UNIVERSITÉ LAVAL

Étude génétique de l'invasion de la berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) au Québec

Mémoire

Jeanne Piette

Maîtrise en biologie
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

© Jeanne Piette, 2017

Étude génétique de l'invasion de la berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) au Québec

Mémoire

Jeanne Piette

Sous la direction de :

Julie Turgeon, directrice de recherche
François Belzile, codirecteur de recherche

Résumé

La berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) est une plante envahissante à l'origine disséminée à travers le monde pour son intérêt ornemental. Elle nuit aux milieux dans lesquels elle s'établit, par exemple en y réduisant la diversité spécifique et en causant l'érosion des berges. Sa sève toxique pose également un important problème de santé publique. Si la dynamique de ses populations a été étudiée en Europe, on ne connaît rien sur la génétique des populations québécoises. Cette étude visait à élucider les patrons spatiaux dans l'invasion de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes. Elle cherchait entre autres à discerner le rôle de la dissémination anthropique versus naturelle dans la répartition actuelle de la plante. Pour ce faire, des analyses génétiques (1065 marqueurs de type « polymorphisme nucléotidique simple ») ont été effectuées sur un total de 940 individus provenant de 63 sites. Les résultats ont démontré la présence de trois lignées génétiques fortement différenciées parmi les populations québécoises. De multiples évènements de dissémination anthropique volontaire et involontaire ont été identifiés. Ces résultats pourront servir à améliorer les mesures de contrôle de la berce actuellement en place en plus de contribuer à la compréhension théorique de la dynamique des invasions biologiques.

Abstract

Giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) is an invasive plant historically propagated around the world for its horticultural interest. It negatively impacts environments it colonizes, notably by reducing specific diversity and by increasing erosion in river banks. Furthermore, its toxic sap causes an important public health hazard. The species' population dynamics have been studied in Europe, but nothing is known about the genetics of Quebec populations. This study aimed to elucidate spatial patterns in the giant hogweed invasion in Quebec and in surrounding regions. Amongst other things, it focused on discerning the roles of anthropic versus natural dissemination in the current distribution of the plant. Genetic analyses (1065 single nucleotide polymorphism markers) were performed on a total of 940 individuals from 63 sites. The results demonstrated the presence of three strongly genetically differenciated lineages in Quebec populations. Multiple events of voluntary and involuntary anthropogenic dissemination were identified. The results of this study could be used to improve control policies for this species as well as to improve our understanding of the dynamics of biological invasions.

Table des matières

Résumé **iii**

Abstract **iv**

Table des matières **v**

Liste des tableaux **vii**

Liste des figures **ix**

Remerciements **xii**

Chapitre 1 - Introduction **1**

Invasions biologiques *1*

Importance pour les sciences fondamentales 2

Influence anthropique sur les stades d'une invasion biologique 4

Reconstruction de trajectoires d'invasion *6*

Méthodes directes 6

Méthodes indirectes 7

Berce du Caucase *11*

Biologie 11

Patrons et historique des invasions de berce au Québec et dans le monde 13

Études réalisées sur la génétique des populations de berce 16

Objectifs, hypothèses et prédictions *18*

Chapitre 2 - Matériel et méthodes **20**

Échantillonnage *20*

Préservation des échantillons et isolement de l'ADN *27*

Bioinformatique et génotypage *27*

Analyse des données *28*

Similarité génétique 28

Différenciation génétique 29

Diversité génétique 30

Chapitre 3 - Résultats **32**

Similarité génétique *32*

Différenciation génétique *42*

Diversité génétique *47*

Chapitre 4 - Discussion **51**

Structure génétique des sites de berce au Québec *51*

Patrons de dissémination entre le Québec et les régions avoisinantes *52*

Évidence d'évènements fondateurs dans les populations introduites au Québec 53
Évidence de dissémination naturelle et de dissémination anthropique involontaire sur de courtes distances 54
Évidence d'évènements de dissémination anthropique volontaire sur de longues distances 56
L'hybridation entre les lignées issues d'introduction multiples peut contribuer au maintien de la diversité génétique dans l'aire introduite 57

Chapitre 5 - Conclusion **59**

Bibliographie **61**

Annexe 1 **74**

Annexe 2 **75**

Annexe 3 **83**

Annexe 4 **86**

Annexe 5 **87**

Liste des tableaux

Tableau 1 Information sur les sites de berce échantillonnés dans la province de Québec et dans les régions avoisinantes aux étés 2014 et 2015 qui sont encore présents après la filtration : région, municipalité, latitude et longitude, mode d'établissement de la plante (a-t-elle été plantée volontairement ou est-elle arrivée par accident?), nombre d'individus présents à chaque site (N_{site}) et nombre d'individus génotypés restants après la filtration ($N_{éch.}$). Les sites sont présentés d'ouest en est au sein de la province de Québec, puis pour les régions avoisinantes. Les calculs de H_e et de F_{IS} ne sont pas disponibles pour les sites avec N = 1. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). Les valeurs de F_{IS} significatives sont affichées en gras ($\rho \leq 0,05$ après correction FDR). **25**

Tableau 2 Estimés de F'_{ST} par paires entre les groupes génétiques de berce au Québec et dans les régions avoisinantes. Les valeurs de ρ sont indiquées au-dessus de la diagonale (ajustement suivant la méthode Bonferroni).

*** = ρ ≤ 0,001; significatif après correction de Bonferroni pour α = 0,05. **44**

Tableau 3 Estimés de F'_{ST} par paires entre les sous-groupes génétiques de berce au Québec et dans les régions avoisinantes. Les valeurs de ρ sont indiquées au-dessus de la diagonale (ajustement suivant la méthode Bonferroni).

*** = *ρ ≤ 0,001; significatif après correction de Bonferroni pour α = 0,05.* **46**

Tableau 4 Diversité génétique moyenne pour chaque groupe et sous-groupe génétique de berce au Québec et dans les régions avoisinantes. **50**

Tableau A1.1 Codes utilisés pour désigner les régions administratives. **74**

Tableau A3.1 Appartenance génétique des sites du groupe Sud-Ouest. **83**

Tableau A3.2 Appartenance génétique des sites du groupe Centre. **84**

Tableau A3.3 Appartenance génétique des sites du groupe Est. **85**

Tableau A5.1 Estimés de F'ST par paires entre les sites de berce échantillonnés au Québec et dans les régions avoisinantes. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). Toutes les valeurs sont significatives (p < 0,001 après correction FDR). **87**

Liste des figures

Figure 1 Carte des sites de berce répertoriés au Québec en 2015 (Claude Lavoie, communication personnelle). Les sites sélectionnés utilisés pour les analyses sont représentés par un point vert et les sites non sélectionnés, par un point rouge**.** **22**

Figure 2 Carte des sites québécois de berce sélectionnés pour les analyses. **23**

Figure 3 Carte globale des sites de berce sélectionnés pour les analyses. Seuls les sites situés à l'extérieur du Québec sont identifiés. **24**

Figure 4 Regroupement des génotypes de chaque site de berce produit par STRUCTURE pour K = 3 à l'échelle globale. Les sites sont présentés en suivant leur répartition d'ouest en est. La couleur des lignes représente le(s) groupe(s) génétique(s) au(x)quel(s) appartient chaque individu (bleu : groupe Sud-Ouest, vert : groupe Centre, rouge : groupe Est). **33**

Figure 5 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 3 à l'échelle globale, telle que déterminée dans STRUCTURE. **34**

Figure 6 Regroupement des génotypes de chaque site de berce produit par STRUCTURE pour (a) K = 2 dans le groupe Sud-Ouest, (b) K = 2 dans le groupe Centre, (c) K = 2 dans le groupe Est. Les sites sont présentés en suivant leur répartition d'ouest en est. La couleur des lignes représente le(s) sous-groupe(s) génétique(s) au(x)quel(s) appartient chaque individu au sein de chaque groupe génétique (bleu foncé : Sud-Ouest-1, bleu pâle : Sud-Ouest-2, vert foncé : vert pâle : Centre-1, vert pâle : Centre-2, rouge foncé : Est-1, rouge pâle : Est-2). Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). **37**

Figure 7 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Sud-Ouest, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site. **38**

Figure 8 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Centre, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site. **39**

Figure 9 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Est, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site. **40**

Figure 10 Analyse en composantes principales (PCA) basée sur la distance génétique moyenne entre les 63 sites où la berce a été échantillonnée au Québec et dans les régions avoisinantes. La couleur de chaque point indique le groupe génétique auquel ce site a été assigné par STRUCTURE. **41**

Figure 11 Analyse en composantes principales (PCA) basée sur la distance génétique moyenne entre les 34 sites où la berce a été échantillonnée dans le groupe génétique Centre. La couleur de chaque point indique le sous-groupe génétique auquel ce site a été assigné par STRUCTURE. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). **42**

Figure 12 Dendrogramme des F'_{ST} et carte thermique basée sur les valeurs de F'_{ST} entre les 51 sites de berce échantillonnés. Le code de couleur de la carte thermique illustre la matrice de F'_{ST}, les pixels rouges représentant les valeurs de F'_{ST} les plus faibles, les pixels jaunes et orange, les valeurs de F'_{ST} de intermédiaires et les pixels les plus pâles, les valeurs de F'_{ST} les plus élevées de la distribution. **45**

Figure 13 Relation entre la distance génétique (F'_{ST}) et la distance géographique séparant les sites à l'échelle globale. **46**

Figure 14 Relation entre la distance génétique (F'_{ST}) et la distance géographique séparant les sites à l'échelle globale. **47**

Figure 15 Relation entre la distance génétique (F'_{ST}) et la distance géographique séparant les sites à l'échelle globale. **47**

Figure 16 Relation entre la distance génétique (F'_{ST}) et la distance géographique séparant les sites à l'échelle globale. **48**

Figure 17 Diagramme de Venn du nombre de loci polymorphes au sein de chaque groupe génétique. Le nombre d'échantillons dans chaque groupe est indiqué entre parenthèses. **49**

Figure A2.1 ΔK moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour l'ensemble des individus. **75**

Figure A2.2 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour l'ensemble des individus. **76**

Figure A2.3 ΔK moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Sud-Ouest. **77**

Figure A2.4 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Sud-Ouest. À noter : l'anomalie à k = 7 découle vraisemblablement d'une itération qui n'a pas convergé. **78**

Figure A2.5 ΔK moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Centre. À noter : l'anomalie à k = 7 découle vraisemblablement d'une itération qui n'a pas convergé. **79**

Figure A2.6 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Centre. **80**

Figure A2.7 ΔK moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Est. **81**

Figure A2.8 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Est. **82**

Figure A4.1 Eigenvalues associées à la PCA basée sur la distance génétique moyenne entre les 63 sites où *H. mantegazzianum* a été échantillonné au Québec et dans les régions avoisinantes. **86**

Figure A4.2 Eigenvalues associées à la PCA basée sur la distance génétique moyenne entre les 34 sites où *H. mantegazzianum* a été échantillonné dans le groupe génétique Centre. **86**

Tableau A5.1 Estimés de F'_{ST} par paires entre les sites de berce échantillonnés au Québec et dans les régions avoisinantes. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). Toutes les valeurs sont significatives ($p < 0,001$ après correction FDR). **87**

Remerciements

Je remercie Julie Turgeon, directrice de recherche, et François Belzile, codirecteur, pour leur regard critique, leur pensée rigoureuse et leurs conseils judicieux tout au long de ce projet.

Je voudrais aussi remercier les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce projet. Un merci tout particulier à Martine Jean, professionnelle de recherche dans le laboratoire de François Belzile, pour son précieux support dans le processus de génotypage. Sa patience et son oeil affuté m'ont été d'une aide inestimable. Merci à Claude Lavoie, responsable de QuéBERCE, ainsi qu'à toute l'équipe qui a participé au recensement de la berce, particulièrement Noémie Blanchette-Forget. Merci à Marianne Gagnon et à Davoud Torkamaneh pour leur contribution à l'extraction d'ADN et aux premières analyses bioinformatiques. Merci à Pierre Duchesne pour son apport aux analyses de diversité.

Enfin, merci à toutes les personnes qui ont pris le temps de récolter des tissus de berce : David Mazerolle (Nouveau-Brunswick), Pierre-Emmanuel Chaillon (Bas-Saint-Laurent), François Tardif (Ontario), Andrew Moskalee (Ontario), Brendan Quirion (Ontario), Jeff Fridman (état de New York), Molly Marquand (état de New York), Naja Kraus (état de New York) et Gabriel Piette-Lauzière (Québec).

Chapitre 1 - Introduction

Invasions biologiques

Le terme « espèce envahissante » peut décrire une espèce que l'humain a introduite dans une aire géographique dont elle était auparavant absente et qui a peuplée celle-ci avec succès (Estoup et Guillemaud 2010, Guillemaud et al. 2011). Plusieurs plantes envahissantes, comme le roseau commun (*Phragmites australis*) et la renouée japonaise (*Fallopia japonica*), forment des peuplements denses que les espèces indigènes ne parviennent pas à pénétrer (Lavoie et al. 2003, Aguilera et al. 2010). Certaines, dont la renouée japonaise, produisent également des substances allélopathiques qui contribuent à l'élimination de toute espèce tentant de leur faire compétition (Murrell et al. 2011, Blossey 2015). Les espèces envahissantes peuvent ainsi modifier la structure et la fonction des milieux qu'elles envahissent et mener à une perte de diversité génétique, spécifique et écosystémique (Qian et Ricklefs 2006). Leur contrôle demande d'énormes investissements de temps et d'argent (par exemple, plus de 100 millions de dollars chaque année aux États-Unis; voir Dullinger et al. 2013, Simberloff et Vitule 2014). Il est important d'étudier et de surveiller les populations d'espèces envahissantes afin de les éradiquer le plus tôt possible et de limiter les dommages qu'elles engendrent.

L'un des objectifs les plus importants de la biologie des invasions est de prédire les déterminants de la capacité d'invasion d'une espèce. Il a été démontré que certains traits fonctionnels, comme les taux de croissance et de reproduction, favorisent la croissance exponentielle d'une espèce (Kolar et Lodge 2001, Grotkopp et al. 2002, van Kleunen et Richardson 2007). Une méta-analyse a révélé que les espèces végétales envahissantes présentaient des valeurs significativement plus élevées que les espèces non-envahissantes pour les six catégories de traits fonctionnels testés : la physiologie (taux de photosynthèse et de transpiration, etc.), l'allocation d'énergie aux feuilles, l'allocation d'énergie aux tiges et aux racines, le taux de croissance, la taille et le succès reproducteur (Van Kleunen et al. 2010). Ces valeurs ne différaient cependant pas entre les espèces envahissantes et les espèces indigènes qui sont elles-mêmes envahissantes ailleurs. Ces résultats prêtent à croire que les espèces qui deviendront envahissantes présentent des caractéristiques qui permettent de les identifier et de prédire les invasions biologiques à venir.

Importance pour les sciences fondamentales

Il est important d'étudier les espèces envahissantes afin de mieux les comprendre et les contrôler. Cela dit, elles représentent également un sujet d'étude précieux en sciences fondamentales. Elles sont particulièrement utiles en écologie, en évolution et en biogéographie (voir Sax et al. 2005).

Déjà dans les années 1950, les espèces non-indigènes étaient considérées comme un sujet d'étude d'intérêt en écologie. Elton (1958, via Sax et al. 2005) était intrigué par la variabilité entre leurs populations, leur abondance potentielle, la vitesse à laquelle elles pouvaient se répandre dans les communautés dans lesquelles elles s'établissaient et l'étendue des dommages qu'elles pouvaient engendrer. De nos jours, les écologistes s'intéressent aux espèces non-indigènes (envahissantes ou pas) parce qu'elles leur permettent d'examiner en temps réel des changements écologiques dont ils ne peuvent souvent qu'étudier les traces. Ces traces sont fortement influencées par une multitude de phénomènes du passé, tandis que les interactions entre espèces indigènes et non-indigènes sont en bonne partie le résultat de processus contemporains (voir D'Antonio et Hobbie 2005; Connell 1980). En effet, l'arrivée d'une espèce exotique dans un nouveau milieu engendre la création d'une multitude de nouvelles relations écologiques, particulièrement lorsqu'elle est introduite à répétition et devient rapidement abondante (e.g. Vitousek et al. 2017). L'étude des espèces non-indigènes offre donc un aperçu des processus écologiques fondamentaux qui influencent l'assemblage, la structure, la composition et la diversité des communautés. Par exemple, des chercheurs ont utilisé des espèces envahissantes pour remettre en question l'idée souvent tenue pour acquise selon laquelle en nature, les niches écologiques tendent à être saturées (Sax et al. 2002, Sax et Gaines 2003). Ils ont en effet démontré que plusieurs régions étaient capables d'absorber beaucoup plus d'espèces envahissantes qu'elles n'en perdaient par extinction, résultant en une augmentation nette du nombre d'espèce dans un milieu donné. Elles ont ainsi mené à une augmentation du nombre d'espèces de plantes vasculaires de l'ordre de 20% dans plusieurs états américains (Sax et Gaines 2003). On note aussi plusieurs exemples plus dramatiques, comme une augmentation de 800% dans la richesse spécifique des poissons d'eau douce d'Hawaï. Ces découvertes ont donc remis en question une hypothèse que l'on acceptait depuis longtemps sans pouvoir la tester de façon exhaustive. De plus en plus de recherche théorique et appliquée en écologie se base ainsi sur l'étude d'espèces non-indigènes (voir Simberloff 2004). Cela dit, certains affirment que l'étude des systèmes « naturels », dans lesquels les processus coévolutifs se sont étalés sur une longue période de temps, offre une

base plus réaliste pour comprendre des problèmes complexes en écologie évolutive (e.g. Clegg et al. 2002). Que ce soit avéré ou pas, il est évident que les espèces non-indigènes sont de plus en plus présentes dans les communautés à l'échelle de la planète et forment une composante majeure du changement environnemental global engendré par l'humain. Il est donc capital d'y consacrer des efforts de recherche en écologie (Sax et al. 2005).

Les espèces non-indigènes, particulièrement les espèces envahissantes, sont également d'intérêt dans l'étude de l'évolution (voir Sax et al. 2005). En effet, les exemples les plus dramatiques de changements évolutifs sont souvent observés lorsqu'une lignée fait face à de nouvelles conditions biotiques et/ou abiotiques. Or, notre capacité à étudier et à comprendre les conséquences évolutives de l'introduction d'une espèce dans un nouveau milieu est souvent limitée par la nécessité d'utiliser des preuves indirectes pour reconstruire la séquence d'évènements menant de l'introduction initiale d'une espèce à la répartition spatiale actuelle des génotypes et des phénotypes. Les chercheurs se tournent donc souvent vers des expériences en laboratoire dans lesquelles les conditions biotiques et abiotiques sont drastiquement simplifiées, ce qui peut engendrer des doutes quant à l'applicabilité générale des résultats à des conditions naturelles. L'application de techniques d'écologie moléculaire aux invasions biologiques permet de contourner cette contrainte et de mesurer l'impact des forces évolutives dans des populations naturelles à l'ère contemporaine. En effet, elles agissent comme un grand nombre d'expériences répliquées à travers les taxons (de multiples espèces sont souvent introduites dans un même milieu) et l'espace (une même espèce est souvent introduite dans de multiples milieux). En combinant les dates et les lieux d'introduction d'une espèce envahissante (qui sont souvent connus) à des données génétiques, on parvient à reconstruire des phylogénies précises et à étudier la chronologie d'évènements de colonisation de façon beaucoup plus détaillée qu'il est généralement possible pour les espèces indigènes. L'étude génétique des espèces envahissantes permet ainsi d'en apprendre plus sur différents phénomènes évolutifs qui accompagnent souvent les invasions biologiques, comme l'hybridation, l'introgression et les goulots d'étranglement. Par exemple, des chercheurs ont étudié l'évolution de *Drosophila subobscura* après qu'une quinzaine d'individus aient été introduits dans le sud du Chili dans les années 1970 (Balanya et al. 1994, Pascual et al. 2001, Gilchrist et al. 2004). Malgré la petite taille de sa population fondatrice, l'espèce a envahi une immense aire géographique, formé des clines géographiques dans ses génotypes d'ailes et divergé morphologiquement des populations ancestrales. Bien que de

nombreuses études en milieu contrôlé se soient penchées sur l'importance des goulots d'étranglement dans la réponse adaptative d'une espèce dans un nouvel environnement, peu avaient auparavant ainsi réussi à l'étudier à une telle échelle en milieu naturel. L'étude d'espèces non-indigènes permet également de tester des hypothèses d'évolution adaptative pour des traits que l'on présume d'importance écologique. Par exemple, l'insecte *Leptocoris tagalicus* a développé en 30-40 ans des pièces buccales adaptées aux vignes qu'il consommait dans son aire d'invasion (Carroll et al. 2005). Les espèces envahissantes constituent ainsi un outil précieux pour l'étude des phénomènes évolutifs.

La biogéographie est un domaine d'étude où l'aire d'échantillonnage revêt une importance particulièrement grande, puisqu'il cherche à documenter et à comprendre les patrons spatiaux dans la biodiversité. Cet élément contraint souvent l'envergure des travaux de recherche effectuées et la généralisation des résultats obtenus, puisqu'il est souvent difficile d'obtenir des données à l'échelle géographique appropriée. Or, on observe une similarité entre la colonisation d'une espèce telle que conçue traditionnellement et l'établissement ou l'expansion géographique de l'aire de répartition d'une espèce envahissante (voir Sax et al. 2005). Comme mentionné pour l'étude de l'écologie et de l'évolution, les espèces envahissantes agissent donc comme modèles pour les recherches en biogéographie.

Les espèces envahissantes constituent un outil de recherche puissant pour l'étude de différentes problématiques écologiques, évolutives et biogéographiques. En plus des caractéristiques mentionnées précédemment, la facilité de dissémination des espèces envahissantes et leur temps de génération souvent court contribuent à en faire des organismes modèles de choix. Plusieurs produisent beaucoup de progéniture et peuvent se reproduire par autofécondation ou de façon asexuée, ce qui facilite leur culture (Bock et al. 2015). Ces propriétés renforcent la pertinence de l'utilisation d'espèces envahissantes en sciences fondamentales comme appliquées.

Influence anthropique sur les stades d'une invasion biologique

Le processus d'invasion peut être divisé en une série de stades consécutifs : (1) le transport d'une espèce hors de son aire de répartition indigène; (2) l'introduction de l'espèce dans un nouvel environnement; (3) l'établissement des individus introduits dans leur nouveau milieu et (4)

l'expansion de l'aire de répartition introduite de l'espèce, une fois qu'elle est entrée en phase de croissance exponentielle (Blackburn et al. 2015). On observe souvent une phase de latence pouvant durer plusieurs décennies entre l'introduction d'une espèce envahissante dans un nouveau milieu et son entrée en phase de croissance exponentielle. Il s'agit d'un moment clé pour les intervenants en éradication. Il est en effet idéal d'identifier et de cerner les aires envahies tandis que l'aire de répartition de l'espèce est limitée et croît relativement lentement.

L'humain peut influencer le déroulement de différents stades du processus d'invasion. Il est d'abord responsable du transport de l'espèce et de son introduction dans un milieu qu'elle envahira éventuellement. Il peut également faciliter son établissement, puisque de nombreuses espèces envahissantes privilégient les habitats transformés par l'homme (voir Davis et al. 2000, Society 2017). On observe ainsi une présence particulièrement forte de plantes envahissantes dans les terres en friches, les fossés routiers et agricoles et les jardins. Enfin, l'activité anthropique peut contribuer à accélérer la phase d'expansion de façon accidentelle ou délibérée (voir Zimmermann et al. 2014). Bateaux et automobiles peuvent servir de véhicule involontaire à des propagules et leur permettre d'accéder à de nouvelles régions beaucoup plus rapidement qu'ils n'y seraient parvenus par eux-mêmes. Par exemple, la moule zébrée, qui nuit à la diversité des milieux qu'elle envahit et endommage les infrastructures humaines, s'accroche à la coque de bateaux (De Ventura et al. 2016). Elle est ainsi disséminée à répétition dans les plans d'eau visités par pêcheurs et plaisanciers. Il arrive aussi que l'humain facilite le processus d'invasion en disséminant volontairement des propagules d'espèces envahissantes, par exemple en partageant volontairement des graines de plantes exotiques d'intérêt ornemental. Ce phénomène s'est produit à de multiples reprises lors de la colonisation de nouvelles contrées par l'humain et continue d'avoir lieu de nos jours. Par exemple, le poirier de Chine est maintenant envahissant aux États-Unis depuis seulement quelques décennies à la suite de l'hybridation de différents cultivars introduits par des horticulteurs (Culley et Hardiman 2007). Les activités anthropiques influencent ainsi l'échelle temporelle dans laquelle s'inscrivent les stades d'une invasion biologique.

Pour contrôler la dissémination d'une espèce envahissante, il importe de comprendre les paramètres démographiques et géographiques entourant son établissement hors de son aire indigène. La reconstruction de trajectoires d'invasion permet de limiter les dommages qu'elles engendrent et les coûts de contrôle résultants.

Reconstruction de trajectoires d'invasion

La reconstruction de trajectoires d'invasion est particulièrement utile dans les cas où une espèce a été introduite à plusieurs reprises et est maintenant présente à grande échelle dans l'aire d'invasion. En connaissant l'origine géographique d'une espèce envahissante et le vecteur responsable de son introduction récurrente, on peut surveiller spécifiquement les zones à risque afin de limiter l'entrée de nouvelles souches (Estoup et Guillemaud 2010). Cette stratégie est souvent plus rentable à long terme que l'éradication des populations introduites (Mack et al. 2000). La reconstruction de routes d'invasion sert aussi à étudier la dynamique d'une espèce à l'intérieure de la zone envahie. Elle permet entre autres d'y distinguer les populations sources des populations puits, créées plus récemment. On peut ainsi distribuer l'effort de contrôle de façon appropriée. La reconstruction de trajectoires d'invasion peut également aider à choisir le type de contrôle utilisé. Par exemple, dans un cas classique de contrôle biologique contre une espèce envahissante, où un prédateur ou un parasite (agent auxiliaire) est délibérément introduit dans l'aire envahie, il peut être préférable de choisir des souches de l'agent auxiliaire ayant la même provenance géographique que l'espèce envahissante. En effet, l'adaptation locale peut rendre les agents auxiliaires plus efficaces contre les populations avec lesquelles ils ont coévolué dans leur milieu natif (Roderick et Navajas 2003, Kang et al. 2007). L'inférence de routes d'invasion aide ainsi à contrôler et à limiter la dissémination des espèces envahissantes.

Deux types de méthodes peuvent être utilisés pour retracer la route d'invasion d'une espèce introduite : les méthodes directes, qui se fondent sur l'observation de populations au fil du temps, et les méthodes indirectes, qui se basent sur l'analyse de données de génétique des populations (Estoup et Guillemaud 2010).

Méthodes directes

Les méthodes directes se basent sur des relevés de présence et d'absence de taxons envahissants. Ces renseignements proviennent souvent de contrôles de routine réalisés dans les ports et dans les aéroports ainsi que de la surveillance effectuée par les agences environnementales ou agricoles (Work et al. 2005). Combinés à des données écologiques et bioclimatiques, ces relevés peuvent permettre de retracer la trajectoire suivie par une espèce envahissante. Par exemple, Tatem et al.

(2006) ont utilisé la base de données internationale de trafic maritime et aérien ainsi que de l'information climatique pour retracer l'expansion de l'aire de répartition du moustique *Aedes albopictus*. Dans le cas des plantes envahissantes, on peut également utiliser les herbiers ainsi que les catalogues horticoles (Pyšek 1991, Pyšek et Prach 1993, Lavoie et al. 2007). Il est toutefois difficile d'inférer des routes d'invasion avec précision à partir de méthodes directes. L'information qu'elles fournissent n'est parfois pas suffisante pour comprendre toutes les étapes du processus d'invasion d'une espèce (Estoup et Guillemaud 2010). De plus, les espèces exotiques n'attirent pas toujours l'attention des contrôleurs. Par exemple, les espèces cryptiques, sans importance économique ou peu connues dans les zones où elles ne sont pas indigènes peuvent facilement passer inaperçu. Les méthodes indirectes permettent de complémenter les renseignements obtenus grâce aux méthodes directes.

Méthodes indirectes

Les méthodes indirectes de reconstruction de routes d'invasion se basent sur les patrons spatiaux intra- et inter-populationnels de variation génétique (Estoup et Guillemaud 2010). Elles s'orientent autour de trois thèmes d'analyse : la différenciation, la similarité et la diversité génétique.

Une population consiste en un groupe d'individus qui occupent le même territoire et échangent plus de gènes entre eux qu'avec des individus à l'extérieur du groupe (voir Waples et Gaggiotti 2006). On observe moins de différenciation au sein d'une population qu'entre deux populations. Le flux génique entre des populations peut être restreint par l'isolement géographique, par une capacité de dissémination limitée ou par des mécanismes d'isolement reproducteur. À long terme, chaque population sera donc soumise à des forces évolutives (sélection naturelle, dérive, migration, mutations) différentes et développera une signature génétique qui lui est propre et qui nous informe sur sa dynamique. On observe alors une augmentation de la différenciation entre les populations. Dans des cas d'introductions multiples d'une espèce envahissante dans un même milieu, il est souvent possible d'identifier des lignées génétiques fortement différenciées. À plus petite échelle, le taux de différenciation permet également d'identifier le degré de connectivité entre différentes populations d'une même lignée. Il existe des indices quantifiant la différenciation génétique entre deux groupes, comme les différentes estimations de F_{ST}. Deux groupes présentant un F_{ST} élevé seront génétiquement différenciés, tandis qu'un F_{ST} bas indiquera une faible différenciation. Les

valeurs de F_{ST} peuvent être influencées par le nombre d'échantillons et le type de marqueur utilisé (Jakobsson et al. 2013). Par exemple, les *single nucleotide polymorphisms* (SNPs) tendent à produire des F_{ST} plus élevés que les marqueurs microsatellites.

