

Université de Montréal

Évidence génétique de populations sympatriques de la perchaude (*Perca flavescens*) dans le Lac Saint-Pierre

par
Christelle Leung

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Arts et des Sciences
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en sciences biologiques

Octobre, 2011

© Christelle Leung, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

**Évidence génétique de populations sympatriques de la
perchaude (*Perca flavescens*) dans le Lac Saint-Pierre**

Présenté par :
Christelle Leung

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Christopher Cameron,
président-rapporteur

Bernard Angers,
directeur de recherche

Pierre Magnan,
co-directeur

Andrea Bertolo,
membre du jury

Résumé

La perchaude (*Perca flavescens*) constitue une ressource socioéconomique de grande importance dans le Lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Bien que ce lac fluvial soit désigné réserve de la biosphère par l'UNESCO, le statut de la perchaude est préoccupant. Afin de permettre à l'espèce de persister en fonction des diverses pressions anthropiques, il est important de comprendre sa dynamique populationnelle et les mécanismes qui en sont responsables. La perchaude est connue pour sa philopatrie ; le fait de toujours se reproduire à son site de naissance peut entraîner la subdivision d'une espèce en de multiples populations, où chacune pourra être pourvue d'adaptations locales distinctes. Il est possible d'étudier ces processus à l'aide des signaux génétiques associés à la reproduction des individus. Toutefois, une faible différenciation génétique entre les populations du Lac Saint-Pierre est envisagée en raison de la colonisation récente du système (moins de 8000 ans). L'objectif de cette étude est de déterminer s'il existe plusieurs populations de perchaude dans le Lac Saint-Pierre. Les simulations réalisées ont révélé que l'utilisation de marqueurs AFLP (*amplified fragment length polymorphism*), permettant une analyse globale du génome, affiche une meilleure détection de la différenciation des populations que celle des marqueurs microsatellites. Afin d'associer les individus à leur site de naissance, la méthode d'AFLP et des microsatellites ont été utilisées sur des larves capturées suite à l'éclosion des œufs. Trois analyses distinctes d'AFLP ont indiqué une corrélation entre la composition génétique des individus et des sites géographiques, confirmant ainsi la présence de plusieurs populations sympatriques dans le Lac Saint-Pierre, découlant vraisemblablement de la philopatrie de l'espèce. L'absence de différenciation génétique relatée par les marqueurs microsatellites vient confirmer l'importance du choix des marqueurs génétiques. Bien que la différenciation génétique observée soit relativement faible, la gestion de la perchaude devrait tenir compte de la dynamique des populations distinctes dans ce système.

Mots-clés : AFLP, microsatellites, différenciation génétique, plans d'aménagement, philopatrie, *Perca flavescens*, Lac Saint-Pierre

Abstract

Yellow perch (*Perca flavescens*) is a commercially-exploited freshwater fish species in Lake Saint-Pierre (Quebec, Canada). Even if this fluvial lake is designated as a biosphere reserve by UNESCO, the yellow perch status is of concern. To ensure the persistence of species facing to anthropogenic pressures, understanding dynamics and mechanism that structure populations are of major importance. Because the habitat characteristics are spatially structured and this species is known to display natal site fidelity, a subdivision of the species in multiple populations and local adaptations may occur. It is possible to detect these processes according to genetic signal associated with individuals' reproduction. However, low genetic differentiation is hypothesised due to the recent colonization of the system (< 8 K years). This study aims at determining if there are multiple populations of yellow perch in Lake Saint-Pierre. Simulations was first performed to confirm that population differentiation is better depicted by amplified fragment length polymorphism (AFLP) than microsatellite markers. In order to associate individuals to their site of birth, larvae captured after hatching were used. A survey of the variation throughout the entire genome was then performed by using the AFLP approach and variations at microsatellite loci were used to further investigate the organization of these populations. Three distinct AFLP analyses indicated a correlation between genetic composition of individuals and spawning sites, and thus confirmed the presence of multiple sympatric populations in Lake Saint-Pierre, resulting likely from natal site fidelity. At the opposite, the lack of genetic differentiation reported by microsatellites markers confirms the importance of the choice of genetic markers. While the genetic differentiation is very low, the management of this species should take into account the existence of distinct population structures in this system.

Keywords: AFLP, microsatellites, genetic differentiation, fishery management plan, natal site fidelity, *Perca flavescens*, Lake Saint-Pierre

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Table des matières	iii
Liste des tableaux	vi
Liste des figures	vii
Liste des sigles et des abréviations	viii
Remerciements	xi
1. INTRODUCTION.....	1
1.1. Aménagement et conservation	2
1.2. La structure des populations	3
1.2.1. <i>Le concept de populations.....</i>	3
1.2.2. <i>Barrières à la reproduction</i>	5
1.2.3. <i>La détection d'une organisation spatiale des populations</i>	7
1.2.3.1. <i>Les populations au niveau écologique.....</i>	7
1.2.3.2. <i>Les populations au niveau génétique.....</i>	8
1.3. Les marqueurs génétiques	8
1.3.1. <i>Les microsatellites</i>	9
1.3.2. <i>Les SNPs</i>	9
1.3.3. <i>Les AFLP.....</i>	10
1.4. La perchaude (<i>Perca flavescens</i>).....	10
1.4.1. <i>La biologie de l'espèce adulte.....</i>	11
1.4.2. <i>Répartition des larves au stade de vie précoce.....</i>	12
1.4.3. <i>La répartition des adultes</i>	13
1.4.3.1. <i>L'utilisation de l'habitat</i>	13
1.4.3.2. <i>La fidélité au site</i>	14
1.4.3.3. <i>Une espèce philopatrick.....</i>	15

1.5. La perchaude dans le lac Saint-Pierre.....	17
1.6. Objectifs et hypothèses de l'étude.....	18
2. ARTICLE : Genetic evidence for sympatric populations of yellow perch (<i>Perca flavescens</i>) in Lake Saint-Pierre (Canada): the crucial first step in developing a fishery management plan.....	20
Abstract.....	21
2.1. Introduction.....	22
2.2. Materials and Methods.....	24
2.2.1. <i>Simulations</i>	24
2.2.2. <i>Sampling</i>	25
2.2.3. <i>AFLP fingerprinting</i>	28
2.2.4. <i>Statistical analyses</i>	30
2.2.4.1. <i>Characterization of population diversity of sampled individuals ...</i>	30
2.2.4.2. <i>Clustering analysis with no assumption about population structure or no a priori method.</i>	30
2.2.4.3. <i>Clustering analysis with a priori</i>	31
2.3. Results.....	31
2.3.1. <i>Simulations</i>	31
2.3.2. <i>AFLP data from LSP</i>	33
2.4. Discussion.....	36
2.4.1. <i>Genetic differentiation of sympatric population in LSP</i>	36
2.4.2. <i>Natal site fidelity behaviour</i>	36
2.4.3. <i>AFLP and larvae</i>	37
2.5. Acknowledgements.....	39
3. DISCUSSION.....	40
3.1. Populations sympatriques et philopatrie.....	41
3.2. Le choix des marqueurs génétiques.....	42
3.3. Les marqueurs microsatellites.....	43

3.4. Des implications en conservation.....	45
Bibliographie.....	47
ANNEXES.....	xii
ANNEXE 1. Génotypage des marqueurs microsatellites : protocole d'amplification. .	xiii
ANNEXE 2. Caractéristiques des marqueurs microsatellites utilisés.	xiv
ANNEXE 3. Résultats des analyses microsatellites en fonction des sites.	xv

Liste des tableaux

Table 2.1. Characteristics of the sampling sites. Dates of sampling, geographic coordinates and number of individuals analysed with three distinct AFLP surveys.	27
Table 2.2. Characteristics of the different AFLP surveys performed in this study. For each survey, the number of individuals and number of loci surveyed (polymorphic loci are in parentheses) are indicated.	29
Table 2.3. Results of the different AFLP performed in this study. Partition of the genetic diversity (F_{ST}), standardized parsimony scores and reassignment rate are given over all loci and without loci presumably under positive selection (outliers loci detected with Mcheza program).	34
Tableau 3.1. Résultats des analyses de marqueurs AFLP et les microsatellites. L'indice de diversité génétique (F_{ST}), le score de parcimonie (PPS) standard et le taux de réassignement ont été calculé en utilisant tous les loci.	44
Tableau A1. Caractéristiques des marqueurs microsatellites. Nombre d'allèles (A), richesse allélique (A_R , estimée sur un échantillonnage 18 individus), hétérozygotie observée (H_O), hétérozygotie attendu (H_E) et indice de diversité (F_{ST}) calculés pour tous les sites.	xiv
Tableau A2. Résultats des analyses microsatellites en fonction des sites. Nombre d'individus analysés (n), nombre d'allèles (A), richesse allélique (A_R) estimée sur un échantillonnage de 18 individus, l'hétérozygotie observée (H_O), l'hétérozygotie attendue (H_E), et des tests d'équilibre de Hardy-Weinberg (test global de l'excès d'homozygotes - Probabilité HWE) calculés pour l'ensemble des locus pour chaque site.	xv

Liste des figures

- Figure 2.1.** Location of the Lake Saint-Pierre (Canada) and areas sampled. Arrow indicated the direction of water flow..... **26**
- Figure 2.2.** Results of AFLP and microsatellites markers simulations. (A) Population differentiation, (B) Standardized parsimony scores and (C) proportion of correct reassignment as function of N_{EM} for microsatellite (circle) and AFLP (triangle) markers. **32**
- Figure 2.3.** Individual relationships inferred from the different AFLP surveys. Unrooted NJ trees obtained for AFLP1 (A), AFLP2 (C) and AFLP3 (E). RDA plots obtained for AFLP1 (B), AFLP2 (D) and AFLP3 (F) as a function of sampling sites within LSP (colors). Percentage of constrained inertia for each corresponding axes are in parentheses. Triangles and circles symbols indicate individuals sampled respectively in 2003 and 2004 for AFLP1 and in 2008 and 2009 for AFLP2 and AFLP3. **35**

Liste des sigles et des abréviations

A	Nombre d'allèles
ADN	Acide désoxyribonucléique
AFLP	Amplified fragment length polymorphism
A_R	Richesse allélique
DAS	Allele sharing distance
DNA	Deoxyribonucleic acid
dNTP	Deoxynucleotide triphosphates
e.g.	<i>Exempli gratia</i> (par exemple)
FQRNT	Fonds de recherche du Québec : nature et les technologies
F_{ST}	Indice de diversité inter-population
GRIL	Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique
ha	Hectare
H_E	Hétérozygotie attendue
H_O	Hétérozygotie observée
HWE	Hardy-Weinberg equilibrium
i.e.	<i>Id est</i> (c'est-à-dire)
KAM	K-allele model
Km	Kilomètre
Km^2	Kilomètre carré
LSP	Lac Saint-Pierre / Lake Saint-Pierre
m	Mètre
m	Taux de migration (proportion de migrants par population par génération)
mm	Millimètre
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune
MU	Management unit
n	Taille de l'échantillon

N_E	Taille efficace de la population
N_{Em}	Nombre de migrants effectifs par génération
ng	Nanogramme
NJ	Neighbour joining
nM	Nanomolaire
NSERC	Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada
PCR	Polymerase chain reaction
PPS	Phylogenetic parsimony score
<i>p-value</i>	Probabilité
RDA	Redundancy analysis
SMM	Stepwise mutation model
SNP	Single nucleotide polymorphism
<i>Taq</i>	<i>Thermus aquaticus</i>
U	Unité
UNESCO	United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization
μ	Taux de mutation
μ l	Microlitre
%	Pourcentage
°C	Degré Celsius
10X	Dix fois concentré

« Il n'y a pas de raison que cela ne marche pas ! »

bA

Remerciements

Je ne saurais commencer sans adresser mes plus sincères remerciements à Bernard Angers, mon directeur de recherche, qui m'a permis de réaliser ce projet au sein de son laboratoire. Une phrase qu'il a mentionnée à de multiples reprises me vient à l'esprit à l'écriture de ces quelques lignes. À travers cette phrase, j'ai réalisé un projet de recherche dans un domaine qui me passionne. À travers cette phrase, j'ai appris persévérance et rigueur, j'ai reçus des encouragements multiples, des conseils judicieux, un encadrement continu et un support inégalable. À travers cette phrase, j'ai vécu des moments de rigolades et le partage de connaissances et d'une passion. À travers cette phrase, j'ai aussi ressenti une profonde confiance à mon égard. Pour tout cela, et bien plus encore, merci Bernard !

Je tiens également à remercier Pierre Magnan, mon codirecteur de recherche, pour sa confiance, son soutien et ses encouragements. Je tiens à souligner sa disponibilité et ses nombreuses suggestions avisées qui m'ont permis de mener ce projet à bon port.

Je ne puis oublier toutes ces personnes ayant côtoyé le laboratoire de Populations, Génétique et Évolution Moléculaire. Merci à ces collègues, maintenant mes amis, pour leurs aides et le partage des connaissances, les conseils et les encouragements dans les moments difficiles, mais également les moments inoubliables de bonne humeur, de fous rires et de conversations sans limite. Un merci particulier à Mathieu, Frédéric, Rachel, Francis, Benoît, Philippe et Méloée.

À toutes ces personnes qui, de près ou de loin, ont contribué au bon déroulement de mes travaux : Merci beaucoup !

1. INTRODUCTION

1.1. Aménagement et conservation

Les conséquences de plusieurs activités humaines dans l'environnement peuvent se traduire par la perte et la fragmentation de l'habitat, l'introduction d'espèces, la pollution, les changements climatiques ou encore la surexploitation des populations (Soule 1991), dont les effets risquent de compromettre les services fournis par les écosystèmes (Naeem *et al.* 1994). La baisse de biodiversité observée est d'autant plus redoutée pour les espèces importantes au niveau commercial, qui sont souvent essentielles pour l'homme. La conservation des ressources naturelles devient ainsi un impératif.

Si l'objectif principal de la biologie de la conservation est de documenter l'étendue de la biodiversité de la planète et d'essayer de la préserver, d'un point de vue pratique, cette discipline est appelée à étudier les impacts de l'homme sur les différentes strates de la diversité biologique (génétique, spécifique et écosystémique), et de développer des approches pour prévenir son déclin (Primack 2006). La thématique de ce mémoire s'insère dans ce dernier point, et plus particulièrement au niveau de la préservation des différentes populations d'une espèce.

La diversité au sein d'une espèce s'organise généralement sous forme de populations. Dans cette optique, la génétique de la conservation vise à déterminer et à maintenir la diversité génétique à l'intérieur des populations aussi bien que la diversité retrouvées entre les populations (DeSalle & Amato 2004). La diversité intra-spécifique permet à une population de s'acclimater et s'adapter à des conditions de vies différentes et aux changements environnementaux ; la diversité inter-populationnelle, quant à elle, permet d'accroître les chances de survie à long terme de l'espèce. Ensemble, la diversité augmente les chances de persister et d'évoluer en fonction des changements écologiques (Reed & Frankham 2003).

