

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

**La diversité génétique du mulet à cornes dans un contexte de conservation :
Rôle des interconnexions et des barrières sur la dispersion des individus**

Par
Joëlle Boizard

Département de Sciences biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en sciences biologiques

Août 2008

© Joëlle Boizard, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

**La diversité génétique du mulet à cornes dans un contexte de conservation :
Rôle des interconnexions et des barrières sur la dispersion des individus**

Présenté par :

Joëlle Boizard

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Daniel Boisclair.....président-rapporteur
Hélène Glemet.....membre du jury
Bernard Angers.....directeur de recherche
Pierre Magnan.....directeur de recherche

Août 2008

Résumé

La dispersion des espèces de poissons sur un territoire est régie par différents facteurs historiques et contemporains, comme par exemple les conséquences de la dernière glaciation, la connectivité des réseaux hydrographiques actuels ou l'activité humaine. Parmi ces facteurs, le rôle des interconnexions intermittentes entre les réseaux hydrographiques a parfois été soupçonné, mais n'a jamais été étudié. Un modèle idéal pour démontrer ce rôle des interconnexions dans la dispersion d'une espèce de poisson est le mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*) de la Réserve faunique de la Mastigouche (RFM). Le mulot à cornes se retrouve dans des sections du réseau hydrographique en amont de plusieurs barrières à sa dispersion, laissant présager une intervention humaine. L'analyse de la géomorphologie de la RFM a permis de détecter plusieurs interconnexions entre les réseaux hydrographiques. Ces interconnexions forment des routes alternatives permettant de contourner les barrières à la dispersion du mulot. L'analyse de la structure génétique des populations de mulot en fonction du réseau permanent et des interconnexions a permis de démontrer que ces routes alternatives ont pu jouer un rôle crucial dans la dispersion naturelle de ce poisson en amont de plusieurs obstacles infranchissables. En conclusion, la structure génétique des populations de mulot dans la RFM concorde avec une dispersion naturelle, sans avoir recours aux interventions humaines. Vue l'importance des interconnexions entre réseaux distincts dans la dispersion des poissons, ce facteur devrait être pris en compte dans de futures études de conservation et dans la restauration d'habitats d'eau douce.

Mots-clés : dispersion, interconnexions, barrières à la dispersion, structure génétique, *Semotilus atromaculatus*

Summary

The dispersion of fish species on a territory is regulated by numerous historical and contemporary factors such as consequences of the last glaciations, connectivity of contemporary hydrographic network or human intervention. In addition to these factors, temporary interconnections between hydrographic networks were suspected to play a role in dispersion of some fish species, but this role was never studied. An ideal model to investigate the role of interconnections in fish dispersion is the creek chub (*Semotilus atromaculatus*) in the Mastigouche Wildlife Reserve (MWR). This species is found upstream of several barriers to dispersion in all hydrographic networks of MWR and human interventions were suspected to have played a role in this unusual distribution. Analyses of the geomorphology of MWR allowed the detection of several interconnections between hydrographic networks. These interconnections formed alternative routes that circumvent barriers to dispersion of creek chub. Analyses of genetic structure in function of permanent and temporary hydrographic networks confirmed the role of these alternative routes in natural dispersion of creek chub upstream several barriers. In conclusion, the genetic structure of creek chub populations inside RFM suggests a natural dispersion where no human interventions are required. Because of their important role in fish dispersion, interconnections between distinct drainage systems must be incorporated in future studies of conservation and in restoration of freshwater habitats.

Key words : dispersion, interconnections, dispersal barriers, genetic structure, *Semotilus atromaculatus*

Table des matières

Résumé	iii
Summary	iv
Table des matières	v
Liste des tableaux	viii
Liste des figures	ix
Liste des sigles et abréviations	x
Dédicace.....	xii
Remerciements	xiii
1. Introduction	1
1.1 Dispersion des espèces aquatiques	2
1.1.1 Dispersion post glaciaire	3
a- Effet des glaciations	4
b- Réseaux proglaciaires	4
c- Mers proglaciaires	5
d- Redirection des bassins de drainage	6
1.1.2 Dispersion contemporaine	6
a- Réseaux hydrographiques actuels	7
b- Intervention humaine	8
c- Interconnexions	10
1.2 Génétique et géographie	11
1.2.1 Structure génétique	12
a- Isolation par la distance	12
b-Effet fondateur	13
1.2.2 Influence de la géographie sur la structure génétique	14
a- Connectivité	15
b- Cas spécifique des barrières	15
1.3 Objectif	16

1.3.1 Identification des barrières et interconnexions -----	17
1.3.2 Caractérisation de la structure génétique des populations -----	18
1.3.3 Corrélations entre les composantes géographique et génétique -----	20
1.4 Site d'étude et modèle biologique -----	21
1.4.1 Site d'étude -----	21
1.4.2 Modèle biologique -----	22
2 Article : Effects of dynamic landscape elements on fish dispersal: the example of creek chub -----	24
Accord des coauteurs-----	25
Abstract -----	26
2.1 Introduction -----	27
2.2 Material and Methods -----	29
2.2.1 Study site and biological model -----	29
2.2.2 Assessment of barriers and interconnections -----	29
2.2.3 Sampling and DNA analyses -----	30
2.2.4 Characterization of population diversity -----	31
2.2.5 Effects of barriers and interconnections on fish dispersal -----	32
2.3 Results -----	33
2.3.1 Barriers and interconnections -----	33
2.3.2 Characterization of populations -----	37
2.3.3 Genetic structure -----	37
2.3.4 Network analyses -----	41
2.4 Discussion -----	43
2.4.1 Role of permanent network and interconnections -----	43
2.4.2 Dispersion of creek chub -----	45
2.4.3 Conservation perspectives -----	48
2.5 Acknowledgements -----	49

3. Discussion	50
3.1 Méthode d'inférence des barrières et interconnexions	51
3.2 Rôle des interconnexions	53
3.3 Migration asymétrique	54
3.4 Statut introduit ou natif	56
3.5 Perspectives	57
4. Références	59

Liste des tableaux

- Table 1 :** Characteristics of the study lakes. The sample size (n), number of alleles (A), corrected allele richness (A_c), number of polymorphic loci (P), Nei's gene diversity (H_E) and altitude (m) for each population are given. ----- 34
- Table 2 :** AMOVA results for the three groups without admixed populations. d.f.= degrees of freedom. ----- 38
- Table 3 :** Genetic diversity of the three groups with admixed populations excluded. The number of alleles (A), corrected allele richness (A_c), number of private alleles, number of polymorphic loci (P) and Nei's gene diversity (H_E) are given for each group. -----40
- Table 4 :** Results of the constrained trees and correlation with or without interconnections. Sums of squares (SS) and correlations for genetic distances in relation to topology and waterway distances are given. AB, CD and DC refer to interconnections between drainages used for the alternate hydrographic system. ----- 43

Liste des figures

- Figure 1.1 :** Limites maximales de la mer de Champlain lors de la dernière glaciation et emplacement de l'actuelle Réserve faunique de la Mastigouche-----22
- Figure 1.2 :** Distribution du mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*) dans la Réserve faunique de la Mastigouche-----23
- Figure 2.1 :** Location of the study site and lakes. Drainages are identified by capital letters. Arrows indicate flow direction.----- 35
- Figure 2.2 :** Distribution limit, genetic diversity (gene diversity: H_E) and structure (level of population differentiation) of creek chub populations. Impassable waterfalls are identified by a small letter and a number while interconnections are identified by the two capital letters of the drainages they join. The gradient slope is defined as 10 degrees or more over a distance of 30 m. The dotted zone is the upper limit of extension of the Champlain Sea (see text).----- 36
- Figure 2.3 :** Relationships among populations of the three groups as determined by rooted NJ trees a) with all populations; b) without admixed populations. Only bootstrap values > 50% are indicated.-----39
- Figure 2.4 :** Correlation between altitude and Nei's gene diversity (H_E). The dashed line represents the correlation when considering all populations while the solid line is the correlation for populations from groups II and III only.---42

Liste des sigles et des abréviations

α	Alpha value
A	Allele richness
A_c	Corrected allele richness
$^{\circ}\text{C}$	Degré Celsius
d.f.	Degree of freedom
DNA	Deoxyribonucleic acid
dNTP	Deoxynucleotid triphosphate
e.g.	Exempli gratia (par exemple)
Fct	Indice de diversité entre groupes de populations
Fig.	Figure
Fsc	Indice de diversité à l'intérieur d'un groupe de population
Fst	Indice de diversité inter-population
GIS	Geographical information system
H_E	Diversité génétique de Nei (1987)
H_O	Observed heterozygosity
I	Group I
II	Group II
III	Group III
i.e.	Id est (c'est-à-dire)
km	Kilomètre
L	Litre
$\ln P(D)$	Estimated natural logarithm probability of data
m	Meter
min	Minute
mmol	Micromole
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune
MWR	Mastigouche wildlife reserve
n	Sample size

ng	Nanogramme
NJ	Neighbour-joining
p	Probabilité
P	Number of polymorphic loci
PCR	Polymerase chain reaction
r	Coefficient de corrélation
R.	River
Rhca	<i>Rhinichthys cataractae</i>
RFM	Réserve faunique de la Mastigouche
s	seconde
Seat	<i>Semotilus atromaculatus</i>
SIG	Système d'information géographique
SS	Sum of squares
St.	Saint
Taq	<i>Thermus aquaticus</i>
µL	Microlitre
%	Pourcentage

**" Ce n'est pas parce que les choses sont difficiles
que nous n'osons pas, c'est parce que nous
n'osons pas qu'elles sont difficiles. "**

Sénèque

Remerciements

Les deux premières personnes que je tiens à remercier sont mes directeurs de recherche, Bernard Angers et Pierre Magnan, qui m'ont tous deux grandement soutenue lors de ma maîtrise. Ils m'ont tous deux donné la chance de concrétiser mon projet de recherche qui n'était, au début, qu'une idée émise au hasard de mes réflexions.

Je remercie aussi Philippe Girard et Frédéric Cyr qui m'ont tous deux été d'une grande aide sur le terrain. Je remercie tous les membres du laboratoire Angers, qui sont devenus plus des amis que des collègues, pour le partage de leurs connaissances et expérience en laboratoire et pour leur soutien moral. Y a-t-il un seul jour de ma maîtrise où nous n'avons pas ri ensemble au laboratoire?

Merci aussi à mes amis et à ma famille qui m'ont soutenue même si mon projet de recherche pouvait parfois leur paraître étrange. Merci à tous les professeurs du baccalauréat et des cycles supérieurs qui m'ont fourni les outils nécessaires pour me rendre jusqu'ici.

1. Introduction

1.1 Dispersion des espèces aquatiques

La dispersion des espèces est un sujet grandement étudié dans plusieurs domaines de la biologie dont l'écologie, la génétique des populations et la conservation. La connaissance des différents mécanismes régissant la dispersion d'une espèce peut guider les efforts de restauration et/ou de conservation des communautés naturelles dans les milieux perturbés. Elle peut aussi aider à choisir les méthodes appropriées pour limiter la propagation d'espèces introduites. La dispersion peut être étudiée sur deux facettes, soit au niveau écologique, soit au niveau génétique. Par dispersion écologique, on entend le mouvement d'un individu d'un endroit à l'autre tandis que par dispersion génétique, on sous-entend un déplacement d'individus d'une population à une autre, suivi par une reproduction réussie dans la population d'accueil, donc un échange de matériel génétique (dans Johnson et Gaine 1990). Quant à la migration, elle serait plus précisément un mouvement dirigé, généralement cyclique et prévisible, exécuté par des individus ou groupes d'individus à l'intérieur d'un temps donné dans une génération (dans Johnson et Gaines 1990).

De nombreuses études sur la dispersion des espèces aquatiques, en particulier chez les poissons, peuvent être répertoriées dans la littérature scientifique, que ce soit du point de vue écologique ou génétique (Jungwirth *et al.* 1998; Matthews et Robison 1998; Adams *et al.* 2001; Cook *et al.* 2002; Bryan *et al.* 2005; Lindholm *et al.* 2005; Rahel 2007). L'intérêt des espèces aquatiques dans ce type d'étude est leur association obligatoire à l'eau. Un poisson ne se déplacera pas entre deux réseaux hydrographiques si aucun cours d'eau ne les relie, à moins d'intervention humaine. Cette caractéristique intrinsèque du milieu aquatique donne l'opportunité de déduire plus facilement l'histoire de colonisation ou les routes possibles de dispersion des espèces aquatiques que celles des espèces terrestres. Plusieurs facteurs doivent être pris en compte dans ce genre d'étude dont la présence de lacs, de réseaux et mers proglaciaires et les changements dans les bassins de drainages lors des dernières

glaciations, la connectivité des réseaux actuels, les interventions humaines et la présence d'interconnexions intermittentes.

1.1.1 Dispersion post glaciaire

Suite à la glaciation du Wisconsin, une grande partie de l'Amérique du Nord, dont le Québec, était recouverte par des glaciers, empêchant la présence de la plupart des formes de vie sur cette partie du continent. Environ 15000 à 8000 ans avant aujourd'hui, le retrait progressif de ces glaciers a rouvert les territoires à la colonisation des espèces à partir des refuges glaciaires situés au sud et à l'ouest de la péninsule québécoise. L'étude de la répartition des espèces de poissons laisse entrevoir cette tendance de colonisation du sud vers le nord et de l'ouest vers l'est par une perte de diversité spécifique dans les territoires les plus tardivement libérés des glaces (Legendre et Legendre 1984; Wilson et Hebert 1996).

Cette dispersion proglaciaire fut façonnée par divers processus reliés au retrait des glaciers. Ces processus ont modelé autant la structure spécifique des communautés que la structure génétique des populations, laissant, sur les espèces aquatiques, une empreinte décelable entre les bassins de drainage à grande échelle (Bernatchez et Wilson 1998; Grant 1998; Hewitt 2000; Turgeon et Bernatchez 2001; Costello *et al.* 2003; Fraser et Bernatchez 2005; Gagnon et Angers 2006; Girard et Angers 2006b; Stepiens *et al.* 2007). Les grandes quantités d'eau douce générée par la fonte des glaciers ont formé divers réseaux et lacs proglaciaires utilisés par les poissons pour coloniser les terres nouvellement libérées (McAllister *et al.* 1988; Rempel et Smith 1998; Dykes *et al.* 2005). De plus, le poids exercé par les glaciers sur les terres abaissait ces dernières sous le niveau actuel de la mer, conduisant à la formation de mers proglaciaires qui constituèrent soit une voie de colonisation pour les espèces euryhalines, soit un obstacle pour les espèces sténohalines. Le retrait des glaciers a aussi amené un redressement isostatique des terres abaissées par le poids des glaces, provoquant la redirection de plusieurs réseaux hydrographiques.

a- Effet des glaciations

À grande échelle, les routes de dispersion ou processus de dispersion ont été largement étudiées pour comprendre la colonisation des écosystèmes aquatiques par les espèces actuelles. Dans le cas du Québec, la dernière glaciation a profondément marqué la répartition des espèces et la structure génétique des populations. Cette marque historique doit être prise en compte lors d'études sur de larges territoires chevauchant plusieurs bassins de drainage. Tel que mentionné précédemment, les espèces aquatiques ont suivi la ligne de retrait des glaciers pour coloniser les territoires nouvellement ouverts. Ce patron historique de colonisation se reflète autant dans la structure génétique des espèces que dans la diversité génétique entre et à l'intérieur des populations naturelles à travers les bassins de drainage (Grant 1998; Hewitt 2000; Turgeon et Bernatchez 2001; Stepiens *et al.* 2007). En général, à l'intérieur d'une espèce de poisson, les populations des régions ayant subi les glaciations posséderont une diversité génétique plus faible que les populations des régions sans glaciations (Bernatchez et Wilson 1998). Cette faible diversité génétique est due à la colonisation des territoires nouvellement ouverts par de petits groupes d'individus, porteurs seulement d'une partie de la diversité génétique de leur population d'origine. De plus, ces populations des anciennes régions glaciaires présenteront un temps de divergence plus court que celles des régions sans glaciation, ce qui est propre à des populations plus jeunes (Bernatchez et Wilson 1998).

b- Réseaux proglaciaires

Tout au long du retrait des glaciers, l'eau de fonte formait des réseaux hydrographiques proglaciaires souvent orientés selon un axe longitudinal et donnant l'accès aux territoires nouvellement libérés de l'emprise des glaces. À l'aide de ces réseaux hydrographiques, les espèces aquatiques quittèrent les différents refuges glaciaires comme ceux du Mississippi et de l'Atlantique et colonisèrent les plans d'eau nouvellement créés (McAllister *et al.* 1988; Rempel et Smith 1998; Dykes *et*

al. 2005). Gagnon et Angers (2006) ont retracé cette grande tendance de dispersion pro- et post-glaciaire du sud vers le nord dans le patron génétique de quelques espèces de poissons cohabitant sur un grand territoire. Ils ont noté que cette tendance était indépendante des réseaux hydrographiques actuels et constituait un artefact de la colonisation passée des espèces. Un signal similaire a été identifié pour les Corégones (*Coregonus*), mais il s'estompe dans les analyses portant sur des territoires plus restreints (Turgeon et Bernatchez 2001).