La structure des populations d'une espèce donnée peut également être évaluée en regroupant les échantillons en fonction de leur similarité génétique. Lorsque deux populations se regroupent ensemble, on considère qu'il y a une forte probabilité qu'elles aient une origine commune ou soient à l'origine l'une de l'autre. Par exemple, si la diversité d'une population englobe celle de l'autre, cela indiquerait que la première est une source et la deuxième, un puits. La population puits possède alors un faible nombre de loci polymorphes exclusifs. L'une des analyses de similarité les plus utilisées en génétique des invasions est le logiciel STRUCTURE (Pritchard et al. 2000), qui identifie le nombre de lignées le plus probable ainsi que l'appartenance de chaque échantillon à ces lignées (Xhaard et al. 2012, Mallez et al. 2014, Signorile et al. 2016). L'analyse de regroupement K-means vise le même objectif, mais contrairement à STRUCTURE, elle ne présume pas l'équilibre d'Hardy-Weinberg et le déséquilibre de liaison au sein des groupes (Anderson et al. 2015, Sakata et al. 2015). Contrairement aux deux analyses précédentes, l'analyse en composantes principales (PCA) ne cherche pas à attribuer une appartenance à chaque individu. Elle ne fait que représenter le regroupement des échantillons de façon graphique de la façon la plus informative possible et offre ainsi un regard plus neutre sur la structure génétique des populations étudiées (Kelager et al. 2013, Eriksen et al. 2014, Gaubert et al. 2015, Hagenblad et al. 2015). Il en va de même pour la construction de dendrogrammes (e.g. « neighbor-joining trees ») à partir de matrices de distances génétiques entre les deux groupes. Elle permet de visualiser de façon hiérarchique les patrons de relations génétique entre les groupes étudiés (Lozier et al. 2009, Shirk et al. 2014). Les allocations populationnelles, pour leur part, assignent chaque individu au groupe auquel il a le plus de probabilités d'appartenir (Ciosi et al. 2008, Dieni et al. 2016). Enfin, les analyses d'isolation par la distance permettent de comparer la distance génétique à la distance géographique séparant deux sites (Benestan et al. 2015). Dans un patron d'isolation par la distance, il est attendu que ces deux indices soient directement proportionnels. Dans un contexte d'invasion biologique, les analyses basées sur la similarité et la différenciation permettent ainsi de distinguer le nombre d'introductions indépendantes, de regrouper les populations ayant une origine commune et d'identifier des populations sources et de populations puits (Boissin et al. 2012, Zhang et al. 2014). Les populations

provenant d'introductions indépendantes seront donc assignées à des lignées différentes, tandis que les populations ayant une origine commune seront regroupées dans une même lignée.

Les analyses de diversité permettent d'obtenir de l'information supplémentaire au sujet des invasions biologiques. Quand un petit nombre d'individus quitte une population pour en former une nouvelle, il est probable qu'on observe un goulot d'étranglement menant à une perte de diversité génétique. Lors d'une invasion, ce phénomène se produit à répétition lors de l'établissement et de l'expansion de l'espèce. C'est pourquoi la diversité génétique est souvent moindre dans les populations introduites par rapport aux populations indigènes (Suarez et al. 1999, Valade et al. 2009, Tsuchida et al. 2014). On peut se servir de la diversité pour inférer de l'information au sujet des contraintes démographiques subies au fil d'une invasion biologique. On peut aussi s'en servir à l'intérieur même d'une zone envahie, puisque les sites les plus récemment formés (populations puits) ont souvent une diversité plus faible que celles leur ayant donné naissance (populations sources) (Eriksen et al. 2014). La diversité n'est toutefois pas vouée à diminuer à perpétuité dans la zone introduite. On sait entre autres qu'elle augmente souvent à la suite de l'hybridation entre différentes lignées fortement différenciées, par exemple issues d'introductions multiples (Genton et al. 2005, Gillis et al. 2009, Ghabooli et al. 2011). Cette augmentation de diversité joue un rôle important, puisqu'elle peut conférer à une espèce la variation génétique nécessaire pour s'adapter aux conditions du milieux envahi et accélérer le rythme de l'invasion (Carlton 1996, Lockwood et al. 2005, Roman et Darling 2007, Dlugosch et Parker 2008, Facon et al. 2008, Prentis et al. 2008, Simberloff 2009, Wilson et al. 2009). On peut donc combiner les indices de diversité aux indices de différenciation et aux analyses de similarité pour inférer les patrons spatiaux dans la dynamique d'une espèce envahissante (Mallez et al. 2014, Arca et al. 2015, Rewicz et al. 2015). Cela dit, différents facteurs peuvent brouiller le signal donné par la diversité. Les invasions biologiques suivent rarement une trajectoire linéaire et l'hybridation de lignées envahissantes peut rendre difficile l'interprétation des indices de diversité. De plus, chaque population est sujette à des forces évolutives différentes et répond en conséquence, ce qui affecte sa diversité. Par exemple, il est possible qu'une population diversifiée subisse une période de mauvaises conditions environnementales et soit donc complètement éliminée malgré sa forte diversité. Il se peut également qu'une population soit en déséquilibre migration/dérive et reçoive plus ou moins de nouveaux arrivants qu'attendus. Ce phénomène est souvent observé dans les populations nouvellement établies.

Comme les méthodes directes de reconstruction de trajectoires d'invasion, les méthodes indirectes présentent des limites. La principale est qu'elles tiennent peu compte de l'aspect stochastique de l'histoire biogéographique des populations à l'étude. La dérive génétique, l'effet fondateur, le goulot d'étranglement et les évènements de mutation influencent la composition génétique des populations de façon aléatoire. Si on n'en tient pas compte dans les analyses, ces phénomènes peuvent donc réduire la fiabilité des résultats obtenus (Estoup et Guillemaud 2010). Lorsque c'est possible, il est donc utile de comparer les résultats obtenus aux relevés historiques afin de vérifier leur vraisemblance. De plus, un nombre de marqueurs insuffisant, un nombre d'échantillons insuffisant, de la dérive durant et après l'introduction ainsi qu'un échantillonnage non-exhaustif des potentielles populations sources peuvent nuire à l'assignation ou au regroupement génétique des populations (Evanno et al. 2005, Darling et al. 2008, Kalinowski 2011). Si une population envahissante se regroupe fortement avec l'une des populations sources putatives, on considère pouvoir inférer l'origine de la population envahissante avec confiance. Par contre, si une population envahissante ne se regroupe pas clairement avec l'une des populations sources putatives ou si elle présente une appartenance mixte, il peut être difficile d'inférer la trajectoire d'invasion (Estoup et Guillemaud 2010). De plus, dans l'étude des invasions biologiques, il est important de se rappeler qu'il n'existe pas de façon infaillible de déterminer le nombre de groupes génétiques (Waples et Gaggiotti 2006), et encore moins de déterminer si chaque groupe représente une introduction indépendante. En effet, des analyses comme STRUCTURE ne font qu'identifier le nombre le plus élevé de groupes vraisemblables. Il peut donc arriver que des groupes provenant de la même introduction, mais s'étant beaucoup différenciés une fois établis soient détectés comme des introductions multiples. Lorsque les lignées sont vraiment indépendantes, les échantillons tendent à être fortement assignées à l'une d'entre elles. Au contraire, des échantillons dont l'appartenance est partagée de façon symétrique entre les différents groupes génétiques laissent entrevoir une structure faible dans le jeu de données. En cas de doute, mieux vaut faire preuve de prudence et éviter de conclure (e.g. Darling et al. 2008, voir Estoup et Guillemaud 2010).

Les limitations respectives des méthodes directes et indirectes de retracement des trajectoires d'invasion font en sorte qu'il est souvent optimal de les combiner. Cette approche a par exemple permis de retracer la trajectoire du criocère du lis en Amérique du Nord (Dieni et al. 2016) et .

Berce du Caucase

Biologie

Dangers pour l'humain et pour l'environnement

L'ombellifère *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier (berce du Caucase), ci-après appelée « berce », est l'une des plantes envahissantes les plus néfastes en Europe. On la reconnait à sa hauteur pouvant atteindre cinq mètres et à ses inflorescences en ombelles d'environ 50 centimètres de diamètre. La berce pose un problème de santé publique dans les pays qu'elle envahit. En effet, sa sève contient des furanocoumarines, des composés qui peuvent engendrer des brûlures au deuxième et au troisième degré lorsque la peau entre en contact avec la sève avant d'être exposée au soleil (Tiley et al. 1996). La berce est également problématique pour l'environnement : ses caractéristiques biologiques en font un envahisseur pourrait contribuer à réduire la biodiversité végétale de l'environnement qu'elle colonise (Pyšek et Pyšek 1995). Elle pourrait également accélérer l'érosion des berges sur lesquelles elle s'établit (Caffrey 1999). Or, son contrôle est ardu et coûteux, ce qui fait qu'elle continue à se propager dans la plupart des pays où elle a été introduite. Il est capital de mieux comprendre la dynamique des invasions de berce afin de freiner l'expansion de son aire de répartition et de limiter son impact sur l'environnement ainsi que sur la santé humaine.

Habitat

On retrouve souvent la berce au bord des routes, dans des zones riveraines et en bordure de forêt. Elle semble privilégier les habitats transformés par l'humain, puis abandonnés. Son établissement est toutefois contraint en cas de manque de nutriments ou de lumière, et elle peine à survivre dans des milieux trop humides (Thiele et al. 2007).

Cycle de vie et reproduction

Dans les conditions tempérées de son aire d'introduction, cette plante germe au début du printemps et pousse avant les plantes indigènes. Elle développe rapidement un couvert végétal qui supplante celui des autres plantes et l'avantage dans la compétition pour la lumière. De plus, la berce provient de régions montagneuses où la période de floraison est courte. C'est pourquoi elle ne connait pas de contraintes à la floraison dans les régions où elle est introduite, contrairement à d'autres espèces

exotiques introduites dans le climat européen (Pyšek et al. 2003). La berce du Caucase est une plante monocarpique, ce qui signifie qu'elle ne fleurit et ne produit des fruits qu'une seule fois avant de mourir (Perglová et al. 2007). La floraison se produit généralement durant la quatrième année de vie de la plante. La berce produit alors un très grand nombre de semences; Trottier et al. (2017) ont estimé une moyenne de 14 000 à 16 000 graines par plant au Québec.

Combinée à un taux de germination dépassant de 75-85% (Trottier et al. 2017), l'extrême fécondité de la berce donne à chaque plant de nombreuses possibilités de dissémination sur de courtes et de longues distances. De plus, la berce est capable d'autopollinisation, un mécanisme dont l'avantage a été montré pour plusieurs espèces colonisatrices (Brown et Burdon 1987 via Pyšek et al. 2007, Rejmánek et al. 2005 via Pyšek et al. 2007). En effet, les phases de floraison mâle et femelle se chevauchent régulièrement et les individus résultant de l'autofécondation sont viables. Une seule graine de berce suffit donc pour peupler un nouvel environnement, ce qui confère à cette espèce un avantage considérable pour la dissémination sur de longues distances.

Dissémination

En milieu naturel, les graines de berce peuvent se disséminer par le vent sur quelques centaines de mètres et flotter sur l'eau pour une période allant jusqu'à quelques heures et sur une distance atteignant 300 mètres. C'est pourquoi il est courant de la retrouver au bord de cours d'eau (Clegg et Grace 1974, via Pyšek et al. 2007; Ochsmann 1996 via Pyšek et al. 2007). Il n'y a aucune preuve de dissémination par les animaux, mais des graines pourraient adhérer à leur peau ou à leurs poils et se déplacer sur de courtes distances (Moravcová et al. 2007). La présence de la berce à travers le monde n'est toutefois pas seulement attribuable à la dissémination naturelle. En effet, sa taille et ses qualités ornementales lui ont valu beaucoup d'attention de la part des jardiniers. C'est pourquoi elle a été disséminée de façon délibérée un peu partout en Europe via des jardins botaniques et des centres horticoles (Jahodová et al. 2007). En plus de sa dissémination volontaire, les humains peuvent servir de vecteur de dissémination involontaire à la berce, par exemple en transportant des graines collées sur les roues de véhicules (Moravcová et al. 2007). Étant donné le succès de colonisation de la berce en Europe et en Amérique du Nord, on suppose que la dissémination anthropique a dû jouer un rôle important dans sa dissémination. On ne sait toutefois pas quelle

proportion de sa dissémination est attribuable à la dissémination anthropique et à la dissémination naturelle.

Des études génétiques peuvent contribuer à identifier les modes de dissémination adoptés par une espèce. En cas de dissémination naturelle, on s'attend à observer un patron d'isolation par la distance, ce qui signifie que la distance génétique entre deux populations est directement proportionnelle à la distance géographique qui les sépare. Une disruption au patron d'isolation par la distance, lorsque deux sites génétiquement éloignés s'avèrent génétiquement proches, est symptôme de dissémination anthropique volontaire. La dissémination anthropique involontaire est souvent difficile à distinguer de la dissémination naturelle, puisque les deux se produisent sur de courtes distances. Les observations directes peuvent contribuer à les distinguer.

Patrons et historique des invasions de berce au Québec et dans le monde

La berce du Caucase a été introduite dans des jardins botaniques et privés d'Europe à partir du Caucase au 19e siècle (Ochsmann 1996 via Pyšek et al. 2007, Jahodová et al. 2007). Au cours du 20e siècle, elle a gagné de la popularité comme plante ornementale et a été disséminée volontairement par l'humain à de nombreuses reprises, ce qui a facilité l'expansion de son aire de répartition (Pyšek 1991). La berce s'est par la suite échappée de culture à répétition (Ochsmann 1996 via Pyšek et al. 2007). C'est à partir des années 1950 que l'on a commencé à observer la présence de la berce à grande échelle en Europe. Elle a par exemple été introduite dans le territoire de l'actuelle République Tchèque au 19e siècle après avoir été plantée dans le jardin d'un château (Pyšek 1991). Elle est devenue une plante ornementale populaire et a été dispersée par des jardiniers, ce qui lui a permis de coloniser le pays lorsqu'elle s'est échappée de cultures (Kobylka 1977 via Pyšek 1991). Il s'est écoulé une période de latence d'environ 80 ans entre la découverte du premier plant (vers 1870) et l'augmentation radicale de la taille des populations (vers 1950) (Pyšek et al. 2007b) (Pyšek et al. 2007a). La population de berce a ensuite connu une croissance exponentielle et est maintenant présente un peu partout sur le territoire de la République Tchèque. Un scénario similaire s'est produit au Royaume-Uni, où le rythme de colonisation du territoire par la berce est comparable à celui observé en République Tchèque (Tiley et al. 1996). La berce du Caucase est maintenant présente dans la plupart des pays d'Europe, où on la contrôle maintenant relativement efficacement (Tiley et al. 1996). La dynamique de ses populations y a été étudiée à de nombreuses

reprises (voir Pyšek 1991, Pyšek et al. 2007, Pyšek et Pyšek 1995, Krinke et al. 2005, Moravcová et al. 2005, 2006, Perglová et al. 2006, Jahodová et al. 2007, Nehrbass et al. 2007, Pyšek et al. 2008, Pergl et al. 2011, 2012, Dostál et al. 2013, Jandová et al. 2014, entre autres).

En Amérique du Nord, la berce est présente dans deux zones : au nord-est et sur la côte ouest. Au nord-est, elle a été introduite dans l'état de New York vers 1917 (University of Connecticut 2009). Elle y demeure particulièrement virulente; l'état dispose d'ailleurs d'un programme de suivi détaillé et de contrôle de la berce depuis 2006. L'espèce a ensuite été rapportée en 1949 en Ontario, en 1980 en Nouvelle-Écosse, en 1978 au Québec (relevés historiques de l'Herbier Louis-Marie, Université Laval, Québec) et en 2000 au Nouveau-Brunswick (Page et al. 2006). Des sites ont aussi été signalés dans la plupart des provinces canadiennes et dans plusieurs états de l'est des États-Unis (United States Department of Agriculture 2015). Sur la côte ouest, la berce est présente en Colombie-Britannique depuis 1930 et dans l'état de Washington depuis les années 1950. On la retrouve maintenant également en Oregon (Page et al. 2006).

Au Québec, les premières mentions de berce ont été effectuées vers la fin des années 1970 sur le campus de l'Université Laval, à Québec. L'Herbier Louis-Marie (Université Laval, Québec) comprend cinq échantillons récoltés entre 1978 et 1982. Ils ont été prélevés dans des plantes-bandes ou dans des fossés. L'origine de ces plants n'est pas claire, ni leur mode d'arrivée (probablement volontaire, étant donné l'emplacement de leur découverte). Lavoie et al. (2013) ont effectué au printemps 2012 un recensement des mentions de berce du Caucase au Québec. Ils se sont basés sur les rapports transmis par des citoyens au Ministère du Développement Durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parc et au Réseau de surveillance des plantes exotiques envahissantes ainsi que sur les renseignements détenus par les municipalités et des particuliers. Un total de 183 sites de berce ont ainsi été confirmés; quelques dizaines de nouveaux signalements ont été effectués depuis. L'emplacement de tous les sites identifiés peut être visualisé en ligne grâce à l'outil Sentinelle, mis sur pied par le Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques. Sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, les sites s'étendent de l'ouest de la ville de Gatineau à l'ouest du fjord du Saguenay. Sur la rive sud, on retrouve des sites dans toutes les régions à l'ouest du Bas-Saint-Laurent (inclusivement), le site le plus à l'est se trouvant à Sainte-Blandine, en périphérie de Rimouski. La plante envahissante bénéficie d'exposition régulière dans les médias depuis 2009; la population est donc de plus en plus au courant des dangers qu'elle encourt.

Comme en Europe, au Québec, on retrouve principalement la berce dans des fossés routiers, dans des jardins, en bordure de forêt, dans des terres en friche et au bord de cours d'eau (Lavoie et al. 2013b). Les populations québécoises sont réparties de façon morcelée de part et d'autres du Saint-Laurent. On en retrouve beaucoup dans la région de la Capitale-Nationale, mais peu dans les autres aires densément urbaines (par exemple, il n'y a que quelques sites répertoriés à Montréal). Elle est particulièrement présente dans certaines régions, comme le sud-ouest du Québec. On retrouve également quelques sites satellites dans des régions éloignées, comme le Saguenay-Lac-Saint-Jean, le Bas-Saint-Laurent et l'Outaouais. De plus, la berce est présente dans plusieurs régions limitrophes du Québec. Au sud, on en retrouve au centre du Vermont (autour de Montpelier), au New Hampshire et dans l'état de New-York, dont un site récemment établi à proximité du lac Champlain (Mike Bald [GotWeeds?, entreprise de contrôle et d'éradication de plantes envahissantes] et Naja Kraus [New York State Department of Environmental Conservation], communications personnelles). À l'ouest, elle est omniprésente en Ontario, particulièrement autour de Toronto. À l'est, des sites ont été signalés dans toutes les provinces des Maritimes.

La dissémination naturelle et la dissémination anthropique semblent toutes deux jouer un rôle dans l'invasion de la berce au Québec. Des 183 populations québécoises recensées en 2012, 33 ont été plantées volontairement, 101 sont d'origine naturelle et 49 sont d'origine inconnue (Claude Lavoie, communication personnelle). Étant donné la distance séparant les sites des régions satellites du reste de la distribution, il est probable qu'ils proviennent de propagules transportées par l'humain. La provenance originale de la berce retrouvée au Québec n'est pas connue. Il est possible que les individus à l'origine des populations québécoises aient été plantés dans un intérêt ornemental, puisque les premiers individus répertoriés au Québec (1978 et 1979) ont été repérés dans des plates-bandes ou à proximité d'elles (Herbier Louis-Marie, Université Laval, Québec). Bien que ce soit moins probable étant donné la localisation géographique de la ville de Québec, il se peut également qu'ils soient arrivés par dissémination naturelle en provenance de régions limitrophes. Étant donné la proximité géographique des sites du sud-ouest du Québec avec celles de l'est de l'Ontario et du nord de l'état de New York, il est possible qu'ils aient une origine commune ou qu'ils soient à l'origine les unes des autres. Il en va de même pour les sites qui se trouvent à la frontière du Québec et du Nouveau-Brunswick. Des observations chronologiques directes relatent que la berce est apparue à l'ouest de l'Ontario (1949; Page et al. 2006) et au sud de l'état de New York (1917;

University of Connecticut 2009) avant d'arriver au Québec (fin des années 1970; Herbier Louis-Marie, Université Laval, Canada), puis au Nouveau-Brunswick (2000; Page et al. 2006). Bien qu'informatives, ces dates ne sont pas suffisantes pour permettre à elles seules de retracer des trajectoires d'invasion. L'utilisation d'outils génétiques pourrait contribuer à détecter les patrons spatiaux de l'invasion de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes.

Étant donné l'arrivée récente de l'espèce, il est possible que les populations québécoises de berce se trouvent toujours en phase de latence, soit en période de croissance lente entre leur introduction dans un nouveau milieu et le début de leur croissance exponentielle (Mack et al. 2000, Lavoie et al. 2013b). Il est toutefois difficile d'extrapoler les cas européens d'invasion à la situation québécoise parce que les conditions biotiques et abiotiques n'y sont pas les mêmes. Par exemple, le réseau routier que l'on retrouve actuellement au Québec est plus propice à la dissémination de la berce du Caucase que celui que l'on retrouvait en République Tchèque au début du 20e siècle. L'expansion du réseau routier a d'ailleurs contribué à l'expansion des populations de plusieurs plantes nuisibles au cours des dernières décennies (Lavoie et al. 2007, Brisson et al. 2010, Joly et al. 2011, Meunier et Lavoie 2012). Il est donc possible que la phase de croissance exponentielle de la berce au Québec commence plus rapidement qu'en Europe au siècle dernier (Lavoie et al. 2013b). C'est pourquoi il est important d'agir rapidement si on espère la contrôler avant que l'espèce entre en phase d'expansion.

Études réalisées sur la génétique des populations de berce

Trois équipes de chercheurs ont étudié la génétique de la berce du Caucase à partir de microsatellites. La première étude, réalisée par Walker et al. (2003), visait à comprendre la structure de populations de berce situées au bord de rivières dans le nord-est de l'Angleterre. Les populations présentaient une diversité génétique relativement élevée, ce que les auteurs attribuent à la présence d'introductions multiples de l'espèce dans ce milieu. Les chercheurs ont été en mesure de discerner de la structure génétique parmi les populations : il y avait plus de différenciation génétique entre les rivières qu'au sein des rivières, ce qui laisse entrevoir plusieurs introductions. Les chercheurs ont également obtenu de l'information au sujet des modes de dissémination de la berce. Par exemple, dans l'un des cours d'eau, certaines populations se sont regroupées génétiquement avec des populations en amont d'elles sur la rivière, ce qui suggère que les différents sites de berce présents

le long des rivières résultent probablement de la dissémination par l'eau d'une population initiale plutôt que d'introductions multiples. Au contraire, dans une autre rivière, les individus en aval d'un certain point particulièrement tortueux étaient génétiquement très différenciés de ceux en amont de ce point. On suppose donc que la berce a été introduite le long de ce cours d'eau à deux reprises. En combinant les résultats des analyses génétiques à des données historiques, les chercheurs ont été en mesure de retracer la trajectoire d'invasion de la berce le long des cours d'eau et d'identifier les différents points d'introduction.

La deuxième étude, effectuée par Henry et al. (2009), cherchait à reconstruire l'historique de l'invasion de berce du Caucase dans les Alpes suisses. Les chercheurs ont effectué des analyses de groupement afin de former des groupes au sein de l'aire indigène. Il s'avère que la berce a été introduite dans la même région suisse à plusieurs reprises. Il est probable que les graines aient été disséminées via plusieurs jardins botaniques. Les populations étaient fortement différenciées les unes des autres, ce qui pourrait avoir résulté de l'autofécondation des individus introduits. Les populations introduites présentaient une diversité génétique nettement inférieure à celle de populations indigènes échantillonnées dans les montagnes du Caucase. Cette faible diversité pourrait être due (1) à des populations fondatrices de petite taille; (2) à l'éloignement géographique des populations et (3) à la présence d'autofécondation. Comme Walker et al. (2003), les chercheurs ont observé de la similarité génétique entre les sites situés le long de cours d'eau. Certains sites apparentés se trouvaient également le long de routes, ce qui laisse croire que l'humain a pu disséminer la berce de façon involontaire.

La troisième étude sur la génétique de la berce, réalisée par Niinikoski et Korpelainen (2015), avait pour but d'investiguer sa structure génétique en Finlande. STRUCTURE identifiait un K = 2, laissant entrevoir deux introductions. La diversité génétique était relativement élevée dans les populations introduites, ce que les auteurs attribuent au fort potentiel adaptatif de l'espèce. Les populations étaient fortement différenciées les unes des autres, indiquant un flux génique limité dans l'aire d'étude et un potentiel effet fondateur. Un certain temps après leur établissement, les populations de berce développent donc une structure et une diversité qui sont interprétables dans le cadre d'une étude génétique.

Objectifs, hypothèses et prédictions

Ce projet vise à étudier les patrons de dissémination de la berce du Caucase au Québec et dans le nord-est de l'Amérique du Nord. L'objectif principal est de retracer la trajectoire d'invasion de la berce au Québec. Pour y parvenir, j'analyserai la répartition spatiale de la variation génétique dans différents sites de berce au Québec et dans ses territoires limitrophes.

Les objectifs spécifiques du projet sont les suivants :

Objectif i. Inférer les schémas d'invasion de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes.

Hypothèse 1. Plusieurs introductions indépendantes sont à l'origine des populations québécoises de berce du Caucase.

Prédiction 1. Les sites envahis par chaque lignée forment des groupes génétiques distincts. Ces groupes présentent des propriétés génétiques (diversité, différenciation entre les sites) distinctes. La diversité génétique d'aucun groupe n'est englobée par celle d'un autre. Les différents groupes génétiques possèdent un nombre de loci polymorphes exclusifs dans le même ordre de grandeur proportionnellement aux nombres d'individus qu'ils comportent.

Hypothèse 2. Le Québec a été envahi par les régions limitrophes.

Prédiction 2. Dans les régions limitrophes, les populations québécoises sont génétiquement similaires aux populations du territoire adjacent si elles appartiennent à une même lignée envahissante. Une plus forte diversité génétique des populations du Québec indiquerait que le Québec a envahi la région extérieure, tandis qu'une plus faible diversité indiquerait que le Québec a été envahi par la région extérieure.

Hypothèse 3. Différentes lignées se sont hybridées au fil de la colonisation du Québec.

Prédiction 3. Cette hybridation mène à une augmentation de la diversité génétique.

Hypothèse 4. Des goulots d'étranglement se sont produits lors de la colonisation de nouveaux territoires.

Prédiction 4. On observe un patron de diminution de la diversité génétique chez la berce au fil de l'invasion. Les sites apparus récemment (puits) présentent une diversité génétique plus faible que les sites installés depuis longtemps (sources).

Objectif ii. Distinguer le rôle de la dissémination anthropique versus naturelle dans la répartition de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes.

Hypothèse 5. La dissémination naturelle contribue à la majorité de la dissémination de la berce.

Prédiction 5. Pour les sites créés par dissémination naturelle, on observe un patron d'isolation par la distance, ce qui signifie que plus deux sites sont éloignés géographiquement, plus ils sont éloignés génétiquement.

Hypothèse 6. La dissémination anthropique volontaire de la berce est responsable de sa colonisation de nouvelles régions géographiques.

Prédiction 6. La dissémination anthropique sur de longues distances cause une disruption du patron d'isolation par la distance. On observe donc des sites génétiquement proches, mais géographiquement éloignés. Les témoignages citoyens viennent supporter les résultats des analyses génétiques.

Chapitre 2 - Matériel et méthodes

Échantillonnage

Des échantillons de feuilles de berce ont été récoltés durant les étés 2014 et 2015 dans 53 sites à travers la province de Québec, Canada (Fig. 1, Fig. 2 et Tableau 1; voir Tableau A1.1 pour les codes de région; voir Lavoie et al. 2013b pour plus de détails sur la stratégie d'échantillonnage). Chaque site d'échantillonnage est supposé équivalent à une population, c'est-à-dire un groupe d'individus qui occupent le même territoire et échangent plus de gènes entre eux qu'avec des individus à l'extérieur du groupe (voir Waples et Gaggiotti 2006).

Au Québec, les sites d'échantillonnage ont été choisis dans un effort de représenter le plus de régions et de grappes géographiques de sites possibles. Un plus grand nombre de sites a été sélectionné dans les régions géographiques où l'espèce était plus répandue. Lorsque possible, des sites plantés volontairement et d'autres non plantées ont été échantillonnées dans chaque grappe de sites (voir Tableau 1). Les différents vecteurs de dissémination possibles ont également été pris en compte, particulièrement en ce qui a trait à la dissémination anthropique.

Une stratégie d'échantillonnage par grappes géographiques a également été employée à l'échelle de la région de la Capitale-Nationale, où l'espèce était plus présente que dans le reste de la province (voir Fig. 2). Par exemple, des témoignages citoyens indiquent que plusieurs sites ont été plantés à partir de graines provenant de l'ancien zoo de Québec (CPN-19). On a donc échantillonné cette source potentielle ainsi que quelques puits potentiels (CPN-17 et CPN-20). On a donc échantillonné cette source potentielle ainsi que quelques puits potentiels (CPN-17 et CPN-20). On a également échantillonné des sites situés le long d'un même ruisseau (CPN-8 et CPN-9) ainsi que des couples de sites plantés et non-plantés géographiquement rapprochés.

Deux sites ont également été échantillonnés dans chacune de trois régions avoisinant le Québec : l'Ontario (Canada), le Nouveau-Brunswick (Canada) et l'état de New York (États-Unis), pour un total de six sites périphériques. L'un de ces sites ayant été éliminé au fil des analyses, cinq sites périphériques ont finalement été analysés (Fig. 3). Il est important de clarifier que notre échantillonnage de l'état de New York, de l'Ontario et du Nouveau-Brunswick ne se veut pas

représentatif de la diversité de la berce dans ces régions. En Ontario et dans l'état de New York, un site échantillonné (le plus éloigné de la frontière québécoise, soit ONT-1 et NYS-1) se trouve à proximité du lieu de première mention de la berce dans cette région (Naja Kraus, communication personnelle). L'autre site échantillonné dans chacune de ces régions se trouve près de la frontière québécoise et plus récent (ONT-2 et NYS-1, ce dernier étant arrivé dans les dernières années).

En addition aux échantillons récoltés sur le terrain, cinq échantillons historiques provenant de localisations différentes (considérées comme cinq différents sites) dans la région de la Capitale-Nationale (Québec, Canada) ont été obtenus à partir de l'Herbier Louis-Marie (Université Laval, Québec, Canada; spécimens 537899 [prélevé en 1978; CPN-22], 278312 [1982; CPN-23], 308943 [1982; CPN-24], 309359 [1982] et 537901 [1979]). Ces deux derniers ont été éliminés lors de la filtration et ne font donc pas partie des analyses.

