Borrwall *et al.* 2000; Wardle *et al.* 2000).

1.3 Facteurs modulant la diversité génétique intrapopulationnelle

Les patrons de diversité génétique des populations sont déterminés et modulés par les forces fondamentales de l'évolution (Allendorf 1983). Ces forces vont agir au niveau de la composition génétique à l'intérieur des populations, de même que sur la structure (relations) entre celles-ci. À l'intérieur des populations, les mécanismes et processus de transformation peuvent être divisés en deux grandes classes, selon qu'ils aient un effet de réduction ou d'accroissement de la diversité (Allendorf 1983; Slatkin 1985, 1987). Chacune de ces classes de facteurs comporte deux grandes catégories de processus: non-adaptatifs (stochastiques: Harrison 1991) et adaptatifs (sélection naturelle). La distribution de la diversité génétique dépend également de facteurs historiques façonnant la distribution des lignées évolutives (phylogéographie: Avise *et al.* 1987). Le degré de diversité génétique dépendra de l'interaction de cet ensemble de forces évolutives. Ces processus ainsi que leur effet sur la diversité génétique sont expliqués dans les sections suivantes.

1.3.1 RÉDUCTION DE LA DIVERSITÉ

1.3.1.1 Facteurs non-adaptatifs

1.3.1.1.1 Dérive génétique (*genetic drift*)

Une population comporte un nombre fini d'individus, porteurs d'un nombre déterminé de gènes aux fréquences alléliques définies; c'est ce qui détermine le bassin génique d'une population. Chaque nouvelle génération d'individus est constituée d'un échantillon des gènes présents dans la génération précédente. En supposant que les gènes soient transmis aléatoirement (allèles neutres), le hasard des fluctuations d'échantillonnage mènera à la perte des allèles rares (*stochasticité génétique*: Lande 1988). Ce phénomène se traduit par la fixation d'allèles dans la population, entraînant une perte d'hétérozygotie chez les individus et donc une réduction de la diversité génétique totale d'une population (Soulé 1973; Simberloff 1988; Gilpin 1991). La rapidité de la réduction dépend de la taille reproductrice effective de la population (N_e , *effective population size*: Crow & Kimura 1970; Allendorf 1983; Lande & Barrowclough 1987). Ce paramètre mesure le nombre de reproducteurs potentiels à l'intérieur d'une population, tenant compte du ratio des sexes. Tel que revu par Berry (1986), la dérive génétique est, dans la plupart des cas, le facteur

principalement invoqué pour expliquer la perte de variabilité génétique dans les populations isolées. En plus de ces fluctuations aléatoires de génération en génération, d'autres cas particuliers vont exacerber les effets de la dérive génétique, dont la consanguinité, la stochasticité environnementale (effet de goulot d'étranglement) et la colonisation de nouveaux habitats (effet fondateur).

1.3.1.1.2 Croisements consanguins (*inbreeding*)

Ce mécanisme s'applique principalement lorsque les populations ont de très petits effectifs. Dans ce cas, la probabilité de croisements entre proche parents augmente, favorisant la création de rejets homozygotes, voire autozygotes. Ce type de reproduction accélère la fixation des allèles les plus fréquents. Chez plusieurs espèces, différents mécanismes sont invoqués pour éviter la consanguinité, principalement la dispersion des individus d'une même famille (Howard 1949; Fairbairn 1978; Gaines & McClenaghan 1980). Les populations isolées sont toutefois plus vulnérables, étant donné le choix réduit de partenaires de reproduction et l'impossibilité de se disperser (Soulé 1973). De plus, le taux de mortalité juvénile plus élevé dans les populations où les niveaux de consanguinité sont élevés menace de fragiliser leur équilibre démographique (Ralls *et al.* 1979; Ralls & Ballou 1983; O'Brien 1994).

1.3.1.1.3 Effet de goulot d'étranglement (*bottleneck*)

Également un sous-ensemble de la dérive génétique, ce processus de réduction de la diversité génétique s'applique lorsqu'une population subit une diminution draconienne de son effectif (suite à des variations environnementales extrêmes par exemple). La diversité génétique qui persistera sera fonction des allèles préservés dans la fraction de survivants. La chute de la diversité génétique suivant ce crash populationnel sera proportionnelle à la réduction du nombre d'individus. Si la reprise démographique suivant la catastrophe est rapide, alors la perte de diversité sera moindre (Crow & Kimura 1970). Toutefois, si la population est limitée à un faible effectif pendant plusieurs générations, alors la perte de diversité génétique risque d'être considérable, étant donné l'accélération de la dérive génétique associée aux petites populations et l'augmentation de la consanguinité (O'Brien 1994).

1.3.1.1.4 Effet fondateur (*founder effect*)

Mayr (1942, 1963) a proposé ce mécanisme pour expliquer les taux de spéciation rapides observés sur des îles. Il représente un cas particulier de goulot d'étranglement, lorsqu'un certain nombre d'individus, porteurs d'une fraction réduite de la variabilité génétique de la population d'origine, se dispersent et colonisent un habitat propice et inhabité pour fonder une nouvelle population. Le nombre et la diversité génétique des fondateurs définiront l'étendue du bassin génique de cette nouvelle population (Barton & Charlesworth 1984; Carson & Templeton 1984). S'il est réduit, la dérive génétique sera d'autant plus importante et le nombre de croisements consanguins sera élevé, réduisant rapidement la variabilité génétique dans la population. Cette théorie s'applique particulièrement dans les cas où la colonisation est rare (dans les endroits isolés) et que la population récemment fondée ne reçoit que peu ou pas d'individus disperseurs provenant d'autres populations à proximité, limitant l'incorporation d'allèles en provenance d'autres populations.

1.3.1.2 Facteurs adaptatifs: sélection directionnelle

Dans un environnement hétérogène, l'ensemble des conditions locales varie dans l'espace et d'une population à l'autre. Lorsqu'une population est isolée de toute interaction, la sélection naturelle pourrait favoriser certains allèles liés à l'augmentation du fitness sous certaines pressions locales, résultant en une diminution de la diversité génétique dans la population (formation de complexes adaptatifs). Cet effet peut s'avérer encore plus important lorsque les conditions environnementales sont perturbées, engendrant de nouvelles pressions de sélection (Grant & Grant 1995). À partir d'observations en milieu naturel, certains auteurs ont suggéré que la sélection naturelle représente le facteur le plus important dans la microévolution des populations (Ehrlich & Raven 1969). De nombreuses études ont apporté des exemples convaincants de l'effet de la sélection directionnelle sur l'évolution des espèces et populations (Kaufman 1974; Kirby & Stephan 1996; Hamblin & Veuille 1999; Willett 2000). Alors que l'influence des facteurs non-adaptatifs peut agir à l'échelle de quelques générations, les effets de la sélection directionnelle ne sont cependant perceptibles qu'à une fenêtre temporelle généralement plus grande (Gaggiotti & Smouse 1996).

1.3.2 AUGMENTATION DE DIVERSITÉ

1.3.2.1 Facteurs non-adaptatifs

1.3.2.1.1 Mutations

Une mutation est une modification de l'intégrité de la séquence du code génétique original d'un individu. Dans la perspective de l'étude des populations, un événement de mutation n'a d'intérêt que si les changements occasionnés sont transmissibles à la génération suivante (dans les gamètes, par exemple). Les changements engendrés par les mutations peuvent être divisés en deux catégories principales: les mutations ponctuelles et les insertions, délétions ou inversions. Ces mutations peuvent survenir de différentes façons, notamment par l'exposition à des agents mutagènes, ou encore par le transfert latéral d'ADN par l'action de virus (Kidwell 1993; Aoki & Syono 1999). Elles peuvent également être causées par des erreurs survenant lors de la réplication ou de la recombinaison de l'ADN (Adler *et al.* 1986). La fréquence de ces erreurs varie entre espèces et selon le type d'ADN (nucléaire ou des organelles). Les taux de mutations mesurés sur les petits mammifères sont très hétérogènes, les plus rapides indiquant des taux de 2 à 4% de paires de bases par million d'années chez *Peromyscus* (Avisé *et al.* 1983). À courte échelle spatio-temporelle, l'importance des mutations en tant que facteur modulant la diversité génétique des populations est modeste par rapport aux autres facteurs mentionnés précédemment, étant donné que leur portée est de l'ordre de plusieurs générations. De plus, un allèle nouvellement muté possède nécessairement une fréquence très faible dans la populations, ce qui implique que la probabilité qu'il soit transmis aux générations subséquentes est très faible (à condition qu'il ne soit pas sélectionné: voir section 1.3.1.1.1).

1.3.2.1.2 Flux génique (*gene flow*)

Le flux génique est un mécanisme par lequel des gènes sont échangés entre populations par le biais du transfert de gamètes, par l'incorporation d'individus provenant d'autres populations. Il constitue la principale source de renouvellement de la diversité génétique des populations isolées, car les individus disperseurs introduisent des allèles ou combinaisons d'allèles absents chez la population hôte (Gaines & McClenaghan 1980; Slatkin 1985). Le flux génique favorise donc le maintien de la variabilité génétique à travers

les populations en contrebalançant les effets de la dérive génétique et de la sélection directionnelle (Hedrick *et al.* 1976; Gaines & McClenaghan 1980; Hansson 1991). Il peut également prévenir les effets de la sélection directionnelle locale en inhibant la formation de complexes adaptatifs locaux (Waser *et al.* 2000). Au niveau interpopulationnel, le flux génique permet l'homogénéisation du bassin génique d'une espèce réparti à travers plusieurs populations, limitant leur différenciation (Mayr 1942, 1963, 1970; MacArthur & Wilson 1967; Fairbairn 1977; Gaines & McClenaghan 1980; Slatkin 1987). Dans des cas particuliers, ce mécanisme peut être considéré comme promoteur de l'évolution, en facilitant la propagation de nouveaux allèles conférant un avantage sélectif (Wright 1937; Slatkin 1973, 1985, 1987).

Généralement, le terme flux génique est synonyme de dispersion des individus, ce qui n'est exact que si la dispersion entraîne effectivement un échange génétique (recrutement des immigrants, reproduction et incorporation du matériel génétique dans le bassin de la population hôte). D'autres processus comme l'extinction et la recolonisation de populations peuvent également être considérés comme une forme de flux génique, étant donné que cela favorise le mouvement des gamètes à l'intérieur d'un ensemble de populations (voir ci-après: Maruyama & Kimura 1980; Slatkin 1985; Gilpin 1991; Harrison 1991; McCauley 1991; Whitlock 1992). La quantité d'échanges génétiques entre les populations dépend directement des caractéristiques de l'espèce étudiée, incluant le taux de dispersion des individus, la capacité de dispersion, la taille du domaine vital, le type de reproduction, la structure sociale, la démographie et les comportements reproducteurs (Anderson 1970). Évidemment, tous ces facteurs sont également soumis à l'influence des autres niveaux de la biodiversité (composition des écosystèmes, structure du paysage, etc.). Ainsi, la notion de flux génique constitue un facteur de l'évolution qui est fortement lié à la dimension écologique des populations. C'est pour cette raison que la compréhension de l'écologie des espèces étudiées est primordiale dans l'explication des variations génétiques observées.

1.3.2.2 Facteurs adaptatifs: sélection stabilisatrice ou perturbatrice

Les caractères soumis à la sélection naturelle peuvent également faire l'objet de pressions stabilisatrice ou perturbatrice (*stabilizing* ou *disruptive*: Futuyma 1986). Contrairement à la sélection directionnelle, la sélection stabilisatrice favorise les phénotypes

intermédiaires, permettant le maintien de la variabilité à l'intérieur des populations. Au plan génétique, les gènes du complexe majeur d'histocompatibilité (MHC), codant pour une panoplie de récepteurs de la surface cellulaire, constituent un bon exemple de locus soumis à une pression stabilisatrice (Potts *et al.* 1994; Mikko & Andersson 1995; Charlesworth *et al.* 1997; Paterson 1998; Seddon & Baverstock 1999). La diversité allélique de ce complexe est effectivement sélectionnée, étant donné son implication dans la défense de l'organisme et le développement du système immunitaire; les effets de la dérive génétique sur ce complexe de gènes peuvent être retardés par un facteur d'un à deux ordres de magnitude (Nevo *et al.* 1997).

Quant à la sélection perturbatrice, elle s'applique lorsque plus d'un phénotype sont associés à une augmentation du fitness individuel à l'intérieur d'une même population, tandis que les phénotypes intermédiaires ne sont pas sélectionnés. Cette pression sélective favorise l'augmentation de la diversité en multipliant les génotypes et phénotypes distincts (Benkman 1993; Bush 1994; Barton & Shpak 2000). Ces mécanismes peuvent entre autres agir par le biais de la sélection sexuelle (voir Seehausen & van Alphen 1999). Évidemment, les changements causés par la sélection ne seront observables qu'à condition que les marqueurs utilisés ne soient pas neutres, *i.e.* non indépendants des pressions de sélection. De plus, la pondération des effets de ces facteurs sélectifs dépend de l'échelle temporelle d'observation. Ramené à une dimension écologique, le facteur principal favorisant l'augmentation de la diversité génétique est le flux génique, car les cas de sélection stabilisatrice sont plutôt rares (mais voir Avise *et al.* 1979) et le taux de mutation est extrêmement faible comparativement aux effets de la dérive génétique.

1.4 Diversité interpopulationnelle: structure génétique

La diversité génétique d'une espèce se décompose en quatre niveaux fondamentaux: la variabilité à l'intérieur d'un individu (hétérozygotie), les différences génétiques entre individus d'une même population (variabilité intrapopulationnelle), les différences entre populations (interpopulations) et dans certains cas entre groupes de populations (intergroupe: Allendorf 1983; Excoffier *et al.* 1992). C'est la proportion de la variabilité totale distribuée entre ces composantes qui définit la structure génétique des populations

(Wright 1943). En absence de structure, il n'existe pas de différences entre les groupes d'individus: c'est le cas d'une unité panmictique, dans laquelle tous les individus et populations forment une seule unité de reproduction, et où les croisements s'orchestrent de façon aléatoire (Futuyma 1986).

Toute structure résulte de l'interaction des facteurs modulant la diversité génétique à l'échelle des populations. Les changements s'opérant dans la diversité intrapopulationnelle vont inévitablement induire des modifications au niveau des relations entre celles-ci. En effet, la dérive génétique, les croisements consanguins, l'effet fondateur et la sélection directionnelle vont contribuer à la réduction des variations génétiques à l'intérieur des populations et induire la différenciation locale, donc augmenter la diversité interpopulationnelle. D'un autre côté, la sélection stabilisatrice et le flux génique vont contribuer à maintenir l'homogénéité génétique entre les populations (Gaines & McClenaghan 1980; Allendorf 1983; Slatkin 1985, 1987). La structure résulte donc de l'interaction entre ces forces d'homogénéisation et de différenciation (Slatkin 1987). Nécessairement, les interprétations des effets des différents processus de modification de la diversité vont varier selon que le discours porte sur la diversité intra ou interpopulationnelle.

1.5 Composante temporelle de différenciation: phylogéographie

La composition et la structure génétique observées dans un système à l'étude sont également une conséquence des effets de facteurs historiques dont la portée s'exerce à une échelle temporelle beaucoup plus vaste. L'incorporation de la composante historique de la structure génétique a fait naître la phylogéographie, reliant la génétique des populations (microévolution) et la systématique (macroévolution: *Awise et al.* 1987). Les processus microévolutionnaires identifiés en génétique des populations n'ont pas toujours été considérés comme étant applicables à des échelles macroévolutionnaires, et vice-versa (Stebbins & Ayala 1981). Toutefois, la génétique des populations a beaucoup profité de l'incorporation des principes et raisonnements phylogénétiques dans son analyse, permettant de tenir compte de la composante historique de la distribution géographique des populations dans la distribution de la diversité génétique (Awise 1989). L'investigation de plusieurs systèmes de populations géographiquement séparées a montré l'importance de l'aspect temporel dans notre

compréhension de la répartition spatiale des populations, remettant en perspective les conclusions reliées au flux génique ou à la dérive génétique (Avice 1998).

La pondération associée à la composante historique est fonction des autres éléments influençant la structure génétique, et leur importance est inversement proportionnelle à la quantité de flux génique (Whitlock 1992). Dans le cas des études effectuées à une échelle microgéographique, il est probable que les effets dus aux facteurs historiques soient proportionnellement moins importants étant donné la plus grande probabilité de dispersion d'une population à une autre. Néanmoins, les structures historiques peuvent persister en présence d'importantes barrières à la dispersion (voir Angers *et al.* 1995). Ces mêmes facteurs historiques sont également moins persistants dans les études de populations à petits effectifs, lesquelles sont sujettes à de plus fortes probabilités d'extinctions. Le flux génique et l'extinction suivie de la recolonisation des habitats sont deux mécanismes qui vont empêcher le maintien des structures historiques. À des échelles temporelle (< 100 générations) et géographique (<100 km²) réduites, les effets des facteurs écologiques non-adaptatifs (dérive génétique, croisements consanguins et flux génique) sont prédominants dans l'équilibre des processus microévolutifs (Gaggiotti & Smouse 1996).

1.6 La diversité génétique dans un environnement écologique

Évidemment, les facteurs de toute nature énoncés précédemment, altérant l'étendue et la répartition de la diversité génétique, agissent dans un contexte écologique déterminé. En effet, les paysages écologiques sont composés d'un assemblage d'habitats hétérogènes répartis à travers l'espace et formant une mosaïque environnementale. Leur structure propre résulte de l'action de facteurs physiques, biotiques et abiotiques (perturbations, climat, composition de la végétation, ...), laquelle influence à son tour les fonctions et processus écosystémiques (Turner 1989). Ainsi, les changements engendrés sur la structure du paysage modifient l'équilibre dynamique des processus de la biodiversité, et ce à toutes les échelles d'observation (Saunders *et al.* 1991; Hanski 1991; Gilpin 1991; Diffendorfer *et al.* 1995; Gaines *et al.* 1997; Hanski & Simberloff 1997; Hanski 1998; Harrison & Bruna 1999). De nombreuses études ont souligné les conséquences de la structure spatiale des secteurs d'habitat sur la persistance des populations (Hanski 1991; Hanski & Gilpin 1991; Schumaker

1996; Hanski & Simberloff 1997; Harrison & Bruna 1999). Les petites populations isolées sont en effet plus vulnérables à la stochasticité environnementale et à la perte de diversité génétique (Shaffer 1981, 1987; Lande 1993; Hanski 1998). De plus, les facteurs stochastiques causant l'extinction des populations sont souvent exacerbés par l'accroissement de l'isolement, lié à la fragmentation de l'habitat (Gilpin & Soulé 1986). L'incorporation des effets du paysage sur la distribution et la taille des populations, couplée à l'intégration de la composante spatiale sur les processus écologiques et l'intérêt grandissant pour la génétique, a provoqué la translation du point focal de la conservation de l'espèce vers la population (Ehrlich & Raven 1969; Berry 1986; Simberloff 1988; Moritz 1994; Crozier 1997; Avise 1998).

Au plan de la conservation de la diversité génétique, la première étape est d'abord de décrire la composition et la structure génétique au niveau des populations. Mais il est également important de comprendre comment cette diversité peut fluctuer, sous l'influence des facteurs la modulant. Dans cette perspective, il est capital de déterminer l'effet des paramètres environnementaux, qui agissent à leur tour sur ces facteurs de transformation de la diversité génétique.

1.6.1 L'ÉTUDE DES SYSTÈMES INSULAIRES

Dans ce dessein, l'étude de populations insulaires s'avère extrêmement intéressante à plusieurs niveaux. En effet, les îles constituent des laboratoires permettant de tester les effets des variables spatiales et écologiques dans des paysages fragmentés de façon naturelle (Gliwicz 1980; Vucetich *et al.*, sous presse). De plus, les populations insulaires occupent des territoires clairement définis, ce qui simplifie énormément la description de variables écologiques, géographiques, de même que celles associées au paysage. Les systèmes insulaires constituent un outil de choix dans les études des effets de la structure du paysage sur la distribution, les mouvements et la persistance de la diversité des espèces, de même que la variabilité génétique et les processus évolutifs (Berry 1986; Ashley & Wills 1987). L'accumulation de connaissances dans ces systèmes est primordiale, pour ensuite pouvoir en généraliser les conclusions à un ensemble élargi de systèmes fragmentés (Berry 1986; Gilpin & Soulé 1986; Loxterman *et al.* 1998).

Dans le cadre de cette thèse, je me suis intéressé aux effets de la configuration du paysage sur la variabilité génétique d'un ensemble de populations insulaires de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*). Le système étudié est celui du lac Duparquet, couvrant une superficie d'environ 50 km², ce qui constitue une échelle géographique très réduite pour les études de différenciation génétique de populations. Cette caractéristique a permis de mettre l'accent sur les facteurs écologiques associés à la différenciation génétique des populations plutôt que sur la composante temporelle.

1.6.2 EFFETS DE L'INSULARISATION

Les impacts du confinement des populations sur des îles sont perceptibles à différents niveaux de la biodiversité. L'insularisation affecte tout d'abord les paramètres démographiques des populations. Ces modifications ont aussi des répercussions sur la composition génétique intrapopulationnelle, pour ensuite nécessairement affecter la structure génétique d'un ensemble de populations. L'examen de ces répercussions en milieu naturel nécessite l'utilisation d'un modèle adéquat. À ce titre, les populations de petits mammifères ont été abondamment étudiées, et les souris du genre *Peromyscus* ont été abondamment étudiées (Chirhart *et al.* 2000). Ces petits animaux sont en effet très représentatifs de la fonctionnalité des processus génétiques s'opérant au niveau des populations (Seddon & Baverstock 1999). Leur petite taille permet l'investigation des effets de la configuration du paysage et de l'insularisation à des échelle spatiales réduites. Au plan génétique, la courte durée de leur génération (généralement deux portées par an dans les régions plutôt nordiques: Banfield 1977) et leur longévité réduite (moins de deux ans en nature) permet de comprimer l'échelle temporelle d'observation de l'évolution, comparativement à d'autres espèces de mammifères. En effet, ces caractéristiques assurent un niveau de sensibilité important pour l'étude de la génétique des populations et des processus microévolutifs à échelle spatio-temporelle réduite, étant donné le renouvellement rapide des individus à l'intérieur des populations. Les sections suivantes décrivent les impacts de l'insularisation sur la démographie et la génétique des populations, tant aux niveaux de la composition que de la structure.

1.6.2.1 Démographie des populations insulaires

1.6.2.1.1 Modifications à l'intérieur des populations

Les populations insularisées de petits mammifères présentent des caractéristiques démographiques très différentes des populations vivant dans un habitat continu (Petrušewicz 1963 cité de Gliwicz 1980; Krebs *et al.* 1969). Les populations insulaires montrent en effet des différences aux niveaux morphologique (Foster 1964), démographique, reproductif et comportemental (le syndrome insulaire: Adler & Levins 1994). L'effet le plus spectaculaire est l'augmentation de la densité des populations jusqu'à des niveaux extrêmement élevés (jusqu'à 20 fois plus: Krebs *et al.* 1969; Sullivan 1977; Tamarin 1977; Gliwicz 1980; Drost & Fellers 1991). Cette absence de système de régulation démographique interne peut s'expliquer par l'impossibilité pour le surplus d'individus de quitter le territoire insulaire, à cause des barrières empêchant la dispersion (Tamarin 1977, 1978). Il est également possible que cette augmentation de la densité soit attribuable à une réduction de la pression de prédation sur les îles, diminuant ainsi les forces de régulation démographique externe (Adler & Levins 1994). D'une façon ou d'une autre, cet accroissement démographique est à la base de nombreux autres changements au niveau des individus.

En effet, les organismes habitant sur des îles sont généralement plus gros que ceux des populations dont l'habitat n'est pas restreint (Foster 1964; Redfield 1976; Lomolino 1984, 1985; Hanski *et al.* 1991). Cet accroissement peut résulter d'un retard dans l'atteinte de l'âge de la maturité sexuelle, ou d'une diminution du nombre de rejetons par portée (Levins & Adler 1993). D'autres auteurs ont suggéré que les plus gros individus sont de meilleurs colonisateurs, pouvant parcourir de plus longues distances (notamment à la nage). Cette caractéristique engendrerait une pression de sélection favorisant la colonisation des îles par des individus de plus grande taille (Lomolino 1984, 1985; Hanski 1986). Étant donné que la taille corporelle est un caractère étroitement lié à l'hérédité (Atchley *et al.* 1981), les populations des générations suivantes seraient naturellement constituées d'individus plus grands. Une troisième hypothèse est liée à l'accroissement de la densité de population. Dans ce cas, la compétition intraspécifique s'intensifierait et pourrait favoriser les individus de plus grande taille chez certaines espèces de rongeurs (Chitty 1967). Toutefois, cette caractéristique n'a pas été observée chez *P. maniculatus* (Wolff 1993).

D'un point de vue comportemental, plusieurs études en laboratoire et en milieu naturel ont démontré que les individus insulaires sont moins agressifs que ceux de la terre ferme (Sadleir 1965; Healey 1967; Sullivan 1977; Adler & Levins 1994). Cette diminution de l'agressivité est corrélée à une réduction de la compétition territoriale, permettant une plus grande densité de populations à cause du chevauchement des domaines vitaux (Halpin & Sullivan 1978; Metzgar 1979). De plus, ces changements de comportement réduisent la dispersion causée par l'expulsion d'individus subordonnés (Christian 1970; Lidicker 1975; Gaines & McClenaghan 1980). Ces conséquences sont donc sujettes à affecter les échanges entre populations. De plus, il appert que l'intensité des changements dans la composition des populations insulaires soit influencée par la configuration du paysage, ainsi que d'autres variables spatiales associées à l'environnement des îles. En effet, la densité de population augmente avec le degré d'insularité, tel que mesuré par la distance entre une île et la source de colonisation la plus proche (Adler & Wilson 1985; Adler *et al.* 1986).

1.6.2.1.2 Interactions, mouvements d'individus et dispersion

L'importance de la dispersion sur la survie des populations insulaires a été rapidement établie, comme en témoigne son importance dans la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1963, 1967). La dispersion d'individus se traduit par la colonisation de nouveaux espaces habitables, formant de nouvelles populations (Mayr 1942; Anderson 1970). Elle peut également contribuer à l'équilibre démographique des populations isolées par l'apport de nouveaux individus, augmentant l'effectif de la population et réduisant les probabilités d'extinction (l'effet rescousse: Brown & Koderick-Brown 1977). La compréhension des motivations et des effets de la dispersion est importante afin de prédire les interactions entre des populations discrètes et d'évaluer la capacité de ce processus à maintenir l'équilibre des populations en paysage discontinu. Les causes de la dispersion sont très complexes, impliquant l'interaction de nombreux facteurs de différentes natures (Gaines & McClenaghan 1980). À ce jour, trois hypothèses liées à la densité des populations, aux interactions sociales ou à la sélection naturelle ont été retenues par les écologistes: la subordination sociale (Christian 1970), le polymorphisme génétique comportemental (Krebs 1978) et la dispersion reliée à la saturation du milieu (pré-saturation ou à saturation: Lidicker 1975). En milieu naturel, de nombreuses études ont démontré

L'importance de la densité de population dans la détermination du nombre de disperseurs. Le nombre d'individus quittant une population est positivement corrélé à sa densité (Sullivan 1977; Tamarin 1977; Fairbairn 1978; Keith & Tamarin 1981), de même qu'à son taux de croissance (Fairbairn 1978; Gaines & McClenaghan 1980). Étant donné les densités de population très élevées en milieu îlien, on s'attendrait à une augmentation du nombre de disperseurs. Pourtant, les études de populations insulaires montrent des taux de dispersions inférieurs à ceux des populations non insulaires (Redfield 1976; Sullivan 1977; Tamarin 1977, 1978; Gliwicz 1980; Adler & Levins 1994). L'augmentation de la sédentarité dans les populations confinées pourrait s'expliquer par une pression sélective agissant contre la dispersion (Van Valen 1971; Tamarin 1977). La dispersion en milieu hostile diminue le taux de survie et n'aurait aucun avantage sur le fitness individuel, et favoriserait un phénotype sédentaire (Tamarin 1978). Étant donné l'importance du flux génique sur la structure génétique des populations, il est essentiel d'évaluer les conséquences de l'insularisation sur la dispersion individuelle.

1.6.2.1.3 Modification des interactions entre populations (structure)

Suite à la fragmentation de l'habitat, la division d'une population distribuée de façon continue en une série de sous-populations reléguées à des secteurs d'habitat peut créer une métapopulation (Levins 1969), *i.e.* un ensemble de populations discrètes interagissant démographiquement et génétiquement par le biais d'individus se dispersant d'une population à l'autre (Hanski 1991; Gilpin 1991; Hanski 1998). Les effets de la configuration spatiale des habitats sur l'extinction des populations ont fait l'objet de nombreuses recherches, démontrant l'importance de la composante spatiale et des interactions entre secteurs habitables sur l'extinction (Dickman 1987; Robinson & Quinn 1988; Hanski & Gilpin 1991; Harrison 1991; Hanski 1993; Wahlberg *et al.* 1996; Hanski 1998; Moilanen *et al.* 1998). Ces systèmes dynamiques sont en perpétuelle transformation. La persistance d'une métapopulation dans ce type de configuration dépend de l'équilibre entre les taux d'extinction et de recolonisation (Hanski 1993, 1994). Le premier est fonction de la taille d'une population (généralement associée à la surface de la zone habitable), alors que le second dépend de la connectivité, variable correspondant aux interactions causées par la dispersion d'individus (Ebenhard 1991; Schumaker 1996; Hanski 1998). Cette variable est

complexe, intégrant plusieurs autres descripteurs dont la capacité de dispersion de l'espèce, le type de matrice entre les populations, la position d'un espace habitable par rapport au réseau de populations, de même que la morphologie des secteurs d'habitat (Taylor 1987; Hanski & Peltonen 1988; Hanski 1994; Hanski 1998; Moilanen *et al.* 1998).

Ce modèle spatialement explicite sous-entend que les habitats divisés ne courent donc pas nécessairement un plus grand risque d'extinction (Quinn & Hastings 1987), certaines métapopulations pouvant persister grâce à un taux de recolonisation supérieur au taux d'extinction dans l'ensemble du réseau de populations (Peltonen & Hanski 1991; Hanski 1993; Moilanen *et al.* 1998). La compréhension de cette dynamique est cruciale dans la planification de la gestion de l'exploitation de l'espace, ayant pour objectif de minimiser l'extinction des espèces et de favoriser la persistance de ces ensembles de petites populations (Simberloff 1988; Gilpin 1991; Rolstad 1991; Harrison & Bruna 1999). Les systèmes de métapopulations seront de plus en plus étudiés à des fins de conservation, puisqu'ils constituent des modèles simplifiés, fournissant un compromis directement applicable à l'étude de systèmes de populations discrètes, et ne nécessitant pas l'accumulation de grandes quantités de données (Hanski & Gilpin 1991; Hanski & Simberloff 1997). De plus, ce genre de modèle mime les conséquences de la fragmentation de l'habitat et constitue un modèle adéquat pour l'investigation des effets de ce type de perturbation sur les processus agissant au niveau des populations (Hanski 1998).

1.6.2.2 Génétique des populations insulaires

1.6.2.2.1 Diversité intrapopulationnelle

Les populations marginales ou isolées sont susceptibles de subir une réduction de leur bassin génique sous l'action des facteurs modulant la diversité génétique (Soulé 1973). Plusieurs études ont démontré une diminution de la variabilité génétique chez des populations insulaires (Redfield 1976; Avise *et al.* 1979; Berry 1986; Hanski & Kuitunen 1986; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988; Calhoun *et al.* 1991; Lacy & Lindenmayer 1995; Loxterman *et al.* 1998). Ces effets peuvent être tempérés par l'augmentation de la densité des populations insulaires, étant donné la relation inverse entre la vitesse de la dérive génétique et la taille de la population. De surcroît, un effectif plus élevé permet le maintien

d'une population plus stable, réduisant les risques d'extinction (Shaffer 1981; Boyce 1992). Néanmoins, l'isolement des populations sur des îles réduit le nombre d'individus disperseurs, diminuant le flux génique et donc réduisant la variabilité génétique intrapopulationnelle (Selander & Johnson 1973; Lidicker 1975; Redfield 1976; Fairbairn 1977; Gaines & McClenaghan 1980; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988; Loxterman *et al.* 1998). Les effets du flux génique sont multiples, favorisant le maintien de la diversité génétique intrapopulationnelle en contrant les effets de la dérive génétique (Allendorf 1983). Dans un habitat extrêmement fragmenté où les populations subissent un isolement complet, les populations deviennent rapidement différenciées et complètement appauvries en termes de diversité génétique (Lacy & Lindenmayer 1995; Gaines *et al.* 1997; Henein *et al.* 1998). Le degré d'isolement des zones habitables est essentiellement une variable qui dépend de son environnement, d'où l'importance des variables liées à la configuration spatiale du paysage dans les études de génétique des métapopulations. De plus, la diversité intrapopulationnelle sera influencée par les interactions avec les autres populations.

1.6.2.2.2 Diversité interpopulationnelle (structure)

Les relations génétiques entre les populations sont contrôlées par les mouvements d'individus, entraînant les échanges de matériel génétique entre les populations (flux génique: voir section 1.3.2.1.2). Le flux génique a des répercussions importantes sur la distribution de cette diversité génétique entre populations réparties dans l'espace (Mayr 1942, 1963; Wright 1943; Gillespie 1966; Fairbairn 1978; Avise *et al.* 1979; Gaines & McClenaghan 1980; Slatkin 1985, 1987; Hansson 1991; McCauley 1991; Avise 1992; Patton *et al.* 1996; Tilley 1997; Da Silva & Patton 1998; Kim *et al.* 1998). Conséquemment, l'augmentation du degré d'isolement des populations résultant du morcellement de l'habitat peut influencer la quantité et les patrons de variation génétique entre populations (Hanski 1991; Lacy & Lindenmayer 1995; Hanski 1998; Saccheri *et al.* 1998). L'isolement suivant le fractionnement des habitats implique une diminution du nombre d'individus par population ainsi que des échanges interpopulationnels, accélérant la perte de diversité due à la dérive génétique et à l'augmentation de la consanguinité (Soulé 1973; Shaffer 1981, 1987; Harrison 1991). En conséquence, la diminution du flux génique peut rompre l'équilibre génétique, ne pouvant plus contrebalancer la dérive génétique, étant donné que les populations plus isolées

reçoivent moins de disperseurs et donc un flux génique plus faible (Patton & Yang 1977; Slatkin 1987). S'ensuit donc un déséquilibre des forces évolutives en faveur de la diminution de la variabilité génétique des populations locales.

Les travaux de Mayr (1942, 1943) sur les hypothèses menant à la spéciation ont toujours fait prévaloir l'importance du flux génique dans le maintien de l'homogénéité génétique entre différentes populations. Ce point de vue a été contesté par Ehrlich & Raven (1969) qui, s'appuyant sur certaines observations et des considérations théoriques, ont suggéré que le principal facteur de régulation de la variabilité génétique devrait être la sélection locale. Leur argumentation reposait sur des exemples de populations où les forces de sélection étaient supérieures à celles d'homogénéisation. Depuis, de nombreuses études ont démontré la prépondérance du flux génique dans l'établissement de la structure génétique et dans le maintien de la diversité génétique à l'intérieur des populations, et ce à travers une grande variété d'organismes (Patton & Yang 1977; Pounds & Jackson 1981; Hanski & Kuitunen 1986; Le Boulengé *et al.* 1995; Caccone *et al.* 1997; Tilley 1997; Kim *et al.* 1998).

Dans la perspective de la réduction du couvert d'habitat, le modèle de biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1963, 1967) peut être invoqué à des fins de conservation (Simberloff 1988; Meffe & Carol 1997). Ce modèle préconise la préservation de populations de taille suffisamment importante, puisque la variabilité génétique augmente avec l'effectif de population (Nei *et al.* 1975; Kimura 1983; Mitton 1994). En biologie de la conservation, ce principe se traduit par la préservation de populations dont la taille est supérieure au seuil minimal de viabilité (Shaffer 1981, 1987). Toutefois, la décision de préserver un bassin génique d'une taille et d'une diversité donnée n'est pas suffisante, puisque ce bassin peut évoluer et éventuellement s'amenuiser, sous les effets de la réduction du flux génique et de la dérive génétique (Berry 1986; Lande 1988). De plus, le modèle de biogéographie insulaire repose sur l'existence d'une source intarissable de colonisation, ce qui ne s'applique pas à tous les habitats fragmentés. Le modèle de métapopulation est donc souvent mieux adapté à la réalité de la fragmentation des habitats, ce qui explique son utilisation croissante en biologie de la conservation (Hanski & Simberloff 1997).

Les effets de la fragmentation sont nombreux et agissent à travers plusieurs mécanismes. En conservation, la clef de la détermination de ses impacts réside dans la compréhension de la dispersion des individus, en fonction des effets de l'isolement et des changements des taux de dispersion reliés aux altérations du paysage écologique. Les caractéristiques des espèces concernées constituent également un facteur à considérer dans l'évaluation des effets de la configuration du paysage. L'accroissement de ces connaissances est essentiel pour évaluer les impacts de la fragmentation sur les processus de l'évolution de la diversité génétique.

