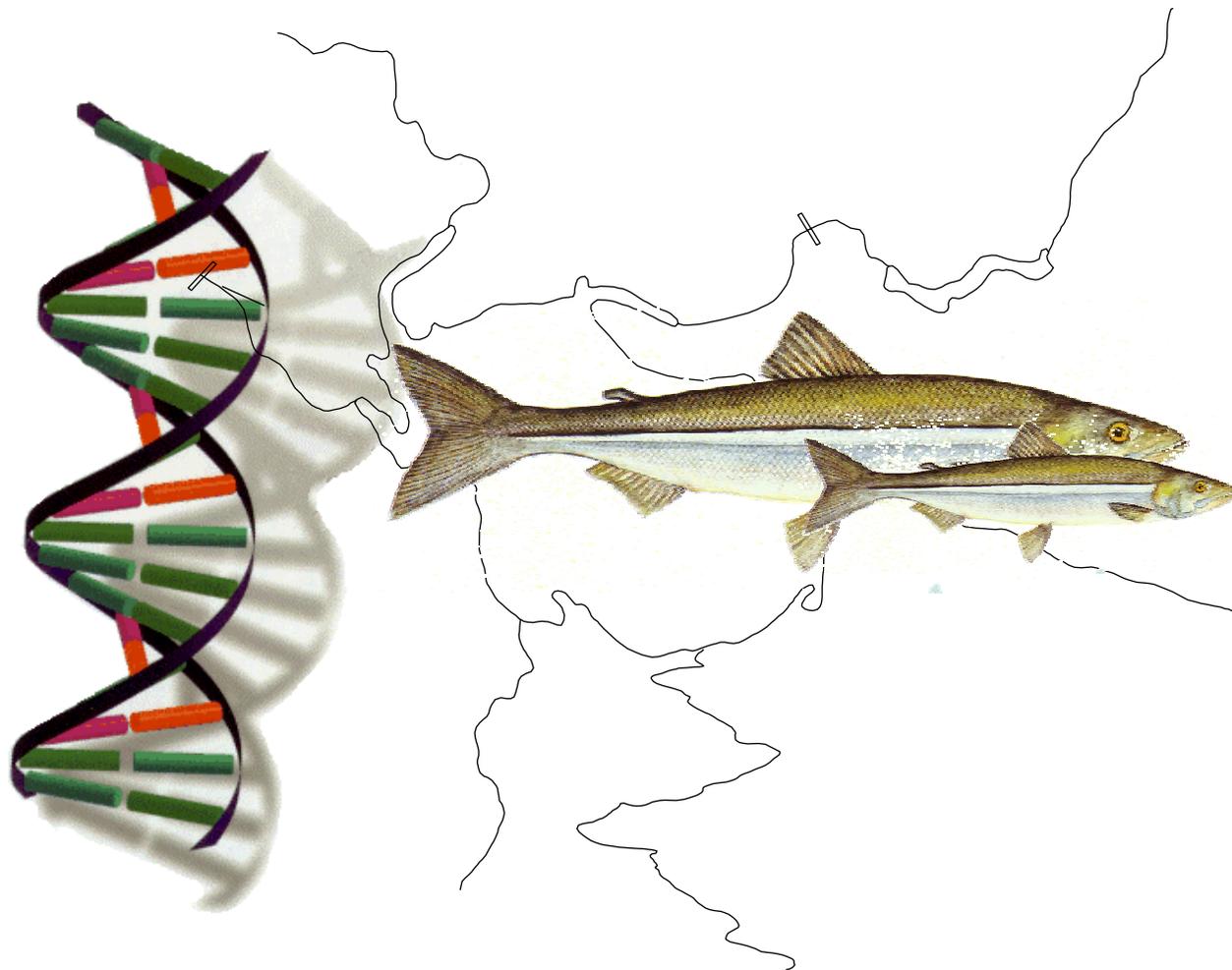

**DÉTERMINATION DE L'IMPORTANCE RELATIVE
DES POPULATIONS D'ÉPERLANS ARC-EN-CIEL (*OSMERUS MORDAX* MITCHILL)
DANS L'ALIMENTATION DE LA OUANANICHE DU LAC SAINT-JEAN**



**Rapport présenté par :
Louis Bernatchez et Robert St-Laurent**

**Pour :
La Société de la Faune et des Parcs du Québec**



Octobre 2003



Référence à citer :

BERNATCHEZ, L. & SAINT-LAURENT, R. 2003. Détermination de l'importance relative des populations d'éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax* Mitchill) dans l'alimentation de la ouananiche du Lac Saint-Jean. Rapport présenté par l'Université Laval à la Société de la Faune et des Parcs du Québec. 36 p.

ÉQUIPE DE RÉALISATION

Université Laval (département de biologie)

Responsable de projet: Louis Bernatchez

Mises au point, analyse génétique et co-rédacteur du rapport: Robert St-Laurent

Développement du logiciel AFLPOP
pour l'analyse de reclassement: Pierre Duchesne

Société de la Faune et des Parcs du Québec

Aide à la sélection et fournisseurs des échantillons,
contribution à la rédaction :
Omer Gauthier
Raynald Lefebvre
Michel Legault

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES -----	4
LISTE DES TABLEAUX-----	5
LISTE DES FIGURES -----	6
1. INTRODUCTION -----	7
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES-----	10
2.1 Échantillons des populations sources-----	10
2.2 Échantillons d'éperlans provenant des contenus stomacaux -----	10
2.3 Analyses génétiques -----	12
2.4 Reclassement des individus à leur population d'origine.-----	14
2.5 Analyses statistiques.-----	15
3. RÉSULTATS -----	16
3.1. Succès d'assignation estimé a priori -----	16
3.2 Résultats globaux d'assignation par année -----	17
3.2 Résultats d'assignation par secteur de pêche -----	20
4. DISCUSSION ET RECOMMANDATIONS -----	23
5. REMERCIEMENTS -----	27
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES-----	28
ANNEXE 1 -----	30
ANNEXE 2.-----	36

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1. Nombre d'estomacs de ouananiche et d'éperlans arc-en-ciel âgés d'un an et plus (entre parenthèses) sélectionnés pour l'analyse..... 11
- Tableau 2. Succès de reclassement (en pourcentage) obtenu par analyse d'assignation. Ces résultats sont basés sur la redistribution des éperlans adultes aux diverses populations selon les probabilités d'appartenance observées. Codes ASA : Ashuapmushuan, PER : Peribonka, D : nains, N : normaux 17
- Tableau 3. Contributions absolues (nb abs.) et relatives (%) à l'alimentation de la ouananiche des quatre populations d'éperlans pour chaque année (année 2001 et 2002 regroupées). 18
- Tableau 4. Contributions absolues (nb Abs.) et relatives (%) des différentes populations d'éperlan à l'alimentation des ouananiches selon les secteurs de pêche (secteurs nord, sud-est et sud-ouest) pour chacune des périodes..... 22