Dans chaque site, entre 16 et 24 échantillons ont été récoltés, sauf lorsque le site comptait moins de 16 individus, lequel cas tous les individus étaient échantillonnées. Un total de 992 échantillons a été récolté. Les individus ont été échantillonnés au hasard en essayant de maximiser l'espace entre les prélèvements. Pour chaque site, la position exacte a été notée grâce à un système de positionnement géographique par satellite. Lorsque disponibles, plusieurs renseignements ont également été colligés (voir Tableau 1) : le fait que la population ait été plantée volontairement ou pas, le nombre d'individus (1, 2-10, 11-20, 21-50, 51-100, >100). De plus, lorsque possible, des résidents à proximité ont été questionnés à propos de l'établissement de la plante dans la région et, de façon plus importante, quant à si la berce avait été plantée de façon volontaire ou pas.

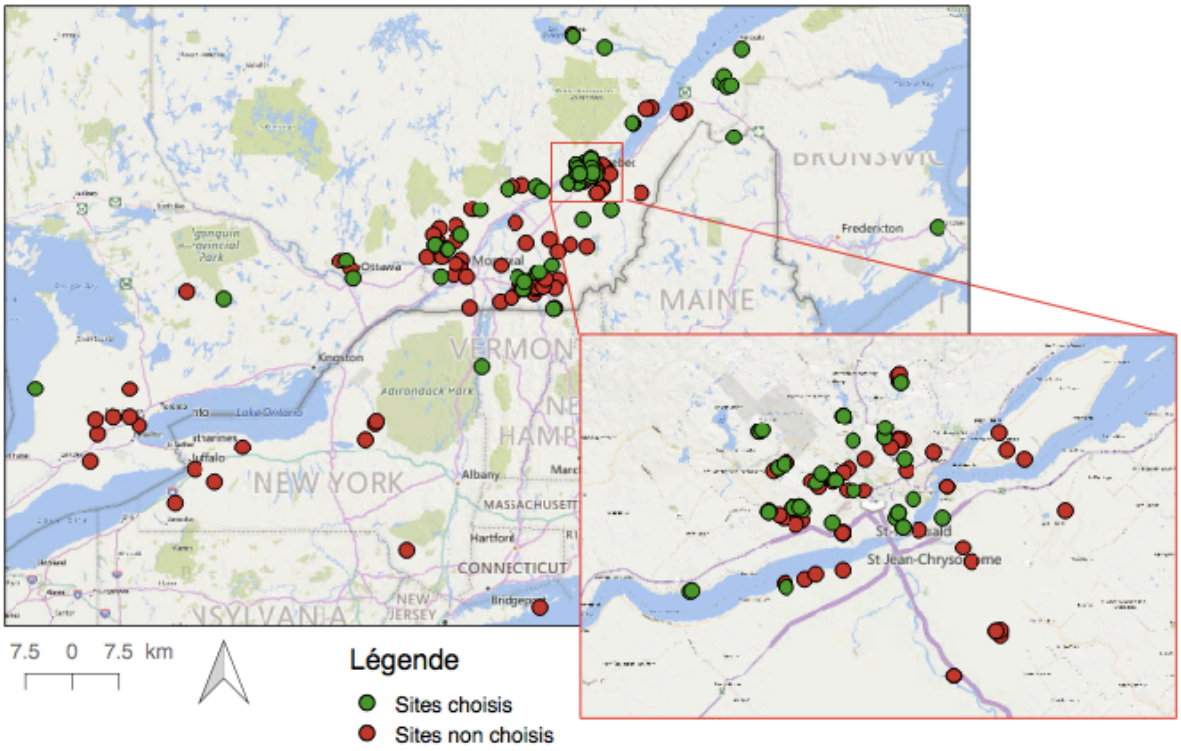

Figure 1 Carte des sites de berce répertoriés au Québec en 2015 (Claude Lavoie, communication personnelle). Les sites sélectionnés utilisés pour les analyses sont représentés par un point vert et les sites non sélectionnés, par un point rouge.

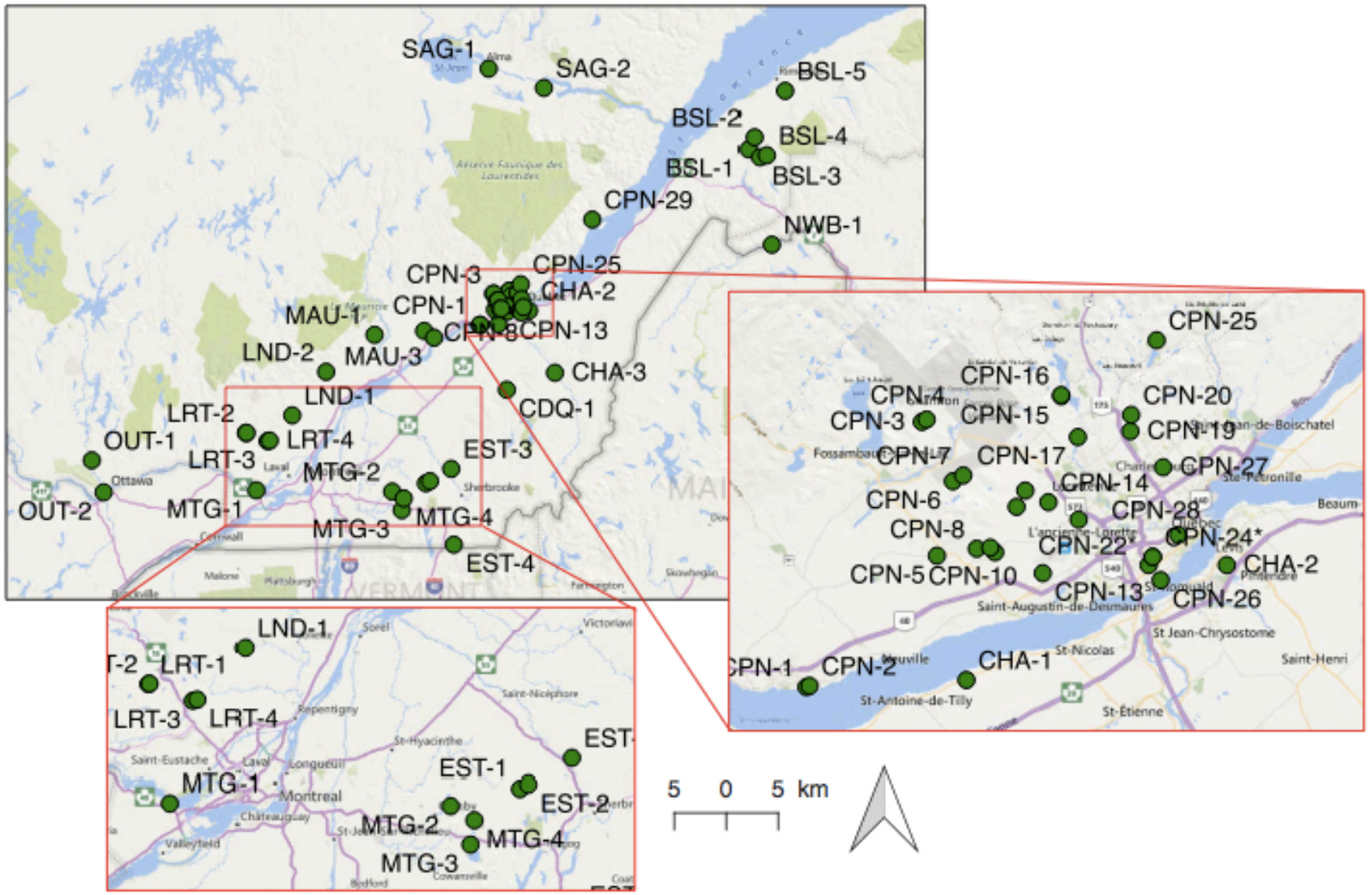

Figure 2 Carte des sites québécois de berce sélectionnés pour les analyses.

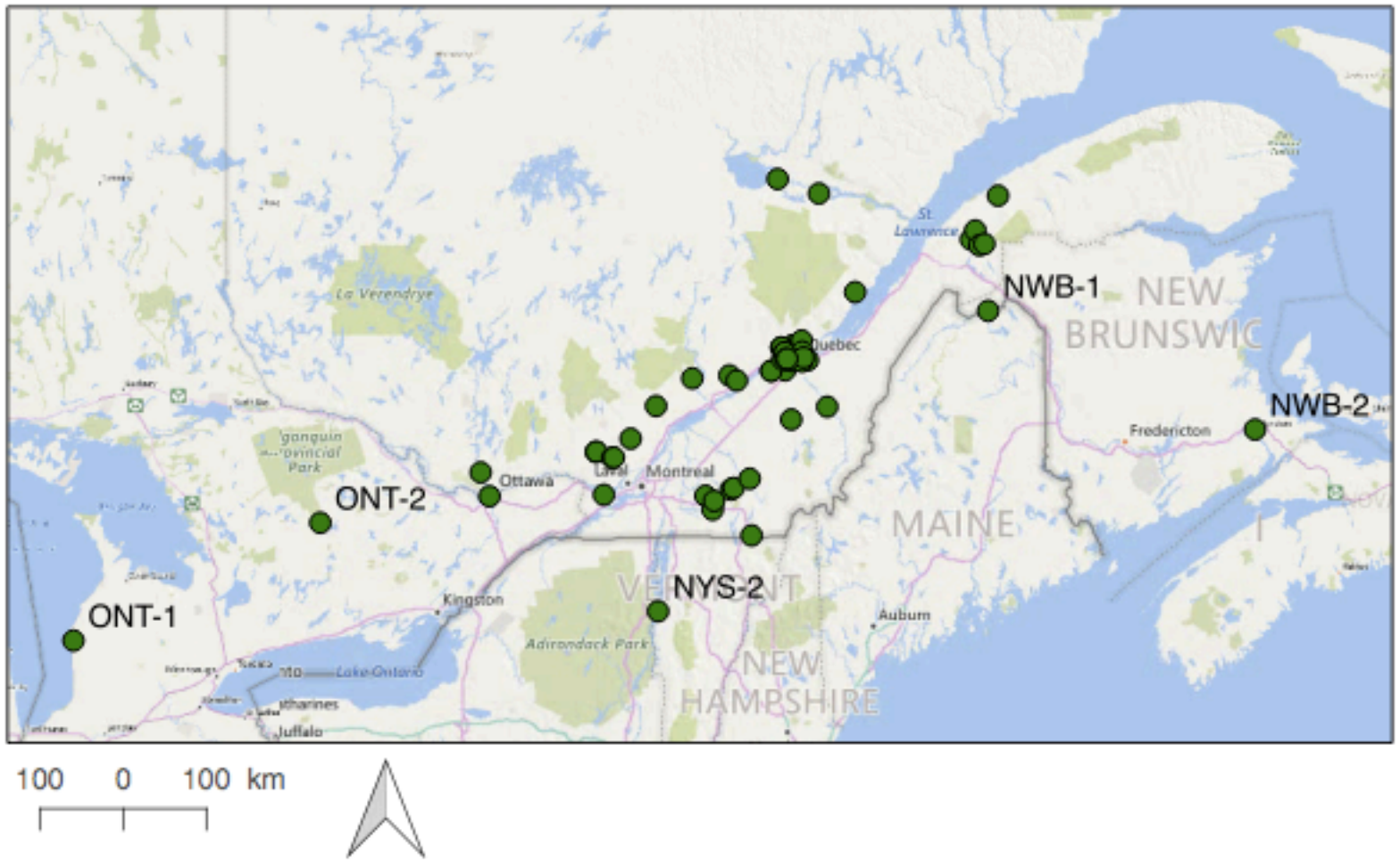

Figure 3 Carte globale des sites de berce sélectionnés pour les analyses. Seuls les sites situés à l'extérieur du Québec sont identifiés.

Tableau 1 Information sur les sites de berce échantillonnés dans la province de Québec et dans les régions avoisinantes aux étés 2014 et 2015 qui sont encore présents après la filtration des données génétiques brutes : région, municipalité, latitude et longitude, mode d'établissement de la plante (a-t-elle été plantée volontairement?), nombre d'individus présents à chaque site (N_{site}) et nombre d'individus génotypés restants après la filtration ($N_{éch.}$). Les sites sont présentés d'ouest en est au sein de la province de Québec, puis pour les régions avoisinantes. Les calculs de H_e et de F_{IS} ne sont pas disponibles pour les sites avec N = 1. Les sites historiques (échantillonnés à l'Herbier Louis-Marie, Université Laval) sont indiqués par un astérisque (*). Les valeurs de F_{IS} significatives sont affichées en gras ($\rho \leq 0,05$ après correction FDR).

Site	Région	Municipalité	Latitude	Longitude	Planté ou pas	N_{site}	$N_{éch.}$	H_o	H_e	PLP	F_{is}
Province de Québec											
OUT-1	Outaouais	La Pêche	45.666	-75.869	Non planté	51-100	16	0.194	0.192	49.7	-0.030
OUT-2	Outaouais	Gatineau	45.426	-75.742	Planté	11-20	16	0.051	0.051	13.6	-0.025
LRT-1	Laurentides	Saint-Sauveur	45.870	-74.217	Planté	2-10	4	N/A	N/A	N/A	N/A
LRT-2	Laurentides	Saint-Sauveur	45.872	-74.211	Non planté	51-100	15	0.037	0.033	9.9	**-0.127**
LRT-3	Laurentides	Saint-Jérôme	45.810	-73.985	Planté	>100	16	0.170	0.161	44.9	**-0.062**
LRT-4	Laurentides	Sainte-Sophie	45.814	-73.962	Planté	>100	13	0.141	0.124	32.0	**-0.138**
MTG-1	Montérégie	Hudson	45.441	-74.105	Non planté	2-10	16	0.015	0.016	5.8	0.025
MTG-2	Montérégie	Roxton Pond	45.432	-72.649	Planté	51-100	14	0.033	0.026	6.7	**-0.287**
MTG-3	Montérégie	Lac-Brome	45.291	-72.546	Non planté	>100	16	0.151	0.145	38.7	**-0.067**
MTG-4	Montérégie	Warden	45.380	-72.525	Non planté	>100	16	0.056	0.052	14.3	**-0.112**
LND-1	Lanaudière	Sainte-Julienne	46.002	-73.720	Non planté	51-100	16	0.045	0.042	15.8	**-0.054**
LND-2	Lanaudière	Mandeville	46.325	-73.357	Planté	>100	16	0.072	0.071	23.3	-0.005
MAU-1	Mauricie	Saint-Gérard-des-Laurentides	46.598	-72.838	Planté	11-20	5	N/A	N/A	N/A	N/A
MAU-2	Mauricie	Saint-Prosper-de-Champlain	46.627	-72.306	Non planté	21-50	3	N/A	N/A	N/A	N/A
MAU-3	Mauricie	Sainte-Anne-de-la-Pérade	46.577	-72.200	Non planté	21-50	16	0.066	0.064	21.2	-0.027
EST-1	Estrie	Valcourt	45.494	-72.287	Non planté	>100	16	0.095	0.094	25.5	-0.008
EST-2	Estrie	Racine	45.510	-72.244	Planté	>100	16	0.098	0.096	34.5	-0.015
EST-3	Estrie	Windsor	45.602	-72.016	Non planté	51-100	16	0.049	0.042	14.2	**0.016**
CPN-1	Capitale-Nationale	Donnacona	46.671	-71.710	Non planté	>100	16	0.041	0.044	10.5	**0.066**
CPN-10	Capitale-Nationale	Saint-Augustin-de-Desmaures	46.787	-71.473	Planté	11-20	16	0.020	0.022	10.7	0.047
CPN-11	Capitale-Nationale	Québec	46.826	-71.446	Non planté	2-10	2	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-12	Capitale-Nationale	Québec	46.840	-71.435	Non planté	>100	22	0.041	0.051	23.3	**0.200**
CPN-13	Capitale-Nationale	Québec	46.769	-71.413	Planté	51-100	12	0.077	0.077	23.0	0.008
CPN-14	Capitale-Nationale	Québec	46.830	-71.406	N/A	>100	23	0.060	0.060	23.0	-0.001
CPN-15	Capitale-Nationale	Québec	46.921	-71.390	Non planté	2-10	8	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-16	Capitale-Nationale	Québec	46.922	-71.390	N/A	>100	23	0.024	0.028	17.6	**0.139**
CPN-17	Capitale-Nationale	Québec	46.886	-71.369	Planté	>100	16	0.104	0.103	31.8	-0.012
CPN-18	Capitale-Nationale	Québec	46.815	-71.368	Non planté	21-50	16	0.051	0.062	22.3	**0.173**
CPN-19	Capitale-Nationale	Québec	46.891	-71.303	Non planté	>100	16	0.069	0.073	19.4	**0.052**
CPN-2	Capitale-Nationale	Donnacona	46.672	-71.706	Non planté	>100	16	0.089	0.080	24.7	**-0.113**

CPN-20	Capitale-Nationale	Québec	46.905	-71.302	Planté	>100	12	0.055	0.074	18.8	**0.254**
CPN-22*	Capitale-Nationale	Québec	46.776	-71.280	Planté	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-23*	Capitale-Nationale	Québec	46.783	-71.275	Non planté	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-24*	Capitale-Nationale	Québec	46.783	-71.275	Non planté	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-25	Capitale-Nationale	Lac-Beauport	46.969	-71.270	Non planté	21-50	23	0.055	0.068	28.5	**0.187**
CPN-26	Capitale-Nationale	Québec	46.763	-71.265	Non planté	21-50	24	0.028	0.041	19.4	**0.333**
CPN-27	Capitale-Nationale	Québec	46.860	-71.262	Non planté	>100	24	0.043	0.048	16.4	**0.108**
CPN-28	Capitale-Nationale	Québec	46.802	-71.243	N/A	2-10	2	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-29	Capitale-Nationale	Baie-Saint-Paul	47.440	-70.504	Planté	1	1	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-3	Capitale-Nationale	Shannon	46.899	-71.565	Non planté	1	1	N/A	N/A	N/A	N/A
CPN-4	Capitale-Nationale	Shannon	46.901	-71.559	N/A	>100	22	0.082	0.100	30.3	**0.185**
CPN-5	Capitale-Nationale	Saint-Augustin-de-Desmaures	46.784	-71.546	Non planté	>100	15	0.067	0.087	25.6	**0.230**
CPN-6	Capitale-Nationale	Québec	46.848	-71.526	Non planté	>100	14	0.094	0.095	25.9	0.011
CPN-7	Capitale-Nationale	Québec	46.853	-71.513	Non planté	11-20	15	0.063	0.082	24.3	**0.240**
CPN-8	Capitale-Nationale	Saint-Augustin-de-Desmaures	46.790	-71.496	Non planté	>100	16	0.065	0.066	19.7	0.012
CPN-9	Capitale-Nationale	Saint-Augustin-de-Desmaures	46.791	-71.479	N/A	>100	16	0.055	0.076	22.7	**0.274**
CDQ-1	Centre-du-Québec	Laurierville	46.192	-71.420	Non planté	2-10	3	N/A	N/A	N/A	N/A
CHA-1	Chaudière-Appalaches	Saint-Antoine-de-Tilly	46.677	-71.509	Non planté	>100	13	0.083	0.086	28.2	0.031
CHA-2	Chaudière-Appalaches	Lévis	46.776	-71.182	N/A	>100	15	0.043	0.047	26.1	**0.075**
CHA-3	Chaudière-Appalaches	Saint-Joseph-des-Érables	46.318	-70.904	N/A	21-50	16	0.038	0.047	13.7	**0.195**
SAG-1	Saguenay–Lac-Saint-Jean	Alma	48.523	-71.614	Planté	51-100	15	0.035	0.029	9.7	**-0.207**
SAG-2	Saguenay–Lac-Saint-Jean	Saguenay	48.386	-71.023	Planté	>100	14	0.020	0.021	6.7	0.035
BSL-1	Bas-Saint-Laurent	Sainte-Rita	47.947	-68.847	N/A	>100	23	0.019	0.022	11.4	**0.126**
BSL-2	Bas-Saint-Laurent	Saint-Guy	48.033	-68.783	N/A	>100	24	0.012	0.009	7.8	**-0.347**
BSL-3	Bas-Saint-Laurent	Squatec	47.890	-68.725	N/A	N/A	21	0.036	0.034	15.8	**-0.046**
BSL-4	Bas-Saint-Laurent	Biencourt	47.904	-68.653	N/A	21-50	23	0.012	0.008	6.0	**-0.469**
BSL-5	Bas-Saint-Laurent	Sainte-Blandine	48.365	-68.457	Planté	>100	23	0.059	0.069	21.8	**0.142**
EST-4	Estrie	Stanstead	45.031	-71.988	Non planté	>100	16	0.040	0.034	9.3	**-0.175**
Régions avoisinantes											
ONT-1	*Ontario*	Kintail	43.958	-81.703	N/A	N/A	10	0.009	0.006	6.2	**-0.471**
ONT-2	Ontario	Wilbourghforce	45.159	-78.167	N/A	N/A	15	0.014	0.011	2.7	**-0.240**
NYS-2	New York	Grog Harbor Essex	44.259	-73.327	N/A	N/A	13	0.112	0.141	37.2	**0.235**
NWB-1	Nouveau-Brunswick	Clair	47.258	-68.599	Planté	>100	23	0.015	0.013	6.4	-0.082
NWB-2	Nouveau-Brunswick	Moncton	46.093	-64.775	N/A	N/A	23	0.008	0.007	4.3	**-0.165**

Préservation des échantillons et isolement de l'ADN

Les tissus végétaux ont été préservés à l'aide de dessicant (drierite, sauf pour les échantillons de l'état de New York, qui ont été préservés dans du gel de silice) dans des tubes gardés à température de la pièce et protégés de la lumière. Les tissus séchés ont été réduits en une fine poudre en ajoutant à chaque tube une bille de carbure de tungstène de 3 mm de diamètre et en agitant quatre fois durant 30 secondes à une fréquence de 24 oscillations/seconde avec un TissueLyser (QIAGEN). L'ADN génomique total a ensuite été isolé en suivant un protocole CTAB modifié de Fulton et al. (1995). L'ADN extrait a été quantifié sur un gel d'agarose 1%. Des librairies de génotypage par séquençage (GBS) 48-, 56- et 96-plex *PstI/Msp*I ont été préparées d'après Poland et al. (2012), puis séquencées sur une plateforme Ion Proton à la Plate-forme d'Analyses Génomiques (Institut de Biologie Intégrative et des systèmes (IBIS), Université Laval, Québec, Canada).

Bioinformatique et génotypage

Les lectures de séquençage d'une longueur inférieure à 32 pb ont été éliminées à l'aide de TRIMMOMATIC version 0.33 (Bolger et al. 2014). Le traitement des lectures et l'appel des marqueurs de type « polymorphisme nucléotidique simple » (SNP) ont été effectuées à l'aide du pipeline Universal Network-Enabled Analysis Kit (UNEAK) (Lu et al. 2013). Un *i* de 5 et un *f* de 0,15 ont été utilisés.

Un script Python rédigé à l'interne a été utilisé pour corriger les génotypes de faible qualité appelés par UNEAK. Le script a d'abord transformé les appels de génotypes en données manquantes lorsqu'ils étaient supportés par moins de cinq lectures. Il a ensuite transformé les appels d'hétérozygotes en appels d'homozygotes pour l'allèle majeur lorsque l'allèle mineur était présent dans moins de 15% des lectures. Cela empêche UNEAK d'appeler des hétérozygotes artefactuels lorsque des nombres de lectures très déséquilibrés supportent les deux allèles (e.g. 1A:70G).

Une filtration subséquente a été effectuée sur les génotypes résultants à l'aide de VCFTOOLS version 0.1.12b (Danecek et al. 2011) et de TASSEL version 5.0 (Bradbury et al. 2007). 21 échantillons supportés par moins de 0,1 M de lectures et 23 échantillons comptant plus de 20% de données manquantes ont été éliminés. Les loci présents dans moins de 80% des échantillons (*minimum call*

rate de 0,8) ou présentant un niveau d'hétérozygotie anormal (plus de 1,5 fois au-dessus de l'écart interquartile dans la distribution des proportions d'hétérozygotes) ont été éliminés. Les loci ont finalement été filtrés pour un compte d'allèles minimal (*minimum allele count*, MAC) de 8. 922 échantillons et 1198 loci étaient restants dans le fichier de génotypes résultant. Il est à noter que deux sites historiques, qui ne comptaient qu'un échantillon chacun, ont été éliminés au fil de la filtration. Il ne restait donc que trois sites historiques dans le jeu de données final.

Au moment de la préparation des plaques d'analyse GBS, 22 réplicas techniques ont été distribués sur certaines plaques. Quatre d'entre eux n'ont pas pu être utilisés pour évaluer la reproductibilité du génotypage à cause de problèmes techniques. L'appel des génotypes présente une reproductibilité moyenne de 98,5%.

Tous les échantillons du site NYS-1 présentaient un grand nombre de données manquantes malgré un nombre de lectures élevé. Ce comportement est typique d'échantillons n'appartenant pas à la même espèce que les autres, comme la berce laineuse (*Heracleum lanatum*). Les observations effectuées sur le terrain rapportant un phénotype inhabituel pour ce site et laissant suspecter qu'il s'agisse potentiellement d'hybrides ou d'une autre espèce, il a été jugé préférable de l'éliminer des analyses. Après l'élimination des 12 échantillons de NYS-1 et une filtration pour un MAC de 1, le fichier de génotypes comptait 910 échantillons et 1065 loci.

Analyse des données

Similarité génétique

Le nombre de lignées génétiques envahissantes de berce en Amérique du Nord a été évalué à partir de méthodes effectuant le regroupement génétique des échantillons. Le logiciel de regroupement génétique bayésien STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) a été utilisé pour inférer le nombre le plus probable de groupes génétiques (K). Des analyses ont été effectuées pour l'ensemble du jeu de données (K = 1 à 10), puis pour chaque groupe génétique découvert (voir résultats) séparément (K = 1 à 10 pour les groupes Sud-Ouest, Centre et Est), avec 10 répétitions pour chaque valeur de K. Une période de *burn-in* initiale de 10 000 a été suivie de 100 000 itérations en utilisant le modèle avec *admixture* et sans information a priori sur la localisation des sites. Pour chaque analyse, la valeur de K la plus probable a été inférée à partir des lignes directrices fournies par Evanno et al. (2005) ainsi

que par Pritchard et al. (2000), telle qu'implémentées dans STRUCTURE HARVESTER (Earl et Bridgett 2012). Les résultats ont été permutés à l'aide de CLUMPP (Jakobsson et Rosenberg 2007), puis représentés graphiquement avec DISTRUCT (Rosenberg 2004; Kopelman et al. 2015). À l'échelle des groupes génétiques, les sites présentant une appartenance de plus de 80% à une même lignée ont été désignés comme ayant une appartenance claire, tandis que les autres ont été classés comme ayant une appartenance mixte. Étant donné la plus faible structure (et le plus grand nombre d'individus à appartenance mixte) à l'échelle des sous-groupes génétiques, chaque individu a été assigné au sous-groupe auquel il présentait la plus grande appartenance. Chaque site a ensuite été assigné au sous-groupe auquel appartenaient la majorité de ses échantillons.

Une analyse de regroupement K-means a également été effectuée à l'échelle globale, puis au sein de chaque groupe génétique en utilisant la méthode du recuit simulé et en testant pour K groupes de 1 à 10 pour 10 000 permutations à l'aide de GENODIVE v. 2.0b27 (Meirmans et Van Tienderen 2004). La statistique pseudo-F (Caliński et Harabasz 1974) a été utilisée pour sélectionner le K le plus probable.

Enfin, une analyse en composantes principales (PCA) a été réalisée à l'échelle globale avec la fonction *dudi.pca* du *package* R *adegenet* afin d'évaluer la similarité entre les sites étudiés. Une PCA comprenant uniquement le groupe génétique Centre, où les échantillons sont très densément regroupés, a permis d'y analyser les sites plus en détail.

Différenciation génétique

Les sites présentant une taille d'échantillon inférieure à 10 n'ont pas été inclus dans les analyses de différenciation génétique afin de limiter le biais associé aux estimés utilisés.

La différenciation génétique entre les sites et entre les groupes et sous-groupes génétiques a été estimée avec des F'_{ST} (une estimation du F_{ST}) dans une version beta de GENODIVE 2 (fournie par Patrick Meirmans, communication personnelle). Le F'_{ST} est une mesure standardisée de la différenciation entre les populations estimée à l'aide d'une AMOVA (Meirmans 2006). Elle représente le F_{ST} relatif à la valeur maximale possible considérant la diversité intra-population observée (Hedrick 2005). Le F'_{ST} a été choisi comme indice à cause de la variation marquée des niveaux de diversité

entre les sites échantillonnés. Des valeurs de *p-value* (ρ) ont été obtenues en comparant les estimés de F'_{ST} avec une distribution nulle créée par 1000 permutations aléatoires. Les niveaux de significativité ont été ajustés à l'échelle des sites en suivant la procédure des *false discovery rate* (FDR) telle qu'implantée dans R (fonction *p.adjust*, méthode « fdr ») (Benjamini et Hochberg 1995; $\alpha = 0,05$). À l'échelle des groupes et des sous-groupes génétiques, ils ont plutôt été ajustés en suivant la procédure *family-wide correction* (Bonferroni) (Rice 1989; $\alpha = 0,05$). Un dendrogramme UPGMA basé sur les valeurs de F'_{ST} a été créé avec la fonction *hclust* du *package* R *ggdendro*. Une carte thermique des F'_{ST} a également été produite pour représenter de façon graphique la matrice des F'_{ST}. Un test de Mantel a été effectué dans GENODIVE avec 10 000 permutations (1) à l'échelle globale et (2) à l'échelle des groupes génétiques afin de comparer la distance génétique à la distance géographique séparant les sites.

Diversité génétique

Comme pour les analyses de différenciation, les sites présentant une taille d'échantillon inférieure à 10 n'ont pas été inclus dans les analyses de diversité génétique afin de limiter le biais associé aux estimés utilisés.

La diversité génétique a été estimée par trois indices : l'hétérozygotie observée (H_o) et l'hétérozygotie attendue (H_e), obtenues à l'aide de GENODIVE, ainsi que le pourcentage de loci polymorphiques (PLP), obtenu à partir des fréquences alléliques calculées par GENODIVE. Elle a été calculée à l'échelle (1) du site, (2) du groupe génétique et (3) du sous-groupe génétique. Différentes comparaisons ont été effectuées sur ces indices afin de répondre à l'objectif 1, soit d'inférer les schémas d'invasion de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes. À l'échelle des sites, ces comparaisons visaient à déterminer si on observait une diminution de la diversité génétique au fil de l'invasion (prédiction 4) et une augmentation de la diversité génétique en cas d'hybridation (prédiction 3). La diversité ne s'est toutefois par révélée très informative en ce qui a trait à la prédiction 4. À l'échelle des groupes génétiques, une comparaison de H_e réalisée avec 10 000 permutations dans par GENODIVE a contribué à caractériser les groupes génétiques identifiés (prédiction 1).