Si l'objet de la conservation se situe au niveau génétique, la gestion des populations ne peut se faire sans aborder le niveau de la dynamique des populations. Ainsi, pour qu'il y ait persistance d'une population, les individus doivent composer avec le milieu

environnant. Selon les conditions environnementales telles que les ressources disponibles et la capacité de support du milieu, chaque population sera, à sa manière, confrontée à des paramètres particuliers. L'abondance des individus, les taux de recrutement, de croissance et de mortalité sont propres à chaque population et permettent de décrire leurs propriétés dynamiques (Pawson & Jennings 1996; Thomas & Kunin 1999; Turchin 1999). La différence entre ces paramètres peut également être fonction du degré d'isolement spatial et temporel entre les populations et c'est sur leur base que les plans de gestion des populations exploitées sont définis. Un plan d'aménagement adéquat concernant une espèce requière donc la compréhension de la dynamique de ses populations.

1.2. La structure des populations

1.2.1. Le concept de populations

Une population se définit par un groupe d'individus qui se reproduisent entre eux avec une plus grande probabilité qu'avec des individus des autres populations (Altukhov 1981; Camus & Lima 2002; Waples & Gaggiotti 2006). De ce fait, chaque population correspond à une unité reproductive distincte pouvant présenter une diversité génétique qui lui est propre et des adaptations qui sont fonction des variations des environnements locaux (Altukhov 1981).

Les forces évolutives dites divergentes (les mutations, la dérive génétique et la sélection), augmentent la différenciation des populations au cours de leur existence. Les mutations augmentent le nombre d'allèles existants. La dérive génétique, par un échantillonnage aléatoire des allèles à chaque génération, entraîne une variation de leur fréquence dans le temps. La sélection est, quant à elle, responsable de la persistance des allèles associés à un phénotype favorable à la survie des individus en fonction de leur environnement.

L'isolement de groupes d'individus fait en sorte que les forces évolutives agissent de façon indépendante et, par conséquent, une variation dans la composition génétique des populations sera observée. Parce que l'isolement n'est généralement pas absolu, la migration (et la reproduction) d'individus d'une population à une autre va permettre un flux génique entre des groupes d'individus, ce qui aura pour conséquence de ralentir la différenciation de ces populations. La migration peut également être considérée comme une source de variation génétique via un échange d'allèles entre les populations, lorsqu'elle est peu fréquente.

Ainsi, les populations ne sont pas des entités complètement isolées les unes des autres dans la mesure où des échanges peuvent exister via la migration des individus, cette dernière étant généralement fonction de la distance géographique (Wright 1943). Un assemblage de plusieurs populations plus ou moins reliées les unes des autres par la dispersion des individus forment ainsi une métapopulation (Levins 1970). Dans ce cas, bien que la migration ne soit toutefois pas suffisante afin constituer un ensemble panmictique, la structure spatiale des interactions écologiques affecte également les populations, tout autant que les taux de natalité et de mortalité, la compétition et la prédation (Hanski 1998). Comme celle d'une population, la persistance d'une métapopulation est régie par un équilibre entre des taux de « mortalité » (extinctions locales de populations) et de « natalité » (établissement de nouvelles populations à des sites vacants). La métapopulation dépend ainsi de la dynamique des populations qui la composent (Hanski & Gilpin 1991; Hanski 1998). Et elle est dite en déséquilibre lorsqu'on observe un déclin de l'ensemble des populations, c'est-à-dire que la dispersion individuelle traduite par la recolonisation des sites vacants ne suffit pas à contrebalancer les extinctions locales (Harrison & Hastings 1996).

1.2.2. Barrières à la reproduction

Les populations sont le résultat d'un certain isolement entre des groupes d'individus au moment de la reproduction. Ce concept est facilement compréhensible lorsque la distance géographique entre les populations est plus élevée que la capacité de dispersion des individus ce qui empêche la migration et favorise la formation d'entité reproductives distinctes. L'isolement entre les populations peut également résulter de la présence de barrières physiques ou encore de l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales (Trizio *et al.* 2005; Riley *et al.* 2006).

Dans un habitat aquatique ou marin, les barrières à la migration des individus sont souvent absentes. Toutefois, des barrières autres que géographiques peuvent également conduire à la formation et au maintien de populations sympatriques. Ces barrières peuvent être d'ordre temporel, lorsque les individus d'une région donnée ne se reproduisent pas tous en même temps. Dans la même localité, des groupes d'individus vont, par exemple, se reproduire à différentes périodes de l'année, cela afin de minimiser la compétition (Moore *et al.* 2005; Huber *et al.* 2007; Santos *et al.* 2007). Un exemple classique est le saumon rose du Pacifique (*Oncorhynchus gorbuscha*) qui se reproduit soit aux années paires ou impaires, formant ainsi deux populations différentes pour des individus provenant de la même rivière (Heard 1991). Un autre type d'isolement par le temps peut être observé chez les anguilles, où la variation du nombre d'individus se reproduisant chaque année peut conduire à l'apparition de différentes populations (Maes *et al.* 2006; Han *et al.* 2008).

L'apparition de différentes populations est également possibles grâce à l'adoption d'un comportement particulier (mais généralisé à plusieurs espèces) des individus, qui est la reproduction au site de naissance (Dittman & Quinn 1996). La fidélité au site de natalité ou philopatrie est un comportement qui consiste à se reproduire toujours au même site qui correspond au site de naissance (Blair & Quinn 1991). Cela implique que les individus d'un même site de reproduction vont préférentiellement se reproduire entre eux, et présenter une probabilité plus faible de se reproduire avec des individus d'un autre site. Ce

comportement, adopté par plusieurs espèces, subdivise ainsi une espèce en de multiples populations où chacune peut présenter une diversité génétique et des adaptations locales distinctes. Par exemple, on retrouve ce comportement chez les saumons qui, après une croissance en mer, reviennent frayer dans leur rivière natale. Malgré les difficultés associées à ce comportement, la philopatrie est généralement précise et résulte en des populations reproductives isolées avec des adaptations spécialisées selon leur habitat natal (Dittman & Quinn 1996). En Écosse, en dépit du fait de se retrouver en sympatrie, de grandes différenciations phénotypiques et génétiques sont retrouvées chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Ces différenciations sont maintenues par le fort comportement de fidélité au site (Adams *et al.* 2006). Au Québec, les ventres rouges du nord (*Phoxinus eos*) d'un même lac, mais de sites différents, ne forment ni une population génétiquement uniforme, ni panmictique (c'est-à-dire que les individus ne se reproduisent pas aléatoirement dans le lac). Compte tenu de la petite taille du lac (5 ha) et de la grande capacité de dispersion de ces poissons, cette structure génétique ne peut être expliquée que par un comportement de fidélité au site de naissance (Massicotte *et al.* 2008).

La philopatrie diffère toutefois du comportement de fidélité au site où ce dernier consiste à se reproduire toujours au même site, mais pouvant être un autre que le site natal. La fidélité au site seule ne permet ainsi pas la formation de population (Miller *et al.* 2001) parce que, si le choix du site de reproduction se fait aléatoirement au moins une fois – la première fois – cela est suffisant pour permettre l'homogénéisation des individus. Il n'y résulte donc pas d'isolement de groupe d'individus, ni formation d'unité de reproduction distincte.

Des différences génétiques peuvent aussi découler entre des groupes d'individus qui demeurent ensembles. Afin de discerner entre les hypothèses qui pourraient expliquer la différenciation génétique observée soit causé par la philopatrie ou l'agrégation des individus apparentés, il est nécessaire de vérifier l'existence d'une stabilité temporelle d'un même patron de différenciation génétique. Les organisations génétiques vont être les mêmes

spatialement chaque année si la cause est la philopatrie, alors que l'agrégation des individus apparentés causera des organisations génétiques différentes selon les cohortes.

Ces unités reproductives distinctes ont pour conséquence l'adoption d'adaptations en fonction de l'environnement local et ainsi l'observation d'une organisation spatiale des populations (Carvalho 1993).

1.2.3. La détection d'une organisation spatiale des populations

1.2.3.1. Les populations au niveau écologique

La détection d'une organisation spatiale des populations peut être réalisée par des observations écologiques, notamment par la comparaison des différents paramètres liés à la dynamique des populations, ou des adaptations locales des groupes d'individus (Ihssen *et al.* 1981; Begg *et al.* 1999). À titre d'exemple, on retrouve l'analyse des isotopes stables (Takai & Sakamoto 1999; Cunjak *et al.* 2005; Guelinckx *et al.* 2006), la comparaison des infections parasitaires des populations (Williams *et al.* 1992) ou encore l'analyse de la composition chimique des otolithes (Campana & Casselman 1993), des paramètres qui varient selon les différentes conditions de l'environnement.

Des expériences de capture-marquage-recaptures durant la saison de reproduction permettent également de suivre les mouvements des individus. Cette méthode permet notamment la mise en évidence du comportement de fidélité au site et ainsi indiquer les limites géographiques de différentes unités de reproduction (Miller *et al.* 2001; Glover *et al.* 2008; Massicotte *et al.* 2008). La structure des populations peut ainsi être évaluée en comparant ces unités reproductives (Bowen *et al.* 2005; Carlsson *et al.* 2007).

1.2.3.2. Les populations au niveau génétique

Outre les adaptations locales, les analyses génétiques peuvent confirmer une organisation spatiale des populations. Cette approche permet également de distinguer la fidélité au site de la philopatrie. Si les groupes d'individus ont été isolés depuis un certain nombre de générations, qui est relatif à la taille des populations (Hartl & Clark 1997), des différences en termes de fréquences alléliques pourront être observées (Waples 1998), permettant ainsi de distinguer les populations. Cependant, le fait de ne pas détecter de différences génétiques significatives entre des groupes d'individus ne signifie pas nécessairement l'absence d'unité reproductive distincte parce que la différenciation des populations est un processus progressif qui s'étend sur plusieurs générations (Crandall *et al.* 2000). Ainsi, même des populations complètement isolées, mais seulement depuis peu de temps, ne présenteront pas de différences génétiques notables (e.g. Sage & Wolff 1986; Smith *et al.* 1989; Zink & Dittmann 1993; Massicotte *et al.* 2008)

1.3. Les marqueurs génétiques

Il existe un grand nombre de méthodes qui permettent d'estimer la diversité génétique des populations (Allendorf *et al.* 1977; Lansman *et al.* 1981; Bernatchez & Danzmann 1993; Vos *et al.* 1995; O'Connell & Wright 1997; Wang *et al.* 1998). Ainsi, le choix des méthodes à utiliser devient critique dans la mesure où elles ne présentent pas toutes la même résolution dans la détection de la différenciation des populations (Liu & Cordes 2004). Parmi les marqueurs génétiques les plus utilisés à cet égard, on retrouve notamment les marqueurs microsatellites ou *short tandem repeats* (STR), *single-nucleotide polymorphism* (SNP) et *amplified fragment length polymorphism* (AFLP), dont l'intérêt majeur réside dans leur abondance et leur distribution uniforme au sein de n'importe quel génome.

1.3.1. Les microsatellites

Les microsatellites sont de courtes séquences d'ADN d'un à six nucléotides, répétées en tandem. Pour un même locus, des variations sur le nombre de répétitions peuvent subvenir entre des individus. Les analyses utilisant les microsatellites comme marqueurs génétiques consistent en l'utilisation d'un nombre limité de loci. Reconnus pour posséder des taux de mutations très élevés (Estoup & Angers 1998), ces marqueurs sont hautement informatifs pour un seul locus, dans la mesure où ils peuvent afficher plusieurs allèles et permettent également la distinction des hétérozygotes (codominance des marqueurs). Bien que ce soient des marqueurs dont le génotypage se fait relativement facilement, les microsatellites requièrent toutefois des analyses moléculaires préliminaires afin de concevoir des amorces spécifiques à une espèce pour leur amplification.

1.3.2. Les SNPs

Une autre catégorie de polymorphisme génétique consiste en la variation d'une séquence d'ADN au niveau d'un nucléotide entre les individus d'une même espèce ou d'espèces apparentées.

L'utilisation des marqueurs SNPs consiste en la détection du nucléotide qui diffère entre des allèles, sur une séquence d'ADN donnée. Toutefois, le développement et la caractérisation des marqueurs SNPs n'est pas chose aisée et requière notamment la connaissance exacte de la séquence d'ADN. Ainsi, bien que des dizaines de millions de SNPs soient présents dans le génome d'un organisme, seul un très petit nombre d'entre eux sont développées dans les marqueurs génétiques. De plus, un SNP peut présenter en théorie jusqu'à quatre allèles (les quatre bases composant l'ADN) au même locus. Cependant, la plupart des SNPs sont considérés comme des marqueurs co-dominants mais bi-alléliques, conséquence du faible taux de mutation. Par exemple, chez les mammifères, le taux de mutation observé est de l'ordre de 10^{-9} mutations par génération (Li *et al.* 1981).

1.3.3. Les AFLP

La méthode des AFLP (Vos *et al.* 1995) permet également de détecter un polymorphisme découlant de la variation de la séquence d'ADN et ce, par l'analyse de marqueurs bi-alléliques, comme les SNPs. La méthode consiste à couper le génome de chaque individu à l'aide d'enzymes de restriction et d'amplifier un sous-échantillon de ces fragments. Les variations génétiques que l'on peut observer entre les individus proviennent donc des mutations au niveau des sites de restriction, de l'insertion des amorces sur les fragments ou du polymorphisme quant à la longueur des fragments. Cette méthode permet d'obtenir un grand nombre de loci en même temps dont les allèles sont définis par la présence ou l'absence d'un fragment à un locus donné. Cependant la méthode ne permet pas la distinction de certains génotypes (les hétérozygotes) et les marqueurs sont donc dominants. En permettant, ainsi, de comparer simultanément des centaines de marqueurs génétiques informatifs, cette technique peut mettre en évidence des petites différences génétiques en augmentant la probabilité de détecter du polymorphisme spécifique aux populations (Liu & Cordes 2004). Elle serait ainsi plus efficace que les microsatellites afin d'analyser des cas où la différenciation des populations est relativement faible (Campbell *et al.* 2003).

1.4. La perchaude (*Perca flavescens*)

Appartenant à la famille des Percidae, la perchaude (*Perca flavescens*) est largement répartie dans les régions tempérées et subarctiques de l'Amérique du nord (Scott & Crossman 1974). Très prisée au niveau commercial, sa surexploitation a cependant entraîné une baisse considérable de ses effectifs dans certains de ses habitats, comme dans les Grands Lacs en Amérique du nord (Wilberg *et al.* 2005). Bien que considérées comme

deux espèces distinctes, la perchaude et la perche eurasiennne (*Perca fluviatilis* L.) sont des espèces très proches évolutivement (Collette & Banarescu 1977). Elles présentent ainsi des similarités tant aux niveaux morphologique, physiologique que comportemental (Craig 1987).