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Carte illustrant la localisation des secteurs à l'étude.	11
Figure 2. Pourcentage d'éperlans provenant des contenus stomacaux et reclassées dans chacune des populations sources.	19
Figure 3. Contributions relatives (%) des différentes populations d'éperlan à l'alimentation des ouananiches selon les secteurs de pêche (secteurs nord, sud-est et sud-ouest) pour chacune des périodes	21

1. INTRODUCTION

Au cours des dernières années, une baisse importante des stocks de ouananiches a été remarquée au lac Saint-Jean. Cette baisse s'est notamment fait sentir par une diminution du nombre de montaisons vers les lieux de reproduction. La rivière Ashuapmushuan, par exemple, qui comptait 3722 reproducteurs en 1999, n'a été visitée que par seulement 315 ouananiches reproductrices en 2002 (Gauthier com. pers.). Des résultats similaires sont d'ailleurs observés pour toutes les rivières où les ouananiches se reproduisent. De plus, le déclin ne se fait pas seulement sentir sur la quantité mais aussi sur la qualité des reproducteurs. En effet, et bien que cette tendance reste à être validée rigoureusement, les ouananiches ont maintenant tendance à remonter à un âge plus avancé et sont généralement caractérisés par un taux de croissance moindre (M. Legault comm. pers.). Une des hypothèses suggérées pour expliquer ce déclin catastrophique est que la ouananiche n'aurait pas suffisamment de ressources pour se nourrir pendant sa phase lacustre. La proie préférentielle de la ouananiche au lac Saint-Jean étant l'éperlan arc-en-ciel, on peut donc penser que les diminutions de populations de ouananiches pourraient coïncider avec les périodes de déclin de l'éperlan, comme cela a été rapporté pour certaines populations du Maine, États-Unis (Warner & Havey 1985 ; Havey 1973).

En fait, on a constaté que depuis quelques années, l'éperlan arc-en-ciel est en déclin au lac Saint Jean, l'espèce étant 200 fois moins abondante maintenant qu'en 1996 (Legault com. pers.). D'autre part, les études menées par la FAPAQ depuis 1995 ont permis d'établir que l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel est un élément primordial pour la croissance des ouananiches du lac Saint-Jean (M. Legault, comm. pers.). Face à une baisse de l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel, la ouananiche demeure plus longtemps en lac avant d'atteindre une taille suffisante pour se reproduire. Il en résulte une augmentation de la mortalité reliée à la pêche sportive et aux causes naturelles. Cette boucle d'effets rétro-négatifs peut occasionner une diminution très rapide de la quantité de ouananiches disponible à la pêche sportive et du nombre de reproducteurs de retour dans les rivières. Ainsi, les effondrements des populations de ouananiche, qui ont eu lieu au début des années 1990 et des années 2000, auraient pu être occasionnés par une diminution importante de l'éperlan arc-en-ciel.

Malgré une légère recrudescence des stocks en 2002, l'éperlan demeure tout de même en très faible densité (Legault com. pers). Ainsi, au cours des dernières années, sa quantité n'aurait pas toujours été suffisante pour soutenir les niveaux d'abondance de la ouananiche que l'on connaissait auparavant. Parmi les facteurs pouvant influencer l'abondance de l'éperlan, les conditions de reproduction et d'incubation des œufs peuvent ne pas favoriser une production suffisante de jeunes. Les travaux de recherche doivent maintenant être orientés dans le but de déterminer le ou les facteurs qui sont responsables des variations de l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel et de comprendre ce qui a occasionné les baisses majeures des dernières années. De plus, des actions devront être posées dans le but d'augmenter la production d'éperlans et de favoriser ainsi un niveau d'abondance suffisant de ouananiche. L'orientation qui est proposée, afin d'augmenter la production d'éperlan arc-en-ciel, est d'offrir des conditions de reproduction et d'incubation des œufs plus favorables dans les sites déjà utilisés à l'aide d'aménagements de frayères. Ce type d'intervention serait conjugué avec l'utilisation d'incubateurs sur les sites aménagés et dans des sites qui ne sont pas utilisés par l'éperlan pour la reproduction.

Pour être en mesure de mener à bien ces actions, certaines connaissances sont nécessaires. Les ouananiches utilisant les différents tributaires du lac Saint-Jean pour la fraie composent autant de populations génétiquement différenciées (Tessier & Bernatchez 1999). De plus, la caractérisation génétique des ouananiches capturées à la pêche a permis de constater que les différents stocks ne se répartissent pas au hasard dans le lac, chacun ayant son aire d'utilisation privilégiée (Potvin *et al.* 2001). D'autre part, une étude menée conjointement avec l'Université Laval au cours des dernières années, a démontré qu'il y avait quatre populations distinctes d'éperlans dans le lac Saint-Jean, soit deux de forme naine et deux de forme normale, celles-ci se reproduisant dans la rivière Ashuapmushuan et Péribonca (une population naine et une normale dans chaque rivière), (St-Laurent *et al.* 2003). Cependant, même si ces populations sont distinctes, elles demeurent toutefois très faiblement différenciées génétiquement. Les formes naines et normales démontrent de plus des différences importantes au niveau de la croissance et des caractéristiques morphologiques. De telles différences entre formes sympatriques de poissons sont généralement associées à une alimentation différente et l'utilisation d'habitats distincts (Taylor & Bentzen 1993, Bernatchez *et al.* 1999).

L'ensemble de ces observations permet de supposer que l'utilisation spatiale différente entre les stocks de ouananiches se traduit par une utilisation différente des types de proies, notamment en termes d'alimentation préférentielle sur les différents stocks d'éperlans. Afin d'orienter les actions visant à augmenter l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel, il devient donc essentiel de connaître quelles populations d'éperlans arc-en-ciel sont importantes pour l'alimentation de la ouananiche. De plus, étant donné que l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel a diminué de façon importante depuis 1996, il serait également fort utile de connaître si les différentes populations ont été touchées de façon similaire. L'ensemble des connaissances ainsi obtenues, associées aux études en cours, permettraient d'élaborer la meilleure stratégie à adopter pour améliorer la production d'éperlans arc-en-ciel.

Dans ce contexte, la présente étude visait deux objectifs principaux, soit :

- . Déterminer l'importance relative des différentes populations d'éperlans arc-en-ciel dans l'alimentation de la ouananiche à l'aide d'une analyse de reclassement basée sur la caractérisation de marqueurs moléculaires;

- . Établir le niveau d'affectation de chacune des populations d'éperlans arc-en-ciel dans la baisse d'abondance observée depuis 1996.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 *Échantillons des populations sources*

L'échantillonnage d'éperlans adultes constituant les « populations-sources » nécessaires à la réalisation de la présente étude a été effectué pendant la période de reproduction, au mois de mai 1998 et 1999, à l'aide de filets maillants (trois panneaux constitués de mailles étirées de 1,25, 2,00 et 2,50 cm). Les filets ont été installés sur des périodes de 24 heures consécutives dans l'embouchure des rivières Ashuapmushuan et Péribonca. Les poissons capturés ont été mesurés, pesés, âgés par une méthode d'analyse des écailles et l'état de maturation des gonades a été évalué en accord avec l'échelle de Nikolskii (1963). Seulement les individus sexuellement matures (stade 4 et plus) ont été retenus pour l'analyse. Une biopsie de muscle blanc a été effectuée et conservée dans l'éthanol 95% pour l'analyse génétique.