1.7 Caractéristiques biologiques importantes de la souris sylvestre

1.7.1 INCLINATION À LA DISPERSION

La souris sylvestre possède un domaine vital variant d'un à trois hectares (Furrer 1973), mais pouvant être réduit jusqu'à un minimum de 500 m² (0.02 ha) en cas de hausse de la densité de population. Au-delà de ce seuil, il y aura superposition des aires, menant à une augmentation des interactions agressives (Wolff 1985b). C'est un animal relativement sédentaire, comme en témoignent les déplacements individuels maximaux enregistrés, fluctuant entre 1 km (Howard 1949), 3.2 km (Murie & Murie 1931) & 5 km (Van Horne 1981). Ces distances sont évidemment des cas d'exceptions. Howard (1949) a montré que dans les jours suivants la reproduction, 70% des mâles et 85% des femelles qui se sont dispersés sont restés à moins de 550 pieds (167 mètres), impliquant de fortes probabilités de consanguinité. Toutefois, Fairbairn (1977) a suggéré que la réorganisation sociale du printemps, précédant la saison de reproduction, ait pour objectif de favoriser la dispersion pour réduire le nombre de croisements consanguins. Effectivement, à l'aube de la saison de reproduction, il y a apparition de compétition territoriale liée au sexe des individus (*i.e.* mâles vs mâles, femelles vs femelles: Sadleir 1965; Healey 1967; Van Horne 1982; Wolff 1985b), ce qui stimule alors la dispersion des individus subordonnés (Fairbairn 1978). La dispersion est également élevée au début de l'automne, alors que la saison de reproduction se termine et la densité de population est maximale. De plus, le taux de dispersion varie également en fonction du sexe, étant supérieur chez les mâles (Stickel 1946; Howard 1960; Gottfried 1979; Metzgar 1979; Van Horne 1981; Wolff 1985a).

1.7.2 CAPACITÉ DE DISPERSION

La qualité de disperseur de *P. maniculatus* ne fait pas l'unanimité. En effet, plusieurs auteurs ont suggéré que les souris sylvestres sont de bons disperseurs et colonisateurs (Sheppe 1965; Fairbairn 1978; Stickel 1968; Sullivan 1977; Mehlhop & Lynch 1978; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988), tandis que d'autres croient le contraire (Crowell 1973; Redfield 1976; Topping *et al.* 1997; Loxterman *et al.* 1998). Ces divergences peuvent être expliquées par le type de barrière à franchir. Sur terre, il semble que *P. maniculatus* puisse parcourir de bonnes distances, comme en témoignent les déplacements maximaux cités précédemment. Tandis qu'à la nage, il semble que ses capacités de dispersion soient limitées (Carter & Merritt 1981 cité de Loxterman 1998). Néanmoins, *P. maniculatus* peut franchir des barrières aquatiques dans les milieux d'eau douce en l'absence de remous (Sheppe 1965; Crowell 1973), tandis que la survie des souris dans la mer ne dépasse pas les trois minutes (Redfield 1976). Sheppe (1965) a d'ailleurs étudié plus en détail les capacités natatoires chez *P. leucopus* et a noté que ces animaux peuvent nager sur des distances surprenantes, le record rapporté se chiffrant à 765 pieds (230 m). Malgré tout, lorsque la distance à couvrir entre deux zones émergées dépasse 1000 pieds (300 m), les souris ne tentent pas la traversée. De plus, des individus placés dans l'eau à plus de 300 m de toute étendue de terre nagent confusément dans toutes les directions; les souris semblent s'orienter visuellement, se dirigeant toujours vers la masse de terre la plus proximale (Sheppe 1965).

1.8 Mesure de la variabilité génétique

L'histoire de la génétique des populations a longtemps été écrite par les théoriciens en absence d'outils nécessaires à l'étude des molécules (ADN, ARN ou protéines). Les premières études de systématique et de comparaison de populations ou d'espèces ont utilisé des caractères morphométriques comme reflet de la génétique (Dice 1940; Berry & Jakobson 1975; Feldman & Lewontin 1975; Hillis 1987; Mitton 1994). L'avènement des études du polymorphisme protéique dans les années 60 a apporté de nouveaux outils, mais la révolution moléculaire amorcée dans les années 70 a complètement changé le visage empirique de cette discipline (Hedrick *et al.* 1976; Mitton 1994). Plusieurs méthodes d'analyse ont été développées, permettant l'étude de la différenciation et de la variabilité

génétique des populations (Mitton 1994; voir aussi Haig 1998). Dans le cadre de ma thèse, j'ai comparé et combiné deux méthodes de mesure de la variabilité génétique, l'une moléculaire (RAPD) et l'autre morphologique (craniométrie).

1.8.1 RAPD (RANDOM AMPLIFIED POLYMORPHIC DNA)

La méthode dite RAPD (Welsh & McClellan 1991; Williams *et al.* 1991) est dérivée de l'amplification par réaction de polymérisation en chaîne (PCR). Grâce à l'utilisation de courtes amorces (10 pb) choisies aléatoirement, elle permet l'amplification d'une multitude de fragments d'ADN de différentes tailles pouvant être séparés par électrophorèse sur un gel d'agarose. La comparaison des patrons de bandes (présence ou absence) dans chacun des individus permet d'évaluer les différences génétiques à l'aide d'un coefficient de ressemblance. Les marqueurs RAPD peuvent détecter toutes les classes de mutations de l'ADN: substitutions, insertions, délétions et inversions (Bowditch *et al.* 1993). Ils peuvent être obtenus rapidement sans aucune connaissance préalable du génome de l'espèce à l'étude. De plus, ces marqueurs sont très polymorphiques et permettent de distinguer des individus génétiquement très semblables. Cet outil moléculaire est très puissant pour l'étude du polymorphisme intraspécifique et la différenciation des populations, de même que pour la caractérisation de la structure de la variabilité des populations à une échelle spatio-temporelle très fine (Haig *et al.* 1994, 1996; Kimberling *et al.* 1996; Nusser *et al.* 1996; Caccone *et al.* 1997; Kim *et al.* 1998). Les RAPDs ont également été employés pour évaluer la diversité génétique à des fins de conservation (Stewart & Porter 1995; McGowan *et al.* 1999; Jaggi *et al.* 2000; Tansley & Brown 2000).

Par contre, ces marqueurs sont majoritairement dominants, ce qui limite leur interprétation en génétique classique (Hedrick 1992), à moins d'effectuer certaines corrections basées sur de nombreuses prémisses (Stewart & Excoffier 1996). D'autre part, l'évaluation des ressemblances génétiques est basée sur la taille des bandes amplifiées et suppose que des fragments de même taille soient homologues (*i.e.* correspondent exactement à la même portion de l'ADN d'un individu à l'autre). Cette prémisse n'est pas toujours respectée: dans les comparaisons interspécifiques, Rieseberg (1996) a évalué qu'une proportion de 90% des bandes RAPD de mêmes tailles se sont avérées homologues.

Il est toutefois important de noter que cette fraction de bandes homologues devrait théoriquement augmenter pour des comparaisons à l'intérieur d'une même espèce. La fiabilité des marqueurs RAPD est donc limitée à la comparaison d'individus génétiquement proches (voir Landry & Lapointe 1996).

D'un point de vue de la mécanique moléculaire d'amplification, il existe un autre problème lié à l'utilisation d'amorces aléatoires. En effet, au cours des réactions de PCR, il peut se produire une multitude de réarrangements et interactions entre les brins d'ADN et amorces, pouvant créer des fragments de tailles légèrement différentes à partir d'une même séquence (Caetano-Anollès *et al.* 1992; Ayliffe *et al.* 1994; Rabouam *et al.* 1999). Ces artéfacts liés à la mécanique du PCR engendrent du polymorphisme ne correspondant pas nécessairement à de véritables allèles et locus. Pour circonvier à ce problème, il est préférable de ne pas analyser les fragments individuellement, mais uniquement sur l'ensemble du profil de bandes (van de Zande & Bijlsma 1995). L'utilisation de comparaisons relatives (*i.e.* comparaisons entre paires d'individus à l'aide de coefficient de distance) permet de limiter les effets des biais potentiellement causés par ces bandes artéfactuelles.

Plusieurs études reposant sur des marqueurs RAPD, menées sur différents types d'organismes, ont montré que la variabilité intrapopulationnelle est presque aussi élevée que la variabilité interpopulationnelle (Haig *et al.* 1994, 1996; Lynch & Milligan 1994; Caccone *et al.* 1997). Ceci est attribuable au fait que les grandes distances sont rapidement saturées, *i.e.* qu'une augmentation de la différence entre les individus au-delà d'un certain seuil n'entraînera pas une augmentation de la distance génétique mesurée (van de Zande & Bijlsma 1995; Landry & Lapointe 1996). Encore une fois, ces considérations soulignent que la validité de ce type de marqueurs se limite à des comparaisons d'individus génétiquement proches (*i.e.* à l'échelle des populations).

1.8.2 MORPHOMÉTRIE

Les caractères morphologiques et craniométriques se sont avérés fructueux dans de nombreuses études de génétique des populations (Dice 1940; Blair 1950; Berry & Jakobson 1975; Atchley *et al.* 1981; Hanski & Kuitunen 1986; Sugg *et al.* 1997). Malgré tous les progrès de la biologie moléculaire, il est clair que les méthodes morphologiques comportent

encore certains avantages que la génétique ne peut offrir (Lynch & Hayden 1995). Moins coûteuses (Hillis 1987), les études morphologiques permettent un échantillonnage rapide d'une grande proportion du génome des individus étant donné que le phénotype mesuré est le reflet de l'interaction de plusieurs gènes (Berry & Jakobson 1975; Page R.D.M., comm. pers., Glasgow 1997). Ces raisons expliquent pourquoi les données morphométriques sont encore utilisées dans plusieurs études (Lynch & Hayden 1995; Sugg *et al.* 1997).

Toutefois, ce type de données comporte aussi certaines difficultés. Premièrement, les données manquantes sont courantes étant donné la fragilité des crânes de rongeurs. Deuxièmement, la morphologie individuelle peut être influencée par la plasticité, *i.e.* la flexibilité de l'expression du phénotype face à des pressions environnementales variables (Hillis 1987). Cela signifie que les différences observées peuvent être de source autre qu'héritaires, compliquant l'interprétation des effets purement génétiques sur la différenciation des populations. Enfin, l'effet de la taille des spécimens doit être contrôlé et extrait des données, afin d'éliminer les différences qui seraient uniquement attribuables à la taille des individus. Dans ce dessein, différentes méthodes ont été proposées, dont une série dérivés de l'analyse en composantes principales (Jolicoeur 1963; Somers 1986). Malgré les difficultés inhérentes aux analyses morphologiques, plusieurs études récentes ont réitéré l'efficacité des mesures craniométriques dans l'étude de la différenciation des populations (Lynch & Hayden 1995; Le Boulengé *et al.* 1996; Sarre 1996; Sugg *et al.* 1997).

1.9 Organisation de la thèse

Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressé à la diversité génétique de populations de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus* Wagner) en milieu insulaire. La compréhension de l'impact du morcellement de l'habitat sur les ressources génétiques des populations repose d'abord sur la compréhension écologique du phénomène. L'objectif de mon projet est de quantifier les répercussions de variables écologiques, géographiques ou liées au paysage sur la distribution, la composition et la structure de la diversité génétique d'un ensemble de populations. Pour réaliser ce projet, je me suis intéressé à des populations semi-isolées occupant un paysage explicitement structuré, soit les îles du lac Duparquet (Abitibi, Québec). Ce lac couvre une superficie d'approximativement 50km² et est parsemé

d'environ 150 îles de toutes tailles. Le corps de la thèse est constitué de quatre chapitres présentés sous la forme d'articles scientifiques. Afin de bien circonscrire les effets de la dynamique spatiale sur la diversité génétique de ces populations, j'ai divisé ma thèse en deux volets. Chacun de ces volets comporte deux chapitres, l'un réalisé à l'aide de marqueurs moléculaires (RAPD) et l'autre basé sur l'analyse de caractères craniométriques.

1.9.1 DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE INTRAPOPULATIONNELLE

Ce premier volet traite des changements dans la composition génétique à l'intérieur des populations insulaires par l'étude des variations de la diversité intrapopulationnelle. Les analyses contenues dans ces premiers chapitres reposent uniquement sur les comparaisons des individus provenant d'une même population, visant à évaluer l'hétérogénéité (diversité) génétique et morphologique retrouvée séparément dans chacune d'entre elles. Ensuite, les fluctuations de l'hétérogénéité génétique et morphologique ont été corrélées à plusieurs variables explicatives liées à l'isolement des populations. L'hypothèse principale est que la diversité génétique intrapopulationnelle diminue avec l'isolement des îles, défini comme la distance aquatique les séparant de la berge.

1.9.2 DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE INTERPOPULATIONNELLE

Le second volet complète le premier et s'applique uniquement aux relations entre les populations, faisant abstraction de la variabilité intrapopulationnelle. Le point focal de ce volet réside dans l'explication des divergences génétiques et morphologiques entre les différentes populations insulaires et riveraines. Ces différences sont ensuite corrélées à plusieurs facteurs modulant les interactions entre les populations, notamment la présence de barrières aquatiques limitant la dispersion des souris sylvestres. Trois modèles d'isolement par distances sont également comparés. L'hypothèse principale est que la différenciation génétique des populations corrélée à la distance aquatique minimale entre deux îles. Une seconde hypothèse, découlant de la précédente, stipule que les rives du lac agissent comme pont terrestre entre les îles.

CHAPITRE 2

THE GENETIC HETEROGENEITY OF DEER MOUSE POPULATIONS (*PEROMYSCUS MANICULATUS*) IN AN INSULAR LANDSCAPE

Cet article est publié sous la référence:

Landry PA, Lapointe FJ (1999) The genetic heterogeneity of deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*) in an insular landscape. *Researches on Population Ecology* **41**: 263-268.

2.1 Résumés

2.1.1 ENGLISH ABSTRACT

A survey of the genetic variability in deer mouse populations was performed using specimens collected from six different islands on a lake covering approximately 50 km². Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) was used to measure the extent of the genetic differences in this insular system. An analysis of molecular variance (AMOVA) revealed that populations are clearly separated at this microgeographic scale ($F_{ST} = 0.13863$, $p < 0.001$). The homogeneity of molecular variance test (HOMOVA) indicated that within-population levels vary greatly ($B_p = 0.76831$, $p < 0.001$). The within-population molecular variance was found to be positively correlated with the accessibility of the islands, computed as the inverse of the geographic distance separating an island from the lake shore ($r = 0.916$, $p < 0.003$).

2.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS

Un relevé de la variabilité génétique de populations de souris sylvestres a été effectué à partir de spécimens provenant de six îles d'un lac couvrant une superficie approximative de 50 km². L'étendue de variation des différences génétiques a été évaluée par comparaisons de polymorphisme de fragments d'ADN amplifiés à partir d'amorces choisies aléatoirement (RAPD: Random Amplified Polymorphic DNA). Une analyse de variance moléculaire (AMOVA) a révélé que les populations sont clairement différenciées, malgré l'échelle géographique réduite de l'étude ($F_{ST} = 0.13863$, $p < 0.001$). Un test d'homogénéité de la variance moléculaire intrapopulationnelle (HOMOVA) a indiqué que les niveaux de celle-ci varient significativement entre populations ($B_p = 0.76831$, $p < 0.001$). La variance moléculaire intrapopulationnelle insulaire est positivement corrélée à l'accessibilité des îles, correspondant à l'inverse de la distance géographique séparant une île de la rive du lac la plus proche ($r = 0.916$, $p < 0.003$).

2.2 Introduction

In population genetics and phylogeographic studies, the detection of genetic differences among individuals is crucial to address the differentiation of populations. Methodological developments in molecular biology have provided an array of tools to investigate the genetic structure at various spatial scales; DNA sequencing of a particular region of the genome, Random amplified Polymorphic DNA (RAPD) and microsatellite DNA markers are among the more recent and more popular techniques used by molecular ecologists (Hillis *et al.* 1996; Jarne & Lagoda 1996; Mitton 1994). However, the choice of an appropriate method for a particular study depends on the geographic scale of the research-area, the type of organisms involved, their relatedness, and prior knowledge about their genomes. For instance, microsatellites and DNA sequencing investigations rely on specific primers requiring time-consuming design and trials unless the sequences are already published (Bowditch *et al.* 1993). In the case of studies conducted at microgeographic scales (*i.e.*, when low levels of differentiation are expected), the detection of significant genetic differences among populations becomes a sampling problem across the whole genome, which in turn may greatly reduce the power of some molecular techniques. Whereas DNA sequencing surveys an infinitesimal fraction of the genomic DNA, microsatellites are limited to just a few loci. The chances of finding genetic differences among individuals are thus reduced to the point that the conclusions of a study will be dependent upon the loci or sequences analyzed (Caccone *et al.* 1997).

Despite its drawbacks (see Hedrick 1992), RAPD (Welsh & McClelland 1990; Williams *et al.* 1990) presents interesting properties for a quick survey of the genetic variability among populations. It is a powerful method for genetic mapping as it is sensitive enough to detect small amounts of variation by sampling the whole genome, nuclear as well as mitochondrial. The highly polymorphic nature of RAPD markers makes it ideal for intraspecific studies, and even for comparisons across closely related species (Hadrys *et al.* 1992; Bowditch *et al.* 1993 and references therein). As opposed to other molecular techniques, numerous RAPD markers can be generated at relatively low cost, without any prior knowledge of the genome of the specimens under study. All these considerations

promote RAPD as a tool of choice for the investigation of genetic variations at a microgeographic scale.

Few studies (*e.g.* Haig *et al.* 1994, 1996; Kimberling *et al.* 1996; Caccone *et al.* 1997; Kim *et al.* 1998) have successfully used RAPD to analyze the genetic structure of vertebrate populations. In this paper, we have assessed within-population genetic variation among deer mice (*Peromyscus maniculatus*) sampled from six insular populations on Lake Duparquet, Québec (Fig. 2.1). This lake covers approximately 50 km², and all of the populations selected were separated by less than 10 km. Discontinuities among these populations are expected to occur via differentiation processes, which are even more likely to operate when some populations are isolated from the others (Mayr 1963, 1970). In the case of an insular system, the water barrier separating the islands is suspected to severely affect migration rates and the gene flow among the populations. A restricted gene flow could speed up the genetic drift and inbreeding, which will reduce the within-population variability and induce population differentiation (Slatkin 1985, 1987). Rodent populations living in fragmented habitats are known to display very poor genetic variability, indeed (Gaines *et al.* 1997). All these considerations imply that the more isolated populations should exhibit lower levels of within-population variability.

This pilot study aims at quantifying the genetic variability of an extremely fragmented system of insular populations. Our main objectives were 1) to verify that insular populations could be discriminated at this geographic scale; 2) to test whether within-population variability differed among populations and 3) to determine the factors affecting this genetic variability.

2.3 Materials and methods

2.3.1 SAMPLING SITE

Lake Duparquet is located at the southern edge of the Canadian boreal forest (Rowe 1972). It covers approximately 50 km², and has more than 150 islands of various sizes. Several mammal species inhabit these islands (*Peromyscus maniculatus*, *Clethrionomys gapperi*, *Sorex cinereus*, *Tamiasciurus hudsonicus*, *Tamias striatus*), some of which are

only found on the larger ones. Deer mouse (*P. maniculatus*) populations were present on 12 of the 14 islands that we visited, and can be found on almost every island (W. L. Vickery, pers. comm.). Sampling was carried out in the summer of 1995, and the six islands selected in the present study were chosen to cover a wide range of geographical distances (see Fig. 2.1). Specimens were captured with Havahart live traps baited with chunky peanut butter. Traps (30 to 35) were placed along a transect (approximately 300 m) from the lakeshore to the centre of each island. Liver tissue was collected, cut and soaked in 95% ethanol for conservation. Eight specimens per island were considered for the genetic analysis, for a total of 48 individuals.

2.3.2 MOLECULAR ANALYSIS

Total genomic DNA was extracted from the fixed liver tissue of each specimen. The tissue was first grounded in liquid nitrogen, mixed with 500 μ l of extraction buffer (50 mM Tris; 1mM EDTA, pH 7.5; 100 mM NaCl), 25 μ l of 20% SDS, and 25 μ l of 10 mg/ml Proteinase K solution, and was incubated at 55 °C for 2 hours. The samples were then treated twice with PCI (phenol, chloroform and isoamyl alcohol in a ratio of 25:24:1), and twice with CI (24:1). RAPD amplification reactions of 25 μ l were carried out in PCR thin-walled tubes containing 30 ng of template DNA, 1X reaction buffer (Pharmacia), 2.5 mM MgCl₂, 0.1 mM of each dNTP, 0.2 μ M of 10-mer primer and 0.625 U of *Taq* polymerase (Pharmacia), with a thin layer of oil to seal the reaction. The temperature regime was based on Bielawski *et al.* (1995), *i.e.*, 30 s at 94 °C, 30 s at 45 °C and 2 min at 72 °C, for 30 cycles, with the fastest transition possible between each phase; a high annealing temperature was selected to maximize reproducibility (Haig *et al.* 1994, 1996; Gallego & Martinez 1997). Following amplification, the DNA fragments were separated on 1.5% agarose gels and stained with ethidium bromide.

More than forty 10-mer primers (Biotechnology Laboratory, University of British Columbia) were tested for the purpose of the experiments. Among those, three were selected (Table 2-I) because they generated many clear bands. These bands were only scored for presence (regardless to intensity) or absence (no band visible), since intensity of a band does not necessarily reflects the degree of homology between the primers and annealing sites

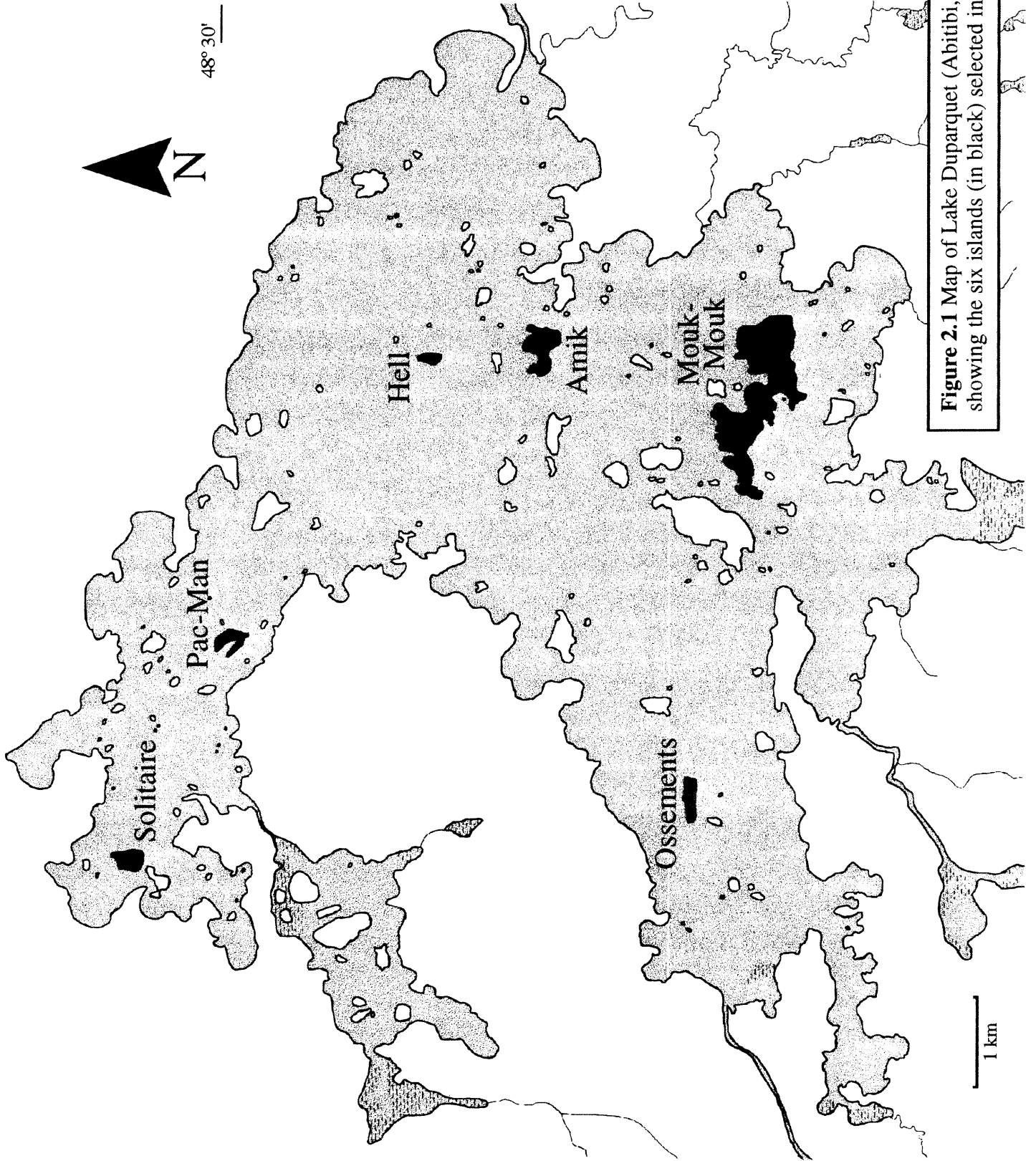


Figure 2.1 Map of Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the six islands (in black) selected in this study.

(Demeke *et al.* 1992; Pillay & Kenny 1995). Only polymorphic and reproducible markers were considered for further analyses.

Table 2-I. Primer sequences and total numbers of markers amplified.

Primer #	Sequence (5'-3')	Number of polymorphic markers generated
241	GCC CGA CGC G	12
262	CGC CCC CAG T	17
281	GAG AGT GGA A	16

2.3.3 STATISTICAL ANALYSIS

The RAPD data were converted to pairwise distances (D) between individuals using the Nei & Li (1979) coefficient:

$$D = 1 - \left(\frac{2N_{AB}}{N_{AB} + N_A + N_B} \right) \quad (1)$$

where N_A and N_B are the numbers of bands in individuals A and B respectively, and N_{AB} is the number of shared bands. This coefficient was chosen because it does not count the double absence of specific marker as a similarity, and was shown to provide consistent estimates of genetic distance in simulation studies (Landry & Lapointe 1996)

To test whether populations could be discriminated, we computed an analysis of molecular variance (AMOVA) as implemented in Arlequin (version 1.1: Schneider *et al.* 1997). This method aims at partitioning the amount of genetic variation within and among the insular populations, and assessing their significance with a permutational approach (Excoffier *et al.* 1992). However, this procedure will only be valid if the distances are Euclidean; that is not the case with the Nei-Li coefficient (Gower & Legendre 1986). To overcome this problem, the original distance matrix D was transformed into a corrected matrix D' that meets the Euclidean criterion:

$$D'_{ij} = \sqrt{D_{ij}^2 + 2c}, \quad (2)$$

where c is the absolute value of the largest negative eigenvalue of a Principal Coordinate Analysis (Legendre & Legendre 1998; computations were made in DistPCoA, available at <ftp://ftp.umontreal.ca/pub/casgrain/labo/distpcoa/>). The fixation index (F_{st}) was also computed from these transformed distances to assess the population genetic structure.

In order to investigate the effects of ecological and geographical factors on within-population variability, we compared the fraction of the molecular variance (*i.e.* the within-population molecular variance) associated with the different populations. Following Excoffier *et al.* (1992) and Stewart & Excoffier (1996), molecular heterogeneity of a population can be inferred from a distance matrix by computing the sum of the squared distances among all individuals of that population:

$$SSD(WP_i) = \sum_{k=1}^{n_i-1} \sum_{l=k+1}^{n_i} d_{(k,l)}^2, \quad (3)$$

where $d_{(k,l)}^2$ is the squared distance between a pair of individuals k and l from the i -th population. Hence, we computed an index of Genetic Heterogeneity (GH) as follows:

$$GH_i = \frac{SSD(WP_i)}{n_i}, \quad (4)$$

where n_i is the number of individuals sampled in the i -th population. Homogeneity of within-population molecular variance was then tested using the HOMOVA procedure implemented in the AMOVA software (see Stewart & Excoffier 1996). Ln-transformed GH was used in linear regression tests to linearize this index.

2.4 Results and discussion

Under good laboratory conditions, RAPD can be used to amplify a large number of bands to discriminate closely-related specimens. In the present case, the selected primers generated at least twelve markers (see Table 2-I), and produced 45 polymorphic bands. In accordance with other studies showing very high levels of DNA polymorphism in

Peromyscus maniculatus (Avise *et al.* 1979; Gill 1980; Lansman *et al.* 1983), the 48 individuals sampled were extremely variable, with genetic distances ranging from 0.0909 to 0.7857.

Table 2-II. Genetic variability among and within populations (F_{st}) and Bartlett's Heteroscedasticity Index (B_p); all tests based on 999 permutations.

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance component	Percentage of variation
Among populations	5	2.460	0.03439	13.68
Within populations	42	9.111	0.21693	86.32
Total	47	11.571	0.25131	100.00

$$F_{st} = 0.13683, p < 0.001$$

$$B_p = 0.76831, p < 0.001$$

The data set was submitted to an analysis of molecular variance to assess the presence of a genetic structure by comparing the within and among-population fractions of variance. Table 2-II presents the fixation index (F_{st}) of the six populations investigated. In this case, among-population variance sums up to 13.7% and indicates that groups could be clearly discriminated. On the other hand, the within-population variance accounts for the major part of the total molecular variance. As confirmed by the molecular variance heteroscedasticity index (B_p) computed in HOMOVA, important differences in within-population variance were detected among the six insular populations. Thus, genetic heterogeneity (GH) is highly variable between insular populations and is strongly correlated with the accessibility of insular populations (Fig. 2.2). This variable alone explains 84% of the genetic heterogeneity. On the other hand, the island area and population size (see details in Table 2-III) are not significantly related to GH (results not shown).

Table 2-III. Geographical and ecological variables pertaining to the six islands and populations included in this study.

Island	Distance from the shore (km)	Island area (ha)	population size (captures / 100 traps*night)
Ossements	0.54	5.7	41.38
Pac-Man	0.30	4.7	25.00
Amik	0.20	13.0	35.56
Solitaire	0.34	6.7	9.38
Mouk-Mouk	0.26	78.2	17.19
Hell	1.20	2.6	31.48

Several factors can be responsible for the observed variations. For one, genetic differentiation is likely to occur via genetic drift and local adaptive selection, whereas gene flow hampers differentiation processes by reducing the fixation of alleles in populations (Slatkin 1985, 1987). Isolated populations should therefore experience a quick decrease of genetic heterogeneity, unless dispersing individuals from adjacent populations can maintain the amount of genetic variability [the “rescue effect”; Brown & Koderick-Brown (1977)]. The effects of genetic drift depend on the effective population size, which is usually related to the number of individuals in a given population. One would also expect population size to be a determinant factor in the genetic heterogeneity. However, our results indicate that *GH* is not related to population size ($r = 0.073$, $p > 0.05$). Given that the population density can increase with island remoteness (Adler *et al.* 1986), more distant insular populations could support higher numbers of individuals without necessarily raising the genetic heterogeneity. Our data, however, do not support a significant relationship between population size and remoteness.

In this naturally fragmented system, deer mice moving from one island to another must cross the water barriers, and the dispersion rate among the various islands will be function of the species vagility. *Peromyscus* species are known to be relatively good swimmers (Sheppe 1965) and are considered to be rather good dispersers (Stickel 1968;

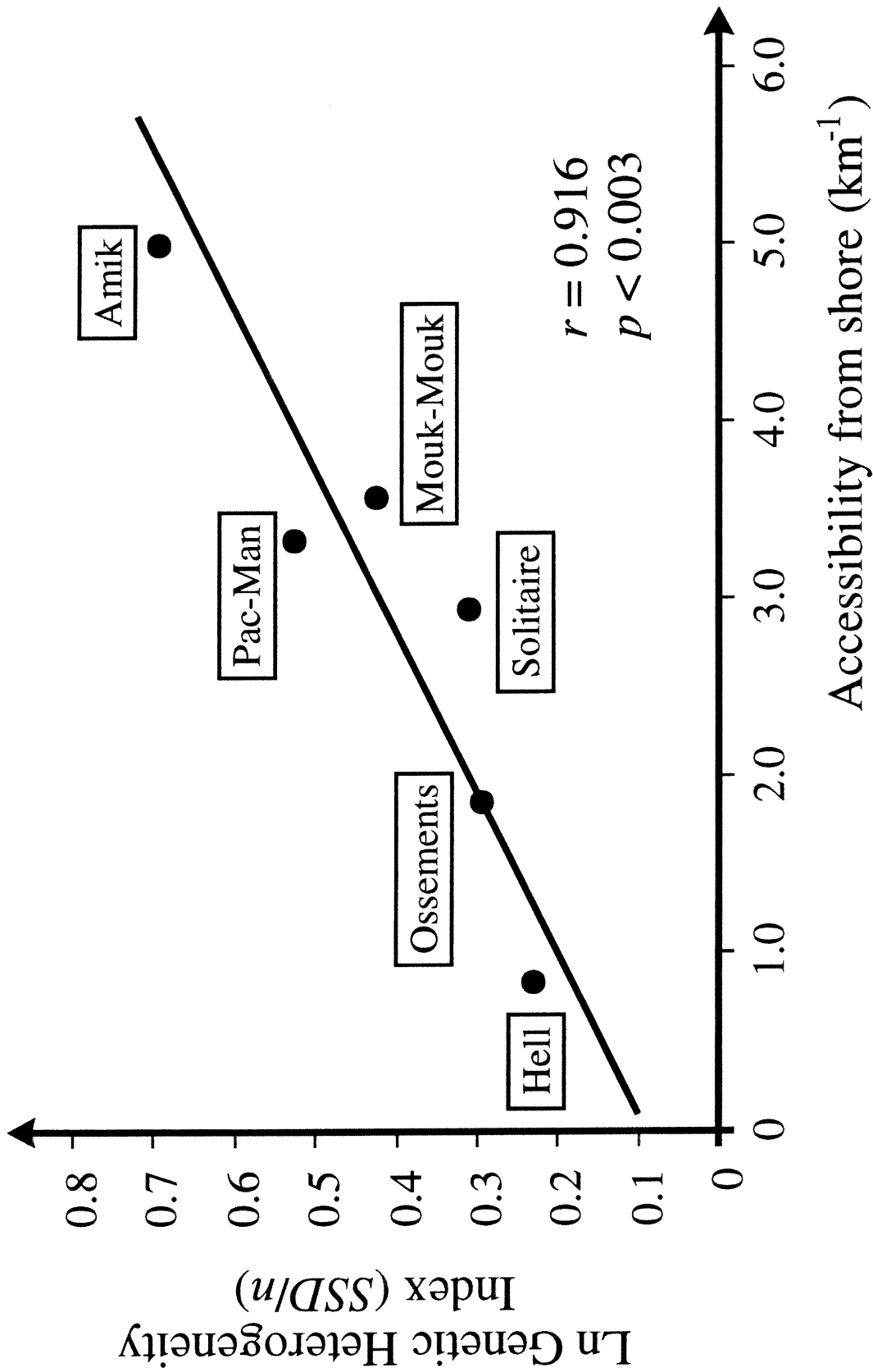


Figure 2.2 Relationship between the ln-transformed Genetic Heterogeneity index (GH) and the accessibility of each island from the mainland, estimated as the inverse of the aquatic distance separating each island from the closest shore.

Sullivan 1977; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988). Since the mice are active all winter long, dispersal can also occur while the lake is frozen, although migrations are limited at this time othe year (Fairbairn 1977, 1978; Wolff & Durr 1986). In fact, there may be very few individuals dispersing from one island to another on Lake Duparquet.

Many studies have demonstrated that insular or confined rodent populations exhibit higher densities and have fewer dispersers (the "fence effect" or island syndrome: see review by Adler & Levins 1994). Moreover, ethological studies have shown a reduction in the number of aggressions between insular males, also reducing the dispersal pressure (Halpin & Sullivan 1978; Gliwicz, 1980). These studies support the hypothesis of a strong selection against dispersion in isolated populations. Indeed, high mortality rates associated with either dispersion in hostile habitat or the crossing of barriers will reduce the fitness of dispersers (Halpin & Sullivan 1978; Tamarin 1978). Other studies have emphasized the limiting effects of insularization on rodents dispersal (Lidicker 1975; Redfield 1976; Tamarin 1977; Fairbairn 1978; Gaines & McClenaghan 1980; Ashley & Wills 1987). In a fragmented habitat, the proportion of deer mice moving from one patch to another was shown to decrease as fragmentation increases, presumably because of the high energetic costs associated with the dispersal over longer distances (Diffendorfer *et al.* 1995). The dispersal rate in hostile habitat shall thus decrease as a function of the length of the barrier to cross.

On Lake Duparquet, dispersers from island populations are very likely to be rare in comparison with dispersers from continuous mainland populations. Most of the gene flow should be carried by mainland dispersers. In this case, the distance from the shore is seemingly the most important factor affecting within-population genetic heterogeneity, as more accessible islands should receive more individuals. The addition of dispersing individuals from mainland populations could also hamper the effects of genetic drift by renewing the gene pool (Hedrick *et al.* 1976; Gaines & McClenaghan 1980). When the water barrier separating populations increases, the addition of dispersing mice is likely to decrease, however. In such cases, remote populations should be increasingly affected by genetic drift, as they will experience a reduced gene flow. Distant islands are also expected to exhibit a reduced genetic diversity, as shown by our results.

The conclusions of this study may have a practical impact on the conservation strategies of populations occupying fragmented or insular landscapes, especially with respect to their genetic diversity. We have suggested that isolated populations can persist because of increasing population density; they may nonetheless become depauperate of genetic diversity. This is even more likely when the populations are living in an insularized habitat with limited gene flow. In these particular situations, optimal conservation designs should take into account the dispersing capacities of each species involved, as well as other ecoethological factors.

2.5 Acknowledgements

This work was supported by a National Sciences and Engineering Research Council (NSERC) scholarship to P.-A. Landry and by the grant OGP0155251 to F.-J. Lapointe. The authors wish to thank Julie Lambert, Sophie Roy and two anonymous reviewers for constructive comments on earlier versions of the manuscript.