1.4.1. *La biologie de l'espèce adulte*

Au cours de leur cycle de vie, les individus de *Perca* spp. se retrouvent dans des habitats différents. Durant l'été, les adultes demeurent dans le milieu pélagique où ils puisent leur alimentation. En hiver, ils se retrouvent dans les eaux profondes des lacs afin d'éviter les températures froides en surface. Finalement, quand vient le printemps, les individus matures rejoignent les frayères situées sur le littoral, afin de se reproduire (Craig 1987). Différents paramètres écologiques influencent les stades de vie de la perchaude. Le choix des sites de frai est, par exemple, influencé par la densité des macrophytes ainsi que le type de substrat. La survie des individus, quant à elle, peut dépendre de la température de l'eau, de l'abondance des prédateurs ou encore de la vitesse du courant pour le transport passif des larves (Hayes *et al.* 2009).

Les perchaudes ont une longévité moyenne de 6 ans, mais certains individus peuvent atteindre jusqu'à l'âge de 21 ans. La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de deux ou trois ans chez la femelle, et un an plus tôt pour le mâle (Craig 1987). L'espèce est itéropare et les individus se reproduisent une seule fois par année, au printemps. L'augmentation de la température de l'eau ainsi que d'autres facteurs environnementaux, tels la photopériode, les types de substrat ou encore le niveau et la vélocité de l'eau, viennent influencer le cycle reproductif de la perchaude (Whiteside *et al.* 1985; Wang & Eckmann 1994). Les mâles vont arriver sur les sites de frai quelques jours avant les femelles. Ces dernières ne vont quitter les eaux profondes d'hivernage que vers la fin du mois de mai. Une seule femelle peut être accompagnée de deux à cinq mâles qui vont la

suivre tout au long de ses déplacements durant la période de frai. Après la fécondation des œufs, seuls les mâles vont rester à l'intérieur ou à côté des sites de frai jusqu'à la fin de la période de reproduction (Muncy 1962). L'ensemble des œufs est pondu sous forme de long cordon gélatineux, pouvant atteindre jusqu'à deux mètres de long, sur des substrats variés : des roches ou du gravier, des macrophytes aquatiques, des racines d'arbres, de branches mortes ou tous autres matériaux se trouvant à des profondeurs de 0,5 à 8 m, dans la zone littoral (Craig 1987).

1.4.2. Répartition des larves au stade de vie précoce

Les œufs éclosent après 10 à 20 jours d'incubation, donnant naissance à des larves mesurant environ 6 mm (Whiteside *et al.* 1985). Le stade larvaire est une période cruciale dans le développement des individus, dans la mesure où ils sont moins protégés contre certains facteurs de l'environnement, tels les risques de prédation. Les patrons de répartition des larves de la perchaude et de la perche européenne sont très similaires : après l'éclosion, elles sont entraînées, dans un premier temps, vers la région limnétique grâce à un transport passif par les courants, ces derniers étant contrôlés par l'action du vent (Aalto & Newsome 1993). Les larves restent ensuite dans la zone pélagique jusqu'à la métamorphose. Les juvéniles effectuent finalement une migration active graduelle vers le littoral et vont rester exclusivement dans cette zone lorsqu'ils atteignent une taille d'une trentaine de millimètres (Coles 1981; Whiteside *et al.* 1985; Post & McQueen 1988; Wang & Eckmann 1994).

Le premier déplacement passif à ce stade de vie précoce des *Perca* spp. coïncide avec l'abondance des prédateurs sur le littoral et la répartition spatiale des proies ; on remarque, en effet, que l'épuisement des réserves vitellines concorde avec l'arrivée des larves dans la zone pélagique où on y retrouve une abondance de copépodes et de cladocères, leur alimentation principale à ce stade de vie (Whiteside *et al.* 1985). Dans le

lac de Constance, Wang et Eckmann (1994) ont également noté que les déplacements des larves de perches, bien que passifs, coïncident avec l'abondance du zooplancton dans la zone pélagique. Dettmers *et al.* (2005) ont pour leur part montré les mêmes patrons de déplacement chez les larves de perchaudes du lac Michigan, tout en soulignant des conditions de ressources alimentaires plus abondantes au large que sur les sites de ponte près du bord.

La pigmentation vient également expliquer en partie cette répartition. La migration des juvéniles du pélagique vers le littoral coïncide avec l'apparition de la pigmentation (Breder 1962). Cette dernière pourrait accroître le risque de prédation des larves, au large. Ainsi, après la métamorphose, soit à la deuxième phase de migration, les individus acquièrent la capacité à nager activement et peuvent revenir vers le littoral : ce serait ainsi une stratégie afin d'éviter les prédateurs (Coles 1981).

1.4.3. *La répartition des adultes*

1.4.3.1. L'utilisation de l'habitat

Plusieurs adaptations locales ont été observées chez les perchaudes selon les conditions du milieu, afin de maximiser la survie des individus. Malgré le modèle généralisé du développement ontogénique de cette espèce, le moment de la migration peut, par exemple, différer à la fois entre et au sein des populations (Post & McQueen 1988), suggérant une adaptation soit selon l'abondance des proies, soit en fonction du risque de prédation. On remarque également que dans le but d'éviter les effets néfastes des rayons ultraviolets, les œufs sont pondus à des niveaux plus profonds dans les lacs où la lumière pénètre plus facilement (Williamson *et al.* 1997; Huff *et al.* 2004).

L'utilisation de l'habitat peut également se traduire par des variations phénotypiques entre les populations, résultant des différentes conditions environnementales (Robinson &

Wilson 1994). Une étude sur les otolites de perchaudes de la partie ouest du lac Supérieur, dans la région des Grands Lacs, a révélé que les jeunes perchaudes d'âges +1 provenant de sites de frai différents présentent des empreintes distinctes au niveau des otolites : des concentrations d'éléments chimiques peuvent être décelées après un séjour dans un habitat particulier, indiquant que pendant au moins une partie de leur vie, les perchaudes demeurent à un site particulier (Brazner *et al.* 2004a). Les individus provenant de deux régions du même lac diffèrent tant au niveau superficiel des otolites (indiquant l'utilisation d'habitats différents à l'âge adulte) qu'au niveau du noyau des otolites (indiquant que les individus utilisèrent aussi de sites différents à un stade de vie plus jeune). Les individus de la même région présentent cependant des similarités de concentrations tant à la marge et que dans le noyau des otolites montrant qu'ils ont non seulement demeuré ensemble, mais qu'ils proviennent également des mêmes pouponnières (Brazner *et al.* 2004b).

En Europe, les perches du lac de Constance présentent des intensités d'infection parasitaires différentes en fonction de leurs sites de captures (Balling & Pfeiffer 1997), suggérant que les adultes utilisent leur habitat différemment et qu'ils sont peu en contact avec les populations des autres localités du lac.

1.4.3.2. La fidélité au site

La distance de déplacement des perchaudes adultes semble ne pas excéder 4 km (Thorpe 1977), bien que lors des expériences de marquage-recapture, des individus errants aient été retrouvés à des dizaines de kilomètres du lieu de marquage (Dumont 1996; de Lafontaine *et al.* 2006; Glover *et al.* 2008). Outre cette sédentarité, des observations suggèrent également que les individus se reproduisent aux mêmes sites pendant plusieurs saisons de reproduction. Cette fidélité au site a par exemple été mis en évidence par des expériences de marquage-recapture, indiquant que les perchaudes utilisent le même site pour se reproduire pendant au moins deux ans (Muncy 1962). Par la même méthode,

Kipling et Le Cren (1984) ont révélé l'existence de ce comportement chez la perche du lac Windermere, en Angleterre ; la recapture de certains individus au même site a été possible sur plus de huit saisons de frai consécutives. Au Pays-Bas, la migration des perches semble également être limitée dans l'espace : la première année, 92% des individus recapturés provenaient des sites originaux de marquage, même si on les avait déplacés préalablement à un autre site, et le même pourcentage a été observé durant les trois années suivantes (Willemsen 1977). Des études plus récentes de capture-marquage-recapture viennent confirmer cette fidélité au site de fraie dans le lac Michigan où 35 à 80% des individus marqués sont retournés à leur site de marquage (Glover *et al.* 2008).

1.4.3.3. Une espèce philopatrise

Des observations écologiques et des différences génétiques entre des populations d'un même lac indiquent l'existence de la philopatrie chez la perchaude. Le dénombrement annuel de masses d'œufs sur près de dix ans, ainsi qu'une manipulation expérimentale consistant à retirer des masses d'œufs à un site de frai ont été effectués dans le but de comprendre le choix des sites de reproduction des perchaudes du lac Lochaber, en Nouvelle-Écosse (Aalto & Newsome 1989, 1990). Le prélèvement systématique des masses d'œufs à une frayère donnée pendant quatre ans entraîna une réduction du nombre des masses d'œufs à ce même site les années suivantes et cela, même si le site restait une frayère potentielle (Aalto & Newsome 1989, 1990). Ces résultats suggèrent ainsi l'existence potentielle de la philopatrie chez cette espèce.

Des structures génétiques de populations de perches ont également été mises en évidence. Par exemple, des analyses de microsatellites ont démontré que les perches du lac de Constance ne forment pas une population panmictique, mais seraient subdivisées en deux populations génétiquement distinctes (Gerlach *et al.* 2001). Cette structure pourrait être le résultat d'un comportement de fidélité au site de naissance lors de la reproduction ou

d'une reconnaissance des individus apparentés, les amenant à toujours rester dans le même banc et ainsi à s'isoler durant la reproduction. Behrmann-Godel *et al.* (2006) ont remarqué que les juvéniles de perche, par l'intermédiaire de signaux olfactifs, démontrent une préférence pour leur propre population plutôt qu'une qui leur est inconnue.

Dans un lac de 24 km², le lac Erken en Suède, Bergek & Björklund (2007) ont mis en évidence l'existence de différences génétiques entre sept des neuf localités étudiées. Cela serait expliqué par l'existence de barrières cryptiques (e.g. température, salinité, courants de l'eau) à la dispersion dans le lac ou encore de philopatry chez la perche, menant ainsi à une divergence génétique sur une petite échelle. Parce les écarts entre la capacité de dispersion de l'espèce et le mouvement réel des gènes doivent être pris en compte dans les études de différenciation génétique des populations, Bergek et Björklund (2009) ont étudié la différenciation morphologique et génétique de la perche de la mer Baltique à deux échelles spatiales. Dans les deux cas, des différences génétiques significatives ont été mises en évidence entre les différentes localités. Dans le lac Erken, la différenciation génétique trouvée entre les localités en 2004 s'est avérée être encore présente en 2006 (Bergek & Olsson 2009). Ces résultats viennent soutenir fortement l'existence de la philopatry chez cette espèce.

En Amérique du Nord, l'organisation génétique de populations de perchaude a aussi été mise en évidence sur une échelle plus large. Des différences génétiques et morphologiques ont été observées entre les populations de perchaudes des lacs Huron et Michigan, mais également entre celles des habitats littoraux et des zones humides du lac Michigan (Parker *et al.* 2009). L'utilisation de six loci microsatellites a aussi pu mettre en évidence une différenciation génétique entre le lac Michigan et la Green Bay (Miller 2003). L'utilisation de marqueurs microsatellites a également permis de montrer une différenciation génétique des perchaudes le long du fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada). Cette différenciation serait expliquée par le paysage (Leclerc *et al.* 2008).

1.5. La perchaude dans le lac Saint-Pierre

Le lac Saint-Pierre est un lac fluvial résultant de l'élargissement du fleuve Saint-Laurent. Il possède une superficie de 18 000 ha, atteignant 31 500 ha lorsque l'on considère la ligne des plus hautes eaux (Frenette *et al.* 2003). De part sa grande richesse biologique, ce lac fluvial a été reconnu comme une zone humide d'importance internationale par la convention de Ramsar depuis 1998 et désigné réserve écologique de la biosphère par l'UNESCO en 2000. La pêche à la perchaude est ancrée dans la tradition de la région, tant au niveau socio-économique que culturelle.

Cependant, une baisse de son abondance est observée, comparativement aux effectifs des années 1970 (Magnan *et al.* 2007). Afin d'élaborer des stratégies d'aménagement pour cette espèce, il est donc important de déterminer s'il existe différentes populations de perchaude dans le lac Saint-Pierre, mais également d'identifier le mécanisme qui en est responsable.

Des indications suggèrent indirectement l'existence possible de plusieurs populations de perchaude dans le Lac Saint-Pierre. L'utilisation combinée des ratios isotopiques du carbone et la comparaison des parasites a permis de déterminer que les individus adultes se nourrissent dans un rayon de 2 km, suggérant ainsi une certaine sédentarité des individus (Bertrand *et al.* 2011). De plus, une différence de croissance et de taille entre les individus des rives nord et sud est également observée, indiquant que les individus demeurent assez longtemps dans une région donnée pour croître de façon différentielle en fonction des différentes conditions environnementales (Glemet & Rodriguez 2007). La comparaison des infections parasitaires montrent également l'existence de plusieurs groupes distincts (Bertrand *et al.* 2010). Finalement, les déplacements entre les deux rives, ou entre deux régions de la même rive du lac semblent également peu fréquents (Bertrand *et al.* en préparation).

Compte tenu du fait que la perchaude est une espèce philopatricque, une organisation génétique de cette espèce est donc attendue dans le lac. Pourtant, aucune différence

génétique significative chez les adultes n'a été détectée avec l'utilisation de marqueurs microsatellites (Leclerc *et al.* 2008), suggérant la présence d'une seule population panmictique dans le Lac Saint-Pierre.

La colonisation du lac ne s'est toutefois effectuée que très récemment. Après le recul des glaciers à la fin du Pléistocène, les plaines du Saint-Laurent, y compris le Lac Saint-Pierre, ont été immergées sous l'eau de mer. Le retrait de la mer de Champlain couvrant cette portion de territoire ne s'est produit qu'il y a 8000 ans. De plus, l'absence de structure génétique marquée suggère que les perchaudes du fleuve Saint-Laurent émanent d'un groupe fondateur unique (Leclerc *et al.* 2008). Une faible différenciation génétique entre les populations est donc attendue.

1.6. Objectifs et hypothèses de l'étude

La présente étude a pour objectif de déterminer s'il existe ou non des populations sympatriques de perchaude dans le Lac Saint-Pierre. La capacité natatoire et l'absence de barrière physique majeure pourraient permettre un déplacement important des adultes dans le lac et la formation d'une seule population panmictique. Cependant, cette espèce semble relativement sédentaire et pourrait vraisemblablement effectuer un comportement de fidélité au site de natalité.

Dans le contexte de la présence de multiple populations sympatriques et de philopatrie des individus, notre hypothèse est qu'il existe une corrélation entre la similarité génétique des individus et leur site de captures et ce, même si aucune barrière physique n'est présente pour empêcher le déplacement des poissons adultes à l'intérieur du lac. De plus, une stabilité de ces similitudes génétiques entre individus d'un même site de frai et des différences entre les frayères sera observée sur plusieurs années puisque ce sont toujours les individus de la même population qui s'y reproduisent, créant ainsi un isolement lors de la reproduction.