c- Mers proglaciaires

Le poids des glaciers ayant abaissé le continent sous le niveau de la mer, des incursions salines sont survenues à l'intérieur des terres. Ces incursions ont formé les différentes mers proglaciaires dont la mer de Champlain qui couvrait les vallées actuelles de l'Outaouais, du moyen Saint-Laurent et du lac Champlain (Ochietti *et al.* 2001). Pour les poissons euryhalins comme les salmonidés, la présence de ces mers constituait une opportunité de colonisation des hauts plateaux du bouclier canadien autrement inaccessibles en raison de leur altitude et de leur configuration (McAllister *et al.* 1988; Rempel et Smith 1998). D'un autre côté, l'absence des cyprinidés, poissons dulcicoles, sur les hauts plateaux du bouclier canadien serait due à la présence de ces mers proglaciaires qui constituaient un obstacle à leur dispersion (Lacasse et Magnan 1993). Le patron génétique du naseux des rapides (*Rhinichthys cataractae*) illustre bien l'obstacle que constituait la mer de Champlain autant pour la dispersion vers le nord que pour la colonisation des cours d'eau immergées par cette mer (Girard et Angers 2006b). Les naseux venus du refuge du Mississippi ont colonisé les abords de la mer de Champlain tandis que ceux du refuge de l'Atlantique étaient bloqués au sud de cette mer. Puis avec le retrait de la mer, les naseux ont pu coloniser les réseaux anciennement immergés sur les berges du fleuve Saint-Laurent.

d- Redirection des bassins de drainage

Un autre processus important de dispersion proglaciaire des poissons est la redirection des réseaux hydrographiques due au redressement isostatique subi par le continent suite au retrait des glaciers. Le redressement isostatique a changé le cours de nombreuses rivières qui coulent actuellement vers la baie d'Ungava et l'Atlantique et devaient couler vers l'ouest lors de la dernière glaciation (Legendre et Legendre 1984). Le même phénomène est présumé en Europe dans les terres de basses altitudes pour expliquer les patrons de colonisation historique des espèces dans les régions anciennement couvertes par les glaciers (Reusch *et al.* 2001). Au Québec, la colonisation du lac Mistassini lors de sa formation est un cas type de la colonisation séquentielle découlant de cette redirection des réseaux hydrographiques. Deux groupes génétiquement différents d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) ont colonisé ce lac selon la direction d'écoulement de ses eaux vers le reste du réseau hydrographique. Le premier groupe a utilisé une connexion venant du sud pour coloniser le lac tandis que le second groupe a profité d'une redirection du drainage vers l'ouest (Fraser et Bernatchez 2005). La redirection des réseaux hydrographiques a divisé les cours d'eau du Québec en deux grands bassins versants, soit celui de la baie d'Hudson et celui de l'océan Atlantique, isolant par le fait même les populations autrefois connectées et permettant une divergence entre les populations originaires des mêmes refuges glaciaires.

1.1.2 Dispersion contemporaine

Le rôle des facteurs propres au paysage est frappant dans le cas des espèces aquatiques généralement confinées au milieu dulcicole à moins d'intervention extérieure. Sur de grands territoires, les facteurs historiques expliquent mieux la structure des communautés et des populations, mais à l'intérieur d'un même bassin de drainage ou sur un petit territoire, cette structure est mieux expliquée par des facteurs actuels comme les caractéristiques de l'environnement, la migration, les

comportements de reproduction ou la connectivité du réseau hydrographique (Angers *et al.* 1999; Castric *et al.* 2001; Costello *et al.* 2003; Stepiens *et al.* 2007). La connectivité dans un réseau hydrographique est souvent un des principaux facteurs façonnant la structure spécifique des communautés et la génétique des populations (Snodgrass *et al.* 1996; Angers et Bernatchez 1998; Matthews et Robison 1998; Adams *et al.* 2001; Castric *et al.*, 2001; Olden *et al.* 2001; Cook *et al.* 2002; Taylor *et al.* 2003; Lasne *et al.* 2007; Spens *et al.* 2007). Par contre, certaines incongruités apparaissent dans les patrons de dispersion des espèces aquatiques qui peuvent être dues à des interventions humaines volontaires ou non et dans certains cas, à des interconnexions entre réseaux hydrographiques voisins.

a- Réseaux hydrographiques actuels

Dans les lacs et rivières des prairies inondables, où la présence de connexions varie selon la saison ou les pluies, la diversité spécifique des communautés de poissons dépend principalement de l'importance de la connectivité entre ces cours d'eau (Snodgrass *et al.* 1996; Franssen *et al.* 2006). La présence de connexions stables dans le temps favorise une diversité spécifique élevée au sein de l'écosystème local alors que des connexions intermittentes et de courte durée favorisent plutôt une diminution de cette diversité (Lasne *et al.* 2007). Cette relation entre la connectivité intra-réseau et la diversité spécifique (mais aussi génétique) est démontrée dans de nombreuses études portant sur des réseaux temporaires comme ceux des plaines inondables ou sur des réseaux permanents (Snodgrass *et al.* 1996; Matthews et Robison 1998; Adams *et al.* 2001; Castric *et al.* 2001; Olden *et al.* 2001; Cook *et al.* 2002; Taylor *et al.* 2003; Lasne *et al.* 2007; Spens *et al.* 2007). Une espèce de poissons pourra coloniser, à plus ou moins long terme, tous les cours d'eau connectés entre eux à moins de rencontrer un obstacle infranchissable.

Dans leur étude sur la dispersion du brochet, Spens *et al.* (2007) ont déterminé que la présence du brochet n'était pas strictement liée à l'habitat, mais plutôt à la

connectivité entre les lacs. Ainsi un brochet dans un lac en amont d'une cascade, chute ou autre obstacle infranchissable pourra coloniser un plus grand nombre de lacs que le même brochet dans un lac en aval de ce même obstacle parce qu'il aura accès à une section supplémentaire du réseau hydrographique. La connectivité entre les lacs n'est donc pas exclusivement constituée de la présence d'un cours d'eau, mais aussi des caractéristiques de ce cours d'eau, soit la présence d'obstacle à la dispersion (chutes, barrages, courant, profondeur...). Adams *et al.* (2001) avait précédemment fait le même constat pour une espèce de salmonidés introduite dans des lacs de tête. Les obstacles infranchissables de l'aval vers l'amont ne le sont généralement pas de l'amont vers l'aval. Ainsi la connectivité dans un réseau est dépendante du sens et du point d'origine de la dispersion d'une espèce.

La structure génétique intra- et inter-population actuelle est, elle aussi, grandement tributaire de la connectivité des réseaux hydrographiques et de la distance par voie d'eau entre les sites et donc, des échanges entre les populations d'un territoire (Angers et Bernatchez 1998; Brunner *et al.* 1998; Estoup *et al.* 1998; Castric *et al.* 2001; Cook *et al.* 2002; Costello *et al.* 2003; Taylor *et al.* 2003). Ainsi la différenciation génétique sera théoriquement plus grande entre les populations de réseaux hydrographiques différents qu'entre des populations du même réseau. Par contre, les patrons génétiques d'une espèce présentent parfois des incongruités inexplicables par la dispersion actuelle ou postglaciaire des individus, dues à des interventions humaines ou naturelles.

b- Interventions humaines

Le phénomène de translocation, ou d'introduction, par les humains a permis la dispersion de nombreuses espèces hors de leur région d'origine et parfois sur de très grandes distances. Certaines espèces sont transportées intentionnellement dans un nouvel environnement par l'entremise de l'aquaculture et du commerce des animaux d'ornementation alors que d'autres voyagent dans l'eau de ballast ou sur la coque des

bateaux. Différents loisirs conduisent aussi au déplacement d'espèces hors de leur zone de distribution naturelle, à l'intérieur ou non d'une même région. C'est le cas des poissons ensemencés pour la pêche ou des poissons utilisés comme appâts. Par exemple, la truite brune (*Salmo trutta*) a été introduite en Nouvelle-Zélande dans les années 1860 pour la pêche sportive et elle domine maintenant plusieurs cours d'eau de ce pays, provoquant la disparition des poissons indigènes et transformant la composition des communautés d'insectes des rivières (Flecker et Townsend 1994). Au Québec, l'introduction du mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, et du meunier noir, *Catostomus commersoni*, aurait entraîné des pertes de rendement de 35% à 70% à la pêche sportive, dans les lacs à omble de fontaine du Québec (Magnan 1988).

Cambray (2003) rapporte des introductions similaires à celle de la Nouvelle-Zélande dans plusieurs pays d'Europe, d'Afrique et d'Amérique. La pêche ayant historiquement eu préséance sur la conservation, plusieurs lacs et rivières ont été ensemencés avec des espèces non indigènes. Crossman (1991) a répertorié près de 125 espèces, hybrides ou souches sélectionnées, dans une revue des poissons d'eau douce introduites au Canada depuis la fin du XVII^e siècle. De plus, l'ensemencement de poissons dans les lacs de tête favorise la dispersion des poissons dans le réseau (Adams *et al.* 2001) et peut perturber rapidement l'intégrité génétique des populations indigènes (Angers *et al.* 1999).

Parfois, les causes humaines de la dispersion des espèces sont plus passives, par l'entremise de modifications apportées sur le milieu et donc à la connectivité du drainage. La transformation du milieu par l'humain peut conduire à une réduction des barrières à l'intérieur des écosystèmes et provoquer un mélange des communautés biologiques (Lockwood et McKinney 2001; Rahel 2002; McKinney 2006). À l'opposé, une réduction de la connectivité dans un réseau hydrographique peut engendrer des problèmes de migration entre les populations, les sites de fraie, fourrage et refuge, isolant génétiquement les populations (Knaepkens *et al.* 2004). Ces modifications peuvent d'un côté réduire la différenciation à l'intérieur d'un

réseau en augmentant les contacts entre des populations autrefois isolées ou de l'autre côté, provoquer une perte de diversité dans les populations nouvellement isolées et, à long terme, conduire à la disparition de ces populations.

c- Interconnexions

Un moyen de dispersion parfois présumé, mais jamais étudié en détails, est l'utilisation d'interconnexions intermittentes entre les réseaux. Ces interconnexions peuvent être créées par les crues printanières ou un niveau élevé des nappes phréatiques. Elles sont temporaires et rarement répertoriées (pour une liste de quelques interconnexions au Québec voir Legendre et Legendre 1984). Par contre, la comparaison de cartes de sources différentes permet de trouver certaines d'entre elles. Une étude de la géomorphologie du territoire et de l'hydrographie peut permettre d'identifier de possibles interconnexions. La génétique met en lumière les effets de ces interconnexions sur la structure des populations d'une même espèce et les possibilités de dispersion des espèces. Des changements à long terme de connexions entre des populations adjacentes ou entre des lacs de tête laissent des traces dans la variabilité génétique des espèces, en facilitant le transfert des individus d'un réseau à l'autre (Hurwood et Hughes 1998; Waters et Wallis 2000; Taylor *et al.* 2003). De plus, la présence d'interconnexions permet aux espèces de contourner des obstacles infranchissables comme des chutes et de coloniser de nouveaux milieux sans interventions humaines.

Même si les interconnexions entre réseaux constituent un aspect peu étudié de la dispersion des espèces aquatiques, un parallèle est possible avec le cas des plaines inondables. Dans ces milieux, la connectivité entre les lacs et rivières peut dépendre des saisons et des conditions hydrologiques, mais leur durée et fréquence aura un grand impact sur la survie des communautés et sur la migration entre populations (Snodgrass *et al.* 1996; Taylor 1997; Taylor et Warren 2001; Leibowitz et Vining 2003). Hugues (2007) rapporte aussi la création de connexions entre bassins de

drainage dans les basses terres lors d'inondations, qui pourraient influencer la structure génétique des populations.

1.2 Génétique et géographie

Alliant la génétique et des aspects de la géographie, la phylogéographie permet d'évaluer l'impact des événements historiques sur la composition génétique et la structure des populations modernes (Avise *et al.* 1987). Bermingham et Moritz (1998) énoncent trois objectifs de la phylogéographie. Elle permet d'abord d'identifier les régions indépendantes historiquement et évolutivement. Ensuite, elle replace dans leur contexte évolutif et géographique les espèces des communautés écologiques en déterminant l'influence historique et spatiale des patrons de diversité spécifique. Finalement, elle peut guider les stratégies de conservation et conduire à une meilleure gestion des ressources.

La génétique du paysage, quant à elle, combine la génétique des populations (flux génique, sélection, dérive génétique) à l'étude du paysage, de ses composantes et de sa configuration (Manel *et al.* 2003; Holderegger et Wagner 2006; Storfer *et al.* 2007). Ce domaine de recherche tente de comprendre l'effet du paysage sur la structure génétique des populations à une petite échelle temporelle et spatiale. Storfer *et al.* (2007) ont déterminé cinq catégories de questions auxquelles peut répondre la génétique du paysage. Ce domaine permet d'abord de quantifier l'influence des composantes du paysage et de sa configuration sur la variation génétique. Il peut aussi aider à identifier les barrières au flux génique. Il permet de déterminer la dynamique entre les populations sources et les populations puits ainsi que les corridors de dispersion entre elles. Il aide à comprendre l'échelle spatiale et temporelle des processus écologiques. Finalement, il permet de tester les hypothèses écologiques, spécifiques aux espèces.

La phylogéographie et la génétique du paysage peuvent ainsi devenir indispensables pour comprendre la dispersion des espèces sur un territoire, surtout pour faire la part entre les facteurs ancestraux et les facteurs contemporains. Avec la fragmentation croissante de plusieurs habitats, la génétique du paysage, plus particulièrement, est utilisée pour déterminer la connectivité du paysage et son effet sur le mouvement des organismes (Holderegger et Wagner 2008).

1.2.1 Structure génétique

La dispersion dans un réseau est souvent étudiée à la lumière d'une communauté et de la distribution des espèces. L'utilisation de la génétique offre l'opportunité d'étudier la dispersion d'une seule espèce avec une précision plus grande puisqu'elle permet de différencier les populations les unes des autres, d'identifier leurs relations et de déterminer la migration et le flux génique entre elles. Dans les régions ayant subi des glaciations, le principal facteur de différenciation des espèces n'est pas les nouvelles mutations, mais plutôt les processus liés à la colonisation post-glaciaire comme l'effet fondateur ou l'isolement par la distance (Costello *et al.* 2003).

a- Isolation par la distance

Le phénomène d'isolement par la distance postule que des populations géographiquement proches l'une de l'autre seront plus semblables entre elles que des populations éloignées. Ainsi plus la distance géographique est courte entre deux populations, plus les opportunités de migration entre ces populations seront importantes (Wright 1943). Du point de vue génétique, l'augmentation de la différenciation génétique s'accroîtra avec la distance géographique (Slatkin 1993). Par contre, dans le cas des espèces aquatiques, la seule distance géographique entre les populations est souvent peu significative pour expliquer la différenciation génétique parce que la dispersion des espèces est limitée au réseau hydrographique.

La migration ne se fera pas nécessairement entre des populations rapprochées géographiquement, mais plutôt entre les populations séparées par la plus courte distance par voie d'eau, ce qui appuie l'importance du patron de drainage à petite échelle spatiale, discutée précédemment (Angers et Bernatchez 1998; Brunner *et al.* 1998; Estoup *et al.* 1998; Taylor *et al.* 2003).

b- Effet fondateur

Lors de la dispersion d'une espèce, la colonisation de nouveaux habitats se fera généralement par de petits groupes d'individus, créant ainsi un effet fondateur plus ou moins important selon le nombre de migrants. Ce phénomène provoque une diminution du nombre d'allèles dans la nouvelle population par rapport à la population d'origine (Nei *et al.* 1975). La nouvelle population aura donc une diversité génétique plus faible. Après expansion de la population, certains individus migreront dans des systèmes voisins par l'entremise des connexions hydrographiques, provoquant un nouvel effet fondateur et ainsi de suite pour les colonisations subséquentes. Chaque nouvelle population aura théoriquement une diversité moindre que la précédente. Plusieurs études ont montré que l'effet fondateur est plus prononcé en présence d'obstacles à la dispersion ou suite à de nombreux goulots d'étranglement, donc à des réductions sévères de la taille des populations (Costello *et al.* 2003; Taylor *et al.* 2003; Bryan *et al.* 2005).