Le nombre de loci polymorphes (1) dans chaque groupe génétique et (2) exclusifs à chaque groupe a été comparé. On a ensuite comparé ces valeurs entre les groupes en pondérant pour l'effectif de ces derniers. Pour ce faire, 500 sous-groupes d'échantillons correspondant à l'effectif du plus petit groupe génétique (Est, n = 131) ont été sélectionnés aléatoirement dans chaque groupe génétique. Un test de chi-carré a ensuite été appliqué à chaque triplet pour comparer les valeurs observées à celles attendues en cas d'effectifs équilibrés entre chaque groupe génétique. Cette analyse a permis de vérifier la prédiction 1, soit que la diversité génétique d'un groupe n'était pas incluse dans celle d'un autre. Elle aurait par exemple pu révéler que la diversité de l'un des groupes génétiques présente une très faible proportion de loci polymorphes exclusifs, indice potentiel d'une introduction secondaire. Seuls les individus présentant une appartenance pure (plus de 80%) à un groupe génétique ont été inclus dans cette analyse. Le nombre de loci polymorphe utilisé est donc inférieur au nombre de loci polymorphes présents dans l'ensemble du jeu de données, puisque certains sites à appartenance mixte présentaient des loci polymorphes exclusifs.

Enfin, le coefficient de consanguinité (F_{IS}) a été estimé pour chaque site, en plus de vérifier le respect de l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Cette analyse permet d'évaluer le niveau de consanguinité, lequel témoigne du régime d'appariement au sein de la population. Cette analyse est particulièrement informative pour des espèces comme la berce, qui peut se reproduire par autofertilisation ou par fertilisation croisée. Les niveaux de significativité de l'écart à l'équilibre d'Hardy-Weinberg ont été ajustés en suivant la procédure des FDR. La moyenne des valeurs de Fis a été calculée pour chaque (1) groupe génétique et (2) sous-groupe génétique.

Chapitre 3 - Résultats

Similarité génétique

Les critères d'Evanno (ΔK) et de Pritchard (L(K)) indiquent une valeur de k préférée de k = 3 lorsque tous les échantillons sont analysés ensemble dans STRUCTURE (Fig. 4, Fig. 5, voir Fig A2.1 et Fig A2.2). La majorité des sites présentent une appartenance de plus de 80% à l'un des trois groupes génétiques, soit Sud-Ouest, Centre et Est. À l'échelle globale, au sein des sites, les échantillons présentent une appartenance similaire l'un à l'autre.

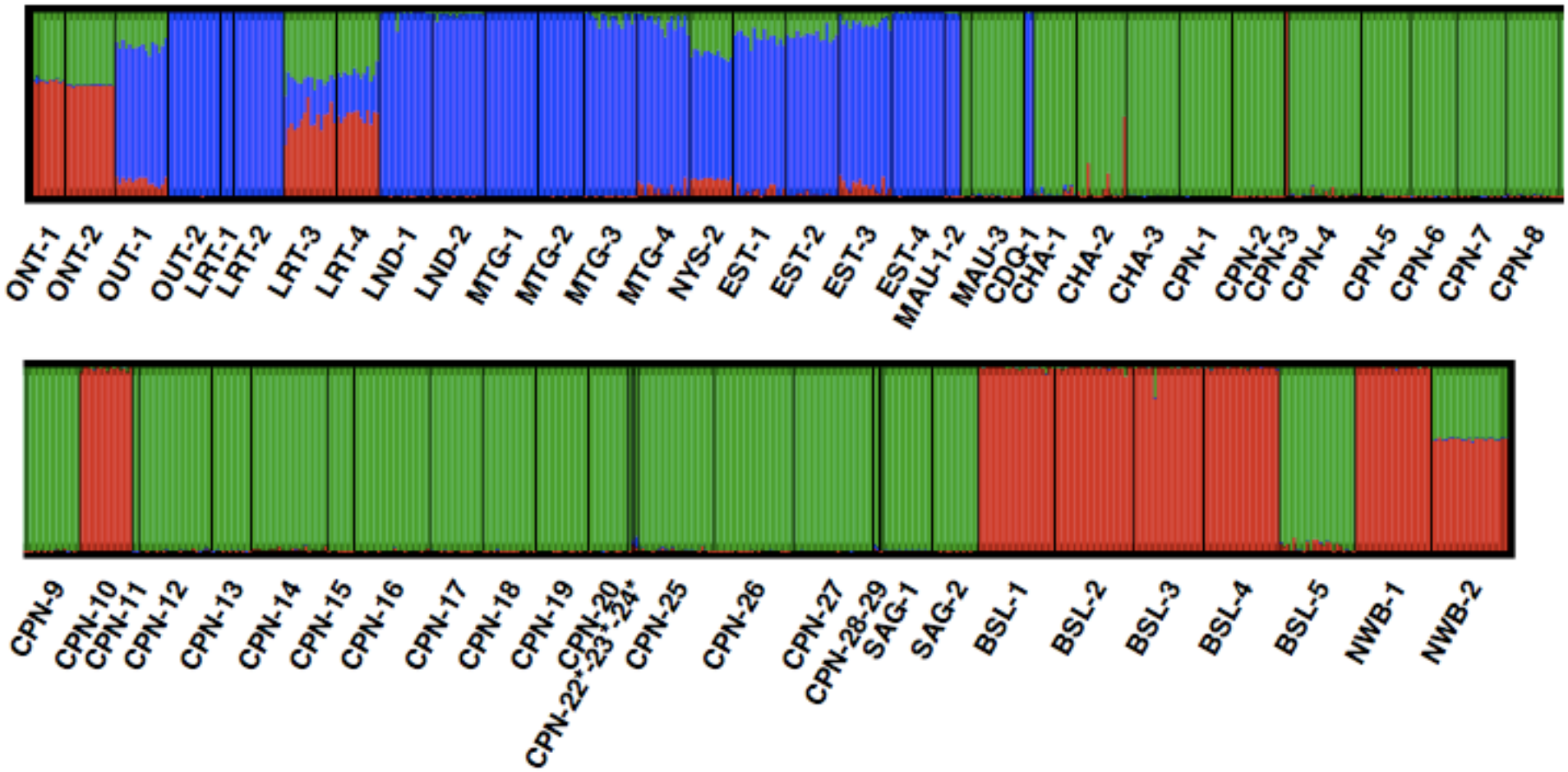

Figure 4 Regroupement des génotypes de chaque site de berce produit par STRUCTURE pour K = 3 à l'échelle globale. Les sites sont présentés en suivant leur répartition d'ouest en est. La couleur des lignes représente le(s) groupe(s) génétique(s) au(x)quel(s) appartient chaque individu (bleu : groupe Sud-Ouest, vert : groupe Centre, rouge : groupe Est).

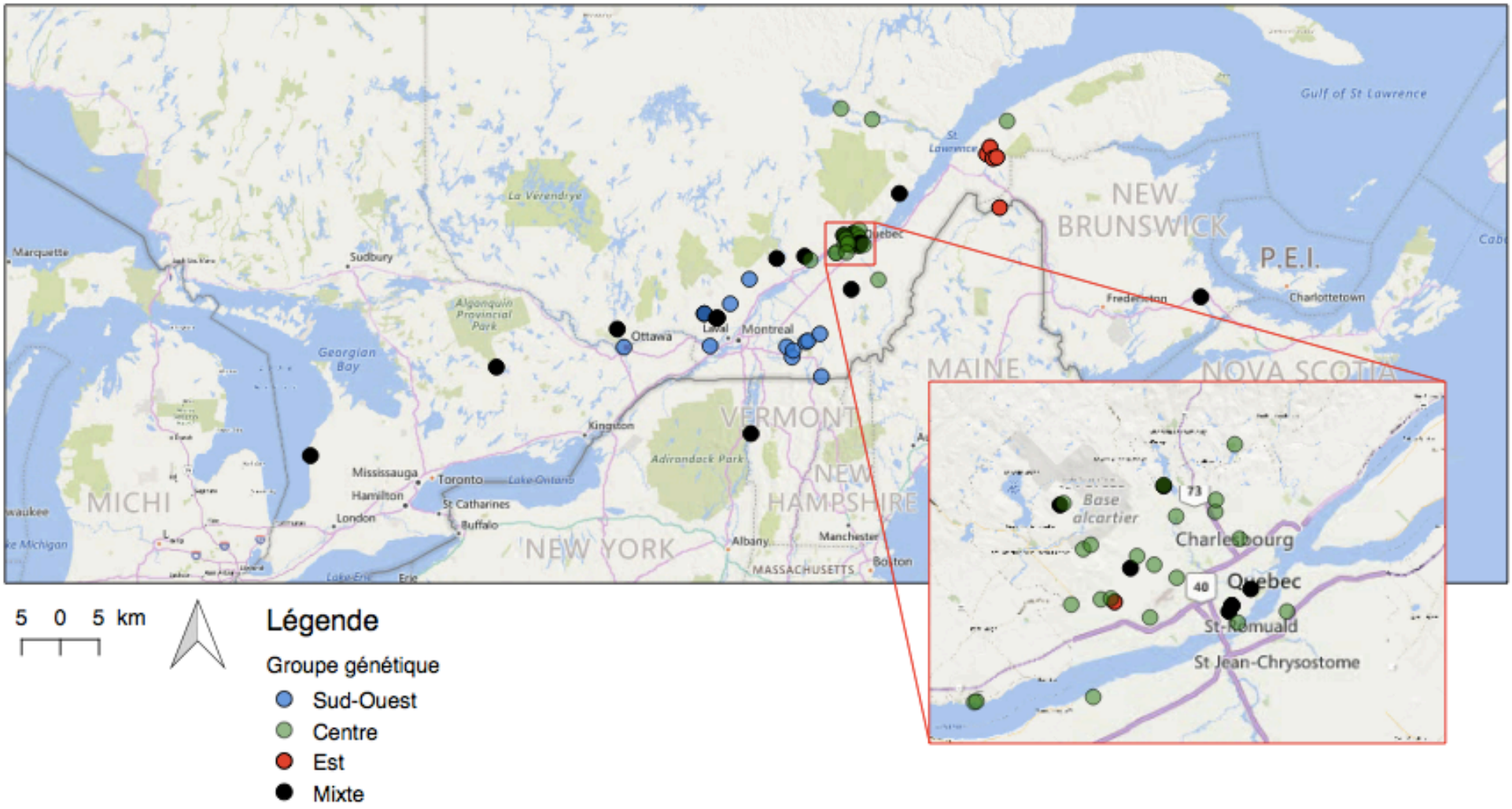

Figure 5 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 3 à l'échelle globale, telle que déterminée dans STRUCTURE.

Le groupe génétique Sud-Ouest comprend tous les sites du sud-ouest du Québec (Sud-Ouest) (Fig. 4, Fig. 5). Lorsque les échantillons du groupe Sud-Ouest sont analysés séparément des autres, les critères d'Evanno et de Pritchard indiquent une valeur de K préférée de K = 2 (Fig. 6a, voir Fig A2.3, Fig A2.4 et Tableau A3.1). Un premier sous-groupe (Sud-Ouest-1) comprend la plupart des sites de la région (voir Fig. 7). Un deuxième sous-groupe (Sud-Ouest-2) comprend la majorité des sites de l'Estrie et MTG-4. Seul un site se trouvant en périphérie de la zone géographique où se trouve le sous-groupe Sud-Ouest-2 (MTG-3) présente une appartenance mixte.

Le groupe génétique du centre du Québec (Centre) comprend tous les sites situés entre le centre et l'est du Québec sauf ceux du groupe de l'Est (Fig. 4, Fig. 5). Lorsque les échantillons du groupe Centre sont analysés séparément des autres, les critères d'Evanno et de Pritchard indiquent une valeur de K préférée de K = 2 (Fig. 6b, voir Fig A2.5, Fig A2.6 et Tableau A3.2). L'appartenance des échantillons au sein d'un même site est moins uniforme qu'à l'échelle globale et que dans le groupe du Sud-Ouest. Un premier sous-groupe (Centre-1) comprend 10 sites de la région de Québec (incluant CPN-22, un site historique) ainsi que MAU-2, MAU-3, BSL-5, CHA-2 et SAG-2. Un deuxième sous-groupe (Centre-2) comprend neuf sites de la région de Québec, CHA-3 et SAG-1. Sept sites de la région de Québec (incluant CPN-23 et CPN-24, des sites historiques) et CHA-1 présentent une appartenance partagée. Il n'y a pas de corrélation aussi forte entre la position géographique des sites et leur appartenance à chaque sous-groupe qu'à l'échelle globale (voir Fig. 8). Les sites appartenant à Centre-1 sont répartis dans la ville de Québec, tandis que les sites de Centre-2 sont situés dans une bande au centre de la ville ainsi qu'en périphérie et dans les régions plus éloignées (Saguenay, Chaudière-Appalaches). Centre-1 comprend le zoo de Charlesbourg (CPN-19) ainsi qu'un site qu'on sait avoir été planté à partir de graines provenant du zoo (CPN-20). Par contre, un autre site planté volontairement et présumément à partir de graines provenant du zoo (CPN-17) présente une appartenance mixte.

Le groupe génétique de l'est du Québec (Est) comprend tous les sites du Bas-Saint-Laurent, à l'extrême est de la province, à l'exception de BSL-5 (Fig. 4, Fig. 5). Il inclut également CPN-10, CPN-3 et NWB-1. Lorsque les échantillons du groupe Est sont analysés séparément des autres, les critères d'Evanno et de Pritchard indiquent une valeur de K préférée de K = 2 (Fig. 6c, Fig. 9, voir Fig A2.7, Fig A2.8 et Tableau A3.3). La majorité des sites présentent une appartenance très variable

d'un individu à l'autre et une appartenance mixte à l'échelle du site. Seuls BSL-2 et BSL-4 présente plus de 80% d'appartenance au sous-groupe Est-1; aucun site n'est clairement assigné à Est-2. Cela dit, le critère d'Evanno ne peut techniquement pas identifier moins de deux groupes génétiques. Étant donné l'appartenance mixte de la majorité des sites et le fait qu'aucun ne présente plus de 80% d'appartenance au sous-groupe Est-2, il est probable que le groupe Est ne soit en réalité composé que d'une seule lignée.

Sept sites présentent une appartenance mixte, soit moins de 80% d'appartenance à une lignée (Fig. 4, Fig. 5). LRT-3 et LRT-4 appartiennent majoritairement aux groupes Centre et Est, mais présentent également une portion d'allocation au groupe Sud-Ouest. NWB-2, ONT-1 et ONT-2 présentent presque exactement la même appartenance : ils appartiennent majoritairement au groupe Est, mais présentent également une grande portion d'allocation au groupe Centre. Une analyse STRUCTURE réalisée avec trois sites aléatoires de chaque groupe génétique ainsi qu'avec NWB-2, ONT-1 et ONT-2 leur attribue la même appartenance mixte aux groupes Est et Centre (résultat non montré). Ils ne semblent donc pas former un quatrième groupe génétique que STRUCTURE aurait omis de détecter à cause de son faible effectif. Il en va de même pour LRT-3 et LRT-4. NYS-2 et OUT-1 appartiennent majoritairement au groupe Sud-Ouest, mais présentent également une portion d'allocation aux groupes Est et Centre. Cela dit, leur appartenance diffère d'une analyse à l'autre (voir ci-bas). Il est probable qu'ils proviennent du groupe Sud-Ouest, mais se soient hybridés avec les autres groupes. Ils seront considérés comme mixtes dans le présent texte, mais il importe de garder en tête qu'ils sont génétiquement proches du groupe Sud-Ouest.

Dans l'analyse K-means, le critère pseudo-F identifie une valeur de K préférée de K = 3 à l'échelle globale. Les groupes génétiques observés sont les mêmes que ceux identifiés dans STRUCTURE. NYS-2 et OUT-1 se regroupent avec le groupe Sud-Ouest. Les autres sites présentant une appartenance mixte dans STRUCTURE se regroupent avec le groupe Est. De la même façon, comme STRUCTURE, K-means identifie une valeur de K préférée de K = 2 pour les groupes génétiques Sud-Ouest et Centre. Il détermine toutefois que K = 5 pour le groupe Est, regroupant CPN-3 et BSL-3 ainsi que CPN-10 et BSL-1.

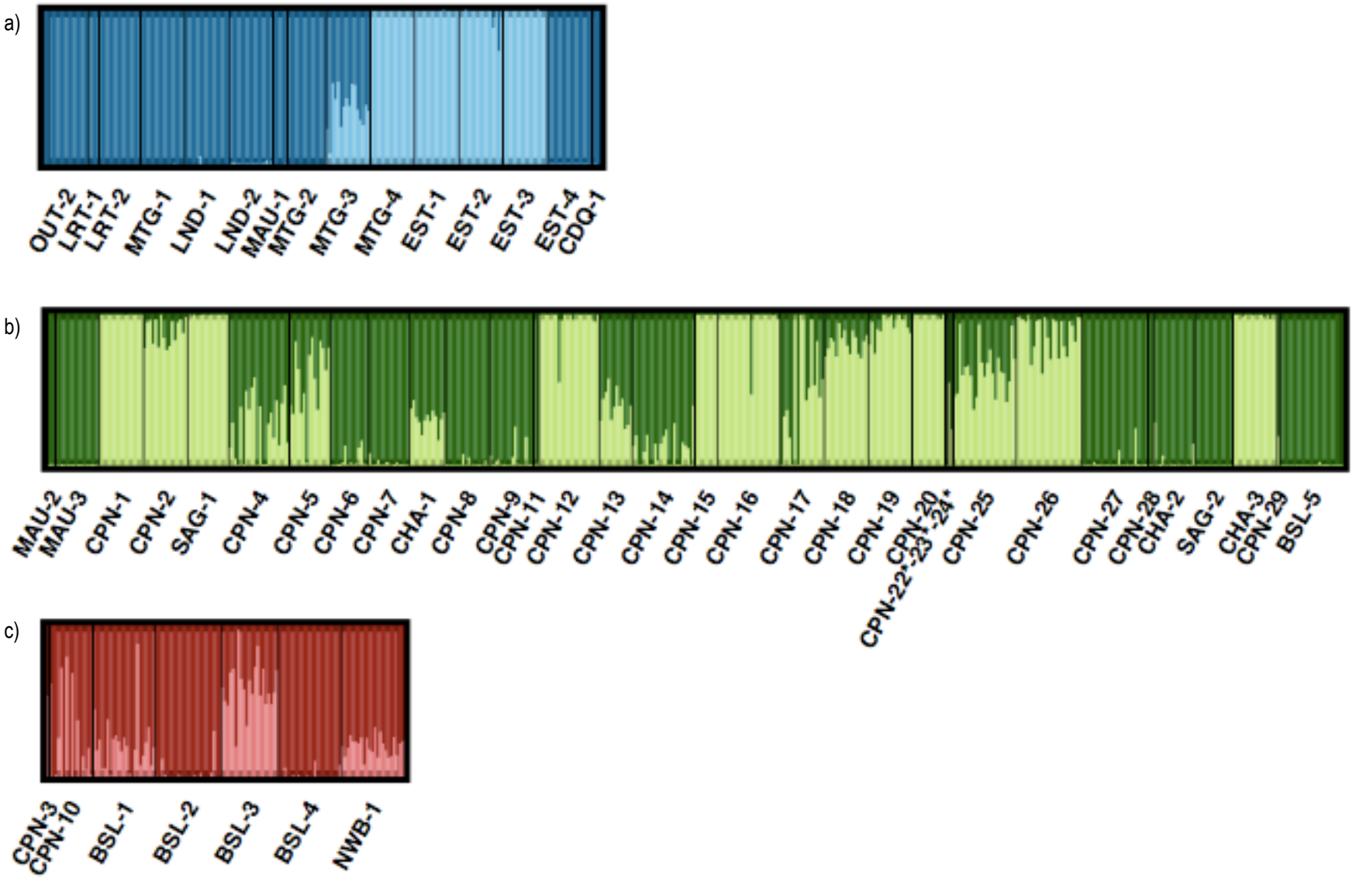

Figure 6 Regroupement des génotypes de chaque site de berce produit par STRUCTURE pour (a) K = 2 dans le groupe Sud-Ouest, (b) K = 2 dans le groupe Centre, (c) K = 2 dans le groupe Est. Les sites sont présentés en suivant leur répartition d'ouest en est. La couleur des lignes représente le(s) sous-groupe(s) génétique(s) au(x)quel(s) appartient chaque individu au sein de chaque groupe génétique (bleu foncé : Sud-Ouest-1, bleu pâle : Sud-Ouest-2, vert foncé : vert pâle : Centre-1, vert pâle : Centre-2, rouge foncé : Est-1, rouge pâle : Est-2). Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*)

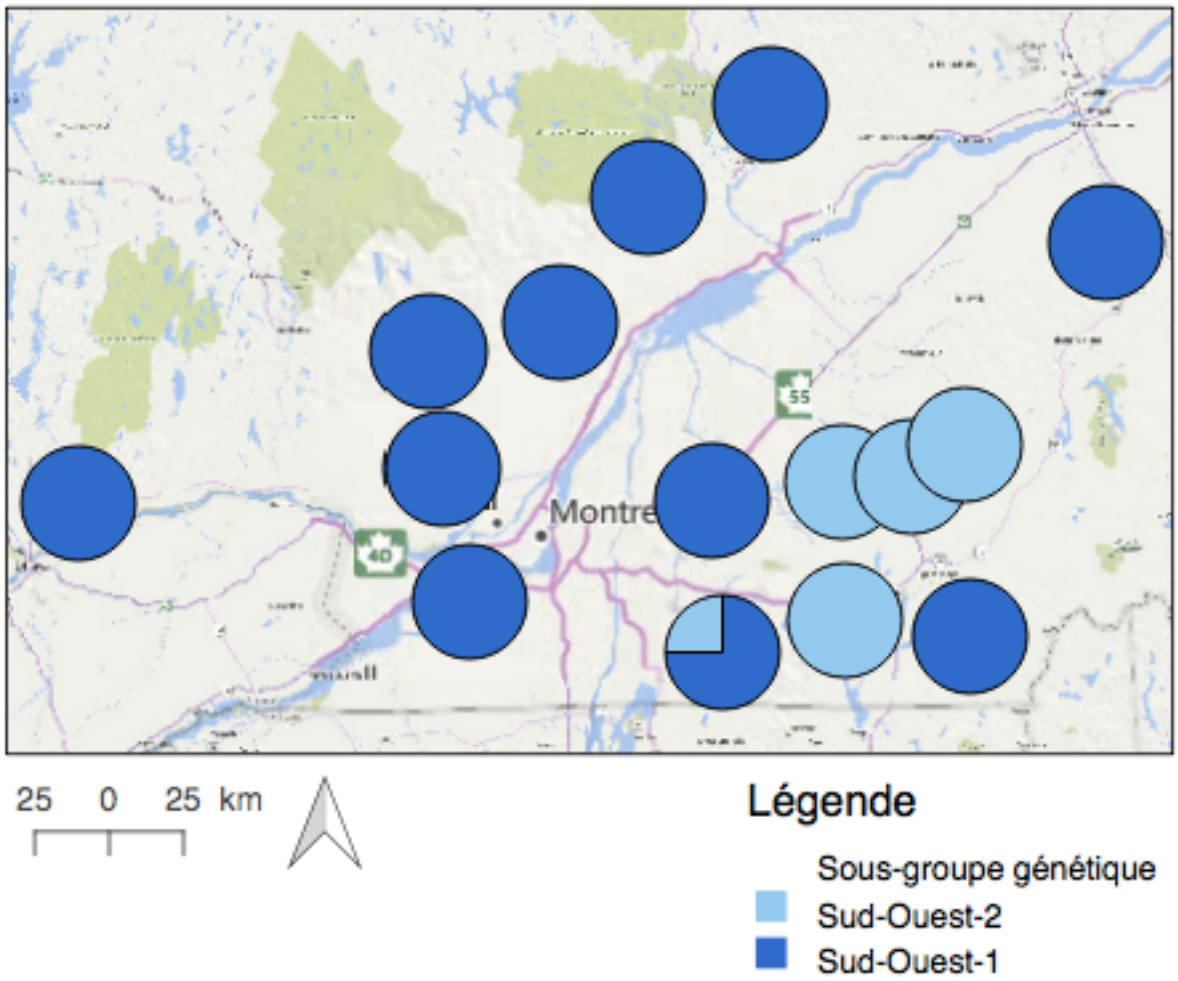

Figure 7 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Sud-Ouest, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site.

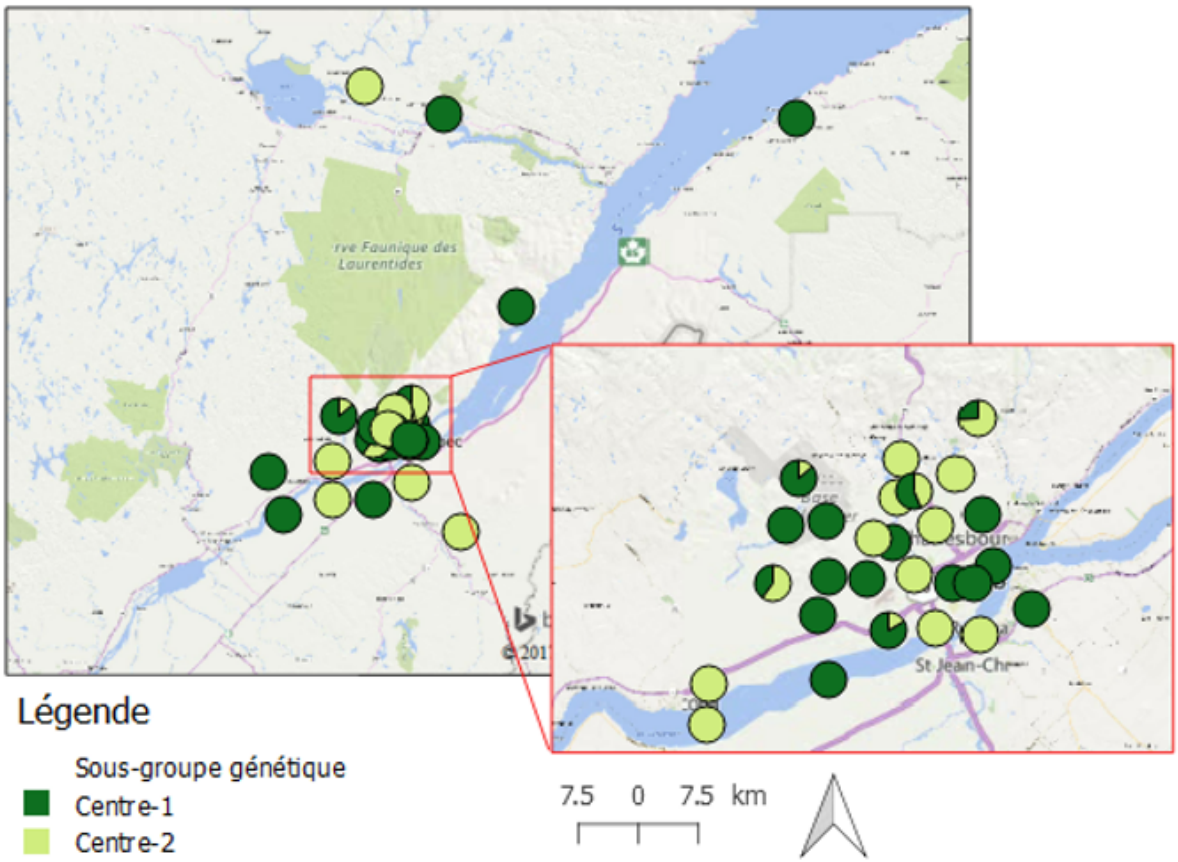

Figure 8 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Centre, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site.

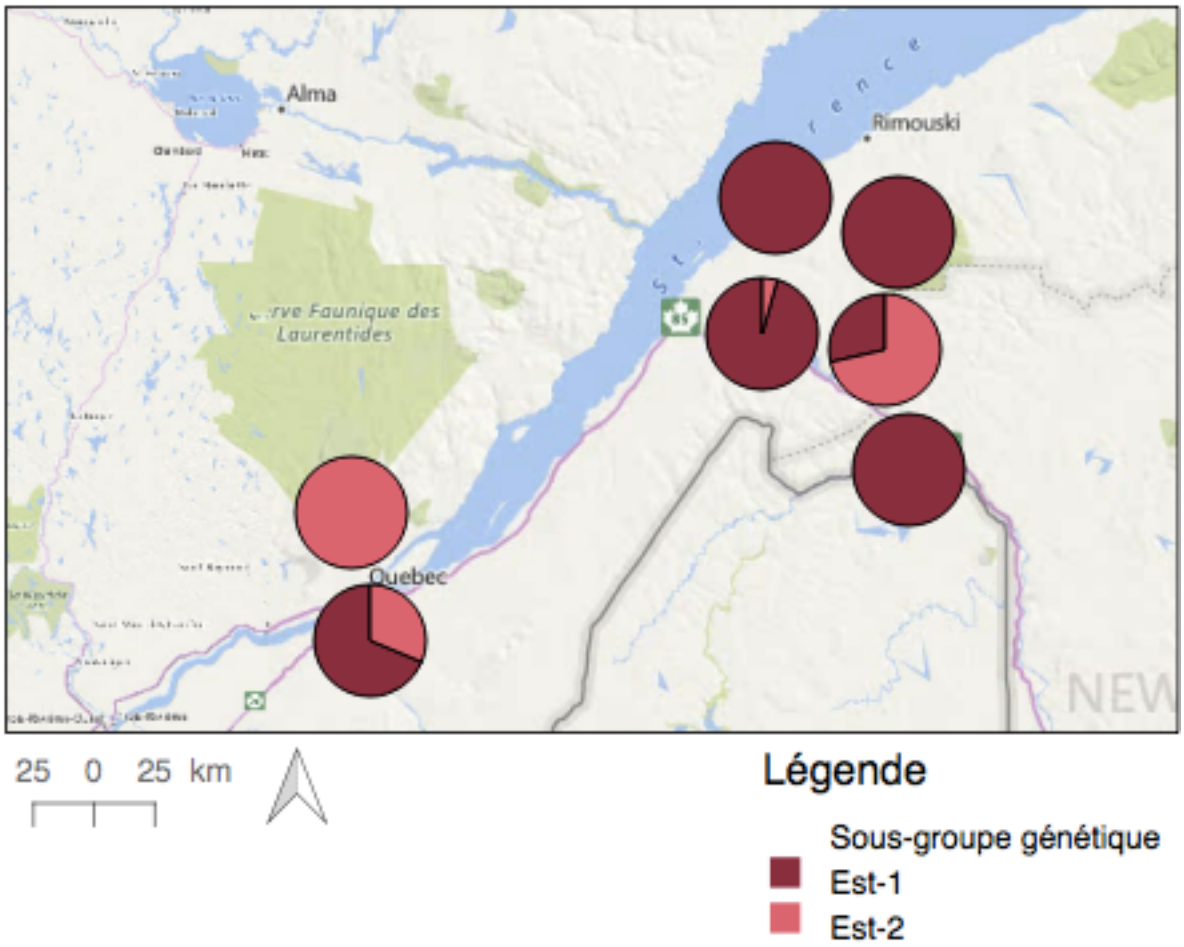

Figure 9 Appartenance génétique des génotypes de berce pour K = 2 à l'échelle du groupe Est, telle que déterminée dans STRUCTURE. La couleur des pointes de tarte indique la proportion d'individus appartenant à chaque sous-groupe contenus dans chaque site.