2.2 *Échantillons d'éperlans provenant des contenus stomacaux*

Les échantillons proviennent de contenus stomacaux de ouananiches obtenus auprès de pêcheurs sportifs au cours des saisons de pêche 1997, 1999, 2001 et 2002. Les estomacs ont été préservés individuellement dans du méthanol « pur » jusqu'au moment de l'analyse de leurs contenus par le personnel de la FAPAQ. Un total de 144 estomacs a ainsi pu être sélectionné afin de couvrir, de façon la plus comparable possible et selon la disponibilité des échantillons, les différents secteurs de pêche en lac et ce, pour quatre années (figure 1 ; tableau 1). Entre un et 5 éperlans (moyenne = 3) d'âge 1+ et plus pour chacun des estomacs ont été utilisés pour l'analyse génétique (tableau 1). L'identification de chaque estomac analysé, les détails sur le secteur de capture, de même que le nombre d'éperlans analysés par estomac sont présentés à l'annexe 1.

Tableau 1. Nombre d'estomacs de ouananiche et d'éperlans arc-en-ciel âgés d'un an et plus (entre parenthèses) sélectionnés pour l'analyse.

Secteur	Période		
	1997	1999	2001-2002
Nord (6.1-6.2)	19 (58)	19 (57)	4 (5)
Sud-Est (1.1-2.1)	24 (81)	16 (48)	18 (57)
Sud-Ouest (3.1-4.1)	18 (54)	16 (46)	10 (32)
Total	61 (193)	51 (151)	32 (94)

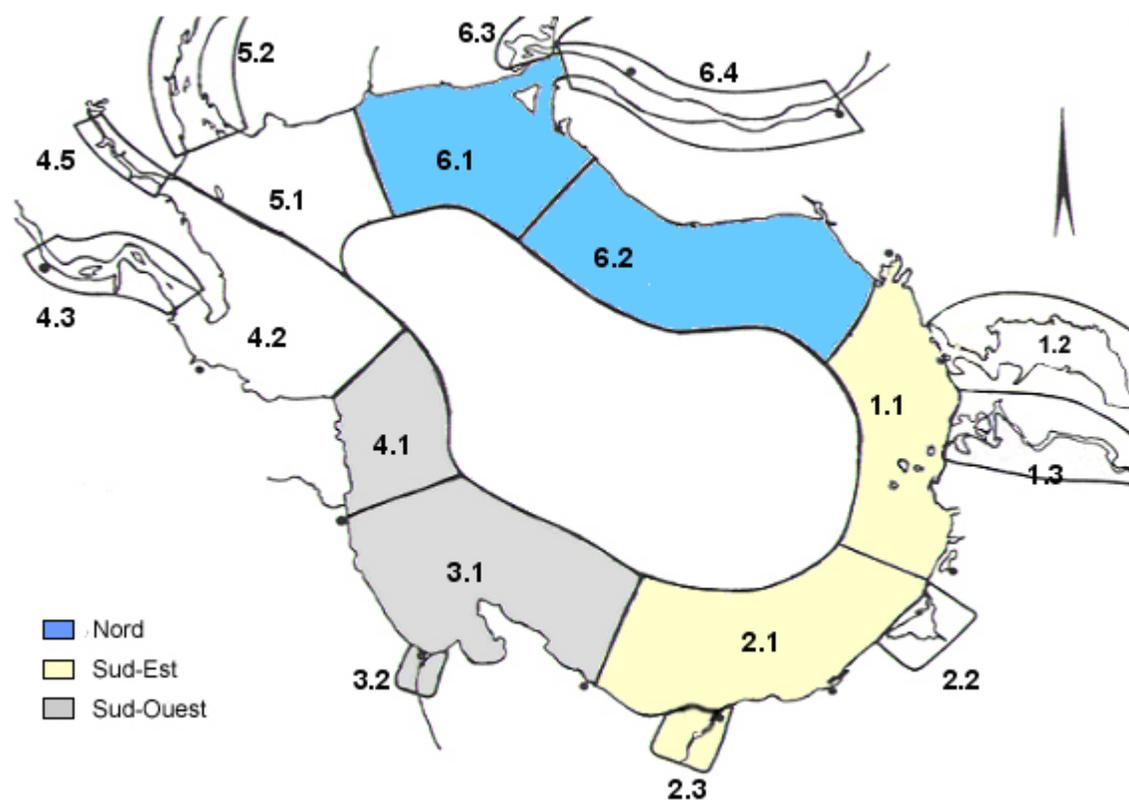


Figure 1 : Carte illustrant la localisation des secteurs à l'étude.

2.3 Analyses génétiques

L'extraction de l'ADN total a été effectuée différemment selon le type d'échantillons. Premièrement, un protocole standard par digestion avec protéinase K et lavages successifs au phénol-chloroforme (Sambrook *et al.* 1989) a été utilisé pour les éperlans adultes représentant les populations sources. Pour les éperlans provenant des contenus stomacaux, un protocole standard de digestion avec protéinase K suivi de deux purifications consécutives sur membrane d'affinité de la compagnie Millipore a été adapté pour les fins de la présente étude (R. St-Laurent, protocole non-publié). La qualité de l'ADN de tous les échantillons a été vérifiée visuellement sur gel d'agarose 1,5%.

Lors des travaux antérieurs, la caractérisation de la structure des populations d'éperlans du lac Saint-Jean avait été réalisée à l'aide de marqueurs microsatellites (voir détails dans St-Laurent *et al.* 2003). Cette analyse avait notamment révélé un faible niveau de structuration génétique (valeurs du F_{st} variant entre 0.01 et 0.02), ce qui a suggéré que l'utilité de ces marqueurs puissent être limités dans le contexte d'une analyse d'assignation populationnelle (voir détails plus loin). Pour vérifier la puissance statistique attendue d'une telle analyse, nous avons déterminé *a priori* le pouvoir de reclassement des marqueurs microsatellites. Ce test a révélé que le succès de reclassement attendu (48%) était nettement insuffisant pour la réalisation de la présente étude. Dans de telles situations, la solution au problème consiste à augmenter substantiellement le nombre de loci analysés (Campbell *et al.* 2003). Nous avons ainsi opté pour l'utilisation d'un nouveau type de marqueur moléculaire qui n'avait jamais été utilisé pour l'étude de l'éperlan à ce jour, soit les AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism).