CHAPITRE 3

WITHIN-POPULATION CRANIOMETRIC VARIABILITY OF INSULAR DEER MOUSE POPULATIONS (*PEROMYSCUS MANICULATUS*) ELUCIDATED BY LANDSCAPE CONFIGURATION

Cet article est présentement soumis:

Landry PA, Lapointe FJ (2000) Within-population craniometric variability of insular deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*) elucidated by landscape configuration. Submitted to *Oikos*, MS #10748, April 26th.

3.1 Résumés

3.1.1 ENGLISH ABSTRACT

We have assessed the within-population genetic variability of twelve insular populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on a small lake using craniometric characters. The within-population craniometric variance (*CVar*) was computed from pairwise distances among all specimens. Fluctuations in *CVar* measures were then compared to landscape variables with a linear regression approach. Our results show that the abundance of a competitive species (boreal redback vole, *Clethrionomys gapperi*) reduces the *CVar* of the sympatric deer mouse population ($r = -0.527$, $p < 0.0370$). Island remoteness ($r = -0.251$, $p < 0.2200$) and the geometry of the bank opposite to each island ($r = -0.459$, $p < 0.0672$) were marginally correlated with *CVar*, but a linear combination of these two variables to form a composite isolation index represented the major factor explaining the observed *CVar* ($r = -0.648$, $p < 0.0111$), where *Cvar* decreases with the increase of isolation. Using a multiple regression model, 76.30% of the *CVar* was explained by a combination of this isolation index and the competition abundance. This suggests that taking into account landscape barriers in addition to the dispersal behavior of small mammals might provide sounder ecological variables than geographical distances alone for predicting within-population genetic variability in a network of habitat patches.

3.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS

Nous avons mesuré la variabilité génétique intrapopulationnelle de douze populations insulaires de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) dans un petit système lacustre, à l'aide de mesures craniométriques. La variance craniométrique intrapopulationnelle (*CVar*) a été évaluée à partir de distances calculées entre paires d'individus. Les variations dans les mesures de *CVar* ont été comparées à différentes variables décrivant le paysage, en utilisant une approche de régression linéaire. Nos résultats montrent que l'abondance d'une espèce compétitrice (le campagnol à dos roux de Gapper, *Clethrionomys gapperi*) est associée à une réduction de la *CVar* ($r = -0.527$, $p < 0.0370$). Tandis que l'éloignement de la berge du lac ($r = -0.251$, $p < 0.2200$) et la géométrie de la rive vis-à-vis chaque île ($r = -0.459$, $p < 0.0672$) ne sont que marginalement corrélées à la *CVar*, la combinaison linéaire de ces

deux descripteurs (index d'isolement) constitue un facteur déterminant dans l'explication des fluctuations de *CVar* observées ($r = -0.648$, $p < 0.0111$). Ce résultat suggère que *CVar* est réduit avec l'augmentation de l'isolement. L'utilisation d'un modèle de régression multiple révèle que l'indice d'isolement et l'abondance de compétiteurs considérés simultanément expliquent 76.30% de la variation de *CVar*. Ce résultat suggère que la prise en compte de barrières physiques à la dispersion, additionnée aux facteurs comportementaux liés à la dispersion des petits mammifères, peuvent permettre de définir des variables écologiques plus significatives que des descripteurs sursimplifiés (comme la distance géographique) dans la prédiction de la variabilité génétique intrapopulationnelle de populations occupant un réseau de secteurs habitables.

3.2 Introduction

Isolated populations living on islands provide a great opportunity to inquire the effects of geographical factors, spatial structure and ecological processes on population interactions in a metapopulation context (see Hanski 1998). Islands determine the boundaries of discrete populations for which several variables can be defined, and many studies of small mammal populations have relied on insular biotas to elucidate population dynamics (Lomolino 1984; Hanski 1986; Peltonen & Hanski 1991), dispersal (Adler & Wilson 1985; Hanski *et al.* 1991) as well as genetic differentiation (Berry & Jakobson 1975; Berry *et al.* 1978; Hanski & Kuitunen 1986). The latter studies have relied on the analysis of fluctuations in morphometrical measures to assess the genetic variations in different insular populations, morphological characters being dependent upon genetic expression. Such complex characters are believed to contain relatively large amounts of genetic information, screening an appreciable proportion of the genome (Berry & Jakobson 1975); this characteristic proved to be most suitable for studies conducted at microgeographic scales (*i.e.*, where low levels of differentiation are expected).

In isolated habitat patches, the amount of within-population genetic variability is expected to balance between genetic drift, directional selection and gene flow (Slatkin 1985, 1987). Individuals living in small and isolated populations face an increasing probability of mating with a close relative (inbreeding), reducing the overall population gene pool (Lande 1988). The maintenance of genetic variability therefore depends heavily on the number of incoming dispersers becoming part of the breeding population and carrying different alleles (Allendorf 1983). In a network of habitat patches, the movement of individuals from one population to another will be crucial for the preservation of genetic variability. These individual movements will in turn be shaped by landscape configuration; therefore, more isolated populations (*i.e.* where immigration is most unlikely) shall exhibit smaller amounts of within-population genetic variability due to reduced gene flow.

In this paper, we have assessed the within-population genetic variability of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) sampled from insular and mainland populations. Morphological characters (*i.e.* cranial measurements) were used to compute the craniometric variance (*CVar*) of each population, which is a good estimator of the overall genetic variability (see

Berry & Jakobson 1975; Atchley *et al.* 1981). The differences in *CVar* among populations were used to determine which landscape factors were involved in the maintenance of the genetic variability within populations, and to what extent. In a previous study of the same insular network based on RAPD markers, we have shown that increasingly remote populations experience a decline in within-population genetic variability (Landry & Lapointe 1999). The objectives of the present paper were to 1) quantify and compare the genetic variability of isolated populations using morphometrical characters; 2) verify whether an insularity effect could be detected at this small scale and 3) determine ecological and other landscape-related factors modifying the within-population craniometric variability.

3.3 Materials and methods

3.3.1 SAMPLING SITE

Lake Duparquet is located at the southern edge of the Canadian boreal forest (Rowe 1972). It covers approximately 50 km², and has more than 150 islands of various sizes (Fig. 3.1). All of the selected populations were separated by less than 10 km. Fourteen islands and nine mainland sites were sampled in August of 1995 and 1998. All sampling sites were located in mixed coniferous forests, consisting mainly of fir (*Abies balsamea*), spruce (*Picea glauca*), pines (*Pinus* spp.) and some birches (*Betula* spp.). Most of the islands on Lake Duparquet are small (< 8ha) and were expected to support reduced populations. Havahart live traps baited with chunky peanut butter were set up along a transect approximately 300m long at each sampling site (30 to 35 traps). Traps were activated during three or four nights on islands, and up to ten nights on the mainland. Deer mice were captured, euthanazied with ether and dissected in the field and preserved in 95% alcohol.

3.3.2 CRANIOMETRIC MEASURES

Skinned heads were boiled for 30 minutes and soft tissues were removed before immersing the skulls in a 2% peroxide solution for 24h. Incomplete or broken skulls were discarded. Males and females were pooled, due to the lack of sexual dimorphism in *P. maniculatus* (Koh & Peterson 1983). The age was determined on the basis of tooth wear using five classes (juvenile, sub-adult, young adult, middle-aged adult and old-adult)

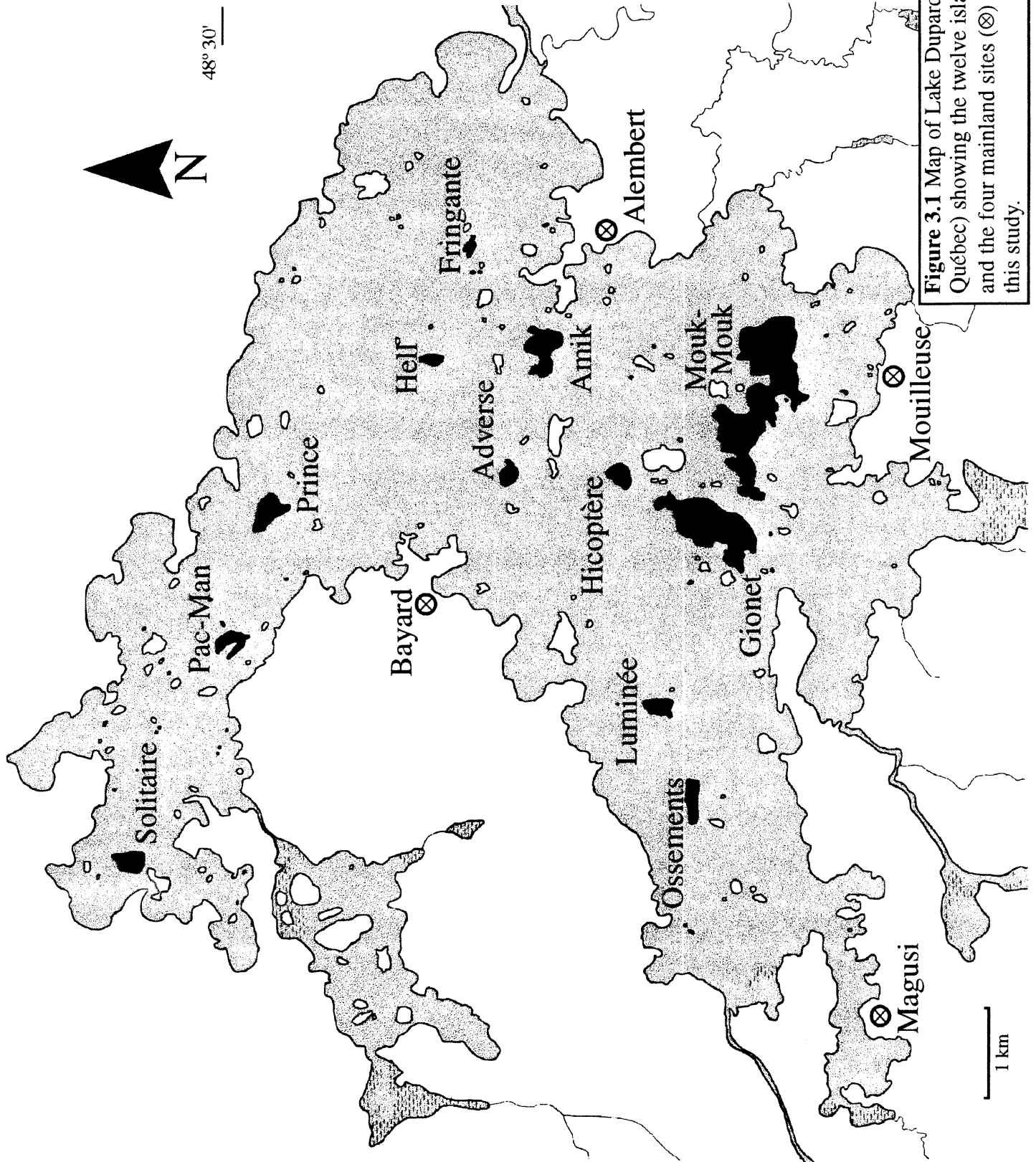


Figure 3.1 Map of Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the twelve islands (in black) and the four mainland sites (⊗) analyzed in this study.

following the classification from Koh & Peterson (1983). Juveniles and sub-adults were removed because of significant differences in growth rate related to age (Koh & Peterson 1983). Thus, a total of 138 individuals were considered for the analyses. Seventeen craniometric measures were gathered for each specimen (see Appendix 1 for a detailed description). All measures were repeated three times on different days by the same person to avoid interindividual variability among measurers (Palmeirim 1998).

3.3.3 STATISTICAL ANALYSIS

With metric traits, it is important to separate size and shape components to assess population differentiation, because phenotypic traits are not free from allometric growth (Jolicoeur 1963). To control for such size differences, each morphometric character must be corrected accordingly. To do so, a principal component analysis (PCA) was applied to the \log_e -transformed morphometric variables. The first Eigenvalue was thus assumed to represent a combination of morphometric variables correlated to a general size component and was thus removed from the data set. The sixteen remaining “corrected for size” coordinates were used for comparing populations (see Le Boulengé *et al.* 1996), and the general size component (PC1) was taken as an index of individual body size (see below).

3.3.3.1 *Body size comparisons*

Body size is positively related to age in mammals. Further analyses of size variations among populations and individuals required a measure of size independent from the age of the specimens. To remove the effect of age on size, a linear regression of the general size component (PC1) was computed on age class. The residuals are hereafter referred to as “size corrected for age” and reflect the amount of individual growth. In order to assess the influence of insularization, individual size was compared to various ecological and landscape variables using a simple linear regression; all relationships were tested by permutation using *Permute!* 3.4 (Legendre *et al.* 1994; program available from <http://www.fas.umontreal.ca/Biol/legendre/>).

3.3.3.2 Within-population variability

Craniometric differences among individuals were measured as Euclidean distances d between all pairs of specimens, using the sixteen size free coordinates:

$$d_{(x_1, x_2)} = \sqrt{\sum_{j=1}^{16} (y_{(x_1, j)} - y_{(x_2, j)})^2} \quad (1)$$

where x_1 and x_2 are two different specimens, and y represent the principal coordinates from the ordination of cranial measurements (see previous section). Within-population variability (WP) was inferred from these distances by totalling the sum of squared distances (SSD) among all individuals from population i (Landry & Lapointe 1999):

$$SSD(WP_i) = \sum_{k=1}^{n_i-1} \sum_{l=k+1}^{n_i} d_{(k, l)}^2 \quad (2)$$

where $d_{(k, l)}^2$ is the squared Euclidean distance between specimens k and l from the i -th population. Hence, we defined an index of Craniometric Variance ($CVar$) as follows:

$$CVar_i = \frac{SSD(WP_i)}{n_i (n_i - 1)} \quad (3)$$

where n_i is the number of individuals sampled from the i -th population. This formula is analogous to that used for ANOVA-based studies involving distance data (see Legendre & Legendre 1998).

Six landscape or ecological variables (Table 3-I) were defined and their relative effects on $\ln CVar$ was assessed using a linear regression model tested with permutations. In a second step, we performed a multiple regression test with a stepwise elimination procedure (p -to-enter = 0.05; p -to-remove = 0.05: see Legendre *et al.* 1994) to determine the best combination of variables. The probabilities associated with the regression coefficients were also calculated and tested with permutations (all computations performed in Permute! 3.4 with 9999 permutations).

Table 3-I. Description of the six ecological and landscape variables investigated in this study.

Variable name	Description
<i>Remoteness</i>	Distance separating each island from the closest shore.
<i>Population abundance</i>	Number of captured individuals/100 traps*night (Redfield 1976; Lomolino 1984) .
<i>Mainland geometry</i>	Shape of the shoreline at the closest distance from the island (Taylor 1987; see Fig. 3.2). This variable was shown to influence the movement of small mammals from the mainland to nearby islands (Hanski & Peltonen 1988).
<i>Competitor abundance</i>	Number of <i>C. gapperi</i> captured on each island.
<i>Island area</i>	Total island area.
<i>Isolation index</i>	Linear combination of remoteness and mainland geometry. Namely, an island situated close to a peninsula will be considered less isolated than one located far from a straight-line shore.

3.4 Results

Peromyscus maniculatus represents the only species captured at most trapping locations and was thus selected for this study. Several other mammal species, including *Blarina brevicauda*, *Clethrionomys gapperi*, *Sorex cinereus*, *Tamiasciurus hudsonicus* and *Tamias striatus* were caught at mainland sites, but fewer species were captured on the 14 islands [e.g. *C. gapperi* (9), *T. hudsonicus* (2), and *S. cinereus* (1)]. Population densities of deer mice were tremendously high on islands, where they could reach up to 40 captures per 100 traps. However, these numbers were reduced on the mainland (from 1.64 to 3.75 individuals per 100 traps). Consequently, only four of the nine mainland sites provided enough individuals for statistical analyses (*i.e.* $n \geq 5$) and were included in this study, in addition to the twelve islands where deer mice were captured.

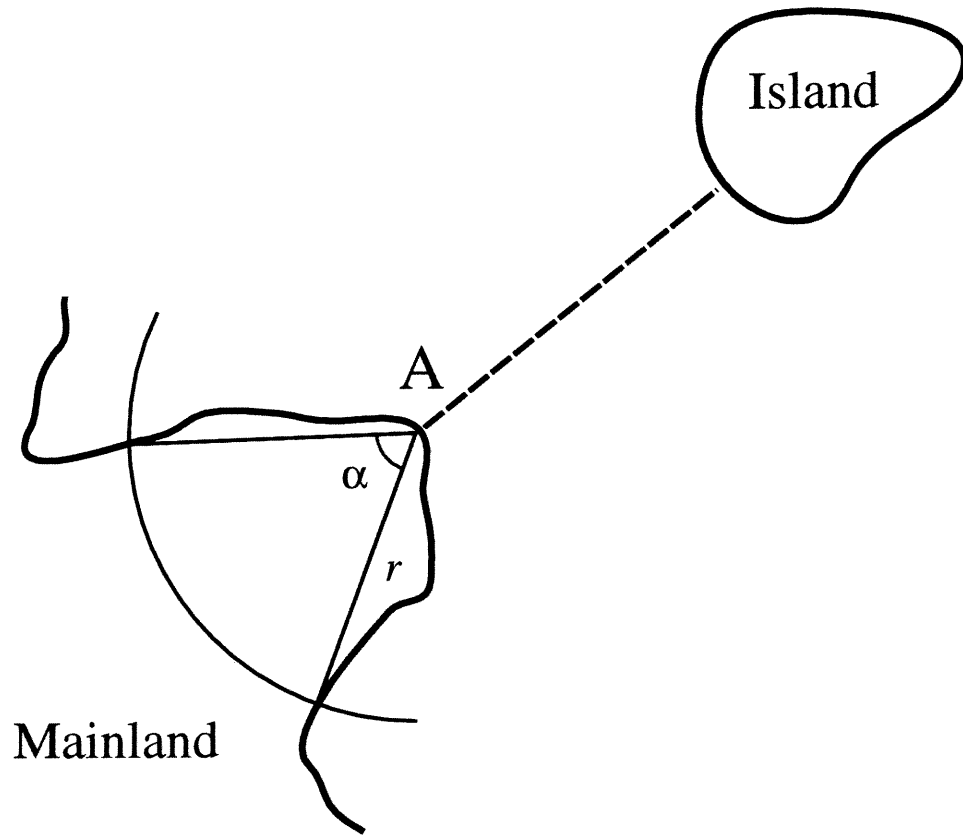


Figure 3.2 Computation of the mainland geometry (Taylor 1987). The parameter α describes the shore configuration near the island, and is obtained with a circle of radius r drawn around point A, located at the shortest distance separating the island from the shore. Small values of α characterize peninsulas whereas large values define straight-line shores. A radius of $r = 200$ m was chosen, following Hanski and Peltonen (1988) because it represents a reasonable value for deer mice (Stickel 1968).

3.4.1 EFFECTS OF INSULARITY ON POPULATION VARIABILITY

3.4.1.1 Mainland vs. island

In this insular system, it appears that mainland and insular populations are not strictly comparable because (i) most of the landscape variables (*i.e.* remoteness, area, mainland geometry, and isolation) could not be calculated for mainland sites (see Table 3-II), (ii) ecological variables (*i.e.* population abundance and competitor abundance) were not of comparable range on the mainland and (iii) the population dynamics and demography of *P. maniculatus* are known to be extremely affected by confinement on islands and enclosures (see Gliwicz 1980), which could in turn bias the mainland-island. Analyses of the influence of insularity on population variability were thus restricted to the insular populations.

3.4.1.2 Population density and body size

Most of the selected islands are located at less than 800m from the shore. To verify whether an island effect (Krebs *et al.* 1969) could be detected at this microscale, we examined two variables: population density and size corrected for age. For one, population densities were significantly higher on islands than on the mainland ($t = 3.49$, $p < 0.005$ with 999 permutations), but population density was found not to be significantly correlated to any of the landscape variables tested (Table 3-III). Secondly, numerous studies have shown that insular individuals are usually larger than the mainland ones (Lomolino 1984; Adler & Levins 1994). To verify this hypothesis, skull size was used as an estimator of individual body size. Our data do not support stated prediction, with islanders being slightly smaller on average than mainlanders ($t = -1.17$, $p < 0.250$ with 9999 permutations). In spite of this result, it is worth repeating that mainland and island populations are not strictly comparable, as other factors potentially altering body size clearly differ between islands and mainland sites (e.g. population density). When insular populations were considered separately, a significant positive relationship was observed between remoteness and the size corrected for age (Fig. 3.3). This result supports the hypothesis that individuals inhabiting distant islands are larger than those living on islands closer to the mainland.

Table 3-II. Ecological and geographical variables included in this study.

Islands	Sample size	ln (CVar)	Area (ha)	Remoteness (km)	Population abundance ¹	Competitor abundance ²	Mainland geometry	Isolation (km*deg)
Adverse	7	2.810	4.4	0.72	6.30	1	79°	56.9
Amik	11	2.944	13.0	0.20	35.6	1	60°	12.0
Fringant	11	3.041	2.6	0.55	12.2	0	65°	35.8
Gionet	10	2.729	40.9	0.48	26.7	0	75°	36.0
Hicoptère	10	2.841	5.2	0.78	28.3	2	34°	26.5
Hell	10	2.635	2.6	1.20	31.5	3	61°	73.2
Prince	8	2.444	9.8	0.61	15.0	13	165°	39.7
Luminée	10	2.627	5.2	0.77	20.7	0	107°	82.4
Mouk-Mouk	9	2.766	78.2	0.26	17.2	0	150°	39.0
Ossements	11	2.451	5.7	0.54	41.4	0	164°	88.6
Pac-Man	11	2.598	4.7	0.30	25.0	10	162°	48.6
Solitaire	9	2.886	6.7	0.34	9.40	1	90°	30.6
Mainland sites								
Alembert	5	2.692	---	0	3.13	1	---	---
Bayard	5	2.908	---	0	3.75	0	---	---
Magusi	5	2.789	---	0	1.64	6	---	---
Mouilleuse	6	2.754	---	0	3.57	1	---	---

¹: Population abundance is stated in number of individuals per 100 traps*night.

²: Competitor abundance is the absolute number of specimens captured.

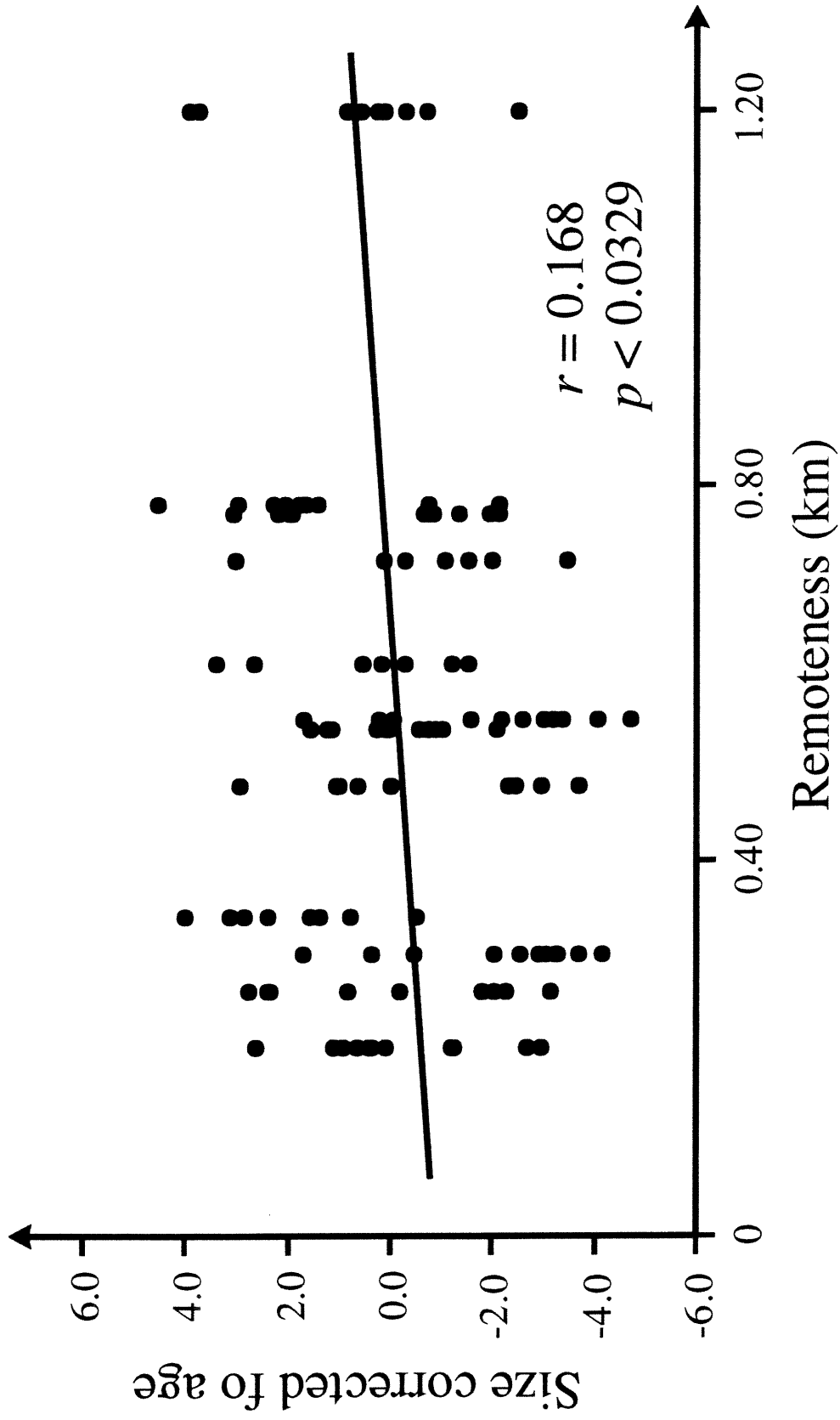


Figure 3.3 Relationship between individual body size and island remoteness, tested with 9999 permutations.

Table 3-III. Linear correlation results of the different variables with population density. All tests based on 9999 permutations.

Variable	<i>r</i>	<i>p</i>
Island area	-0.060	0.4395
Competitor abundance	-0.093	0.3934
Remoteness	0.066	0.4132
Mainland geometry	0.156	0.3072
Isolation index	0.217	0.2405

3.4.2 WITHIN-POPULATION CRANIOMETRIC VARIABILITY

Overall craniometric variances values ranged from 11.522 to 20.930 mm². These results were found to be roughly correlated to those previously computed with RAPD markers ($r = 0.499$, $p < 0.15$; see Landry & Lapointe 1999). To verify whether the same landscape variables would influence craniometric and RAPD data, we compared the *CVar* of each population with respect to the different variables evaluating the isolation of each island. Average within-population variability was found not to be different between insular and mainland populations ($t = 0.556$, $p < 0.576$). However, when islands were analyzed separately from mainland populations, we obtained a negative relationship between *Cvar* and remoteness (Table 3-IV). Among the single landscape variables tested, our results revealed that mainland geometry was also strongly correlated with the within-population *CVar*. Interestingly, the combination of remoteness and mainland geometry to form a composite isolation index provided the strongest predictor of *CVar* among populations (Table 3-IV).

The second most important variable was competitor abundance (*C. gapperi*). Voles were only captured on seven of the twelve islands included in the analyses, and in very low densities (usually less than three specimens). On three of those seven islands (Amik, Adverse and Solitaire), only one specimen was captured (this could either be indicative of a very small breeding population or represent a disperser in transit). Only two islands (Pac-Man and Prince) undoubtedly supported viable populations of voles; on those islands, at least ten

specimens were captured. Curiously, deer mice populations on these two islands were among the morphologically more homogeneous. If one assumes that the number of captured voles is proportional to the size of the resident population, there exists a significant relationship between *CVar* and the number of competitors on a given island (Table 3-IV; see also Fig. 3.4). However, given that most islands did not support substantial populations of voles, and that our main goals were focused on quantifying the effects of landscape variables, we controlled for the effect of competition using a linear regression of *CVar* on competitor abundance. The resulting residuals were again compared to landscape variables. In that case, island isolation was found to be the strongest predictor, explaining two thirds of the variations observed in residual *CVar* ($R^2 = 0.666$: see Fig. 3.5). When the complete set of variables was submitted to a multiple regression analysis, a combination of two variables (competitor abundance and isolation index) explained 76.30% of the fluctuations of *CVar* (Table 3-V).

Table 3-IV. Linear correlation results of the different variables with Craniometric Variance (*CVar*), tested with 9999 permutations; bold-face type indicate the significance at $\alpha = 0.05$

Variable	<i>r</i>	<i>P</i>
Island area	0.051	0.4528
Population abundance	-0.332	0.1452
Competitor abundance	-0.527	0.0370
Remoteness	-0.251	0.2200
Mainland geometry	-0.459	0.0672
Isolation index	-0.648	0.0111

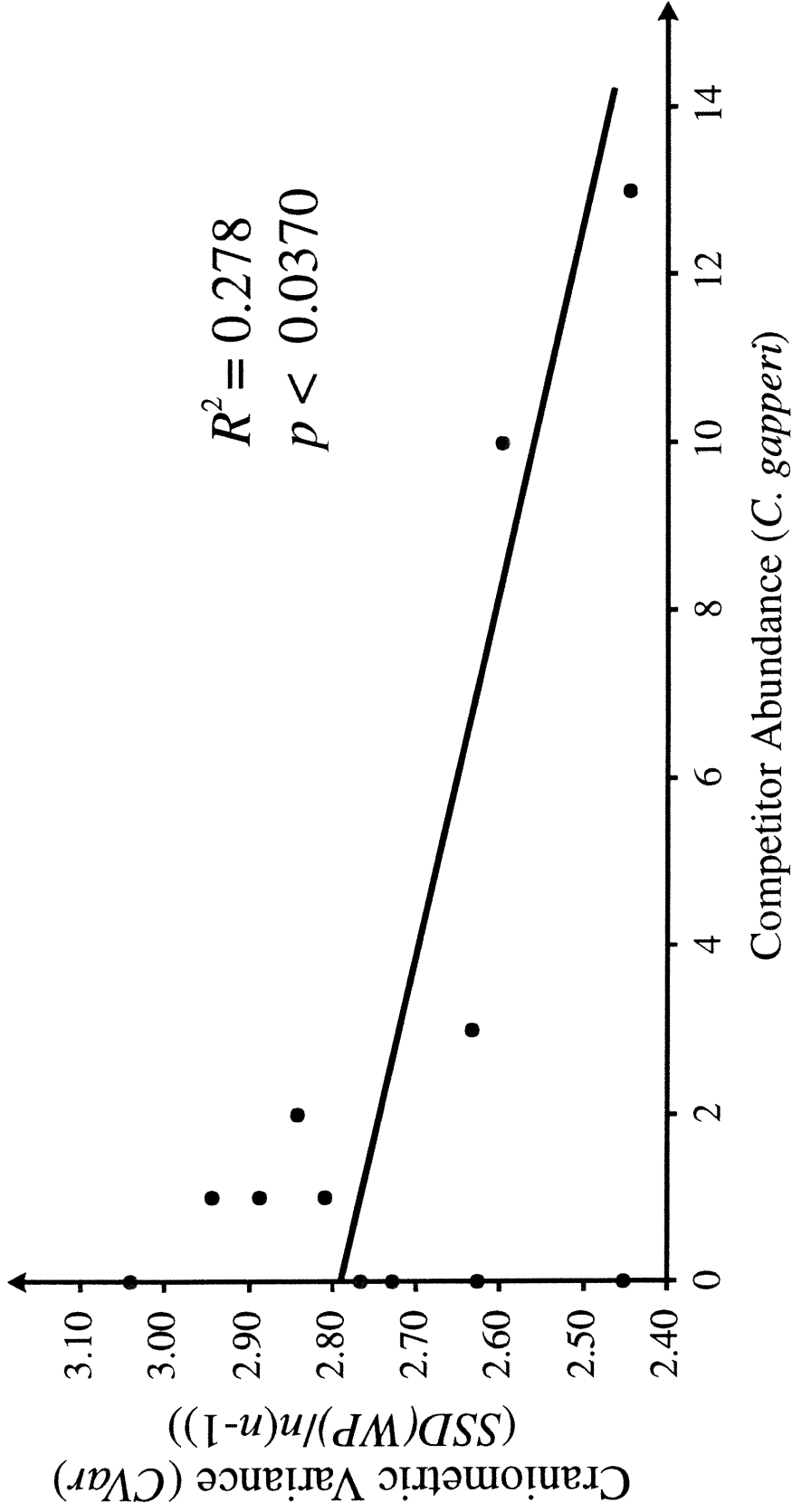


Figure 3.4 Relationship between CranioMetric Variance (CVar) and the Competitor abundance (number of boreal redback voles) on each island, tested with 9999 permutations.

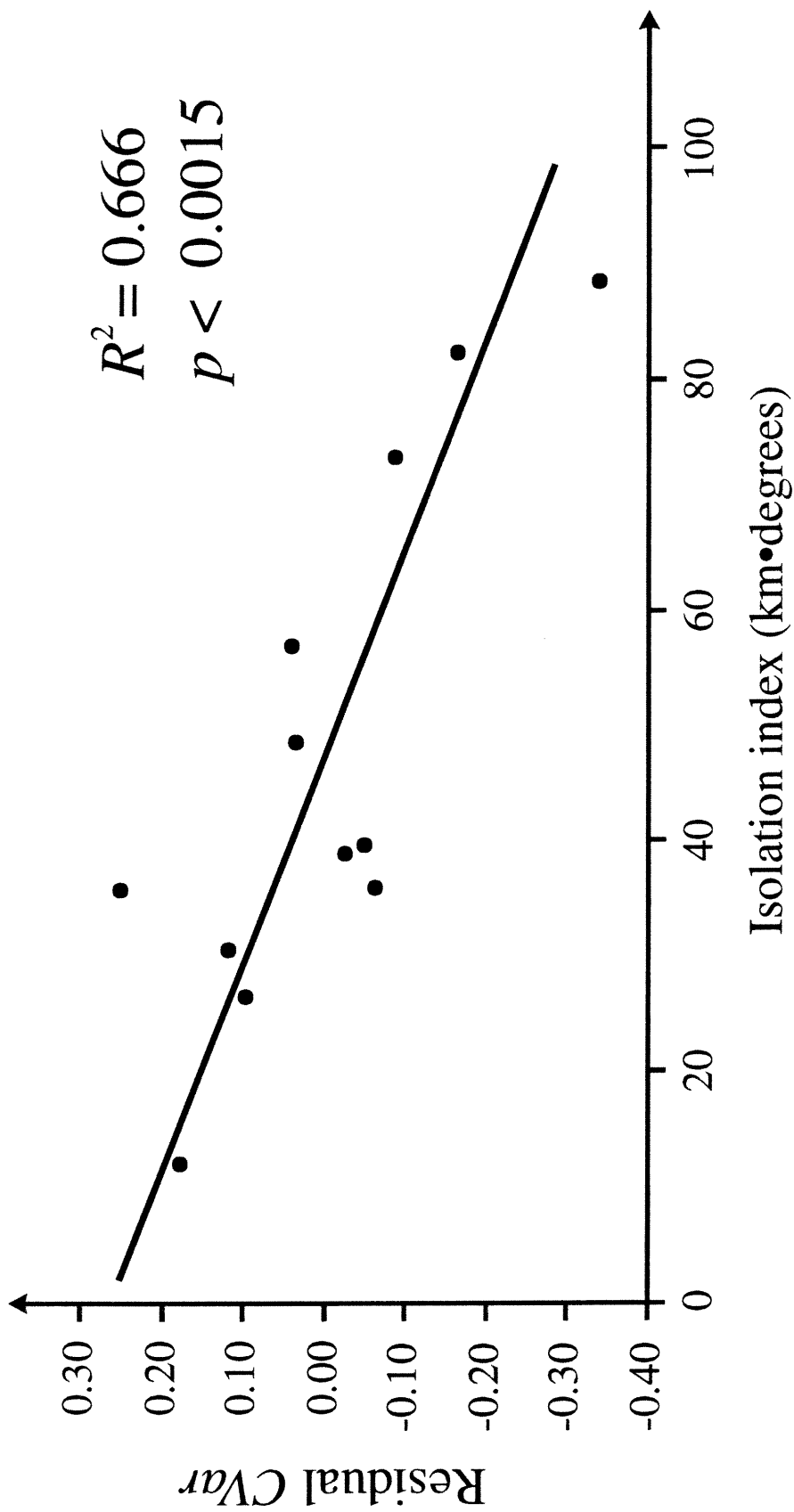


Figure 3.5 Relationship between the residual Craniometric Variance (*CVar*) corrected for competitor abundance and isolation index, tested with 9999 permutations.

Table 3-V. Multiple regression on craniometric variance; all variables were tested using a stepwise inclusion algorithm. All tests based on 9999 permutations.

Variable	β coefficient	p
Competitor abundance	-0.588	0.0032
Isolation index	-0.699	0.0015
	$R^2 = 0.763$	0.0019

3.5 Discussion

3.5.1 POPULATION DENSITY

Countless studies have demonstrated that insular or confined rodent populations exhibit higher densities than free populations (the “fence effect” or island syndrome: see review by Adler & Levins 1994). Studies on artificial islands, created by fenced enclosures, have shown higher rodent densities than those observed for unenclosed populations (Krebs *et al.* 1969). However, larger islands were found to be less affected by this syndrome, which was shown to increase as a function of the remoteness of an island (Adler *et al.* 1986). Such increases in population density were attributed to the lack of a dispersal sink (Lidicker 1975). The present study seems to support these conclusions (*i.e.* islands were more densely populated than the mainland). Still, differences in population densities among islands could not be correlated with any single landscape variables. Given the small geographical scale of this study, the selected variables had limited ranges, which might explain the lack of significant relationship between population density and landscape. In any case, the inflation of population densities does not appear to depend solely upon the variables examined.