En absence de philopatrie, nous nous attendons à n'observer aucune corrélation entre la similarité génétique des individus et leur site de capture. L'ensemble des perchaudes du Lac Saint-Pierre constitueraient ainsi une population panmictique.

Afin de répondre à cet objectif, deux approches complémentaires seront réalisées. Dans un premier temps, la pertinence de l'utilisation des marqueurs AFLP sera confirmée par des simulations. Le nombre restreint de générations simulées permettra de reproduire et de comparer l'évolution des deux marqueurs génétique depuis la récente mise en place du système et ainsi estimer indirectement l'effet de la dérive, des taux de mutations et de la variabilité des marqueurs pour permettre une différenciation des populations.

Des analyses génétiques seront ensuite appliquées sur des individus capturés suite à leur émergence (les larves) afin d'estimer la corrélation entre la similarité génétique des individus et leur position géographique. L'utilisation des larves plutôt que d'adultes permet la localisation du site de naissance des individus parce que ces derniers n'ont pas la capacité de se déplacer activement après l'éclosion des œufs (Whiteside *et al.* 1985). La différenciation génétique des individus sera estimée à partir de la méthode d'AFLP et des microsatellites.

La confirmation de l'existence de plusieurs populations de perchaudes dans le Lac Saint-Pierre permettrait d'établir des plans de conservations adéquats et ainsi favoriser le recrutement des individus. À titre d'exemple, la connaissance de l'origine des larves, soit les sites de frai, pourrait aider à la création des aires protégées et au choix de leur emplacement (Magnan 2002).

2. ARTICLE:

**Genetic evidence for sympatric populations of yellow perch (*Perca flavescens*) in
Lake Saint-Pierre (Canada): the crucial first step in developing a fishery
management plan**

Abstract

To ensure the persistence of species facing anthropogenic pressures, understanding the mechanisms that structure populations are of major importance. Determining the presence of distinct populations is a first step when sympatric populations are expected. Yellow perch (*Perca flavescens*) is exploited by sport and commercial fishing in Lake Saint-Pierre (Quebec, Canada). Because the habitat characteristics are spatially structured and this species is known to display natal site fidelity, this study aims to assess whether sympatric populations of yellow perch coexist in Lake Saint-Pierre. Low genetic differentiation is expected due to the recent colonization of the system (< 8 K years). Simulations were first performed to confirm that population differentiation is better depicted by using AFLP than microsatellite markers. A survey of the variation throughout the entire genome was then performed by using the AFLP approach. To link individuals to their natal site, yellow perch larvae from different cohorts captured at different stations were analyzed. Results of three distinct AFLP surveys indicated a correlation between genetic composition of individuals and geographic sites. These results confirmed the presence of multiple sympatric populations in Lake Saint-Pierre, resulting from natal site fidelity. While the genetic differentiation is very low, the management of this species should take into account the existence of distinct population structures.

Key words:

AFLP, genetic differentiation, fishery management plan, natal site fidelity, yellow perch, Lake Saint-Pierre

2.1. Introduction

A sustainable management program of sport and commercial fish species is a major concern. In fact, human impact on the environment can result in loss and fragmentation of habitat, species introduction, pollution, climate change and overexploitation of populations (Soule 1991). To provide managers with information that could be used to elaborate a sustainable management program, population assessments is of prime importance. In fact, each independent population of a given species have specific recruitment, growth, and mortality rates that determine their own population dynamics. An important prerequisite to elaborate such strategies is to identify the number of reproductively distinct populations (Ferguson 1989; Waples 1991; Rossiter *et al.* 2000).

Physical boundaries limiting adult dispersal in aquatic or marine environments may be cryptic or absent while distinct reproductive units can exist (Dittman & Quinn 1996; Moore *et al.* 2005; Han *et al.* 2008). Behaviour such as natal site fidelity, which is characterized by the return and the reproduction of an individual to its site of birth (Blair & Quinn 1991), may result in distinct reproductive units even in absence of physical barriers. Such a behaviour is common in fish (Nielsen *et al.* 1999; Waters *et al.* 2000; Adams *et al.* 2006; Massicotte *et al.* 2008).

Numerous methods can be used to discriminate sympatric populations including capture-mark-recapture experimentation, life history characteristics, parasites compositions or otolith microchemistry (Burnham & Overton 1979; Pradel 1996; Begg & Waldman 1999). However, genetic assessments are generally required to confirm the presence of reproductively distinct populations (Meylan *et al.* 1990; Varnavskaya *et al.* 1994; Miller *et al.* 2001; Freedberg *et al.* 2005). In fact, significant differences in allele frequencies can be detected when populations are isolated for a sufficient number of generations (Waples 1998). However, the failure in detecting genetic differences between populations does not necessarily indicate that reproductively isolated populations do not currently exist, because differentiation is a processes extending over many generations (Crandall *et al.* 2000).

Because the different genetic markers may display different characteristics in term of dominance, variability and abundance, the choice of the method to be used is critical (Ferguson & Danzmann 1998; Mariette *et al.* 2002; Campbell *et al.* 2003).

The yellow perch, *Perca flavescens*, is a freshwater fish largely distributed in temperate and subarctic areas of North America (Craig 1987). The species is subject to sport and commercial fishing in many systems since the beginning of the century (Thorpe 1977; Bronte *et al.* 1993; Malison 2000). There are evidence that yellow perch, as well as its sister species, the Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), display natal-site fidelity (Aalto & Newsome 1989, 1990; Gerlach *et al.* 2001; Bergek & Bjoerklund 2009; Bergek & Olsson 2009).

In Lake Saint-Pierre (LSP), Saint-Laurence system, Quebec, Canada, the yellow perch represents an important socio-economic resource. This fluvial lake of St. Lawrence River has a surface area of 350 km² and was designated as a wetland of international significance under the Ramsar Convention since 1998 and a biosphere reserve by UNESCO, in 2000. Previous studies suggest the existence of several populations in LSP. Different carbon stable isotope ratios and parasite infections are observed at different localities of LSP (Bertrand *et al.* 2010; Bertrand *et al.* 2011). As well, different growth adult rates are observed between shores (Glemet & Rodriguez 2007), suggesting differential habitat uses and low individuals contact among populations from different areas of the lake. However, the lake was open to colonization by freshwater fishes only recently. Following the glacier retreat at the end of the Pleistocene, marine water invaded most of the St. Lawrence lowland – including LSP; the retreat of the Champlain Sea from this area occurred only *ca.* 8 000 years ago. In addition, yellow perch of the St. Lawrence River are known to originate from a unique founder group, as no marked genetic structure was detected (Leclerc *et al.* 2008). Low genetic differentiation among populations is therefore expected.

This study aims at determining whether several populations of yellow perch coexist in LSP. Because of the high number of low variable loci provided by AFLP, this method is known to display better performance in detecting population differentiation than microsatellite markers in some cases (Campbell *et al.* 2003; Gaudeul *et al.* 2004). The first specific objective of this study was to confirm the usefulness of AFLP markers compared to microsatellites by using simulations. The second specific objective was to assess genetic differentiation among five putative populations within LSP. . We characterized the genetic diversity of each spawning site by capturing individuals in the first two weeks following their emergence. Because larvae of this species have limited capacity to move actively (Whiteside *et al.* 1985), they better depicted reproductive processes than adults. To reduce the probability of capturing kins, different years and several sites were sampled for each area of LSP. Genetic diversity was screened using AFLP method, considering the simulation results.

2.2. Materials and Methods

2.2.1. Simulations

In order to investigate the differences between AFLP and microsatellite markers, population were simulated using EASYPOP software, version 2.0.1 (Balloux 2001). Five populations of 3 000 individuals were settled. For each population, 4 000 generations were generated whose the first 1 000 were used to homogenate allele frequencies by imposing high migration rate ($m = 0.5$) and simulate a unique large founder group. The following 3,000 generations were followed using various migration rates (varying from $m = 3.10^{-4}$ to $m = 10^{-1}$) and a stepping stone model in order to enable population differentiation, taking into account that yellow perch are mature at the age of 2-3 years (Craig 1987) and have colonized LSP 8000 years ago. This also allowed simulation of different number of

effective migrant per generation (N_{Em}) because the effective size of natural populations is unknown. For each migration rate, 10 replicates were computed.

Two genetic markers were simulated. On the one hand, 10 microsatellite loci were generated with stepwise mutation model (SMM), with two mutation rates $\mu = 5 \cdot 10^{-4}$ and $\mu = 10^{-3}$ and 10 possible allelic states; these parameters are common in microsatellite studies (Slatkin 1995; Nauta & Weissing 1996; Balloux *et al.* 2000). On the other hand, 100 AFLP loci were generated using a K-allele model (KAM) with two possible allelic states, and a mutation rate of $\mu = 10^{-9}$. The dominance of AFLP markers was taken into account by changing heterozygote in one of the homozygote. Samples of 20 individuals per population were used to compare both markers.

2.2.2. *Sampling*

Larvae were sampled 1-2 weeks following their emergence in May and June. Sampling was conducted by Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife (MRNF; Quebec, Canada) using push net methods (Paradis *et al.* 2008) at numerous sites distributed around the lake. Five areas, separated by 5 to 12 km, were chosen (Fig. 2.1) according to the abundance of larvae (unpublished data). For each area, two years (2003-2004 or 2008-2009) and two sites, separated by ca. 0.5 to 3.40 km, were selected in order to avoid sibling sampling (Fig. 2.1, Table 2.1). In addition to LSP samples, two populations from distinct lakes (Gagnon & Angers 2006) were included to assess differentiation in the absence of migration.

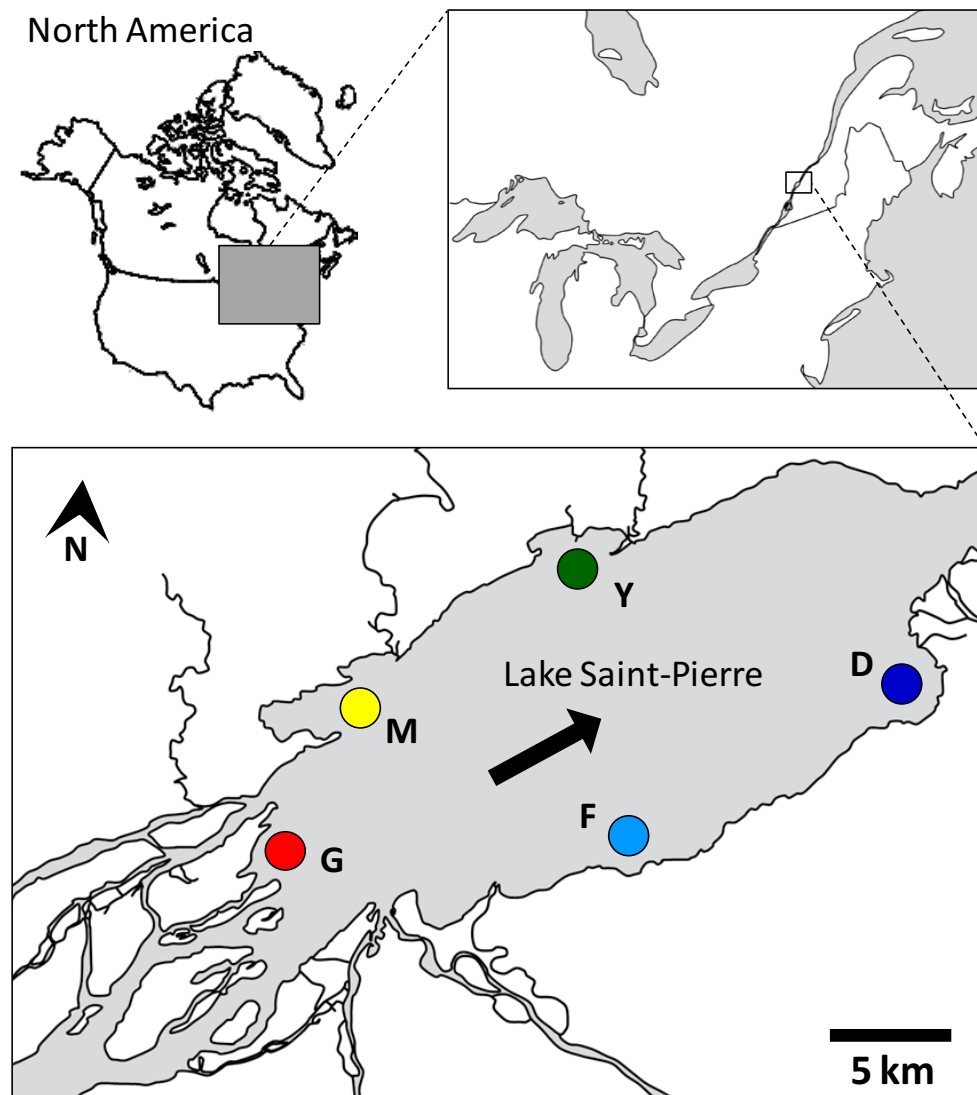


Figure 2.1. Location of the Lake Saint-Pierre (Canada) and areas sampled. Arrow indicated the direction of water flow.

Table 2.1. Characteristics of the sampling sites. Dates of sampling, geographic coordinates and number of individuals analysed with three distinct AFLP surveys.

Code	Sampling date	Geographic coordinates	# of individuals		
			AFLP1	AFLP2	AFLP3
D	2008 12-Jun	46.20794 -72.65937	-	5	5
	2008 03-Jun	46.18998 -72.69617	-	-	6
	2009 06-Jun	46.19915 -72.65859	-	2	7
	2009 06-Jun	46.19317 -72.69134	-	-	4
F	2003 27-May	46.14660 -72.81855	5	-	-
	2004 02-Jun	46.14323 -72.80480	5	-	-
	2008 30-May	46.14580 -72.80933	-	5	8
	2009 26-May	46.14101 -72.81177	-	4	10
G	2008 02-Jun	46.13729 -73.01412	-	5	6
	2008 02-Jun	46.14727 -73.00002	-	-	6
	2009 15-Jun	46.13901 -72.99918	-	3	8
M	2004 27-May	46.19117 -73.00322	6	-	-
	2008 29-May	46.19321 -72.97397	-	-	4
	2008 28-May	46.19321 -72.97397	-	3	7
	2009 04-Jun	46.20885 -72.95030	-	5	8
Y	2004 28-May	46.26333 -72.85480	5	-	-
	2008 04-Jun	46.26074 -72.83183	-	6	6
	2008 04-Jun	46.26423 -72.81647	-	-	6
	2009 10-Jun	46.26040 -72.83172	-	5	5
	2009 10-Jun	46.26678 -72.82529	-	-	6
Total			21	43	102

2.2.3. AFLP fingerprinting

Larvae were preserved in 95% ethanol. Morphological identification of yellow perch was performed by the MRNF. Total DNA was extracted by proteinase K digestion followed by phenol-chloroform purification and ethanol precipitation (Sambrook *et al.* 1989).