Brièvement, les marqueurs AFLP sont caractérisés par la présence/absence de bandes pouvant être visualisés par fluorescence sur gel d'acrylamide (voir détails techniques plus bas). Chacune de ces bandes correspond à un locus distinct et en principe, des centaines de loci peuvent être caractérisés avec le même effort analytique que celui déployé pour la caractérisation d'une dizaine de loci microsatellites. Le principal désavantage de cette approche est que les AFLP sont des marqueurs de type dominant caractérisés par un maximum de deux allèles par locus (comparativement à plusieurs pour les microsatellites). En somme, chaque locus AFLP pris

individuellement est moins informatif qu'un locus microsatellite. Par contre, ce désavantage est largement compensé par le nombre accru de marqueurs analysés. Ainsi, Campbell *et al.* (2003) ont démontré que le pouvoir de reclassement d'inconnus à leur population d'origine obtenu à l'aide de marqueurs AFLP était largement supérieur à celui obtenu à l'aide de microsatellites dans les situations de faible différenciation génétique entre les populations sources, comme c'est le cas pour les éperlans du lac Saint-Jean.

Le génotypage AFLP de tous les échantillons, incluant 40 individus en moyenne pour chacune des quatre populations sources (Ashuapmushuan nains et normaux, Péribonca nains et normaux) ainsi que les spécimens à reclasser a été effectué conformément au protocole de Vos *et al.* (1995) (voir schéma à l'annexe 2). Brièvement, environ 50ng d'ADN est digéré à l'aide de deux enzymes de restriction, *EcoRI* et *MseI*. Par la suite, des adaptateurs sont ligués aux fragments générés. Les séquences terminales de chacun des fragments consistent donc à la séquence de l'adaptateur et à la partie restante de la séquence de restriction. Ces séquences terminales connues peuvent maintenant servir de site d'amorce pour les 2 réactions PCR (amplification de l'ADN) subséquentes. La première réaction PCR sert à amplifier le patron de restriction obtenu précédemment. La réaction est faite dans un volume de 20µl contenant chacun 2 unités de *Taq* polymérase, 2,0µl de tampon de réaction (10mM Tris-HCL [pH 9,0], 1,5mM MgCl₂, 0,1% Triton X-100, 50mM KCL), 1500µmol de dNTPs, entre 25 et 50ng d'ADN et 0,03pmol de chacune des amorces *EcoRI_pre-sel* et *MseI_pre-sel*. Elle est effectuée dans un thermocycleur AppliedBiosystems 9700 avec le profil de température suivant : une étape initiale de 2 minutes à 72°C suivie par 30 cycles de 30s à 94°C, 30s à 56°C et 2 minutes à 72°C se terminant par une étape de 10 minutes à 60°C. La deuxième réaction PCR sert premièrement à visualiser le patron de restriction amplifié à la première réaction, de même qu'à diminuer la complexité du patron de fragment visualisé en amplifiant seulement un sous-échantillon des fragments générés précédemment. Ceci est effectué en ajoutant 3 bases nucléotidiques aux séquences connues servant d'amorce. Dans la présente étude nous avons utilisé les 4 combinaisons suivantes : AAC_CTT ; ACT_CAA ; AGG_CAG ; ACC_CAC . Ces combinaisons ont été choisies pour leur degré de polymorphisme ainsi que pour la qualité du produit d'amplification obtenu. Les réactions, une pour chacune des combinaisons, ont été effectuées dans un thermocycleur AppliedBiosystems 9700 avec le profil de température suivant : une étape initiale de 2 minutes à 95°C suivie par 13 cycles de 30s à 94°C, 30s à 65°C avec abaissement de 1°C à chacun des

cycles et 2 minutes à 72°C suivie par 24 cycles de 30s à 94°C, 30s à 56°C et 2 minutes à 72°C se terminant par une étape de 10 minutes à 72°C. Les produits de ces réactions ont été visualisés par électrophorèse sur gel de polyacrylamide *long-ranger* 6% sur un séquenceur automatique « MJ Research Base Station » avec un temps de migration de trois heures. L'analyse des fragments a été effectuée à l'aide du logiciel Cartographer 1.2.6. (MJ Research). Au total, 273 loci distincts ont été caractérisés pour chaque individu à l'étude.

2.4 Reclassement des individus à leur population d'origine.

Une fois l'étape de caractérisation génétique réalisée, l'appartenance de chaque éperlan provenant des contenus stomacaux à une population donnée a été déterminée de la façon suivante. Sans entrer dans les détails, il est bien établi que l'on peut quantifier la probabilité d'observer un génotype (profil génétique d'un poisson donné sur l'ensemble des marqueurs analysés) dans une population donnée si l'on possède une bonne connaissance des fréquences alléliques retrouvées dans ces populations (Bernatchez & Duchesne 2000). Dans le cas présent, ces connaissances ont été obtenues à partir de l'analyse des éperlans adultes représentant les quatre populations sources. Pour donner un exemple simple du calcul effectué pour le reclassement, supposons que nous observions dans une population les fréquences qui suivent de présence et d'absence d'une bande à chacun de trois loci: au locus 1 fréquence de présence d'une bande $P = 0.8$ et fréquence d'absence $A = 0.2$; au locus 2 fréquence $P = 0.7$ et fréquence $A = 0.3$; au locus 3 fréquence $P = 0.2$ et fréquence $A = 0.8$. La probabilité d'avoir le génotype P/P/P dans cette population sera de $0.8 \times 0.7 \times 0.2 = 0.112$. À partir de cette logique, nous pouvons établir la probabilité du génotype d'un éperlan donné pour chacune des quatre populations sources. La population pour laquelle la probabilité d'occurrence sera la plus élevée sera donc la population d'origine. Nous avons donc effectué l'analyse de reclassement de chacun des éperlans des contenus stomacaux par cette méthode à l'aide du logiciel AFLPOP que nous avons développé spécifiquement à cette fin (Duchesne & Bernatchez 2002).

2.5 Analyses statistiques.

Nous avons vérifié s'il y avait des différences significatives dans la proportion d'éperlans de chaque population entre les années et les secteurs de pêche étudiés. Pour ce faire, nous avons utilisé la fonction MONTE du logiciel REAP (McElroy *et al.* 1992) afin de comparer les proportions observées pour chaque population avec celles attendues si leurs contributions étaient équivalentes. Cette méthode, développée par Roff & Bentzen (1989) est basée sur des simulations de Monte Carlo afin de régénérer aléatoirement la matrice de contributions un grand nombre de fois, puis de comparer la valeur de χ^2 moyenne issue de ces simulations à celle obtenue pour la matrice originale. Cette comparaison résulte en une probabilité (P) d'obtenir une valeur de χ^2 supérieure à celle observée par chance seulement.