The changing demographic parameters characterizing insular populations can explain the modifications of individual condition. Indeed, specimens collected from isolated populations are known to be generally larger (Foster 1964; Adler & Levins 1994). This either could result from a delayed sexual maturity in dense populations or from a reduction of the reproductive output (Levins & Adler 1993). Another possible explanation is that larger animals make better colonizers because of their higher swimming rate as well as

increased resistance to hypothermia and starvation (Hanski 1986; Hanski *et al.* 1991). Thus, there might exist a selective pressure for larger immigrants on remote islands (Lomolino 1984), leading to populations of larger animals given the high heritability of the body size character (Atchley *et al.* 1981). Contrary to these hypothesis, our data suggest that mainland deer mice tend to be larger than insular ones. However, mainland individuals were also much disseminated, and a larger body size may be confounded with larger amounts of resources and a reduction in intraspecific competition as well as in the number of agonistic behaviours (Halpin & Sullivan 1978). For these reasons, mainland specimens were not considered for body size analyses. When islands were analyzed separately, our results indicate that mice living on more distant islands tend to be larger than those inhabiting islands closer to the mainland. This implies that increases in body size are detectable, even at this microgeographic scale. Whether this is the outcome of population dynamics, interactions via dispersal, or genetic changes, however, remains to be determined.

3.5.2 GENETIC VARIABILITY

We have used *CVar* as an indicator of the genetic variability of populations. However, morphometric traits might be controlled by multiple genes, and one should not necessarily expect a direct correspondence between genotype and phenotype (Berry & Jakobson 1975; Atchley *et al.* 1981). Still, within-population variances obtained from our morphometric data were consistent with those computed from molecular markers. Moreover, morphometric data show that population variability tends to decrease as a function of distance from the shore, which is in agreement with results previously obtained with the molecular data (see Landry & Lapointe 1999).

Several factors could explain the reduction in genetic variability in isolated populations. For one, genetic differentiation is likely to occur via genetic drift (Mayr 1963; Slatkin 1985). Many papers have shown that isolated populations exhibit lower variability (Berry *et al.* 1978; Hanski & Kuitunen 1986), invoking other factors that influence the drift processes (such as effective population size). In our study, our results indicate no correlation between *CVar* and population density. Given that the population density in insular populations of rodents can be influenced by island remoteness (Adler *et al.* 1986), the more

distant islands could support higher numbers of individuals without necessarily increasing the genetic variability. One should note, however, that our results demonstrate no relationship between remoteness and population density, and that many other factors (such as habitat quality) can affect population density. On the other hand, a reduction in variability can occur via directional selection (Erich & Raven 1969; Slatkin 1985), but quantifying the effects of this process is very difficult, especially at microscales. On Lake Duparquet, the majority of islands have a uniform forest cover, although there are inevitably some unnoticeable minor habitat differences. Only a small fraction of the islands seemed to support populations of a sympatric competing species (redback voles in this study), which could alter deer mice population dynamics. Indeed, enclosure studies have shown that redback voles exclude deer mice from selected habitats (Schulte-Hostedde & Brooks 1997). These habitat restrictions could have important repercussions on population genetics and morphology via local adaptive processes. Whether or not voles and mice share conflictual niches is not known on our study area; however, it is worth mentioning that important vole populations were found on the only two islands where deer mice were not captured on Lake Duparquet.

Landscape configuration could also alter the selection processes operating in isolated populations. Some authors have suggested that a selective pressure against dispersal in insular populations surrounded by hostile habitat would promote a sedentary behavior (Sullivan 1977; Tamarin 1977, 1978). Such pressure would further decrease the genetic variability when combined with genetic drift (Slatkin 1985). Therefore, one would expect that the rate of gene flow affects the swiftness of such reduction (*i.e.* the more remote and isolated islands would be more affected by this type of selection). Other work on Lake Duparquet has demonstrated a clear differentiation between insular and mainland deer mouse populations with regard to RAPD profiles, and that amounts of differentiation are a function of island remoteness (see chapter 4). In the present study, we cannot evaluate to what extent RAPD markers or craniometric data are affected by selection, nor quantify the decrease resulting from such directional pressures. Few studies have shown that RAPD profiles can reflect local adaptation of populations to different environmental conditions (Caccone *et al.* 1997; Huff *et al.* 1998). Still, the potential effect of a pressure against

dispersal emphasizes the importance of island isolation on the decline of within-population genetic variability.

The balancing evolutionary force involved in population differentiation is gene flow, thought to hamper differentiation processes by reducing the fixation of alleles (Slatkin 1985). Therefore, isolated populations are expected to experience a quick decline of genetic heterogeneity, unless dispersing individuals from adjacent populations can help maintaining the gene pool [the “rescue effect”; Brown & Koderick-Brown 1977; see also Gaines & McClenaghan 1980]. In the case of island biotas, most dispersers are known to come from mainland populations (MacArthur & Wilson 1963; Lomolino 1984; Taylor 1987; Hanski & Peltonen 1988; Hanski *et al.* 1991). This rescue effect is more likely to occur on islands that are more accessible to immigrants from the mainland. Immigration rate will depend on the aquatic distance separating an island from the mainland, the intrinsic ability of a given species to cross water barriers, as well as their inclination to do so. Field studies have demonstrated that movements of small mammals in a fragmented habitat decrease with an increase in the number and length of barriers to cross (Diffendorfer *et al.* 1995). Mice of the genus *Peromyscus* are known to be relatively good swimmers (Sheppe 1965) and are also considered to be rather good dispersers (Stickel 1968; Sullivan 1977; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988). Other mammal genera, including *Sorex*, *Microtus* and *Clethrionomys*, are also known to be able to disperse well over water barriers (Lomolino 1984; Adler & Wilson 1985; Peltonen & Hanski 1991). Moreover, deer mice are active all winter long when dispersal is possible while the lake is frozen, although migrations are limited at this time of the year (Fairbairn 1977, 1978; Wolff & Durr 1986). All these considerations stress the potential influence of landscape variables, capable of altering the individual dispersal ability, and ultimately the fluctuations of within-population variability. Indeed, most tested variables have an effect on the number of dispersers moving from mainland populations to insular ones. The aquatic distance separating an island from the mainland (remoteness) measures the length of the water barrier inhibiting dispersal, as it influences the number of dispersers able to reach a given island. Mainland geometry, however, alters the number of dispersers departing from the mainland. For example, Hanski & Peltonen (1988) have shown that there are more migrating shrews on islands off peninsulas than on others located off

straight-line shores. This result was imputable to the dispersal behavior of the species, as animals tend to avoid entering water, and are likeliest to do so when they reach a steep turn in the shoreline (Hanski *et al.* 1991). Mainland geometry and remoteness complement each other so that their combination (isolation index) provides a better predictor of the *CVar* in insular populations, and thus of the presumed gene flow from the mainland.

Empirical work aims to understand very complex natural processes and asks for straightforward hypotheses. It is often assumed that isolation is a simple variable, expressed generally as the linear distance separating an island from the mainland. This conceptual oversimplification makes little sense when studying insular biotas on lakes, where islands abound and sources of colonization are multiple (see Taylor 1987). Incorporating behavioural and ecological characteristics then becomes crucial in order to successfully explain the small mammal dynamics and population differentiation, as we have shown for the influence of mainland geometry on dispersal. We suggest that the addition of complex variables in regressions, as opposed to simple variables, could increase the predictive power of our models. Such complex variables can be obtained by combining simple complementary variables into more ecologically meaningful ones. Understanding the influence of spatial components of landscape structure is mandatory to address the problems of habitat fragmentation and habitat loss, as well as to determine their impacts on the genetic variability of a species.

3.6 Acknowledgements

The authors are grateful to D. Dubé, C. Savage and A. Bolduc for help during fieldwork; to A.-M. Lemay for bibliographical assistance, and to P. Legendre for useful discussion. Constructive comments on earlier versions of the manuscript from J. Lambert were also greatly appreciated. This work was supported by a NSERC and FCAR scholarships to P.-A. Landry, and a NSERC grant to F.-J. Lapointe.

3.7 Appendix 1

Description of the cranial measures taken on each specimen (from Koh & Peterson 1983).

1. Greatest length of the skull, from the anterior margin of the nasal bone to the posteriorly projecting edge of the occiput.
2. Condylbasal length, from the anterior edge of the alveolus of the upper incisor to the posterior margin of occipitalcondyles.
3. Length of the nasal bone, between interior and posterior edges of the nasal bone.
4. Width of the brain case, the maximum width between the posterior margins of the zygomatic arches.
5. Height of the brain case, from the alveolus of the upper third molar to the suture of the frontal and parietal bones.
6. Width between infraorbital canals, between the external foramina of each infraorbital canal.
7. Length of rostrum, from the anterior edge of orbit to the anterior margin of the alveolus of the first incisor.
8. Interorbital constriction, the minimum width across the frontal bones.
9. Width across upper third molars, the distance between buccal margins of alveoli.
10. Width across upper first molars, the distance between buccal margins of alveoli.
11. Length of incisive foramen, between anterior and posterior margins of the incisive foramen.
12. Length of the interparietal bone, between anterior and posterior margins.
13. Bullae – brain case height, from the most ventral projection of the tympanic bullae to the most dorsal projection of the parietal.
14. Greatest length of the mandible, measured from the anterior edge of crown of lower incisor to the posterior margin of the condyloid process.
15. Length of the ramus, from the anterior margin of the posterior projection of mandible to the anterior margin of the alveolus of the first lower molar.

- 16.Length of dentar tooth row, between the anterior margin of alveolus of the first molar to the posterior margin of the alveolus of the third upper molar.
- 17.Length of mandibular tooth row, between the anterior margin of alveolus of the first molar to the posterior margin of the alveolus of the third lower molar.

CHAPITRE 4

LANDSCAPE-DEPENDENT MOLECULAR VARIANCE AND THE GENETIC RELATIONSHIPS AMONG INSULAR POPULATIONS OF DEER MICE (*PEROMYSCUS MANICULATUS*)

Cet article est présentement soumis:

Landry PA, Lapointe FJ (2000) Landscape-dependent molecular variance and the genetic relationships among insular populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Submitted to *Biological Journal of the Linnean Society*, MS #2410, June 18th.

4.1 Résumés

4.1.1 ENGLISH ABSTRACT

In this paper, we have assessed the power of the RAPD technique to detect low levels of population differentiation at a microgeographic scale. To do so, we sampled six insular and four mainland populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) from Lake Duparquet (Québec) to assess their genetic differentiation. Multivariate methods based on distance data were used to depict the relationships among populations. Analyses of Molecular Variance (AMOVA) revealed a significant fraction of among-population variance ($F_{st} = 0.226$, $p < 0.0001$), indicating that the ten populations can be clearly discriminated, despite the small size of the study area (50 km²). Two major separations were statistically confirmed by the data. First, mainland and island populations formed distinct clusters, with intergroup variation estimated at 6.3% ($p < 0.0071$). In parallel, populations along both sides of the lake also formed statistically distinct groups ($F_{ct} = 0.026$, $p < 0.0312$). Linearized pairwise F_{st} values were used to visualize the relationships among the ten populations, using a splitsgraph. Regression tests of the pairwise F_{st} matrix with ecological and landscape variables revealed that the single most important factor shaping the genetic similarities of insular populations is the Shortest AQUatic distance (SAQ, the shortest length of water body along a presumed dispersal path separating pairs of population: $r = 0.621$, $p < 0.0001$). Differences in island remoteness also influenced population differentiation significantly ($r = 0.434$, $p < 0.0327$). When SAQ, remoteness and population status (mainland or island) were considered simultaneously in a multiple regression model, 53.4% of the pairwise F_{st} matrix was explained. We suggest that ecological barriers to dispersal (*i.e.* related to the dispersal capacity of the species) provide the best predictors of gene flow and relationships among populations. Also, an isolation-by-distance model accounting for landscape features can be applied to explain the genetic differentiation of deer mice inhabiting such an insular system.

4.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS

Cet article témoigne de la capacité des marqueurs RAPD de détecter de faibles niveaux de différenciation génétique, et ce à une échelle microgéographique (50 km²). Six

populations insulaires et quatre populations continentales de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) du lac Duparquet (Québec) ont été échantillonnées afin de déterminer leur différenciation génétique. Des méthodes d'analyse multivariées appliquées à des données sous forme de distances ont été utilisées pour visualiser les relations entre les populations. Des analyses de variance moléculaire (AMOVA) ont révélé une importante proportion de variance interpopulationnelle ($F_{st} = 0.226$, $p < 0.0001$), indiquant que les dix populations sont fortement différenciées malgré l'échelle géographique réduite. Deux grandes divisions parmi les populations ont pu être identifiées: les populations insulaires vs continentales, dont la différence s'établit à 6.3% ($p < 0.0071$), de même que les populations localisées de part et d'autre de la ligne imaginaire séparant le lac du nord-est au sud-ouest ($F_{ct} = 0.026$, $p < 0.0312$). Les relations entre populations ont été calculées à partir des mesures linéarisées de F_{st} entre paires de populations, et visualisées par décomposition spectrale. Des tests de régression linéaires appliqués à des matrices de distances ont été effectués, comparant les valeurs de F_{st} à différents descripteurs écologiques ou reliés au paysage. Le facteur le plus important façonnant les distances génétiques dans ce système est la distance aquatique minimale (SAQ: $r = 0.621$, $p < 0.0001$) séparant les paires de populations (*i.e.* la plus petite mesure de distance à traverser au-dessus des plans d'eau pour se déplacer d'une population à une autre). Les différences d'éloignement par rapport à la rive ont aussi montré une influence significative ($r = 0.434$, $p < 0.0327$). Un modèle de régression multiple incluant la SAQ, l'éloignement et le statut populationnel (continentale ou insulaire) décrit 53.4% de la différenciation génétique observée. Les barrières écologiques à la dispersion (*i.e.* tenant compte de la capacité de dispersion des espèces) constituent de meilleurs prédicateurs du flux génique entre populations. De plus, un raffinement du modèle d'isolement par distances, tenant compte des caractéristiques du paysage, est plus approprié pour expliquer les différences génétiques interpopulationnelles observées dans ce système insulaire.

4.2 Introduction

Evolutionary biologists have always been interested in the processes involved in population differentiation and speciation (Ehrlich & Raven 1969; Barton & Charlesworth 1984; Carson & Templeton 1984). The effects of genetic drift and natural selection have long been identified as important factors enhancing genetic differentiation whereas gene flow represents a constraint for population differentiation (see review in Slatkin 1985). Mathematical models (Wright 1943; Kimura & Weiss 1964; Carson 1968; Templeton 1980) and simulation studies (Rohlf & Schnell 1971; Charlesworth & Smith 1982; Lacy & Lindenmayer 1995) have stated the importance of the balance between homogenization and differentiation forces, but often without empirical data. However, it is the development of molecular ecology that provided powerful tools to investigate population differentiation at various spatial scales: allozymes (Baker *et al.* 1990; Baker 1992), RFLP (Jaarola & Tegelström 1996; Wilson *et al.* 1996), microsatellites (Pope *et al.* 1996; Tessier & Bernatchez 1999), RAPD (Haig *et al.* 1994; Haig *et al.* 1996; Kimberling *et al.* 1996; Nusser *et al.* 1996) and DNA sequencing (Estoup *et al.* 1996; Sullivan *et al.* 1997) to cite a few examples of this increasingly abundant literature. In spite of all the methodological and molecular developments, the factors determining population differentiation are not fully understood yet. The environment is ever changing and the relative importance of various causal factors is also context-dependent (Gaines & McClenaghan 1980). For instance, gene flow among populations is greatly affected by the distribution of these populations in space and by the effect of other evolutionary forces (Slatkin 1987). Moreover, the different ecological factors affecting gene flow (e.g., reproduction, migration, colonization and extinction rates, etc.) can in turn be explained by a series of spatial variables (e.g., isolation, distribution of populations, physical barriers; Grant 1985). Indeed, many species are known to display geographic structures resulting from habitat discontinuity and limited dispersal capacity (Gaines & McClenaghan 1980; McCauley 1991; Le Bouléné *et al.* 1996). Habitat fragmentation might also modify the populations dynamics and affect the population genetics (Hanski 1998). Rodent populations inhabiting islands are known to exhibit low dispersal rates (emigration as well as immigration), which may induce a decrease in gene flow among populations (Lidicker 1975; Redfield 1976; Gaines & McClenaghan 1980; Loxterman *et al.*

1998). Finally, the relative effects of spatial variables on population differentiation may depend on the geographical scale, the level of fragmentation and the species under study. In fact, the number of individuals moving between patches of habitable area was shown to decrease as fragmentation increases in small mammals species (Diffendorfer *et al.* 1995).

In studies involving rodents, the importance of landscape is magnified because population dynamics are known to be strongly affected by isolation. Research has demonstrated the effects of confinement on the behavior of individuals living in fragmented landscapes, in comparison to those inhabiting a continuous habitat (see review in Adler & Levins 1994). Isolated populations exhibit differences in morphological traits (Foster 1964), an increased abundance and density (Krebs *et al.* 1969; Tamarin 1977; Gliwicz 1980) as well as lower dispersal rates (Fairbairn 1977, 1978; Halpin & Sullivan 1978; Tamarin 1978; Adler & Levins 1994). The individuals from such populations are also known to display a reduction in aggressivity and territoriality (Sadleir 1965; Healey 1967; Sullivan 1977). In addition, numerous pieces of evidence indicate that dispersal behavior may be partially controlled by genetic factors as it represents a heritable character (Gaines & McClenaghan 1980), which could in turn thus affect population genetics.

To test the effects of landscape configuration on population differentiation, we have sampled insular and mainland populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in an insular landscape. Our objectives were to (i) establish the genetic relationships among the populations under study, and (ii) assess the relative effects of various ecological and landscape variables (e.g. water barriers, population density, etc.) to determine their influence on differentiation processes operating in this naturally fragmented habitat. To do so, we have selected populations living in islands located at different distances from mainland and compared them with populations inhabiting the mainland. Random Amplified Polymorphic DNA was used to quantify the levels of genetic differentiation of such populations.

4.3 Materials and methods

4.3.1 SAMPLING SITES

Lake Duparquet is located at the southern edge of the Canadian boreal forest (Rowe 1972). It covers approximately 50 km², and has more than 150 islands of various sizes (Fig.

4.1). All sampling sites were located in mixed coniferous forests, consisting mainly of fir (*Abies balsamea*), spruce (*Picea glauca*), pines (*Pinus* spp.) and birches (*Betula* spp.). Various rodents (*Peromyscus maniculatus*, *Clethrionomys gapperi*, *Tamiasciurus hudsonicus*, *Tamias striatus*) and insectivores (*Sorex cinereus*) inhabit these islands, some of which are only found on the larger ones. Deer mice (*Peromyscus maniculatus*) populations sampled in August from ten sites (six islands in 1995 and four mainland populations in 1998) were selected in order to cover a wide range of geographical distances (from 1.27 to 9.27 km). Genetic analyses were conducted on 72 specimens, representing from five to eight individuals per population (see Table 4-I).

4.3.2 TISSUE COLLECTION AND MOLECULAR ANALYSES

Animals were captured with Havahart live traps baited with chunky peanut butter. The traps (30 to 35) were placed along a roughly linear transect (approximately 300 m long) from the lakeshore to the center of each island. Liver tissue was collected from each specimen and soaked immediately in 95% ethanol to prevent DNA degradation. DNA was extracted from the fixed liver tissue, according to standard protocols (Hillis *et al.* 1990). We used Randomly Amplified Polymorphic DNA (RAPD: Welsh & McClelland 1991; Williams *et al.* 1991) to quantify the genetic variation within and among the populations. Amplification reactions of 25 μ l were carried out in PCR thin-walled tubes containing 25 ng of template DNA, 1X reaction buffer (Pharmacia), 2.5 mM MgCl₂, 0.1 mM of each dNTP, 0.2 μ M of 10-mer primer and 0.625 U of Taq polymerase (Pharmacia). The temperature regime was based on Bielawski *et al.* (1995), *i.e.*, 30 s at 94°C, 30 s at 45°C and 2 min at 72°C, for 45 cycles, with the fastest transition possible between each phase; a high annealing temperature was selected to maximize reproducibility (Haig *et al.* 1994, 1996; Gallego & Martinez 1997). Following amplification, the DNA fragments were separated on 1.5% agarose gels and stained with ethidium bromide. These electrophoresis gels were photographed on a UV transilluminator using Polaroid 51 high contrast films. Lambda-EcoRI-Hind III DNA (Promega) was used as molecular marker to estimate fragment size.

More than forty 10-mer primers (University of British Columbia, Biotechnology Laboratory) were tested for the purpose of this study. Among those, only three were

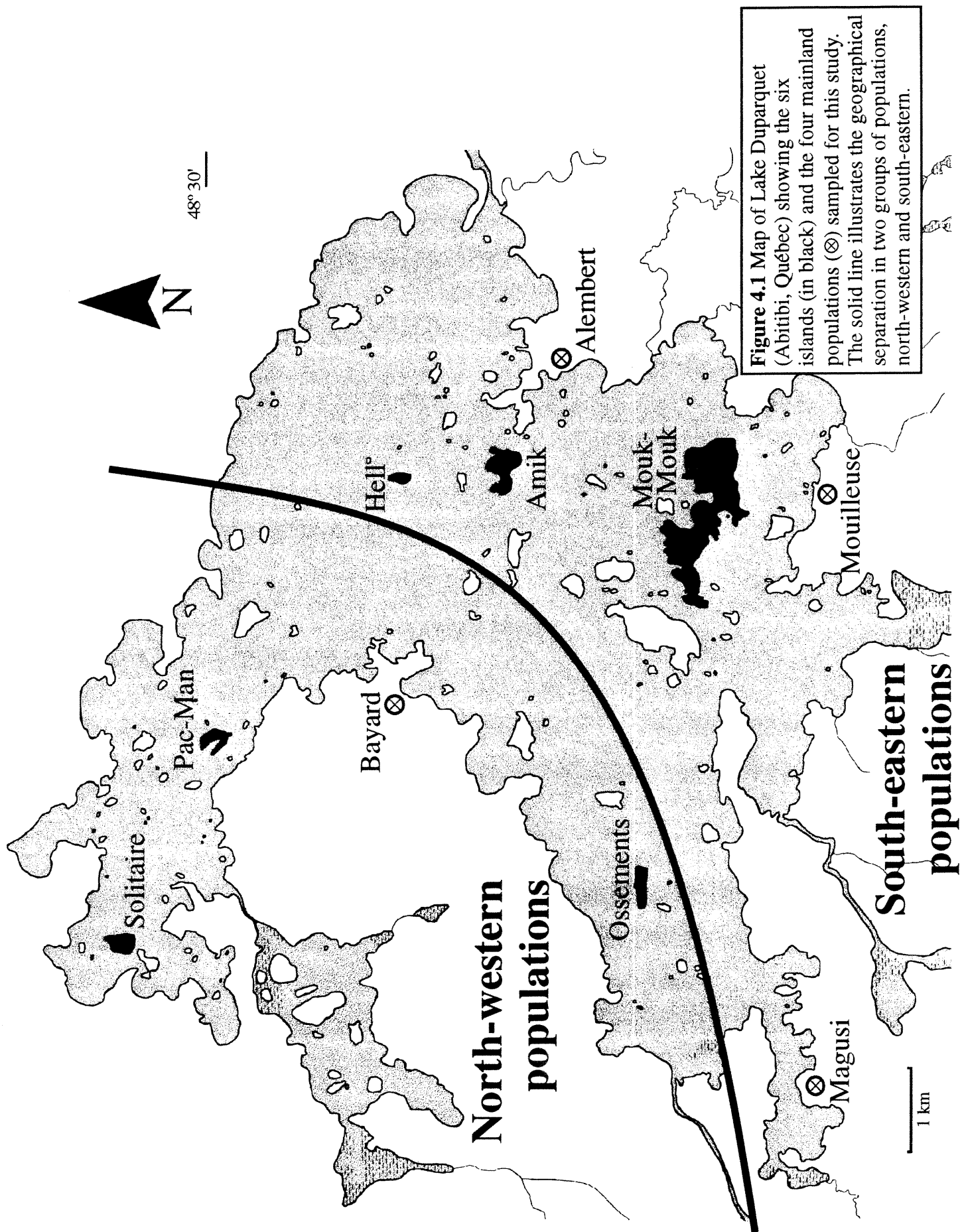


Table 4-I. Details of the ecogeographical variables pertaining to each population and tested in this study.

Island	Sample size	Latitude	Longitude	Area (ha)	Remoteness (km)	Population abundance ¹	Competitor abundance ²	Mainland geometry	Isolation (deg *km)
Amik	8	48° 28' 20"	79° 15' 11"	13.0	0.20	35.6	1	60°	12.0
Hell	8	48° 29' 02"	79° 15' 17"	2.6	1.20	31.5	3	61°	73.2
Mouk-Mouk	8	48° 27' 04"	79° 15' 34"	78.2	0.26	17.2	0	150°	39.0
Ossements	8	48° 27' 33"	79° 19' 10"	5.7	0.54	41.4	0	164°	88.6
Pac-Man	8	48° 30' 01"	79° 17' 37"	4.7	0.30	25.0	10	162°	48.6
Solitaire	8	48° 30' 41"	79° 19' 33"	6.7	0.34	9.40	1	90°	30.6
Mainland sites									
Alembert	5	48° 27' 49"	79° 14' 15"	78.2	0	3.13	1	---	---
Bayard	5	48° 28' 55"	79° 17' 21"	78.2	0	3.75	0	---	---
Magusi	5	48° 26' 31"	79° 19' 43"	78.2	0	1.64	6	---	---
Mouilleuse	6	48° 26' 23"	79° 15' 41"	78.2	0	3.57	1	---	---

¹: Population abundance is stated in number of individuals per 100 traps*night.

²: Competitor abundance is the absolute number of specimens captured.

selected (primers 241, 262 and 281) because they generated many clear and reproducible bands. All unambiguous bands were scored, for a total of 48 different polymorphic markers. The bands were scored regardless of intensity as it does not necessarily reflect the degree of homology between the primers and annealing sites (Demeke *et al.* 1992; Pillay & Kenny 1995).

4.3.3 DATA ANALYSIS

In order to assess population differentiation, one must first quantify the genetic diversity among individuals within the same population, and that among populations (Allendorf 1983). To do so, the RAPD data were first converted to pairwise distances among the 72 specimens. Each scorable band was ranked from 1 to 48 according to its molecular weight, and all 48 RAPD markers were coded as either present (1) or absent (0) in each specimen. The resulting binary matrix (72 x 48) was used for the computations of pairwise distances using an Euclidean coefficient (Excoffier *et al.* 1992):

$$d_{xy} = \sum_{i=1}^n \delta_{xy}(i) \quad (1)$$

where n is the total number of polymorphic bands and $\delta_{xy}(i)$ is the Kronecker function, equal to 0 if the i -th band is present in both individuals x and y , and 1 otherwise. This measure is equivalent to the number of mismatches between the banding patterns of each pair of specimens. The RAPD distance matrix was then partitioned between within and among populations components of variance in an Analysis of Molecular Variance (AMOVA: Excoffier *et al.* 1992). This scheme allows to test explicit hypotheses of separation among all populations or groups of populations, and determines the fraction of variance attributable to the partitions assumed in the tested structure. In addition, the proportions of interpopulation variance (linearized F_{st} indices) were calculated for all pairs of populations to derive a 10x10 matrix indexing the amounts of population differentiation; those values were tested using a permutation procedure (computations made in Arlequin 1.1: Schneider *et al.* 1997). These F_{st} statistics can be considered as a distance measure proportional to the amount of divergence between populations (Slatkin 1991), and were subsequently used to compare population differentiation. The structure of the genetic relationships among

populations was visualized by a split decomposition graph, following the algorithm of Bandelt & Dress (1992) as implemented in SPLITSTREE version 2.4 (Huson 1998). This method produces a network describing only the most strongly supported groups while indicating alternative relationships among populations (*i.e.* reticulations).

4.3.3.1 Ecological and landscape variables

Subsequently, six ecological or landscape variables were defined to explain the genetic differentiation among populations. Because pairwise F_{St} values are measures of interpopulation genetic distance, each variable had to be converted to its corresponding distance matrix prior to comparison. This was accomplished by taking the absolute difference between the pairwise values pertaining to each populations. Such distances indicate whether populations are similar or not with respect to a particular variable. For example, two islands located at the same distance from the shore (*i.e.*, equally remote islands) will be considered less different than pairs of islands with distinct remoteness values (Table 4-I). The significance of each variable was assessed separately, using linear regression tests (see below). Investigated variables are defined as follows:

- *Population status*: coded 1 for island populations, and 0 for mainland ones. For distance comparisons, a pair of insular populations will be considered identical with respect to their status (distance of 0), whereas a comparison involving one mainland and one insular population will be coded as different (distance of 1).
- *Remoteness* (km): it is defined as the distance separating each island from the nearest shore (Adler *et al.* 1986); mainland populations have a remoteness of zero. Namely, *remoteness** indexes the difference among islands in terms of their distance from the shore.
- *Island area* (ha): the total area of each island was recorded. For comparative purposes, the area of all mainland sampling sites was set equal to the area of the largest island included in the analyses (Mouk-Mouk).
- *Population abundance*: this variable is defined as the number of captured individuals/100 traps*night. This index provides reliable estimates of mice abundance (Redfield 1976).
- *Mainland geometry* (deg.): morphology of the shoreline at the closest distance from the island (Taylor 1987; see chapter 3)

- *Isolation index* (deg*km): this is a linear combination of remoteness and mainland geometry. Namely, an island situated close to a peninsula will be considered less isolated than one located far from a straight-line shore.

4.3.3.2 *Isolation-by-distance models*

In addition to the previously described variables, three models of isolation-by-distance were compared to assess their relative contribution to population differentiation. They were defined as follows:

- *Geographical distance* (km): this is defined as the measure of the straight-line (crow flight) distance separating each pair of sampling sites (computations made with the “R” package: Legendre & Vaudor 1991). This model does not account for the presence of water barriers.
- *Straight-line water distance* (km): this distance between populations is derived from the geographical distances, measuring the straight-line distance separating two islands, but accounting only for the water segments on the path between a pair of islands. This implies that terrestrial segments are neglected on the basis that a unit of water is many times more difficult to cross than a unit of land for small rodents (Crowell 1973; see Fig. 4.2).
- *Shortest Aquatic distance* (SAQ; km): this variable measures the smallest overwater distance separating two populations, using the mainland as a stepping stone (Fig. 4.2). Studies of intrapopulation genetic variance have suggested that the gene flow observed on islands greatly depends on dispersal from the mainland (Landry & Lapointe 1999; see also chapter 3). Moreover, the mainland represents the closest large land body for most islands on this lake. Therefore, this model accounts for the configuration of the mainland, insisting on the influence of mainland dispersal on insular populations.

4.3.3.3 *Distance-based regressions*

The relative effects of all variables on population differentiation were investigated using matrix comparison tests (see Sokal 1979; Dillon 1984; Dow & Cheverud 1985; Manly 1986), correlating the pairwise F_{st} matrix with other matrices representing ecological and landscape variables. To eliminate any bias in the comparisons, the population status was treated as a covariable by computing the partial correlations between the genetic differentiation matrix and each tested variable (Smouse *et al.* 1986). To do so, the two matrices were first regressed separately on the population status matrix; then, a linear

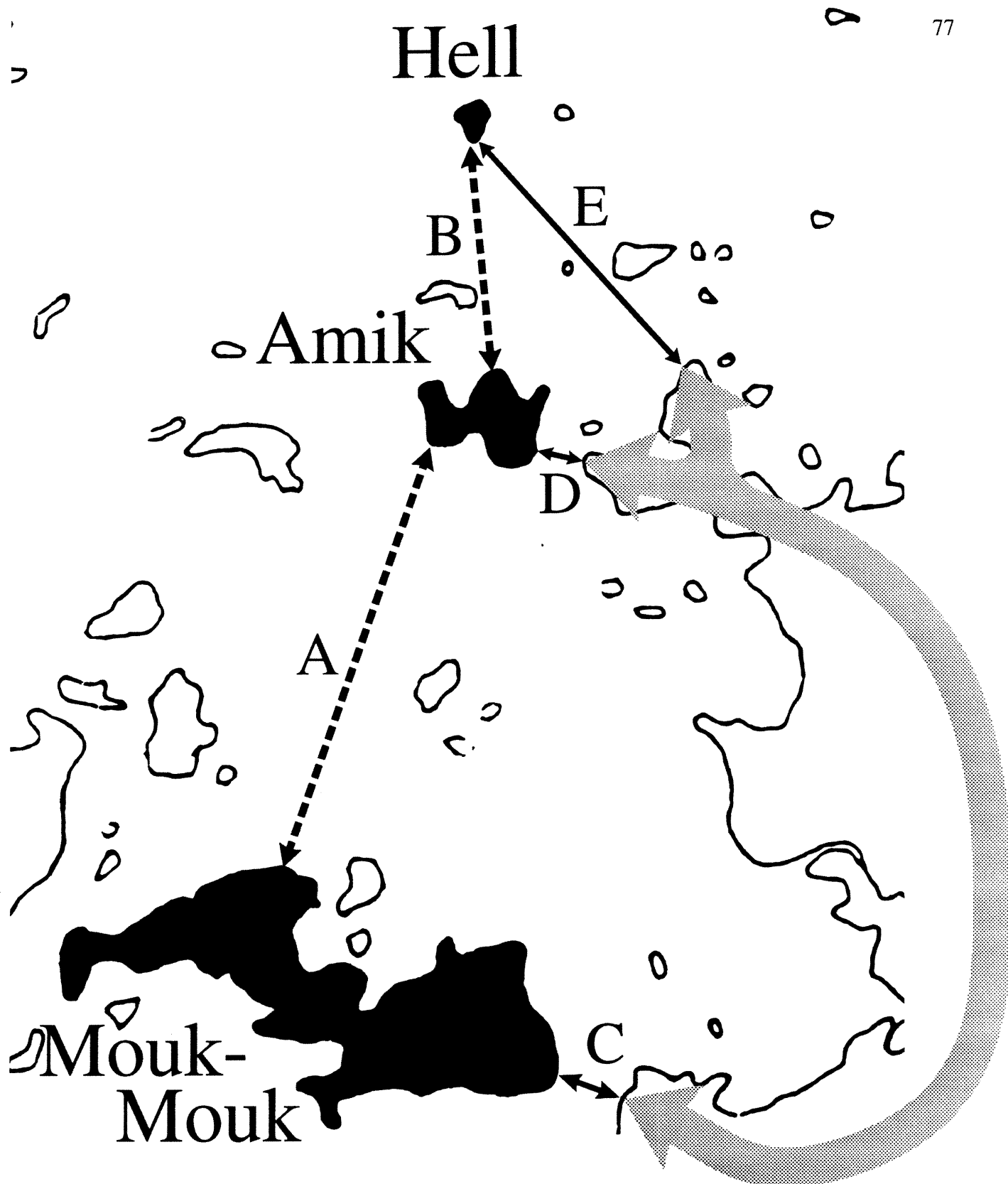


Figure 4.2 Computation of isolation distances accounting for water barriers. 1) the straight-line water distances are represented by the dotted black arrows separating pairs of islands (e.g. Mouk-Mouk—Amik, A; Amik—Hell, B). 2) The Shortest Aquatic distances (SAQ) are symbolized by the thick black arrows, corresponding to the smallest water barrier separating an island to the shore located on the route between two populations. The large gray arrows represent the mainland component of the path, ignored in the computation of the SAQ distances. For example, the SAQ separating Mouk-Mouk and Amik islands corresponds to C+D, whereas the distance from Hell to Amik islands is obtained by adding D and E.

regression between the residual matrices was computed and tested by permutations (Mantel 1967). This correction was deemed necessary because most ecological and landscape variables were nonindependent from the population status. All residual matrices were further used for regression tests. Comparisons of isolation-by-distance models with F_{st} values were conducted using partial Mantel tests. This procedure intends to verify whether a significant proportion of the variance unexplained by one model can still be elucidated by an alternative one. All tests were based on 9999 permutations.

Ultimately, different combinations of distance matrices were evaluated in a multiple regression, and associated probabilities were also tested by permutations (Legendre *et al.* 1994). Only the matrices contributing significantly to the regression model were selected using a backward elimination procedure (p -to-remove = 0.10). All computations were done with PERMUTE! 3.4 (available from <http://www.fas.umontreal.ca/Biol/legendre/>).

4.4 Results

A total of 48 polymorphic markers were scored from three primers and 72 specimens. No marker could be associated to a particular population, and none could allow for the discrimination of insular from mainland populations. Band frequencies varied from 0.014 to 0.889, and pairwise Euclidean distances ranged from 3 to 27, averaging 16.5. The RAPD banding patterns were thus highly polymorphic.

4.4.1 INSULARITY AND GEOGRAPHICAL PARTITION

From a statistical standpoint, the AMOVA confirmed the separation of insular and mainland populations, forming significantly distinct groups ($F_{ct} = 0.063$, $p < 0.0071$; see Table 4-II). Within these groups, single populations were still extremely differentiated ($F_{sc} = 0.175$, $p < 0.0001$). Among other potential divisions related to geography, there exists a small separation between populations of the north-western part of the Lake, with respect to south-eastern ones ($F_{ct} = 0.026$, $p < 0.0312$; see Fig. 4.1). This partition corresponds approximately to the widest possible water barrier isolating two groups of populations and suggests a strong influence of the aquatic barriers for the population

Table 4-II. Partition of the molecular variance among and within the sampled populations; all fixation indices tested with 9999 permutations.