Genetic variability was surveyed by AFLP procedure (Vos *et al.* 1995). Three different DNA fingerprints were performed using two sets of restriction enzyme: AFLP 1 (MseI - EcoRI) was first performed as a preliminary analysis; AFLP 2 (MseI - EcoRI) and AFLP 3 (Taq α I - EcoRI) were performed on individuals from two others sampling years. Different number of selective combinations according to the restriction enzymes were performed (Table 2.2). However, when using Taq α I and EcoRI restriction enzymes, an additional digestion was performed by adding three restriction enzymes to the selective PCR product (RsaI - HinfI - MboI or MseI - NlaIII - AluI). In contrast to the TE-AFLP method (Van der Wurff *et al.* 2000), this procedure provides additional restriction fragments. Such separate and distinct AFLP analyses allow the cover of different regions of the genome and therefore help to minimize the chance that loci under selection were responsible of the similarity in clusters.

Electrophoresis was performed on a denaturing 6% polyacrylamide (19:1 acrylamide:bis-acrylamide) gel for AFLP products. Silver nitrate staining was used to visualize polymorphism (Bassam *et al.* 1991).

Table 2.2. Characteristics of the different AFLP surveys performed in this study. For each survey, the number of individuals and number of loci surveyed (polymorphic loci are in parentheses) are indicated.

	AFLP1		AFLP2		AFLP3	
Restriction enzymes	EcoRI – MseI		EcoRI – MseI		EcoRI – TaqαI	
Selective PCR *	9		6		1	
Post-amplification restriction enzymes	-		-		RsaI - HinfI - MboI MseI - NlaIII - AluI	
Sampling years	2003-2004		2008-2009		2008-2009	
	n	Loci	n	Loci	n	Loci
Site D	-	-	7	322 (141)	22	152 (77)
Site F	10	750 (385)	9	330 (164)	18	154 (75)
Site G	-	-	8	317 (154)	20	159 (81)
Site M	6	759 (301)	8	315 (148)	19	156 (75)
Site Y	5	641 (195)	11	329 (159)	23	157 (75)
Total LSP	21	842 (476)	43	349 (214)	102	160 (99)
Lake M2	-	-	-	-	7	160 (42)
Lake O2	-	-	-	-	7	174 (86)
All lakes	21	842 (476)	43	349 (214)	116	187 (136)

*Selective combinations used for AFLP 1 (EcoANNxMseCNN) ACxAG, ACxTC, GCxAG, ACxGC, CGxGC, CGxAG, GGxTT, AGxCC, GCxCC; AFLP 2 (EcoANNxMseCNN) ACxTC, CGxGC, AGxCC, GCxTT, ACxTT, AGxAG; AFLP 3 EcoACGxTaqCTA

2.2.4. *Statistical analyses*

2.2.4.1. *Characterization of population diversity of sampled individuals*

Allele frequencies were estimated from the presence-absence of AFLP loci, assuming Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE) and using the square root method (Krauss 2000). An index of population differentiation was thus estimated by calculating the F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) and significance were assessed by 1000 permutations. These parameters were estimated with AFLP-SURV, version 1.0 (Vekemans 2002), a software which processes with AFLP presence-absence data. To ensure that all used markers are neutral, BayeScan version 2.01 (Foll & Gaggiotti 2008) and Mcheza software (Antao & Beaumont 2011) were used to identify candidate loci under natural selection, using respectively Bayesian and Maximum Likelihood methods.

2.2.4.2. *Clustering analysis with no assumption about population structure or no a priori method.*

For both simulated and sampled populations, phylogenetic relationships among individuals were inferred to determine whether genetic similarities within sites are higher than among sites. Euclidian distance (Danielsson 1980) was estimated from the presence-absence of AFLP loci while allele sharing distance (DAS) (Jin & Chakraborty 1994) was used for microsatellite markers. Genetic distances were then used to infer a phylogenetic tree using the neighbour-joining (NJ) method, a cluster method which does not require the data to be ultrametric (Saitou & Nei 1987). A phylogenetic parsimony score (PPS) (Fitch 1971) for each NJ tree was calculated to assess the geographic homogeneity of cluster. Because a different number of individuals were used for each batch of sampled data, PPS were standardized as follow: $[PPS - (\text{number of populations} - 1)] / (\text{number of individuals} - 1)$. A cluster exclusively composed of individuals from a single site has a standardized PPS of zero while a random organization will tend to be close to 1. DAS distance and NJ trees

were computed using POPULATIONS, version 1.2.30 (Langella 2007), and Euclidian distance and PPS were calculated with R, version 1.12.2 software.

2.2.4.3. *Clustering analysis with a priori*

The proportion of individuals correctly and unambiguously reassigned to their population or spawning site (p -value > 0.05 for only the originated population or site) according to allele frequencies were calculated for microsatellite and AFLP loci with respectively GENECLASS2 (Piry *et al.* 2004) and AFLPOP, version 1.1 (Duchesne & Bernatchez 2002).

For samples from LSP, the *a priori* of the clustering analysis is based on the assumption that individuals from the same spawning site belong to the same population. Redundancy analyses (RDA) were computed to have constrained ordination between genetic polymorphism and spatial distribution of larvae for AFLP loci. Regression was tested using 1000 permutations; R version 1.12.2 software was used.

2.3. Results

2.3.1. *Simulations*

For both AFLP and microsatellite markers, population differentiation decreases when N_{EM} increases. At low rate of migration ($m = 0.0003$), population differentiation is characterized by high F_{ST} values and low parsimony scores, indicating that individuals are correctly clustered according to their population. High percentage of reassignment of individuals to their population of origin is observed (Fig. 2.2C). When increasing migration rate, a gradual homogenization of populations occurred: increasing parsimony score (more clustering errors) is observed as function of migration rate, F_{ST} values and correctly reassignment rate also decreased (Fig. 2.2A and 2.2C).

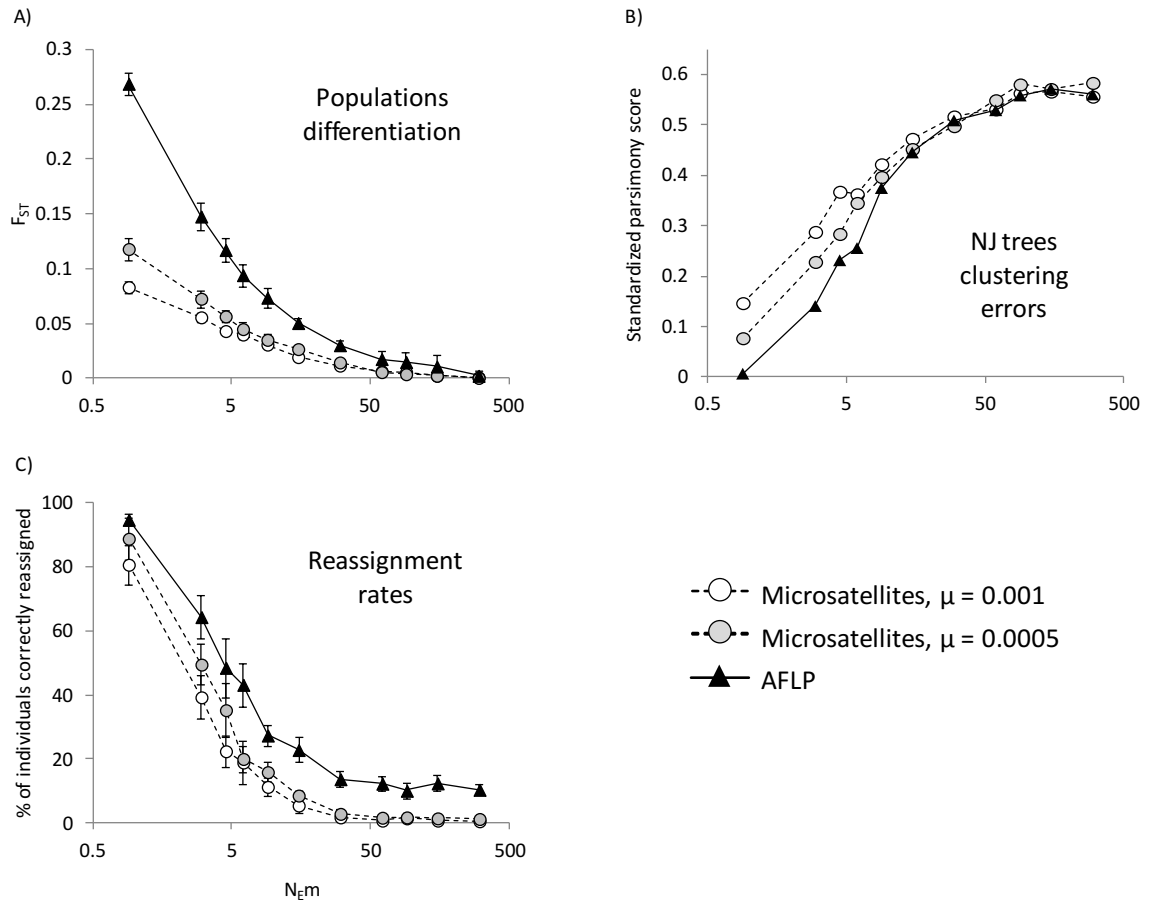


Figure 2.2. Results of AFLP and microsatellites markers simulations. (A) Population differentiation, (B) Standardized parsimony scores and (C) proportion of correct reassignment as function of N_{Em} for microsatellite (circle) and AFLP (triangle) markers.

Results of the simulations revealed that for any of the N_{Em} used, F_{ST} values are higher for AFLP than for microsatellites (Fig. 2.2A). This difference between markers increases as N_{Em} decreases. When populations are homogenized (i.e. N_{Em} ranging from 30 to 300), no population differentiation is detected with AFLP or microsatellite markers (high standardized PPS, values ranging from 0.31 to 0.63). Moreover, low values of F_{ST} and no significant differentiation are observed between both markers (Fig. 2.2A).

In addition, individuals failed to be correctly reassigned to their population of origin, although the rate of reassignment is slightly higher when using AFLP than microsatellites markers (mean of 15% vs. 3% respectively, Fig. 2.2C). In contrast, when N_{Em} is lower than 9, AFLP markers allow for a better clustering of individuals according to their population (lowest parsimony scores) than using microsatellite markers. As a result, AFLP performed better for both clustering of individuals and reassignments (Fig. 2.2B and 2.2C). The same observations are made whatever the mutation rate used for microsatellite markers ($1 \cdot 10^{-3}$ or $5 \cdot 10^{-4}$ mutations per generation) (Fig. 2.2).

2.3.2. AFLP data from LSP

AFLP 1 was performed as a preliminary analysis. Numerous loci were scored (842 loci) for a limited number of individuals (21 individuals) sampled in 2003 and 2004, with 476 polymorphic loci (56.53 %). High F_{ST} value was obtained (0.2316, p -value < 0.001) and perfect cluster of individuals according to their sampling site is observed with a standardized PPS of zero (Fig. 3A). This result is confirmed by RDA analysis ($R^2 = 0.205$, p -value = 0.001, Fig. 3B).

Analyses of additional individuals from two other sampling years (2008 and 2009) provide a total of 349 and 160 loci for AFLP2 and AFLP3 respectively. While performed using different endonucleases, the proportion of polymorphic loci was similar between the two AFLP analyses, 61.32 % (214 loci) and 61.88 % (99 loci) respectively. Significant F_{ST} values were estimated for AFLP2 (0.1610, p -value < 0.001) and AFLP3 (0.1010, p -value < 0.001). Reassignment rates were 74.42% and 43.14% and standardized PPS values of 0.16 and 0.13 for AFLP2 and AFLP3, respectively (Fig. 3C and 2E). This indicates that individuals clustered according to sampling site whatever the years when they were sampled. RDA supported the spatial organization of individuals for AFLP2 ($R^2 = 0.213$, p -value = 0.001) and AFLP3 ($R^2 = 0.139$, p -value = 0.001) (Fig. 3D and 3F).

Comparison between LSP sites and two geographically distant lakes confirmed the very low differentiation among LSP sites. Both with and without *a priori* methods showed no ambiguity in individuals clustering according to their lake of origin: a null standardized PPS is observed, correct reassignment rate is up to 81 % and differences between lakes are also confirmed with RDA analysis ($R^2 = 0.146$, $p\text{-value} < 0.001$).

Few loci were detected as being possibly under positive selection for AFLP1 (12 loci; 2.02 %), AFLP2 (18 loci; 5.16 %) and AFLP3 (4 loci; 2.50 %) when using Mcheza program. On the other hand, analyses with Bayescan software revealed to be more conservative as only one or two loci was detected as outlier loci for each independent AFLP procedures. Furthermore, similar F_{ST} values and standardized PPS were obtained when excluding these loci (Table 2.3). Performing RDA analysis also provided the same organization for AFLP1 ($R^2 = 0.186$, $p\text{-value} = 0.001$), AFLP2 ($R^2 = 0.200$, $p\text{-value} = 0.001$) and AFLP3 ($R^2 = 0.123$, $p\text{-value} = 0.001$).

Table 2.3. Results of the different AFLP performed in this study. Partition of the genetic diversity (F_{ST}), standardized parsimony scores and reassignment rate are given over all loci and without loci presumably under positive selection (outlier loci detected with Mcheza program).