3. RÉSULTATS

3.1. Succès d'assignation estimé a priori

Afin de s'assurer de la puissance statistique de l'analyse d'assignation populationnelle, nous avons premièrement déterminé *a priori* le pouvoir de reclassement des marqueurs AFLP utilisés à l'aide d'AFLPOP. Nous avons ainsi procédé au reclassement des spécimens provenant des populations sources connues dans la population d'origine la plus vraisemblable et nous avons évalué avec quel succès les poissons étaient attribués à leur rivière d'origine. Avec cette méthode, nous avons obtenu un premier succès de reclassement de 85% pour la population normale de Péribonca, 80% pour la population naine de Péribonca, 74% pour la population normale de l'Ashuapmushuan et seulement 47% pour la population naine de l'Ashuapmushuan pour un succès global de 76%. L'analyse des résultats bruts a révélé que ce succès de reclassement relativement faible était vraisemblablement relié au fait que les échantillons des populations sources n'étaient pas purs, en ce sens qu'ils pouvaient regrouper des individus de plus d'une population. Par exemple, sept éperlans faisant partie de l'échantillon Ashuapmushuan (nains) avaient une probabilité beaucoup plus forte d'appartenir effectivement à la population Péribonca (nains) et inversement, huit éperlans faisant partie de l'échantillon Péribonca (nains) avaient une probabilité beaucoup plus forte d'appartenir effectivement à la population Ashuapmushuan (nains). Ces observations indiquent qu'il existe un taux de migration important entre chaque population à chaque événement de reproduction, ce qui est conforme à l'observation de faible différenciation génétique rapportée par St-Laurent *et al.* (2003). Nous avons donc subséquemment reconstitué les populations sources en redistribuant les spécimens aux diverses populations selon les probabilités d'appartenance observées, puis nous avons procédé à un deuxième exercice de reclassement. Cette fois, nous avons obtenu un succès de reclassement de 90% pour la population normale de Péribonka, 95% pour la population naine de Péribonka, 93% pour la population normale de l'Ashuapmushuan et 89% pour la population naine de l'Ashuapmushuan pour un succès global de 92% (Tableau 2). Le tableau 2 indique également que les erreurs d'assignation sont survenues essentiellement entre populations de même forme (entre populations naines ou entre populations normales). À la lumière de cette analyse, la combinaison de marqueurs AFLP utilisée semble donc fiable pour l'attribution des éperlans à leur population d'origine.

Tableau 2. Succès de reclassement (en pourcentage) obtenu par analyse d'assignation. Ces résultats sont basés sur la redistribution des éperlans adultes aux diverses populations selon les probabilités d'appartenance observées. Codes ASA : Ashuapmushuan, PER : Peribonka, D : nains, N : normaux

Reclassé dans :	Population source			
	ASA-D	PER-D	ASA-N	PER-N
ASA-D	89	7	0	0
PER-D	11	93	0	0
ASA-N	0	0	95	10
PER-N	0	0	5	90
Total	100	100	100	100

3.2 Résultats globaux d'assignation par année

Un total de 438 éperlans provenant de 144 estomacs de ouananiche a pu être réassigné avec succès à l'aide des 273 loci AFLP analysés. Les détails relatifs à la répartition des échantillons par année et secteurs de pêche se retrouvent au tableau 1 ainsi qu'à l'annexe 1. Les résultats globaux d'assignation pour chacune des années sont présentés au tableau 3 et illustrés à la figure 2. Pour chacune des années, les résultats illustrent clairement une prépondérance de la contribution des éperlans nains de la rivière Péribonka à l'alimentation de la ouananiche dans le lac Saint-jean. Ainsi, cette population a constitué entre 79% et 98% (moyenne = 85%) des éperlans analysés selon les années. La population d'éperlans nains de la rivière Ashuapmushuan était la deuxième en importance, mais ne constituaient qu'entre 2% et 21% (moyenne = 15%) des éperlans analysés. En fait, aucun éperlan normal n'a pu être identifié parmi l'ensemble des spécimens analysés. La contribution à l'alimentation des quatre populations d'éperlans était donc significativement très différente de celle attendue sous l'hypothèse nulle d'une contribution égale de celles-ci ($\chi^2 = 119.27$, $P < 0,0001$). Bien que le patron général de contribution relative à l'alimentation de chaque population soit semblable d'une année à l'autre, les proportions différaient tout de même significativement ($\chi^2 = 30.05$, $P < 0,0001$). Cette différence statistique

est essentiellement causée par la très faible représentation de la population d'éperlans nains de la rivière Ashuapmushuan en 1997 relativement aux autres années. Ainsi, aucune différence significative n'a été observée en excluant l'année 1997 du test de proportions ($\chi^2 = 0.30$, $P = 0.50$).

Tableau 3. Contributions absolues (nb abs.) et relatives (%) à l'alimentation de la ouananiche des quatre populations d'éperlans pour chaque année (année 2001 et 2002 regroupées).

	1997		1999		2001-2002	
	nb abs.	%	nb abs.	%	nb abs.	%
PER-D	189	98	120	79	77	82
ASA-D	4	2	31	21	17	18
PER-N	0	0	0	0	0	0
ASA-N	0	0	0	0	0	0
Total	184	100	151	100	94	100

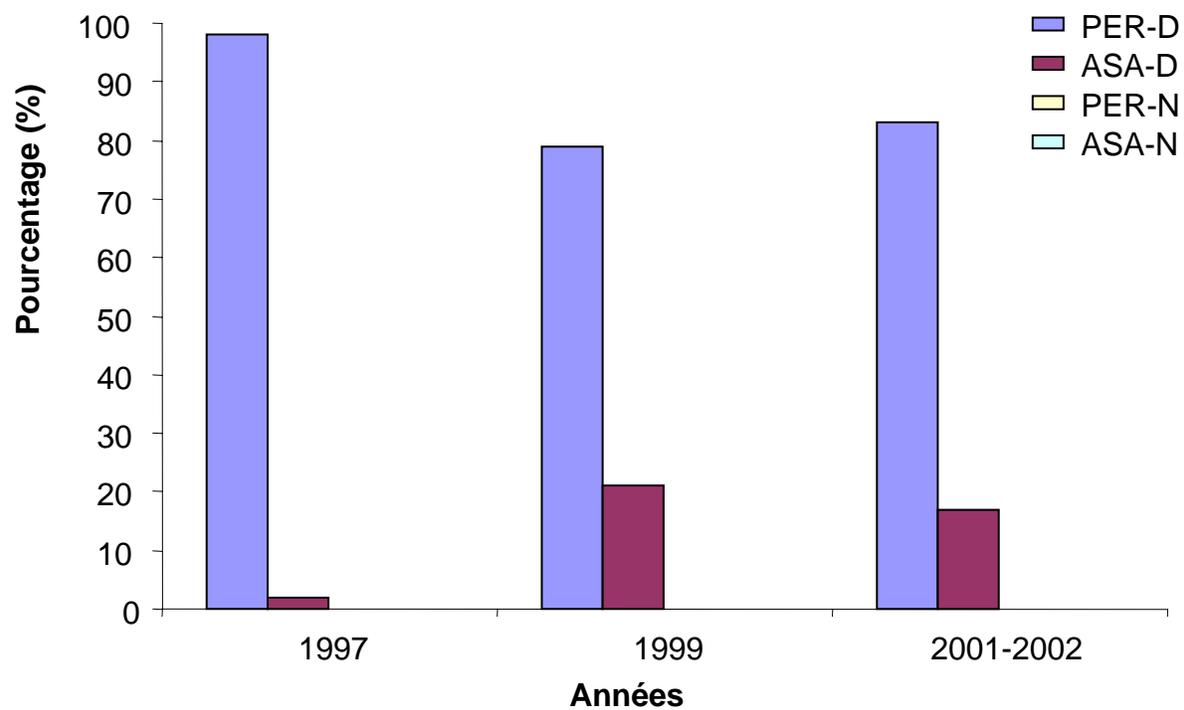


Figure 2. Pourcentage d'éperlans provenant des contenus stomacaux et reclassés dans chacune des populations sources.