La PCA révèle un patron de similarité semblable au regroupement observé dans STRUCTURE et avec l'analyse K-means (Fig. 10). À l'échelle globale, le groupe Sud-Ouest se distingue clairement des groupes Est et Centre sur le premier axe de la PCA (expliquant 14,8% de la variation, voir Fig. A4.1 pour les eigenvalues). Les sites du groupe Est sont similaires à ceux du groupe Centre sur le premier axe, mais s'en détachent sur le deuxième axe (expliquant 10,6% de la variation), où le groupe Centre est plutôt similaire au groupe Sud-Ouest.

À l'échelle des groupes génétiques, les deux sous-groupes Sud-Ouest se distinguent clairement l'un de l'autre sur le premier axe. Le groupe Centre est dense; ses sous-groupes se distinguent sur le premier axe, mais pas sur le deuxième. Ils sont nettement plus rapprochés les uns des autres que

ceux du Sud-Ouest, qui se distinguent même à l'échelle globale sur le premier axe (Fig. 11, voir Fig. A4.2 pour les eigenvalues). Les sites à appartenance mixte du groupe Centre se trouvent entre ses deux sous-groupes sur le premier axe (se rapprochant le plus de celui auquel ils présentent la plus grande portion d'appartenance) et à la même hauteur qu'eux sur le deuxième axe. On observe une valeur aberrante, le site CHA-2, qui se regroupe avec les autres sites de Centre-1 sur le premier axe, mais s'en différencie fortement sur le deuxième axe. Les sites du groupe Est sont extrêmement similaires les uns aux autres, ce qui soutient l'idée qu'ils ne sont pas assez différenciés pour contenir des lignées différentes.

OUT-1 et NYS-2, qui présentaient une appartenance mixte dans STRUCTURE, se regroupent avec le groupe Sud-Ouest dans la PCA (Fig. 10). Cela concorde avec le fait qu'ils présentaient la plus grande portion d'appartenance au groupe Sud-Ouest dans STRUCTURE. LRT-3, LRT-4, NWB-2, ONT-1 et ONT-2 sont similaires aux groupes Est et Centre sur le premier axe. Cela concorde avec le fait qu'ils partageaient leur appartenance entre ces deux groupes dans STRUCTURE. Ils se positionnent toutefois à mi-chemin entre les deux sur le deuxième axe, où ils se rapprochent plutôt du groupe Sud-Ouest.

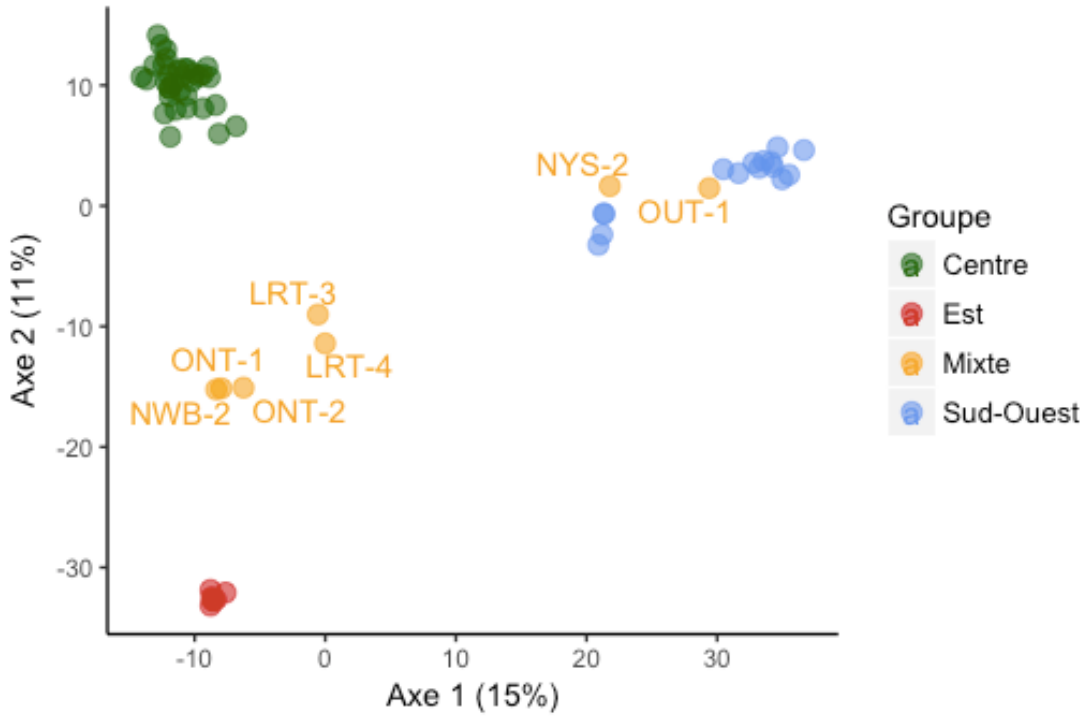

Figure 10 Analyse en composantes principales (PCA) basée sur la distance génétique moyenne entre les 63 sites où la berce a été échantillonnée au Québec et dans les régions avoisinantes. La couleur de chaque point indique le groupe génétique auquel ce site a été assigné par STRUCTURE.

Figure 11 Analyse en composantes principales (PCA) basée sur la distance génétique moyenne entre les 34 sites où la berce a été échantillonnée dans le groupe génétique Centre. La couleur de chaque point indique le sous-groupe génétique auquel ce site a été assigné par STRUCTURE. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*).

Différenciation génétique

La majorité des sites échantillonnés sont génétiquement différenciés (voir Tableau A5.1 ainsi que Fig. 12). Les valeurs de F'_{ST} entre les sites sont généralement très élevées et sont toutes significatives ($\rho \leq 0,05$ après correction FDR); elles s'étendent de 0,044 à 0,967 (moyenne = 0,572; voir Tableau A5.1). Les groupes génétiques sont fortement différenciés les uns des autres (voir Tableau 2). On observe moins de différenciation entre les sous-groupes d'un même groupe qu'entre les groupes (voir Tableau 3).

La carte thermique (Fig. 12) permet de visualiser les grands patrons de différenciation entre les groupes. Les groupes Est et Centre présentent généralement une différenciation intragroupe

nettement supérieure à celle du groupe Sud-Ouest, dans lequel les sites sont très différenciés les uns des autres. On observe toutefois un sous-groupe très peu différencié dans le groupe Sud-Ouest (EST-1, EST-2, EST-3, MTG-4). Il correspond au sous-groupe Sud-Ouest-2 identifié dans STRUCTURE. Le groupe Centre comprend une branche composée de sites plus différenciés des autres du groupe (SAG-1, SAG-2, CPN-16, CPN-26, CPN-1, ainsi que LRT-3 et LRT-4). À l'exception de SAG-2, tous ces sites appartiennent au sous-groupe Centre-2. Au contraire, CPN-4, CPN-5, CPN-6, CPN-7 et CPN-17 forment une branche plus similaire aux autres sites du groupe Centre.

Les patrons de différenciation entre les sites reflètent le regroupement observé dans STRUCTURE et dans la PCA. La structure globale du dendrogramme correspond également à celle véhiculée par la différenciation entre les groupes génétiques (voir Tableau 2). On retrouve deux branches principales. La première comprend le groupe Centre. On y retrouve également LRT-3 et LRT-4, qui avaient une appartenance partagée entre les groupes Centre et Est dans STRUCTURE. La deuxième branche comprend (1) une branche regroupant les sites du groupe Est et (2) une branche regroupant le groupe Sud-Ouest et le restant des sites à appartenance mixte (NWB-2, ONT-1, ONT-2, NYS-2, OUT-1).

Dans chaque groupe génétique, on retrouve des sites géographiquement et génétiquement proches, comme on s'y attend en cas de dissémination naturelle ou de dissémination anthropique sur de courtes distances. Il s'agit d'un patron d'isolation par la distance. C'est par exemple le cas des sites au Bas-Saint-Laurent appartenant au groupe Est (F'_{ST} = 0,164 à 0,378). Les sites cet ensemble sont situés suffisamment proches les uns des autres pour pouvoir être issus de dissémination naturelle et présentent des F'_{ST} relativement bas par rapport au reste du jeu de données. En plus de ce patron, on retrouve des sites génétiquement proches, mais géographiquement éloignés. Par exemple, dans le groupe Centre, BSL-5 est similaire aux sites de la Capitale-Nationale, à quelques centaines de kilomètres de lui (F'_{ST} = 0,285 avec CPN-6). Dans le groupe Est, CPN-3, CPN-10 et NWB-1, dont des témoignages révèlent que les deux derniers ont été plantés volontairement à partir de graines du Bas-Saint-Laurent, sont peu différenciés des sites de cette région (ex.: F'_{ST} = 0,045 entre CPN-10 et BSL-1). Cette disruption au patron d'isolation par la distance pourrait être signe d'évènements de dissémination anthropique volontaire sur de longues distances. Il est probable que ce phénomène se soit produit à d'autres reprises. Par exemple, MTG-2 et OUT-2 sont peu différenciés (F'_{ST} = 0,221), mais géographiquement éloignés. Or, ce sont deux sites qui ont été plantés délibérément.

Tableau 2 Estimés de F'_{ST} par paires entre les groupes génétiques de berce au Québec et dans les régions avoisinantes. Les valeurs de ρ sont indiquées au-dessus de la diagonale (ajustement suivant la méthode Bonferroni).
*** = *ρ ≤ 0,001; significatif après correction de Bonferroni pour α = 0,05.*

	Sud-ouest	Centre	Est
Sud-ouest		***	***
Centre	0,683		***
Est	0,559	0,691	

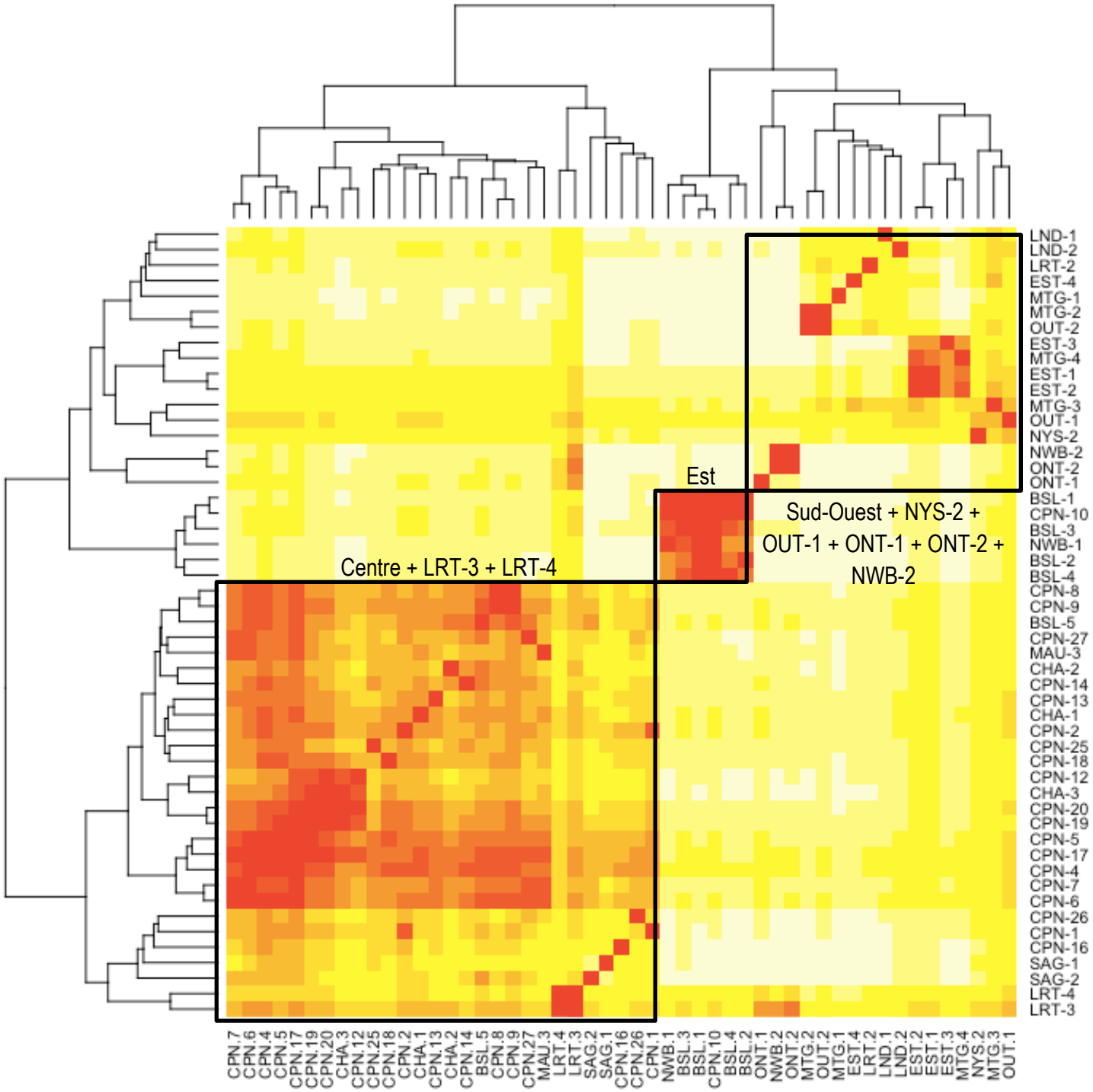

Figure 12 Dendrogramme des F'_{ST} et carte thermique basée sur les valeurs de F'_{ST} entre les 51 sites de berce échantillonnés. Le code de couleur de la carte thermique illustre la matrice de F'_{ST}, les pixels rouges représentant les valeurs de F'_{ST} les plus faibles, les pixels jaunes et orange, les valeurs de F'_{ST} de intermédiaires et les pixels les plus pâles, les valeurs de F'_{ST} les plus élevées de la distribution.

Tableau 3 Estimés de F'_{ST} par paires entre les sous-groupes génétiques de berce au Québec et dans les régions avoisinantes. Les valeurs de ρ sont indiquées au-dessus de la diagonale (ajustement suivant la méthode Bonferroni).
*** = *ρ ≤ 0,001; significatif après correction de Bonferroni pour α = 0,05.*

	Sud-ouest-1	Sud-ouest-2	Centre-1	Centre-2	Est
Sud-ouest-1		***	***	***	***
Sud-ouest-2	0,396		***	***	***
Centre-1	0,648	0,593		***	***
Centre-2	0,613	0,613	0,130		***
Est	0,819	0,764	0,719	0,704	

Les tests de Mantel révèlent un patron d'isolation par la distance à l'échelle globale (*ρ* < 0,001; r = 0,484; voir Fig. 13) et au sein du groupe Sud-Ouest (*ρ* = 0,017; r = 0,303; voir Fig. 14). Pour la majorité des sites, la distance génétique les séparant est directement proportionnelle à leur éloignement géographique. On n'observe toutefois pas de patron d'isolation par la distance au sein du groupe Centre (*ρ* = 0,064; r = 0,280; voir Fig. 15) et du groupe Est (*ρ* = 0,301; r = -0,441; voir Fig. 16)

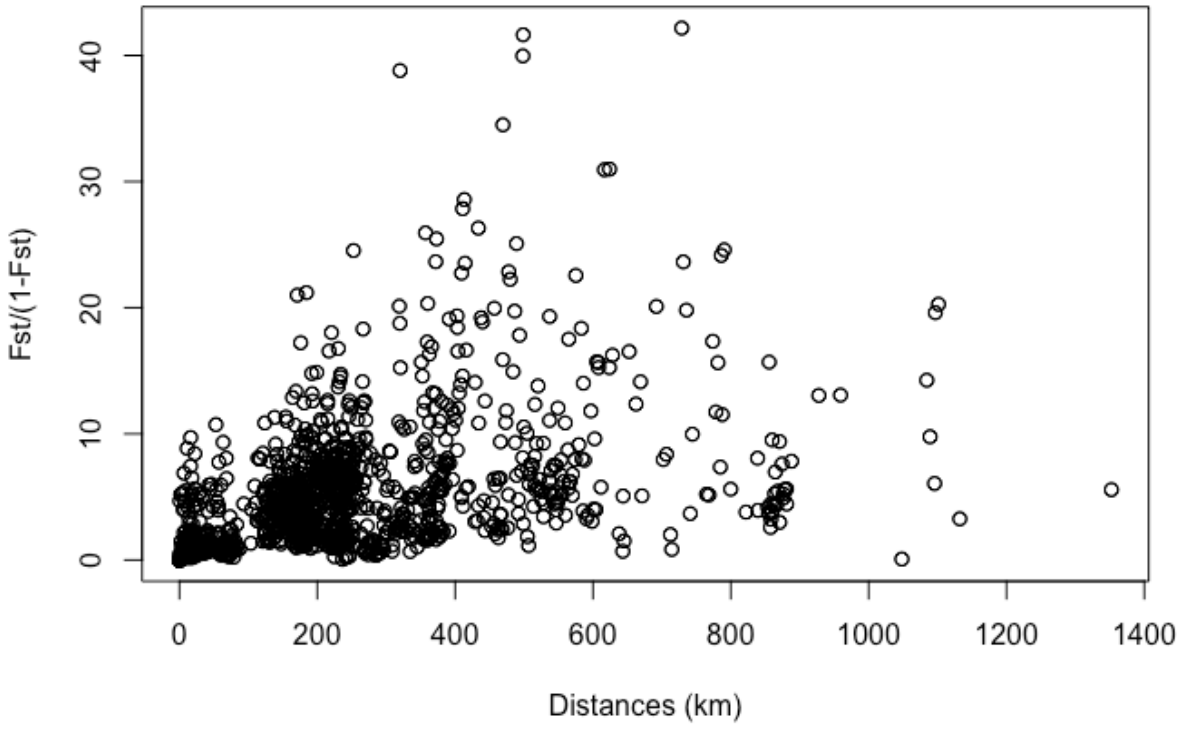

Figure 13 Relation entre la distance génétique (F'_{st}) et la distance géographique séparant les sites à l'échelle globale.

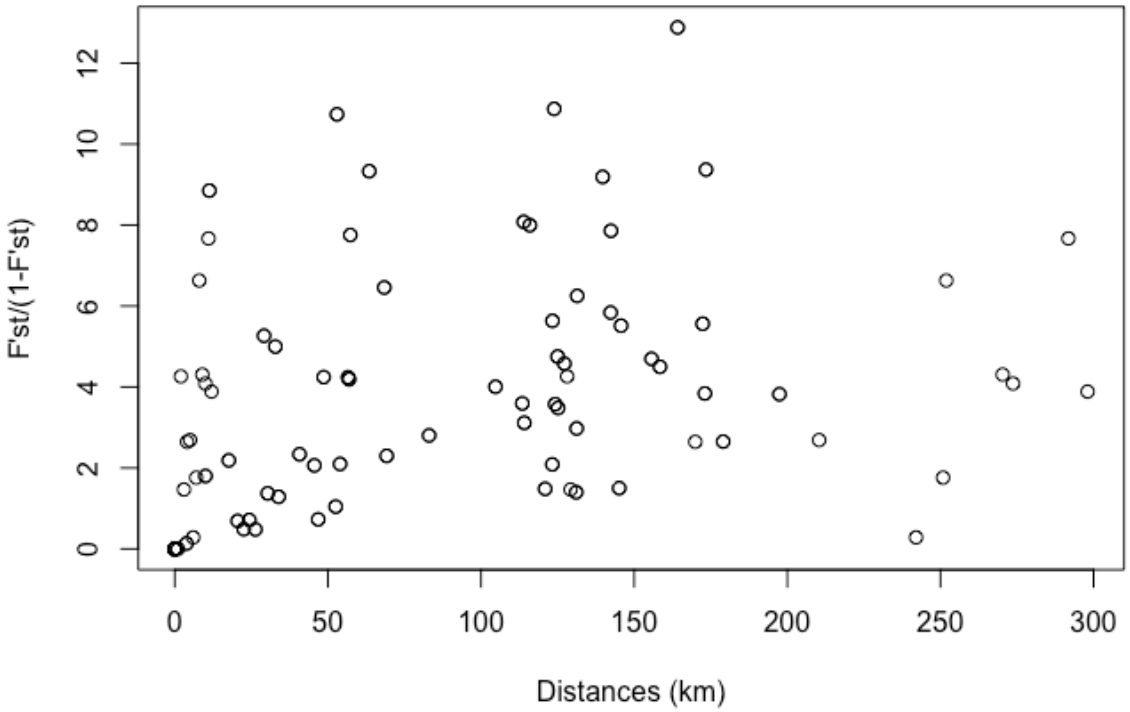

Figure 14 Relation entre la distance génétique (F'_{st}) et la distance géographique séparant les sites dans le groupe Sud-Ouest.

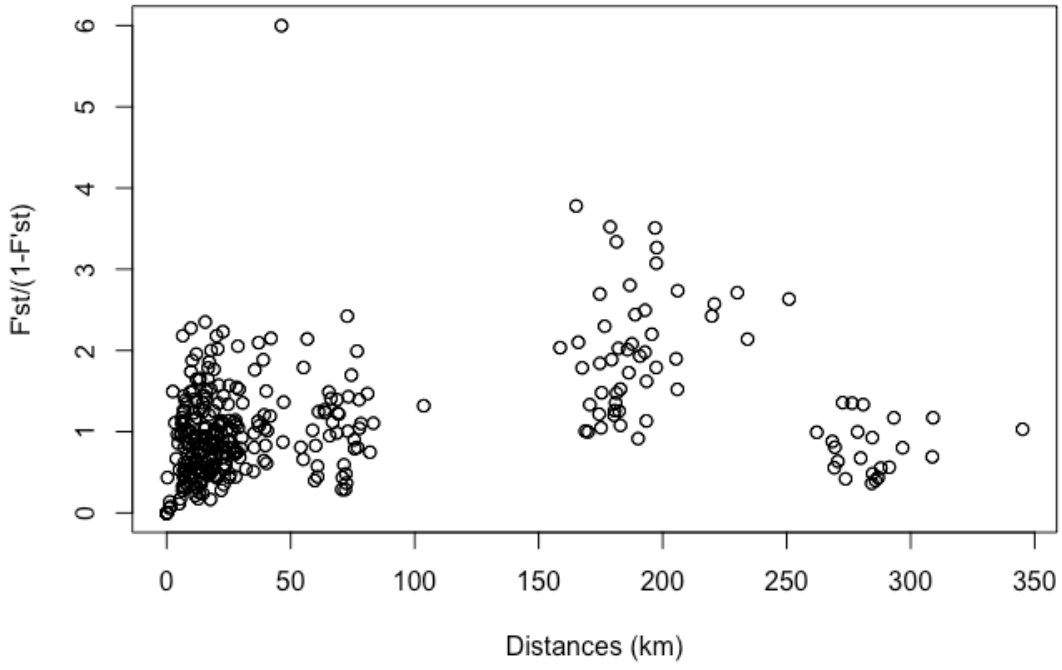

Figure 15 Relation entre la distance génétique (F'_{st}) et la distance géographique séparant les sites dans le groupe Centre.

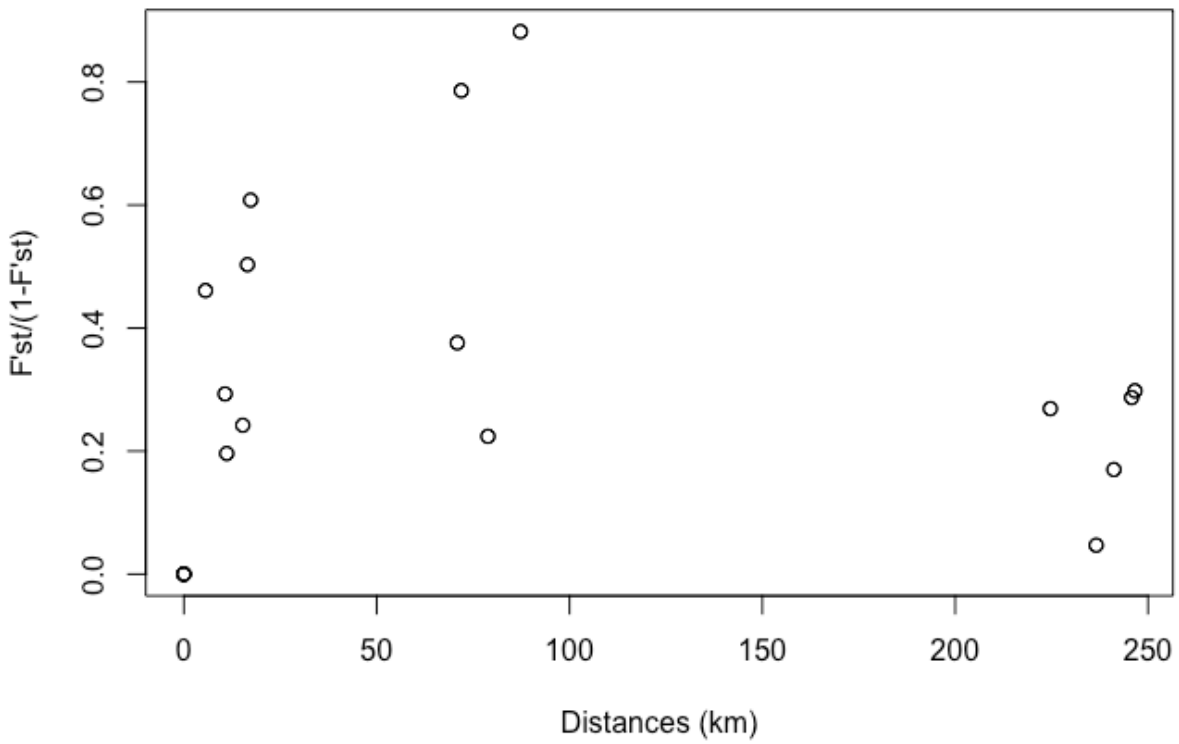

Figure 16 Relation entre la distance génétique (F'_{st}) et la distance géographique séparant les sites dans le groupe Est.

Diversité génétique

Le pourcentage de loci polymorphiques (PLP) par site s'étend de 2,71 à 49,7 (moyenne = 19,6, voir Tableau 1). Les groupes Sud-Ouest et Centre ont des valeurs de PLP nettement plus élevées que le groupe Est (17,6, 21,3 et 9,7, respectivement).

Le groupe Sud-Ouest (201 échantillons) comporte 747 loci polymorphes, dont 260 exclusifs (34,8% de loci exclusifs; voir Fig. 17). Le groupe Centre (472 échantillons) comporte 632 loci polymorphes, dont 108 exclusifs (17,1% de loci exclusifs). Le groupe Est (131 échantillons) comporte 293 loci polymorphes, dont 10 exclusifs (3,4%). 19 loci polymorphes sont partagées exclusivement entre les groupes Sud-Ouest et Est, 58, entre les groupes Est et Centre, et 262, entre les groupes Sud-Ouest et Centre. 206 loci polymorphes sont présents dans tous les groupes génétiques. Le nombre de loci polymorphes (1) dans chaque groupe génétique et (2) exclusifs à chaque groupe varie significativement de ce qui serait attendu selon une distribution aléatoire ($\rho \leq 0{,}001$ dans les deux cas). La diversité est plus élevée pour le Sud-Ouest que pour les autres groupes et plus élevée pour le Centre que pour l'Est.

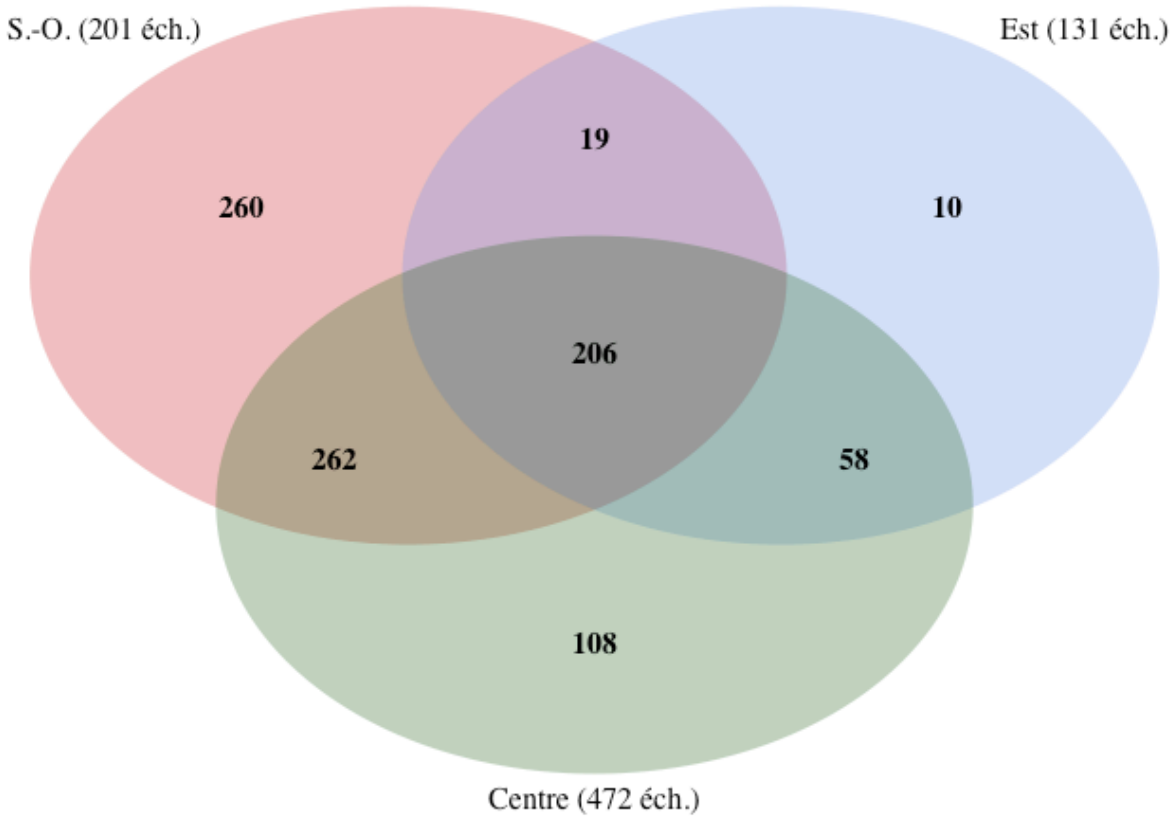

Figure 17 Diagramme de Venn du nombre de loci polymorphes au sein de chaque groupe génétique. Le nombre d'échantillons dans chaque groupe est indiqué entre parenthèses.