Par contre, dans le cas d'introductions multiples et d'hybridations, la faible diversité génétique résultant d'un effet fondateur peut être indétectable à cause d'un mélange entre des populations divergentes. Une diversité plus élevée dans la population fille que dans chacune des populations sources peut ainsi résulter d'un tel mélange (Kolbe *et al.* 2004; revue dans Kelly *et al.* 2006).

1.2.2 Influence de la géographie sur la structure génétique

Pour étudier la dispersion des espèces, il est nécessaire d'acquérir une bonne connaissance géographique du territoire afin de comprendre les caractéristiques qui influencent la dispersion. Par exemple, les études paléogéologiques permettent de retracer l'histoire et l'évolution des glaciers et des réseaux proglaciaires. Sans ses informations, les structures génétiques détectées à grande échelle chez plusieurs espèces aquatiques auraient peu de sens ou du moins leur interprétation serait plus ardue. Sur de plus petites échelles géographiques, la géomorphologie des réseaux est cruciale pour comprendre les facteurs actuels qui empêchent ou favorisent la dispersion à l'intérieur d'un réseau et entre réseaux. Ainsi, la phylogéographie permet d'évaluer l'influence des événements historiques sur la structure et la composition génétique des populations (Avice *et al.* 1987) tandis que la génétique du paysage permet d'évaluer l'influence des éléments du paysage actuel sur la structure des populations (Holderegger et Wagner 2006).

Plusieurs études portent sur la dispersion des espèces dans un modèle en îles, donc avec des zones habitables dispersées sur un territoire et reliées plus ou moins fortement par des corridors ou des chemins praticables. Les lacs dans un réseau hydrographique peuvent être assimilés à des îles. Trois facteurs influencent la dispersion dans un tel milieu, soit la distance entre les îles, la capacité de dispersion des individus et la connectivité versus les barrières. L'influence de la distance entre les îles sur la structure génétique a été abordée précédemment dans la section sur l'isolation par la distance. Dans cette étude, la capacité physique de dispersion des individus n'a pas été analysée. Par contre, la connectivité et les barrières ont été étudiées afin de mieux comprendre les routes de dispersion empruntées par l'espèce à l'étude.

a- Connectivité

La connectivité à l'intérieur d'un réseau hydrographique n'est pas uniquement constituée par les connexions physiques entre les lacs et les rivières. Elle englobe aussi certaines caractéristiques des cours d'eau qui permettent ou non le passage des espèces aquatiques, comme la présence de tributaires, l'altitude, la pente moyenne du cours d'eau, le courant, etc. (Snodgrass *et al.* 1996; Olden *et al.* 2001). Quand la connectivité entre deux lacs ou rivières est grande, la dispersion des poissons sera importante et le bagage génétique de chacune des populations s'homogénéisera. À l'opposé, une connectivité faible signifiera une plus faible migration entre les populations, un faible flux génique et donc une différenciation de ces populations (Slatkin 1985).

Plusieurs études ont démontré que l'altitude jouait un rôle important dans la dispersion des espèces et dans la structure génétique des populations (Angers *et al.* 1999; Castric *et al.* 2001). Hughes (2007) a remarqué que même si la distance est plus grande, les individus en basse altitude se disperseront aisément dans les cours d'eau de même altitude. Par contre, ils se disperseront peu vers les cours d'eau de plus haute altitude. Ainsi, les populations de différents réseaux, mais situées en basse altitude auront tendance à être plus semblables entre elles qu'avec les populations du même réseau situées en plus haute altitude. Cette différenciation génétique due à l'altitude est souvent amplifiée par la présence de différentes barrières qui réduisent ou bloquent la dispersion en amont.

b- Cas spécifique des barrières

Les barrières à la dispersion sont une composante de la connectivité qui peut être un déterminant plus important de la dispersion des espèces piscicoles que la distance par voie d'eau entre deux lacs ou rivières (Poissant *et al.* 2005). Leur influence sur la dispersion et la migration des espèces est retrouvée autant dans la

composition spécifique des communautés que dans la structure génétique des populations. La présence de certaines espèces de poissons dans les lacs est plus dépendante de la présence ou l'absence de barrières que de la présence d'un habitat favorable (Spens *et al.* 2007). Généralement, les barrières à la dispersion n'empêcheront pas la dispersion des individus vers l'aval (Adams *et al.* 2001), mais elles isoleront les populations de l'amont des apports de migrants venant du réseau en aval des barrières (Knaepkens *et al.* 2004; Crispo *et al.* 2006). Le flux génique deviendra unidirectionnel, de l'amont vers l'aval. Cet isolement conduira à une différenciation plus importante des populations en amont d'obstacles infranchissables et souvent à une réduction de leur diversité génétique par rapport aux autres populations du réseau hydrographique (Taylor *et al.* 2003; Habicht *et al.* 2004; Knaepkens *et al.* 2004; Poissant *et al.* 2005). Le rôle des barrières est donc crucial dans l'étude de la dispersion des espèces de poissons.

1.3 Objectif

L'objectif de ce projet de maîtrise a été de déterminer le rôle des barrières et des interconnexions sur la dispersion d'une espèce de poissons à l'intérieur et entre les réseaux hydrographiques. Afin de répondre à cet objectif, trois sous objectifs ont été élaborés :

- 1- Identifier les barrières à l'intérieur du système ainsi que les barrières et interconnexions entre les réseaux hydrographiques à l'aide des systèmes d'information géographique (SIG);
- 2- Utiliser la diversité génétique afin de caractériser les populations, d'inférer la structure des populations et les patrons de dispersion possibles;
- 3- Comparer les résultats des analyses génétiques à l'information géographique afin de déterminer le rôle du réseau permanent et identifier les routes de dispersion alternatives.

1.3.1 Identification des barrières et interconnexions

Le premier sous objectif a été d'identifier les obstacles physiques à la dispersion des poissons et les interconnexions qui pourraient constituer des routes alternatives pour contourner ces obstacles. Tel que présenté précédemment, les barrières à l'intérieur d'un réseau hydrographique peuvent jouer un rôle crucial dans la dispersion des espèces, dans la structure génétique des populations et dans le renouvellement d'une population en particulier. Une barrière pourrait empêcher la colonisation d'une partie de réseau hydrographique propice aux espèces aquatiques. Dans d'autres cas, une partie de réseau ainsi isolée pourrait être malgré tout colonisée par des espèces aquatiques grâce à une ancienne configuration du réseau à présent disparue ou grâce à des interconnexions intermittentes se formant lors de la montée des eaux.

Afin d'identifier les barrières et interconnexions, les SIG ont été utilisés parce qu'ils permettent une intégration de plusieurs données géomorphologiques et leur traitement rapide. Ces outils informatiques ont permis de déterminer les limites entre les réseaux, le gradient de pente des rivières ainsi que le gradient de pente entre les réseaux hydrographiques et les possibilités d'interconnexions entre eux. Les interconnexions recherchées sont de type intermittent, donc présentes principalement durant les crues et les périodes de montée des eaux tandis que les barrières sont plutôt des caractéristiques permanentes du réseau hydrographique qui empêchent en tout temps la dispersion des poissons. L'apparition d'interconnexions entre deux réseaux hydrographiques permet le passage actif ou passif d'espèces aquatiques d'un réseau à l'autre. Les routes alternatives ainsi formées peuvent permettre à des espèces de coloniser des portions de réseau autrement inaccessibles ou de migrer dans des lacs déjà colonisés par la même espèce et de s'hybrider. Il est donc important de pouvoir distinguer les hybridations des colonisations simples.

1.3.2 Caractérisation de la structure génétique des populations

Le deuxième sous-objectif de ce projet a été de caractériser la structure génétique des populations échantillonnées dans le territoire d'étude. La génétique des populations fournit des informations indispensables pour comprendre l'état actuel d'une population ou d'une espèce et pour guider les initiatives de conservation et d'aménagement. Ainsi différentes méthodes existent pour déterminer la diversité génétique d'une population, détecter les goulots d'étranglement, les effets fondateurs, les migrations, les hybridations et la structure même des populations. Dans le cas présent, les trois phénomènes pertinents à détecter ont été la structure génétique des populations, les effets fondateurs et les hybridations.

À l'intérieur d'une espèce, les individus sont distribués en populations qui elles-mêmes possèdent leur structure propre variant selon l'hétérogénéité des milieux et les particularités de chaque espèce. Plusieurs mesures existent pour déterminer la présence de semblables subdivisions à l'intérieur d'une espèce. Les mesures du coefficient de F développés par Wright (1951) quantifient les effets de la structure en relevant la diminution de l'hétérozygotie associée à la subdivision d'une population par rapport à l'absence de cette division (Rousset 1996; Beerli 1998). La faiblesse de ce coefficient est qu'il n'identifie pas la structure comme le font les arbres phylogénétiques (Saitou et Nei 1987; Takezaki et Nei 1996), l'assignation des individus à leur population d'origine (Estoup *et al.* 1995) et l'inférence des structures internes d'une population (Rousset 1996; Pritchard *et al.* 2000; Falush *et al.* 2003).

La colonisation d'un réseau hydrographique peut se faire par des individus issus de plus d'une population source d'une même espèce. Les individus fondateurs de chaque groupe possèdent donc un bagage génétique plus ou moins différent. Les nouveaux venus s'établiront d'abord dans leur lac d'accueil, puis migreront dans les lacs voisins par les connexions hydrographiques. Ils envahiront les nouveaux lacs et migreront encore jusqu'à se rencontrer dans un même lac, ou zone de contact. Trois

cas de figure se présentent alors; (i) soit une population expulse l'autre et colonise seule le lac, (ii) soit les populations cohabitent en occupant chacune leur niche, (iii) soit elles cohabitent et s'hybrident. Cette dernière possibilité est généralement considérée comme la plus probable pour des populations d'une même espèce quoiqu'en nature, un cas de cohabitation entre deux formes d'une même espèce ait été répertorié (e.g. *Coregonus clupeaformis*; Rogers et Bernatchez 2007; Rogers *et al.* 2007). Les populations hybrides découlant d'un tel processus auront souvent une diversité génétique plus grande que chacune de leur population source (Kolbe *et al.* 2004; Kelly *et al.* 2006). La capacité de détecter cette hybridation et de discriminer la provenance de chaque individu devient cruciale pour éviter de fausses conclusions sur la présence d'un groupe intermédiaire inexistant. Dans ce cas, l'intérêt n'est plus uniquement de déterminer la structure entre individus, mais de détecter les différents groupes en présence. Les méthodes d'inférences phylogénétiques par individus donnent une première structure tandis que l'inférence de structure permet de discriminer les hybridations et les zones de contact. Ces résultats replacés dans leur contexte hydrographique dressent un portrait de la distribution de l'espèce étudiée.

Lors de la dispersion d'une espèce, les individus dispersés constituent seulement un échantillon de leur population d'origine. Chaque établissement dans un nouvel habitat provoquera un effet fondateur plus ou moins important selon la connectivité entre le lac d'origine et celui colonisé. Concrètement, cet effet fondateur est accompagné par une perte d'allèles. La nouvelle population aura donc une diversité génétique plus faible. Après expansion de la population, certains individus migreront dans des systèmes voisins par l'entremise des connexions hydrographiques, provoquant un nouvel effet fondateur et ainsi de suite jusqu'à ce que tout un réseau hydrographique soit envahi si aucun obstacle n'entrave la dispersion. Chaque nouvelle population aura théoriquement une diversité génétique moindre que la précédente. Cette faible diversité génétique pourra être détectée et par la suite, il sera possible de déduire le courant probable de la dispersion. Ce schéma de dispersion laisse supposer que les populations d'un même réseau seront structurées selon leur

position dans l'ordre de colonisation. Il sera donc possible de déterminer des structures interpopulation.

1.3.3 Corrélation entre les composantes géographique et génétique

Le dernier sous-objectif de ce projet a été de comparer les résultats des analyses génétiques avec ceux des analyses géographiques afin de déterminer le rôle des réseaux hydrographiques permanents, des obstacles et des interconnexions intermittentes dans la dispersion d'une espèce de poissons. Ce sous-objectif s'est inscrit dans une approche de génétique du paysage puisqu'il devait établir le lien entre certains éléments du paysage, les barrières et interconnexions dans le cas présent, et la structure génétique détectée à travers nos populations. De nombreuses études illustrent bien le rôle des barrières ainsi que celui de la connectivité à l'intérieur d'un réseau hydrographique dans la dispersion des espèces aquatiques. Par contre, aucune étude n'a analysé spécifiquement le rôle des routes alternatives de dispersion formées par les interconnexions intermittentes entre les réseaux hydrographiques permanents. De telles routes pourraient permettre à une espèce aquatique de contourner des obstacles infranchissables du réseau permanent. Les incongruités souvent observées dans la structure génétique de populations aquatiques pourraient être expliquées par un tel phénomène.

Pour déterminer l'effet des barrières et des interconnexions sur la dispersion des poissons, deux constituantes du réseau hydrographiques ont été extraites, soit la topologie et la distance par voie d'eau. Angers et Bernatchez (1998) ont utilisé une méthode proposée par Nei (1995) pour construire un arbre phylogénétique avec un type de distances génétiques qui détermine la longueur des branches de l'arbre, mais en imposant une topologie particulière afin de vérifier la concordance entre une distance et une topologie. Dans leur étude, la topologie découlait d'analyses génétiques, mais la procédure peut aisément s'appliquer pour comparer des distances génétiques avec une topologie issue des connexions du réseau hydrographique. Pour

tester la corrélation entre la distance génétique et la distance géographique par voie d'eau, le test de Mantel (1967) est probablement le plus simple. Par contre, ce dernier ne permet de détecter que de fortes corrélations entre deux matrices (Legendre et Legendre 1998). Ces comparaisons entre les distances génétiques d'une part et les composantes topologie et distance par voie d'eau du réseau hydrographique d'autre part ont d'abord été effectuées en fonction du réseau permanent. Par la suite, l'influence de chaque interconnexion détectée précédemment a été vérifiée à l'aide des mêmes méthodes. Ces analyses ont permis de déterminer le rôle joué par les interconnexions et les barrières dans la dispersion de l'espèce étudiée, mais aussi dans la structure génétique de cette espèce.

1.4 Site d'étude et modèle biologique

1.4.1 Site d'étude

Le choix du territoire d'étude s'est porté sur la Réserve faunique de la Mastigouche (RFM) pour deux raisons principales: la présence de quatre réseaux hydrographiques radiaux et la présence de barrières à la dispersion dans chacun de ces réseaux. De plus, l'histoire glaciaire de ce territoire laisse supposer la présence d'une seule espèce indigène soit l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Lors de l'abaissement isostatique provoqué par les glaciers, les hauts plateaux laurentiens étaient baignés par la mer de Champlain (Fig. 1.1) qui s'élevait environ jusqu'à deux cents mètres au-dessus de l'actuel niveau de la mer (Ochietti *et al.* 2001). Les espèces euryhalines, dont l'omble de fontaine, auraient profité de cette mer pour atteindre ces hauts plateaux du bouclier canadien (McAllister *et al.* 1988; Rempel et Smith 1998). Passage pour les espèces euryhalines, cette mer constituait par contre un obstacle de taille pour les poissons sténohalins, et ce jusqu'à la fonte des glaciers qui amena un redressement progressif du continent et le retrait de la mer de Champlain. Les espèces d'eau douce remontèrent plus tard vers le nord grâce aux nouveaux réseaux hydrographiques créés, mais les hauts plateaux du bouclier canadien leur étaient inaccessibles au-delà de deux cents mètres. Cette colonisation sélective permet de

présumer que l'omble de fontaine vivait en allopatrie dans les lacs des hauts plateaux (Lacasse et Magnan 1993). Par contre, les écoulements d'eau de fonte des glaciers auraient pu former une couche d'eau douce le long du littoral de cette mer et permettre le passage des poissons dulcicoles (Legendre et Legendre 1984; Dempson 1993).

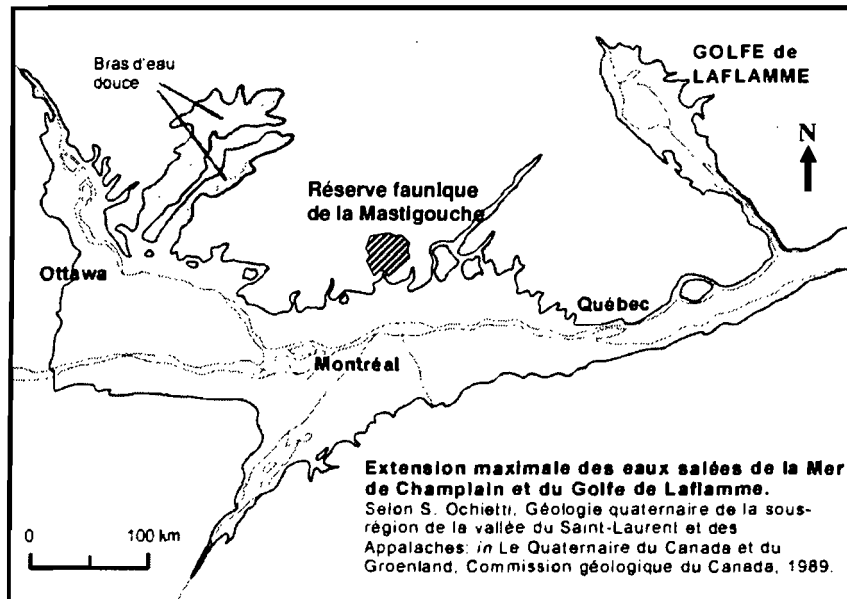


Figure 1.1 : Limites maximales de la mer de Champlain lors de la dernière glaciation et emplacement de l'actuelle Réserve faunique de la Mastigouche.