3.2 Résultats d'assignation par secteur de pêche

Nous avons premièrement testé si les contenus stomacaux différaient significativement d'une répartition aléatoire des éperlans provenant de chaque population, compte tenu des fréquences relatives de chacune selon les années. Nous avons donc classifié en deux catégories les estomacs pour lesquels deux éperlans ou plus ont été analysés, soit les estomacs à contenu « homogène », i.e. contenant des éperlans d'une seule population et celles à contenu hétérogène (contenant des éperlans de deux populations). Il est à noter que tous les estomacs de type « homogène » étaient caractérisés par des éperlans de la rivière Péribonca, c'est-à-dire que nous n'avons observé aucun estomac contenant seulement des éperlans de la population naine Ashuapmushuan. Nous avons par la suite estimé la probabilité attendue d'estomacs pour chacune des catégories en multipliant premièrement la probabilité d'occurrence d'éperlans de la population Péribonca à la puissance correspondant au nombre moyen d'éperlans ($n=3$) par estomac. Cette valeur était ensuite multipliée par le nombre d'estomacs analysés pour une année donnée afin d'estimer le nombre d'estomacs attendu contenant seulement des éperlans de la population naine Péribonca. Le nombre attendu d'estomacs à contenu hétérogène a ensuite été estimé par simple soustraction. Prenons l'année 1997 en exemple au cours de laquelle les éperlans nains de la Péribonca constituaient 98% des échantillons analysés. Les 61 estomacs analysés contenaient plus d'un éperlan, dont 57 à contenu homogène (Péribonca) et 4 à contenu hétérogène. Le nombre moyen d'éperlans par estomac était de trois. La probabilité de retrouver trois éperlans de la population Péribonca dans un même estomac était donc de $0.98 \times 0.98 \times 0.98 = 0.94$. Le nombre d'estomacs à contenu homogène attendu était donc de $0.94 \times 61 = 57$ et celui à contenu hétérogène était de $61 - 57 = 4$. Ces valeurs sont identiques à celles observées. Selon cette même logique, nous n'avons observé aucun écart dans les proportions de ces deux catégories pour chacune des années (valeur maximale de $\chi^2 = 0.16$, $P = 0.54$). Entre d'autres termes, nous ne pouvons rejeter pour aucune des années l'hypothèse nulle voulant que les éperlans des deux populations naines soient réparties aléatoirement entre les estomacs. Nous avons donc réalisé l'analyse de la répartition spatiale par secteur de pêche en utilisant les données de chaque éperlan prises individuellement plutôt qu'utiliser une valeur moyenne par estomac.

Les contributions absolues et relatives des différentes populations d'éperlans à l'alimentation des ouananiches selon les secteurs de pêche (secteurs nord, sud-est et sud-ouest) sont présentées au tableau 4 et illustrées à la figure 3. Étant donné la très faible représentation de populations autre que la population naine de la Péribonca en 1997, il n'est pas surprenant qu'aucune différence significative n'ait été détectée dans la répartition spatiale des populations au cours de cette année ($\chi^2 = 4.17$, $P = 0.14$). De même, aucune différence significative dans la répartition spatiale des éperlans des deux populations naines n'a été observée en 1999 ($\chi^2 = 0.66$, $P = 0.72$) et en 2001-2002 (données regroupées ; $\chi^2 = 4.96$, $P=0.098$).

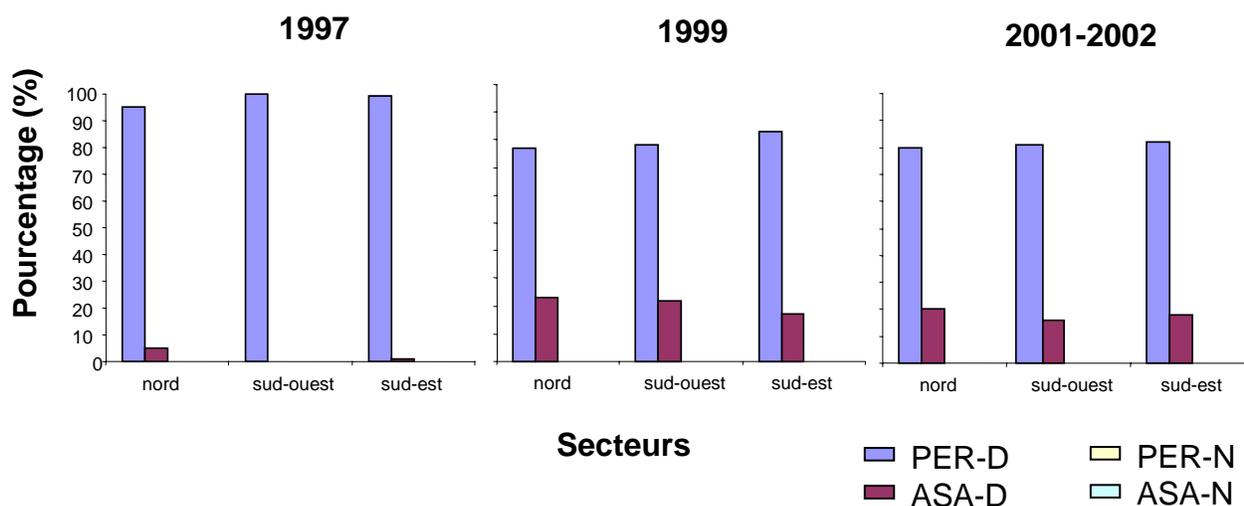


Figure 3. Contributions relatives (%) des différentes populations d'éperlans à l'alimentation des ouananiches selon les secteurs de pêche (secteurs nord, sud-est et sud-ouest) pour chacune des périodes.

Tableau 4. Contributions absolues (nb abs.) et relatives (%) des différentes populations d'éperlans à l'alimentation des ouananiches selon les secteurs de pêche (secteurs nord, sud-est et sud-ouest) pour chacune des périodes.