	AFLP1	AFLP2	AFLP3
<i>With all loci</i>			
F_{ST}	0.2316*	0.1610*	0.1010*
Standardized PPS	0	0.1667	0.1287
Reassignment rate	90.47 %	74.42 %	43.14 %
<i>Without loci detected as under positive selection</i>			
Detected outliers loci	12 (2.02 %)	18 (5.16 %)	4 (2.50 %)
F_{ST}	0.2141*	0.1501*	0.0884*
Standardized PPS	0	0.1905	0.1862
Reassignment rates	90.48 %	76.74 %	22.55 %

* $p\text{-value} < 0.001$

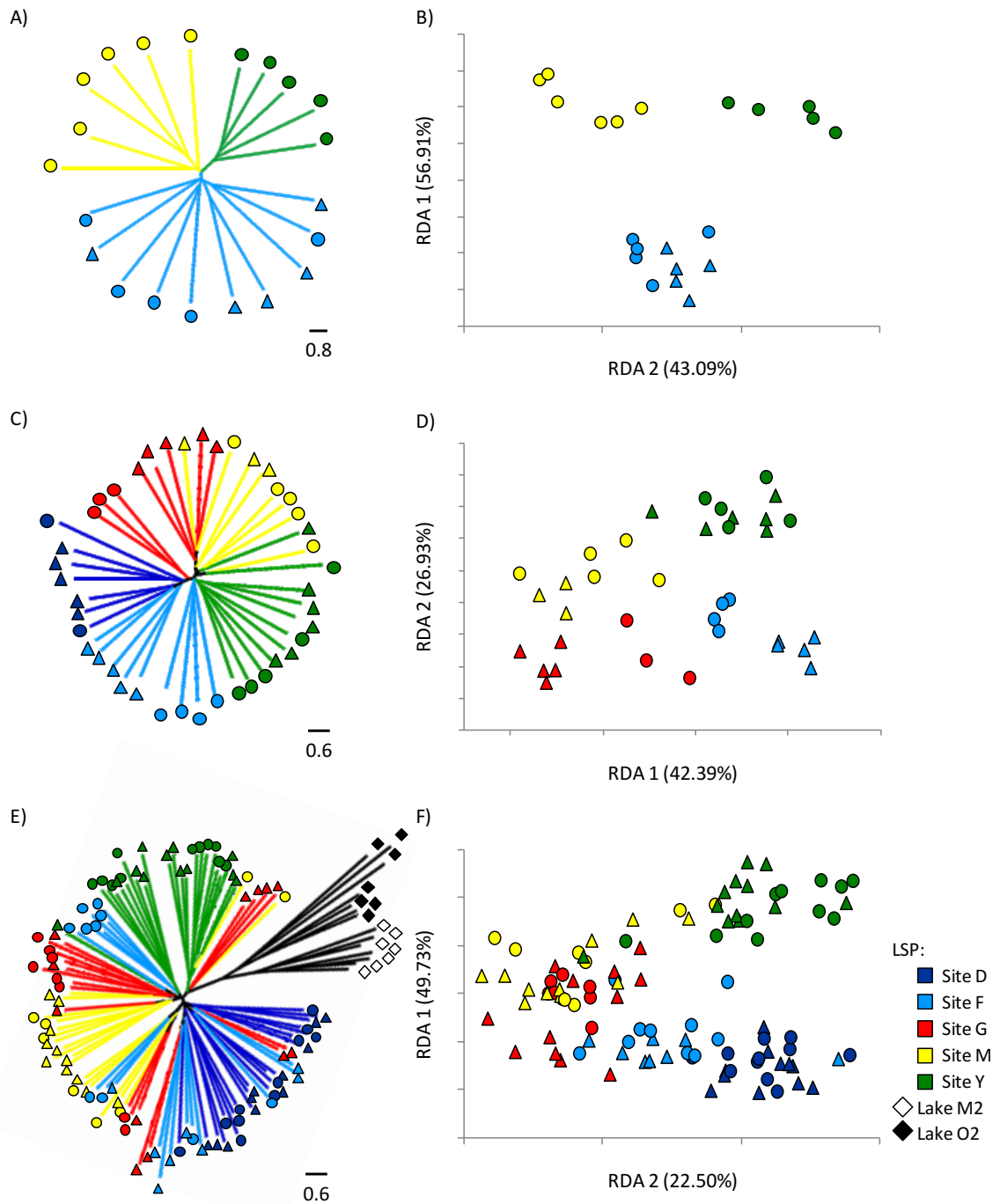


Figure 2.3. Individual relationships inferred from the different AFLP surveys. Unrooted NJ trees obtained for AFLP1 (A), AFLP2 (C) and AFLP3 (E). RDA plots obtained for AFLP1 (B), AFLP2 (D) and AFLP3 (F) as a function of sampling sites within LSP (colors). Percentage of constrained inertia for each corresponding axes are in parentheses. Triangles and circles symbols indicate individuals sampled respectively in 2003 and 2004 for AFLP1 and in 2008 and 2009 for AFLP2 and AFLP3.

2.4. Discussion

2.4.1. Genetic differentiation of sympatric population in LSP

The present study shows that yellow perch of LSP are more genetically similar within an area than among geographically distant ones. Furthermore, no marked differentiation is observed among years. These results confirmed the presence of multiple sympatric populations in the lake. Individuals representative of a given area were collected over two years, at two different sites and sampled at different dates to reduce the probability of sampling related individuals. Consequently, it appears extremely unlikely that sibling sampling was responsible for the genetic similarity observed within the region.

Similarly, loci under putative positive selection have been detected because of their higher than expected F_{ST} over all loci. However, removing those loci from the analyses resulted in similar population differentiation. This indicates that clustering of individuals per site was not a consequence of a few loci but rather that several loci provide a similar trend. Interestingly, the fact that some loci displaying a strong geographic signal should be under selection would represent further evidence of spatial organization through time. On the alternative hypothesis that larvae are from a panmitic population, such a geographic signal over tens of loci would be the result of selection on individuals at each generation, which is unlikely because it involves that larval population would have high mortality rate.

2.4.2. Natal site fidelity behaviour

The presence of multiple sympatric populations in LSP is consistent with yellow perch natal site fidelity. The species is known to be generally sedentary and displacements of adults do not generally exceed 4 km, although some vagrant individuals have been found tens of kilometres from marking sites (Thorpe 1977). Furthermore, local characteristics

such as otoliths chemical concentration, migration time or ultraviolet radiation tolerance are observed according to environmental condition (Post & McQueen 1988; Williamson *et al.* 1997; Brazner *et al.* 2004a; Brazner *et al.* 2004b), as well as in its sister species, the Eurasian perch (Balling & Pfeiffer 1997). Both species also display spawning-site fidelity, as shown by mark-recapture experiments (Muncy 1962; Willemsen 1977; Kipling & Le Cren 1984; Glover *et al.* 2008). Within LSP, yellow perch display different growth rates (Glemet & Rodriguez 2007) and Bertrand *et al.* (2011) have also show that feeding ranges do not exceed 2 km in LSP, suggesting a non-random distribution of individuals.

The natal site fidelity behaviour of yellow perch has been also tested by egg masses manipulations on a specific spawning site of Lake Lochaber, Nova Scotia, Canada. Four years of systematic removal of egg masses resulted in a declining number of eggs laid on that site years after, even though the site stayed a potential spawning ground (Aalto & Newsome 1989, 1990). This behaviour has also resulted in genetically distinct sympatric populations of Eurasian perch (Gerlach *et al.* 2001; Bergek & Björklund 2007) and the same pattern was observed over years (Bergek & Bjoerklund 2009). Natal site could be based on the recognition of olfactory signals, because it was shown that Eurasian perch is able to recognize related individuals (Behrmann-Godel *et al.* 2006).

2.4.3. *AFLP and larvae*

AFLP markers are known to be more powerful than microsatellites in individual-based population assignment because of the higher number of dominant loci which compensate for the high variability of co-dominant markers to assess population differentiation (Mariette *et al.* 2002; Campbell *et al.* 2003; Bensch & Åkesson 2005). Simulated data revealed similar trends using either AFLP or microsatellites loci. When population differentiation is well defined (low migration rates), no significant differences between AFLP or microsatellite markers are observed. Indeed, population genetic

organization is detected with both methods as reported in previous studies (Mariette *et al.* 2001; Ravel *et al.* 2001). On the other hand, both methods failed in detecting genetic organization when high migration occurs between populations. However, a difference between the methods is observed at intermediary migration rates, where AFLP markers allow better detection of population differentiation than microsatellites. This may explain, at least partially, why a previous study using microsatellite markers on adult yellow perch failed to detect genetic differentiation among sample sites within LSP (Leclerc *et al.* 2008).

In addition to the method, the use of larvae not only allows the localization of birth site, but provided the certitude that individuals belong to the same cohort. Indeed, sample of adults may result in a group of individuals from different cohorts, as yellow perch has a life span between 6-21 years (Craig 1987). However, genetic differences over time may be the result of variability in recruitment and reproductive success as well as effective population size. Consequently, genetic differentiation of population could not be detected when pooling individuals from different cohort, whereas it is observed when separating the cohorts (Maes *et al.* 2006; Papetti *et al.* 2007; Papetti *et al.* 2009).

In conclusion, this study revealed that a spatial organization of multiple sympatric populations of yellow perch coexisting in LSP, which is consistent with ecological observations in term of local adaptations and the evidence of natal site fidelity observed in this species. Recent colonization of LSP and expected straying among sympatric populations leading to gene flow resulted in very low differentiation when compared to populations from different lakes. Nonetheless, each population represents a distinct demographic unit with specific recruitment, growth, and mortality rates. These results have implications for management and should be considered when multiple spatially organized populations occur in a same fishery (MacLean & Evans 1981; Lande 1988; Dionne *et al.* 2009). For example, spawning area may be identified and protected and an adequate distribution of fishing quotas may be proposed.

2.5. Acknowledgements

We thank M. Prud'homme and V. Jaouen for their laboratory assistance, A. Bertolo, P. Legendre and F.J. Lapointe for helpful advice and the Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife to provide samples. This research was supported by research grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to BA and PM and from the Group for Interuniversity Research in Limnology and Aquatic Environment (GRIL).

3. DISCUSSION

3.1. Populations sympatriques et philopatrie

Les résultats de la présente étude démontrent qu'au sein du Lac Saint-Pierre, les perchaudes ne forment pas une seule population panmictique. Les individus sont génétiquement plus similaires au sein de la même région qu'entre des régions géographiquement distinctes du même lac, soulignant la présence de populations sympatriques. Bien que 5 sites aient été analysés dans cette étude, il est à prévoir que le nombre de populations distinctes puisse être supérieur. En effet, la quasi-totalité du pourtour du LSP est constitué de sites potentiels pour la reproduction de la perchaude, faisant en sorte que le nombre de frayères existantes est probablement élevé.

Compte tenu de l'absence de barrières physiques à la migration des individus, ainsi que la capacité de déplacement active de la perchaude à l'âge adulte, l'organisation spatiale observée des populations fournit une indication supplémentaire en faveur de la philopatrie présente chez cette espèce (Aalto & Newsome 1989, 1990). Ces résultats, couplés à la sédentarité observée dans les études précédentes, permettent de mieux comprendre le maintien des adaptations locales constatées chez cette espèce (section 1.4.3.).

La philopatrie permet un certain isolement de groupes d'individus lors de la reproduction, entraînant ainsi une différenciation progressive de ces groupes au cours des générations. Ce comportement est fréquent chez de nombreuses espèces notamment aquatiques (Quinn 1993; Miller *et al.* 2001; Thorrold *et al.* 2001), suggérant qu'une certaine valeur adaptative y est reliée. En effet, chaque unité reproductive présente des adaptations en fonction des conditions environnementales locales afin de maximiser la survie des individus. Chaque population est ainsi susceptible de constituer une unité évolutive à part entière et déboucher, à long terme, comme un mécanisme de spéciation (e.g. Owen *et al.* 1990; Meyer 1993; Johnson *et al.* 1996; Shaw *et al.* 2000).

Toutefois, dans le cas de la perchaude du Lac Saint-Pierre, la différenciation des populations demeure encore faible, du fait de la colonisation récente du système. De plus, les individus étant confinés à un lac, des erreurs dans le choix des sites de frai peuvent se

produire lors de la reproduction. Un léger mélange des individus implique ainsi un ralentissement dans la différenciation des populations. En comparaison, malgré le fait que la philopatry soit un comportement très précis chez le saumon, certains individus peuvent se retrouver, par erreur, à frayer dans une rivière autre que leur rivière natale (Quinn & Fresh 1984).

3.2. Le choix des marqueurs génétiques

La différenciation des populations est un phénomène dynamique et en constante progression en l'absence ou à un faible taux de migration des individus. Les simulations ont permis d'estimer l'évolution des marqueurs AFLP et microsatellites dans un système mis en place relativement récemment et elles démontrent l'importance du choix des marqueurs génétiques dans la détection d'une faible différenciation des populations. Quand la différenciation est extrêmement faible, voire absente, aucun des marqueurs AFLP et les microsatellites ne permet de la détecter. À l'opposé, lorsque les populations sont clairement définies, leur différenciation peut être détectée avec l'utilisation de l'un ou l'autre marqueur comme le montrent les données simulées. Cela a également été observé dans des études précédentes (Mariette *et al.* 2001; Ravel *et al.* 2001).

Toutefois, un décalage dans la détection de la différenciation des populations est observé suite à la comparaison des deux marqueurs génétiques. On remarque que, pour un même nombre de migrants effectifs par génération (N_{EM}), la différenciation des populations (mesurée en terme de F_{ST} et taux de réassignement des individus à leur site de capture) est plus grande lorsque calculée avec les marqueurs AFLP que celle calculée avec les marqueurs microsatellites. Ceci peut être expliqué par les propriétés des marqueurs. Les marqueurs AFLP sont dominants et peu variables : seulement deux allèles par loci peuvent être discriminés. Par contre, ils permettent une meilleure détection de la différenciation des populations en raison du grand nombre de loci utilisés, qui compensent la grande variabilité

des marqueurs co-dominants, soit les microsatellites (Mariette *et al.* 2002; Campbell *et al.* 2003; Bensch & Åkesson 2005). En effet, cent loci AFLP ont été utilisés contre dix loci microsatellites pour les données simulées. De plus, le taux de mutation diffère également selon les marqueurs génétiques. Les microsatellites, comparés aux AFLP, présentent des taux de mutations compris entre 10^{-2} et 10^{-6} mutations par génération (Li *et al.* 2002). De ce fait, des allèles identiques peuvent se retrouver par hasard dans des populations différentes, sans pour autant provenir de la même mutation. L'homoplasie engendrée par ces taux de mutations élevés a ainsi pour conséquence une sous-estimation de la différenciation des populations (Estoup *et al.* 1995).

Compte tenu de la faible différenciation des populations de perchaudes dans le Lac Saint-Pierre, les marqueurs AFLP sont, par conséquent, plus appropriés que les microsatellites dans la détection de cette différenciation.

3.3. Les marqueurs microsatellites

Les simulations ont démontré que les marqueurs AFLP présentent une meilleure résolution que les microsatellites dans la détection d'une faible différenciation des populations. Afin de confirmer les observations effectuées à partir des données simulées, la différenciation génétique de certains individus a également été estimée en utilisant des marqueurs microsatellites (Annexes 1, 2 et 3). Ces résultats n'ont cependant pas été inclus dans l'article dans la mesure où ils ne sont pas indispensables pour répondre à l'objectif principal de l'étude. Ils demeurent néanmoins intéressants pour la comparaison des marqueurs génétiques.

Les dix loci microsatellites utilisés démontrent un niveau de variabilité élevé, avec une richesse allélique moyenne de 7,4, compris entre 3 et 26 allèles. Une très faible différenciation des populations a été détectée avec un F_{ST} de 0,0057 ($p = 0,037$), significativement différent de zéro. Toutefois, le test de différenciation génétique n'a révélé

aucune différence significative entre les populations ($p = 0,237$). De plus, les individus ne peuvent être regroupés en fonction des sites de frai avec l'utilisation de ces marqueurs (PPS = 0,54) et moins de 2 % des individus ont pu être réassigné à leur groupe d'origine (Tableau 3.1).

Tableau 3.1. Résultats des analyses distinctes de marqueurs AFLP et microsatellites. L'indice de diversité génétique (F_{ST}), le score de parcimonie (PPS) standard et le taux de réassignement ont été calculé en utilisant tous les loci.