Source of variation	Degrees of freedom	Sum of squares	Variance component	Percentage of variation	Fixation indices
Among groups (insular vs. mainland)	1	34.208	0.54935	6.3	$F_{ct} = 0.063,$ $p < 0.0071$
Among populations within groups	8	137.467	1.43825	16.4	$F_{sc} = 0.175,$ $p < 0.0001$
Within populations	62	421.658	6.80094	77.4	
Total	71	593.333	8.78855		

Among populations, overall: $F_{st} = 0.226, p < 0.0001$

Table 4-III. Linearized pairwise F_{st} values among pairs of populations (upper triangular) with their associated probabilities, tested with 999 permutations (lower triangular).

	Ossements	Pac-Man	Amik	Solitaire	Mouk-Mouk	Hell	Bayard	Mouilleuse	Magusi	Alembert
Ossements	-----	0.0588	0.1846	0.2297	0.2407	0.2927	0.3639	0.4106	0.2052	0.2573
Pac-Man	0.126	-----	0.0735	0.1584	0.1437	0.2209	0.1845	0.2858	0.1512	0.1769
Amik	0.001	0.040	-----	0.1786	0.1331	0.1913	0.1217	0.2758	0.1895	0.2480
Solitaire	0.000	0.006	0.003	-----	0.2330	0.4108	0.3359	0.4479	0.2897	0.5176
Mouk-Mouk	0.000	0.007	0.009	0.000	-----	0.2721	0.1886	0.3080	0.1572	0.3684
Hell	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-----	0.3747	0.5217	0.4040	0.3711
Bayard	0.002	0.010	0.021	0.000	0.011	0.001	-----	0.1816	0.1190	0.3230
Mouilleuse	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	-----	0.1203	0.3699
Magusi	0.002	0.025	0.001	0.000	0.002	0.001	0.056	0.010	-----	0.3428
Alembert	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.004	-----

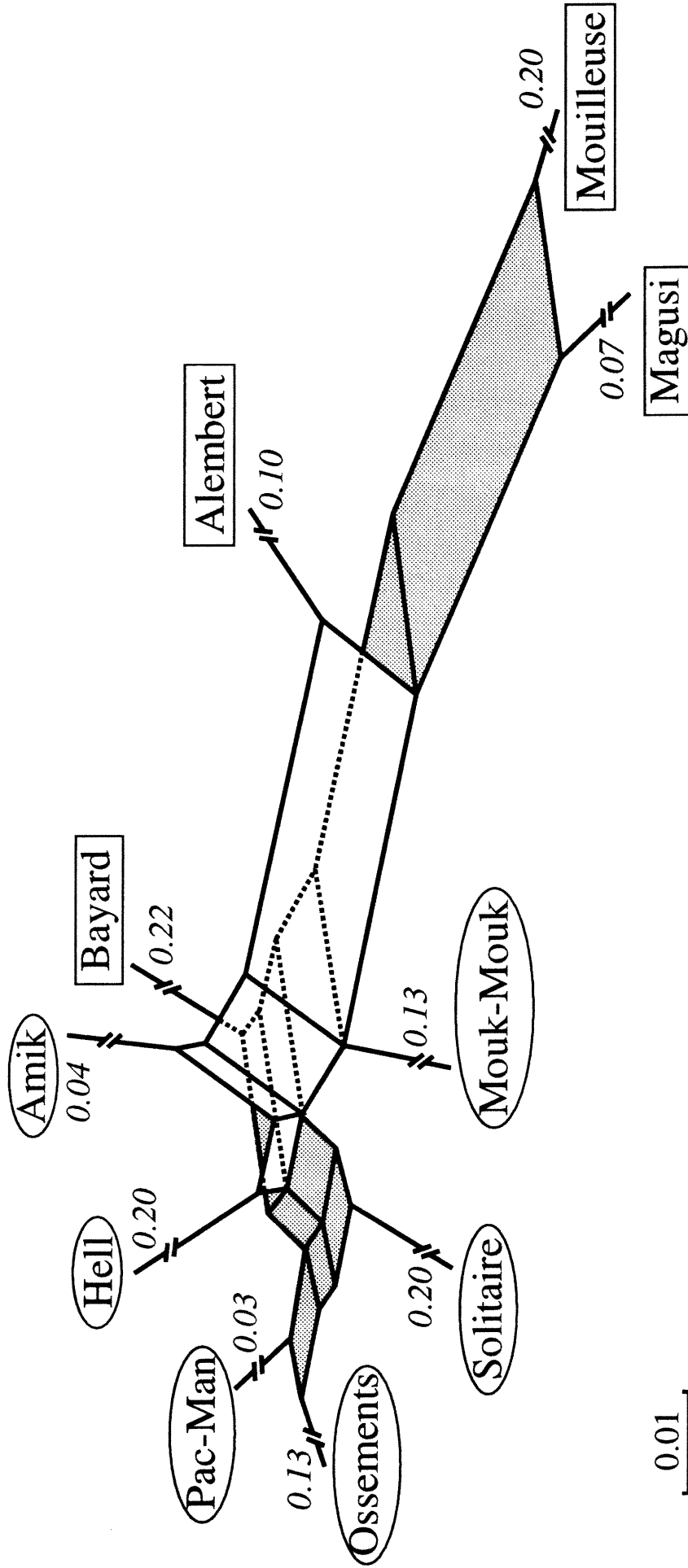


Figure 4.3 Split decomposition graph illustrating the relationships among the ten populations; ellipses stand for islands, whereas rectangles designate mainland populations. Terminal branches are not drawn to scale to focus on internal edges of the network; true terminal branch lengths are indicated by the numbers on the graph. Fit between the matrix and the illustrated distances is 83.0%.

0.01

differentiation. Overall, populations were found to be clearly separated, with interpopulation variances (pairwise F_{st} values) ranging from 5.56% to 29.12%, most of which indicating significant differences at the 0.05 level (except for two pairs, Ossements — Pac-Man and Bayard — Magusi: Table 4-III).

The splitsgraph depicts the relationships among the ten populations (Fig. 4.3). The structure of these associations is represented as a network that combines historical events of differentiation, as well as potential amounts of gene flow (transfer of genetic material among populations via dispersal), the latter being represented by reticulated connections (parallel edges). In this type of graph, the path-length distances are proportional to the amount of differentiation between pairs of populations, as in any tree-like representation. This figure indicates that most of the molecular variance observed is attributable to single population differentiation, reflecting a high degree of isolation (as illustrated by the truncated terminal branches). However, the core connections show numerous reticulations in the network, revealing a very complex set of genetic relationships, but nonetheless illustrating a nonrandom pattern of exchanges. As previously stated from the AMOVA results, all mainland populations (Magusi, Mouilleuse, Alembert and Bayard) are clearly separated from insular ones on the splitsgraph. In addition, more remote populations (e.g. Hell and Ossements) are clearly more differentiated from mainland populations than those located closer to the shore (e.g. Amik and Mouk-Mouk).

The interpretation of genetic relationships in terms of geographical location, however, is not clear from the split decomposition analyses. For one, the small division between north-western and south-eastern populations, as previously highlighted by the AMOVA, is again obvious. Also, some population groups can be recognized with respect to the geographical space. For example, Mouk-Mouk and Amik populations seem to be strongly related to the populations at the South and the East of the Lake, which is in agreement with the locations of these populations. Likewise, Pac-Man and Solitaire are genetically more similar to Bayard, the closest mainland population. However, Ossements appears to be closely connected with Pac-Man, and Amik and Hell are only weakly associated with Alembert, despite their geographical proximity.

4.4.2 EFFECTS OF ECOLOGICAL AND LANDSCAPE VARIABLES

Results of partial regressions statistically confirmed the previous observations. First, population abundance, island area, mainland geometry and isolation index did not significantly contribute to the interpretation of the population differentiation matrix (Table 4-IV). However, island remoteness was confirmed to be determining in this system, with the highest partial regression coefficient among this set of variables ($r = 0.434$, $p < 0.0327$). This result suggests the existence of a genetic differentiation gradient among islands related to the remoteness from the mainland.

Table 4-IV. Partial linear correlation coefficients and associated probabilities concerning the residuals of tested variables and models on residual pairwise F_{st} , for which the effects of population status were controlled. All tests based on 9999 permutations.

Variable or model	r	P
Area	0.092	0.2175
Isolation index	0.142	0.2759
Mainland geometry	-0.226	0.1350
Population abundance	-0.133	0.2620
Remoteness	0.434	0.0327
Geographical distance	0.213	0.1462
Straight-line water distance	0.463	0.0004
Shortest Aquatic distance	0.621	0.0001

Isolation-by-distance models were much more successful in explaining the amounts of differentiation observed. At first glance, regression tests results are consistent with the uncertainties raised in the splitsgraph, since a non-significant relationships between straight-

line geographical distances and pairwise F_{st} was established (Table 4-IV). However, both models accounting for the water segments of the distances alone were significantly associated with the population differentiation matrix, suggesting that the overwater dispersal is the main factor governing the gene flow in this insular system. The correlation coefficient with the SAQ model was found to be superior to that for straight-line water distances. To further test this hypothesis, the two competing models were compared using a partial regression framework (Table 4-V). Indeed, the SAQ explains a significantly larger fraction of the genetic differentiation matrix than the straight-line aquatic distance. This confirms that the SAQ constitutes a better predictor of genetic dissimilarities than straight-line distances (including crow flight), and that the genetic differentiation is better explained by the distances including a mainland component (see Fig. 4.4).

Table 4-V. Comparison of isolation-by-distance models. Partial values represent the proportion of the remaining F_{st} matrix variance explained by the alternative model. Note that total and partial matrices are already corrected for population status (tests based on 9999 permutations).

		Isolation-by-distance model			
		<u>SAQ distances</u>		<u>Straight-line water</u>	
		R^2	p	R^2	P
F_{st} matrix	Total	38.6%	0.0001	21.4%	0.0004
	Partial	7.2%	0.0286	0.4%	0.3190

When all variables were included in a multiple regression model, the two previously highlighted variables (i.e. remoteness and SAQ) were confirmed as the main factors shaping genetic differentiation; this also indicates that both predictors have significant independent contributions to the differentiation of the populations. Moreover, the inclusion of population

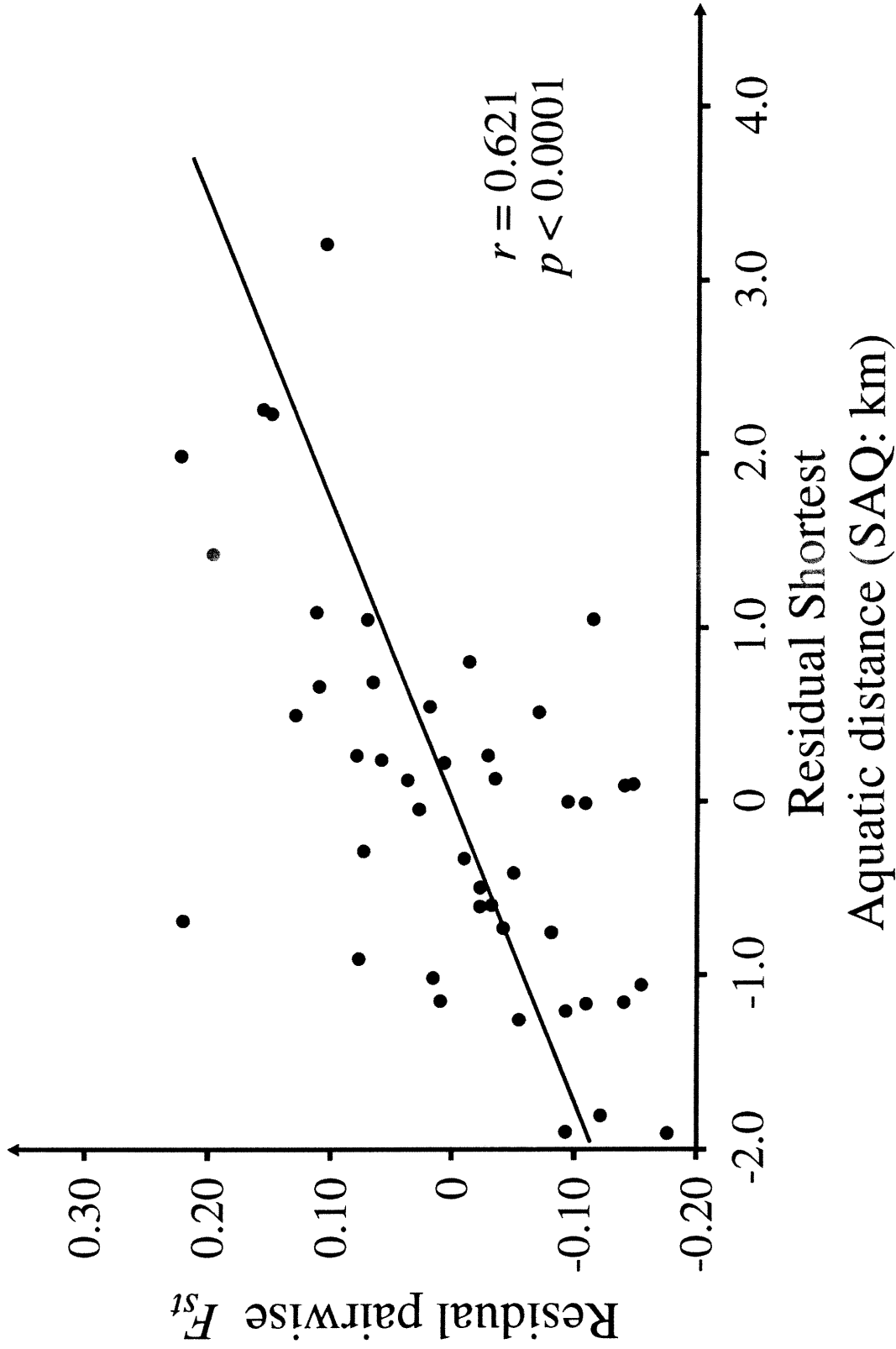


Figure 4.4 Relationship between the residual pairwise F_{st} matrix and the residual Shortest Aquatic distance (SAQ): significance tested with 9999 permutations.

status in the multiple regression test increases the explained interpopulation variance up to 53.4% (Table 4-VI).

Table 4-VI. Results of the multiple regression test between the linearized pairwise F_{ST} matrix and the ecogeographical variables involved in population differentiation (all tests based on 9999 permutations).

Variable	β coefficient	P
Population status	0.258	0.0151
Shortest Aquatic distance	0.504	0.0001
Remoteness	0.268	0.0920

$$R^2 = 0.534, p < 0.0001$$

4.5 Discussion

Few molecular ecology studies of vertebrate populations using RAPD markers have been published in the last years (Haig *et al.* 1994, 1996; Kimberling *et al.* 1996; Kim *et al.* 1998; Nesbø *et al.* 1999; Vucetich *et al.*, in press). Most analyses based on RAPD markers encounter very high levels of genetic variation, and the causes for this polymorphism are not fully understood (Ayliffe *et al.* 1994). First, the assumption that comigrating fragments represent the same allele is not always true, although most likely when sequence divergence is low (Bowditch *et al.* 1993; Rieseberg 1996). Second, certain RAPD fragments are the results of PCR artefacts and do not represent actual loci; for example, the same allele can be amplified in two or more fragments of different sizes (Caetano-Anollès *et al.* 1992; Rabouam *et al.* 1999). The use of RAPD data to estimate alleles frequencies and heterozygosity levels thus remains questionable. However, the RAPD matrix can still be used in genetic analyses provided that the information is transformed into a pairwise distance matrix (van de Zande & Bijlsma 1995; Landry & Lapointe 1996). The use of distance

comparisons should then allow the assessment of the relative effects of various landscape and ecological factors on population differentiation.

4.5.1 EFFECTS OF INSULARITY ON POPULATION DIFFERENTIATION

The very high pairwise F_{st} values indicate that interpopulation variation represents a relatively large fraction of the molecular variance, confirming the clear differentiation of populations despite the small geographical range. Gene flow among populations appears to be very limited, and populations are very isolated. The use of a splitsgraph representation was very instructive to visualize and understand the relationships among populations, and further provided useful insights to determine the ecological and landscape variables tested.

Our results are explicit with respect to the effects of insularization. Indeed, the AMOVA underscored a clear division between two groups of populations, *i.e.* islands versus mainland. Insularization thus appears to significantly influence the genetic composition of populations. One would expect the group of mainland populations to be genetically more homogeneous than the group of insular ones, given the anticipated higher rates of gene flow across the mainland. However, the fact that insular populations are more similar to one another than they are to mainland populations is somewhat unexpected. First of all, the differentiation of insular from mainland populations can be explained by a reduction of gene flow caused by an aquatic barrier to dispersal. Several studies in insular biotas conducted at various spatial scales have suggested that most dispersers move from the shores to the islands (MacArthur & Wilson 1963; Lomolino 1984; Taylor 1987; Hanski & Peltonen 1988; Hanski *et al.* 1991). Therefore, more remote islands are expected to be genetically different to mainland ones. In the present case, the amount of differentiation is indeed proportional to differences in remoteness. Islands closer to the shore are more likely to be reached by dispersing individuals coming from the mainland, promoting gene flow and increasing their genetic similarity with mainland populations. Besides, a high gene flow would also prevent the reduction of within-population genetic variability, and a previous paper has demonstrated that the latter was dependent upon remoteness in insular populations (Landry & Lapointe 1999). Thus, the gene flow mediated by mainland immigrants appears to be a

determinant factor explaining the genetic differentiation of both island and mainland populations.

Still, these elements do not account for the convergence observed among all insular populations. With regards to this matter, many studies have shown that isolated populations experience a reduction of genetic variability (Redfield 1976; Avise *et al.* 1979; Ashley & Wills 1987; Calhoun *et al.* 1988; Gaines *et al.* 1997). Random genetic drift is undoubtedly the major factor responsible for such a decrease of the genetic variability (Berry 1986; Hanski & Kuitunen 1986; Slatkin 1987). However, given the directional character of the changes observed in our data, it seems most unlikely that the differences observed can be attributed only to random events. Directional transformation may be induced by forces of selection (Slatkin 1985). In the case of insular populations, some authors have proposed the existence of selection against dispersal in insular populations, on the basis that dispersal in a hostile habitat reduces the survival rate and individual fitness (Halpin & Sullivan 1978; Tamarin 1978). Other authors have suggested that most remote islands will only be attained by better colonizers, generally the larger animals (Lomolino 1984; Hanski *et al.* 1991), which would exert a selective pressure favouring a given set of characters. Such pressures would tend to decrease the genetic variance among remote populations and homogenize their genetic composition. However, selection pressures are very difficult to measure, and we cannot know to what extent RAPD markers are controlled by any selection mechanism. However, one should note that RAPD profiles were shown to reflect local population adaptation more than geographical variation in one species of fish (Caccone *et al.* 1997) and grass (Huff *et al.* 1998). However, because there are no data available on the number of mice dispersing from islands to the mainland, nor on the survival rates of dispersers, it is impossible to further evaluate any selection hypothesis in the present case. Whether the homogenization of the genetic composition in insular populations is caused by selective, adaptive or historical forces cannot be assessed directly from our data.

4.5.2 RELATIONSHIPS AMONG POPULATIONS

Proportions of interpopulation variance reflect the amounts of dispersal among populations, as the gene flow hampers the differentiation of populations (Slatkin 1987). The

relative importance of this homogenizing force greatly depends on the species dispersal capacities. *Peromyscus* mice are rather good dispersers on the mainland (Stickel 1968). Their home range varies from 1 to 3 hectares (Furrer 1973) and some mice can travel up to 5 km on land (Van Horne 1981). They are also able to swim across water barriers (up to 200 m), but mice rarely attempted to swim across more than 250 m in the wild (Sheppe 1965). Furthermore, although deer mice are active all winter long (Banfield 1977) and could disperse when the lake surface is frozen (Crowell 1973), dispersal rarely occurs during winter months when activity level is reduced (Fairbairn 1978; Wolff & Durr 1986) and the winter home range of deer mice is quite small (100m²; Metzgar 1979). In addition, the small size of islands reduces the probabilities of the random arrival of dispersers (MacArthur & Wilson 1963; Hanski 1986). All these considerations imply that insular populations should be very isolated, accounting for the important amounts of differentiation observed.

The composition and configuration of the landscape is therefore crucial for the determination of interactions among populations. Apart from the mainland-island separation, the AMOVA revealed a small but significant separation between north-western and south-eastern sectors. Interestingly, this division corresponds to the largest water frontier separating any two groups of populations. The number of individuals moving between populations located on either sides of the lake appears to be limited. On the other hand, dispersal around the lake across the mainland seems to be a major exchange pathway, given the high genetic similarities among all mainland populations.

From the molecular variance partition among populations, the matrix of linearized F_{st} values provided an index of interpopulation distances independent of within-population variability inherent to RAPD data. This index is increasingly used to draw graphs illustrating the relationships among populations or to investigate the distribution and structure of genetic variability, usually in the form of a dichotomous tree (e.g. Huff *et al.* 1998; Koljonen *et al.* 1999). The relationships among populations cannot be adequately recovered using such methods, however, because population differentiation is shaped not only by historical factors. Populations can interact via dispersing individuals, and genetic exchanges mediated by gene flow will create reticulate patterns among populations (Smouse 1998). As a matter of fact, fixation indices were developed to measure gene flow among populations (Wright

1951; Weir 1996). Therefore, F_{ST} analogs unavoidably confound the effects of historic lineages and current gene flow, providing an ambiguous measure of population differentiation. Indeed, the combination of historical factors and genetic interactions may provide incompatible signals, making it difficult to interpret the genuine relationships among populations and groups of populations in a strictly dichotomous perspective. Therefore, it appears wiser to use a network approach with fewer and less severe mathematical constraints for population studies (Lessa 1990). The split decomposition method allows for the combination of both historical relationships as well as possible gene flow in the same network, by adding reticulations onto a dichotomous tree (*i.e.* alternative relational pathways among populations). It is most suitable for population studies as it reconciles both conceptual interpretations of fixation indices (*i.e.* potential gene flow and historical separation). Moreover, the residual undecomposable fraction of the data (the split prime residue), expected to contain much of the random noise present in the data (Bandelt & Dress 1992) is not represented in the network, a much desirable feature when dealing with RAPD data (Hollingsworth *et al.* 1998). The illustrated edges thus represent more accurately the signals in the data.

4.5.3 EFFECTS OF ECOLOGICAL AND LANDSCAPE VARIABLES

Given the importance of the presumed gene flow carried on by mainland animals (see above), the geometry of the shore is expected to influence individual movement to islands. Indeed, dispersing small mammals tend to avoid entering the water because of the increased risks of mortality (fish predation, hypothermia, drowning...); for these reasons, there are usually more dispersers departing from peninsulas than straight-line banks (Hanski *et al.* 1991). Mainland geometry was shown to be a good predictor of within-population genetic variability, and presumably of mainland dispersal to islands (Landry & Lapointe; see chapter 3). In the present case, however, it did not significantly affect interpopulation divergence. Consequently, the isolation index, when combined with the mainland geometry, did not influence population differentiation either. However, distances related to the populations distribution across the landscape (*i.e.* the isolation-by-distance models) were more indicative of population differentiation than population or islands attributes. The lack of a significant

relationship between geographic distance and genetic divergence dismisses the simplest model (Wright 1943; see also Stewart & Baker 1992; Kim *et al.* 1998). This result rather illustrates that dispersal in this insular biota cannot be explained without considering the environmental context.

Indeed, the aquatic distance separating populations is preponderant in the determination of their relationships. Our results clearly indicate that the SAQ, accounting for the distance to the shore, explains a larger fraction of the genetic differentiation than the straight-line water barrier, going directly from one island to another. This result supports the importance of mainland dispersal for the genetic differentiation of insular populations. The most probable interpretation is that SAQ measures the smallest distance separating two islands from a putative source of colonization or gene flow located on the mainland. This descriptor would thus reflect a founder effect (Mayr 1963; Berry & Jakobson 1975; Barton & Charlesworth 1984). Gene flow would then be caused by mainland individuals immigrating to the nearby islands, increasing in turn the genetic similarities among populations colonized from the same source. If this is the case, the amounts of differentiation should be proportional to remoteness, which was found to be the case in the present study. There is no data available on the extinction probabilities of the insular populations on this lake; still, the magnitude of mainland dispersal may reflect the importance of gene flow mediated by extinction-recolonization processes on the smaller islands (McCauley 1991).

Another possible interpretation is that the dispersal from an island to another would include a mainland component, creating a stepping-stone bridge acting as a dispersal corridor between islands. Many reasons can explain the apparent lack of direct inter-island genetic exchange (straight-line water distance). First, the water distances separating islands from the closest shore are usually smaller than the one between pairs of islands, making the latter less likely to be travelled by mice. Second, numerous studies have shown that insular populations display inferior dispersal rates than non-insular ones (Sullivan 1977; Fairbairn 1978). In the event that dispersal may be a process overlapping more than one generation (see below), a dispersal path including a mainland step would therefore be expected to promote dispersal and gene flow. Finally, dispersing mice will try to reach the largest land

body within sight (Sheppe 1965), which in most cases will be the mainland given the proximity of most insular populations to the lakeshore. Our estimations of the SAQ between islands accounted for this probable mainland bridge. Under a model of gene flow among populations, mice would swim (or cross the frozen lake in winter) to the mainland in a first step, move along it and reproduce in a mainland population; then, their descendents could cross to other islands. It appears unlikely that the same individual would undertake both crossings, and even more unlikely to succeed twice; however, we can not exclude this possibility on the basis of our data.

All these interpretations can work concomitantly, but as no data are yet available on dispersal from islands to the mainland: we therefore cannot evaluate the independent contributions of each interpretation. In either case, the influence of the water barrier isolating islands from the mainland is double, as it affects remoteness as well as SAQ among populations. These two variables unavoidably share a large amount of information, but their signals appear to be somewhat independent in multiple regression analyses. This suggests that the two descriptors significantly contribute to the genetic differentiation of populations in this case.

4.5.4 RESIDUAL VARIANCE

A substantial amount of variance is unexplained by the regression model (46.6%). This residual variability could be attributed to a number of random factors altering the dynamics of population differentiation on Lake Duparquet, including genetic drift (Slatkin 1985; Berry 1986). Considering the microgeographic scale of this study, random exchanges among populations could be very important (see Bergeron *et al.* 1997). The extreme variability of the *Peromyscus maniculatus* genome [*i.e.*, high level of allozyme polymorphism (Gill 1980), the extreme divergence observed in the mitochondrial genome (Lansman *et al.* 1983; Ball *et al.* 1988)], and the highly polymorphic nature of RAPD data (see above), can also be held responsible for the large amount of observed variability.

We have shown that “ecological distances” (*i.e.* related to the dispersal constraints of a species) are clearly more important than linear geographic distances (see also Le Boulengé *et al.* 1996; Kim *et al.* 1998). The water barrier also seems to play a major role in this

context, as illustrated by the separation between north-western and south-eastern populations of the lake. In addition, the relationships between F_{st} and SAQ, as well as remoteness, emphasize the importance of water barriers on dispersal. The multiple regression model, including population status, remoteness and aquatic distances simultaneously, explains about half of the genetic variance among populations. These results demonstrate the usefulness of regression models for understanding population differentiation when multiple factors may be of interest.

The use of RAPD markers has allowed us to evaluate the amounts of population differentiation at a very fine scale. A rigorous approach involving the statistical testing of all descriptors also allowed the evaluation of the relative effects of many conflicting variables. In this insular landscape, we demonstrated that the presence of a water barrier is the main cause of genetic differentiation: for one, insular populations were clearly different from mainland ones (*population status*); secondly, the distance from the mainland (*remoteness*) induces a gradient of differentiation, where remote populations are genetically more distinct from mainland ones; and finally, the sum of aquatic distances separating islands, via the mainland, also plays a major role in the determination of the genetic distances among populations. Further studies of the differentiation mechanisms are mandatory to understand the evolutionary processes operating at a given ecological scale, as well as for interpreting the impacts of landscape transformation on population genetics.

4.6 Acknowledgements

The authors are grateful to D. Dubé and C. Savage for technical help during sample collection; to A. Bolduc for the completion of DNA extractions; to S. Roy for bibliographical and technical help, and to P. Paquin for providing the map of the lake. Thanks to P. Drapeau and A. Leduc for assistance in the logistics of fieldwork. Many thanks are also due to J. Lambert and Y. de Repentigny for their comments on an earlier version of the manuscript. This work was supported by scholarships from the National Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) to P.-A. Landry and by NSERC grant OGP0155251 to F.-J. Lapointe.

CHAPITRE 5

PREDOMINANT ROLE OF REMOTENESS AND MAINLAND GEOMETRY IN THE GENETIC DIFFERENTIATION OF INSULAR DEER MOUSE POPULATIONS (*PEROMYSCUS MANICULATUS*): A TOTAL-EVIDENCE APPROACH USING RAPD AND CRANIOMETRY

Cet article sera soumis prochainement:

Landry PA, Lapointe FJ (2000) Predominant role of remoteness and mainland geometry in the genetic differentiation of insular deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*): a total-evidence approach using RAPD and craniometry.

5.1 Résumés

5.1.1 ENGLISH ABSTRACT

Craniometric measurements were used to study the microdifferentiation of twelve insular and four mainland populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) from Lake Duparquet (Québec). Population divergence was assessed using distance comparisons, whereas ANOVA and distance-based regressions were used to link the differentiation patterns to ecological and landscape variables. A significant fraction of among-population variance was detected, indicating a clear differentiation of the populations in spite of the small size of the study area (50 km²). Populations along both sides of the lake formed distinct entities, with intergroup variation estimated at 7.7% ($p < 0.0040$). In parallel, populations inhabiting small islands (< 10 ha) significantly differed from those coming from large islands and mainland sites ($F_{ct} = 2.6\%$, $p < 0.0312$). Regression tests revealed that the single most important factor shaping the morphometric divergence of insular populations was island isolation. Edge proportion, population abundance and remoteness also influenced differentiation significantly. Corroboration of these results with those obtained with RAPD markers revealed a congruent pattern of divergence, strengthening our conclusions about the influences of the landscape on population differentiation. A multiple regression model based on ecological and landscape variables explained 66.3% of the combined morphological and molecular population divergence.

5.1.2 RÉSUMÉ FRANÇAIS

Des mesures craniométriques ont été utilisées pour étudier la microdifférenciation de douze population insulaires et quatre populations continentales de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) du lac Duparquet (Québec). La divergence des populations a été évaluée à partir de distances individuelles, tandis que les patrons de différenciation interpopulationnelle ont été déterminés par ANOVA et régressions linéaires. Nos résultats révèlent l'existence d'une fraction significative de variance interpopulationnelle, indiquant que les populations sont clairement différenciées malgré la petite échelle géographique de l'échantillonnage (50 km²). Les populations situées de part et d'autre du lac forment deux groupes distincts, dont la variance intergroupe s'élève à 7.7% ($p < 0.0040$). De plus, les

populations d'îles de petite superficie (< 10 ha) se sont avérées différentes de celles occupant de grande îles ou le continent ($F_{ct} = 2.6\%$, $p < 0.0312$). Le principal facteur relié aux divergences génétiques populationnelles est la différence d'isolement. La proportion d'habitat de lisière, l'abondance de population et l'éloignement par rapport à la berge ont également une influence significative sur les différences craniométriques entre populations. Ces résultats ont été comparés avec ceux obtenus à partir de marqueurs RAPD, révélant un patron de différenciation congruent, renforçant nos conclusions se rapportant aux effets de la configuration du paysage sur la différenciation des populations. Un modèle de régression multiple, intégrant les variables écologiques et reliées au paysage, explique 70.0% de la matrice de différenciation combinant les données morphologiques et moléculaires.

5.2 Introduction

In recent years, studies in molecular ecology have benefited from the advances in molecular biology, which provided numerous methods to compare individual genomes (Mitton 1994; Haig 1998). Over the last decade, an increasing number of papers have described and characterized the genetic structure of populations and species at various geographical scales (e.g. Angers *et al.* 1995; Jaarola & Tegelström 1996; Patton *et al.* 1996). More recently, the researches in this field have focussed on linking the genetic structure with landscape features that may influence ecological processes and dispersal among populations (Keyghobadi *et al.* 1999; Lugon-Moulin *et al.* 1999; Landry & Lapointe, submitted: chapter 4). These processes can be affected by differing habitat patterns, landscape configuration (e.g. physical barriers) or many other ecological parameters, and can induce a non-random distribution of the genetic variability among separated populations (Avisé & Felley 1979; Pounds & Jackson 1981; Grant 1985; Kim *et al.* 1998). Addressing the effects of landscape alteration, spatial organization and insularization on populations ecology is of primary importance for the development of conservation biology (Berry 1986; Simberloff 1988; Kareiva & Wennergren 1995; Hanski 1998). Investigation of the effects of these variables on population genetics will not only provide insights into microevolutionary processes operating at the ecological scale, but also extend our understanding of environmental modifications caused by human activity (van Noordwijk 1989).

In this perspective, the study of populations inhabiting insular landscapes is of great interest because the number of island populations and insularized systems in the biosphere increases on a yearly basis, as a result of habitat fragmentation (Gliwicz 1980; Hanski 1998). The insularization of the remnant populations resulting from this process is likely to affect population genetics in numerous ways. Indeed, insular populations are known to exhibit different ecological characteristics from opened ones (*i.e.* the insular syndrome: Krebs *et al.* 1969; Gliwicz 1980; Adler & Levins 1994). Also, the decrease of dispersal resulting from isolation reduces the gene flow among populations, in turn inducing a rapid decline of the genetic diversity in those populations, as well as increasing local differentiation (see Berry & Jakobson 1975; Redfield 1976; Ashley & Wills 1987; Hanski *et al.* 1991; Adler & Levins 1994; Loxterman *et al.* 1998; Landry & Lapointe 1999; Pergams *et al.* 2000). Thus, it is

important to identify the effects of barriers to dispersal on population differentiation. Insular biotas can provide a good model of fragmented habitat because islands encompass strictly defined areas, providing precise boundaries of populations ranges under natural conditions.

Population differentiation studies conducted at microgeographical scales rely on highly polymorphic characters to detect small amounts of genetic divergence. Recent developments in molecular genetics have provided an array of methods for DNA studies (Haig 1998). Still, morphological data have also proved to be useful for genetic microdifferentiation studies, because phenotypic traits are controlled by multiple genes, being representative of a large fraction of the genome (Berry & Jakobson 1975; Berry *et al.* 1978). Cranial characters are highly heritable (Atchley *et al.* 1981; Lynch & Hayden 1995) and have been successfully used in several quantitative genetics studies (Berry *et al.* 1978; Hanski & Kuitunen 1986; Baker 1992; Le Boulengé *et al.* 1996; Sugg *et al.* 1997; Pergams *et al.* 2000). However, morphological differences among individuals and populations can also reflect their response to environmental condition (Mitton 1978; Grant & Boag 1980; Schluter & Grant 1984; Schluter 1988). Because both deterministic (genetic) and stochastic (environmental) processes affect natural diversity, the combination of molecular and morphological data is expected to maximize the evolutionary information content (Hillis 1987; Sugg *et al.* 1997). Numerous studies have compared the results obtained from morphological and genetic data (e.g. Baker *et al.* 1990; Baker 1992; Merila 1997), but these were seldom combined.

In this paper, we have used craniometric characters to assess the morphological differentiation of insular and mainland populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in a lake environment. The same insular biota has been previously studied using molecular markers (see chapter 4). The objectives of this study were 1) to verify that populations could be discriminated using morphological characters at this microscale; 2) to assess the effects of water barriers, landscape configuration and ecological variables on the morphological differentiation of populations, and 3) to corroborate these results with those obtained with molecular markers.

5.3 Materials and methods

5.3.1 SAMPLING SITE

Lake Duparquet is located at the southern edge of the Canadian boreal forest (Rowe 1972). It covers approximately 50 km², and has more than 150 islands of various sizes (Fig. 5.1). All of the populations selected for this study were separated by less than 10 km. Twelve islands were sampled in August of 1995 and four mainland sites in August of 1998. All sampling sites were located in mixed coniferous forests, consisting mainly of fir (*Abies balsamea*), spruce (*Picea glauca*), pines (*Pinus* spp.) and some birch (*Betula* spp.). Most of the islands on Lake Duparquet are small (< 8ha) and were expected to support reduced populations. Havahart live traps baited with chunky peanut butter were set up along a 300 m long transect at each sampling site (*i.e.* 30 to 35 traps). Sampling effort varied from two to five nights on islands and up to ten nights on the mainland. Deer mice were captured, dissected in the field and preserved in 95% alcohol.