1997	nord		sud-ouest		sud-est	
	nb abs.	%	nb abs.	%	nb abs.	%
PER-D	55	95	54	100	80	99
ASA-D.	3	5	0	0	1	1
PER-N	0	0	0	0	0	0
ASA-N	0	0	0	0	0	0
Total	58	100	54	100	81	100

1999	Nord		sud-ouest		sud-est	
	nb abs.	%	nb abs.	%	nb abs.	%
PER-D	44	77	36	78	40	83
ASA-D	13	23	10	22	8	17
PER-N	0	0	0	0	0	0
ASA-N	0	0	0	0	0	0
Total	57	100	46	100	48	100

2001-2002	nord		sud-ouest		sud-est	
	nb abs.	%	nb abs.	%	nb abs.	%
PER-D	4	80	26	81	47	82
ASA-D	1	20	6	18	10	18
PER-N	0	0	0	0	0	0
ASA-N	0	0	0	0	0	0
Total	5	100	32	100	57	100

4. DISCUSSION ET RECOMMANDATIONS

L'objectif premier de cette étude était de déterminer l'importance relative des populations naines et normales d'éperlans arc-en-ciel des rivières Péribonca et Ashuapmushuan dans l'alimentation de la ouananiche à l'aide d'une analyse de reclassement basée sur la caractérisation de marqueurs moléculaires. Pour ce faire, et compte tenu du fait que les marqueurs microsatellites n'ont pu procurer le niveau de résolution requis, nous avons opté pour la mise au point, et une première application à l'étude génétique de l'éperlan, d'un protocole d'analyse basée sur l'utilisation de marqueurs AFLP. Cette méthode s'est avérée efficace puisqu'un niveau de reclassement moyen de 92% a été atteint, malgré la très faible différenciation génétique entre les populations d'éperlans. Les résultats obtenus ont mis en lumière quatre observations principales qui sont discutés dans les sections qui suivent.

Premièrement, le résultat le plus marquant de cette étude fut la nette prépondérance de la contribution des éperlans nains à l'alimentation de la ouananiche. En fait, aucun éperlan de populations normales a été identifié et ce, pour toutes les années. Quoique surprenante *a priori*, cette observation est corroborée par d'autres études réalisées sur l'éperlan du lac Saint-Jean et d'ailleurs. Ainsi, Tremblay (2001) a récemment rapporté que la distribution des fréquences des tailles standards des éperlans provenant des contenus stomacaux analysés dans la présente étude pour les années 1997 et 1999 était très différente et intermédiaire entre les modes de tailles d'éperlans d'âge 0+ et 1+ des jeunes éperlans capturés en lac. Ce résultat suggère donc que les ouananiches soient très sélectives quant à la taille de leurs proies, un résultat également rapporté par Kirn et LaBar (1996). Or la distribution des gammes de tailles observées dans les estomacs de ouananiches en 1997 et 1999 (environ 50 à 65mm) coïncident tout à fait avec le mode de fréquences de longueurs rétrocalculées à un an pour la forme naine et ce, particulièrement pour la rivière Péribonca (Pedneau 2001). De plus, Pientka et al. (2002) ont récemment mis en évidence qu'il existe une distribution différentielle des éperlans selon la taille, les plus petits éperlans préférant les zones à température plus élevée (et donc de moindre profondeur) comparativement aux éperlans de plus grande taille. Ces mêmes auteurs ont de plus rapporté que la distribution spatiale des plus petits éperlans chevauchait davantage celle de la ouananiche. Si ces observations sont valides pour le lac Saint-Jean, cela suggère qu'il existe une probabilité plus grande de

chevauchement d'habitat entre la ouananiche et les éperlans de forme naine (plus petits en moyenne) que les éperlans de forme normale. En somme, l'absence d'individus appartenant aux populations normales dans les contenus stomacaux pourrait s'expliquer par le fait que seuls des éperlans d'âge 1+ et plus ont été considérés dans cette étude. Ainsi, il est plausible qu'à cet âge, les éperlans normaux aient atteint une taille leur permettant de réduire substantiellement le risque de prédation par les ouananiches relativement à celui encouru par les éperlans nains. Ce risque moindre de prédation chez les éperlans normaux serait de plus amoindri par la probabilité plus faible de rencontre avec la ouananiche à cause de différences de chevauchement de niche (spatiale et thermique). Assumant que cette hypothèse d'évitement de la prédation par les éperlans normaux à l'âge 1+ et plus soit plausible, il faut donc demeurer prudent quant à la conclusion que ceux-ci ne soient pas importants pour l'alimentation de la ouananiche. En effet, les éperlans d'âge 0+ constituent une proportion non négligeable de l'alimentation de l'espèce et dans ce cas, il n'est pas exclu qu'une proportion importante de ces derniers puisse être constituée d'éperlans de la forme normale qui serait alors plus vulnérable à la prédation.

Le deuxième résultat en importance de cette étude est que la population naine de la rivière Péribonca prédominait largement en terme de proportion de contribution à l'alimentation de la ouananiche et ce, pour toutes les périodes à l'étude entre 1997 et 2002. Cette observation indique donc qu'indépendamment des fluctuations démographiques de l'espèce et en assumant que les résultats obtenus à partir d'éperlans d'âge 1+ et plus soit le reflet fidèle de l'importance des différentes populations, l'alimentation de la ouananiche dans le lac Saint-Jean repose essentiellement sur l'abondance de la population naine de la rivière Péribonca. Ces observations vont dans le sens des informations indirectes obtenues à partir d'un modèle de régression multiple permettant de prédire l'importance de divers facteurs biotiques et abiotiques sur les fluctuations démographiques de la ouananiche dans le lac Saint-Jean (M. Legault et P. Sirois, données non publiées). D'après ce modèle, il semble que les fluctuations du débit printanier (première semaine de juin) moyen de la rivière Péribonca soit un des principaux facteurs explicatifs (7% de la variance expliquée) des fluctuations d'abondance des jeunes éperlans de l'année alors qu'un tel effet n'a pu être détecté pour la rivière Ashuapmushuan. S'il existe un lien entre les fluctuations du débit printanier et le succès de reproduction et d'incubation des œufs chez l'éperlan, ces observations indiquent *a priori* que les fluctuations d'abondance des éperlans de la rivière Péribonca soient plus déterminantes que celles des éperlans de la rivière

Ashuapmushuan. Les résultats obtenus par l'analyse génétique de reclassement semblent donc corroborer les informations de nature écologique obtenues d'une façon tout à fait indépendante.

Troisièmement, l'analyse génétique de reclassement nous a permis de détecter un changement significatif entre 1997 et 1999 dans les proportions de contribution des populations naines de la rivière Péribonca et de la rivière Ashuapmushuan à l'alimentation de la ouananiche. Notamment, ces observations ont mis en évidence une diminution de la contribution de la population Péribonca relativement à celle de l'Ashuapmushuan. Évidemment, ces résultats relatifs ne peuvent permettre à eux seuls de trancher entre diverses explications possibles de ce changement, à savoir :

- i) une augmentation absolue de la production de la rivière Ashuapmushuan,
- ii) une diminution absolue de la production de la rivière Péribonca,
- iii) une combinaison de ces deux facteurs.