1.4.2 Modèle biologique

Dans le cadre de ce projet de maîtrise, le mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*) a été sélectionné pour sa grande abondance dans les lacs, sa distribution étendue dans la RFM (Fig. 1.2) et sa facilité de capture. Cette espèce est caractérisée par la présence de tubercules nuptiaux chez les mâles lors de la période de reproduction. Elle est omnivore et principalement benthique et mesure en moyenne une douzaine de centimètres. De plus, il a longtemps été prisé comme poisson appât justement à cause de son abondance et de sa facilité de capture dans la majorité des cours d'eau du Québec (Scott et Crossman 1973). Sa présence dans certains lacs du Québec serait due à cette utilisation en tant que poisson-appât.

Plusieurs autres espèces de poissons sont aussi répertoriées dans la RFM, toutes considérées comme espèces introduites, sauf pour l'omble de fontaine qui est réputée indigène. Parmi les espèces présumées introduites, deux sont reconnues comme néfastes pour les ombles de fontaine, soit le mulot à cornes et le meunier noir (*Catostomus commersoni*). En allopatrie, l'omble de fontaine se nourrit d'invertébrés benthiques de la zone littorale tandis qu'en présence du mulot à cornes et du meunier noir, elle se nourrira plutôt de zooplancton de la zone pélagique (Magnan et Fitzgerald 1982; Magnan et Fitzgerald 1984; Magnan 1988; Lacasse et Magnan 1992; Bourke *et al.* 1999). Ce changement est provoqué par la compétition engendrée par la présence du mulot et du meunier qui sont plus efficaces que l'omble pour se nourrir des proies benthiques du littoral. Cette compétition diminue la valeur adaptative de l'omble de fontaine ainsi que les rendements à la pêche sportive (Magnan *et al.* 1994).

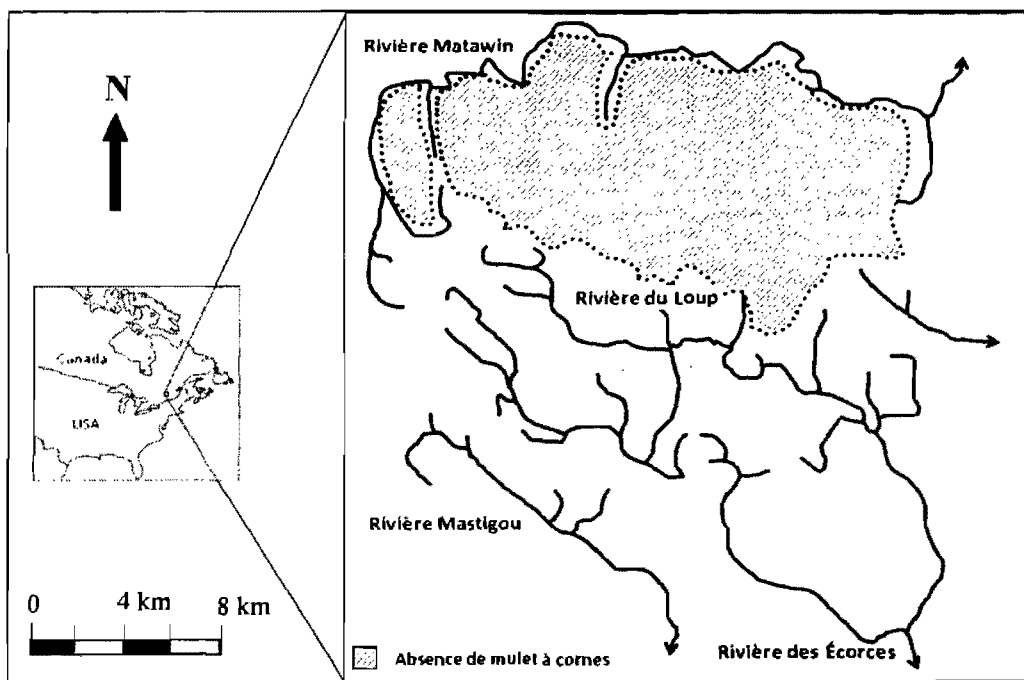


Figure 1.2 : Distribution du mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*) dans la Réserve faunique de la Mastigouche.

**2. Article : Effects of dynamic landscape elements on fish dispersal:
the example of creek chub**

Abstract

Barriers along a watercourse and interconnections between drainage systems are dynamic landscape elements that are expected to play major roles in the dispersal and genetic structure of fish species. The objective of this study was to assess the role of these elements using creek chub (*Semotilus atromaculatus*) in the Mastigouche Wildlife Reserve (Quebec, Canada) as model. Numerous impassable waterfalls and interconnections among drainage systems were inferred with geographic information systems and confirmed *de visu*. The analysis of 32 populations using seven nuclear microsatellites revealed the presence of three genetically distinct groups. Some groups were found upstream of impassable barriers and in adjacent portions of distinct drainage systems. Admixture among groups was also detected in some populations. Constraining phylogenetic procedures as well as Mantel correlation tests confirmed that the genetic structure is more likely to result from interconnections between the drainage systems than from the permanent network. This study indicates that landscape elements such as interconnections are of major importance for circumventing impassable barriers and colonizing lakes that are otherwise inaccessible. Such an approach could be relevant for determining the origins of fish species (i.e., native vs. introduced) in the context of conservation.

2.1 Introduction

Biogeographic and phylogeographic studies performed on freshwater organisms inhabiting formerly glaciated regions have revealed that numerous processes act together to influence their dispersal (Legendre & Legendre 1984; Wilson & Hebert 1996; Angers & Bernatchez 1998; Bernatchez & Wilson 1998; Rempel & Smith 1998; Castric *et al.* 2001; Triantafyllidis *et al.* 2002; Fraser & Bernatchez 2005; Poissant *et al.* 2005; Bertolo & Magnan 2006; Gagnon & Angers 2006; Girard & Angers 2006b). Because fish species dispersal is generally constrained to aquatic habitats, a correlation is usually observed between their distribution or genetic diversity and drainage systems (Angers *et al.* 1999; Castric *et al.* 2001; Costello *et al.* 2003; Stepiens *et al.* 2007). However, numerous processes may influence this correlation like the effects of glaciation, the presence of barriers and human-mediated translocations (Rempel & Smith 1998; Adams *et al.* 2001; Spens *et al.* 2007).

The presence of barriers along the watercourse acts as determinant factors on community structure (Snodgrass *et al.* 1996; Matthews & Robison 1998; Olden *et al.* 2001; Leibowitz & Vining 2003; Franssen *et al.* 2006; Lasne *et al.* 2007; Spens *et al.* 2007) as well as on genetic diversity (Angers *et al.* 1999; Reusch *et al.* 2001; Cook *et al.* 2002; Taylor *et al.* 2003; Knaepkens *et al.* 2004; Crispo *et al.* 2006). However, drainage systems are dynamic, they changed over time with spatial and temporal processes, so that the present-day networks are not always the best predictors of long-term lake interconnections. For instance, changes in drainage direction caused by isostatic rebounds have allowed colonization by founder groups from different origins at different periods of glacier retreat (Fraser & Bernatchez 2005). Similarly, intermittent waterways between drainage systems may also provide opportunities for species to disperse beyond the limit of a given system. The presence of such interconnections was invoked to explain dispersal throughout different drainage basins following the last glacier retreat (Legendre & Legendre 1984). On a small

geographic scale, interconnections are expected to allow the dispersal of a given founder group into numerous drainage systems (Angers & Bernatchez 1998).

The objective of this study was to assess the role of barriers and interconnections on the dispersal of a fish species, the creek chub (*Semotilus atromaculatus*), within and among drainage systems. This objective was achieved in three steps: 1) barriers within and interconnections among drainage systems were identified with a geographic information system (GIS); 2) genetic diversity was used to infer the population structure and dispersal patterns; and 3) analyses comparing genetic results to the geographic information were performed to assess the role of permanent networks and alternate dispersal routes.

Creek chub is a native species in many regions of the northeastern North America (Scott & Crossman 1973). However, introductions by fishermen using creek chub as live bait are thought to have largely increased its present distribution (Scott & Crossman 1973). For instance, the distribution of creek chub in the Mastigouche Wildlife Reserve (Quebec, Canada) is surprising: this species is completely absent in the northern part of the wildlife reserve while it is observed in nearly all lakes of the southern part (Quebec Natural Resources and Wildlife (MRNF), unpublished data). Most of the wildlife reserve area is included within a single drainage system (Du Loup River), and distribution routes to both the southern and northern parts are blocked by impassable falls. Consequently, it has been assumed that populations of creek chub upstream of impassable falls originated from such human introductions (Magnan & Fitzgerald 1982; Magnan & Fitzgerald 1984; Magnan 1988). An understanding of the effect of the landscape elements on the dispersal of this fish may thus be relevant for inferring its dispersal history as well as for determining whether it is a native or an introduced species.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study site and biological model

The Mastigouche Wildlife Reserve (MWR) is located on a plateau on the southern margin of the Canadian Shield (46°40'N; 73°25'W) in Quebec, Canada. Its hydrographic system is a typical radial organization. The main drainage systems of MWR are only connected at the level of the St. Lawrence River (Fig. 2.1), which is approximately 50 km downstream (straight-line distance). These systems are divided into distinct sections by the presence of several barriers such as waterfalls that constitute impassable obstacles for several fish species. However, the topology and geographical proximity of the drainage systems make it likely that numerous interconnections can occur among these systems. Several inconsistencies among official maps were detected and can be interpreted, according to Legendre and Legendre (1984), as changing connections due to seasonal freshets or changing water levels.

2.2.2 Assessment of barriers and interconnections

To identify interconnections between drainage systems, the study area was modeled using a 1:50000 scale map, region 31-I, projection Nad 83 zone 18 North from the National Topographic Data Base (NTDB) of Canada. The GIS program SIGIS 2.53 (Daoust & Jean 2007) was used to collect altitudinal data and geographic coordinates of sampled lakes and to analyze the configuration of drainage systems as well as the numerical elevation model. The absence of creek chub, determined previously by extensive fishing efforts (MRNF; unpublished data), in the northern part of MWR was used to determine the slope gradient over which this species cannot disperse upstream: previous studies have found that a slope gradient over a given distance may constitute a barrier to dispersal (Kruse *et al.* 1997; Adams *et al.* 2001). Afterwards, this limit was determined for the whole MWR and was considered as an effective barrier to upstream dispersal within a watercourse (e.g., waterfalls). The

absence of this limit between drainage systems indicates that the slope is not great enough to prevent dispersal and was thus considered as a potential two-way connection (symmetric dispersal). The presence of a limit between drainage systems may be interpreted as a potential one-way connection when a barrier to between drainage dispersal is only present for one of the drainage systems (asymmetric dispersal). Drainage systems are considered isolated when the limit is detected on all neighbouring networks. The presence of these interconnections was further investigated by areal surveys during the freshet period, when the water level was at its maximum.

2.2.3 Sampling and DNA analyses

Creek chub was sampled in 32 lakes from the main MWR drainage systems (Table 1, Fig. 2.1). Populations were selected to assess the effects of waterfalls (downstream vs upstream) and interconnections among drainage systems inferred as described in the previous section. Nine to twenty individuals per population were sampled, for a total of 538 individuals. A distant population located in a distinct hydrographic system (Lake Croche, 45°59'24"N, 74°0'19"W), 85 km southwest of MWR, was sampled and used as an outgroup for phylogenetic analyses.

A piece of the caudal fin was removed and preserved in 95% ethanol for DNA extraction by proteinase K digestion followed by phenol-chloroform purification and ethanol precipitation (Sambrook *et al.* 1989). Seven nuclear microsatellites were used for genetic characterization. Of these, Rhca15 and Rhca20 were designed for *Rhinichthys cataractae* (Girard & Angers 2006a) while Seat 407 and Seat 411 were designed specifically for *Semotilus atromaculatus* (Skalski & Grose 2006). Other loci were specifically designed for this study; these are Seat 26 (primers forward 5'-TCGACTCTGTYGCTGTAGC-3' and reverse 5'-ATGTGATGAACGACCTGG-3'; GenBank accession number FJ434233), Seat 61 (primers forward 5'-GGCTAATTAATAATCTTCTCC and reverse 5'-NNTCGACGTCCCAGCACC-3';

GenBank accession number FJ434234) and Seat 97 (Angers & Schlosser 2007). PCR amplifications were carried out in a volume of 12.5 μL containing 1.5 mmol/L of MgCl_2 , 2.5 nmol/L of each dNTP, 0.3 $\mu\text{mol/L}$ of each primer, 0.2 units of Taq polymerase, 1.25 μL of 10x Taq polymerase buffer (Invitrogen Corp., Burlington, Ontario) and approximately 20 ng of DNA. Reaction conditions were as follows: an initial denaturation of 30 s at 92°C followed by 45 cycles combining 15 s at 92°C, 15 s at 48°C and 30 s at 68°C, and a final extension of 2 min at 68°C. Amplification products were separated on a denaturing 6% polyacrylamide gel (19:1 acrylamide: bis-acrylamide) and revealed using silver nitrate staining.

2.2.4 Characterization of population diversity

Genetic diversity was assessed by total allele richness (A), corrected allele richness (A_c), gene diversity (H_E ; Nei 1987) and the number of polymorphic loci (P) using F-STAT (Goudet 2001). Observed heterozygosity (H_O) was calculated with GENETIX version 4.05.2 (Belkhir *et al.* 1996-2004). Departures from Hardy-Weinberg and genotypic equilibriums were tested using GENEPOP version 4 (Raymond & Rousset 1995).

The population structure was inferred using two different approaches. The first method, proposed by Pritchard *et al.* (2000), identifies different groups of genetically similar populations. A model with admixture and correlated allelic frequencies was assumed with a length of burn-in and MCMC (Markov chain Monte Carlo) of 10 000 and 10 iterations for k-group, 2 to 10 groups, was performed using the program Structure 2.1 (Pritchard *et al.* 2000). After different simulations, Evanno *et al.* (2005) consider that a length of burn-in and MCMC of 10 000 is enough to get a good estimation of number of k-group and the appurtenance of individuals to these groups. K was firstly selected according to the α_1 and $\ln P(D)$ values given in the summary of the simulation window. When the value of $\ln P(D)$ reaches a plateau, the lowest number of k-groups associated with it is selected as the group division. This

number of k-group was confirmed using the method of Evanno *et al.* (2005). Groups used in further analyses were formed by averaging the results of 10 iterations. A rooted phylogenetic tree was constructed with the neighbour-joining algorithm (Saitou & Nei 1987) using genetic distances estimated by the chord distance (Cavalli-Sforza & Edwards 1967). The robustness of the tree was assessed using the bootstrapping procedure with 1000 permutations of the POPULATION 1.2.24 software (Langella 2001). Genetic diversity partitioning was estimated using the hierarchical Fst with the Excoffier method in Arlequin version 2.0 (Schneider *et al.* 2000).

2.2.5 Effects of barriers and interconnections on fish dispersal

To quantify the effects of barriers and interconnections on genetic structure, two different methods were used to take into account the topology of the drainage system and the geographic distances among lakes.

Assuming that the colonization process occurred in a stepwise fashion along the networks, a strong similarity is expected between the topologies of both the drainage system and the genetic distance/neighbour-joining (NJ) tree. This was assessed using the following combined approach of Nei (1995) and Angers and Bernatchez (1998): for a given topology, the branch lengths were estimated from the genetic distance matrix using the least-squares method (Cavalli-Sforza & Edwards 1967) without allowing for negative distances (using the tree option available in the FITCH option of the PHYLIP package, version 3.67; Felsenstein 1993). The sum of squares (SS) was then calculated for each topology and compared to the one expected from the NJ tree to provide the lowest SS for this set of genetic distances (Rzhetsky & Nei 1992). The more the SS of a given topology is similar to that of the NJ tree, the more likely it is expected to reflect the dispersal process. In addition to the topology of the permanent drainage system, alternative topologies were constructed to consider interconnections inferred formerly using GIS and areal surveys. In order to conserve a

dichotomic topology, the addition of an interconnection was counterbalanced by the addition of a barrier in the permanent network.