L'hétérozygotie observée (H_o) par site s'étend de 0,008 à 0,194 (moyenne = 0,059; voir Tableau 1 et Tableau 4). L'hétérozygotie attendue (H_e) par site s'étend de 0,006 à 0,192 (moyenne = 0,061; voir Tableau 1 et Tableau 4). H_e est significativement plus faible dans le groupe génétique Est que dans les autres (ρ = 0,002).

On observe beaucoup de variation dans la diversité au sein des groupes et des sous-groupes (Tableau 1, Tableau 4). La majorité des sites à appartenance partagée, soit OUT-1, LRT-3, LRT-4 et NYS-2, présentent une diversité élevée (> 30 PLP), ce qui correspond à ce à quoi on s'attend en cas de mélange entre différentes lignées génétiques. Toutefois, ONT-1, ONT-2 et NWB-2 (qui, rappelons-le, sont génétiquement très similaires les uns aux autres) présentent une diversité très faible. Il est à noter que certains sites à appartenance claire à l'échelle globale présentent une diversité aussi élevée que les sites à appartenance partagée susmentionnés. Dans le groupe Sud-Ouest, on retrouve des valeurs supérieures à 30 PLP dans EST-2 (sous-groupe Sud-Ouest-2) ainsi

que dans MTG-3 (sous-groupe Sud-Ouest-1) (voir Tableau 1). Dans le groupe Centre, on observe des valeurs supérieures à 30 PLP dans CPN-4 et CPN-17.

Tableau 4 Diversité génétique moyenne pour chaque groupe et sous-groupe génétique de berce au Québec et dans les régions avoisinantes.

Groupe ou sous-groupe génétique	Ho	He	PLP	Fis
Sud-Ouest	**0.062**	**0.059**	**17.6**	**-0.070**
Sud-Ouest-1	0.062	0.060	17.8	-0.042
Sud-Ouest-2	0.062	0.057	17.4	-0.097
Centre	**0.058**	**0.065**	**21.3**	**0.100**
Centre-1	0.065	0.071	23.0	0.077
Centre-2	0.049	0.057	19.5	0.126
Est	**0.019**	**0.018**	**9.7**	**-0.129**

Les F_{IS} multilocus s'étendent de -0,471 à 0,333 (moyenne = 0,002; voir Tableau 1 et Tableau 4). Ils sont positifs dans 26 des 51 sites. 35 des 51 tests de déviation de l'équilibre d'Hardy-Weinberg sont significatifs ($\rho \leq 0,05$ après correction FDR; voir Tableau 1). Il est à noter qu'un déséquilibre d'Hardy-Weinberg peut affecter le résultat des autres analyses, puisque plusieurs, comme STRUCTURE, présument que les populations sont à l'équilibre. Cela dit, la PCA n'a pas de telles présuppositions et révèle la même structure génétique que STRUCTURE. La moyenne des F_{IS} est positive dans le groupe Centre, mais négative dans les groupes Sud-Ouest et Est.

Chapitre 4 - Discussion

Structure génétique des sites de berce au Québec

Les analyses de similarité utilisées identifient clairement trois groupes distincts et fortement différenciés parmi les sites d'invasion de berce au Québec. Elles divisent globalement le Québec en trois régions présentant une appartenance génotypique différente : le Sud-Ouest du Québec, le Centre du Québec (région de la Capitale-Nationale et alentours) et l'Est du Québec (Bas-Saint-Laurent). Cette structure génétique est reflétée dans les F'_{ST}. À l'échelle globale, la majorité des sites présentent une appartenance unique et uniforme parmi leurs échantillons. Il ne semble pas y avoir beaucoup d'échanges génétiques entre les différentes lignées québécoises, à l'exception de trois sites québécois et de quatre sites des régions avoisinantes. De plus, l'analyse du polymorphisme des différents groupes révèle que chaque groupe présente des loci polymorphes exclusifs, signe de trois introductions indépendantes. Cela dit, seuls 3% des loci du groupe Est lui sont exclusifs. Étant donné l'erreur d'échantillonnage (il est improbable que toute la diversité de chaque site ait été échantillonnée), il est possible que le groupe Est soit le résultat d'une introduction secondaire (puits potentiel). Le groupe Sud-Ouest présentant le plus grand nombre de loci exclusifs, il pourrait être une source potentielle. Si le groupe Est était le résultat d'une introduction secondaire à partir du groupe Sud-Ouest, on s'attendrait à ce que ces deux groupes partagent un grand nombre de loci exclusifs. Or, le groupe Est partage trois fois plus de loci exclusifs avec le groupe Centre qu'avec le groupe Sud-Ouest. Il demeure donc vraisemblable que la berce ait été introduite au Québec lors de trois évènements indépendants et que le groupe génétique Est présente simplement une diversité très faible.

Des introductions multiples de berce ont également été inférées par Walker et al. (2003), Henry et al. (2009) ainsi que Niinikoski et Korpelainen (2015). Ces chercheurs ont observé des F_{ST} par paires élevés entre les sites de berce étudiées en Europe. Leur estimé moyen de différenciation entre les sites (respectivement F_{ST} = 0,24 et 0,315 pour l'ADN nucléaire) est toutefois plus bas que ce qui est observé au Québec (F_{ST} = 0,572). Il est difficile de comparer la valeur absolue de F_{ST} obtenus à l'aide de marqueurs multialléliques (microsatellites) versus des marqueurs bialléliques (SNPs), mais on s'attend à obtenir des valeurs plus faibles avec des microsatellites qu'avec des SNPs, tel qu'observé (Defaveri et al. 2013, Jakobsson et al. 2013). De plus, l'échelle géographique d'échantillonnage au

Québec est considérablement plus grande que celle étudiée par les auteurs précédents, ce qui pourrait contribuer à expliquer la forte différenciation qu'on retrouve parmi les échantillons. Walker et al. (2003), Henry et al. (2009) ainsi que Niinikoski et Korpelainen (2015) suggèrent que la forte différenciation entre les populations pourrait avoir résulté des hauts taux d'autofécondation dans l'aire introduite. La présence de F_{IS} positifs dans près de la moitié des sites étudiés au Québec et dans les régions avoisinantes concorde avec cette interprétation. On observe particulièrement de la consanguinité dans le groupe Centre. Cela dit, les groupes Sud-Ouest et Est présentent un grand nombre de F_{IS} négatifs. On y retrouve manifestement un appariement préférentiel entre des individus différenciés. Ce phénomène est inattendu et difficile à s'expliquer chez une espèce végétale.

Les trois sites historiques échantillonnés à Québec se regroupent avec le groupe Centre. La PCA révèle qu'ils n'ont pas une composition différente de celle des sites contemporains. L'introduction (vraisemblablement anthropique, puisqu'on l'a retrouvée dans des jardins) de la berce à la fin des années 1970 est donc possiblement à l'origine des populations que l'on retrouve de nos jours dans la région.

Patrons de dissémination entre le Québec et les régions avoisinantes

Les sites de berce présents au Québec et dans les régions avoisinantes pourraient (1) avoir une origine commune, (2) être à l'origine l'un de l'autre ou (3) ne pas présenter de lien. Aucune des analyses de similarité (STRUCTURE, K-means, PCA) et de différenciation (F'_{ST}) ne regroupe des sites hors-Québec ensemble à part des sites québécois; ils sont formés des mêmes lignées génétiques. Il est donc peu probable qu'ils ne présentent pas de lien. La similarité génétique observée entre les sites de ces régions et ceux du Québec indique que la structure génétique de la berce ne reflète pas nécessairement les frontières géographiques anthropiques. Lorsque possible, il pourrait donc être bénéfique de travailler en collaboration avec les gestionnaires des régions avoisinantes.

L'appartenance mixte de la plupart des sites hors-Québec complique la comparaison de leur diversité à celle des sites québécois. NWB-1 présente une diversité génétique inférieure à celle de tous les sites du Bas-Saint-Laurent avec lesquels il se regroupe, tel qu'attendu à la suite de goulots d'étranglement. Ce résultat concorde avec les témoignages citoyens, qui laissent croire que ce site

pourrait provenir du Bas-Saint-Laurent. Le Québec semble donc avoir envahi le Nouveau-Brunswick, ce qui n'écarte pas la possibilité que l'on y retrouve d'autres souches de berce. Pour leur part, NYS-2 et OUT-1, qui se regroupent avec les sites du Sud-Ouest sur la PCA, présentent une diversité très élevée (PLP = 38,2 et 50,0, respectivement). Ce sont des sites mixtes, mais leur appartenance forte au groupe Sud-Ouest, particulièrement dans la PCA, suggère qu'il soit à leur origine. NYS-2 s'étant établi relativement récemment, il est probable que le groupe Sud-Ouest ait conquis une zone excentrique de l'État de New York.

Évidence d'évènements fondateurs dans les populations introduites au Québec

Au Québec, la variation génétique est particulièrement faible dans le groupe génétique Est, qui comprend peu de marqueurs polymorphes et présente une diversité significativement plus basse que les deux autres groupes. Étant donné l'éloignement géographique de la région occupée par cette lignée, il est possible qu'un très petit nombre d'individus fondateurs soit à l'origine des populations actuelles et que des goulots d'étranglement soient à l'origine de leur faible diversité. Ce scénario est particulièrement vraisemblable dans le cas d'introductions anthropiques, surtout involontaires : il est peu probable qu'un grand nombre de graines sont transporté par accident.

Il est fréquent d'observer des niveaux de diversité génétique réduits dans l'aire introduite d'espèce envahissantes, particulièrement chez les espèces capables d'autofécondation (Novak et Welfley 1997, Amsellem et al. 2000). Par exemple, *Rubus alceifolius*, une espèce d'herbe envahissante capable d'autofécondation, présente une forte diversité dans ses populations indigènes d'Asie, mais une variation significativement réduite dans les îles de l'océan Indien, où elle a été introduite. Des résultats similaires ont été rapportés pour la colonisation d'autres espèces (e.g. Novak et Mack 1993, Merila et al. 1996, Neuffer et Hurka 1999, Young et Murray 2000). C'est le phénomène que Henry et al. (2009) ont observé chez les populations suisses de berce : les sites introduits présentaient une diversité génétique considérablement plus faible que les populations caucasiennes. Walker et al. (2003) ainsi que Niinikoski et Korpelainen (2015) ont toutefois observé un maintien de la variation génétique dans la plupart des populations envahissantes étudiées, ce qu'ils attribuent à la présence d'introductions multiples dans l'aire étudiée. Ces trois études mettent en évidence des taux d'hétérozygotie nettement plus élevés que ce que nous avons observé au Québec, alors que notre

aire d'étude est beaucoup plus grande que les leurs. Cela dit, le type et le nombre de marqueurs utilisés peuvent influencer ces résultats : on s'attend à une hétérozygotie plus faibles avec des SNPs qu'avec des marqueurs microsatellites, ce qui concorde avec les résultats obtenus (Jakobsson et al. 2013).

Évidence de dissémination naturelle et de dissémination anthropique sur de courtes distances

On observe un patron d'isolation par la distance à l'échelle globale, conformément à ce qui est attendu en cas de dissémination naturelle ou anthropique de proche en proche. Ce patron est également présent à l'intérieur du groupe Sud-Ouest. La dissémination naturelle et/ou la dissémination anthropique sur de courtes distances semblent donc être à l'origine d'une bonne partie de la structure géographique de la berce à l'échelle Québec et dans le groupe Sud-Ouest. Il est important de noter qu'il est difficile de distinguer l'effet de ces deux modes de dissémination. Ce patron n'est toutefois pas présent dans les groupes Centre et Est, ce qui suggère que la dissémination anthropique (surtout volontaire) y joue un rôle important.

La proximité génétique entre les sites appartenant aux différents groupes génétiques apporte un soutien tangible à l'hypothèse selon laquelle la dissémination anthropique de proche en proche joue un rôle important dans la dissémination de la berce au Québec. En effet, des frontières géographiques claires séparent les différentes lignées de berce présentes au Québec. Étant donné la proximité géographique entre les sites périphériques des groupes Sud-Ouest et Centre, on aurait pu s'attendre à retrouver des sites présentant une appartenance mixte entre eux, ce qui n'est pas le cas. Aucune barrière topographique ne semble à l'origine de cette séparation. Cela dit, le fleuve Saint-Laurent ne semble pas nuire à la dissémination de la berce au Québec, tel qu'illustré par le fait que les groupes Sud-Ouest et Centre regroupent tous deux des sites de part et d'autre du cours d'eau. Les frontières géographiques entre les lignées génétiques pourraient être dues l'activité anthropique. Il est possible que des corridors d'activité humaine que nous n'avons pas été en mesure d'identifier (par exemple, l'orientation culturelle autour de certains centres urbains) limitent géographiquement l'expansion de l'aire occupée par chaque lignée.

La dissémination anthropique (involontaire comme volontaire) jouerait logiquement un rôle plus important dans les zones densément peuplées par l'humain. Or, le groupe Centre se trouve dans une zone urbaine, contrairement au groupe Sud-Ouest. Cela concorde avec le fait qu'on observe un patron d'isolation par la distance seulement Ce contraste pourrait expliquer le fait qu'on observe une hétérozygotie moyenne similaire dans les groupes Centre et Sud-Ouest, malgré le fait que le groupe Sud-Ouest présente un polymorphisme global et exclusif beaucoup plus élevés que le groupe Centre. Ce dernier correspond en effet à une zone urbaine densément peuplée, tandis que les sites du Sud-Ouest se trouvent à la campagne, où les voies de dissémination anthropique se font plus rares et où les sites sont géographiquement plus éloignés les uns des autres. De plus, les sous-groupes du Sud-Ouest sont clairement différenciés l'un de l'autre sur la PCA, tandis que le groupe Centre est beaucoup plus dense. De la même façon, le groupe Sud-Ouest présente des F'_{ST} plus élevés que ceux du groupe Centre. Henry et al. (2009) ont conclu à la présence de dissémination anthropique involontaire après avoir observé de la similarité génétique entre les sites de berce présents le long de routes dans les Alpes suisses. Bien que nous n'ayons pas été en mesure d'identifier des corridors de dissémination anthropique précis, il est possible qu'une dynamique similaire contribue au maintien du flux génique dans le groupe Centre. Il est toutefois difficile de distinguer la dissémination anthropique involontaire de la dissémination naturelle en l'absence témoignages citoyens, puisque ces deux types de dissémination peuvent produire un patron d'isolation par la distance.

Il est connu que les routes et autres corridors d'activité anthropique permettent à plusieurs espèces envahissantes de relier différents milieux et d'augmenter la pression en propagules qui y est exercée (Findlay et Bourdages 2000, Garnier et al. 2008). Les conditions biotiques et abiotiques dans ces environnements peuvent favoriser les espèces tolérantes au stress ou influencer la compétition entre les espèces (Greenberg et al. 1992, Grant et al. 2007, Arteaga et al. 2009). Ils abritent donc souvent des niches écologiques prêtes à être exploitées et dont les espèces envahissantes profitent lorsque l'humain les y amène de façon involontaire. Au Québec, on a observé ce phénomène chez le roseau commun, qui est très présent au bord des autoroutes (Lavoie et al. 2003, Brisson et al. 2010). Étant donné qu'aucun herbicide n'est homologué au Canada pour usage en milieu humide, la méthode de contrôle du roseau la plus prometteuse consiste à planter des espèces qui lui font compétition afin de bloquer la germination des graines (Le Groupe Phragmites 2012, Lavoie et al. 2013a). Teasdale

(2017) a identifié des espèces pouvant être utilisées pour former un couvert végétal inhibant la croissance de la berce. Il pourrait être judicieux d'appliquer cette stratégie de prévention dans la région de la Capitale-Nationale, particulièrement dans les sites présentant la plus forte diversité. Dans les sites contemporains, on observe par exemple une particulièrement forte diversité (PLP > 30) dans CPN-4 et dans CPN-17. On pourrait ainsi limiter le flux génique dans le groupe du Centre, qui est à l'origine de multiples évènements de dissémination anthropique volontaire sur de longues distances.

Évidence d'évènements de dissémination anthropique volontaire sur de longues distances

On observe plusieurs cas de dissémination anthropique sur de longues distances, soit sur plusieurs kilomètres, voire centaines de kilomètres. Les groupes Centre et Est comprennent des sites satellites génétiquement proches des autres, mais géographiquement très éloignés d'eux. Les témoignages récoltés sur le terrain notent que plusieurs de ces sites satellites (ex.: CPN-10, BSL-5 et, avec un peu plus de différenciation génétique, SAG-1 et SAG-2), ont été plantés délibérément, ce qui met en relief le rôle important que joue la dissémination anthropique volontaire dans la colonisation de nouvelles régions géographiques par la berce. Bien sûr, on retrouve de la dissémination naturelle dans les populations de berce du Québec. Par contre, le vent et l'eau ne lui permettent de parcourir que quelques mètres ou kilomètres à la fois. La dissémination volontaire semble jouer un plus grand rôle dans l'expansion de l'aire envahie par la berce, puisque chaque évènement de dissémination volontaire peut lui permettre de coloniser une région à laquelle elle aurait pris des décennies à parvenir par dissémination naturelle. C'est par exemple ce qui s'est produit lorsque des graines issues de sites de la Capitale-Nationale ont donné naissance à des sites au Saguenay et au Bas-Saint-Laurent (historique supporté par les observations directes, puisque ces sites satellites sont nés dans les dernières décennies, tandis que la Capitale-Nationale est colonisée depuis la fin des années 1970). L'impact de la dissémination anthropique volontaire sur la phase d'expansion d'une invasion biologique a entre autres été étudiée au parc national Kruger. Des chercheurs ont déterminé que certaines espèces envahissantes végétales continuent d'être disséminées pour leur intérêt ornemental (Foxcroft et al. 2008). Il est capital de continuer à sensibiliser la population à l'impact de la berce, car la dissémination anthropique lui permet de coloniser le Québec beaucoup plus rapidement que la dissémination naturelle à elle seule.

Les sites hors-Québec comprennent aussi plusieurs exemples de dissémination anthropique sur de longues distances. La forte proximité génétique entre les sites ontariens et NWB-2 (e.g. F'_{ST} = 0,068 entre ONT-2 et NWB-2), qui se trouvent aux extrêmes géographiques de l'échantillonnage, témoigne d'un ou plusieurs évènements de dissémination anthropique volontaire sur de longues distances. Il en va de même pour NWB-1, qui fait partie du groupe génétique Est. Des témoignages révèlent qu'il aurait été planté à partir de graines provenant du Bas-Saint-Laurent, ce qui se reflète dans sa similarité génétique avec les sites de cette région.

La dissémination anthropique volontaire sur de longues distances est également responsable du mélange entre les différentes lignées génétiques. Des renseignements sur le mode d'arrivée de la berce ne sont disponibles que pour trois sites à appartenance partagée. Or, deux de ces derniers, soit LRT-3 et LRT-4, ont été plantés volontairement. On ne dispose pas d'information sur les autres sites à appartenance mixte, mais ils ne se situent pas non plus à la frontière des différents groupes génétiques, contrairement à ce à quoi on pourrait s'attendre en cas de dissémination naturelle à la suite d'introductions multiples. Étant donné la grande distance géographique qui les sépare des régions occupées par au moins une partie des lignées leur ayant donné naissance, il est probable qu'ils aient été amenés à leur localisation actuelle par l'humain. La dissémination anthropique sur de longues distances aurait ainsi contribué au mélange des différentes lignées en les mettant en contact et en leur permettant de se croiser.

L'hybridation entre les lignées issues d'introduction multiples peut contribuer au maintien de la diversité génétique dans l'aire introduite

Les sites à appartenance génétique mixte à l'échelle globale se séparent en deux groupes aux caractéristiques différentes.

Le premier, composé des sites ontariens et de NWB-2, présente une appartenance génétique très uniforme et une diversité génétique faible. Ce ne sont pourtant pas des sites récents : ONT-1 se trouve dans la région où on a observé la berce dans l'est du Canada pour la première fois. Une telle similarité génétique entre des sites aussi géographiquement éloignés ne peut qu'être expliquée par de la dissémination anthropique volontaire.

Le deuxième groupe de sites à appartenance génétique mixte (LRT-3, LRT-4, OUT-1, NYS-2) résulte vraisemblablement de l'hybridation entre les différentes lignées de berce au Québec. Ces sites présentent une diversité génétique très élevée (PLP > 30). Ce phénomène est également observable à plus fine échelle, comme dans MTG-3, un site à appartenance partagée entre les deux sous-groupes Sud-Ouest. Il est connu que l'augmentation de diversité à la suite de l'hybridation de différentes lignées dans l'aire introduite peut conférer un avantage à une espèce envahissante en phase d'établissement ou d'expansion. La diversité génétique réduite observée dans la zone introduite peut en effet limiter le succès d'une invasion, puisque l'espèce ne possède pas suffisamment de variation génétique pour qu'aient lieu les adaptations requises par les pressions de sélection de son nouvel environnement (Suarez et Tsutsui 2008, Okada et al. 2009). La présence de flux génique entre des lignées introduites de façon indépendante permet toutefois de rétablir une partie de la variation génétique présente dans les populations indigènes (Carlton 1996, Lockwood et al. 2005, Facon et al. 2008, Prentis et al. 2008, Wilson et al. 2009). C'est par exemple ce qui s'est produit chez le cerisier noir, qui a été introduit en Europe à de multiples reprises pour son intérêt ornemental. Pairon et al. (2010) ont seulement observé des évidences de goulots d'étranglement en marge de l'aire envahie par cette espèce, dans les sites les plus récemment formés. Le flux génique semble avoir contribué à maintenir la diversité génétique au sein des populations introduites, leur conférant la capacité d'adaptation nécessaire à leur entrée rapide en phase de croissance exponentielle. Henry et al. (2009) supputent que l'hybridation des différentes lignées de berce dans les Alpes suisses pourrait contribuer à augmenter le succès de son invasion. Ils recommandent donc de concentrer les efforts de contrôle de l'invasion dans la sensibilisation de la population afin de limiter la dissémination volontaire de la berce pour son intérêt ornemental. Ils espèrent ainsi que les gestionnaires parviennent à éradiquer la plante avant que les différentes lignées ne s'hybrident. Une telle stratégie semble appropriée à la situation québécoise, puisque des évènements de dissémination anthropique sur de longues distances semblent avoir mené à l'augmentation de la diversité génétique dans certains sites. Niinikoski et Korpelainen (2015) effectuent d'ailleurs des recommandations similaires.

Chapitre 5 - Conclusion

L'objectif général de ce mémoire était d'effectuer une étude génétique de l'invasion de la berce du Caucase en Amérique du Nord. Deux objectifs spécifiques ont été formulés : (1) inférer les schémas d'invasion de la berce au Québec et dans les régions avoisinantes; (2) distinguer le rôle de la dissémination anthropique versus naturelle dans la répartition de la berce dans ces milieux. Des données génétiques obtenues en laboratoire à partir d'échantillons prélevés dans différentes populations naturelles ont permis d'inférer la structure génétique de la berce dans la province. Nos résultats indiquent que trois populations sources d'origine différente se sont probablement établies au Québec et ont par la suite envahi le territoire de façon indépendante.

Les analyses de similarité génétique (STRUCTURE, K-means, PCA) ont permis de démontrer la différence génétique entre les individus du Sud-Ouest, du Centre (Capitale-Nationale et environs) et de l'Est (Bas-Saint-Laurent) du Québec. La lignée de l'Est, présente une diversité génétique réduite et semble influencée par l'action des goulots d'étranglement. On suspecte que la forte distance géographique séparant les sites du Sud-Ouest favorise leur différenciation génétique, tandis que la dissémination anthropique involontaire maintient le flux génique dans le groupe du Centre. La dissémination anthropique volontaire est à l'origine de la colonisation de multiples régions éloignées.

Cette étude démontre qu'il est essentiel d'adapter nos stratégies de gestion afin de répartir les efforts de contrôle parmi les différentes lignées génétiques identifiées au Québec. Il semble particulièrement capital d'éviter l'hybridation entre les différentes lignées, qui mène à une augmentation de diversité qui pourrait éventuellement faciliter l'expansion de l'aire de répartition de la berce. Il est également important de continuer les efforts de sensibilisation auprès de la population, puisque l'utilisation de la berce pour son intérêt ornemental lui permet d'accéder beaucoup plus rapidement à des régions géographiques éloignées. Il pourrait aussi être envisagé de mettre en place des mesures préventives permettant de limiter la dissémination de l'espèce dans les aires à forte activité anthropique.

À ce jour, le présent projet de recherche constitue la seule étude concernant la génétique des populations de berce en Amérique du Nord. Il s'agit également de la seule étude sur cette espèce faisant appel à plus d'un millier de marqueurs SNPs distribués dans l'ensemble du génome de l'espèce. En effet, les deux études réalisées précédemment sur la dynamique des populations de

berce utilisaient des marqueurs microsatellites. De plus, ce projet s'intéresse à une échelle géographique beaucoup plus grande que celle qui avait été étudiée auparavant. On sait maintenant qu'il est possible de discerner la structure génétique de la berce à relativement grande échelle.

Notre étude offre d'intéressantes pistes pour le contrôle et l'éradication de la berce. Maintenant qu'on dispose d'une caractérisation génétique de marqueurs répartis dans le génome de façon aléatoire, il serait intéressant d'étudier l'impact de la sélection naturelle sur les populations québécoises de berce. On pourrait par exemple déterminer si on y trouve des loci sous sélection et étudier comment ils se distribuent parmi les échantillons. Des études ultérieures pourraient également effectuer la caractérisation phénotypique des différents sites et mettre leurs résultats en relation avec ceux obtenus dans le présent projet. Il serait ainsi possible de déterminer si des propriétés phénotypiques contribuent à structurer les populations de berce au Québec et, éventuellement, d'adapter les mesures de gestion en conséquence. Une récente étude a par exemple identifié des variations régionales dans la concentration en composés toxiques de la berce (Gandrieau 2017). Il serait intéressant de combiner les données chimiques et environnementales aux données génétiques afin de déterminer si elles sont liées.

Bibliographie

Aguilera, A. G., P. Alpert, J. S. Dukes, et R. Harrington. 2010. Impacts of the invasive plant Fallopia japonica (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. Biological Invasions 12:1243-1252.

Amsellem, L., J. L. Noyer, M. Hossaert-McKey, et T. Le Bourgeois. 2000. Comparison of genetic diversity of the invasive weed Rubus alceifolius Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction , using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. Molecular Ecology 9:443-455.

Anderson, C. S., S. Prange, et H. L. Gibbs. 2015. Origin and genetic structure of a recovering bobcat (Lynx rufus) population. Canadian Journal of Zoology 899:889-899.

Arca, M., F. Mougel, T. Guillemaud, S. Dupas, Q. Rome, A. Perrard, F. Muller, A. Fossoud, C. Capdevielle-Dulac, M. Torres-Leguizamon, X. X. Chen, J. L. Tan, C. Jung, C. Villemant, G. Arnold, et J.-F. Silvain. 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, Vespa velutina, in Europe. Biological Invasions 17:2357-2371.

Arteaga, M. A., Æ. J. D. Delgado, M. Ferna, et O. Æ. Jose. 2009. How do alien plants distribute along roads on oceanic islands ? A case study in Tenerife, Canary Islands. Biologic 11:1071-1086.

Balanya, J., C. Segarra, A. Prevosti, et L. Serra. 1994. Colonization of America by Drosophila subobscura: the founder event and a rapid expansion. Journal of Heredity 85:427-432.

Benestan, L., T. Gosselin, C. Perrier, B. Sainte-Marie, R. Rochette, et L. Bernatchez. 2015. RAD genotyping reveals fine-scale genetic structuring and provides powerful population assignment in a widely distributed marine species, the American lobster (Homarus americanus). Molecular Ecology 24:3299-3315.

Benjamini, Y., et Y. Hochberg. 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological) 57:289-300.

Blackburn, T. M., J. L. Lockwood, et P. Cassey. 2015. The influence of numbers on invasion success. Molecular Ecology 24:1942-1953.

Blossey, T. J. S. and B. 2015. An Evaluation of Mechanisms Preventing Growth and Survival of Two Native Species in Invasive Bohemian Knotweed (Fallopia × bohemica , Polygonaceae). American Journal of Botany 94:776-783.

Bock, D. G., C. Caseys, R. D. Cousens, M. A. Hahn, S. M. Heredia, S. Hübner, K. G. Turner, K. D. Whitney, et L. H. Rieseberg. 2015. What we still don't know about invasion genetics. Molecular Ecology 24:2277-2297.

Boissin, E., B. Hurley, M. J. Wingfield, R. Vasaitis, J. Stenlid, C. Davis, P. De Groot, R. Ahumada, A. Carnegie, A. Goldarazena, P. Klasmer, B. Wermelinger, et B. Slippers. 2012. Retracing the routes of introduction of invasive species: The case of the Sirex noctilio woodwasp. Molecular Ecology 21:5728-5744.

Bolger, A. M., M. Lohse, et B. Usadel. 2014. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. Bioinformatics 30:2114-2120.

Bradbury, P. J., Z. Zhang, D. E. Kroon, T. M. Casstevens, Y. Ramdoss, et E. S. Buckler. 2007. TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. Bioinformatics 23:2633-2635.

Brisson, J., S. de Blois, et C. Lavoie. 2010. Roadside as Invasion Pathway for Common Reed (Phragmites australis). Invasive Plant Science and Management 3:506-514.

Brown, A. H. D., et J. J. Burdon. 1987. No mating systems and colonizing success in plants. Pages 115-131*dans* A. J. Gray, M. J. Crawley, et P. J. Edwards, éditeurs.Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Okford, Royaume-Uni.