Enfin, une quatrième observation émergeant de cette étude est qu'aucune tendance significative n'a été décelée quant à la répartition différentielle des différentes populations d'éperlans selon les secteurs de pêche. Au mieux, une légère tendance à une représentation accrue de la population naine de la rivière Ashuapmushuan a été détectée dans le secteur nord du lac. Ces résultats suggèrent donc qu'à l'âge 1+ et plus, les éperlans des différentes populations soient plus ou moins également réparties sur l'ensemble du lac. Si tel est le cas, couplé au fait que la population naine Péribonca prédomine dans l'ensemble des secteurs et que les proportions d'éperlans de différentes populations observées dans les contenus stomacaux ne différaient pas de celles attendues par le hasard, ces résultats rendent moins plausible l'hypothèse voulant qu'il y ait une association de type prédateur-proie entre populations de ouananiches et populations d'éperlans. Encore ici, cependant, une confirmation plus ferme requerrait l'analyse d'éperlans d'âge 0+. De plus, aucun échantillon provenant du secteur centre du lac n'était disponible pour la présente étude. Or, c'est précisément ce secteur qui diffère le plus quant au taux de fréquentation par les différents stocks de ouananiches. En effet, les travaux de Potvin *et al.* (2003) ont nettement démontré que le secteur centre est surtout utilisé par les populations de la Rivière aux Saumons et de la rivière Métabetchouane alors que les secteurs côtiers sont principalement utilisés par les populations de la rivière Ashuapmushuan et Mistassini.

En conclusion, la méthode AFLP s'est avérée un outil performant qui a permis d'estimer d'une manière assez précise l'importance relative des différentes populations d'éperlans à l'alimentation de la ouananiche du lac Saint-Jean. En fait, il aurait été très difficile, voir impossible d'obtenir ce type d'information de toute autre manière que ce soit. À la lumière des résultats obtenus, nous pouvons faire quelques recommandations qui nous semblent importantes à considérer pour une saine gestion de la ressource.

- 1- Les actions futures qui seront posées dans le but d'augmenter la production d'éperlans arc-en-ciel et de favoriser ainsi un niveau d'abondance suffisant de ouananiches devrait d'abord et avant tout porter sur la population naine de la rivière Péribonca et ce, autant du point de vue de la reproduction artificielle que de l'amélioration des conditions de reproduction naturelle.
- 2- La priorité d'intervention devrait porter sur cette population plutôt que sur l'utilisation de populations non indigènes au lac Saint-Jean. Si l'utilisation de telles populations demeurent préconisées, le succès de ces mesures d'intervention devrait à tout le moins être évalué et suivi.
- 3- Il serait important d'estimer les proportions de contribution des éperlans à l'alimentation de la ouananiche basées sur des éperlans d'âge 0+ afin de vérifier si les conclusions tirées à partir de poissons d'âge 1+ et plus peuvent être généralisées.
- 4- Enfin, étant donnée la répartition préférentielle des stocks de ouananiche de la Rivière aux Saumons et de la rivière Métabetchouane dans le centre du lac, il serait également important de prolonger la présente analyse à ce secteur.

5. REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tous les pêcheurs qui ont pris la peine de prélever les estomacs de leurs prises au cours des dernières années, sans qui cette étude aurait été impossible, ainsi que Gilles Mercier pour l'échantillonnage des éperlans. Nous souhaitons aussi remercier les organismes qui ont supporté financièrement l'étude génétique de la ouananiche et de l'éperlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean au fil des ans: la Société Faune et Parcs du Québec (FAPAQ), le CLAP (et ses partenaires financiers), de même que la Chaire de recherche du Canada en Conservation Génétique des Ressources Aquatiques.

6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNATCHEZ, L., CHOUINARD, A., & LU, G.. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus*, as a case study. *Biological Journal of the Linnean Society* 68, 173-194.
- BERNATCHEZ, L. & DUCHESNE, P. 2000. Individual-based genotype analysis in studies of parentage and population assignment : how many loci, how many alleles ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57 (1), 1-12.
- CAMPBELL, D, DUCHESNE P., & BERNATCHEZ L. 2003. AFLP utility for population allocation studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites. *Molecular Ecology*, 12, 1979-1992.
- DUCHESNE, P., & BERNATCHEZ, L. 2002. AFLPOP : A computer program for simulated and real population allocation based on AFLP data. *Molecular Ecology Notes*, 3, 380-383.
- HAVEY, K.A. 1973. Effects of smelt introduction on growth of landlocked salmon at Schoodic lake, Maine. *Transactions of the American Fisheries Society*, 102, 392-397.
- KIRN, R.A., & LABAR, G.W. 1996. Growth and survival of rainbow smelt and their role as prey for stocked salmonids in Lake Champlain. . *Transactions of the American Fisheries Society*. 125, 87-96.
- McELROY, D.P., MORAN, P., BERMINGHAM, E, & KORNFELD, I. 1992. REAP: an integrated environment for the manipulation and phylogenetic analysis of restriction data. *Journal of Heredity*, 83, 157-158.
- NIKOLSKII, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press, New-York.
- PEDNEAU, J. 2001. Utilisation des mesures morphométriques et scalimétriques pour distinguer le séperlans arc-en-cie (*Osmerus mordax*) de forme naine et normale au Lac Saint-Jean. 14p.
- PIENTKA, B., & PARRISH, D.L. 2002. Habitat selection of predator and prey: Atlantic salmon and rainbow smelt overlap, based on temperature and dissolved oxygen. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 1180-1193.
- POTVIN, C., & BERNATCHEZ, L. 2001. Lacustrine spatial distribution of landlocked Atlantic salmon populations assessed across generations by multi-locus individual assignment and mixed-stock analyses. *Molecular Ecology*, 10, 2375-2388.

- ROFF, D.A., & BENTZEN, P. 1989. The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: X^2 and the problem of small samples. *Molecular Biology and Evolution*, 6, 539-545.
- SAMBROOK, J., FRITSCH, E.F., & MANIATIS, T. 1989. *Molecular Cloning: a Laboratory Manual*. 2nd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- SAINT-LAURENT R., LEGAULT, M., BERNATCHEZ, L. 2003. Divergent selection maintains adaptive differentiation despite high gene flow between sympatric rainbow smelt ecotypes (*Osmerus mordax* Mitchill). *Molecular Ecology*, 12, 315-330
- TAYLOR, E.B., & BENTZEN, P. 1993. Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in Northeastern North America *Evolution*, 47, 813-832.
- TESSIER, N. & BERNATCHEZ, L. 1999. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Molecular Ecology*, 8, 169-179.
- TREMBLAY, G. 2001. Mortalité sélective des juvéniles d'éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) due à la prédation par la ouananiche (*Salmo salr*) au lac Saint-Jean. 14 p.
- VOS, P., HOGERS, R., BLEEKER, M., REIJANS, M., VAN DE LEE, T., HORNES, T., FRIJTERS, A., POT, J., PELEMAN, J., KUIPER, M., & ZABEAU, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23, 4407-4414.
- WARNER, K., & HAVEY, K. A. 1985. Life history, ecology and management of Maine landlocked atlantic salmon (*Salmo salar*). Maine Department of Inland Fisheries and Wildlife, Augusta Maine. 127p.

ANNEXE 1. Description des échantillons utilisés dans la présente étude.

ANNEXE 2.

Illustration schématisée de la méthode d'analyse par AFLP.