The colonization process and the exchange of migrants among populations are expected to provide a typical genetic signature in that the genetic differentiation is expected to be positively related to geographic distance (isolation by distance; Wright 1951). A matrix of geographic distances was constructed for each of the permanent and alternative drainage systems. The correlation between genetic distances and geographic distances among populations calculated according to a given topology was tested using a Mantel test (1967) with 1000 permutations (available in the R program of the *vegan* package, based on Legendre and Legendre 1998). A similar Mantel test between genetic distance and topology was also performed to verify whether the results of the constrained tree are congruent with those resulting from the first Mantel test. Binary matrices were constructed from the topologies of each network using the segments method detailed in Legendre and Legendre (1998). The Jaccard distance index was used to calculate the distance matrices from binary topology matrices.

2.3 Results

2.3.1 Barriers and interconnections

Based on the drainage system characteristics expected to prevent dispersal of creek chub in the northern part of MWR, a slope gradient of 10 degrees or more over a distance of 30 m appears to represent an effective barrier to dispersal (Fig. 2.2). This slope gradient was determined for all MWR drainage systems and allowed the detection of five barriers corresponding to waterfalls (Fig. 2.2). All creek chub populations except A1, A2, A3, B1 and C1 are located upstream these barriers. Six potential interconnections linking different drainage systems were also identified (Fig. 2.2). Based on the slope gradient, four of these are one-way and two are two-

way interconnections. The occurrence of these interconnections was confirmed *de visu* by aerial surveys during the freshets.

Table 1 : Characteristics of the study lakes. The sample size (n), altitude in meters (Alt), corrected allele richness per locus and for all loci (A_c), total number of alleles (A), number of polymorphic loci (P), observed heterozygosity (H_o), Nei's gene diversity (H_E) and Hardy-Weinberg probability (HWE) for each population are given.

Drainage System	Lake ID	Lake name	N	Alt (m)	(A_c)	A	P	H_o	H_E	HWE
Matawin	A1	Supérieur	20	441	35.2	41	7	0.671	0.644	0.603
	A2	Tremblay	20	442	27.7	31	7	0.634	0.565	0.129
	A3	Bouteille	12	412	20.8	21	6	0.500	0.559	0.173
Mastigou	B1	Petit William	12	332	23.4	25	7	0.417	0.474	0.131
	B2	Cigale	20	428	21.7	22	7	0.606	0.586	0.886
	B3	Caribou	20	431	23.0	25	7	0.514	0.544	0.801
	B4	Saint-Pierre	12	455	23.4	24	7	0.512	0.510	0.231
Écorces	C1	Lambert	9	200	22.0	22	6	0.349	0.346	0.994
	C2	Petit St-bernard	20	339	14.8	17	3	0.186	0.189	0.997
	C3	Sac	20	367	13.1	15	2	0.100	0.123	0.082
	C4	Minette	20	407	13.4	16	1	0.114	0.112	0.528
	C5	Noir	20	412	14.8	17	2	0.143	0.130	0.874
du Loup	D1	unnamed	19	210	27.4	34	7	0.429	0.440	0.154
	D2	Vase	20	211	24.8	30	6	0.436	0.437	0.420
	D3	Vanneau	18	239	29.4	36	7	0.444	0.460	0.825
	D4	Rose	18	282	20.5	24	6	0.375	0.328	0.858
	D5	Petit Carufel	20	292	21.2	25	5	0.336	0.342	0.341
	D6	Vertnez	20	342	22.1	27	4	0.307	0.297	0.838
	D7	Vaseux	20	239	28.3	32	5	0.518	0.521	0.086
	D8	Pimbina	12	319	27.7	29	5	0.500	0.501	0.575
	D9	Jones	17	282	22.7	27	7	0.403	0.381	0.570
	D10	Théodule	12	380	14.3	15	1	0.131	0.133	0.941
	D11	Grillon	11	451	8.9	9	1	0.039	0.064	0.111
	D12	Oudiette	12	392	10.8	11	1	0.131	0.105	0.661
	D13	Maubèches	20	399	17.7	22	6	0.207	0.201	0.998
D14	French	20	408	16.8	21	5	0.207	0.209	0.938	
D15	Sans Bout	20	401	21.8	27	7	0.300	0.280	0.389	
D16	Portage	12	447	11.8	12	1	0.143	0.115	0.760	
D17	Houde	12	452	14.6	15	3	0.179	0.170	0.545	
D18	Brisé	20	482	25.2	30	7	0.400	0.414	0.747	
D19	Vénus	20	457	19.0	20	6	0.314	0.304	0.993	
D20	Grosse	10	461	18.0	18	5	0.243	0.266	0.748	

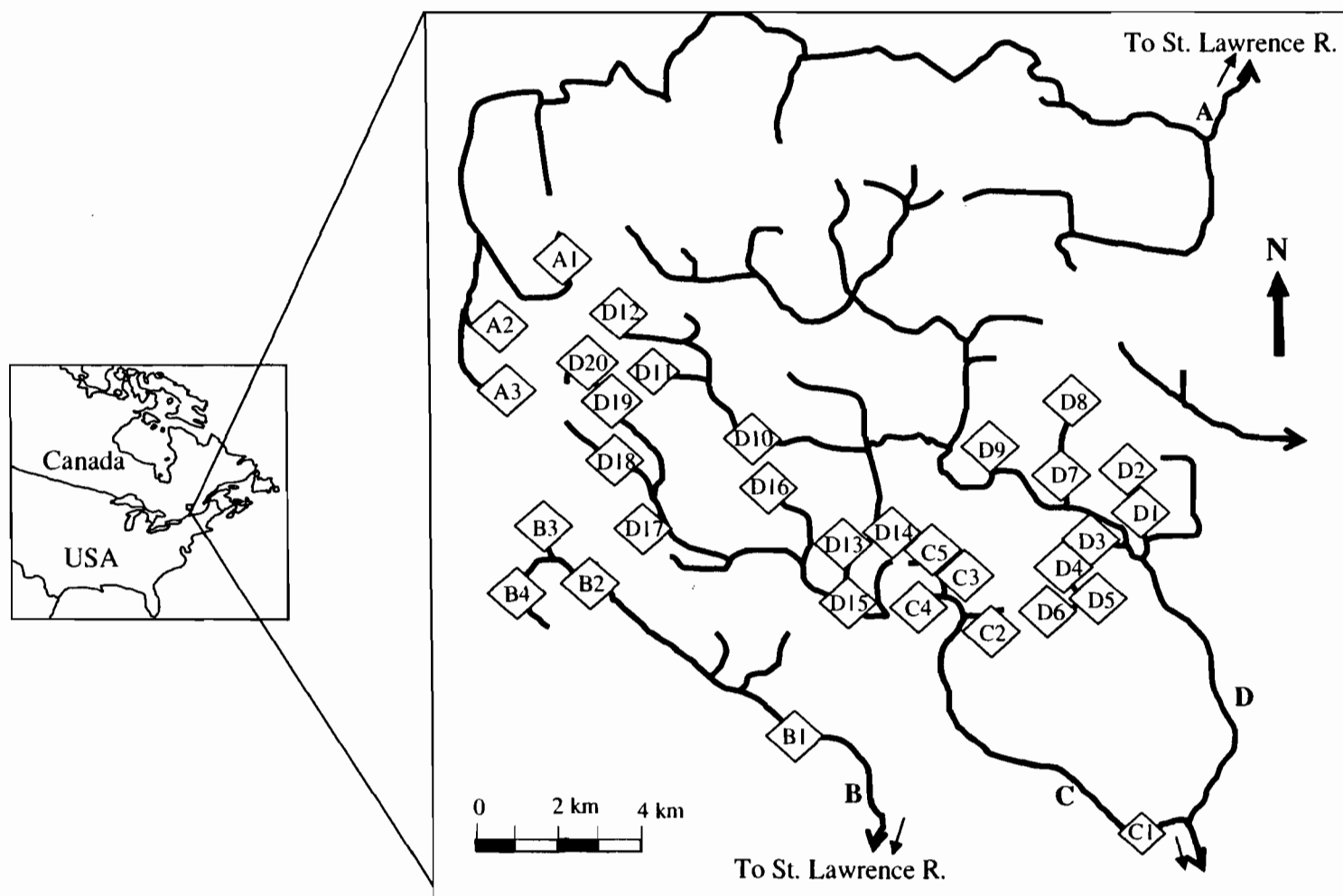


Figure 2.1 : Location of the study site and lakes. Drainages are identified by capital letters. Arrows indicate flow direction.

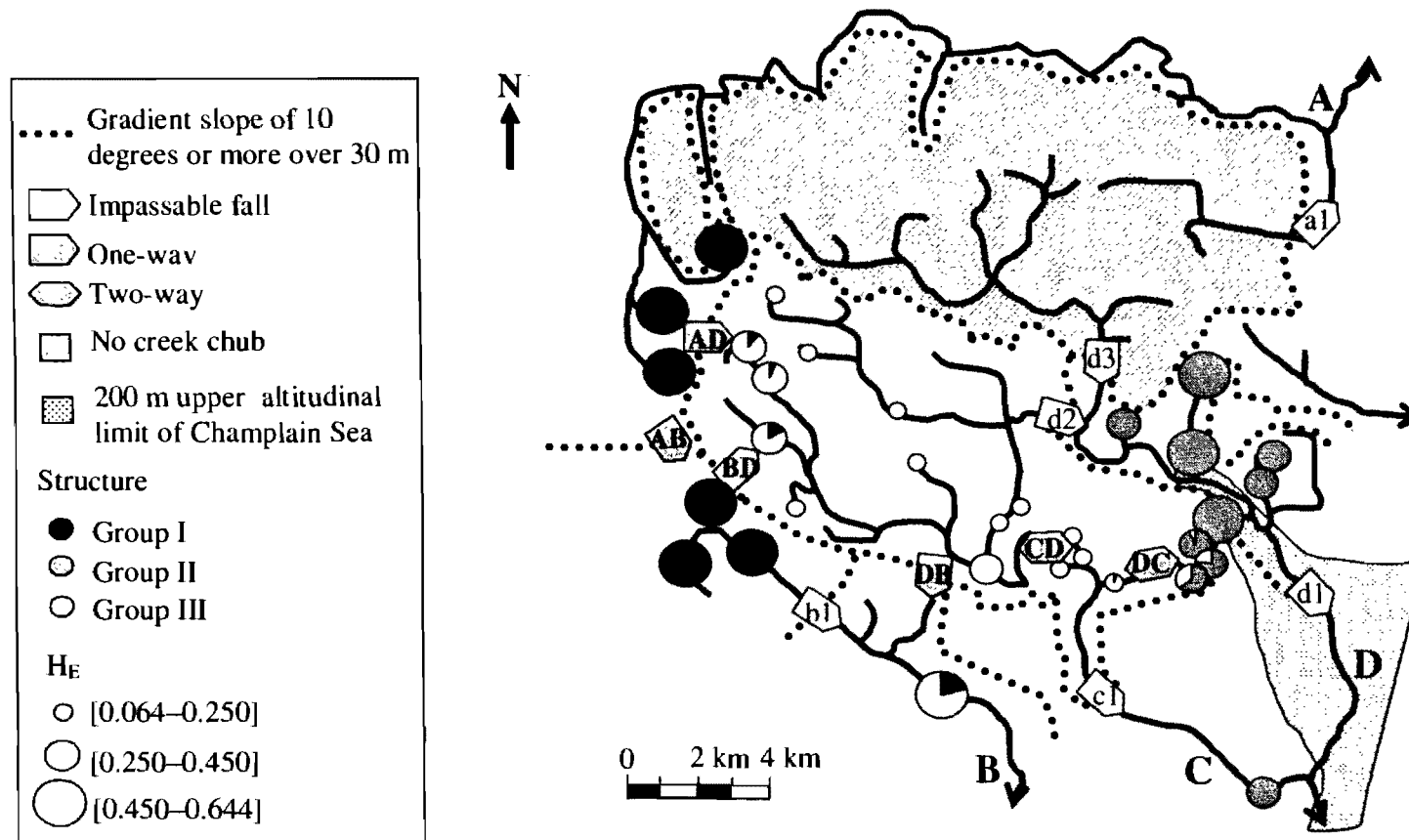


Figure 2.2 : Distribution limit, genetic diversity (gene diversity: H_E) and structure (level of population differentiation) of creek chub populations. Impassable waterfalls are identified by a small letter and a number while interconnections are identified by the two capital letters of the drainage systems they join. The gradient slope is defined as 10 degrees or more over a distance of 30 m. The dotted zone is the upper limit of extension of the Champlain Sea.

2.3.2 Characterization of populations

The total corrected number of alleles per population is extremely variable, ranging from 8.9 (Population D11) to 35.2 (Population A1) (Table 1). Similarly, gene diversity over all loci varied by one order of magnitude, ranging from 0.064 (Population D11) to 0.644 (Population A1) (Table 1). None of the sampled populations showed a significant ($p > 0.05$) deviation from Hardy-Weinberg expectations, indicating that within a given lake, individuals were drawn from a single panmictic population.

As seen by the positions of populations along the watercourses (Fig. 2.2), the distributions are clearly not random. Populations downstream from barrier d2 exhibit a diversity significantly higher than those located upstream ($A_c = 24.906$, $H_E = 0.412$ vs. $A_c = 14.581$, $H_E = 0.160$; Wilcoxon Mann-Whitney test, $p > 0.001$), highlighting the importance of this barrier on dispersal. However, the presence of such a barrier does not necessarily result in low genetic diversity upstream. For example, populations upstream from barrier b1 (B2–B4) exhibit a level of diversity similar ($p = 0.7$ for A_c ; $p = 0.4$ for H_E) to those with no barrier in drainage system A. Surprisingly, an increase in diversity was observed in some populations upstream barrier d2. In these last two cases, interconnections near these populations may be responsible for gene flow between these systems

2.3.3 Genetic structure

Three distinct genetic groups (hereafter referred to as I, II and III) were identified by the program Structure 2.1 as an optimal solution (Fig. 2.2). This population structure is supported by the NJ tree (Fig. 2.3): the low bootstrap values indicated that the MWR populations are not strongly differentiated. Most populations display a genetic contribution from a single group (Fig. 2.2). The hierarchical analysis

of genetic variance (Table 2) revealed a high and significant FCT estimate (0.44) but a low FSC (0.09), indicating that most of the genetic variation occurs among groups.

Group II populations are restricted to the downstream part of du Loup River (systems C and D, Fig. 2.1). Interestingly, populations of the other groups are present in more than one drainage system (Table 1; Fig. 2.2). Group I populations are detected on both sides of interconnection AB, in systems A and B. Similarly, group III populations are found on both sides of interconnection CD, in the upstream part of drainage systems C and D.

Table 2: AMOVA results for the three groups without admixed populations. d.f. = degrees of freedom.

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance component	% of variation	Fixation index
Among groups	2	548.656	1.04665	44.01	0.44006
Among populations within groups	21	104.339	0.11410	4.80	0.08568
Within populations	772	940.042	1.21767	51.20	
Total	795	1593.036	2.37842		

Some populations display a genetic contribution from more than a single group (Fig. 2.2). Admixtures between groups I and III were detected in populations D18, D19, D20 and B1 while the presence of both groups II and III were detected in C2, D4, D5 and D6. These results were confirmed by the reclassification of individuals (data not shown) using the Genclass software (Piry *et al.* 2004). According to the distant positions of groups I and III in the phylogenetic tree (Fig. 2.3), the occurrence of both groups within a given population can only be the result of gene flow and hybridization. The contribution of group I to populations D18, D19 and D20 can be explained by migration via the interconnections AD and BD, while the contribution of group III to population B1 can be explained by migrations via interconnection DB.