	AFLP1	AFLP2	AFLP3	Microsatellites
Nombre de loci	99	214	99	10
F_{ST}	0,2316*	0,1610*	0,1010*	0,0057*
PPS standard	0,000	0,1667	0,1287	0,5400
Taux de réassignement	90,47 %	74,42 %	43,14 %	1,96 %

* $p < 0.001$

Ces résultats montrent que les marqueurs microsatellites, contrairement aux marqueurs AFLP, ne permettent pas de détecter une différenciation des populations dans notre système. Bien que les mêmes conclusions aient également été tirées dans une étude précédente (Leclerc *et al.* 2008), ces résultats sont en contradiction avec certaines observations écologiques concernant les adaptations locales et la philopatrie de l'espèce (section 1.4.3.). Cela souligne ainsi l'importance du choix du marqueur génétique dans la détection de la différenciation des populations.

3.4. Des implications en conservation

Des mesures d'aménagement pourraient être appliquées afin de favoriser la reconstitution du stock de perchaudes dans le Lac Saint-Pierre. Certaines mesures ont déjà été mises en place comme la réduction de la pression de pêche, l'interdiction de la pêche durant la période de frai ainsi que l'établissement d'une taille minimale capturable afin de permettre aux individus de se reproduire au moins une fois avant d'être capturé (Magnan 2002). Toutefois, ces mesures ne sont pas toujours optimales. Par exemple, Heyer *et al.* (2001) ont mis en évidence l'existence d'effets maternels sur le phénotype et la condition des descendants chez la perchaude : des femelles plus âgées et plus grosses ont une plus forte fécondité. Cependant, ce sont les tailles recherchées par les pêcheurs. Cela remet ainsi en cause l'efficacité des plans de gestion des stocks qui impliquent le retrait sélectif des individus par la pêche dans la mesure où cela peut impliquer une baisse du rendement.

De plus, un des points capital dans l'élaboration des plans d'aménagement est la définition de l'unité de gestion (*Management Unit*, MU). En biologie de la conservation, les MUs sont habituellement définies comme des populations démographiquement indépendants dont la dynamique dépend largement des taux de natalité et de mortalité, plutôt que sur la migration des individus (Palsboll *et al.* 2007). Les populations ne sont reliées entre elles que par de faibles flux de gènes traduits par la migration des individus. Par conséquent, elles représentent des unités fonctionnellement indépendantes les unes des autres dans la mesure où une dynamique est propre à chacune. L'importance des MUs repose sur la reconnaissance du fait que les populations soient isolées les unes des autres et, de ce fait, qu'elles sont susceptibles de présenter des potentiels distincts, tels des taux de recrutement, de croissance ou de survie des individus (Moritz 1994; Schwartz *et al.* 2007). La reconnaissance de ces unités de gestion est fondamentale pour l'établissement des plans d'aménagement dans la mesure où ils représentent des unités judicieuses pour la surveillance des populations.

L'existence d'une organisation populationnelle des perchaudes dans le Lac Saint-Pierre devrait donc être prise en compte afin d'assurer le succès des plans d'aménagement établis. Chaque population présente des paramètres intrinsèques, notamment un rendement qui lui est propre. L'omission de l'existence de plusieurs populations pourrait favoriser le retrait sélectif des individus lorsque les efforts de pêches sont concentrés à une région unique par exemple. Cela peut altérer la dynamique des populations, et ainsi affaiblir les stocks de poissons exploités (Olver *et al.* 1995). La reconnaissance d'une organisation populationnelle permettrait d'établir des quotas de pêches adéquats, mais surtout de les distribuer adéquatement selon les régions du lac. Cela pourrait également aider dans la localisation des régions à protéger, comme par exemple certains sites de frai.

Bibliographie

- Aalto SK, Newsome GE (1989) Evidence of demic structure for a population of yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 184-190.
- Aalto SK, Newsome GE (1990) Additional evidence supporting demic behaviour of a yellow perch (*Perca flavescens*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 1959-1962.
- Aalto SK, Newsome GE (1993) Winds and the demic structure of a population of yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 496-501.
- Adams CE, Hamilton DJ, McCarthy I, Wilson AJ, Grant A, Alexander G, Waldron S, Snorasson SS, Ferguson MM, Skúlason S (2006) Does breeding site fidelity drive phenotypic and genetic sub-structuring of a population of Arctic charr? *Evolutionary Ecology* **20**, 11-26.
- Allendorf FW, Mitchell N, Ryman N, Ståhl G (1977) Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): detection and interpretation from population data. *Hereditas* **86**, 179-189.
- Altukhov YP (1981) The stock concept from the viewpoint of population genetics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 1523-1538.
- Antao T, Beaumont MA (2011) Mchaza: a workbench to detect selection using dominant markers. *Bioinformatics* **27**, 1717-1718.
- Balling TE, Pfeiffer W (1997) Location dependent infection of fish parasites in Lake Constance. *Journal of Fish Biology* **51**, 1025-1032.
- Balloux F (2001) EASYPOP (version 1.7): a computer program for population genetics simulations. *Journal of Heredity* **92**, 301.

- Balloux F, Brunner H, Lugon Moulin N, Hausser J, Goudet J (2000) Microsatellites can be misleading: an empirical and simulation study. *Evolution* **54**, 1414-1422.
- Bassam BJ, Caetano-Anollés G, Gresshoff PM (1991) Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels. *Analytical Biochemistry* **196**, 80-83.
- Begg GA, Hare JA, Sheehan DD (1999) The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fisheries Research* **43**, 141-163.
- Begg GA, Waldman JR (1999) An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* **43**, 35-44.
- Behrmann-Godel J, Gerlach G, Eckmann R (2006) Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 461-468.
- Bensch S, Åkesson M (2005) Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Molecular Ecology* **14**, 2899-2914.
- Bergek S, Bjoörklund M (2009) Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **96**, 746-758.
- Bergek S, Björklund M (2007) Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of Eurasian perch. *Evolution* **61**, 2035-2041.
- Bergek S, Olsson J (2009) Spatiotemporal analysis shows stable genetic differentiation and barriers to dispersal in the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Evolutionary Ecology Research* **11**, 827-840.
- Bernatchez L, Danzmann RG (1993) Congruence in control-region sequence and restriction-site variation in mitochondrial DNA of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). *Molecular Biology and Evolution* **10**, 1002-1002.
- Bertrand M, Cabana G, Marcogliese DJ, Magnan P (2011) Estimating the feeding range of a mobile consumer in a river–flood plain system using ¹³C gradients and parasites. *Journal of Animal Ecology* **80**, 1313-1323.

- Bertrand M, Marcogliese DJ, Magnan P (2010) Effect of wetland enhancement on parasites of juvenile yellow perch. *Wetlands* **30**, 300-308.
- Blair GR, Quinn TP (1991) Homing and spawning site selection by sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Iliamna lake, Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **69**, 176-181.
- Bowen BW, Bass AL, Soares L, Toonen RJ (2005) Conservation implications of complex population structure: lessons from the loggerhead turtle (*Caretta caretta*). *Molecular Ecology* **14**, 2389-2402.
- Brazner JC, Campana SE, Tanner DK (2004a) Habitat fingerprints for Lake Superior coastal wetlands derived from elemental analysis of yellow perch otoliths. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 692-704.
- Brazner JC, Campana SE, Tanner DK, Schram ST (2004b) Reconstructing habitat use and wetland nursery origin of yellow perch from Lake Superior using otolith elemental analysis. *Journal of Great Lakes Research* **30**, 492-507.
- Breder CM (1962) On the significance of transparency in osteichthid fish eggs and larvae. *Copeia* **1962**, 561-567.
- Bronte CR, Selgeby JH, Swedberg DV (1993) Dynamics of a yellow perch population in western Lake Superior. *North American Journal of Fisheries Management* **13**, 511-523.
- Burnham KP, Overton WS (1979) Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* **60**, 927-936.
- Campana SE, Casselman JM (1993) Stock discrimination using otolith shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 1062-1083.
- Campbell D, Duchesne P, Bernatchez L (2003) AFLP utility for population assignment studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites. *Molecular Ecology* **12**, 1979-1991.

- Camus PA, Lima M (2002) Populations, metapopulations, and the open-closed dilemma: the conflict between operational and natural population concepts. *Oikos* **97**, 433-438.
- Carlsson J, McDowell JR, Carlsson JEL, Graves JE (2007) Genetic identity of YOY bluefin tuna from the eastern and western Atlantic spawning areas. *Journal of Heredity* **98**, 23.
- Carvalho GR (1993) Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology* **43**, 53-73.
- Coles TF (1981) The distribution of perch, *Perca fluviatilis* L. throughout their first year of life in Llyn Tegid, North Wales. *Journal of Fish Biology* **18**, 15-30.
- Collette BB, Banarescu P (1977) Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 1450-1463.
- Craig J (1987) *The biology of perch and related fish*. Croom Helm, London, U.K.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 290-295.
- Cunjak RA, Roussel JM, Gray MA, Dietrich JP, Cartwright DF, Munkittrick KR, Jardine TD (2005) Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* **144**, 636-646.
- Danielsson PE (1980) Euclidean distance mapping. *Computer Graphics and Image Processing* **14**, 227-248.
- de Lafontaine Y, Armellin A, Marchand F, Mingelbier M, Brodeur P, Morin J (2006) Impacts of the hydrological regime on St. Lawrence River fish communities and their habitats. Dans: *Water Availability Issues for the St. Lawrence River: An Environmental Synthesis* eds. Talbot A, Environment Canada, Montréal, Quebec. pp. 82-102.

- DeSalle R, Amato G (2004) The expansion of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* **5**, 702-712.
- Dettmers JM, Janssen J, Pientka B, Fulford RS, Jude DJ (2005) Evidence across multiple scales for offshore transport of yellow perch (*Perca flavescens*) larvae in Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2683-2693.
- Dionne M, Caron F, Dodson JJ, Bernatchez L (2009) Comparative survey of within-river genetic structure in Atlantic salmon; relevance for management and conservation. *Conservation Genetics* **10**, 869-879.
- Dittman A, Quinn T (1996) Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology* **199**, 83-91.
- Duchesne P, Bernatchez L (2002) AFLPOP: a computer program for simulated and real population allocation, based on AFLP data. *Molecular Ecology Notes* **2**, 380-383.
- Dumont P (1996) *Comparaison de la dynamique des populations de perchaudes (Perca flavescens) soumises à des niveaux différents de stress anthropique*. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec.
- Estoup A, Angers B (1998) Theoretical and Empirical Considerations. Dans: *Advances in molecular ecology* eds. Carvalho GR, IOS Press, Amsterdam. pp. 55-86.
- Estoup A, Tailliez C, Cornuet JM, Solignac M (1995) Size homoplasy and mutational processes of interrupted microsatellites in two bee species, *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* (Apidae). *Molecular Biology and Evolution* **12**, 1074.
- Ferguson A (1989) Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology* **21**, 35-46.
- Ferguson MM, Danzmann RG (1998) Role of genetic markers in fisheries and aquaculture: useful tools or stamp collecting? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1553-1563.

- Fitch WM (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Biology* **20**, 406-416.
- Foll M, Gaggiotti O (2008) A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics* **180**, 977-993.
- Freedberg S, Ewert MA, Ridenhour BJ, Neiman M, Nelson CE (2005) Nesting fidelity and molecular evidence for natal homing in the freshwater turtle, *Graptemys kohnii*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**, 1345-1350.
- Frenette JJ, Arts MT, Morin J (2003) Spectral gradients of downwelling light in a fluvial lake (Lake Saint-Pierre, St-Lawrence River). *Aquatic Ecology* **37**, 77-85.
- Gagnon MC, Angers B (2006) The determinant role of temporary proglacial drainages on the genetic structure of fishes. *Molecular Ecology* **15**, 1051-1065.
- Gaudeul M, Till-Bottraud I, Barjon F, Manel S (2004) Genetic diversity and differentiation in *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae): comparison of AFLP and microsatellite markers. *Heredity* **92**, 508-518.
- Gerlach G, Schardt U, Eckmann R, Meyer A (2001) Kin structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Heredity* **86**, 213-221.
- Glemet H, Rodriguez MA (2007) Short-term growth (RNA/DNA ratio) of yellow perch (*Perca flavescens*) in relation to environmental influences and spatio-temporal variation in a shallow fluvial lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 1646-1655.
- Glover DC, Dettmers JM, Wahl DH, Clapp DF (2008) Yellow perch (*Perca flavescens*) stock structure in Lake Michigan: an analysis using mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 1919-1930.
- Guelinckx J, Maes J, De Brabandere L, Dehairs F, Ollevier F (2006) Migration dynamics of clupeoids in the Schelde estuary: a stable isotope approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**, 612-623.

- Han YS, Sun YL, Liao YF, Liao IC, Shen KN, Tzeng WN (2008) Temporal analysis of population genetic composition in the overexploited Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Biology* **155**, 613-621.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- Hanski I, Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**, 3-16.
- Harrison S, Hastings A (1996) Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 180-183.
- Hartl DL, Clark AG (1997) *Principles of population genetics*. 3ème édition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 542 p.
- Hayes D, Jones M, Lester N, Chu C, Doka S, Netto J, Stockwell J, Thompson B, Minns CK, Shuter B (2009) Linking fish population dynamics to habitat conditions: insights from the application of a process-oriented approach to several Great Lakes species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **19**, 295-312.
- Heard WR (1991) Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). Dans: *Pacific salmon life histories* eds. Groot C, Margolis L, University of British Columbia Press, Vancouver. pp. 119-230.
- Heyer CJ, Miller TJ, Binkowski FP, Caldarone EM, Rice JA (2001) Maternal effects as a recruitment mechanism in Lake Michigan yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1477-1487.
- Huber SK, León LFD, Hendry AP, Bermingham E, Podos J (2007) Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 1709.
- Huff DD, Grad G, Williamson CE (2004) Environmental constraints on spawning depth of yellow perch: the roles of low temperature and high solar ultraviolet radiation. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 718-726.

- Ihssen PE, Booke HE, Casselman JM, McGlade JM, Payne NR, Utter FM (1981) Stock identification: materials and methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 1838-1855.
- Jin L, Chakraborty R (1994) Estimation of genetic distance and coefficient of gene diversity from single-probe multilocus DNA fingerprinting data. *Molecular Biology and Evolution* **11**, 120-127.
- Johnson TC, Scholz CA, Talbot MR, Kelts K, Ricketts RD, Ngobi G, Beuning K, Ssemmanda I, McGill JW (1996) Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* **273**, 1091.
- Kipling C, Le Cren ED (1984) Mark recapture experiments on fish in Windermere, 1943–1982. *Journal of Fish Biology* **24**, 395-414.
- Krauss SL (2000) Accurate gene diversity estimates from amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* **9**, 1241-1245.
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* **241**, 1455-1460.
- Langella O (2007) Populations 1.2. 30: Population genetic software.
- Lansman RA, Shade RO, Shapira JF, Avise JC (1981) The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. *Journal of Molecular Evolution* **17**, 214-226.
- Leclerc EM, Mailhot Y, Mingelbier M, Bernatchez L (2008) The landscape genetics of yellow perch (*Perca flavescens*) in a large fluvial ecosystem. *Molecular Ecology* **17**, 1702-1717.
- Levins R (1970) Extinction. Dans: *Some Mathematical Problems in Biology* eds. Gesternhaber M, American Mathematical Society, Providence. pp. 77-107.
- Li L, Wang HP, Givens C, Czesny S, Brown B (2007) Isolation and characterization of microsatellites in yellow perch (*Perca flavescens*). *Molecular Ecology Notes* **7**, 600-603.