Caffrey, J. M. 1999. Phenology and long-term control of Heracleum mantegazzianum. Hydrobiologia 415:223-228.

Caliński, T., et J. Harabasz. 1974. Communications in Statistics: A dendrite method for cluster analysis. Communications in Statistics 3:1-27.

Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. Biological Conservation 78:97-106.

Carroll, S. P., J. E. Loye, H. Dingle, M. Mathieson, T. R. Famula, et M. P. Zalucki. 2005. And the beak shall inherit - Evolution in response to invasion. Ecology Letters 8:944-951.

Ciosi, M., N. J. Miller, K. S. Kim, R. Giordano, a. Estoup, et T. Guillemaud. 2008. Invasion of Europe by the western corn rootworm, Diabrotica virgifera virgifera: Multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. Molecular Ecology 17:3614-3627.

Clegg, L. M., et J. Grace. 1974. The distribution of Heracleum mantegazzianum Somm. & Levier near Edinburgh. Trans. Bot. Soc. Edinburgh:223-229.

Clegg, S. M., S. M. Degnan, C. Moritz, A. Estoup, J. Kikkawa, et I. P. F. Owens. 2002. Microevolution

in island forms: The roles of drift and directional selection in morphological divergence of a passerine bird. Evolution 56:2090-2099.

Culley, T. M., et N. A. Hardiman. 2007. The Beginning of a New Invasive Plant: A History of the Ornamental Callery Pear in the United States. BioScience 57:956.

D'Antonio, C. M., et S. E. Hobbie. 2005. Plant Species Effects on Ecosystem Processes. Pages 65-84Species Invasions - Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography.

Danecek, P., A. Auton, G. Abecasis, C. A. Albers, E. Banks, M. A. DePristo, R. E. Handsaker, G. Lunter, G. T. Marth, S. T. Sherry, G. McVean, et R. Durbin. 2011. The variant call format and VCFtools. Bioinformatics 27:2156-2158.

Darling, J. a., M. J. Bagley, J. Roman, C. K. Tepolt, et J. B. Geller. 2008. Genetic patterns across multiple introductions of the globally invasive crab genus Carcinus. Molecular Ecology 17:4992-5007.

Davis, M. A., J. P. Grime, et K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. Journal of Ecology 88:528-534.

Defaveri, J., H. Viitaniemi, E. Leder, et J. Merilä. 2013. Characterizing genic and nongenic molecular markers: Comparison of microsatellites and SNPs. Molecular Ecology Resources 13:377-392.

Dieni, A., J. Brodeur, et J. Turgeon. 2016. Reconstructing the invasion history of the lily leaf beetle, Lilioceris lilii, in North America. Biological Invasions 18:31-44.

Dlugosch, K. M., et I. M. Parker. 2008. Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. Molecular Ecology 17:431-449.

Dostál, P., J. Müllerová, P. Pyšek, J. Pergl, et T. Klinerová. 2013. The impact of an invasive plant changes over time. Ecology Letters 16:1277-1284.

Dullinger, S., F. Essl, W. Rabitsch, K.-H. Erb, S. Gingrich, H. Haberl, K. Hülber, V. Jarosík, F. Krausmann, I. Kühn, J. Pergl, P. Pysek, et P. E. Hulme. 2013. Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110:7342-7.

Earl, D. A., et M. Bridgett. 2012. STRUCTURE HARVESTER : a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method:359-361.

Elton, C. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen.

Eriksen, R. L., J. L. Hierro, Ö. Eren, K. Andonian, K. Török, P. I. Becerra, D. Montesinos, L. Khetsuriani, A. Diaconu, et R. Kesseli. 2014. Dispersal Pathways and Genetic Differentiation among Worldwide Populations of the Invasive Weed Centaurea solstitialis L. (Asteraceae). Plos One:In press.

Estoup, A., et T. Guillemaud. 2010. Reconstructing routes of invasion using genetic data: Why, how and so what? Molecular Ecology 19:4113-4130.

Evanno, G., S. Regnaut, et J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. Molecular Ecology 14:2611-2620.

Facon, B., J. P. Pointier, P. Jarne, V. Sarda, et P. David. 2008. High Genetic Variance in Life-History Strategies within Invasive Populations by Way of Multiple Introductions. Current Biology 18:363-367.

Findlay, C. S., et J. Bourdages. 2000. Response Time of Wetland Biodiversity to Road Construction on Adjacent Lands. Conservation Biology 14:86-94.

Foxcroft, L. C., Æ. D. M. Richardson, et J. R. U. Wilson. 2008. Ornamental Plants as Invasive Aliens: Problems and Solutions in Kruger National Park, South Africa. Environmental Management 41:32-51.

Fulton, T. M., J. Chunwongse, et S. D. Tanksley. 1995. Microprep protocol for extraction of DNA from tomato and other herbaceous plants. Plant Molecular Biology Reporter 13:207-209.

Gandrieau, S. 2017. Étude des variations régionales de la composition et de la concentration en furanocoumarines de la berce du Caucase (Heracleum mantegazzianum) au Québec. Université du Québec à Chicoutimi.

Garnier, A., S. Pivard, et J. Lecomte. 2008. Measuring and modelling anthropogenic secondary seed dispersal along roadverges for feral oilseed rape. Basic and Applied Ecology 9:533-541.

Gaubert, P., I. Del Cerro, A. Centeno-Cuadros, F. Palomares, P. Fournier, C. Fonseca, J.-P. Paillat, et J. A. Godoy. 2015. Tracing historical introductions in the Mediterranean Basin: the success story of the common genet (Genetta genetta) in Europe. Biological Invasions:1897-1913.

Genton, B. J., J. A. Shykoff, et T. Giraud. 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, Ambrosia artemisiifolia, as a result of multiple sources of introduction. Molecular Ecology 14:4275-4285.

Ghabooli, S., T. A. Shiganova, A. Zhan, M. E. Cristescu, P. Eghtesadi-Araghi, et H. J. MacIsaac. 2011. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore Mnemiopsis leidyi in Eurasia. Biological Invasions 13:679-690.

Gilchrist, G. W., R. B. Huey, J. Balanyà, M. Pascual, et L. Serra. 2004. A time series of evolution in action: a latitudinal cline in wing size in South American Drosophila subobscura. Evolution 58:768-780.

Gillis, N. K., L. J. Walters, F. C. Fernandes, et E. A. Hoffman. 2009. Higher genetic diversity in introduced than in native populations of the mussel Mytella charruana: Evidence of population admixture at introduction sites. Diversity and Distributions 15:784-795.

Grant, E. H. C., W. H. Lowe, et F. William. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. Ecology Letters 10:165-175.

Greenberg, C. H., S. H. Crownover, et D. R. Gordon. 1992. Roadside Soils: A Corridor for Invasion of Xeric Scrub by Nonindigenous Plants. Natural Aeras Journal 17:99-110.

Grime, M. J. W. B. and J. P. 1996. An Experimental Study of Plant Community Invasibility. Ecology 77:776-790.

Grotkopp, E., M. Rejmánek, et T. L. Rost. 2002. Toward a Causal Explanation of Plant Invasiveness: Seedling Growth and Life-History Strategies of 29 Pine (Pinus) Species. The American Naturalist 159:396-419.

Le Groupe Phragmites. 2012. Le roseau envahisseur : la dynamique , l'impact et le contrôle d'une invasion d'envergure. Naturaliste Canadien 136:33-40.

Guillemaud, T., M. Ciosi, É. Lombaert, et A. Estoup. 2011. Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. Comptes Rendus - Biologies 334:237-246.

Hagenblad, J., J. Hülskötter, K. P. Acharya, J. Brunet, O. Chabrerie, S. A. O. Cousins, P. A. Dar, M. Diekmann, P. De Frenne, M. Hermy, A. Jamoneau, A. Kolb, I. Lemke, J. Plue, Z. A. Reshi, et B. J. Graae. 2015. Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species Impatiens glandulifera in Europe. BMC Genetics 16:103.

Hedrick, P. W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. Evolution; international journal of organic evolution 59:1633-1638.

Henry, P., G. Le Lay, J. Goudet, A. Guisan, S. Jahodová, et G. Besnard. 2009. Reduced genetic diversity, increased isolation and multiple introductions of invasive giant hogweed in the western Swiss Alps. Molecular Ecology 18:2819-2831.

Jahodová, S., L. Fröberg, P. Pyšek, D. Geltman, S. Trybush, et Angela Karp. 2007. Taxonomy, Identification, Genetic Relationships and Distribution of Large Heracleum Species in Europe. Page *dans* P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn, éditeurs. Ecology and

Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Jahodová, S., S. Trybush, P. Pyšek, M. Wade, et A. Karp. 2007. Invasive species of Heracleum in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. Diversity 18:99-114.

Jakobsson, M., M. D. Edge, et N. A. Rosenberg. 2013. The relationship between FST and the frequency of the most frequent allele. Genetics 193:515-528.

Jakobsson, M., et N. A. Rosenberg. 2007. CLUMPP : a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. Bioinformatics 23:1801-1806.

Jandová, K., T. Klinerová, J. Müllerová, P. Pyšek, J. Pergl, T. Cajthaml, et P. Dostál. 2014. Long-term impact of Heracleum mantegazzianum invasion on soil chemical and biological characteristics. Soil Biology and Biochemistry 68:270-278.

Joly, M., P. Bertrand, R. Y. Gbangou, M. C. White, J. Dubé, et C. Lavoie. 2011. Paving the way for invasive species: Road type and the spread of Common ragweed (Ambrosia artemisiifolia). Environmental Management 48:514-522.

Kalinowski, S. T. 2011. The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: Simulations and implications for human population structure. Heredity 106:625-632.

Kang, M., Y. M. Buckley, et A. J. Lowe. 2007. Testing the role of genetic factors across multiple independent invasions of the shrub Scotch broom (Cytisus scoparius). Molecular Ecology 16:4662-4673.

Kelager, A., J. S. Pedersen, et H. H. Bruun. 2013. Multiple introductions and no loss of genetic diversity: Invasion history of Japanese Rose, Rosa rugosa, in Europe. Biological Invasions 15:1125-1141.

van Kleunen, M., et D. M. Richardson. 2007. Invasion biology and conservation biology: time to join forces to explore the links between species traits and extinction risk and invasiveness. Progress in Physical Geography 31:447-450.

Van Kleunen, M., E. Weber, et M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters 13:235-245.

Kolar, C. S., et D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: Predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution 16:199-204.

Kopelman, N. M., J. Mayzel, M. Jakobsson, et N. A. Rosenberg. 2015. CLUMPAK : a program for

identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. Molecular Ecology Resources 15:1179-1191.

Krinke, L., L. Moravcová, P. Pyšek, V. Jarošík, J. Pergl, et I. Perglová. 2005. Seed bank of an invasive alien, <I>Heracleum mantegazzianum</I>, and its seasonal dynamics. Seed Science Research 15:239-248.

Lavoie, C., A. Albert, J. Brisson, et J. Dubé. 2013a. Do Woody Plants Prevent the Establishment of Common Reed along Highways ? Insights from Southern Quebec. Weed Society of America 6:585-592.

Lavoie, C., M. Jean, F. Delisle, et G. Letourneau. 2003. Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. Journal of Biogeography 30:537-549.

Lavoie, C., Y. Jodoin, et A. G. De Merlis. 2007. How did common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.) spread in Québec? A historical analysis using herbarium records. Journal of Biogeography 34:1751-1761.

Lavoie, C., B. Lelong, N. Blanchette-Forget, et H. Royer. 2013b. La berce du Caucase : à l'aube d'une invasion au Québec? Le Naturaliste Canadien 137:5-12.

Lockwood, J. L., P. Cassey, et T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends in Ecology and Evolution 20:223-228.

Lozier, J. D., G. K. Roderick, et N. J. Mills. 2009. Tracing the invasion history of mealy plum aphid, Hyalopterus pruni (Hemiptera: Aphididae), in North America: A population genetics approach. Biological Invasions 11:299-314.

Lu, F., A. E. Lipka, J. Glaubitz, R. Elshire, J. H. Cherney, M. D. Casler, E. S. Buckler, et D. E. Costich. 2013. Switchgrass Genomic Diversity, Ploidy, and Evolution: Novel Insights from a Network-Based SNP Discovery Protocol. PLoS Genetics 9.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, et F. A. Bazzaz. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. Ecological Applications 86:249-250.

Mallez, S., C. Castagnone, M. Espada, P. Vieira, J. D. Eisenback, M. Harrell, M. Mota, T. Aikawa, M. Akiba, H. Kosaka, P. Castagnone-Sereno, et T. Guillemaud. 2014. Worldwide invasion routes of the pinewood nematode: What can we infer from population genetics analyses? Biological Invasions:1199-1213.

Meirmans, P. G. 2006. Using the AMOVA framework to estimate a standardized genetic differentiation measure. Evolution 60:2399-2402.

Meirmans, P. G., et P. H. Van Tienderen. 2004. GENOTYPE and GENODIVE: two programs for the analysis of genetic diversity of asexual organisms. Molecular Ecology Notes 4:792-794.

Merila, J., I. M. Bjorklund, et A. J. Baker. 1996. The successful founder: genetics of introduced Carduelis chioris (greenfinch) populations in New Zealand. Heredity 77:410-422.

Meunier, G., et C. Lavoie. 2012. Roads as Corridors for Invasive Plant Species: New Evidence from Smooth Bedstraw (Galium mollugo). Invasive Plant Science and Management 5:92-100.

Moravcová, L., I. Perglová, P. Pyšek, V. Jarošík, et J. Pergl. 2005. Effects of fruit position on fruit mass and seed germination in the alien species Heracleum mantegazzianum (Apiaceae) and the implications for its invasion. Acta Oecologica 28:1-10.

Moravcová, L., P. Pysek, L. Krinke, J. Pergl, I. Perglová, et K. Thompson. 2007. Seed Germination, Dispersal and Seed Bank in Heracleum mantegazzianum. Page *dans* P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn, éditeurs. Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Moravcová, L., P. Pyšek, J. Pergl, I. Perglová, et V. Jarošík. 2006. Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species Heracleum mantegazzianum. Preslia 78:287-301.

Murrell, C., E. Gerber, C. Krebs, M. Parepa, U. Schaffner, O. Bossdorf, C. Murrell, E. Gerber, C. Krebs, M. Parepa, U. Schaffner, et O. Bossdorf. 2011. Invasive knotweed affects native plants through allelopathy. American Journal of Botany 98:38-43.

Nehrbass, N., E. Winkler, J. Müllerová, J. Pergl, P. Pyšek, et I. Perglová. 2007. A simulation model of plant invasion: Long-distance dispersal determines the pattern of spread. Biological Invasions 9:383-395.

Neuffer, B., et H. Hurka. 1999. Colonization history and introduction dynamics of Capsella bursa-pastoris (Brassicaceae) in North America: isozymes and quantitative traits:1667-1681.

Niinikoski, P., et H. Korpelainen. 2015. Population genetics of the invasive giant hogweed (Heracleum sp.) in a northern European region. Plant Ecology 216:1171-1178.

Novak, S. J., et A. Y. Welfley. 1997. Genetic Diversity in the Introduced Clonal Grass Poa bulbosa (Bulbous Bluegrass). Northwest Science 71.

Novak, S., et R. Mack. 1993. Genetic variation in Bromus tectorum (Poaceae): comparison between native and introduced populations. Heredity 71:167-176.

Ochsmann, J. 1996. Heracleum mantegazzianum Sommier & Levier (Apiaceae) in Deutschland. Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie. Feddes

Repertorium:557-595.

Okada, M., M. Lyle, et M. Jasieniuk. 2009. Inferring the introduction history of the invasive apomictic grass Cortaderia jubata using microsatellite markers. Diversity and Distributions 15:148-157.

Page, N. a, R. E. Wall, S. J. Darbyshire, et G. a Mulligan. 2006. The Biology of Invasive Alien Plants in Canada. Heracleum mantegazzianum Sommier & Levier. Canadian Journal of Plant Science 86:569-589.

Pairon, M., B. Petitpierre, M. Campbell, A. Guisan, O. Broennimann, P. V. Baret, A. L. Jacquemart, et G. Besnard. 2010. Multiple introductions boosted genetic diversity in the invasive range of black cherry (Prunus serotina; Rosaceae). Annals of Botany 105:881-890.

Pascual, M., C. F. Aquadro, V. Soto, et L. Serra. 2001. Microsatellite variation in colonizing and palearctic populations of Drosophila subobscura. Molecular Biology and Evolution 18:731-740.

Pergl, J., J. Müllerová, I. Perglová, T. Herben, et P. Pyšek. 2011. The role of long-distance seed dispersal in the local population dynamics of an invasive plant species. Diversity and Distributions 17:725-738.

Pergl, J., P. Pyšek, I. Perglová, et V. Jarošík. 2012. Low persistence of a monocarpic invasive plant in historical sites biases our perception of its actual distribution. Journal of Biogeography 39:1293-1302.

Perglová, I., J. Pergl, et P. Pyšek. 2006. Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant Heracleum mantegazzianum. Preslia 78:265-285.

Perglová, I., J. Pergl, et P. Pyšek. 2007. Reproductive Ecology of Heracleum mantegazzianum. Page *dans* P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn, éditeurs. Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Poland, J. a., P. J. Brown, M. E. Sorrells, et J. L. Jannink. 2012. Development of high-density genetic maps for barley and wheat using a novel two-enzyme genotyping-by-sequencing approach. PLoS ONE 7.

Prentis, P. J., J. R. U. Wilson, E. E. Dormontt, D. M. Richardson, et A. J. Lowe. 2008. Adaptive evolution in invasive species. Trends in Plant Science 13:288-294.

Pritchard, J. K., M. Stephens, et P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:945-959.

Pyšek, P. 1991. Heracleum mantegazzianum in the Czech Republic: Dynamics of Spreading from the Historical Perspective. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica 26:439-454.

Pyšek, P., M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn. 2007a. Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Pyšek, P., V. Jarošík, J. Müllerová, J. Pergl, et J. Wild. 2008. Comparing the rate of invasion by Heracleum mantegazzianum at continental, regional, and local scales. Diversity and Distributions 14:355-363.

Pyšek, P., J. Müllerová, et V. Jarosík. 2007b. Historical Dynamics of Heracleum mantegazzianum Invasion at Regional and Local Scales. Page *dans* P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn, éditeurs. Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Pyšek, P., et K. Prach. 1993. Plant invasions and the role of riparian habiats: a comparison of four species alien to central Europe. Journal of Biogeography 20:413-420.

Pyšek, P., et A. Pyšek. 1995. Invasion by Heracleum mantegazzianum in different habitats in the Czech Republic. Journal of Vegetation Science 6:711-718.

Pyšek, P., J. Sádlo, B. Mandák, et V. Jarosík. 2003. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: what came first to Central Europe? Oecologia 135:122-130.

Qian, H., et R. E. Ricklefs. 2006. The role of exotic species in homogenizing the North American flora. Ecology Letters 9:1293-1298.

Rejmánek, M., D. M. Richardson, S. I. Higgings, M. J. Pitcaim, et E. Grotkopp. 2005. Ecology of invasive plants: state of the art. Pages 104-161*dans* H. A. Mooney, R. M. Mack, J. A. McNeely, L. Neville, P. Schei, et J. Waage, éditeurs.Invasive Alien Species: Searching for solutions. Island Press, Washington, DC.

Rewicz, T., R. Wattier, M. Grabowski, T. Rigaud, et K. Bącela-Spychalska. 2015. Out of the Black Sea: Phylogeography of the Invasive Killer Shrimp Dikerogammarus villosus across Europe. Plos One 10:e0118121.

Rice, W. R. 1989. Analyzing Tables of Statistical Tests. Evolution 43:223-225.

Roderick, G. K., et M. Navajas. 2003. Genes in new environments: genetics and evolution in biological control. Nature reviews. Genetics 4:889-899.

Roman, J., et J. A. Darling. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. Trends in Ecology and Evolution 22:454-464.

Rosenberg, N. A. 2004. DISTRUCT : a program for the graphical display of population structure. Molecular Ecology Notes 4:137-138.

Sakata, Y., J. Itami, Y. Isagi, et T. Ohgushi. 2015. Multiple and mass introductions from limited origins: genetic diversity and structure of Solidago altissima in the native and invaded range. Journal of Plant Research 128:909-921.

Sax, D. F., et S. D. Gaines. 2003. Species diversity: From global decreases to local increases. Trends in Ecology and Evolution 18:561-566.

Sax, D. F., J. J. Stachowicz, et S. D. Gaines. 2005. Species Invasions - Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography. Sinauer Associates, Inc. Publishers, États-Unis.

Sax, Gaines, et Brown. 2002. Species Invasions Exceed Extinctions on Islands Worldwide: A Comparative Study of Plants and Birds. The American Naturalist 160:766.

Shirk, R. Y., J. L. Hamrick, C. Zhang, et S. Qiang. 2014. Patterns of genetic diversity reveal multiple introductions and recurrent founder effects during range expansion in invasive populations of Geranium carolinianum (Geraniaceae). Heredity 112:497-507.

Signorile, A. L., J. Wang, D. C. Reuman, et C. Carbone. 2016. Mixture or mosaic? Genetic patterns in UK grey squirrels support a human- mediated 'long-jump' invasion mechanism. Diversity and Distributions:1-12.

Simberloff, D. 2004. A Rising Tide of Species and Literature: A Review of Some Recent Books on Biological Invasions. BioScience 54:247-254.

Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40:81-102.

Simberloff, D., et J. R. S. Vitule. 2014. A call for an end to calls for the end of invasion biology. Oikos 123:408-413.

Suarez, A. V., et N. D. Tsutsui. 2008. The evolutionary consequences of biological invasions. Molecular Ecology 17:351-360.

Suarez, A. V, N. D. Tsutsui, D. A. Holway, et T. J. Case. 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. Biological Invasions 1:43-53.

Tatem, A. J., S. I. Hay, et D. J. Rogers. 2006. Global traffic and disease vector dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103:6242-6247.

Teasdale, V. 2017. Établissement de couverts végétaux visant à inhiber la germination, la croissance et la survie de la Berce du Caucase (Heracleum mantegazzianum). Université de Montréal.

Thiele, J., A. Otte, et R. Lutz. 2007. Ecological Needs, Habitat Preferences and Plant Communities Invaded by Heracleum mantegazzianum. Page *dans* P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, et H. P. Ravn, éditeurs. Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum).

Tiley, G. E. D., F. S. Dodd, P. M. Wade, S. Doddt, et P. M. Wadet. 1996. Heracleum mantegazzianum Sommier & Levier 84:297-319.

Trottier, N., E. Groeneveld, et C. Lavoie. 2017. Giant hogweed at its northern distribution limit in North America: Experiments for a better understanding of its dispersal dynamics along rivers. River Research and Applications:1-9.

Tsuchida, K., K. Kudô, et N. Ishiguro. 2014. Genetic structure of an introduced paper wasp, Polistes chinensis antennalis (Hymenoptera, Vespidae) in New Zealand. Molecular ecology 23:4018-34.

United States Department of Agriculture. 2015. Plants database. http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=HEMA17.

University of Connecticut. 2009. Giant Hogweed. http://www.eddmaps.org/ipane/ipanespecies/herbs/Heracleum_mantegazzianum.htm.

Valade, R., M. Kenis, A. Hernandez-Lopez, S. Augustin, N. Mari Mena, E. Magnoux, R. Rougerie, F. Lakatos, A. Roques, et C. Lopez-Vaamonde. 2009. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner Cameraria ohridella (Lepidoptera, Gracillariidae). Molecular Ecology 18:3458-70.

De Ventura, L., N. Weissert, R. Tobias, K. Kopp, et J. Jokela. 2016. Overland transport of recreational boats as a spreading vector of zebra mussel Dreissena polymorpha. Biological Invasions 18:1451-1466.

Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Mueller-Dombois, et P. A. Matson. 2017. Biological Invasion by Myrica faya Alters Ecosystem Development in Hawaii. Science 238:802-804.

Walker, N. F., P. E. Hulme, et a. R. Hoelzel. 2003. Population genetics of an invasive species, Heracleum mantegazzianum: Implications for the role of life history, demographics and independent introductions. Molecular Ecology 12:1747-1756.

Waples, R. S., et O. Gaggiotti. 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.

Wilson, J. R. U., E. E. Dormontt, P. J. Prentis, A. J. Lowe, et D. M. Richardson. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. Trends in Ecology and

Evolution 24:136-144.

Work, T. T., D. G. McCullough, J. F. Cavey, et R. Komsa. 2005. Arrival rate of nonindigenous insect species into the United States through foreign trade. Biological Invasions 7:323-332.

Xhaard, C., B. Barrès, A. Andrieux, L. Bousset, F. Halkett, et P. Frey. 2012. Disentangling the genetic origins of a plant pathogen during disease spread using an original molecular epidemiology approach. Molecular Ecology 21:2383-2398.

Young, A. G., et B. G. Murray. 2000. Genetic bottlenecks and dysgenic gene flow into re-established populations of the grassland daisy, Rutidosis leptorrhynhoides. Australian Journal of Botany 48.

Zhang, B., O. Edwards, L. Kang, et S. Fuller. 2014. A multi-genome analysis approach enables tracking of the invasion of a single Russian wheat aphid (Diuraphis noxia) clone throughout the New World. Molecular Ecology 23:1940-1951.

Zimmermann, H., P. Brandt, J. Fischer, E. Welk, et H. von Wehrden. 2014. The Human Release Hypothesis for biological invasions: human activity as a determinant of the abundance of invasive plant species. F1000Research:1-13.

Annexe 1

Tableau A1.1 Codes utilisés pour désigner les régions administratives.

Région	Code
Bas-Saint-Laurent	BSL
Capitale-Nationale	CPN
Centre-du-Québec	CDQ
Chaudière-Appalaches	CHA
Estrie	EST
Lanaudière	LND
Laurentides	LRT
Mauricie	MAU
Montérégie	MTG
Nouveau-Brunswick	NWB
État de New York	NYS
Ontario	ONT
Outaouais	OUT
Saguenay-Lac-Saint-Jean	SAG

Annexe 2

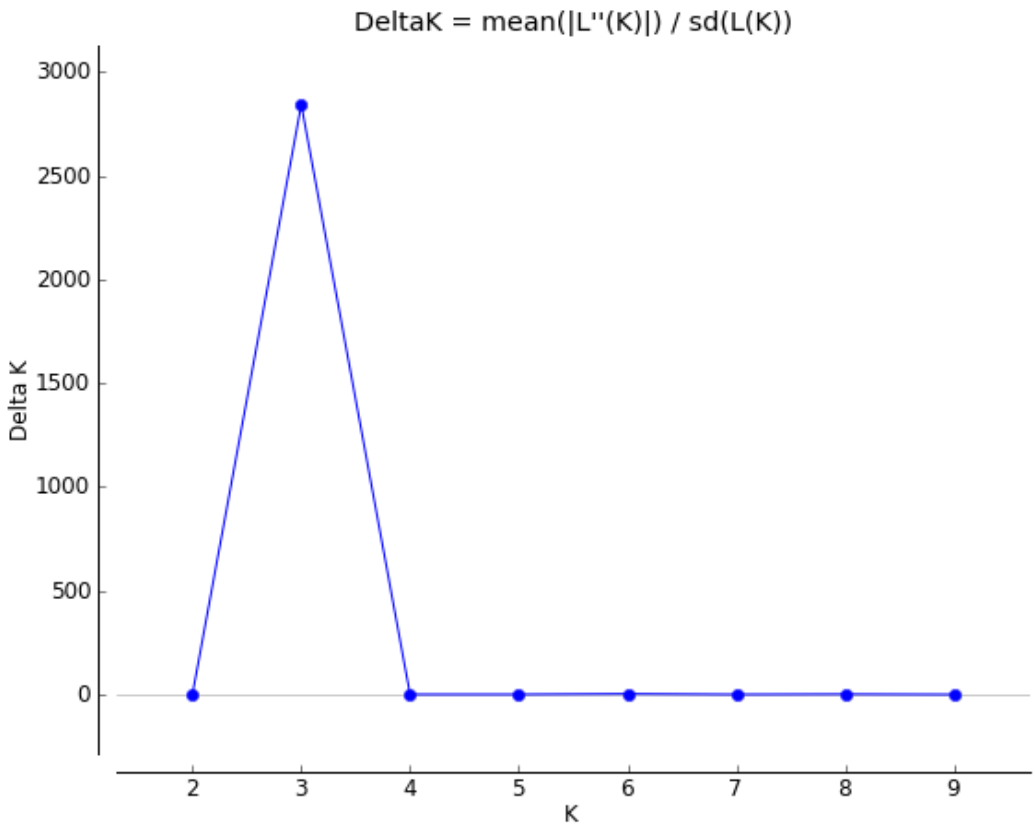

Figure A2.1 ΔK moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour l'ensemble des individus.

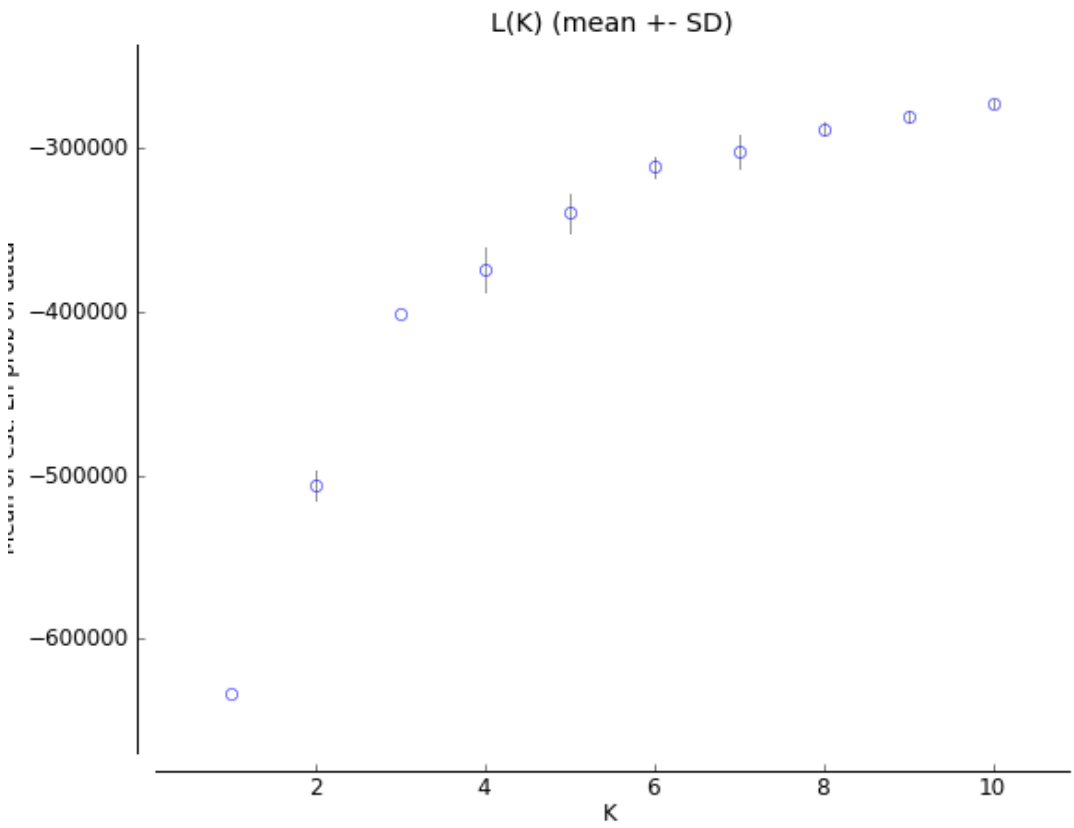

Figure A2.2 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour l'ensemble des individus.