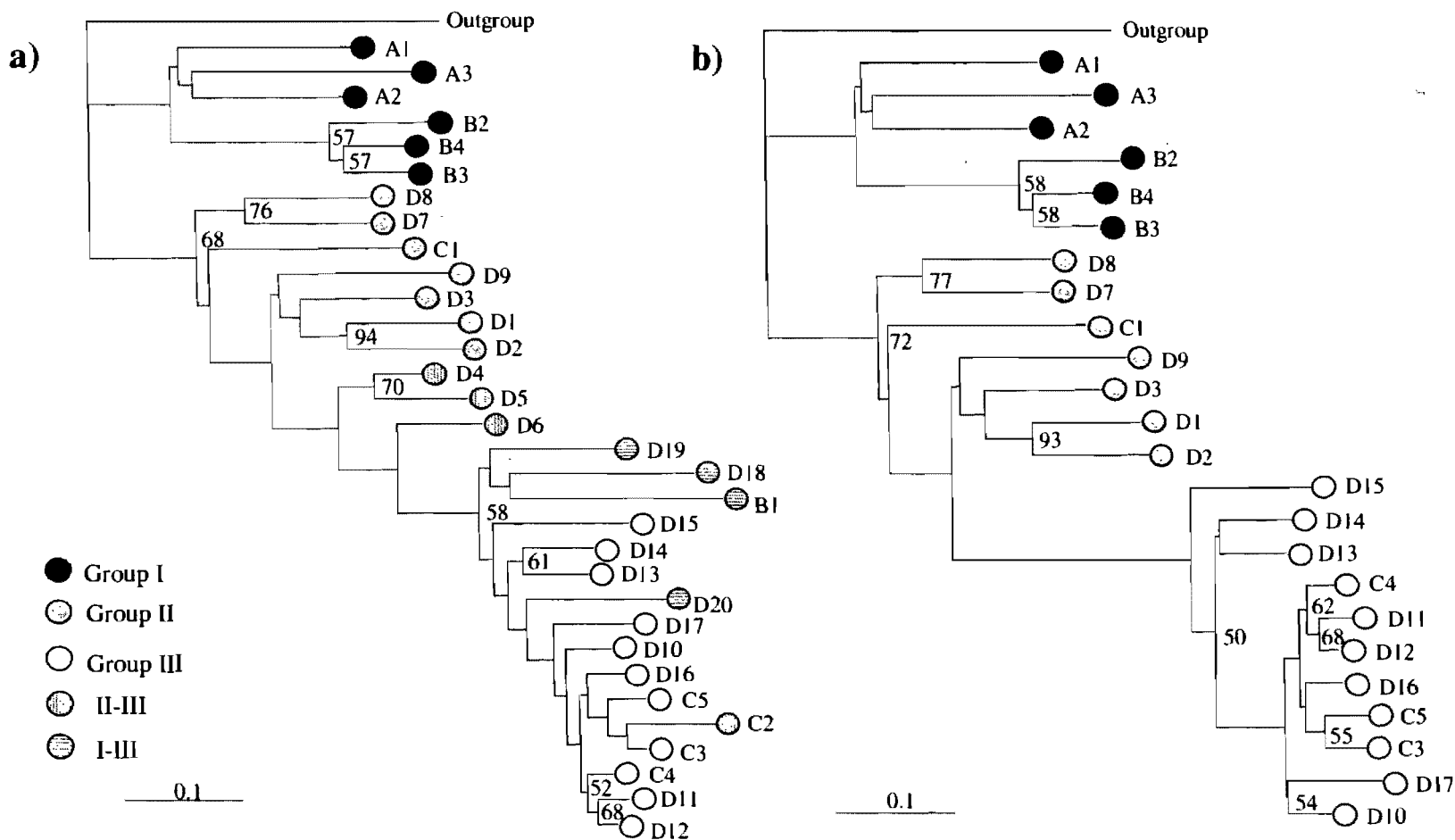


Figure 2.3 : Relationships among populations of the three groups as determined by rooted NJ trees a) with all populations; b) without admixed populations. Only bootstrap values > 50% are indicated.

The first NJ tree revealed that groups II and III are connected one to each other by populations with contribution from both groups (Fig. 2.3a). Phylogenetic analyses performed after removing populations with contributions of multiple groups showed similar relationship (Fig. 2.3b), indicating that groups II and III were not brought together artificially due to the presence of these populations. In addition, genetic diversity is extremely low for group III when compared to group II (Table 3) and nearly all alleles detected in group III are present in group II. These two groups share 34 alleles while group II has 13 private alleles and group III has only one private allele. Taken together, these results indicate that group III was derived from group II following a strong founder event (Fig. 2.4).

Table 3 : Genetic diversity of the three groups with admixed populations excluded. The number of alleles (A), corrected allele richness (A_c), number of private alleles, number of polymorphic loci (P) and Nei's gene diversity (H_E) are given for each group. The mean per population of each group was calculated for all estimators.

Group	A	A_c	Private alleles	P	H_E
I	26.6	24.85	9	6.80	0.57
II	30.03	26.04	13	6.14	0.44
III	16.38	14.35	1	2.73	0.15

The origin of group III could be explained by three different scenarios. In the first scenario, the group C resulted of a drastic founder effect occurred with dispersal through waterfalls d2. The founders then colonise the upstream part of drainage system D. They use the interconnection CD to colonise system C and then DC to reach this part of system D and hybridize with group II in populations D3 to D6. The second scenario is similar except that the drastic founder effect occurred with dispersal through waterfall c1 to first colonise drainage system C and then system D by interconnection CD. The third scenario suggests a gradual reduction in the number of founders in populations D3 through D6. Interconnections DC and CD are then used respectively to colonise drainage system C then the upper part of system D. No hybridization between groups II and III occurs in the third scenario because group III

is progressively formed by the successive founder effects that come from colonisation of lakes D3 to D6.

None of these scenarios can be rejected definitively, but the third scenario appears to be the most parsimonious because no hybridizations are required to explain the composition of the D3 through D6 populations. The gradient from population D3 to D6 and from populations C2 to C5 in the corrected allelic richness decreased progressively from 29.4 to 13.1 and the number of polymorphic loci decreased from 7 to 1. A very strong and significant correlation between genetic diversity (A, Ac, HE, P) and altitude was detected along the transition from group II to III but not over all populations (Fig. 2.4). While the admixture between groups III and II would be expected to provide the same results, the absence of a linkage disequilibrium supports the third scenario. It is noteworthy that whatever the origin of group III is, interconnections DC and CD are required to explain the observed genetic structure.

2.3.4 Network analyses

Because the phylogenetic procedure used is not designed to take hybridization into account, hybrid populations B1, D18, D19 and D20 were discarded from the analyses as were any interconnections potentially associated with these hybridization events. For the same reason, only the third scenario was tested because it considers populations D3 through D6 as transition populations while scenarios 1 and 2 consider these populations as admixtures between two groups. A third NJ tree was thus inferred without populations B1, D18, D19 and D20 and was used for the rest of the analyses. Removing the hybrid populations from the analyses does not affect the topology (data not shown).

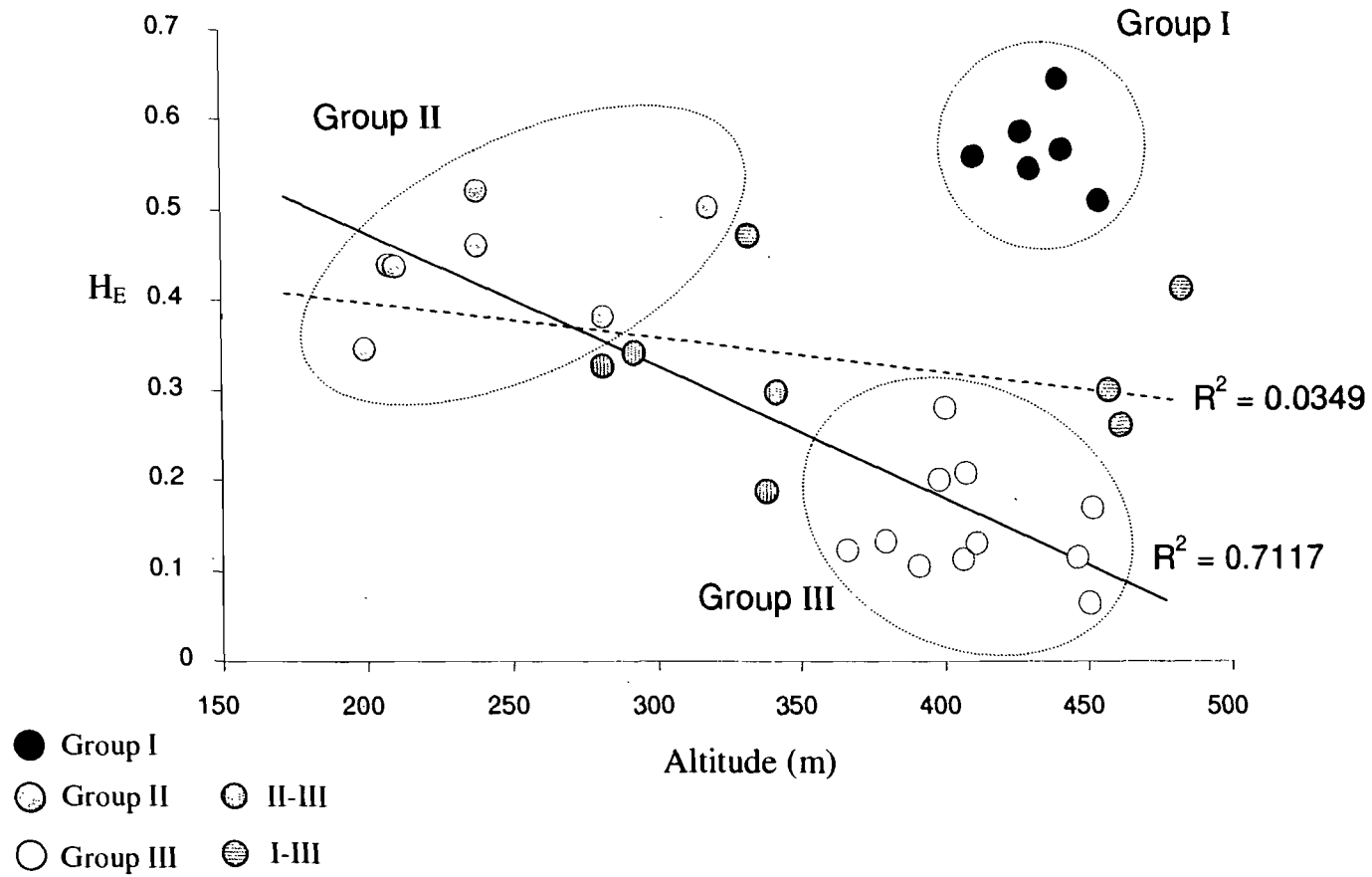


Figure 2.4 : Correlation between altitude and Nei's gene diversity (H_E). The dashed line represents the correlation when considering all populations while the solid line is the correlation for populations from groups II and III only

The SS for the NJ trees without these four hybrid lakes is 3.68. When this tree is constrained with the topology of the permanent network, the SS is nearly twenty times higher (64.43) than that of the NJ tree. The alternative hydrographic topologies obtained using all interconnections provided an SS value of 9.57, similar to that of the NJ tree (Table 4). This difference revealed an important incongruence between NJ tree and the permanent drainage topologies.

Table 4 – Results of the constrained trees and correlation with or without interconnections. Sums of squares (SS) and correlations for genetic distances in relation to topology and waterway distances are given. AB, CD and DC refer to interconnections between drainages used for the alternate drainage system.

	SS	Topology		Waterway distance	
		Correlation	P-value	Correlation	P-value
Without hybrids I-II	3.68518	-	-	-	-
Permanent network	64.43465	0.5699	< 0,001	0.6551	< 0,001
AB	63.80959	0.5837	< 0,001	0.7287	< 0,001
DC and CD	10.12069	0.8319	< 0,001	0.6899	< 0,001
AB, DC and CD	9.56560	0.8506	< 0,001	0.781	< 0,001

The correlation between NJ and the drainage topologies revealed a similar trend, with a higher correlation when all interconnections were taken into account ($r = 0.85$) than when using the permanent drainage topology ($r = 0.57$). Finally, Mantel tests performed between genetic and geographic distances show a better correlation when all interconnections are included ($r = 0.78$) than when they are not ($r = 0.66$). Altogether, these results indicate that the drainage network constructed with interconnections fits better with the genetic data than with the permanent network.

2.4 Discussion

2.4.1 Role of the permanent network and interconnections

This study revealed that the pattern of the genetic diversity of creek chub in MWR is only partially consistent with the permanent drainage network. While

populations of a given drainage system section are genetically similar, as expected for recent divergence and/or extensive gene flow, numerous inconsistencies were detected. High diversity upstream from some impassable waterfalls and in some lakes of the first-order sections (upper part of the system), as well as the presence of a given group in more than one drainage system, cannot be explained by migrations within the permanent network. Such inconsistencies appear to be a signature of postglacial colonization (Angers & Bernatchez 1998; Poissant *et al.* 2005) or introductions (Adams *et al.* 2001; Bryan *et al.* 2005; Kawamura *et al.* 2006; Kelly *et al.* 2006).

However, the few interconnections between drainage systems detected with geographic tools and verified *de visu* may provide an explanation for all these genetic inconsistencies. Correlations between genetics and geographic factors explained a larger part of the variation when interconnections were included in the network. For instance, interconnection AB decreases the waterway distance from 350 km in the permanent network to 12 km with the alternate route and provides a stronger correlation between genetic and geographic distances. It is unlikely that chance alone accounts for the presence of populations from this group in two distinct drainage systems upstream of an impassable waterfall (b1).

Three of the six interconnections identified (AB, DC and CD) appear to have played an important role in the genetic structure of creek chub in MWR by allowing colonization upstream of impassable falls. The other interconnections (AD, BD and DB) appear to have allowed further dispersal to drainage systems already occupied by creek chub, leading to hybridizations. Altogether, these interconnections allowed the dispersal of groups I and II-III throughout two and four distinct drainage system sections respectively. The landscape elements such as waterfalls and interconnections are thus of major importance in the modelling of genetic organization, as expected from previous studies (Taylor *et al.* 2003; Habicht *et al.* 2004; Knaepkens *et al.* 2004; Poissant *et al.* 2005; Crispo *et al.* 2006).

2.4.2 Creek chub dispersal

Phylogenetic analyses suggest that only two founder groups have colonized MWR (groups I and II), with group III being derived from group II by founder events. The high diversity of populations downstream from waterfalls c1, d2 and d3 suggests that group II originated from the drainage system D. These waterfalls appeared to be efficient barriers to dispersal as this group has not been detected upstream. One scenario is that creek chub circumvented impassable waterfall d2 and progressed via lakes D3 through D6. Interconnection DC allowed individuals to invade system C upstream of waterfall c1, then return to drainage system D by interconnection CD upstream of waterfall d2. The loss of diversity resulting from founder events due to altitude led to the differentiation of the group III, which colonized the upstream section of system D. Other scenarios have similar processes but could have differed in the intensity of genetic drift (progressive or instantaneous). However, it is clear that dispersal from downstream to upstream occurred only once since independent founder events cannot provide similar results.

Within group I, populations from drainage systems A and B are closely related on the NJ tree, with nearly all alleles from the system B population being present in those of system A. Barrier b1 blocked movements from the downstream section of system B, as shown by the absence of group II-III upstream. All these evidences suggest that group I dispersed throughout drainage system A then used the one-way interconnection AB to colonize system B.

The one-way connection DB explains the presence of group III in a lake downstream from waterfall b1. Similarly, some individuals from group I in drainage systems A and B took one-way interconnections AD and BD to disperse into first-order lakes, increasing the genetic diversity in these lakes.

This dispersal scenario proposes a way by which fish can circumvent impassable obstacles by using interconnections. However, even though creek chub dispersal throughout MWR drainage systems is well explained by the presence of the interconnections, its presence upstream of barrier d1 likely involved a different process. Waterfall d1 is above 200 m (Fig. 2.2), an altitude that represents the upper limit of the Champlain Sea that covered St. Lawrence valley approximately 10 000 years ago (McAllister *et al.* 1988; Rempel & Smith 1998; Ochietti *et al.* 2001). The Champlain Sea played the role of a barrier to fish dispersal and influenced the genetic structure of longnose dace (*Rhinichthys cataractae*) another cyprinid species (Girard & Angers 2006b). However, the Champlain Sea also provided dispersal opportunities. For instance, brook charr (*Salvelinus fontinalis*) is thought to represent the only native species in MWR, using the Champlain Sea to reach high altitude drainage systems (Magnan & Fitzgerald 1982; Magnan & Fitzgerald 1984; Lacasse & Magnan 1993). While creek chub is not known as a euryhaline species, it has been presumed that the large amount of glacier meltwater flowing into the sea created a freshwater layer in the littoral zone (Legendre & Legendre 1984). Some freshwater fish like creek chub may have used this littoral layer to colonize systems at altitudes higher than 200 m.

The opportunities offered by the Champlain Sea and interconnections suggest that no human intervention is required to explain the presence of creek chub upstream of impassable waterfalls in MWR. In this study, no sign of successful introduction that substantially altered the genetic composition of the populations studied was detected, indicating that if fish were recently introduced, they failed to reproduce. Nevertheless, it is not possible to definitively reject the scenario of translocation by humans. For instance, the translocation of fish upstream of impassable waterfalls may represent an alternate explanation for the origin of group III in scenario 1 or 2 (see Results).