- Li WH, Gojobori T, Nei M (1981) Pseudogenes as a paradigm of neutral evolution. *Nature* **292**, 237-239.
- Li YC, Korol AB, Fahima T, Beiles A, Nevo E (2002) Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology* **11**, 2453-2465.
- Liu ZJ, Cordes JF (2004) DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture* **238**, 1-37.
- MacLean JA, Evans DO (1981) The stock concept, discreteness of fish stocks, and fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 1889-1898.
- Maes GE, Pujolar JM, Hellemans B, Volckaert FAM (2006) Evidence for isolation by time in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Molecular Ecology* **15**, 2095-2107.
- Magnan P (2002) Avis scientifique sur l'état du stock de perchaudes au lac Saint-Pierre, les indicateurs biologiques utilisés pour effectuer son suivi et la pertinence de protéger la période de fraye de façon partielle ou totale, p. 52.
- Magnan P, Mailhot Y, Dumont P (2007) État du stock de perchaude du lac Saint-Pierre en 2007 et efficacité du plan de gestion de 2005. *Comité Aviseur Scientifique sur la Gestion de la Perchaude du Lac Saint-Pierre. Version préliminaire*, p. 23.
- Malison JA (2000) A white paper on the status and needs of yellow perch aquaculture in the North Central Region. *US Department of Agriculture, North Central Regional Aquaculture Center, Lansing, Michigan*.
- Mariette S, Chagné D, Lézier C, Pastuszka P, Raffin A, Plomion C, Kremer A (2001) Genetic diversity within and among *Pinus pinaster* populations: comparison between AFLP and microsatellite markers. *Heredity* **86**, 469-479.
- Mariette S, Le Corre V, Austerlitz F, Kremer A (2002) Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. *Molecular Ecology* **11**, 1145-1156.

- Massicotte R, Magnan P, Angers B (2008) Intralacustrine site fidelity and nonrandom mating in the littoral-spawning northern redbelly dace (*Phoxinus eos*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 2016-2025.
- Meyer A (1993) Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 279-284.
- Meylan AB, Bowen BW, Avise JC (1990) A genetic test of the natal homing versus social facilitation models for green turtle migration. *Science* **248**, 724-727.
- Miller LM (2003) Microsatellite DNA loci reveal genetic structure of yellow perch in Lake Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 503-513.
- Miller LM, Kallemeyn L, Senanan W (2001) Spawning-site and natal-site fidelity by northern pike in a large lake: mark-recapture and genetic evidence. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 307-316.
- Moore IT, Bonier F, Wingfield JC (2005) Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behavioral Ecology* **16**, 755-762.
- Moritz C (1994) Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **9**, 373-374.
- Muncy RJ (1962) Life history of the yellow perch, *Perca flavescens*, in estuarine waters of Severn River, a tributary of Chesapeake Bay, Maryland. *Chesapeake Science* **3**, 143-159.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**, 734-737.
- Nauta MJ, Weissing FJ (1996) Constraints on allele size at microsatellite loci: implications for genetic differentiation. *Genetics* **143**, 1021-1032.
- Nielsen EE, Hansen MM, Loeschcke V (1999) Genetic variation in time and space: microsatellite analysis of extinct and extant populations of Atlantic salmon. *Evolution* **53**, 261-268.

- O'Connell M, Wright JM (1997) Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **7**, 331-363.
- Olver CH, Shuter BJ, Minns CK (1995) Toward a definition of conservation principles for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 1584-1594.
- Owen RB, Crossley R, Johnson TC, Tweddle D, Kornfield I, Davison S, Eccles DH, Engstrom DE (1990) Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* **240**, 519-553.
- Palsboll PJ, Berube M, Allendorf FW (2007) Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 11-16.
- Papetti C, Susana E, La Mesa M, Kock KH, Patarnello T, Zane L (2007) Microsatellite analysis reveals genetic differentiation between year-classes in the icefish *Chaenocephalus aceratus* at South Shetlands and Elephant Island. *Polar Biology* **30**, 1605-1613.
- Papetti C, Susana E, Patarnello T, Zane L (2009) Spatial and temporal boundaries to gene flow between *Chaenocephalus aceratus* populations at South Orkney and South Shetlands. *Marine Ecology Progress Series* **376**, 269-281.
- Paradis Y, Mingelbier M, Brodeur P, Magnan P (2008) Comparisons of catch and precision of pop nets, push nets, and seines for sampling larval and juvenile yellow perch. *North American Journal of Fisheries Management* **28**, 1554-1562.
- Parker AD, Stepien CA, Sepulveda-Villet OJ, Ruehl CB, Uzarski DG (2009) The interplay of morphology, habitat, resource use, and genetic relationships in young yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* **138**, 899-914.
- Pawson MG, Jennings S (1996) A critique of methods for stock identification in marine capture fisheries. *Fisheries Research* **25**, 203-217.

- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* **95**, 536-539.
- Post JR, McQueen DJ (1988) Ontogenetic changes in the distribution of larval and juvenile yellow perch (*Perca flavescens*): A response to prey or predators? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 1820-1826.
- Pradel R (1996) Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* **52**, 703-709.
- Primack RB (2006) Essentials of Conservation Biology (Sinauer, Sunderland, MA), p. 585.
- Quinn TP (1993) A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon. *Fisheries Research* **18**, 29-44.
- Quinn TP, Fresh K (1984) Homing and straying in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Cowlitz River Hatchery, Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**, 1078-1082.
- Ravel S, Monteny N, Olmos DV, Verdugo JE, Cuny G (2001) A preliminary study of the population genetics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Mexico using microsatellite and AFLP markers. *Acta Tropica* **78**, 241-250.
- Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* **17**, 230-237.
- Riley SPD, Pollinger JP, Sauvajot RM, York EC, Bromley C, Fuller TK, Wayne RK (2006) A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Molecular Ecology* **15**, 1733-1742.
- Robinson BW, Wilson DS (1994) Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Naturalist* **144**, 596-627.
- Rossiter SJ, Jones G, Ransome RD, Barratt EM (2000) Genetic variation and population structure in the endangered greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Molecular Ecology* **9**, 1131-1135.

- Sage RD, Wolff JO (1986) Pleistocene glaciations, fluctuating ranges, and low genetic variability in a large mammal (*Ovis dalli*). *Evolution* **40**, 1092-1095.
- 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 édition. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New Yorkp.
- Santos H, Rousselet J, Magnoux E, Paiva MR, Branco M, Kerdelhué C (2007) Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 935-941.
- Schwartz MK, Luikart G, Waples RS (2007) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 25-33.
- Scott WB, Crossman EJ (1974) *Poissons d'eau douce du Canada*. Bulletin n°184. Office de recherches sur les pêcheries du Canada. Environnement Canada, Service des pêches et des sciences de la mer. Ottawa, 1026 p.
- Shaw PW, Turner GF, Rizman Idid M, Robinson RL, Carvalho GR (2000) Genetic population structure indicates sympatric speciation of Lake Malawi pelagic cichlids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **267**, 2273-2280.
- Slatkin M (1995) A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* **139**, 457-462.
- Smith PJ, Birley AJ, Jamieson A, Bishop CA (1989) Mitochondrial DNA in the Atlantic cod, *Gadus morhua*: lack of genetic divergence between eastern and western populations. *Journal of Fish Biology* **34**, 369-373.
- Soule ME (1991) Conservation: tactics for a constant crisis. *Science* **253**, 744-749.

- Takai N, Sakamoto W (1999) Identification of local populations of Lake Biwa catfish *Silurus biwaensis* in Japan on the basis of ^{13}C and ^{15}N analyses. *Canadian Journal of Zoology* **77**, 258-266.
- Thomas CD, Kunin WE (1999) The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* **68**, 647-657.
- Thorpe JE (1977) Morphology, physiology, behavior, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchill. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 1504-1514.
- Thorrold SR, Latkoczy C, Swart PK, Jones CM (2001) Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* **291**, 297-299.
- Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters LA, Tosi G, Matthysen E, Hauffe HC (2005) Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Molecular Ecology* **14**, 469-481.
- Turchin P (1999) Population regulation: a synthetic view. *Oikos* **84**, 153-159.
- Van der Wurff AWG, Chan YL, Van Straalen NM, Schouten J (2000) TE-AFLP: combining rapidity and robustness in DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* **28**, e105.
- Varnavskaya NV, Wood CC, Everett RJ, Wilmot RL, Varnavsky VS, Midanaya VV, Quinn TP (1994) Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 147-157.
- Vekemans X (2002) AFLP-surv version 1.0. *Distributed by the author. Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale, Université Libre de Bruxelles, Belgium.*
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Lee T, Hornes M, Friters A, Pot J, Paleman J, Kuiper M (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* **23**, 4407-4414.

- Wang DG, Fan JB, Siao CJ, Berno A, Young P, Sapolsky R, Ghandour G, Perkins N, Winchester E, Spencer J (1998) Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome. *Science* **280**, 1077-1082.
- Wang N, Eckmann R (1994) Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* **277**, 135-143.
- Waples RS (1991) Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of "species" under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review* **53**, 11–22.
- Waples RS (1998) Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* **89**, 438-450.
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**, 1419-1439.
- Waters JM, Epifanio JM, Gunter T, Brown BL (2000) Homing behaviour facilitates subtle genetic differentiation among river populations of *Alosa sapidissima*: microsatellites and mtDNA. *Journal of Fish Biology* **56**, 622-636.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Whiteside MC, Swindoll CM, Doolittle WL (1985) Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes* **12**, 47-56.
- Wilberg MJ, Bence JR, Eggold BT, Makauskas D, Clapp DF (2005) Yellow perch dynamics in southwestern Lake Michigan during 1986–2002. *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 1130-1152.
- Willemsen J (1977) Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 1710-1719.

- Williams HH, MacKenzie K, McCarthy AM (1992) Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet, and phylogenetics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **2**, 144-176.
- Williamson CE, Metzgar SL, Lovera PA, Moeller RE (1997) Solar ultraviolet radiation and the spawning habitat of yellow perch, *Perca flavescens*. *Ecological Applications* **7**, 1017-1023.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* **28**, 114-138.
- Zhan A, Wang Y, Brown B, Wang HP (2009) Isolation and Characterization of Novel Microsatellite Markers for Yellow Perch (*Perca flavescens*). *International Journal of Molecular Sciences* **10**, 18-27.
- Zink RM, Dittmann DL (1993) Gene flow, refugia, and evolution of geographic variation in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution* **47**, 717-729.

ANNEXES

ANNEXE 1. Génotypage des marqueurs microsatellites : protocole d'amplification.

La diversité génétique des larves de perchaudes (les même individus de l'analyse AFLP 3) ont également été estimée à l'aide de dix marqueurs microsatellites choisis sur la base de leur variabilité : YP23, YP86, YP90, YP105 (Zhan *et al.* 2009), YP78, YP81, YP96, YP99, YP108 et YP111 (Li *et al.* 2007). Des amorces différentes ont cependant été redessinées pour certains marqueurs afin d'éviter les allèles nuls détectés dans les études précédentes :

YP86 : 5'CCGGCTACTTCATGTAAAC et 5'CTGTCTCGCCGTCACAATGTCC

YP105 : 5'CATAGAAGCAAAACCCGTG et 5'CATCACTGAGACCTTGTC

YP108 : 5'GGAGATGGCGTGTGTCTTTTAC et 5'GCTGTCACTTCATTACCGTGG

Les différents marqueurs ont été amplifiés par la méthode de PCR, dans un volume total de 12.5 µL contenant 2.5 nM/L de chaque dNTP, 0.3 µM/L de chaque amorce, 0.2 U de *Taq* polymerase, 1.25 µL de tampon 10x *Taq* polymerase (Feldan ®) et approximativement 20 ng d'ADN.

Les conditions d'amplification par PCR ont été selon le programme suivant :

1 cycle :

92°C à 30 secondes

45 cycles :

92°C à 15 secondes

52°C à 15 secondes

68°C à 15 secondes

1 cycle :

68°C à 120 secondes

Le produit des amplifications a été révélé sur gel dénaturant de polyacrylamide 6% (19:1 acrylamide : bis-acrylamide). Une solution de nitrate d'argent a permis la révélation de l'ADN et les allèles des microsatellites ont été identifiés par leurs tailles en paires de bases (Bassam *et al.* 1991).

Les mêmes analyses statistiques que celles des données simulées (section 2.2.4) ont été effectuées.

ANNEXE 2. Caractéristiques des marqueurs microsatellites utilisés.

Tableau A1. Caractéristiques des marqueurs microsatellites. Nombre d'allèles (A), richesse allélique (A_R , estimée sur un échantillonnage 18 individus), hétérozygotie observée (H_O), hétérozygotie attendu (H_E) et indice de diversité (F_{ST}) calculés pour tous les sites.

	A	A_R	H_O	H_E	F_{ST}
YP23	10	6,133	0,768	0,761	- 0,0026
YP78	11	6,769	0,726	0,777	0,0137
YP81	5	3,719	0,706	0,643	- 0,0020
YP86	15	8,244	0,790	0,772	- 0,0013
YP90	9	6,740	0,751	0,763	- 0,0013
YP96	5	3,124	0,352	0,465	0,0288
YP99	9	7,133	0,824	0,787	0,0209
YP105	26	16,061	0,951	0,937	0,0029
YP108	6	3,504	0,547	0,554	0,0024
YP111	7	3,601	0,438	0,425	0,0000
Moyenne	10,3	6,5028	0,685	0,688	
Total	103		0,685	0,688	0,0057*

* p -value < 0,05

ANNEXE 3. Résultats des analyses microsatellites en fonction des sites.

Tableau A2. Résultats des analyses microsatellites en fonction des sites. Nombre d'individus analysés (n), nombre d'allèles (A), richesse allélique (A_R) estimée sur un échantillonnage de 18 individus, l'hétérozygotie observée (H_O), l'hétérozygotie attendue (H_E), et des tests d'équilibre de Hardy-Weinberg (test global de l'excès d'homozygotes - Probabilité HWE) calculés pour l'ensemble des locus pour chaque site.

	n	A	A_R	H_O	H_E	Probabilité HWE
site D	22	70	7	0,7091	0,6905	0,7732
site F	18	68	6,8	0,6444	0,6466	0,4160
site G	20	67	6,7	0,715	0,6605	0,6609
site M	19	64	6,4	0,7105	0,6744	0,7833
site Y	23	72	7,2	0,6478	0,6678	0,0500
Moyenne	20,4	68,2	6,8	0,6854	0,6680	-
Total	102	103	-	0,6850	0,6880	0,4895