5.3.2 CRANIOMETRIC MEASURES

Skinned heads were boiled for 30 minutes and soft tissues were removed before immersing the skulls in a 2% peroxide solution for 24 h. Incomplete or broken skulls were discarded. Males and females were pooled, due to the lack of sexual dimorphism in *P. maniculatus* (Koh & Peterson 1983). The age was determined on the basis of tooth wear using five classes (juvenile, sub-adult, young adult, middle-aged adult and old-adult). Juveniles and sub-adults were removed to eliminate significant differences in growth rate related to age (Koh & Peterson 1983). A total of 138 individuals were thus considered for the craniometric analyses. Seventeen craniometric measures were gathered for each specimen: 1. greatest length of the skull; 2. condylobasal length; 3. length of the nasal bone; 4. width of the brain case; 5. height of the brain case; 6. width between infraorbital canals; 7. length of rostrum; 8. interorbital constriction; 9. width across upper third molars; 10. width across upper first molars; 11. length of incisive foramen; 12. length of the interparietal bone; 13. Bullae – brain case height; 14. greatest length of the mandible; 15. length of the ramus; 16. length of dentar tooth row; 17. length of mandibular tooth row; [see Koh & Peterson (1983) for a more detailed description]. All variables were measured three times on different

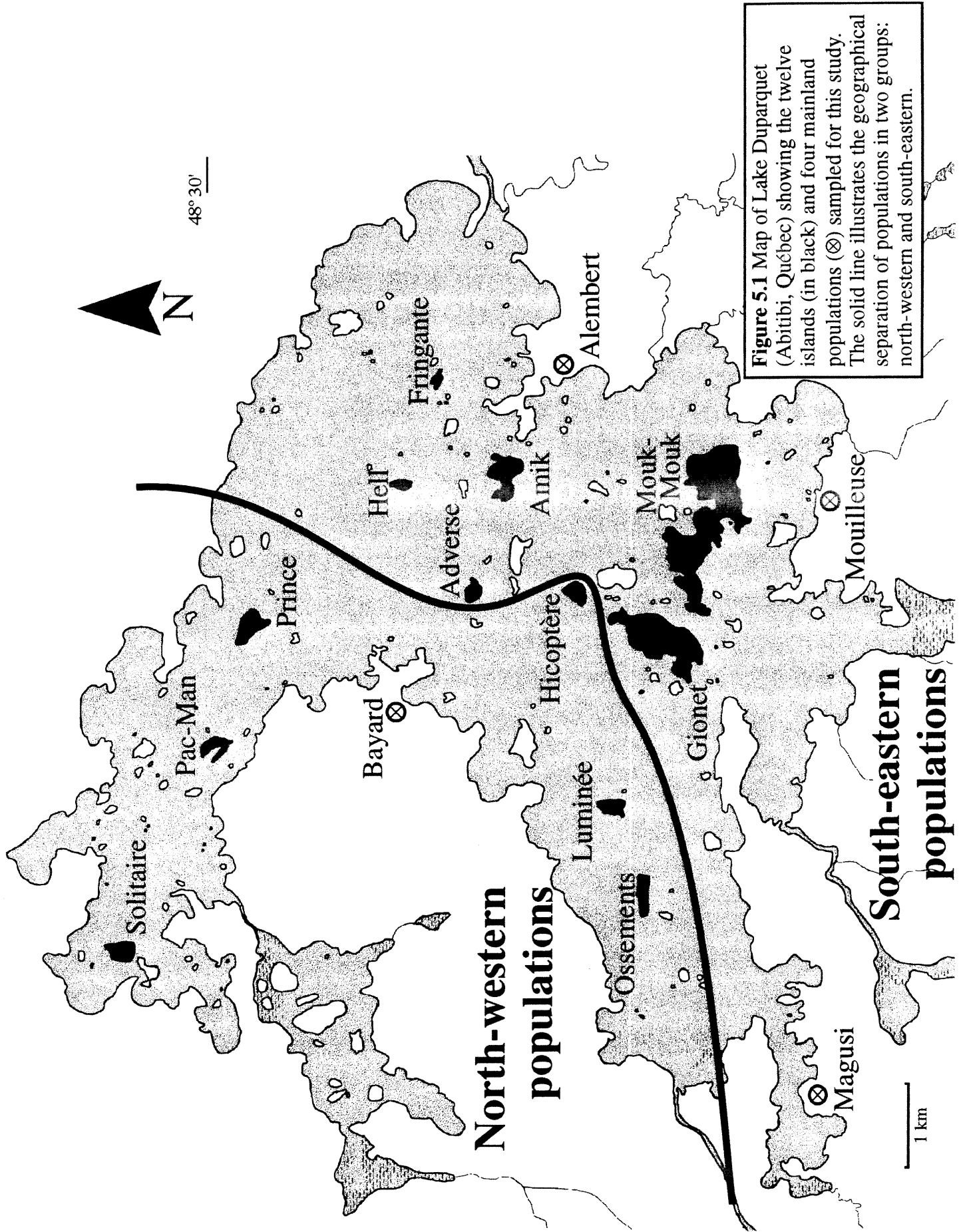


Figure 5.1 Map of Lake Duparquet (Abitibi, Québec) showing the twelve islands (in black) and four mainland populations (⊗) sampled for this study. The solid line illustrates the geographical separation of populations in two groups: north-western and south-eastern.

days by the same person to avoid interindividual variability among measurers (Palmeirim 1998), and the average measure was used for all analyses.

5.3.3 STATISTICAL ANALYSES

5.3.3.1 Isolation of shape components

The size component of the craniometric data was removed to focus on shape differentiation rather than variations caused by differing size related to allometric growth or age. To do so, the complete matrix (138 specimens x 17 variables) was submitted to Principal Component Analysis. The first principal axis is assumed to represent a combination of the morphometric descriptors related to size (Jolicoeur 1963), where the allometric relationships among measurements are represented by their loadings on the size axis. The 16 subsequent orthogonal components yielded by the analysis are thus independent from size and were used to quantify morphometric differentiation (see Le Boulengé *et al.* 1996).

5.3.3.2 Among-population differentiation

Morphological data include an unknown fraction of variability attributable to environmental influence, which can interfere with the interpretation of genetic differentiation (Sugg *et al.* 1997). Some authors have suggested that geographic patterns in morphometric traits should be assessed by variance comparisons to obtain reasonable estimates of among-population variation (Rogers & Harpending 1983). Hence, interpopulation differences were evaluated within an ANOVA framework based on distances matrices (see Excoffier *et al.* 1992). To do so, an individual Euclidean distance matrix was first computed from the 16 size-adjusted coordinates as follows:

$$d_{(x_1, x_2)} = \sum_{j=1}^{16} (y_{(x_1, j)} - y_{(x_2, j)})^2 \quad (1)$$

where x_1 and x_2 are two different specimens, and y represents the principal coordinates. The squared Euclidean distance $d^2_{(x_1, x_2)}$ were then used to partition the variance components and evaluate the diversity at different levels of hierarchical subdivision, namely within populations, among populations and among groups of populations. Such distance-based analyses of variances are routinely conducted with molecular data (Excoffier *et al.* 1992) to derive F_{st} analogs (see Weir 1996), which in fact represent the proportions of

interpopulation or intergroup variance. This framework can be applied to any distance data, however, provided that the distances can be perfectly represented in an Euclidean space (Legendre & Legendre 1998; see also Landry & Lapointe 1999).

5.3.3.3 Analyses of morphometric variance

For comparative purposes, we have used the same notation as those used for molecular analyses, where F_{st} represents the proportion of variance among all populations, F_{sc} the variance among the populations within groups, and F_{ct} the intergroup variance. The effects of different ecological variables were thus assessed using this variance partition method. The effects of the water barriers to dispersal were assessed by testing several divisions between any two groups of populations separated by large masses of water. Then, the influence of island area was evaluated by comparing a group of small islands (< 10 ha) to another group composed of the larger islands and mainland populations. The indices of intergroup variance (F_{ct}) were statistically tested using a permutational approach (computations performed in Arlequin 1.1: Schneider *et al.* 1997).

In a second step, proportions of pairwise interpopulation variance were calculated to derive a 16x16 matrix describing the amounts of population differentiation. These values were transformed into linear differentiation indices (D_{pop}) prior to regression tests (see below), using the following equation:

$$D_{pop(i,j)} = \frac{F_{st(i,j)}}{1 - F_{st(i,j)}} \quad (2)$$

where $F_{st(i,j)}$ represents the fraction of variance between populations i and j . This index is proportional to the amount of gene flow among populations. Lower values of D_{pop} are indicative of a high among-population homogeneity, and reflect an important dispersal rate between pairs of populations (Bossart & Pashley Prowell 1998). As it excludes the within-population variance, D_{pop} focuses on interpopulation differences. Thus, the differentiation matrix was subsequently used to relate population morphometric divergence to explanatory variables.

5.3.3.4 Matrix comparisons tests

The effects of eight ecological or landscape variables (Table 5-I) were evaluated using matrix comparison tests (see Dillon 1984; Dow & Cheverud 1985; Manly 1986), linking the pairwise D_{pop} with the explanatory variables. Two categories of variables were investigated.

5.3.3.4.1 Ecological and landscape variables

Different attributes of populations were evaluated, and an Euclidean distance matrix was computed among pairs of populations. These eight variables are defined as follows:

- *Population status*: coded 1 for island populations, and 0 for mainland ones.
- *Population abundance* (nb. ind./100 traps*night): number of *P. maniculatus* captured on each island.
- *Competitor abundance*: number of *C. gapperi* captured on each island.
- *Island area* (ha): for comparative purposes, the area of all mainland sampling sites was set to be equal to that of the largest island included in this study (*i.e.* Mouk-Mouk).
- *Edge proportion* (km/ha): island shape and the amount of edge habitat was estimated by dividing the total length of island shore by the total island area.
- *Remoteness* (km): distance separating each island from the nearest shore.
- *Mainland geometry* (deg.): shape of the shoreline at the closest distance from each island (Taylor 1987; Hanski & Peltonen 1988).
- *Isolation index* (deg*km): linear combination of remoteness and mainland geometry. Namely, an island situated close to a peninsula is considered to be less isolated than another island located further away from a straight-line shore.

5.3.3.4.1 Isolation-by-distance models

A second category of variables was examined, comprising three models of isolation-by-distance. They are described as follows:

- *Geographical distance* (km): crow-flight distance separating each pair of populations (computations made with the “R” package: Legendre & Vaudor 1991). This model does not account for the presence of water barriers.

- *Straight-line water distance* (km): this distance between populations is derived from the geographical distance, measuring the straight-line distance separating two islands, but accounting only for the water segments on the path between a pair of islands. This implies that terrestrial distances are neglected on the basis that a unit of water is many times more difficult to cross than a unit of land for small rodents (Crowell 1973).
- *Shortest Aquatic distance* (SAQ; km): length of the water barriers separating each pair of islands, using the mainland as a stepping stone. Again, terrestrial distances on the path are neglected (see chapter 4). Studies of intrapopulation genetic variance have suggested that the gene flow observed on islands greatly depends on dispersal from the mainland (Landry & Lapointe 1999). Moreover, the mainland represents the closest large land body for most islands in the present case. Therefore, this model accounts for the presence of mainland dispersal on islands.

Several variables are strongly associated with population status (e.g. area, population abundance, mainland geometry, remoteness, isolation index and edge proportion). Such dependence could induce a bias in the results of regression tests and make the interpretation difficult, disallowing the possibility of separating between the influence of insularization and the other tested variables. Therefore, the effects of population status were controlled with appropriate matrix treatment using a multiple regression framework (Smouse *et al.* 1986). The resulting ten explanatory distance matrices (variables or models), adjusted for population status, were then used in a linear regression model; significance of the relationships were assessed with Mantel (1967) permutations. In a second step, a multiple regression test with a stepwise elimination procedure (p -to-enter = 0.05; p -to-remove = 0.05: see Legendre *et al.* 1994) was performed to determine the best combination of variables. Probabilities associated with regression coefficients were also computed with permutations (all computations performed in Permute! 3.4 with 9999 permutations).

5.3.4 COMPARISON OF CRANIOMETRIC AND RAPD DATA

Of the 138 specimens included in this paper, 66 from ten populations were previously compared with RAPD data, and identical analyses of landscape patterns on genetic variability were conducted (see chapter 4). In a first step, the pairwise individual (d) and population distances (D_{pop}) derived from both data sets were correlated to assess the

Table 5-I. Details of the ecogeographical variables pertaining to each population and tested in this study.

Islands	Sample size	Latitude	Longitude	Area (ha)	Edge habitat (km/ha)	Remoteness (km)	Population abundance ¹	Competitor abundance ²	Mainland geometry	Isolation (km*deg)
Adverse	7	48° 27' 55"	79° 16' 22"	4.4	1.0	0.72	6.3	1	79°	56.9
Amik	11	48° 28' 20"	79° 15' 11"	13.0	0.7	0.20	35.6	1	60°	12.0
Fringant	11	48° 28' 47"	79° 14' 20"	2.6	1.5	0.55	12.2	0	65°	35.8
Gionet	10	48° 27' 41"	79° 16' 36"	40.9	0.5	0.48	26.7	0	75°	36.0
Hicoptère	10	48° 28' 30"	79° 16' 15"	5.2	1.0	1.74	28.3	2	55°	95.7
Hell	10	48° 29' 02"	79° 15' 17"	2.6	1.4	1.20	31.5	3	61°	73.2
Prince	8	48° 29' 40"	79° 16' 30"	9.8	0.8	0.61	31.5	13	165°	39.7
Luminée	10	48° 27' 39"	79° 18' 20"	5.2	1.1	0.77	15.0	0	107°	82.4
Mouk-Mouk	9	48° 27' 04"	79° 15' 34"	78.2	0.5	0.26	17.2	0	150°	39.0
Ossements	11	48° 27' 33"	79° 19' 10"	5.7	1.1	0.54	41.4	0	164°	88.6
Pac-Man	11	48° 30' 01"	79° 17' 37"	4.7	1.5	0.30	25.0	10	162°	48.6
Solitaire	9	48° 30' 41"	79° 19' 33"	6.7	0.7	0.34	9.4	1	90°	30.6
Mainland sites										
Alembert	5	48° 27' 49"	79° 14' 15"	78.2	0	0	3.1	1	---	---
Bayard	5	48° 28' 55"	79° 17' 21"	78.2	0	0	3.8	0	---	---
Magusi	5	48° 26' 31"	79° 19' 43"	78.2	0	0	1.6	6	---	---
Mouilleuse	6	48° 26' 23"	79° 15' 41"	78.2	0	0	3.6	1	---	---

¹: Population abundance is stated in number of individuals per 100 traps*night.

²: Competitor abundance is the absolute number of specimens captured.

congruence of the differentiation measures. To evaluate the interpopulation relationships obtained with both data sets, a split decomposition graph was built with the algorithm of Bandelt & Dress (1992) as implemented in SPLITSTREE version 2.4 (Huson 1998). This method allows the representation of the multiple relationship patterns by relaxing the constraints of strictly dichotomous trees, identifying the strongest relationships among objects and groups of objects. It also highlights the existence of incompatible information, by illustrating alternative relationships (*i.e.* reticulations). Such structural models are most appropriate for the study of interacting objects or systems, such as populations (Smouse 1998; Lapointe, in press).

Lastly, the results of the regression models tested with the two data types were then compared to verify whether the same ecological or landscape factors were found to influence the structure of the population differentiation. In addition, a total-evidence matrix was derived by combining the two differentiation matrices to increase the amounts of information and maximize the informativeness and explanatory power of the data (Hillis 1987; Kluge 1989). To do so, craniometric and molecular residual matrices (adjusted for population status) were separately scaled between 0 and 1, and their average values was used as the total-evidence matrix (see Roy *et al.* in press). This matrix was submitted to the same analytical treatment as RAPD or craniometric matrices and further compared to the results obtained with separate data sets.

5.4 Results

5.4.1 CRANIOMETRIC DATA AND SIZE COMPONENT

A one-factor ANOVA on the raw measurements revealed significant differences among populations for all measurements at the 0.003 level (0.05 corrected using Bonferroni for multiple testing: Sokal & Rohlf 1995), except for the length of the nasal bone and the greatest length of the mandible. All cranial descriptors had a positive loading on this axis, representing 43.9% of the total variance, a fraction comparable to other studies conducted on mice and rats (Atchley *et al.* 1981). Consequently, that size component was removed from subsequent analyses, and only the 16 remaining size-free coordinates were used for all further analyses.

5.4.2 MORPHOMETRIC DIFFERENTIATION

5.4.2.1 Analyses of variance

The results from the ANOVA on individual pairwise distances indicated that populations were highly differentiated, with a substantial proportion of among-population variance (23.9%: Table 5-II). Mainland populations (Alembert, Bayard, Magusi and Mouilleuse) were mostly homogeneous, whereas the majority of insular populations were clearly different from one another. One of them (Pac-Man) was found to be markedly distinct, showing disproportionately high interpopulation indices of variance (ranging from 0.3 to 1.5 comparatively to a mean range of 0.04 to 0.46 for the other populations: see Table 5-III). Comparisons involving this population were large enough to drastically affect statistical tests (see Table 5-II). The Pac-Man population was therefore removed from all subsequent comparisons as it proved to be a clear outlier.

No significant difference was detected between mainland and insular populations, and thus between samples collected in 1995 and 1998 ($F_{ct} = 3.1\%$, $p < 0.2742$). In counterpart, the influence of island size was found to be of significant importance, where population inhabiting small islands differed from those on the larger islands and on the mainland ($F_{ct} = 5.4\%$, $p < 0.014$). Also, the among-population variance appears to be shaped by water barriers, as there exists a clear separation ($F_{ct} = 7.7\%$, $p < 0.0040$: Table 5-II) between populations from the north-western and south-eastern sectors of the lake (see Fig. 5.1). Therefore, ANOVA tests revealed that both island area and geographical position, with respect to water, influence population morphological divergence in this system.

5.4.2.2 Matrix comparison tests

Results of the linear regression models assessing the effects of ecological and landscape variables on population differentiation are shown in Table 5-IV. Four variables were found to influence morphological divergence, namely isolation index, remoteness, population abundance and edge proportion. However, only isolation remained significant when submitted to multiple regression testing (Fig. 5.2), because of the non independence among these variables. This result confirms that pairs of equally-isolated populations appear to be more similar than other pairs differing with respect to this variable. Regarding the

Table 5-II. Partition of the morphometric variance among and within the sampled populations; all variance indices tested with 9999 permutations. Results in boldface type are those for which the Pac-Man population was excluded.

Source of variation	Degrees of freedom	Sum of squares	Variance component	Percentage of variation	Variance indices
Among groups (North-western vs. South-eastern sectors)	1	48.389	0.30192	2.97	$F_{ct} = 0.030, p < 0.1078$ $F_{ct} = 0.077, p < 0.0040$
Among populations within groups	14	362.856	2.13129	20.95	$F_{sc} = 0.216, p < 0.0001$ $F_{sc} = 0.142, p < 0.0001$
Within populations	122	944.054	7.73814	76.08	
Total	137	1355.299	10.17135		

Among populations, overall: $F_{st} = 0.239, p < 0.0001$

$F_{st} = 0.208, p < 0.0001$

Table 5-III. Morphometrical D_{pop} values among pairs of populations (above matrix diagonal) with their associated probabilities, tested with 999 permutations (below matrix diagonal). Values in boldface type indicate the non-significant pairwise interpopulation value at the 0.05 level, while the shaded values denote the pairwise comparisons of populations from the north-western and south-eastern sectors.

Adverse	Alembert	Amik	Bayard	Mouilleuse	Magusi	Fringante	Gionet	Hicoptère	Hell	Prince	Luminée	MoukMouk	Ossements	Pac-Man	Solitaire
-----	0.237	0.095	0.160	0.005	0.000	0.126	0.074	0.529	0.218	0.111	0.550	0.234	0.460	0.487	0.382
0.017	-----	0.052	0.000	0.115	0.051	0.144	0.022	0.200	0.531	0.095	0.245	0.134	0.559	0.578	0.116
0.072	0.182	-----	0.074	0.103	0.005	0.105	0.051	0.268	0.181	0.087	0.445	0.092	0.288	0.607	0.152
0.031	0.563	0.132	-----	0.027	0.000	0.058	0.135	0.226	0.337	0.000	0.145	0.051	0.303	0.386	0.051
0.446	0.096	0.069	0.315	-----	0.000	0.159	0.125	0.436	0.404	0.030	0.480	0.182	0.617	0.270	0.262
0.578	0.244	0.408	0.503	0.663	-----	0.140	0.000	0.411	0.172	0.000	0.528	0.100	0.333	0.474	0.071
0.037	0.042	0.022	0.170	0.016	0.061	-----	0.202	0.154	0.065	0.113	0.153	0.000	0.148	0.641	0.208
0.108	0.323	0.111	0.052	0.040	0.458	0.001	-----	0.480	0.348	0.171	0.616	0.148	0.573	0.417	0.278
0.000	0.015	0.001	0.021	0.000	0.000	0.008	0.000	-----	0.540	0.296	0.108	0.108	0.240	1.051	0.212
0.008	0.001	0.009	0.012	0.000	0.032	0.114	0.002	0.000	-----	0.199	0.675	0.157	0.264	1.117	0.275
0.052	0.118	0.067	0.531	0.248	0.709	0.024	0.008	0.001	0.014	-----	0.291	0.092	0.264	0.722	0.100
0.000	0.003	0.000	0.058	0.000	0.000	0.007	0.000	0.032	0.000	0.000	-----	0.269	0.423	1.144	0.363
0.004	0.045	0.052	0.216	0.015	0.112	0.440	0.018	0.040	0.028	0.073	0.002	-----	0.133	0.659	0.111
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.003	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.013	-----	1.519	0.257
0.001	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-----	0.732
0.005	0.002	0.011	0.238	0.016	0.175	0.002	0.002	0.002	0.003	0.078	0.000	0.046	0.000	0.000	-----

isolation-by-distance models, none proved to be significantly related to the differentiation matrix.

5.4.3 COMPARISON OF CRANIOMETRIC AND RAPD DATA

RAPD data were available for nine populations and 58 individuals already included in this paper, disregarding the Pac-Man population (chapter 4). No significant relationships were established between individual genetic and craniometric distances ($r = 0.038$, $p < 0.234$, 999 permutations). However, the comparison of D_{pop} indices proved to be more meaningful ($r = 0.390$, $p < 0.042$). The two matrices could be united because combination requires that matrices exhibit compatible signals, reducing the probability that fusion would provide erroneous answers (Huelsenbeck *et al.* 1996).

A splitsgraph build from a D_{pop} matrix illustrates the stronger relationships among populations. This type of graph can be interpreted like a tree-like representation, where the path-length between a pair of populations is proportional to their distinctiveness. The edges represented as parallelograms show the conflictuous signals in the input distance matrix, and represent alternative relationships among the populations; the width of the parallelogram indicates the amount of conflict. The splitsgraph constructed from morphological data captures the relationships among the populations (Fig. 5.3A). The complex topology of the graph suggests the existence of many interactions (exchanges) among the different pairs of populations. Moreover, islands are distinct from mainland populations, with one split separating these two groups (edge *a*). The patterns of differentiation follow a gradient of isolation, from the mainland to more isolated islands. Hell and Ossements islands form a distinct group separated by one split (edge *b*), followed by Mouk-Mouk (edge *c*), Solitaire island (edge *d*) and then Amik island, the latter being located closest to the shore. The splitsgraph of the same populations based on molecular data is shown in Fig. 5.3B. The same conclusions can be drawn about islands and mainland populations, but the isolation gradient is less obvious. Ossements and Hell islands are still among the most differentiated populations, and are both very different from mainland populations, whereas Amik island is again more closely-related to the mainland. Despite the lack of a significant relationship among the path-length distances of the two graphs ($r_{pl} = 0.252$, $p < 0.135$ as tested with 999

Table 5-IV. Partial linear regression coefficients with their associated probabilities for each residual variable on residual pairwise D_{pop} , for which the effects of population status were controlled. All tests based on 9999 permutations.

Simple regressions	Cranio-metric data ($n = 15$)			RAPD data ($n = 10$) ¹			Total evidence ($n = 9$)		
	r	p		r	p		r	p	
Area	0.027	0.3268		0.092	0.2175		0.254	0.0519	
Edge habitat	0.272	0.0261		-0.150	0.1885		0.027	0.4427	
Population abundance	0.266	0.0237		-0.133	0.2620		-0.049	0.4328	
Mainland geometry	0.215	0.0741		-0.226	0.1350		0.189	0.2172	
Remoteness	0.295	0.0218		0.434	0.0327		0.629	0.0023	
Isolation index	0.448	0.0027		0.142	0.2759		0.649	0.0059	
Geographical distance	-0.102	0.2582		0.213	0.1462		0.127	0.3108	
Straight-line water distance	-0.044	0.3494		0.463	0.0004		0.330	0.0144	
Shortest Aquatic distance (SAQ)	-0.106	0.1566		0.621	0.0001		0.512	0.0012	
Multiple regressions	β	p		β	p		β	p	
Isolation index	0.448	0.0027		----	----		0.590	0.0029	
Remoteness	----	----		0.278	0.1086		----	----	
Shortest Aquatic distance (SAQ)	----	----		0.541	0.0001		0.433	0.0002	
Determination coefficient (R^2)	20.1%	0.0027		45.7%	0.0025		60.5%	0.0002	

¹ results reported from Landry and Lapointe (submitted; see chapter 4).

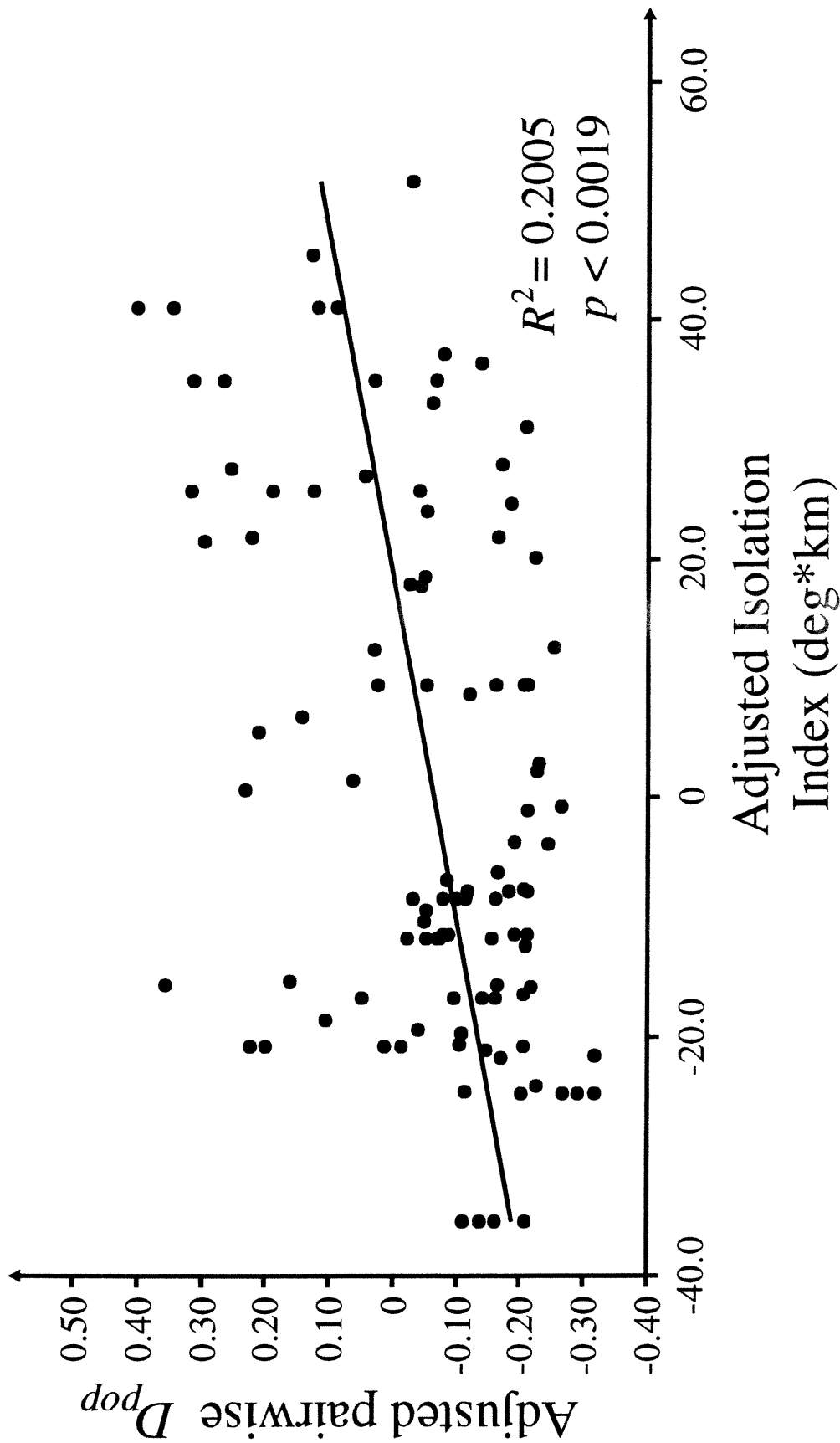


Figure 5.2 Relationship between the pairwise D_{pop} and isolation index adjusted for population status; significance tested with 9999 permutations.

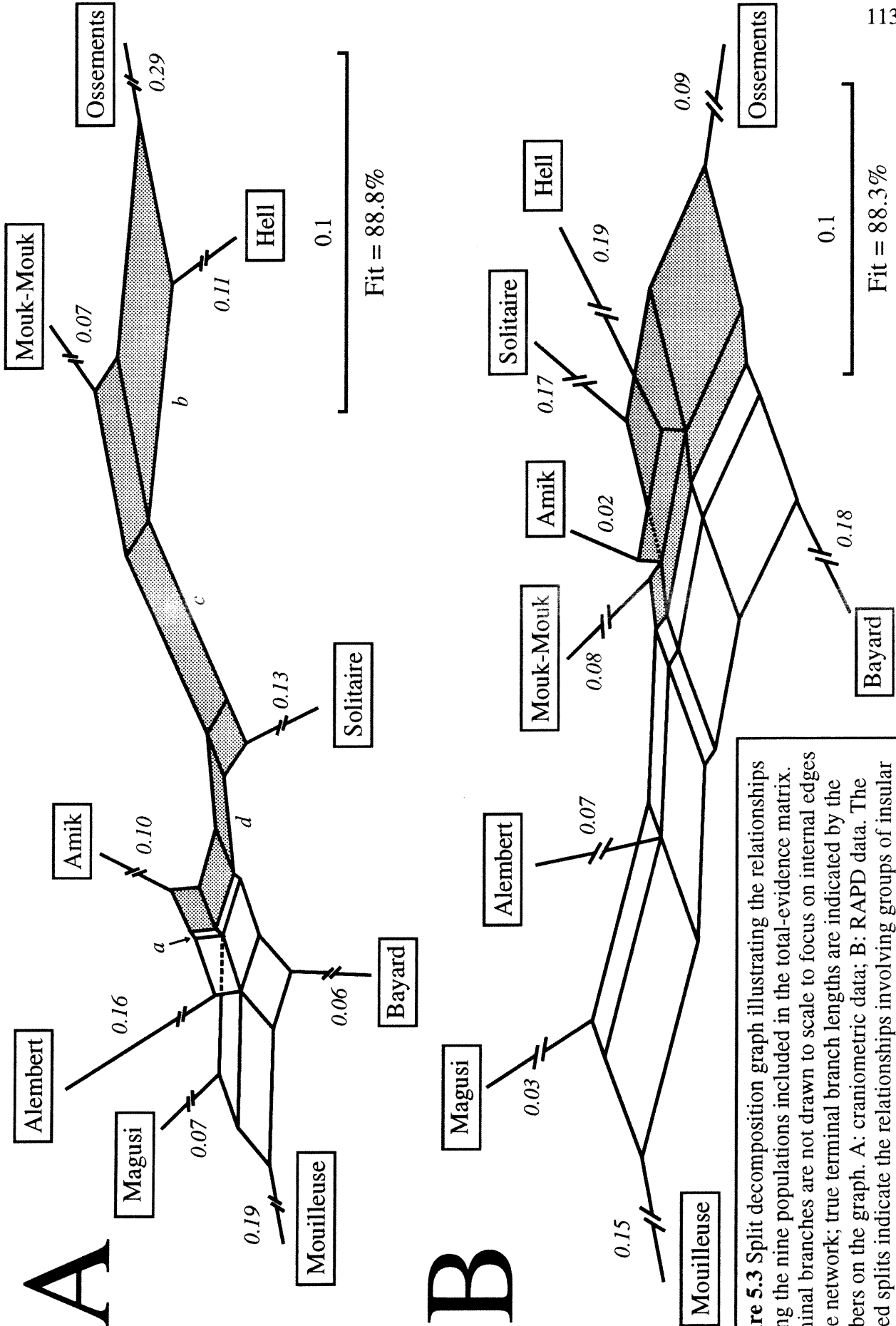


Figure 5.3 Split decomposition graph illustrating the relationships among the nine populations included in the total-evidence matrix. Terminal branches are not drawn to scale to focus on internal edges of the network; true terminal branch lengths are indicated by the numbers on the graph. A: craniometric data; B: RAPD data. The shaded splits indicate the relationships involving groups of insular populations, whereas the white splits represent those among mainland populations.

permutations), the examination of the topologies (counting only the number of splits separating populations) confirmed that the two splitsgraphs are comparable ($r_{topo} = 0.563$, $p < 0.011$).

5.4.4 TOTAL-EVIDENCE ANALYSES

Overall, the total-evidence matrix confirmed the results previously obtained with the two types of data (Table 5-IV). Remoteness was consistently significant for all data, but the reader should bear in mind that this variable is strongly connected with the isolation index, which is clearly the strongest descriptor associated with craniometric and total-evidence D_{pop} . The Shortest AQuatic distance, which significantly affects the molecular differentiation, is also significant with the combined data. This result indicates that the relationship between craniometric differences and SAQ, although non-significant, is compatible with the information from the RAPD data. In summary, the two most important variables influencing population differentiation appear to be isolation and SAQ, as indicated by the multiple regression test. Interestingly, the total variance explained by the regression models with the total-evidence matrix (60.5%), notably increasing the variance explained with the non-combined data. When population status is included in the model, the proportion of explained differentiation rises up to 70.0%.

5.5 Discussion

5.5.1 INSULARITY AND BODY SIZE

Numerous studies have relied on morphometrical measures to study population differentiation (Berry & Jakobson 1975; Berry *et al.* 1978; Pounds & Jackson 1981; Hanski & Kuitunen 1986; Baker 1992; Lynch & Hayden 1995; Le Boulengé *et al.* 1996). However, few have taken into account the size component in their analyses. Body size is a highly heritable character (Atchley *et al.* 1981) and thus contains information about population genetics. Studies on islands have also stressed the influence of insularity on body size (Foster 1964; Lomolino 1984, 1985; Wolff 1993; Adler & Levins 1994). Insular populations are generally composed of larger animals, because of reduced predation (Adler & Levins 1994), delayed sexual maturity (Schaffer & Tamarin 1973; Van Horne 1981; Drost & Fellers 1991),

keen intraspecific competition (Chitty 1967; Levins & Adler 1993) or because larger animals are better colonizers (Hanski 1986; Hanski *et al.* 1991; Lomolino 1984). Differences in diets may also explain variations in body size among populations (Lynch & Hayden 1995). To account for all these factors, the effects of size were disregarded to focus specifically on shape differentiation, which is also expected to be less affected by environmental factors (Lynch & Hayden 1995).

5.5.2 MORPHOMETRIC DIFFERENTIATION

Overall, the high amounts of interpopulation variance and the important F_{st} index indicate that insular populations are very well differentiated. Still, no differences were found among sampling years. Population genetic structure in *Peromyscus leucopus* has been shown to remain stable for six consecutive years (Baccus & Wolff 1989). Surprisingly, however, this result also confirms that our data do not support the hypothesis that insular and mainland populations form distinct morphotypes, contrary to the results from previous studies (see chapter 4). On the other hand, one should note that island size influences population divergence. Large-island populations appear to be more similar to mainland ones than to small-island populations, which could explain the lack of differentiation between insular and mainland populations. The influence of island area on the mechanisms of population differentiation is double. First, populations on larger islands generally consist of larger numbers of individuals, making them less vulnerable to a reduction of genetic diversity attributable to random drift (Hanski & Kuitunen 1986; Lande 1988). The effect of population size was indeed confirmed with the matrix comparison tests (see below). Second, larger islands are easy targets for dispersing individuals (MacArthur & Wilson 1963; Crowell 1973; Hanski 1986; Peltonen & Hanski 1991), because mice will try to reach the largest land body within sight while swimming (Sheppe 1965). Large-sized islands promote dispersal and consequently gene flow, thus again decreasing the differentiation rates (Slatkin 1985).

The geographical structuring of populations in two sectors (north-western and south-eastern) is congruent with previous results obtained with genetic markers (chapter 4). This separation corresponds to the widest aquatic barrier between any two groups of islands, preventing dispersal from one side to the other. However, the two islands located near the

border deserve a little more discussion. Adverse island is more similar to the populations from the south-eastern sector, suggesting that interactions with this island is more likely to originate from the eastern shore of the Lake in that case. The number of small islands separating Adverse island and the eastern shore can possibly act as stepping stones to facilitate the movements of individuals to this island, enhancing the morphological similarities among these populations (Kimura & Weiss 1964; see also Gavin *et al.* 1999; Stewart *et al.* 1999). On the other hand, Hicoptère island supports a population that is morphologically similar to Luminée and Ossements islands, and unexpectedly very different from the Gionet population. It is worth stating that Hicoptère island is located at 300 m from Gionet, and that mice usually do not attempt to swim across barriers larger than 250 m (Sheppe 1965). In any case, Hicoptère is closer to the north-western shore than to the south or eastern ones, which also is true for Ossements and Luminée islands. The similarities among their populations appear reasonable if dispersal mainly originates from mainland populations (Hanski & Kuitunen 1986).

Given the apparently poor dispersal capacity of mice across water, one would expect insular populations to undergo accelerated rates of differentiation (Slatkin 1985, 1987; Lande 1988). The number of significantly different pairwise comparisons appears to vary according to population status. Most of the mainland populations are not completely differentiated from insular ones, whereas the latter are almost entirely distinct from one another (except for Prince and Fringante islands). This suggests that the interactions among mainland populations are many times more important than those among insular populations, or between insular and mainland populations (Redfield 1976; Sullivan 1977; Tamarin 1977; Gliwicz 1980; Hanski & Kuitunen 1986). It also emphasizes the importance of gene flow as a homogenizing force, whereas isolated insular populations experience a much quicker differentiation (Berry 1986; Hanski & Kuitunen 1986; Slatkin 1987).