If translocations rather than interconnections are responsible of the genetic structure observed in MWR, the dispersal via humans of creek chub must have followed a stepping stone pattern, with the origin of creek chub being near the point of introduction. For instance, group III fish must have been captured in a lake of drainage systems C or D and transferred toward a different nearby section, and this had to happen numerous times. It is most improbable that multiple independent introductions from one diversified source, such as group II, would give rise to multiple populations with the same genetic composition (Kawamura *et al.* 2006). However, considering the practice of bait fishermen, who could have used one or several group II lakes to catch bait fish when going to fish in group III lakes, or those of fishing clubs, which were reported to systematically introduce cyprinids as forage fish in some lakes of this area, translocation could be an alternative hypothesis to explain the genetic structure of creek chub from group III lakes.

If one considers the very high genetic diversity of creek chub populations upstream from barrier d1, the scenario of human-driven dispersal requires that a large number of individuals must have been successfully introduced (the same conclusion is applicable to populations B2 to B4). After a period of time required to reach a high density, a few individuals would then have been translocated to a lake upstream of barrier c1 or d2. Finally, once creek chub had again reached a high density, individuals would have again been translocated to the remaining drainage systems. In addition, these transfers had to have occurred a long time ago: creek chub had already been reported in lakes upstream from barrier c1 in 1929 (Prévost 1959). Finally, in spite of these hypothetical multiple introductions elsewhere, creek chub were never introduced upstream of the barrier d3. Such a series of events appear unlikely, thus colonization of group III creek chub lakes via lake interconnections is the more parsimonious hypothesis.

2.4.3 Conservation perspectives

The current status of creek chub as an “introduced species” in some regions promotes their eradication in order to restore the ecological integrity of lakes. A major motivation for such restoration is that creek chub competes with brook charr (*Salvelinus fontinalis*), a species of economic interest in northeastern North America. Creek chub is more efficient at feeding on benthic prey than brook charr (Magnan & Fitzgerald 1982; Magnan & Fitzgerald 1984), and when living in sympatry with charr, fishing yield and production of trout are lower by 30 to 50%, respectively, compared to in allopatry (Magnan 1988; Lacasse & Magnan 1992; Bourke *et al.* 1999).

The results of this study provide the first indication of mechanisms allowing a natural dispersion of this species upstream of impassable waterfalls. Further investigations of the genetic structure over a larger geographic scale are required to confirm the introduced or native status of the creek chub in MWR. For this, characteristics other than the presence of impassable upstream waterfalls must be determined prior to the assessment of species status in the absence of historical information.

The results of this study are also relevant in the context of lake restoration. While dams and other obstacles to dispersion built at lake discharges and in upstream drainage systems prevent recolonization of restored lakes from downstream sources, interconnections can be used as alternative routes for dispersal. Thus interconnections between drainage systems must be considered when planning the prevention of recolonization of restored lakes by undesirable species.

In conclusion, this study highlights the role of interconnections in the dispersion of creek chub. Our analysis of the genetic structure indicates that creek chub use interconnections to circumvent some of the impassable waterfalls that block

dispersion routes to the upstream part of many drainage systems in MWR. The results also suggest that the presence of creek chub in MWR may be natural, though further studies will be required to definitively assess this.

2.5 Acknowledgements

We thank Philippe Girard, Frédéric Cyr and the SEPAQ (Société des établissements de plein air du Québec) for assistance and logistics support in the field. This research was supported by research grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to B. Angers and P. Magnan, and from the Group for Interuniversity Research in Limnology and Aquatic Environment (GRIL).

3. Discussion

L'objectif de ce projet de maîtrise était de déterminer le rôle des barrières et des interconnexions sur la dispersion d'une espèce de poisson à l'intérieur et entre les réseaux hydrographiques. Les résultats obtenus ont confirmé l'importance du réseau hydrographique dans le patron de diversité génétique de l'espèce étudiée, mais ils ont aussi souligné le rôle des interconnexions en tant que routes alternatives de dispersion. La méthode de détection des interconnexions s'est révélée efficace dans cette étude. Par contre, il est évident que des méthodes plus poussées d'inférence des flux géniques asymétriques auraient été utiles pour calculer plus finement l'effet des interconnexions sur la migration. Malgré tout, cette étude a démontré l'importance des interconnexions en tant que route de contournement des obstacles dans la RFM. Ces résultats ouvrent la porte à de nombreuses questions sur le statut natif ou introduit d'espèces indigènes à la région, mais retrouvées dans des sections réputées inaccessibles d'un réseau. De plus, l'inventaire des interconnexions pourrait être très utile dans une perspective de conservation, afin de mieux identifier les interactions entre les populations ou les voies possibles de dispersion d'espèces nuisibles.

3.1 Méthode d'inférence des barrières et interconnexions

Afin de déterminer les obstacles à la dispersion des espèces aquatiques, plusieurs méthodes sont disponibles, de l'utilisation de la télémétrie sur le terrain à l'utilisation des SIG suivie d'une vérification sur le terrain (Adams *et al.* 2001; Ovidio et Philippart 2002; Spens *et al.* 2007). Ces méthodes sont généralement utilisées pour vérifier la connectivité à l'intérieur d'un réseau permanent et non pas les interconnexions intermittentes entre des réseaux. Elles ne considèrent donc que la partie aquatique du paysage d'un réseau hydrographique et de ses berges, et elles ne prennent souvent pas compte de la partie terrestre possiblement inondable entre les réseaux.

Dans notre étude, l'analyse de la connectivité du réseau hydrographique s'est faite sur l'ensemble du territoire d'étude, que ce soit sur la partie aquatique ou terrestre, afin de détecter les connexions à l'intérieur des réseaux, mais surtout les interconnexions possibles entre les réseaux. La méthode préconisée fut l'utilisation des SIG, suivie d'une vérification sur le terrain. L'inférence des barrières et des interconnexions était basée sur la distribution spécifique du mulot à cornes dans la RFM. Cette méthode a été choisie parce que peu d'information était disponible sur la capacité du mulot à cornes à franchir des obstacles. De plus, puisque ce n'était pas la distribution du mulot, mais bien le patron de diversité génétique qui était étudié, cette méthode n'incorporait pas de biais dans les analyses statistiques consécutives.

L'avantage de l'utilisation des SIG sur l'ensemble du territoire était qu'elle requerrait moins de ressources et de temps que la télémétrie et qu'elle considérait autant la partie aquatique que terrestre du réseau hydrographique. Une fois les barrières et interconnexions identifiées à l'aide des SIG, il restait à vérifier leur présence. Par contre, comme pour toutes les méthodes, un suivi sur plusieurs années aurait dû être effectué parce que les conditions saisonnières et annuelles peuvent grandement modifier l'importance d'un obstacle (Ovidio et Philippart 2002). Une interconnexion peut n'être formée que lors de crues ou pluies très importantes, ou une interconnexion présente à tous les printemps peut être absente due à une saison particulièrement sèche.

Toutes les interconnexions identifiées à l'aide du SIG ont été confirmées *de visu* par un survol en avion durant la période des crues. La méthode utilisée était donc efficace pour détecter les interconnexions. Par contre, le gradient de pente limite considéré comme un obstacle était très élevé par rapport à ceux d'autres études sur des espèces de salmonidés qui sont réputées avoir une meilleure capacité natatoire que les cyprinidés (Kruse *et al.* 1997; Adams *et al.* 2001; Ovidio et Philippart 2002). Il est donc possible que certains obstacles terrestres n'aient pas été détectés et qu'en fait, les réseaux hydrographiques de la RFM soient plus divisés que présumé. Toutes

les interconnexions identifiées ayant été confirmées, il faudrait prendre en compte, dans une étude future, les caractéristiques morphométriques des interconnexions lors des crues de différentes années afin de déterminer les facteurs permettant la dispersion des poissons par ce moyen.

3.2 Rôle des interconnexions

La dispersion actuelle d'une espèce aquatique dans un réseau hydrographique est généralement présumée suivre le tracé permanent du réseau, mais deux autres processus agissent sur celle-ci. Le plus connu et étudié est la translocation, volontaire ou non, des poissons par les humains à des fins commerciales, sportives ou autre. Ce processus explique plusieurs incongruités dans la distribution de certaines espèces et parfois la présence d'espèces dans de nouveaux écosystèmes (Flecker et Townsend 1994; Kreiser *et al.* 2000; Cambray 2003; Colautti *et al.* 2003). Le second processus est la dispersion à l'aide d'interconnexions intermittentes entre les réseaux hydrographiques. Son rôle était soupçonné depuis longtemps, mais il n'avait jamais été étudié en détails (Legendre et Legendre 1984; Angers et Bernatchez 1998). La présente étude illustre l'importance des interconnexions en tant que route alternative de dispersion pour coloniser des sections de réseaux sinon inaccessibles.

Dans la RFM, la présence des muets à cornes en amont de barrières infranchissables par cette espèce était inexplicable, à moins d'intervention humaine, jusqu'à la découverte des routes alternatives constituées par les interconnexions. Ces routes alternatives sont entre autres retrouvées entre une section de rivière en aval d'un obstacle et une section en amont d'un obstacle. Lors de la dispersion, les poissons ont pu coloniser les réseaux en aval des barrières, mais ces obstacles les empêchaient de poursuivre leur chemin. L'apparition de connexions intermittentes entre les réseaux lors des crues a donc offert une opportunité de dispersion aux espèces aquatiques. Le mulet à cornes aurait ainsi contourné certaines des barrières bloquant sa dispersion dans les sections plus en amont.

Les résultats de cette étude illustrent bien le dynamisme du paysage hydrographique et comment un phénomène saisonnier ou temporaire peut influencer la distribution et la structure génétique d'une espèce aquatique. Le rôle des interconnexions ne peut pas être négligé dans l'étude de la dispersion ni le dynamisme intrinsèque au milieu aquatique en général.

3.3 Migration asymétrique

La dispersion des espèces aquatiques à l'intérieur ou entre les réseaux n'est souvent pas symétrique. Par exemple, les barrières à la dispersion sont un obstacle pour les mouvements de l'aval vers l'amont, mais ne sont généralement pas un obstacle pour le mouvement inverse. Plusieurs études sur la dispersion ont illustré ce phénomène de migration asymétrique due aux obstacles (Adams *et al.* 2001; Hänfling *et al.* 2002; Habicht *et al.* 2004; Crispo *et al.* 2006; Spens *et al.* 2007). Le même phénomène peut se produire avec les interconnexions. Si deux lacs ou rivières voisins et non connectés sont au même niveau, l'interconnexion pourrait être à double sens tandis que si un des cours d'eau est en altitude par rapport à l'autre, l'interconnexion sera probablement à sens unique, de l'amont vers l'aval. Malheureusement, les outils statistiques disponibles n'offrent pas la possibilité de tenir compte de la migration asymétrique.

Le réseau hydrographique de la RFM, qu'il soit permanent ou intermittent, est parsemé d'interconnexions et d'obstacles à sens unique. En étudiant le patron de diversité génétique du mulot à corne, il est évident que ces sens uniques ont pu influencer la dispersion de cette espèce en favorisant un accroissement de la diversité génétique dans les lacs les plus en amont du système. Dans la RFM, tous les lacs hybrides détectés ont été colonisés par des migrants du groupe III grâce à des connexions permanentes, puis par des apports généralement plus faible du groupe I grâce à des interconnexions intermittentes. Ces lacs hybrides étaient soit des lacs de

tête, soit situés près de lacs de tête. Il en découle que ceux-ci possèdent une plus grande diversité génétique que les lacs plus en aval. Dû à l'effet fondateur, la diversité génétique devrait plutôt diminuer de l'aval vers l'amont.

Cette migration asymétrique n'a pu être testée efficacement avec les outils actuels d'analyse génétique et statistique. De façon exploratoire, le programme MIGRATE 2.3.2 (Beerli et Felsenstein 2001) a été utilisé pour estimer le flux génique entre des paires de populations (données non présentées). Malheureusement, les données de cette étude se prêtaient mal aux analyses de ce programme. Le programme considérait les populations hybrides entre les groupes I et III comme les populations sources de ces deux groupes. En effet, ces groupes ne partagent presque pas d'allèles et les populations du groupe I sont monomorphes pour presque tous les loci. Selon le principe de l'effet fondateur, les populations sources sont généralement plus diversifiées génétiquement que les populations filles. En conséquence, les populations du groupe I peuvent difficilement être la source d'une population plus diversifiée, à moins d'hybridation. Alors, lorsque étudiés hors de leur contexte écologique, il est facile de considérer les groupes I et III comme étant issus des populations hybrides, ce que faisait le programme MIGRATE.

Pour bien étudier la migration asymétrique, un programme prenant compte de cette asymétrie serait nécessaire. Les paramètres intéressants à incorporer dans un tel programme seraient les sens possibles de dispersion dans le réseau en fonction des obstacles et des interconnexions. Le programme MIGRATE permet de calculer des flux géniques asymétriques entre des paires de populations, mais aucun outil actuel ne permet de les comparer à une migration asymétrique entre deux habitats. En d'autres mots, il faut pouvoir considérer toutes les composantes de la connectivité et donc de la dispersion possible entre deux lacs ou rivières afin de les comparer plus efficacement à la structure génétique et au flux génique.

3.4 Statut introduit ou natif

Le cas du mullet à cornes dans RFM illustre l'ambiguïté du statut des espèces indigènes retrouvées dans des régions ou sections de réseaux réputées inaccessibles. Les résultats de la présente étude ont démontré comment le mullet à cornes a pu coloniser, sans intervention humaine, des sections de réseaux en amont d'obstacles infranchissables. Pour déterminer avec certitude le statut indigène ou introduit du mullet dans la RFM, il faudrait élargir le cadre de l'étude aux régions adjacentes afin d'évaluer les possibilités de dispersion hors RFM. L'analyse de l'histoire glaciaire du territoire laisse entrevoir des pistes de recherche pour expliquer la présence de cette espèce sur les plateaux inaccessibles du bouclier laurentien. Ainsi seule la présence de la mer de Champlain aurait permis aux espèces aquatiques euryhalines de rejoindre ces plateaux (McAllister *et al.* 1988; Rempel et Smith 1998; Ochietti *et al.* 2001). Certains chercheurs avancent que les grandes quantités d'eau douce provenant de la fonte des glaciers auraient pu former une couche d'eau douce le long du littoral de cette mer, facilitant le passage pour les espèces sténohalines (Legendre et Legendre 1984; Dempson 1993). Ce moyen aurait pu être utilisé par le mullet pour coloniser dans un premier temps les réseaux du plateau de la RFM, puis l'utilisation de différentes interconnexions afin de contourner les obstacles lui aurait permis une plus grande dispersion. Cette hypothèse laisse supposer que le mullet pourrait être indigène à plusieurs plans d'eau de la RFM.

Ces résultats ouvrent une piste de réflexion intéressante sur le statut indigène ou introduit des espèces aquatiques, surtout dans le cas d'espèces indigènes au territoire en général, mais présentes dans des régions inaccessibles par voie d'eau permanente. La seule présence d'une espèce dans une section de réseau en amont de barrières à la dispersion ne devrait pas conduire automatiquement à un statut introduit. Dans ce cas-ci, l'étude des interconnexions entre les réseaux a permis de déterminer les routes utilisées pour contourner les barrières à l'intérieur des réseaux. Dans d'autres cas, des conditions climatiques exceptionnelles ou un changement dans

le patron de drainage pourraient jouer un rôle dans la dispersion. Les déductions basées sur les conditions du milieu peuvent donner un indice du statut introduit ou indigène d'une espèce, mais elle demeure une hypothèse à vérifier sur le terrain à l'aide d'outils génétiques.

3.5 Perspectives

Le rôle des interconnexions comme route alternative de dispersion n'est pas à négliger dans de futures études de conservation. Dans les plaines inondables aux réseaux hydrographiques souvent temporaires, le rôle des connexions intermittentes intra-réseau a été démontré à de multiples reprises (Snodgrass *et al.* 1996; Taylor 1997; Taylor et Warren 2001; Leibowitz et Vining 2003; Franssen *et al.* 2006). Notre étude révèle le cas particulier du mulot à cornes à l'intérieur de réseaux permanents, dans une région propice à la formation des interconnexions inter-réseaux due à la complexité de sa géomorphologie. La RFM demeure une région typique du bouclier canadien et la dispersion des espèces aquatiques à l'aide des interconnexions sur ce territoire pourrait théoriquement être possible dans des régions similaires ou même dans les régions plus planes des basses terres (McGlashan et Hughes 2001; Hughes 2007). L'identification d'interconnexions pourrait permettre d'expliquer les incongruités de la structure génétique de certaines populations (Angers et Bernatchez 1998) ou de la composition spécifique de certains milieux.

De plus, la présence d'interconnexions non identifiées entre les réseaux pourrait anéantir les efforts de restauration de certains milieux naturels. Par exemple, l'éradication du mulot à cornes et des autres espèces de cyprinidés est prônée dans plusieurs lacs de la RFM et des régions adjacentes afin de restaurer l'allopatricité présumée de l'omble de fontaine. Des barrages et seuils sont construits afin d'empêcher la recolonisation des lacs restaurés par les espèces indésirables. Les interconnexions à proximité de ces lacs pourraient remettre en cause leur restauration en servant de route de contournement des obstacles. Il est donc important de prendre

en compte les interconnexions lors de la restauration d'habitats naturels afin d'éviter la recolonisation par des routes alternatives. De plus, l'étude des interconnexions permettra, dans certains cas, de mieux distinguer les espèces introduites de celles indigènes. Ainsi lors de la phase de réintroduction, toutes les espèces indigènes pourront être réensemencées et non seulement les espèces d'intérêt économique. Les efforts de restauration seront un peu plus fidèles à l'état antérieur du milieu.

Dans une optique de conservation, l'ajout de la composante interconnexion entre les réseaux pourrait aider à affiner l'étude des relations inter-populations chez les espèces aquatiques et ainsi mieux déterminer les unités de conservation dans le cas d'espèces ou de milieux menacés. Les interconnexions ne constituent qu'une des facettes du dynamisme des réseaux hydrographiques et donc des changements subis selon les saisons et les conditions climatiques annuelles. À cause de ce dynamisme, l'étude des espèces à protéger doit préférablement s'étendre sur plusieurs périodes de l'année durant plusieurs années, mais aussi sur la composante terrestre des réseaux hydrographiques et non pas seulement sur la composante aquatique. Le mulot à cornes en est un bon exemple puisqu'il a réussi à traverser la frontière terrestre entre les réseaux pour contourner les barrières aquatiques à sa dispersion.

4. Références

- Adams SB, Frissell CA, Rieman BE (2001) Geography of invasion in mountain streams: Consequences of headwater lake fish introductions. *Ecosystem*, 296-307.
- Angers B, Bernatchez L (1998) Combined use of the SMM and non-SMM methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae) populations from microsatellites. *Molecular Biology and Evolution* **15**, 143-159.
- Angers B, Magnan P, Plante M, Bernatchez L (1999) Canonical correspondence analysis for estimating spatial and environmental effects on microsatellite gene diversity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology* **8**, 1043-1053.
- Angers B, Schlosser IJ (2007) The origin of *Phoxinus eos-neogaeus* unisexual hybrids. *Molecular Ecology*, **16**, 4562-4571.
- Avice JC, Arnold J, Ball RM, *et al.* (1987) Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 489-522.
- Berli P (1998) Estimation of migration rates and population sizes in geographically structured populations. In: *Advances in Molecular Ecology* (ed. Carvalho GR), pp. 39-53. IOS Press, Italy.
- Berli P, Felsenstein J (2001) Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **98**, 4563-4568.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L *et al.* (1996-2004) *Genetix v 4.05.2, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Available at <http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/constr.htm#download>
- Bermingham E, Moritz C (1998) Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* **7**, 367-369.
- Bernatchez L, Wilson CC (1998) Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology* **7**, 431-452.
- Bertolo A, Magnan P (2006) Spatial and environmental correlates of fish community structure in Canadian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 2780-2792.
- Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1999) Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**, 19-31.
- Brunner PC, Douglas MR, Bernatchez L (1998) Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmonidae) from central Alpine lakes. *Molecular Ecology* **7**, 209-233.
- Bryan MB, Zalinski D, Filcek KB, *et al.* (2005) Patterns of invasion and colonization of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in North America as revealed by microsatellite genotypes. *Molecular Ecology* **14**, 3757-3773.
- Cambray JA (2003) Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia* **500**, 217.

- Castric V, Bonney F, Bernatchez L (2001) Landscape structure and hierarchical genetic diversity in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* **55**, 1016-1028.
- Cavalli-Sforza LL, Edwards AWF (1967) Phylogenetic analysis models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*, **19**, 233-257.
- Colautti R, Bailey S, van Overdijk C, Amundsen K, MacIsaac H (2003) Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada.
- Cook BD, Bunn SE, Hughes JM (2002) Genetic structure and dispersal of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae) in western Queensland, Australia. *Freshwater Biology* **47**, 2098-2112.
- Costello AB, Down TE, Pollard SM, Pacas CJ, Taylor EB (2003) The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae). *Evolution* **57**, 328-344.
- Crispo E, Bentzen P, Reznick DN, Kinnison MT, Hendry AP (2006) The relative influence of natural selection and geography on gene flow in guppies. *Molecular Ecology* **15**, 49-62.
- Crossman EJ (1991) Introduced freshwater fishes: A review of the North American perspective with emphasis on Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 46-47.
- Daoust J, Jean H (2007) SIGIS version 2.66. Géomatique SIGISCO Inc.
- Dempson JB (1993) Salinity tolerance of freshwater acclimated small-sized Arctic charr: *Salvelinus alpinus* from northern Labrador. *Journal of Fish Biology* **43**, 451-462.
- Dykes AS, Dredge LA, Hodgson DA (2005) North american deglacial marine- and lake-limit surfaces. *Géographie Physique et Quaternaire* **59**, 155-185.
- Estoup A, Garnery L, Solignac M, Cornuet J-M (1995) Microsatellite variation in honey bee (*Anis Mellifera* L.) populations: Hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise models. *Genetics* **140**, 679-695.
- Estoup A, Rousset F, Michalakis Y, al. e (1998) Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology* **7**, 339-353.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of cluster of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611-2620.
- Falush DM, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of populations structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**, 1567-1587.
- Felsenstein J (1993) PHYLIP (phylogeny inference package). Distributed by the author, Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- Flecker AS, Townsend CR (1994) Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological Applications* **4**, 798-807.

- Franssen NR, Gido KB, Guy CS, *et al.* (2006) Effects of floods on fish assemblages in an intermittent prairie stream. *Freshwater Biology* **51**, 2072-2086.
- Fraser DJ, Bernatchez L (2005) Allopatric origins of sympatric brook charr populations: colonization history and admixture. *Molecular Ecology* **14**, 1497-1509.
- Gagnon M-C, Angers B (2006) The determinant role of temporary proglacial drainages on the genetic structure of fishes. *Molecular Ecology* **15**, 1051-1065.
- Girard P, Angers B (2006a) Characterization of microsatellite loci in longnose dace (*Rhinichthys cataractae*) and interspecific amplification in five other Leuciscinae species. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 69-71.
- Girard P, Angers B (2006b) The impact of postglacial marine invasions on the genetic diversity of an obligate freshwater fish, the longnose dace (*Rhinichthys cataractae*), on the Quebec peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 1429-1438.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3), p. Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. University of Lausanne, France.
- Grant PR (1998) *Evolution on islands* Oxford University Press, Oxford.
- Habicht C, Olsen JB, Fair L, Seeb JE (2004) Smaller effective population sizes evidenced by loss of microsatellite alleles in tributary-spawning populations of sockeye salmon from the Kvichak River, Alaska drainage. *Environmental Biology of Fishes* **69**, 51-62.
- Hänfling B, Hellemans B, Volckaert FAM, Carvalho GR (2002) Late glacial history of cold-adapted freshwater fish *Cottus gobio*, revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* **11**, 1717-1729.
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**, 907-913.
- Holderegger R, Wagner HH (2006) A brief guide to landscape genetics. *Landscape Ecology* **21**, 793-796.
- Holderegger R, Wagner HH (2008) Landscape genetics. *BioScience* **58**, 199-207.
- Hughes JM (2007) Constraints on recovery: using molecular methods to study connectivity of aquatic biota in rivers and streams. *Freshwater Biology* **52**, 616-631.
- Hurwood DA, Hughes JM (1998) Phylogeography of the freshwater fish, *Mogurnda adspersa*, in streams of northeastern Queensland, Australia: evidence for altered drainage patterns. *Molecular Ecology* **7**, 1507-1517.
- Johnson ML, Gaines MS (1990) Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 449-480.
- Jungwirth M, Schmutz S, Weiss S (1998) *Fish migration and fish bypasses* Blackwell Science, Oxford.
- Kawamura K, Yonekura R, Katano O, Taniguchi Y (2006) Origin and dispersal of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, in Japan and Korea. *Molecular Ecology*, **15**, 613-621.

- Kelly DW, Muirhead JR, Heath DD, Macisaac HJ (2006) Constrasting patterns in genetic diversity following multiple invasions of fresh and brackish waters. *Molecular Ecology* **15**, 3641-3653.
- Knaepkens G, Verheyen E, Galbusera P, Eens M (2004) The use of genetic tools for the evaluation of a potential migration barrier for the bullhead. *Journal of Fish Biology* **64**, 1737-1744.
- Kolbe JJ, Glor RE, Schettino LR, al. e (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* **431**, 177-181.
- Kreiser BR, Mitton JB, Woodling JD (2000) Single versus multiple sources of introduced populations identified with molecular markers: a case study of a freshwater fish. *Biological Invasions* **2**, 295-304.
- Kruse CG, Hubert WA, Rahel FJ (1997) Geomorphic influences on the distribution of Yellowstone cutthroat trout in the Absaroka Mountains, Wyoming. *Transactions of American Fisheries Society* **126**, 418-427.
- Lacasse S, Magnan P (1992) Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of laurentian shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**, 1001-1009.
- Lacasse S, Magnan P (1993) Distribution post-glaciaire des poisson dans le bassin hydrographique du fleuve Saint-Laurent: impact des interventions humaines. Université de Trois-Rivières pour le ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec.
- Langella O (2001) *POPULATIONS 1.2.24. Population genetic structure(individual or population distances, phylogenetic trees)*. Available at <http://www.pge.cnrs-gif.fr/bioinfo/populations/>.
- Lasne E, Lek S, Laffaille P (2007) Patterns in fish assemblages in the Loire floodplain: The role of hydrological connectivity and implications for conservation. *Biological Conservation* **139**, 258-268.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, Second english edition edn. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P, Legendre V (1984) Postglacial dispersal and freshwater fishes in the Quebec peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**, 1781-1802.
- Leibowitz SG, Vining KC (2003) Temporal connectivity in a prairie pothole complex. *Wetlands* **23**, 13-25.
- Lindholm AK, Breden F, Alexander HJ, et al. (2005) Invasion success and genetic diversity of introduced populations of guppies *Poecilia reticulata* in Australia. *Molecular Ecology* **14**, 3671-3682.
- Lockwood JL, McKinney ML (2001) *Biotic homogenization* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, U.S.A.
- Magnan P (1988) Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 999-1009.
- Magnan P, Fitzgerald GJ (1982) Resource partitioning between brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and creek chub (*Semotilus atromaculatus* Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* **60**, 1612-1617.

- Magnan P, Fitzgerald GJ (1984) Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchell, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchell. *Canadian Journal of Zoology* **62**, 1548-1555.
- Magnan P, Rodriguez MA, Legendre P, Lacasse S (1994) Dietary variation in a freshwater fish species: Relative contribution of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 2856-2865.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 189-197.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**, 209-220.
- Matthews WJ, Robison HW (1998) Influence of drainage connectivity, drainage area and regional species richness on fishes of the interior highlands in Arkansas. *The American Midland Naturalist* **139**, 1-19.
- McAllister DE, Harington CR, Cumba SL, Renaud CB (1988) Paleoenvironmental and biogeographic analyses of fossil fishes in the peri-Champlain Sea deposits in Eastern Canada. In: *The Late Quaternary development of the Champlain Sea basin*, pp. 241-258. N.R. Gadd. Geological Association of Canada Special Paper.
- McGlashan DJ, Hughes JM (2001) Low levels of mitochondrial DNA and allozyme variation among populations of freshwater fish *Hypseleotris compressa* (Gobiidae: Eleotridinae): implications for its biology, populations connectivity and history. *Heredity* **86**, 222-233.
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* **127**, 247-260.
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics* Columbia University Press, New York.
- Nei M (1995) Genetic support for the out-of-Africa theory of human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **92**, 6720-6722.
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variation in populations. *Evolution* **29**, 1-10.
- Ochietti S, Chartier M, Hillaire-Marcel C, et al. (2001) Paléoenvironnements de la Mer de Champlain dans la région de Québec, entre 11 300 et 9750 BP: Le site de Saint-Nicolas. *Géographie Physique et Quaternaire* **55**, 23-46.
- Olden JD, Jackson DA, Peres-Neto PR (2001) Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* **127**, 572-585.
- Ovidio M, Philippart JC (2002) The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. Synthesis of five years telemetry study in the River Meuse Basin. *Hydrobiologia* **483**, 55-69.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, et al. (2004) GeneClass2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, **95**, 536-539.

- Poissant J, Knight TW, Ferguson MM (2005) Nonequilibrium conditions following landscape rearrangement: the relative contribution of past and current hydrological landscapes on the genetic structure of a stream-dwelling fish. *Molecular Ecology* **14**, 1321-1351.
- Prévost G (1959) Report on Lake St. Bernard; p. 17. Archives de la FAPAQ à Shawinigan, Bureau de l'aménagement et de la faune, Gouvernement du Québec.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945-959.
- Rahel FJ (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 291-315.
- Rahel FJ (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* **52**, 696-710.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP Version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248-249.
- Rempel LL, Smith DG (1998) Post-glacial fish dispersal from Mississippi refuge to Mackenzie River basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 893-899.
- Reusch TBH, Wegner KM, Kalbe M (2001) Rapid genetic divergence in postglacial populations of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): the role of habitat type, drainage and geographical proximity. *Molecular Ecology* **10**, 2435-2445.
- Rogers SM, Bernatchez L (2007) The genetic architecture of ecological speciation and the association with signatures of selection in natural lake whitefish (*Coregonus* sp. Salmonidae) species pairs. *Molecular Biology and Evolution* **24**, 1423-1438.
- Rogers SM, Isabel N, Bernatchez L (2007) Linkage maps of the dwarf and normal lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex and their hybrids reveal the genetic architecture of population divergence. *Genetics* **175**, 375-398.
- Rousset F (1996) Equilibrium values of measures of population subdivision for stepwise mutation processes. *Genetics* **142**, 1357-1362.
- Rzhetsky A, Nei M (1992) Statistical properties of the ordinary least-squares, generalized least-squares, and minimum-evolution methods of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, **35**, 367-375.
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* **4**, 406-425.
- Sambrook J, Fritsch EF, Maniatis T (1989) *Molecular cloning: A laboratory manual*, 2nd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) Arlequin: a software for population genetics data analysis. User manual ver 2.000. Genetics and Biometry Lab, Department of Anthropology, University of Geneva, Geneva.
- Scott WB, Crossman EJ (1973) *Freshwater fishes of Canada* Bulletin of fisheries research board of Canada, 26, 966 pages.

- Skalski GT, Grose MJ (2006) Characterization of microsatellite loci in the creek chub (*Semotilus atromaculatus*). *Molecular Ecology Notes*, **6**, 1240-1242.
- Slatkin M (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 393-430.
- Slatkin M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**, 264-279.
- Snodgrass JW, Bryan ALJ, Lide RF, Smith GM (1996) Factors affecting the occurrence and structure of fish assemblages in isolated wetlands of upper coastal plain, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 443-454.
- Spens J, Englund G, Lundqvist H (2007) Network connectivity and dispersal barriers: using geographical information system (GIS) tools to predict landscape distribution of a key predator (*Esox lucius*) among lakes. *Journal of Applied Ecology* **44**, 1127-1137.
- Stepiens CA, Murphy DJ, Strange M (2007) Broad- to fine-scale population genetic patterning in the smallmouth bass *Micropterus dolomieu* across the Laurentian Great Lakes and beyond: an interplay of behaviour and geography. *Molecular Ecology* **16**, 1605-1624.
- Storfer A, Murphy MA, Evans JS, *et al.* (2007) Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* **98**, 128-142.
- Takezaki N, Nei M (1996) Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellites DNA. *Genetics* **144**, 389-399.
- Taylor CM (1997) Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. *Oecologia* **110**, 560-566.
- Taylor CM, Warren MLJ (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology* **82**, 2320.
- Taylor EB, Stamford MD, Baxter JS (2003) Population subdivision in westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) at the northern periphery of its range: evolutionary inferences and conservation implications. *Molecular Ecology* **12**, 2609-2622.
- Triantafyllidis A, Krieg F, Cottin C, *et al.* (2002) Genetic structure and phylogeography of European catfish (*Silurus glanis*) populations. *Molecular Ecology*, **11**, 1039-1055.
- Turgeon J, Bernatchez L (2001) Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary intergradation between glacial races of *Coregonus artedii* (Teleostei: Coregoninae). *Evolution* **55**, 2274-2286.
- Waters JM, Wallis GP (2000) Across the Southern Alps by river capture? Freshwater fish phylogeography in South Island, New Zealand. *Molecular Ecology* **9**, 1577-1582.
- Wilson CC, Hebert PDN (1996) Phylogeographic origins of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in eastern North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 2764-2775.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* **28**, 114-138.
- Wright S (1951) The genetic structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**, 323-354.