Most measurements differed significantly among populations, with Pac-Man being extremely different. The latter was mostly composed of smaller individuals. However, molecular analyses conducted on the same specimens did not reveal such a divergent pattern (see chapter 4). The discrepancy between these two data sets is probably due to environmental differences associated with this particular island. Interestingly, Pac-Man

island is located close to a mine waste dumping site, containing many toxic components including arsenic. Chemical contaminants from mine wastes can be incorporated by vegetation in roots, leaves and seedlings (Cobb *et al.* 2000), and most of these products, including arsenate salts and arsenic trioxide, can induce developmental toxicity in rodents (e.g. malformations, growth retardation as well as jaw defects; Golub *et al.* 1998; Stump *et al.* 1999), without necessarily causing mortality (Golub *et al.* 1999). This interpretation is to be considered cautiously, as no data on the amounts of these contaminants in Lake Duparquet are available, preventing this hypothesis to be further evaluated. We however excluded this population for the morphological and total-evidence analyses to prevent any bias presumably ascribable to strongly differing environmental conditions. Moreover, the incorporation of an outlier object in permutation tests can greatly inflate the type II error rate, making the test more conservative (especially for small samples; Legendre 2000).

5.5.2.1 Regression with ecological and landscape variables

Comparisons of interpopulation D_{pop} using distance-based regression allowed to assess the contribution of different variables on population differentiation, as well as testing their significance. This framework attempts to infer the interactions among populations through dispersal, linking the latter to ecological or landscape descriptors. Many variables were found to influence the craniometric differentiation of populations. Population abundance is important because larger populations are expected to be less affected by genetic drift (Allendorf & Leary 1986; Lande 1988), presumed to be the major cause of differentiation in isolated populations (Slatkin 1985; Berry 1986; Hanski & Kuitunen 1986). Other variables, such as edge habitat, do not have a direct influence on the composition of populations. Alterations in the microclimatic conditions at edges influence the composition of the vegetation, and differing microhabitat conditions can induce morphological changes due to varying environmental pressures (Murcia 1995). Most of these islands do not have a true “core” habitat, given their very small area. Nevertheless, the first few meters of shore on these islands are obviously representing different conditions than their center. On islands where population density can attain very high numbers (430 mice/ha: Drost & Fellers 1991), the use of all habitats may be required. Therefore, edge proportion should rather be

considered as a measure of varying environmental conditions than one affecting the interactions among populations.

Contrary to the results obtained with the ANOVA, island area does not appear to have a significant effect in the partial regression tests, however. This contradictory result probably arises from the prior adjustment of the matrices, as population status and area are strongly associated. Moreover, insularized rodent populations often exhibit very high population densities (the island syndrome: see review in Adler & Levins 1994), which might hamper the genetic drift. The effects of population size must then be interpreted cautiously, especially for mainland populations where populations were much smaller than on islands.

The islands located further from the mainland are clearly the most differentiated from the mainland ones, as confirmed by the statistical significance of isolation and remoteness. Isolation is a composite index of two descriptors: remoteness and mainland geometry. When considered separately, these two variables contribute differentially to dispersal mechanisms. Mainland geometry measures the inclination of small mammals to enter the water during dispersal, because they tend to go along the water line and avoid aquatic dispersal (Hanski & Peltonen 1988). However, a sharp angle (peninsula) could stimulate their diving and act as a wharf, enhancing the colonization probability to the nearby islands. Mainland geometry alone is barely significant when considered separately. Remoteness, however, appears to be more important and provides a significant relationship. It measures the length of the water barrier preventing small mice from reaching the islands. These two descriptors are not collinear ($r = -0.128$, $p > 0.25$) and can thus be used in combination to quantify the similarities among populations. The resulting isolation index was found to be the strongest predictor of population morphometric divergence. As it is expected to influence individual dispersal to islands, isolation is assumed to be inversely proportional to the amounts of gene flow in islands from mainland sources.

5.5.3 CRANIOMETRIC VS RAPD DATA

Interestingly, despite of the lack of a significant relationship between individual RAPD profiles and craniometric phenotype, the indices of population differentiation (D_{pop}) were congruent, indicating that both data provided compatible signals of population

differentiation. Splitsgraph representations can be useful for population studies, where the relationships among population can arise from multidirectional exchanges (Lessa 1990; Smouse 1998). The two splitsgraphs illustrate similar tendencies: 1) there is a small split separating insular from mainland populations; 2) sets of equally isolated populations generally tend to form groups; 3) no clear geographical structure arose from the network. Most of the variables inducing craniometric differences did not show a significant effect on RAPD markers. This may be due to the larger sample size for the craniometric study, or the lack of resolution of the RAPD markers. In this case, the use of more sensible markers (e.g. microsatellites) could increase the resolution and further clarify this issue. Otherwise these differences could reflect the effects of environmental variations on phenotype. The latter is most likely to be true for edge proportion; our data does not allow to discriminate between environmental and hereditary effects, however.

The total-evidence matrix confirmed the results previously obtained with the two types of data, where isolation and remoteness are still the strongest individual predictors of population differentiation. Contrary to the results obtained with craniometric data, the SAQ also contributes significantly to the explanation of the total-evidence D_{pop} matrix. This variable was the strongest predictor of RAPD D_{pop} , and the signal still holds after the data combination. In the multiple regression model, data combination clearly increased the amount of explained variance by a factor of two in comparison with the single data sets. This result supports the hypothesis that adding molecular and morphological information maximizes the content of evolutionary information (Hillis 1987; Sugg *et al.* 1997). Our results further demonstrate that smaller isolated populations share more similarities and are distinct from the larger-islands and mainland populations. The mainland probably acts as a source of dispersing animals to the islands (see also Hanski & Kuitunen 1986; Hanski *et al.* 1991), and we have shown that amounts of population genetic differentiation are associated with landscape configuration. As habitats are increasingly fragmented by human activity, conservation biology must take into account the dispersal capacity as well as landscape configuration to maximize the preservation of genetic diversity within species and minimize the need of human intervention (see Jaggi *et al.* 2000). Strategies based on such knowledge

will maximize the efficiency of conservation plans while minimizing the costs, allowing for a self-maintenance of genetic diversity in fragmented systems.

5.6 Acknowledgements

The authors are grateful to A. Bolduc and D. Dubé for field assistance, and to P. Paquin for constructive discussion and providing figure 5.1. The manuscript was improved through the valuable comments of N. Tessier. This work was supported by scholarships from the National Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) to P.-A. Landry, as well as by NSERC grant OGP0155251 to F.-J. Lapointe.

CHAPITRE 6

CONCLUSION

*Celui qui prend des risques peut perdre,
mais celui qui n'en prend pas perd toujours.*

Xavier Tartacover

D'entrée de jeu, il aurait pu paraître téméraire de chercher une relation structurelle dans la diversité génétique à une échelle spatiale aussi réduite. Néanmoins, les résultats présentés dans ma thèse montrent que l'on peut détecter des changements dans la composition et la structure de la variabilité génétique d'un ensemble de populations à l'intérieur d'une zone géographique très limitée. Évidemment, l'établissement d'une telle structure est conditionnel à la présence de barrières à la dispersion suffisamment efficaces pour altérer les mouvements d'individus entre les populations. Le défi suivant réside dans l'explication des mécanismes engendrant ces différences, en ayant recours à des variables explicatives décrivant la configuration spatiale du paysage. L'attaque de ce type de problématique à une échelle toujours plus fine nous permet de mettre l'accent sur les facteurs écologiques plutôt qu'historiques pour expliquer la différenciation des populations. Ces connaissances contribuent à mieux comprendre la microévolution des processus évolutifs liés à des facteurs environnementaux. Ces suppositions se sont avérées fructueuses dans le cadre de ce travail, puisque ma thèse montre des fluctuations dans la variation génétique observée à l'intérieur des populations, de même que sur la structure de cette variation entre populations; ces fluctuations sont significativement liées à plusieurs descripteurs du paysage.

6.1 Composition génétique: volet intrapopulationnel

La diversité génétique à l'intérieur des populations s'amenuise sous les effets de la dérive génétique (Berry & Jakobson 1975; Berry *et al.* 1978; Hanski & Kuitunen 1986; Ashley & Wills 1987). Les effets de ce facteur sont fonction de la taille reproductrice effective de la population, elle-même généralement corrélée au nombre d'individus (Allendorf 1983; Lande 1988; Meffe & Carrol 1997). Théoriquement, on s'attendrait alors à ce que le degré de diversité d'une population soit relié à son effectif. Or, autant d'un point de vue moléculaire que morphologique, on remarque l'absence de relation entre ces deux variables pour les populations insulaires du lac Duparquet. L'augmentation de la taille des populations sur les îles ne contribue pas à augmenter la diversité génétique, indiquant que les nombreux individus retrouvés sur les îles présentent un faible niveau de divergence. Dans le cas d'une population qui serait isolée de toute immigration, l'augmentation de son effectif ne

contribuera effectivement pas à l'accroissement de la diversité génétique: la diversité ne s'invente pas à cette échelle. À cause du grand potentiel reproducteur des souris du genre *Peromyscus* (Banfield 1977), une population fondée par un petit nombre d'individus peut engendrer une descendance nombreuse, sans pour autant élargir le bassin génique.

Par contre, les effets de la stochasticité génétique (dérive génétique) devraient être tempérés par l'augmentation de l'effectif des populations. De même, les risques d'extinction causée par la stochasticité démographique sont inversement reliés à la taille d'une population, contribuant à l'établissement de populations démographiquement plus stables (Lande 1988). Ces considérations pourraient aider au maintien de la diversité génétique en limitant les probabilités de goulot d'étranglement, par exemple. Mais si la taille de la population n'affecte pas la variabilité génétique, comme l'indiquent les résultats présentés précédemment, quelles sont les variables influençant cette caractéristique des populations insulaires?

Tant au niveau moléculaire que morphologique, il appert que la diversité génétique des populations est significativement liée au degré d'isolement des îles. Les résultats établis à partir de marqueurs moléculaires (RAPD) confirment que l'étendue de la diversité génétique suit une fonction inverse de la distance séparant une île de la terre ferme (l'accessibilité: chapitre 2). Ce résultat a été corroboré par les analyses craniométriques, où les îles plus isolées (moins accessibles) montrent un appauvrissement de la variabilité génétique (chapitre 3). Bien que définis à l'inverse l'un de l'autre, l'accessibilité et l'isolement mesurent la même réalité: la probabilité que des individus se dispersant atteignent une île. Les effets de la dispersion sont extrêmement importants, à cause du flux génique qui y est associé. Mes résultats suggèrent que les populations soumises à un flux plus grand soient celles montrant une diversité maximale. En contrepartie, les niveaux d'hétérogénéité génétique plus faibles observés dans les populations plus isolées peuvent être expliqués par un flux génique faible, qui ne permet pas de contrebalancer les effets de la dérive génétique (Slatkin 1987). Dans les cas d'isolement extrême, il est même probable que les populations présentes aient été établies par un nombre de colonisateurs très réduit, provoquant un effet fondateur menant à une différenciation très rapide (Mayr 1963; Barton & Charlesworth 1984; Berry 1986). Dans ce scénario, l'isolement réduit les probabilités que le flux génique vienne équilibrer la perte

de diversité par le biais l'arrivée de nouveaux disperseurs (effet rescousse: Brown & Koderick-Brown 1977); cet effet expliquerait la présence du gradient de diversité relié à l'isolement. Peu importe le mécanisme de différenciation, les populations isolées de la rive semblent plus vulnérables à la diminution de leur diversité génétique à cause de la probabilité réduite de dispersion. Cette relation indique l'importance du mouvement des individus des populations riveraines vers les îles. L'appauvrissement génétique des populations insulaires s'expliquerait donc par l'éloignement d'une source de colonisation à grand bassin génique. Dans les populations ouvertes, les quantités de flux génique élevées facilitent le maintien d'une grande diversité génétique par l'incorporation de nouveaux individus. En résumé, on peut conclure que c'est le flux génique, par le biais de la dispersion d'individus, qui semble être le principal facteur de maintien de la diversité à l'intérieur des populations.

La craniométrie a également mis en évidence l'importance de facteurs écologiques sur la différenciation des populations, qui se manifeste dans cette étude par la présence de compétiteurs (campagnol à dos roux, *Clethrionomys gapperi*). Dans un tel cas, la sélection locale découlant d'une utilisation partielle de l'habitat disponible pourrait induire une pression de différenciation (Soulé 1973). La présence de compétition directe entre campagnols et souris sylvestres est difficile à démontrer. Toutefois, de nombreuses études ont établi que les souris sont exclues des habitats occupés par les campagnols (Grant 1972; Morris 1996; Schulte-Hostedde & Brooks 1997; Stapp 1997; Manson *et al.* 1999). Des travaux antérieurs réalisés sur les îles du lac Duparquet ont montré qu'en absence de campagnol à dos roux, les populations de souris sylvestres présentaient une meilleure croissance démographique, un niveau de recrutement plus élevé, de même qu'une réduction de la taille corporelle (Boisvert 1991). En sympatrie, les souris sont reléguées aux habitats moins humides, dont la végétation est majoritairement herbacée et arbustive. Ces changements environnementaux peuvent induire des différences dans le phénotype, notamment lorsque la diète est modifiée (Lynch & Hayden 1996). Ces effets environnementaux ne se manifestent toutefois pas au niveau des RAPDs, suggérant que ces différences ne contribuent pas à la variation du bassin génique. Mais il est difficile de conclure à ce sujet, les RAPDs constituant des marqueurs généralement neutres (voir ci-dessous).

6.2 Structure génétique: volet interpopulationnel

6.2.1 INFLUENCE DE L'ISOLEMENT

En plus de présenter une diversité génétique intrapopulationnelle réduite, les populations isolées partagent plus de similitudes entre elles qu'avec les populations de la terre ferme. Cette tendance a été confirmée par les deux ensembles de données (chapitres 3 et 5). Cette constatation indique que la différenciation de ces populations semble suivre un patron directionnel, ce qui soulève deux hypothèses:

1) *Hypothèse de sélection*. Les populations isolées sont candidates à une forme de sélection directionnelle favorisant un phénotype "insulaire". Certains auteurs ont suggéré que les pressions de sélection opérant en milieu insulaire diffèrent de celles en milieu non-insulaire, particulièrement en ce qui a trait au processus de dispersion. En effet, le confinement induirait un mécanisme de sélection contre ce comportement (Van Valen 1971), puisque la dispersion à travers un habitat hostile augmente les risques de mortalité, réduisant le fitness des individus s'y aventurant (Tamarin 1977, 1978). Suivant cette logique, les individus plus sédentaires devraient avoir un meilleur succès reproducteur. Comme ce trait comportemental semble en partie héréditaire (Hilborn 1975; Beacham 1979), la proportion d'individus sédentaires devrait augmenter de génération en génération. D'autre part, l'insularisation semble également favoriser les individus plus dociles, à cause de l'augmentation de la densité de population. Dans ce contexte, les animaux plus agressifs allouent une part trop importante de leur énergie à défendre leur territoire et trop peu à la reproduction (Healey 1967; Sullivan 1977; Halpin & Sullivan 1978).

2) *Hypothèse de dérive historique*. Selon cette hypothèse, les similitudes observées entre populations insulaires ne seraient que le reflet de facteurs reliés à l'histoire et attribuable à l'ancestralité commune des populations insulaires. Les îles auraient été colonisées simultanément à une période antérieure, et n'auraient eu depuis qu'un minimum d'interactions avec d'autres populations insulaires ou avec la terre ferme.

Dans ces deux hypothèses, le lien entre le niveau de différenciation et le degré d'isolement indique que les îles moins isolées de la berge présentent plus d'échanges génétiques avec les populations insulaires. Cette relation suppose que c'est le flux génique

en provenance de ces populations sources qui agit en atténuant les différences causées par l'une ou l'autre des hypothèses formulées précédemment. Cette explication est cohérente avec les résultats obtenus dans l'étude de la diversité intrapopulation. Il convient d'ajouter que la présence de flux génique dans les populations insulaires semble invalider l'hypothèse de la dérive historique, puisque ces populations ne sont pas véritablement isolées. Par contre, du point de vue des marqueurs RAPD, il est difficile de conclure à la sélection car ces marqueurs sont en principe neutres. Il est donc difficile d'évaluer jusqu'à quel point ils peuvent être affectés par les pressions de sélection. Deux études, l'une effectuée sur des populations d'une espèce de poissons (*Dicentrarchus labrax*), l'autre sur des populations d'une espèce de Graminée (*Schizachyrium scoparium*), ont toutefois montré des différences de patrons de bandes RAPD causées par le type d'environnement plutôt que par l'isolement géographique (Caccone *et al.* 1997; Huff *et al.* 1998), impliquant une certaine valeur adaptative associée à ce type de marqueur. Cette caractéristique des RAPDs reste à approfondir.

6.2.2 DISTANCE AQUATIQUE ENTRE PAIRES DE POPULATIONS (SAQ)

Les données moléculaires, seules ou combinées aux données morphométriques, montrent que la divergence entre les populations est également reliée à la somme de la longueur des barrières aquatiques les séparant. Ce résultat supporte l'existence d'un potentiel d'interaction entre les populations insulaires. À première vue, cela semble indiquer qu'une certaine proportion d'individus passe d'une population à une autre, et que c'est la distance aquatique inter-îles qui constitue le meilleur indicateur de ces déplacements. Toutefois, l'interprétation de ces patrons de similitudes est plus complexe, étant donné que les chemins de dispersion testés par la variable SAQ incluent toujours un saut sur la terre ferme. Les souris à la nage ont effectivement tendance à rejoindre la masse terrestre la plus imposante en vue (Sheppe 1965), qui s'avère dans la majorité des cas la terre ferme. L'hypothèse du pont terrestre entre les îles apparaît donc la plus probable. Selon ce scénario, les souris traverseraient jusqu'à la rive, parcourraient la terre ferme et ces mêmes individus (où leurs descendants) pourraient ensuite atteindre d'autres îles. Ces échanges pourraient expliquer que les îles séparées par de courtes distances aquatiques transitent par la berge

soient soumises à de plus fortes interactions à cause de la plus grande probabilité de migrer de l'une à l'autre.

Intuitivement, le résultat montrant la différenciation des populations insulaires par rapport aux populations riveraines semble être en contradiction avec l'hypothèse de dispersion via les rives du lac. Ces deux idées sont pourtant réconciliables. Les populations insulaires sont tout de même substantiellement isolées, tel que souligné par la haute proportion de variance interpopulationnelle. Cela dit, les facteurs de différenciation locale et d'homogénéisation causée par le flux génique peuvent agir simultanément sur la diversité génétique populationnelle. Dans un tel cas, les deux facteurs peuvent avoir une contribution indépendante à l'explication des différences observées entre les populations. Ensuite, il ne faut pas oublier que dispersion n'implique pas nécessairement flux génique. La réduction de l'agressivité dans les populations insulaires augmente leur perméabilité au flux génique, facilitant le recrutement des immigrants. Toutefois, les populations riveraines ne présentent pas ces caractéristiques: il est possible que les individus migrant d'une île à la terre ferme ne soient pas nécessairement recrutés dans une population riveraine. Cette hypothèse de différence de perméabilité au flux génique mériterait un approfondissement, en utilisant un schéma expérimental spécifique; mes données ne permettent pas de tester ces suppositions.

Dans un autre ordre d'idée, cette relation avec la SAQ ne peut être dissociée d'une composante historique. En effet, la SAQ repose sur la somme des distances séparant les îles de la terre ferme se trouvant sur le chemin entre les deux îles. Cette variable peut être également interprétée comme la mesure de la plus courte distance séparant deux îles d'une source partagée de colonisation sur la rive. Dans un tel cas, elle serait le reflet de similitudes causées par une ancestralité commune (Mayr 1963; Berry & Jakobson 1975; Berry 1986). Le flux génique, engendré par les individus riverains qui se disperseraient vers les îles avoisinantes, contribuerait à l'augmentation de l'homogénéité génétique de deux populations desservies par une même source. L'effet de la variable SAQ ne permet donc pas de distinguer les effets de flux génique entre les îles de ceux causés par la dispersion d'individus riverains en provenance de la même population. Toutefois, cette variable souligne elle aussi l'importance de la dispersion sur la structure de la diversité génétique. La présence de relation génétique interpopulationnelle liées aux variables influençant la dispersion renforce

l'idée qu'il existe un flux génique suffisamment important entre les populations (Pounds & Jackson 1981; Tilley 1997).

Finalement, la comparaison des variables « isolement » et SAQ est intéressante. La comparaison de l'isolement entre deux populations inclut le calcul de la différence des distances aquatiques séparant chaque île de la rive la plus proche. Par opposition, la SAQ est la somme de ces distances aquatiques et la rive la plus proche, située entre ces deux îles. Ces deux descripteurs sont donc partiellement basés sur les mêmes types de données. Malgré cela, les deux variables ont des contributions indépendantes à la différenciation des populations, tel que démontré par les analyses de régression multiple et ne sont donc pas colinéaires. L'importance de leur contribution respective à l'explication des différences, additionnée à la petite échelle de cette étude, portent à croire que la contribution des facteurs historiques serait moindre (Bossart & Pashley Prowell 1998).

La migration de souris pour atteindre les îles peut se faire de multiples façons: radeaux de bois ou de glace, traversée des ponts de glace en hiver, ou plus simplement à la nage (Crowell 1973). La dispersion par radeaux est généralement rare, tandis que la dispersion sur glace est possible, mais limitée par des taux d'activité hivernale extrêmement réduits (Fairbairn 1978; Wolff & Durr 1986). De plus, le domaine vital hivernal des individus est extrêmement réduit (100m^2 : Metzgar 1979). Quant à la dispersion à la nage, elle est envisageable sur de courtes distances, surtout en eau douce (Sheppe 1965). Elle comporte toutefois un risque de mortalité élevé à cause de la prédation (Hanski 1986). En dépit de toutes ces difficultés, il semble y avoir des échanges génétiques non-négligeables entre les populations de souris sylvestres du lac Duparquet, témoignant de la dispersion des individus entre les populations. Ces résultats sont particulièrement intéressants et ouvrent plusieurs avenues de recherche, réitérant le potentiel des études de systèmes insulaires.

6.2.3 MORPHOLOGIE ET PLASTICITÉ

Au plan craniométrique, la proportion de lisière (*edge proportion*) retrouvée sur une île semble affecter la différenciation morphologique des populations. Les îles comportant des proportions de lisières comparables ont également tendance à être occupées par des populations morphologiquement plus similaires. L'habitat en bordure est soumis à des

conditions microenvironnementales différentes, modifiant la composition de l'habitat (Murcia 1995). Un parallèle peut être établi entre les effets de cette variable et la présence de compétiteurs, car en présence de campagnols les souris ont tendance à se retrouver dans les habitats de type lisière. Mais les effets de cette variable essentiellement environnementale sont éclipsés par ceux de la dispersion, lorsque testés simultanément avec la SAQ et l'isolement en régression multiple. La dispersion apparaît donc comme une force majeure de détermination de la structure de la variabilité génétique dans ce système insulaire.

6.3 Effet des expériences antérieures sur les îles du lac

Certaines îles du lac Duparquet ont déjà été le théâtre d'expériences comportementales sur les populations insulaires (Boisvert 1991). La conséquence indirecte de ces travaux est qu'un certain nombre de souris sylvestres ont déjà été translocalisées d'une île à une autre entre 1989 et 1993. Il n'est pas exclu que ces introductions aient pu avoir un impact sur la diversité génétique des populations qui ont été étudiées. Toutefois, seulement une île incluse dans ma thèse a subi des introductions (Pac-Man), et une seule autre a agi à titre de source d'individus (Luminée).

Au niveau intrapopulationnel, il est possible que ces mouvements aient engendré un flux génique non-naturel augmentant la diversité génétique à l'intérieur de la population de Pac-Man. Cependant, le nombre d'individus translocalisés est relativement faible (3 en 1989 et 4 en 1990) comparativement aux énormes densités retrouvées sur les îles. D'un point de vue intrapopulationnel, on s'attendrait à ce que ces introductions contribuent à majorer la variabilité génétique, et Pac-Man est effectivement une île où la diversité génétique est grande. Mais étant donné sa proximité de la rive, il est probable qu'elle soit soumise à un flux génique naturel relativement important, pouvant confondre les conséquences des translocalisations. Au niveau interpopulationnel, l'effet principal de ce flux artificiel serait de brouiller la structure naturelle des interactions entre populations. Les résultats présentés dans ma thèse mettent l'accent sur la dispersion en provenance des rives du lac, tandis que dans ces expériences les échanges n'ont eu lieu qu'entre les îles. Étant donné l'importance du flux génique dans l'explication des variations de la diversité génétique, je crois que l'impact des translocalisations peut être considéré comme négligeable. Pour supporter cette

affirmation, j'ajouterai que les analyses craniométriques incluant les îles Pac-Man et Luminée montrent que ces populations sont très différentes l'une de l'autre: s'il y a eu flux génique "artificiel", ses effets n'ont pas été suffisamment forts pour être détectés. Bien sûr, il est impossible d'exclure complètement la possibilité que les différences craniométriques observées dans la population Pac-Man aient été engendrées par les translocalisations. Toutefois, ces différences n'ont pas été révélées par les données moléculaires, sans compter que l'introduction d'individus en provenance d'autres populations devraient contribuer à l'homogénéisation de la population réceptrice, plutôt que de favoriser sa différenciation. Et finalement, les caractéristiques morphologiques particulières de la population Pac-Man (voir chapitre 5) ont mené à son exclusion des analyses morphométriques et des comparaisons avec les données RAPD.

6.4 La contribution des systèmes insulaires à l'étude de la fragmentation

La fragmentation peut être définie comme la réduction d'un habitat continu en deux ou plusieurs sections de superficies inférieures (McGarigal & McComb 1995; Young *et al.* 1996; Fahrig 1997). La plupart des paysages forestiers ont été altérés par les activités anthropiques (industries forestières, extraction minière, construction routière, agriculture et urbanisation), provoquant le morcellement des habitats et la réduction des zones habitables en îles entourées d'une matrice d'habitat sous-optimal (Rolstad 1991; Bolgers *et al.* 1997; Bayne & Hobson 1998; Harrison & Bruna 1999). Les effets de la fragmentation sur l'équilibre du paysage sont doubles, entraînant 1) la diminution du couvert d'habitat et 2) le morcellement de la superficie restante en secteurs dont la taille, la qualité et le degré d'isolement varient (Hanski 1998). La diminution du couvert d'habitat forestier altère la composition des communautés et des populations, démontrant l'influence de la quantité d'habitat sur la persistance des populations et espèces dans un paysage écologique donné (McGarigal & McComb 1995; Fahrig 1997; Trzcinski *et al.* 1999). Au niveau de la structure, la transformation des habitats naturels en secteurs habitables au degré d'isolement croissant constitue une préoccupation expansive en biologie de la conservation (Allendorf 1983; Turner 1989; Schumaker 1996). Effectivement, la composante spatiale et la configuration du paysage (assemblage des habitats) constituent des facteurs importants dans

la conservation de la biodiversité (Hanski 1998). À l'échelle des populations, les effets de la fragmentation de l'habitat se répercutent à deux niveaux: démographique et génétique, deux composantes reliées dans l'étude écologique des populations (Whitlock 1992). La réduction de la superficie d'habitat résulte en une réduction du nombre des populations, de leurs tailles ainsi que de l'augmentation du degré d'isolement. Ces conséquences ont accentué l'importance de la compréhension de la biologie des petites populations dans une optique de conservation (Lande 1988; Ellstrand & Elam 1993; Caughley 1994; Hedrick *et al.* 1996).

Ces réflexions ont stimulé la reprise de la recherche sur l'écologie des populations occupant un paysage fragmenté pour mieux comprendre les effets de l'isolement sur les populations (Gliwicz 1980; Forman & Godron 1981; Turner 1989; Bolgers *et al.* 1997). Conceptuellement, la fragmentation de l'habitat se traduit par une insularisation des populations, confinées à des secteurs habitables de différentes tailles (Blair 1950; Hansson 1991; Rolstad 1991; Harrison & Bruna 1999). Tandis que les opportunités d'étudier les effets à court terme de la fragmentation de l'habitat abondent, l'étude d'un système de populations occupant un paysage insulaire s'avère intéressant pour évaluer les effets de la fragmentation à long terme (Vucetich *et al.*, sous presse). Le système insulaire du lac Duparquet s'est formé il y a environ 8000 ans, lors du retrait des lac glaciaires. Les hauts niveaux de différenciation génétique observés entre populations insulaires, par opposition à l'homogénéité relative des populations continentales, suggèrent que les populations insulaires sont affectées par la fragmentation à long terme.

6.5 Objectifs de la conservation à long terme

Les ressources économiques et humaines impliquées dans les efforts de conservation de la biodiversité sont démesurément faibles comparativement aux besoins (Pimm & Raven 2000). Les plans de préservation d'espèces menacées sont souvent des programmes très coûteux dont la réussite n'est jamais garantie (Meffe & Carrol 1997). Les coûts associés au maintien de la biodiversité sont toujours évalués et connus, mais les coûts de la perte de diversité biologique sont inconnus, ignorés ou encore gravement sous-estimés (Costanza *et al.* 1997). Face à ces contraintes monétaires et politiques, la pratique de la biologie de la conservation se doit d'atteindre deux objectifs: 1) prévenir l'érosion de la diversité

biologique avant d'en arriver à une étape irréversible où la faune et la flore ne seront plus en mesure d'assurer l'équilibre des processus naturels et 2) maintenir des écosystèmes autosuffisants, limitant l'intervention humaine dans les activités de restauration et de conservation au strict minimum, limitant les coûts qui y sont associés.

À court terme, les conséquences démographiques de la fragmentation constituent la principale préoccupation des conservationnistes, afin de déterminer les probabilités d'extinction locale (Lande 1988; Wauter *et al.* 1994). À long terme, la conservation génétique visant le maintien des processus évolutifs prend également une importance capitale (Boyce 1992; O'Brien 1994; Bowen 1999). Dans la poursuite de cet objectif, il est essentiel de comprendre les effets de la réduction de la taille des populations sur leur potentiel génétique d'une part, mais également les conséquences de leur isolement en paysage fragmenté (Chambers 1983; Lande 1988; Wauters *et al.* 1994; Kareiva & Wennergren 1995; Hanski 1998). La compréhension des effets de la structure du paysage sur les paramètres écologiques liés à la génétique des populations permet de mieux comprendre les processus microévolutifs, en plus des effets des modifications environnementales causées par les activités humaines (van Noordwijk 1989).

Au plan de la diversité génétique, les objectifs de conservation incluent le respect de l'intégrité de l'histoire évolutive des populations, le maintien du potentiel adaptatif et le développement de la diversité future (Crozier 1997; Bowen 1999). La première étape de nombreux plans de conservation se résume à identifier les lignées ayant évolué séparément et à caractériser la structure entre ces lignées évolutivement significatives (*Evolutionarily Significant Unit*, ESU: Moritz 1994, 1995). Une ESU est constituée de populations formant un groupe monophylétique par rapport à l'ADN mitochondrial, et présentant des différences significatives au niveau de l'ADN nucléaire. Les ESUs devraient autant que possible être gérées indépendamment les unes des autres afin d'éviter de brouiller les relations historiques entre populations et respecter l'intégrité de l'histoire évolutive des populations (Moritz 1994). Deux ou plusieurs populations possédant une histoire commune, sans former un groupe monophylétique et disposant toujours de la capacité d'interagir, constituent une unité de gestion (MU, *Management Unit*). Contrairement aux ESUs, il est souhaitable de maintenir des échanges génétiques historiques entre les populations constituant une seule

MU, de façon à limiter la perte de diversité dans les populations la constituant, tout en limitant leur différenciation individuelle (Crozier 1997). Pour freiner la perte de diversité génétique à l'intérieur des populations, certains auteurs préconisent simplement d'augmenter la taille des populations isolées de façon à limiter l'inévitable dérive génétique (Simberloff 1988). Toutefois, il serait approprié d'utiliser les forces naturelles de différenciation génétique à l'intérieur des populations pour favoriser l'augmentation de la diversité entre les populations distinctes, tout en maintenant le niveau d'échange permettant l'élargissement du bassin génique (Chesser 1983, cité de Sugg *et al* 1997). Cet objectif ne peut être atteint qu'à condition de bien comprendre les processus affectant les variations génétiques à l'intérieur et entre les populations. Si les populations deviennent trop isolées et la dispersion des individus trop risquée, la seule façon de maintenir les échanges sera par la translocalisation d'individus, nécessitant l'intervention humaine (Haig *et al.* 1994; Hedrick 1995; Philippart 1995; Stockwell *et al.* 1996; Moritz 1999). Il serait de loin préférable d'éviter ces efforts et ces coûts en prévoyant des possibilités naturelles d'échanges entre populations, en réduisant la distance entre habitats favorables ou en établissant des corridors à la dispersion (Songer *et al.* 1997; Jaggi *et al.* 2000). Le succès maximal de ce type d'opération est conditionnel à une profonde compréhension des effets du paysage sur la dispersion et échanges entre les populations.

Mais d'un point de vue évolutionniste, la conservation doit également permettre la poursuite des processus évolutifs et le développement de la diversité future. Un scénario idéal inclurait la possibilité de prédire quels seront les groupes à la source d'une diversification maximale, ou encore les gènes qui favoriseraient une évolution plus rapide (Erwin 1991). Dans l'incapacité d'effectuer de telles prédictions, il convient de préserver le maximum de la biodiversité (Bowen 1999). À l'échelle des populations, il est impératif de comprendre les facteurs naturels pouvant influencer les processus évolutifs à une courte échelle temporelle afin d'assurer la poursuite des processus microévolutifs, et éventuellement la régénération de la diversité avec le temps.

Les résultats présentés dans ma thèse ne permettent pas directement la formulation de recommandations pragmatiques permettant d'élaborer des stratégies de conservation de la biodiversité: là n'était pas l'objectif de départ. Toutefois, ces travaux confirment les

changements draconiens dans la diversité génétique des petites populations isolées, et ce même à une échelle spatiale très réduite. De plus, ils montrent comment la configuration spatiale du paysage peut être utilisée de façon à maximiser la conservation de la diversité génétique par la promotion de la dispersion entre des zones habitables. La compréhension des effets de la fragmentation des habitats sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les processus évolutifs est cruciale pour mieux gérer l'expansion territoriale et l'exploitation des ressources naturelles par le genre humain. D'autres études sur l'effet de la réduction de la dispersion sont nécessaires, car toutes les barrières ne sont pas aquatiques. De plus, leur impact varie d'une espèce à l'autre, en fonction de la structure de l'habitat et d'une foule d'autres facteurs. Ces recherches méritent un support scientifique constant, car l'ensemble de la diversité génétique constitue une richesse qui se développe beaucoup trop lentement pour être considérée comme renouvelable.

RÉFÉRENCES

- Adler GH, Levins R (1994) The island syndrome in rodent populations. *Q. Rev. Biol.* **69**: 473-490.
- Adler GH, Wilson ML (1985) Small mammals on Massachusetts islands: the use of probability functions in clarifying biogeographic relationships. *Oecologia* **66**: 178-186.
- Adler GH, Wilson ML, DeRosa MJ (1986) Influence of island area and isolation on population characteristics of *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.* **67**: 406-409.
- Allendorf FW (1983) Isolation, gene flow and genetic differentiation among populations. In: *Genetics and conservation* (eds Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas WL), pp. 51-65. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park CA.
- Allendorf FW, Leary RF (1986) Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (ed Soulé ME), pp. 57-76. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Anderson PK (1970) Ecological structure and gene flow in small mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **26**: 299-325.
- Angers B, Bernatchez L, Angers A, Desgroseillers L (1995) Specific microsatellite loci for brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) reveals a strong population subdivision on microgeographic scale. *J. Fish Biol.* **47**: 177-185.
- Aoki S, Syono K (1999) Horizontal gene transfer and mutation: *Ngrol* genes in the genome of *Nicotiana glauca*. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* **96**: 13229-13234.
- Ashley M, Wills C (1987) Analysis of mitochondrial DNA polymorphisms among Channel island deer mice. *Evolution* **41**: 854-863.
- Atchley WR, Rutledge JJ, Cowley DE (1981) Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution* **35**: 1037-1055.
- Aubertin C, Vivien F-D (1998) *Les enjeux de la biodiversité*. Économica, Paris.
- Avise JC (1989) Gene trees and organismal histories: a phylogenetic approach to population biology. *Evolution* **43**: 1192-1208.
- Avise JC (1992) Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos* **63**: 62-76.
- Avise JC (1998) The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Mol. Ecol.* **7**: 371-379.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 489-522.
- Avise JC, Felley J (1979) Population structure of freshwater fishes I. Genetic variation of blue-gill (*Lepomis macrochirus*) populations in man-made reservoirs. *Evolution* **33**: 15-26.

- Avise JC, Shapira JF, Daniel SW, Aquadro CF, Lansman RA (1983) Mitochondrial DNA differentiation during the speciation process in *Peromyscus*. *Mol. Biol. Evol.* **1**: 38-56.
- Avise JC, Smith MH, Slander RK (1979) Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* VII. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species groups. *J. Mammal.* **60**: 177-192.
- Ayliffe MA, Lawrence GJ, Ellis JG, Pryor AJ (1994) Heteroduplex molecules formed between allelic sequences cause non-parental RAPD bands. *Nucleic Acids Res.* **22**: 1632-1636.
- Baccus R, Wolff JO (1989) Genetic composition of fluctuating populations of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *J. Mammal.* **70**: 592-602.
- Baker AJ (1992) Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendant New Zealand populations of chaffinches (*Fringilla coelebs*). *Evolution* **46**: 1784-1800.
- Baker AJ, Dennison MD, Lynch A, LeGrand G (1990) Genetic divergence in peripherally isolated populations of chaffinches in the Atlantic islands. *Evolution* **44**: 981-999.
- Baker AJ, Peck MK, Goldsmith MA (1990) Genetic and morphometric differentiation in introduced populations of common chaffinches (*Fringilla coelebs*) in New Zealand. *Condor* **92**: 76-88.
- Ball RM, Freeman S, James FC, Bermingham E, Avise JC (1988) Phylogeographic population structure of Red-winged Blackbirds assessed by mitochondrial DNA. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* **85**: 1558-1562.
- Bandelt HJ, Dress AWM (1992) Split decomposition: a new and useful approach to phylogenetic analysis of distance data. *Mol. Phylogenet. Evol.* **1**: 242-252.
- Banfield AWF (1977) *Les mammifères du Canada*. Les presses de l'Université Laval, Québec.
- Barton NH, Charlesworth B (1984) Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 133-164.
- Barton NH, Shpak M (2000) The effects of epistasis on the structure of hybrid zones. *Genet. Res.* **75**: 179-198.
- Bayne EM, Hobson KA (1998) The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Can. J. Zool.* **76**: 62-69.
- Beacham TD (1979) Dispersal tendency and duration of littermates during population fluctuations of the vole *Microtus townsendii*. *Oecologia* **42**: 11-22.
- Beardmore JA (1983) Extinction, survival and genetic variation. In: *Genetics and conservation* (eds Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas WL), pp. 125-151. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park CA.
- Begon M, Harper JL, Townsend RC (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*. – 3rd edition, Blackwell science, Oxford.
- Benkman CW (1993) Adaptation to single resources and the evolution of crossbills (*Loxia*) diversity. *Ecol. Monog.* **63**: 305-325.

- Bergeron Y, Leduc A, Ting-Xiang L (1997) Explaining the distribution of *Pinus* spp. in a Canadian Boreal insular landscape. *J. Veg. Sci.* **8**: 37-44.
- Berry RJ (1986) Genetics of insular populations of mammals, with special reference to differentiation and founder effects in British small mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* **28**: 205-230.
- Berry RJ, Jakobson ME (1975) Ecological genetics of an island population of the House mouse (*Mus musculus*). *J. Zool. Lond.* **175**: 523-540.
- Berry RJ, Jakobson ME, Peters J (1978) The House mice of the Faroe islands: a study in microdifferentiation. *J. Zool. Lond.* **185**: 73-92.
- Bielawski JP, Noack K, Pumo DE (1995) Reproducible amplification of RAPD markers from vertebrate DNA. *Biotechniques* **18**: 856-860.
- Bijlsam-Meeles E, van Delden W (1974) Intra- and inter-population selection concerning the alcohol dehydrogenase locus in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **247**: 369-371.
- Blair WF (1950) Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. *Evolution* **4**: 253-275.
- Boisvert P (1991) L'effet d'un supplément de nourriture sur des populations insulaires de petits mammifères. Mémoire de maîtrise #2930, UQAM.
- Bolgers DT, Alberts AC, Sauvajot RM, Potenza P, McCalvin C, Tran D, Mazzoni S, Soulé ME (1997) Response of rodents to habitat fragmentation in coastal Southern California. *Ecol. Appl.* **7**: 552-563.
- Borrwall C, Ebenman B, Jonsson T (2000) Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecol. Lett.* **3**: 131-136.
- Bossart JL, Pashley Prowell D (1998) Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 202-206.
- Bowditch BM, Albright DG, Williams J, Braun MJ (1993) The use of RAPD markers in comparative genome studies. *Methods Enzymol.* **224**: 294-308.
- Bowen BW (1999) Preserving genes, species or ecosystems? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Mol. Ecol.* **8**: S5-S10.
- Boyce MS (1992) Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **23**: 481-506.
- Brown JH, Koderick-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**: 445-449.
- Bryant EH (1974) On the adaptive significance of enzyme polymorphisms in relation to environmental variability. *Am. Nat.* **108**: 1-19.
- Bush GL (1994) Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends Ecol. Evol.* **9**: 285-288.
- Caccone A, Allegrucci G, Fortunato C, Sbordoni V (1997) Genetic differentiation within the European sea bass (*D. Labrax*) as revealed by RAPD-PCR assays. *J. Hered.* **88**: 316-324.
- Caetano-Anollès G, Bassam BJ, Gresshoff PM (1992) Primer-template interactions during DNA amplification fingerprinting with single arbitrary oligonucleotides. *Mol. Gen. Genet.* **235**: 157-165.

- Calhoun SW, Greenbaum IF (1991) Evolutionary implications of genic variation among insular populations of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus oreas*. *J.Mammal.* **72**: 248-262.
- Calhoun SW, Greenbaum IF, Fuxa KP (1988) Biochemical and karyotypic variation in *Peromyscus maniculatus* from western North America. *J. Mammal.* **69**: 34-45.
- Carson HL (1968) The population flush and its genetic consequences. In: *Population Biology and Evolution*. (ed Lewontin RC), pp. 123-137. Syracuse University Press, New York, NY.
- Carson HL, Templeton AR (1984) Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 97-131.
- Caughey G (1994) Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* **63**: 215-244.
- Chambers SM (1983) The process of extinction. In: *Genetics and conservation* (eds Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas WL), pp. 10-30. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park CA.
- Charlesworth B, Nordborg M, Charlesworth D (1997) The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations. *Genet. Res.* **70**: 155-174.
- Charlesworth B, Smith DB (1982) A computer model of speciation by founder effect. *Genet. Res.* **39**: 227-236.
- Chirhart SE, Honeycutt RL, Greenbaum IF (2000) Microsatellite markers for the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *Mol. Ecol.* **9**: 1669-1671.
- Chitty D (1967) The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* **2**: 51-78.
- Christian JJ (1970) Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science* **168**: 84-90.
- Cobb GP, Sands K, Waters M, Wixson BG, Dorward-King E (2000) Accumulation of heavy metals by vegetables grown in mine wastes. *Environ. Toxicol. Chem.* **19**: 600-607.
- Cook LM (1991) *Genetic and ecological diversity*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Costanza R, Darge R, Degroot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, Oneil RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Vandenbelt M (1997) The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- Crow JF, Kimura M (1970) *An introduction to populations genetic theory*. Harper & Row, New York.
- Crowell KL (1973) Experimental zoogeography: introduction of mice to small islands. *Am. Nat.* **107**: 535-558.
- Crozier RH (1997) Preserving the information content of species – Genetic diversity, phylogeny and conservation worth. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 243-268.
- Darwin CR (1859) *On the origins of species by means of natural selection*. – 1st edition, Murray & sons, London.

- Da Silva MNF, Patton L (1998) Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Mol. Ecol.* **7**: 371-379.
- Demeke T, Adams RP, Chibbar R (1992) Potential taxonomic use of Random Amplified Polymorphic DNA (RAPDs): a case study in *Brassica*. *Theor. Appl. Genet.* **84**: 990-994.
- Dice LR (1940) Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. *Am. Nat.* **74**: 212-221.
- Dickman CR (1987) Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *J. Appl. Ecol.* **24**: 337-351.
- Diffendorfer JE, Gaines MS, Holt RD (1995) Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology* **76**: 827-839.
- Dillon RT (1984) Geographical distance, environmental difference and divergence between isolated populations. *Syst. Zool.* **33**: 69-82.
- Dow MM, Cheverud JM (1985) Comparison of distance matrices in studies of population structure and genetic microdifferentiation: quadratic assignment. *Am. J. Phys. Anthropol.* **72**: 343-352.
- Drost CA, Fellers GM (1991) Density cycles in an island population of deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Oikos* **60**: 351-364.
- Ebenhard T (1991) Colonization in metapopulations: a review of theory and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 105-121.
- Ehrlich PR, Raven PH (1969) Differentiation of populations. *Science* **165**: 1228-1232.
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size – Implications for plant conservation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 217-242.
- Erwin TL (1991) An evolutionary basis for conservation strategies. *Science* **253**: 750-752.
- Estoup A, Solignac M, Cornuet JM, Goudet J, Scholl A (1996) Genetic differentiation of continental and island populations of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) in Europe. *Mol. Ecol.* **5**: 19-31.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**: 479-491.
- Fahrig L (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wildl. Manage.* **61**: 603-610.
- Fairbairn DJ (1977) The spring decline in deer mice: death or dispersal? *Can. J. Zool.* **55**: 84-92.
- Fairbairn DJ (1978) Dispersal of deer mice, *Peromyscus maniculatus*: proximal causes and effects on fitness. *Oecologia* **32**: 171-193.
- Feldman MW, Lewontin RC (1975) The heritability hang-up. *Science* **190**: 1163-1168.
- Fisher RA (1930) *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, New York, NY.
- Forman RTT, Godron M (1981) Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* **31**: 733-740.
- Foster JB (1964) Evolution of mammals on islands. *Nature* **202**: 234-235.

- Frankel OH (1974) Genetic conservation: our evolutionary responsibility. *Genetics* **78**: 53-65.
- Frankel OH, Soulé ME (1981) *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- Furrer RK (1973) Homing of *Peromyscus*. *J. Mammal.* **54**: 466-482.
- Futuyma DJ (1986) *Evolutionary biology* – 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Gaggiotti OE, Smouse PE (1996) Stochastic migration and maintenance of genetic variation in sink populations. *Am. Nat.* **147**: 919-945.
- Gaines MS, Diffendorfer JE, Tamarin RH, Whittam TS (1997) The effects of habitat fragmentation on the genetic structure of small mammal populations. *J. Hered.* **88**: 294-304.
- Gaines MS, McClenaghan LR (1980) Dispersal in small mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 163-196.
- Gallego FJ, Martinez I (1997) Method to improve reliability of Random-Amplified Polymorphic DNA markers. *Biotechniques* **23**: 663-664.
- Gavin TA, Sherman PW, Yensen E, May B (1999) Population genetic structure of the Northern Idaho ground squirrel (*Spermophilus brunneus brunneus*). *J. Mammal* **80**: 156-168.
- Ghilarov A (1996) What does 'biodiversity' mean – scientific problem or convenient myth? *Trends Ecol. Evol.* **11**: 304-306.
- Gill AE (1980) Evolutionary genetics of Channel Island *Peromyscus*. In: *The California Islands: Proceedings of a Multidisciplinary Symposium* (ed Power DM), pp. 719-743. Haagen, Santa Barbara, CA.
- Gillepsie JH (1966) The role of migration in the genetic structure of populations in temporally and spatially varying environments. 1. Conditions for polymorphism. *Am. Nat.* **109**: 127-135
- Gilpin M (1991) The genetic effective size of a metapopulation. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 165-175.
- Gilpin M, Soulé ME (1986) Minimum viable populations : processes of species extinction. In: *Conservation biology* (ed Soulé ME), pp. 19-34. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Gliwicz J (1980) Island populations of rodents: their organization and functioning. *Biol. Rev.* **55**: 109-138.
- Golub MS, Keen CL, Commisso JF, Salocks CB, Hathaway TR (1999) Arsenic tissue concentration of immature mice one hour after oral exposure to gold mine tailings. *Environ. Geochem. Health* **21**: 199-209.
- Golub MS, Macintosh MS, Baumrind N (1998) Developmental and reproductive toxicity of inorganic arsenic – Animal studies and human concerns. *J. Toxicol. Env. Health-Pt b-Crit. Rev.* **1**: 199-241.
- Gottfried BM (1979) Small mammal populations in woodlot islands. *Am. Midl. Nat.* **102**: 105-112.
- Gower JC, Legendre P (1986) Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients. *J. Classif.* **3**: 5-48.
- Grant PR (1972) Interspecific competition among rodents. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**: 79-106.
- Grant PR, Boag PT (1980) Rain fall on the Galapagos and the demography of Darwin's finches. *Auk* **97**: 227-244.

- Grant PR, Grant BR (1995) Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* **49**: 214-251.
- Grant V (1985) *The evolutionary process: a critical review of evolutionary theory*. Columbia University Press, New York, NY.
- Hadrys H, Balick M, Schierwater B (1992) Applications of Random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Mol. Ecol.* **1**: 55-63.
- Haig SM (1998) Molecular contributions to conservation. *Ecology* **79**: 413-425.
- Haig SM, Rhymer JM, Heckel DG (1994) Population differentiation in randomly amplified polymorphic DNA of Red-Cockaded Woodpeckers *Picoides borealis*. *Mol. Ecol.* **3**: 581-593.
- Haig SM, Bowman R, Mullins TD (1996) Population structure of Red-Cockaded Woodpeckers in South Florida – RAPDs revisited. *Mol. Ecol.* **5**, 725-734
- Halpin ZT, Sullivan TP (1978) Social interactions in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *J. Mammal.* **59**: 395-401.
- Hamblin MT, Veuille M (1999) Population structure among African and derived populations of *Drosophila simulans*: evidence for ancient subdivision and recent mixture. *Genetics* **153**: 305-317.
- Hanski I (1986) Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biol. J. Linn. Soc.* **28**: 23-36.
- Hanski I (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 17-38.
- Hanski I (1993) Dynamics of small mammals on islands. *Ecography* **16**:372-375.
- Hanski I (1994) Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol. Evol.* **9**: 131-135.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.
- Hanski I, Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 3-16.
- Hanski I, Kuitunen J (1986) Shrews on small islands: epigenetic variation elucidates population stability. *Holarc. Ecol.* **9**: 193-204.
- Hanski I, Peltonen A (1988) Island colonization and peninsulas. *Oikos* **51**: 105-106.
- Hanski I, Peltonen A, Kaski L (1991) Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus*. *Oikos* **62**: 48-58.
- Hanski I, Simberloff D (1997) Metapopulations dynamics: brief history and conceptual domain. In: *Metapopulation dynamics: ecology, genetics ang evolution* (eds Hanski I, Gilpin ME), pp. 27-42. Academic Press, San Diego, CA.
- Hansson L (1991) Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 89-103.
- Harrison S (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 73-88.

- Harrison S, Bruna E (1999) Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**: 225-232.
- Healey MC (1967) Aggression and self-regulation of population size in deer mice. *Ecology* **48**: 377-392.
- Hedrick PW (1992) Shooting the RAPDs. *Nature* **355**: 679-680.
- Herick PW (1995) Gene flow and genetic restoration – The Florida panther as a case study. *Conserv. Biol.* **9**: 996-1007.
- Hedrick PW, Ginevan ME, Ewing EP (1976) Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **7**: 1-32.
- Hedrick PW, Lacy RC, Allendorf FW, Soulé M (1996) Directions in conservation biology – Comments on Caughley. *Conserv. Biol.* **10**: 1312-1320.
- Henein K, Wegner J, Merriam G (1998) Population effects of landscape model manipulation on two behaviourally different woodland small mammals. *Oikos* **81**: 168-186.
- Hilborn R (1975) Similarities in dispersal tendency among siblings in four species of voles (*Microtus*). *Ecology* **56**: 1221-1225.
- Hillis DM (1987) Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 23-42.
- Hillis DM, Larson A, Davis SK, Zimmer EA (1990) Nucleic acids III: sequencing. In: *Molecular systematics* (eds Hillis DM, Moritz C), pp. 318-370. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Hillis DM, Mable BK, Moritz C (1996) Application of molecular systematics: the state of the field and a look to the future. In: *Molecular Systematics – 2nd edition* (eds Hillis DM, Moritz C, Mable BK), pp. 515-543. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Hollingsworth ML, Hollingsworth PM, Jenkins GI, Bailey JP, Ferris C (1998) The use of molecular markers to study patterns of genotypic diversity in some invasive alien *Fallopia* sp. (Polygonaceae). *Mol. Ecol.* **7**: 1681-1691.
- Howard WE (1949) Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of prairie deer mice on the George reserve, southern Michigan. *Contr. Lab. Vert. Biol.* **43**: 1-50.
- Howard WE (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.* **63**: 152-161.
- Huelsenbeck JP, Bull JJ and CW Cunningham (1996) Combining data in phylogenetic analyses. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 152-158.
- Huff DR, Quinn JA, Higgins B, Palazzo AJ (1998) Random amplified polymorphic DNA (RAPD) variation among native little bluestem [*Schizachyrium scoparium* (Michx.) Nash] populations from sites of high and low fertility in forest and grassland biomes. *Mol. Ecol.* **7**: 1591-1597.
- Huson DH (1998) Splitstree: analyzing and visualizing evolutionary data. *Bioinformatics* **14**: 68-73.
- Jaarola M, Tegelström H (1996) Mitochondrial DNA variation in the field vole (*Microtus agrestis*): regional population structure and colonization history. *Evolution* **50**: 2073-2085.

- Jaggi C, Wirth T, Baur B (2000) Genetic variability in subpopulations of the asp viper (*Vipera aspis*) in the Swiss Jura mountains: implications for a conservation. *Biol. Cons.* **94**: 69-77.
- Jarne P, Lagoda PJJ (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 424-429.
- Jolicoeur P (1963) The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* **19**: 497-499.
- Kaufman DW (1974) Adaptive coloration in *Peromyscus maniculatus*: experimental selection by owls. *J. Mammal.* **57**, 506-522.
- Kareiva P, Wennergren U (1995) Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**: 299-302.
- Keith TP, Tamarin RH (1981) Genetic and demographic differences between dispersers and residents in cycling and noncycling vole populations. *J. Mammal.* **62**: 713-725.
- Keyghobadi N, Roland J, Strobeck C (1999) Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnassius smintheus* (Papilionidae). *Mol. Ecol.* **8**: 1481-1495.
- Kidwell MG (1993) Lateral transfer in natural populations of eukaryotes. *Annu. Rev. Genet.* **27**: 235-256.
- Kim I, Phillips CJ, Monjeau JA, Birney EC, Noack K, Pumo DE, Sikes RS, Dole JA (1998) Habitat islands, genetic diversity and gene flow in a Patagonian rodent. *Mol. Ecol.* **7**: 668-678.
- Kimberling DN, Ferreira AR, Shuster SM, Keim P (1996) RAPD marker estimation of genetic structure among isolated northern leopard frog populations in the south-western USA. *Mol. Ecol.* **5**: 521-529.
- Kimura M (1983) *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- Kimura M, Weiss GH (1964) The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* **49**: 561-576.
- Kirby DH, Stephan W (1996) Multi-locus selection and the structure of variation at the white gene of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **144**: 635-645.
- Koh HS, Peterson RL (1983) Systematics studies of deer mice, *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia): analysis of age and secondary sexual variation in morphometric characters. *Can. J. Zool.* **61**: 2619-2628.
- Koljonen ML, Jansson H, Paaver T, Vasin O, Koskiniemi J (1999) Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1766-1780.
- Krebs CJ, Keller BL, Tamarin RH (1969) *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* **50**: 587-607.
- Krebs CJ (1978) A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* **56**: 2463-2480.
- Lacy RC, Lindemayer DB (1995) A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangerida : Marsupialia), in south-eastern Australia. II. Loss of genetic variation within and between subpopulations. *Biol. Cons.* **73**: 131-142.

- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* **241**:1455-1459.
- Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* **142**: 911-927.
- Lande R, Barrowclough GF (1987) Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: *Viable populations for conservation* (ed Soulé ME), pp. 87-123. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- Lande R, Shannon S (1996) The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution* **50**: 434-437.
- Landry PA, Lapointe FJ (1996) RAPD problems in phylogenetics. *Zool. Scr.* **5**: 283-290.
- Landry PA, Lapointe FJ (1999) The genetic heterogeneity of deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*) in an insular landscape. *Res Pop. Ecol.* **41**: 263-268.
- Landry PA, Lapointe FJ (2000) Landscape-dependent molecular variance and the genetic relationships among insular populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Submitted to *Biol. J. Linn. Soc* June 18th.
- Lansman RA, Avise JC, Aquadro CF, Shapira JF, Daniel SW (1983) Extensive genetic variation in mitochondrial DNA's among geographic populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Evolution* **37**: 1-16.
- Lapointe FJ (2000) How to account for reticulation events in phylogenetic analysis: a comparison of distance-based methods. *J. Classif.*, in press.
- Le Boulengé E, Legendre P, de le Court C, Le Boulengé-Nguyen P, Languy M (1996) Microgeographic morphological differentiation in muskrats. *J. Mammal.* **77**: 684-701.
- Legendre P, Lapointe F-J, Casgrain P (1994) Modeling brain evolution from behavior: a permutational regression approach. *Evolution* **48**: 1487-1499.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science B.V, Amsterdam.
- Legendre P, Vaudor A (1991) *The R package: multidimensional analysis, spatial analysis*. Distributed by the authors, Université de Montréal.
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **15**: 237-240.
- Levins R, Adler GH (1993) Differential diagnostics of island rodents. *Coenoses* **8**: 131-139.
- Lessa EP (1990) Multidimensional analysis of geographic genetic structure. *Syst. Zool.* **39**: 242-252.
- Lidicker WZ (1975) The role of dispersal in the demography of small mammals. In: *Small mammal: Productivity and dynamics of populations* (eds Petruszewicz K, Golley FB, Ryszkowski L), pp. 103-128. Cambridge University Press, New York, NY.
- Lomolino MV (1984) Immigrant selection, predation, and the distribution of *Microtus pennsylvanicus* and *Blarina brevicauda* on islands. *Am. Nat.* **123**: 468-483.
- Lomolino MV (1985) Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *Am. Nat.* **125**: 310-316.

- Loxterman JL, Moncrief ND, Dueser RD, Carlson CR, Pagels JF (1998) Dispersal abilities and genetic population structure of insular and mainland *Oryzomys palustris* and *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.* **79**: 66-77.
- Lugon-Moulin N, Brunner H, Balloux F, Hausser J, Goudet J (1999) Do riverine barriers, history or introgression shape the genetic structuring of a common shrew (*Sorex araneus*) population?. *Heredity* **83**: 155-161.
- Lynch JM, Hayden TJ (1996) Genetic influences on cranial form: variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **55**: 293-307.
- Lynch M, Milligan BG (1994) Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Mol. Ecol.* **3**: 91-99.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* **17**: 373-87.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Manly BFJ (1986) Randomization and regression methods for testing for associations with geographical, environmental and biological distances between populations. *Res. Pop. Ecol.* **28**: 201-218.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* **27**: 209-220.
- Manson RH, Ostfeld RS, Canham CD (1999) Response of a small community to heterogeneity along forest-old-field. *Landsc. Ecol.* **14**: 355-367.
- Maruyama T, Kimura M (1980) Genetic variation and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations are frequent. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* **77**: 6710-6714.
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, NY
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr E (1970) *Populations, species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- McCauley DE (1991) Genetic consequences of local population extinction and recolonization. *Trends Ecol. Evol* **6**: 5-8.
- McGarigal K, McComb WC (1995) Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecol. Monog.* **65**: 235-260.
- McGowan C, Howes LA, Davidson WS (1999) Genetic analysis of an endangered pine marten (*Martes americana*) population from Newfoundland using randomly amplified polymorphic DNA markers. *Can. J. Zool.* **77**: 661-666.
- Meffe GK, Carrol RC (1997) *Principles of conservation biology* – 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Mehlhop P, Lynch JF (1978). Population characteristics of *Peromyscus leucopus* introduced to islands inhabited by *Microtus pennsylvanicus*. *Oikos* **31**: 17-26.

- Merila J (1997) Quantitative trait and allozyme divergence in the greenfinch (*Carduelis chloris*, Aves, Fringillidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **61**: 243-266.
- Metzgar LH (1979) Dispersion patterns in a *Peromyscus* population. *J. Mammal.* **60**: 129-145.
- Mikko S, Andersson L (1995) Low major histocompatibility complex class II diversity in European and North American Moose. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* **346**: 369-378.
- Mitton JB (1978) Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations. *Nature* **273**: 661-662.
- Mitton JB (1994) Molecular approaches to population biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 45-69.
- Moilanen A, Smith AT, Hanski I (1998) Long-term dynamics in metapopulation of the American pika. *Am. Nat.* **152**: 530-542.
- Moritz C (1994) Defining "evolutionarily significant units" for conservation. *Trends. Ecol. Evol.* **9**: 373-375.
- Moritz C (1995) Uses of molecular phylogenies for conservation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* **349**: 113-118.
- Moritz C (1999) Conservation units and translocation: strategies for conserving evolutionary processes. *Hereditas* **130**: 217-228.
- Morris DW (1996) Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* **77**: 2352-2364.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implication for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 58-62.
- Murie J, Murie A (1931) Travels of *Peromyscus*. *J. Mammal.* **12**: 200-209.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.
- Nei M, Li WH (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* **76**: 5269-5273.
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* **29**: 1-10.
- Nesbø CL, Fossheim T, Vøllestad LA, Jakobsen S (1999) Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Mol. Ecol.* **8**: 1387-1404.
- Nevo E, Kirzhner V, Beiles A, Karol A (1997) Selection vs random drift: long-term polymorphism persistence in small populations (evidence and modelling). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* **352**: 381-389.
- Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* **4**: 355-364.
- Nusser JA, Goto RM, Ledig R, Fleischer RC, Miller MM (1996) RAPD analysis reveals low genetic variability in the endangered light-footed clapper rail. *Mol. Ecol.* **5**: 463-472.

- O'Brien SJ (1994) A role for molecular genetics in biological conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 5748-5755.
- Palmeirim JM (1998) Analysis of skull measurements and measurers – Can we use data obtained by various observers? *J. Mammal.* **79**: 1021-1028.
- Paterson S (1998) Evidence for balancing selection at the major histocompatibility complex in a free-living ruminant. *J. Hered.* **89**: 289-294.
- Patton JL, Da Silva MNF, Malcolm JR (1996) Hierarchical genetic structure and gene flow in three sympatric species of Amazonian rodents. *Mol. Ecol.* **5**: 229-238.
- Patton JL, Yang SY (1977) Genetic variation in *Thomomys bottae* : macrogeographic patterns. *Evolution* **31**: 697-720.
- Peltonen A, Hanski I (1991) Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology* **72**: 1698-1708.
- Pergams ORW, Lacy RC, Ashley MV (2000) Conservation and management of Anacapa Island deer mice. *Conserv. Biol.* **14**: 819-832.
- Philippart JC (1995) Is captive breeding an effective solution for the preservation of endemic species? *Biol. Cons.* **72**: 281-295.
- Pillay M, Kenny ST (1995) Anomalies in direct pairwise comparisons of RAPD fragments for genetic analysis. *Biotechniques* **19**: 694-698.
- Pimm SL, Raven P (2000) Biodiversity – Extinction by numbers. *Nature* **403**: 843-845.
- Pope LC, Sharp A, Moritz C (1996) Population structure of the yellow-footed rock-wallaby *Petrogale xanthopus* (Gray, 1854) inferred from mtDNA sequences and microsatellite loci. *Mol. Ecol.* **5**: 629-640.
- Potts WK, Manning CJ, Wakeland EK (1994) The role of infectious disease, inbreeding and mating preferences in maintaining MHC genetic diversity – An experimental test. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* **346**: 369-378.
- Pounds JA, Jackson JF (1981) Riverine barriers to gene flow and the differentiation of fence lizard populations. *Evolution* **35**: 516-528.
- Powell JR, Wistrand H (1978) The effect of heterogeneous environments and a competitor on genetic variation in *Drosophila*. *Am. Nat.* **112**: 935-947.
- Quinn JF, Hastings A (1987) Extinction in subdivided habitats. *Conserv. Biol.* **1**: 198-208.
- Rabouam C, Comes AM, Bretagnolle V, Humbert JF, Periquet G, Bigot Y (1999) Features of DNA fragments obtained by random amplified polymorphic DNA (RAPD) assays. *Mol. Ecol.* **8**: 493-503.
- Ralls K, Ballou J (1983) Extinctions: lessons from zoos. In: *Genetics and conservation* (eds Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas WL), pp. 164-184. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park CA.

- Ralls K, Brugger K, Ballou J (1979) Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science* **206**: 1101-1103.
- Redfield JA (1976) Distribution, abundance, size and genetic variation of *Peromyscus maniculatus* on the Gulf islands of British Columbia. *Can. J. Zool.* **54**: 463-474.
- Reid WV (1998) Biodiversity hotspots. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 275-280.
- Rieseberg LH (1996) Homology among RAPD fragments in interspecific comparisons. *Mol. Ecol.* **5**: 99-106.
- Robinson GR, Quinn JF (1998) Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Oecologia* **76**: 71-82.
- Rogers AR, Harpending HC (1983) Population structure and quantitative characters. *Genetics* **105**: 985-1002.
- Rohlf FJ, Schnell GD (1971) An investigation of the isolation-by-distance model. *Am. Nat.* **105**: 295-323.
- Rolstad J (1991) Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 149-163.
- Rowe JS (1972) *Forest regions of Canada*. Environnement Canada, Ottawa.
- Roy S, Simon JP, Lapointe FJ (2000) Determination of the origin of the cold-adapted populations of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli* [L.] Beauv.) in Eastern North America: a total-evidence approach using RAPD and DNA sequences. *Can. J. Bot.*, in press.
- Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly population. *Nature* **392**: 491-494.
- Sadleir RMFS (1965) The relationship between agonistic behavior and population changes in the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *J. Anim Ecol.* **34**: 331-352.
- Sarre S (1996) Habitat fragmentation promotes fluctuating asymmetry but not morphological divergence in two geckos. *Res. Pop. Ecol.* **38**: 57-64.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* **5**: 18-32.
- Schaffer WM, Tamarin RH (1973) Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. *Evolution* **27**: 111-124.
- Schlapfer F (1999) Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services. *Oikos* **84**: 346-352.
- Schluter D (1988) The evolution of finch communities on islands and continents: Kenya vs Galapagos. *Ecol. Monog.* **58**: 229-249.
- Schluter D, Grant PR (1984) Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *Am. Nat.* **123**: 175-196.
- Schneider S, Kueffer JM, Roessli D, Excoffier L (1997) *Arlequin ver. 1.1: A software for population genetic data analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

- Schulte-Hostedde AI, Brooks RJ (1997) An experimental test of habitat selection by rodents of Algonquin Park. *Can. J. Zool.* **75**: 1989-1993.
- Schumaker NH (1996) Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* **77**: 1210-1225.
- Seddon JM, Baverstock PR (1999) Variation on islands: major histocompatibility complex (*Mhc*) polymorphism in populations of the Australian bush rat. *Mol. Ecol.* **8**: 2071-2079.
- Seehausen O, van Alphen JM (1999) Can sympatric speciation by disruptive sexual selection explain rapid evolution of cichlid diversity in Lake Victoria. *Ecol. Lett.* **2**: 262-271.
- Selander RK, Johnson WE (1973) Genetic variation among vertebrate species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 75-91.
- Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* **31**: 131-134.
- Shaffer ML (1987) Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: *Viable populations for conservation* (ed Soulé ME), pp. 69-86. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- Sheppe W (1965) Dispersal by swimming in *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.* **46**: 336-337.
- Simberloff D (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 473-511.
- Slatkin M (1973) Gene flow and selection in a cline. *Genetics* **75**: 733-756.
- Slatkin M (1985) Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 393-430.
- Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* **236**: 787-792.
- Slatkin M (1991) Inbreeding coefficients and coalescence times. *Genet. Res.* **58**: 167-175.
- Smouse PE (1998) To tree or not to tree. *Mol. Ecol.* **7**: 399-412.
- Smouse PE, Long JC, Sokal RR (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Biol.* **35**: 627-632.
- Sokal RR (1979) Testing statistical significance of geographical variation patterns. *Syst. Zool.* **28**: 227-232.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry – The principles and practices of statistics in biological research*. 3rd edition, WH Freeman, NY, 887 pp.
- Somers KM (1986) Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Syst. Zool.* **35**, 359-368.
- Songer MA, Lomolino MV, Perault DR (1997) Niche dynamics of deer mice in a fragmented, old-growth-forest landscape. *J. Mammal.* **78**: 1027-1039.
- Soulé ME (1973) The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 165-187.
- Stapp P (1997) Community structure of shortgrass-prairie rodents: competition or risk of intraguild predation? *Ecology* **78**: 1519-1530.
- Stebbins GL, Ayala FJ (1981) Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science* **213**: 967-971.
- Stewart DT, Baker AJ (1994) Patterns of sequence variation in the mitochondrial D-loop region of shrews. *Mol. Biol. Evol.* **11**: 9-21.

- Stewart CN, Excoffier L (1996) Assessing population structure and variability with RAPD data : application to *Vaccinium macrocarpon* (American Cranberry). *J.Evol. Biol.* **9**: 153-171.
- Stewart CN, Porter DM (1995) RAPD profiling in biological conservation: an application to estimating clonal variation in rare and endangered *Iliamna* in Virginia. *Biol. Cons.* **74**: 134-142.
- Stewart WA, Dallas JF, Piertney SB, Marshall F, Lambin X, Telfer S (1999) Metapopulation genetic structure in the water vole, *Arvicola terrestris*, in NE Scotland. *Biol. J. Linn. Soc.* **68**: 159-171.
- Stickel LF (1946) The source of animals moving into a depopulated area. *J. Mammal.* **27**: 301-307.
- Stickel LF (1968) Home range and travels. In: *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (ed King JA). *Spec. Pub. Am. Soc. Mammal.* **2**: 373-411.
- Stockwell CA, Mulvey M, Vinyard GL (1996) Translocations and the preservation of allelic diversity. *Conserv. Biol.* **10**: 1133-1141.
- Stump DG, Holson JF, Fleeman TL, Nemecek MD, Farr CH (1999) Comparative effects of single intraperitoneal or oral doses of sodium arsenate or arsenite trioxide during *in utero* development. *Teratology* **60**: 283-291.
- Sugg, DW, Chesser, RK, Long JC (1997). Assessment of genetic information in morphometric traits: geographic patterns and evolutionary interpretation. *J. mammal.* **78**: 405-416.
- Sullivan J, Markert JA, Kilpatrick CW (1997) Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.* **46**: 426-440.
- Sullivan TP (1977) Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology* **58**: 964-978.
- Tamarin RH (1977) Dispersal in island and mainland voles. *Ecology* **58**: 1044-1054.
- Tamarin RH (1978) Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice. *Am. Nat.* **112**: 545-555.
- Tansley SA, Brown CR (2000) RAPD variation in the rare and endangered *Leucadron elimense* (Proteaceae): implications for their conservation. *Biol. Cons.* **95**: 39-48.
- Taylor RJ (1987) The geometry of colonization: 1. Islands. *Oikos* **48**: 225-231.
- Templeton AR (1980) The theory of speciation *via* the founder principle. *Genetics* **94**: 1011-1038.
- Templeton AR (1994) Biodiversity at the molecular genetic level – Experiences from disparate macroorganisms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci* **345**: 59-64.
- Tessier N, Bernatchez L (1999) Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Mol. Ecol.* **8**: 169-179.
- Tilley SG (1997) Patterns of Genetic differentiation in appalachian desmognathine salamanders. *J. Hered.* **88**: 305-315.
- Topping MG, Mili JS, Woolfenden BE (1997) Unsuccessful colonization of a naturally depopulated area by the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Can. Field-Nat.* **111**: 466-468.

- Trzcinski MK, Fahrig L, Merriam G (1999) Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecol. Appl.* **9**: 586-593.
- Turner MG (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 171-197.
- van de Zande L, Bijlsma R (1995) Limitations of the RAPD technique in phylogeny reconstruction in *Drosophila*. *J. Evol. Biol.* **8**: 645-656.
- van Noordwijk AJ (1989) Reaction norms in genetical ecology. *BioScience* **39**: 453-458.
- Van Horne B (1981) Demography of *Peromyscus maniculatus* populations in seral stages of coastal coniferous forest in southeast Alaska. *Can. J. Zool.* **59**: 1045-1061.
- Van Horne B (1982) Niches of adult and juvenile deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forest. *Ecology* **63**: 992-1003.
- Van Valen L (1971) Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution* **25**: 591-598.
- Vucetich LM, Vucetich JA, Joshi CP, Waite TA, Peterson RO (2000) Genetic (RAPD) diversity in *Peromyscus maniculatus* populations in a naturally fragmented landscape. *Mol. Ecol.*, in press.
- Wahlberg N, Moilanen A, Hanski I (1996) Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes. *Science* **273**: 1536-1538.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM (2000) Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* **84**: 346-352.
- Waser NM, Price MV, Shaw RG (2000) Outbreeding depression varies among cohorts of *Ipomopsis aggregata* planted in nature. *Evolution* **54**: 485-491.
- Wauters LA, Hutchinson Y, Parkin DT, Dhondt AA (1994) The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* **255**: 107-111.
- Weir BS (1996) Intraspecific differentiation. In: *Molecular systematics* – 2nd edition (Hillis DM, Moritz C, Mable BK), pp. 385-405. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Welsh J, McClelland M (1990) Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Res.* **18**: 7213-7218.
- Whitlock MC (1992) Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution* **46**: 608-615.
- Willett CS (2000) Evidence for directional selection acting on pheromone-binding proteins in the genus *Choristoneura*. *Mol. Biol. Evol.* **17**: 553-562.
- Williams JGK, Kubelik AR, Livak KJ, Rafalski JA, Tingey SV (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.* **18**: 6531-6535.
- Williams PH, Gaston KJ (1994) Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biol. Cons.* **67**: 211-217.
- Wilson CC, Hebert PDN, Reist JD, Dempson JB (1996) Phylogeography and postglacial dispersal of arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America. *Mol. Ecol.* **5**: 187-197.

- Wolff JO (1985a) Comparative population ecology of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* **63**: 1548-1555.
- Wolff JO (1985b) The effects of density, food, and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* **63**: 2657-2662.
- Wolff JO (1993) Does the "Chitty effect" occur in *Peromyscus*? *J. mammal.* **74**: 846-851.
- Wolf JO, Durr DS (1986) Winter nesting behavior of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *J. Mammal.* **67**: 409-412.
- Wright S (1937) The distribution of gene frequencies in populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **23**: 307-320.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* **28**: 114-138.
- Wright S (1951) The genetic structure of populations. *Annu. Eugen.* **15**: 323-354.
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 413-418.

“... the preservation of any of these objects (genes, species or ecosystems) alone is futile. Perpetuating species without ecosystems makes as much sense as preserving ecosystems without species. Perhaps the solution to this dispute includes the recognition that conservation is not about protecting objects, it is about protecting a process: life. Conservation is based on a mandate to maintain the threads of life as they arrive from the past, abide in the present and depart for the future. Under the temporal perspective outlined above, the disciplines of systematics, ecology, and evolution each contribute uniquely and irreplaceably to conservation.”

Brian W. Bowen (1999)