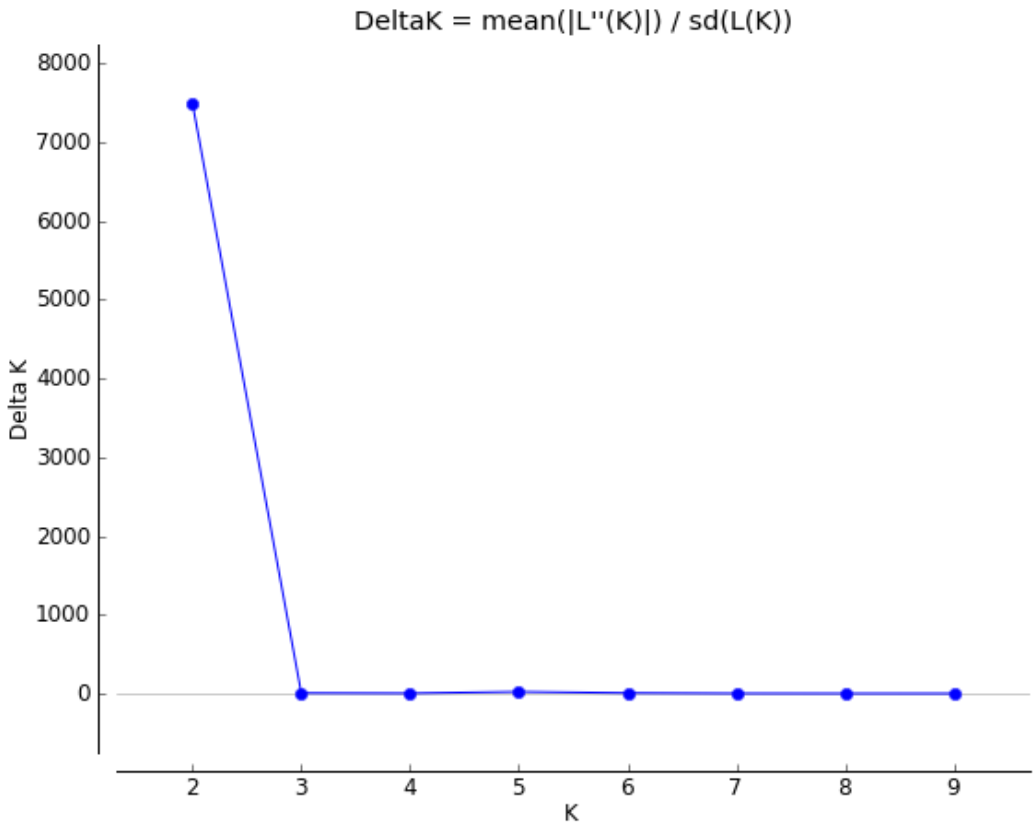

Figure A2.3 Δ K moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Sud-Ouest.

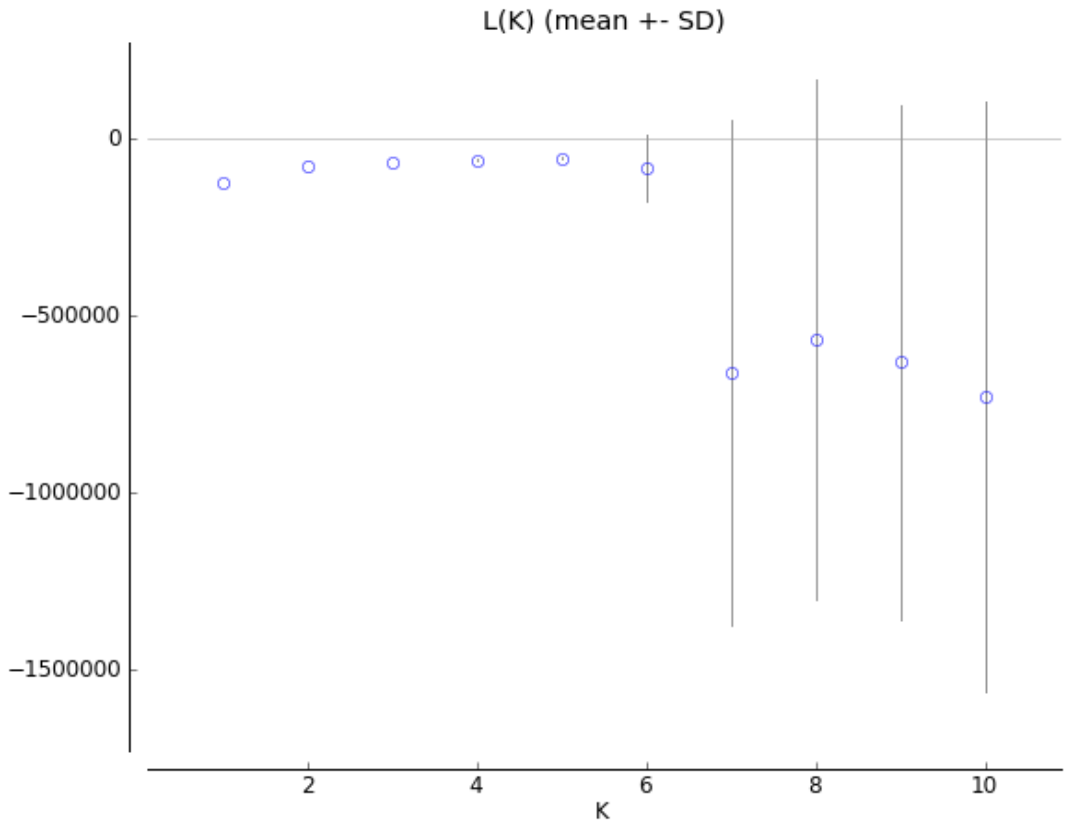

Figure A2.4 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Sud-Ouest. À noter : l'anomalie à k = 7 découle vraisemblablement d'une itération qui n'a pas convergé.

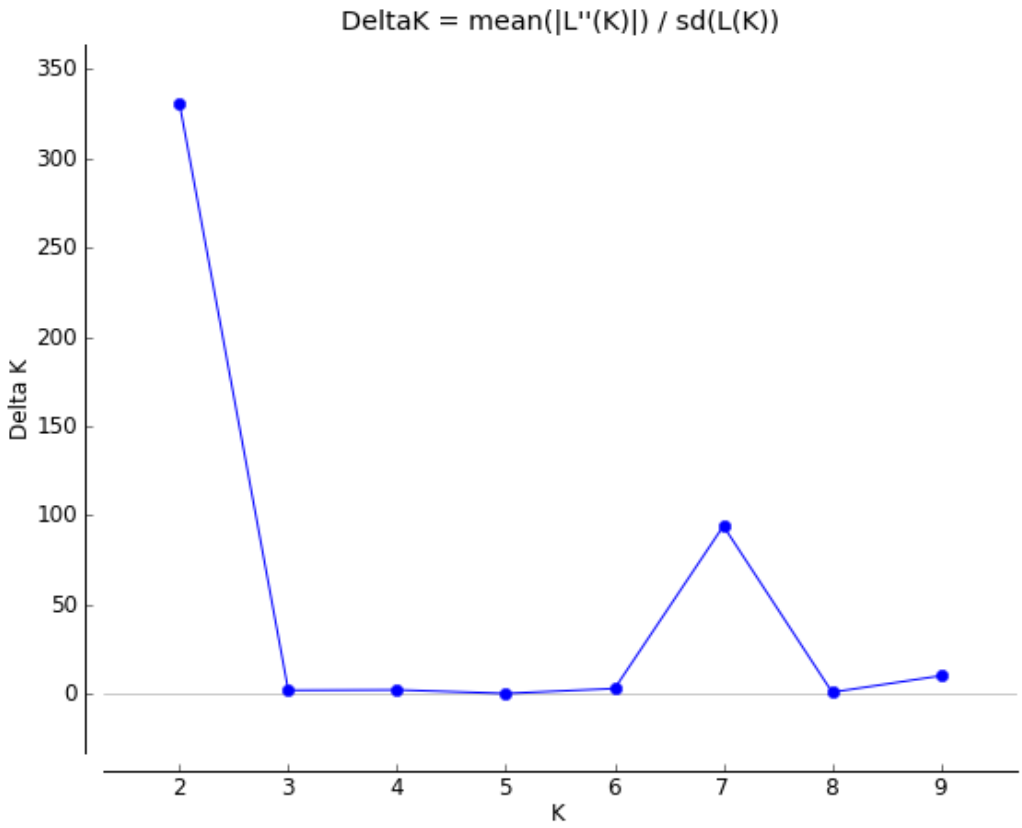

Figure A2.5 Δ K moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Centre. À noter : l'anomalie à k = 7 découle vraisemblablement d'une itération qui n'a pas convergé.

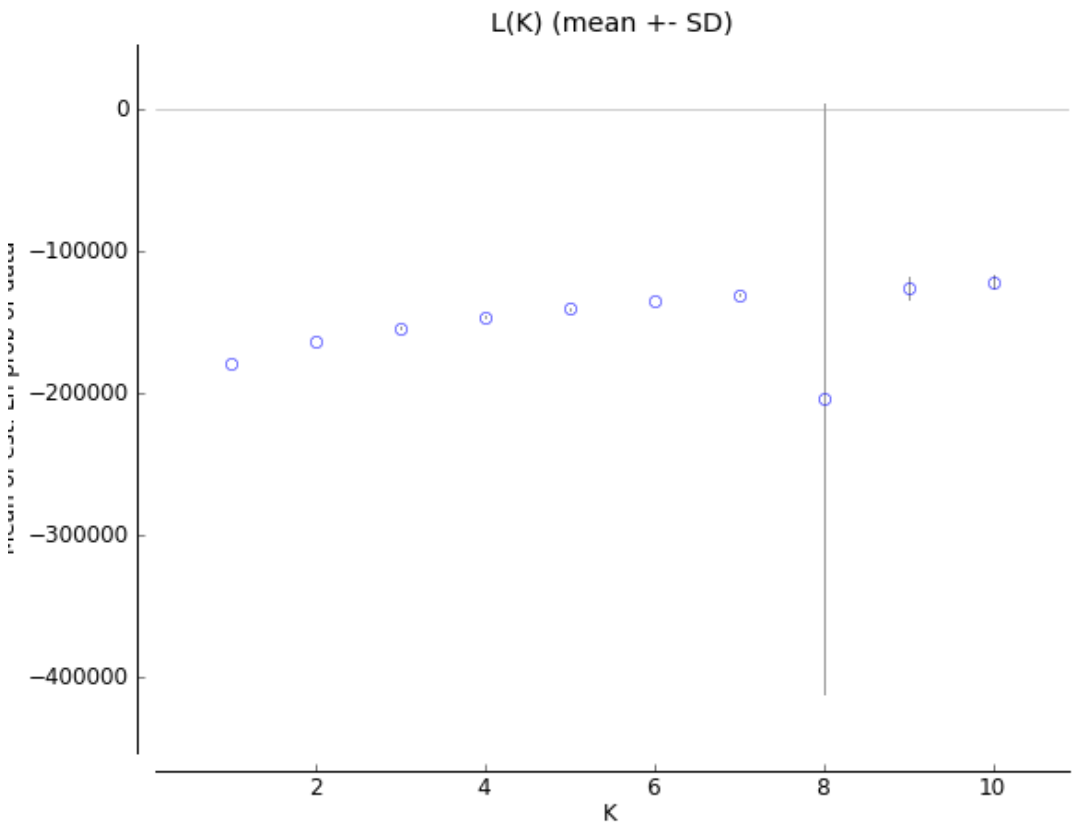

Figure A2.6 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Centre.

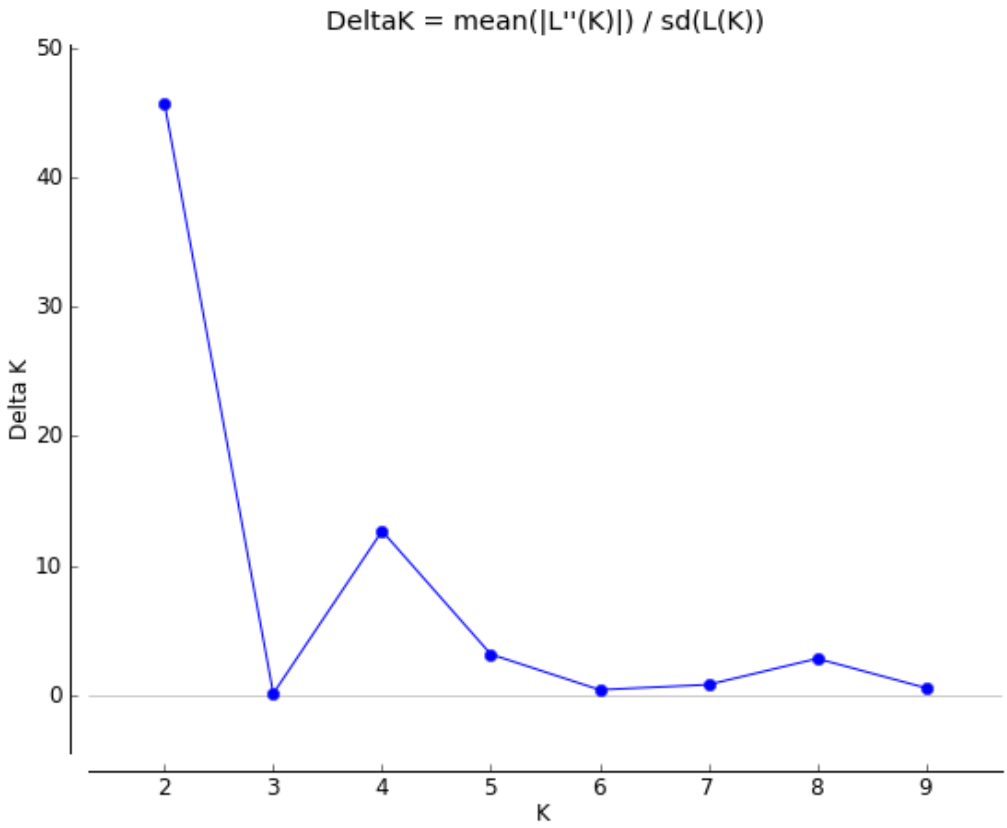

Figure A2.7 Δ K moyen selon le critère d'Evanno et al. (2005) pour le groupe Est.

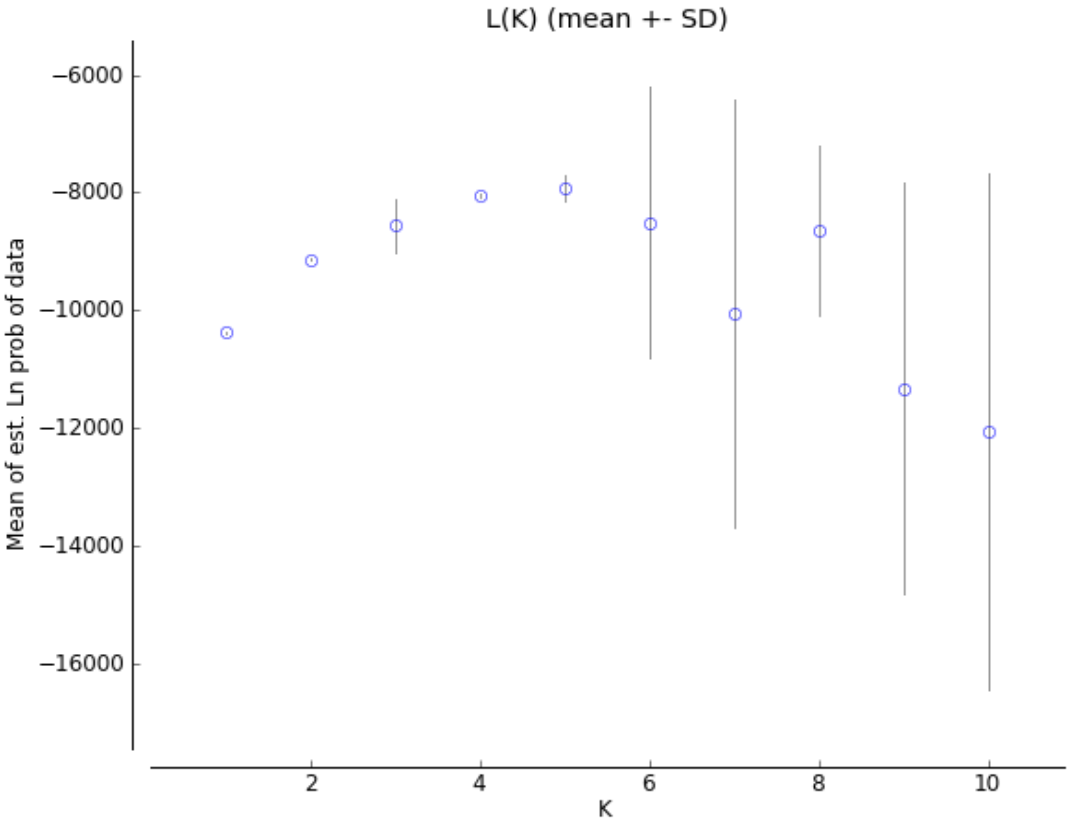

Figure A2.8 L(K) moyen (±SD) pour chaque valeur de K selon les lignes directrices fournies par Pritchard et al. (2000) pour le groupe Est.

Annexe 3

Tableau A3.1 Appartenance génétique des sites du groupe Sud-Ouest.

Site	Latitude	Longitude	N individus Sud-Ouest-1	N individus Sud-Ouest-2
CDQ-1	46,192	-71,420	3	0
EST-1	45,494	-72,287	0	16
EST-2	45,510	-72,244	0	16
EST-3	45,602	-72,016	0	16
EST-4	45,031	-71,988	16	0
LND-1	46,002	-73,720	16	0
LND-2	46,325	-73,357	16	0
LRT-1	45,870	-74,217	4	0
LRT-2	45,872	-74,211	15	0
MAU-1	46,598	-72,838	5	0
MTG-1	45,441	-74,105	16	0
MTG-2	45,432	-72,649	14	0
MTG-3	45,291	-72,546	12	4
MTG-4	45,380	-72,525	0	16
OUT-2	45,426	-75,742	16	0

Tableau A3.2 Appartenance génétique des sites du groupe Centre.

Site	Latitude	Longitude	Centre-1	Centre-2
BSL-5	48,365	-68,457	22	0
CHA-1	46,677	-71,509	13	0
CHA-2	46,776	-71,182	15	0
CHA-3	46,318	-70,904	0	16
CPN-1	46,671	-71,710	0	16
CPN-11	46,826	-71,446	2	0
CPN-12	46,840	-71,435	0	22
CPN-13	46,769	-71,413	10	2
CPN-14	46,830	-71,406	23	0
CPN-15	46,921	-71,390	0	8
CPN-16	46,922	-71,390	0	23
CPN-17	46,886	-71,369	9	7
CPN-18	46,815	-71,368	0	16
CPN-19	46,891	-71,303	0	16
CPN-2	46,672	-71,706	0	16
CPN-20	46,905	-71,302	0	12
CPN-22	46,776	-71,280	0	1
CPN-23	46,783	-71,275	1	0
CPN-25	46,969	-71,270	6	17
CPN-26	46,763	-71,265	0	24
CPN-27	46,860	-71,262	24	0
CPN-28	46,802	-71,243	2	0
CPN-29	47,440	-70,504	1	0
CPN-4	46,901	-71,559	19	3
CPN-24	46,783	-71,275	1	0
CPN-5	46,784	-71,546	6	9
CPN-6	46,848	-71,526	14	0
CPN-7	46,853	-71,513	15	0
CPN-8	46,790	-71,496	16	0
CPN-9	46,791	-71,479	16	0
MAU-2	46,627	-72,306	3	0
MAU-3	46,577	-72,200	16	0
SAG-1	48,523	-71,614	0	15
SAG-2	48,386	-71,023	14	0

Tableau A3.3 Appartenance génétique des sites du groupe Est.

Site	Latitude	Longitude	Est-1	Est-2
BSL-1	47,947	-68,847	22	1
BSL-2	48,033	-68,783	24	0
BSL-3	47,89	-68,725	6	15
BSL-4	47,904	-68,653	22	0
CPN-3	46,899	-71,565	0	1
CPN-10	46,787	-71,473	11	5
NWB-1	47,258	-68,599	23	0

Annexe 4

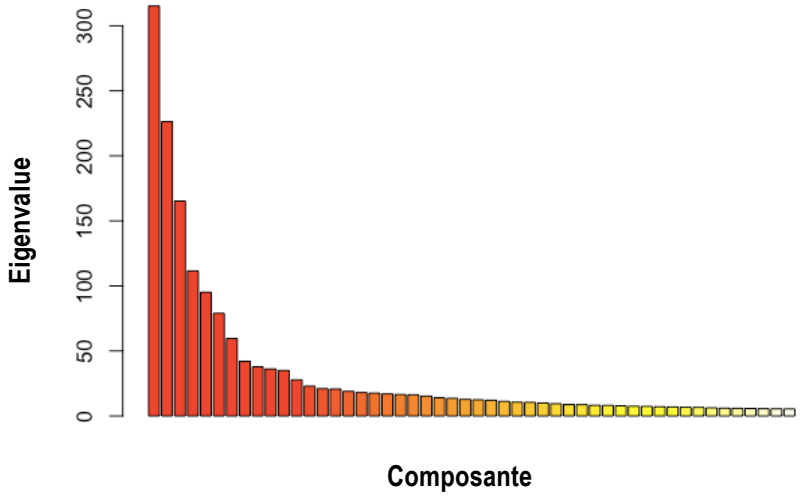

Figure A4.1 Eigenvalues associées à la PCA basée sur la distance génétique moyenne entre les 63 sites où la berce a été échantillonnée au Québec et dans les régions avoisinantes.

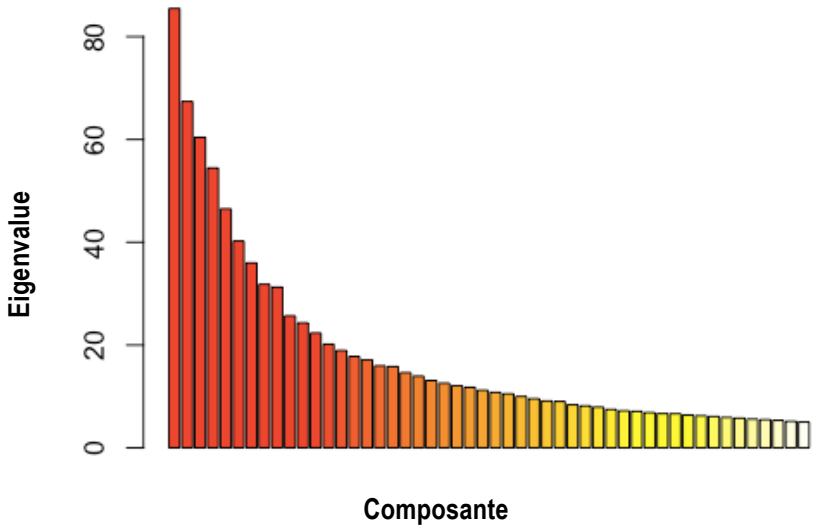

Figure A4.2 Eigenvalues associées à la PCA basée sur la distance génétique moyenne entre les 34 sites où la berce a été échantillonnée dans le groupe génétique Centre.

Annexe 5

Tableau A5.1 Estimés de F'ST par paires entre les sites de berce échantillonnés au Québec et dans les régions avoisinantes. Les sites historiques sont indiqués par un astérisque (*). Toutes les valeurs sont significatives (p < 0,001 après correction FDR).

Partie 1 :

	BSL-5	BSL-3	BSL-4	BSL-1	BSL-2	CHA-1	CHA-2	CHA-3	CPN-16	CPN-4	CPN-8	CPN-5	CPN-25
BSL-5	N/A	0.797	0.848	0.822	0.849	0.445	0.388	0.539	0.576	0.267	0.355	0.360	0.498
BSL-3	0.797	N/A	0.316	0.164	0.335	0.802	0.832	0.878	0.890	0.744	0.828	0.797	0.823
BSL-4	0.848	0.316	N/A	0.195	0.378	0.859	0.895	0.925	0.935	0.796	0.882	0.851	0.869
BSL-1	0.822	0.164	0.195	N/A	0.226	0.829	0.863	0.899	0.911	0.767	0.855	0.820	0.845
BSL-2	0.849	0.335	0.378	0.226	N/A	0.862	0.894	0.924	0.934	0.795	0.883	0.852	0.868
CHA-1	0.445	0.802	0.859	0.829	0.862	N/A	0.527	0.555	0.672	0.302	0.462	0.347	0.517
CHA-2	0.388	0.832	0.895	0.863	0.894	0.527	N/A	0.642	0.691	0.351	0.448	0.424	0.526
CHA-3	0.539	0.878	0.925	0.899	0.924	0.555	0.642	N/A	0.666	0.428	0.549	0.372	0.582
CPN-16	0.576	0.890	0.935	0.911	0.934	0.672	0.691	0.666	N/A	0.416	0.641	0.506	0.599
CPN-4	0.267	0.744	0.796	0.767	0.795	0.302	0.351	0.428	0.416	N/A	0.316	0.202	0.348
CPN-8	0.355	0.828	0.882	0.855	0.883	0.462	0.448	0.549	0.641	0.316	N/A	0.401	0.508
CPN-5	0.360	0.797	0.851	0.820	0.852	0.347	0.424	0.372	0.506	0.202	0.401	N/A	0.406
CPN-25	0.498	0.823	0.869	0.845	0.868	0.517	0.526	0.582	0.599	0.348	0.508	0.406	N/A
CPN-19	0.447	0.829	0.881	0.852	0.880	0.428	0.513	0.223	0.581	0.313	0.452	0.217	0.503
CPN-7	0.326	0.816	0.869	0.844	0.872	0.415	0.444	0.474	0.578	0.248	0.383	0.259	0.447
CPN-6	0.285	0.795	0.849	0.823	0.853	0.356	0.420	0.442	0.559	0.217	0.308	0.240	0.425
CPN-14	0.403	0.817	0.863	0.839	0.866	0.468	0.414	0.582	0.653	0.292	0.461	0.389	0.470
CPN-27	0.357	0.858	0.899	0.878	0.900	0.533	0.534	0.584	0.662	0.350	0.508	0.371	0.541
CPN-13	0.481	0.830	0.888	0.859	0.888	0.461	0.605	0.559	0.650	0.348	0.532	0.358	0.572
CPN-18	0.499	0.836	0.889	0.860	0.889	0.453	0.557	0.487	0.622	0.324	0.478	0.271	0.497
CPN-17	0.295	0.773	0.826	0.797	0.829	0.322	0.362	0.268	0.491	0.191	0.296	0.142	0.401
CPN-26	0.575	0.869	0.913	0.889	0.912	0.575	0.686	0.682	0.685	0.425	0.667	0.516	0.591
CPN-9	0.303	0.815	0.870	0.844	0.871	0.425	0.469	0.496	0.585	0.273	0.121	0.345	0.472
CPN-10	0.804	0.146	0.230	0.045	0.223	0.807	0.850	0.890	0.907	0.744	0.838	0.799	0.828
CPN-2	0.408	0.805	0.860	0.832	0.862	0.487	0.544	0.501	0.530	0.308	0.494	0.338	0.466
CPN-20	0.468	0.831	0.891	0.858	0.890	0.443	0.547	0.224	0.590	0.317	0.462	0.258	0.508
CPN-1	0.539	0.880	0.926	0.902	0.927	0.590	0.683	0.589	0.677	0.432	0.611	0.471	0.577
CPN-12	0.571	0.866	0.906	0.884	0.905	0.557	0.669	0.303	0.695	0.474	0.556	0.427	0.639
EST-2	0.752	0.843	0.882	0.868	0.887	0.725	0.786	0.805	0.851	0.711	0.762	0.733	0.785
EST-1	0.756	0.846	0.884	0.869	0.890	0.730	0.789	0.803	0.853	0.714	0.765	0.734	0.790
EST-4	0.855	0.923	0.958	0.943	0.959	0.840	0.893	0.897	0.927	0.818	0.872	0.840	0.870
EST-3	0.832	0.905	0.942	0.926	0.944	0.824	0.873	0.889	0.919	0.798	0.851	0.822	0.859
LND-1	0.838	0.916	0.950	0.934	0.951	0.833	0.881	0.889	0.916	0.801	0.856	0.827	0.861
LND-2	0.811	0.885	0.921	0.905	0.923	0.788	0.843	0.852	0.887	0.770	0.820	0.792	0.832
LRT-2	0.848	0.922	0.957	0.941	0.958	0.837	0.889	0.898	0.927	0.809	0.866	0.837	0.866
LRT-4	0.650	0.708	0.782	0.745	0.783	0.635	0.658	0.709	0.774	0.576	0.657	0.605	0.681
LRT-3	0.533	0.637	0.709	0.675	0.715	0.538	0.557	0.621	0.655	0.479	0.548	0.519	0.595
MAU-3	0.507	0.847	0.895	0.870	0.896	0.447	0.595	0.569	0.708	0.365	0.504	0.397	0.525

MTG-3	0.717	0.810	0.851	0.834	0.853	0.677	0.744	0.756	0.804	0.678	0.718	0.683	0.740
MTG-4	0.820	0.897	0.933	0.917	0.936	0.810	0.857	0.874	0.907	0.780	0.830	0.808	0.845
MTG-1	0.876	0.947	0.977	0.962	0.976	0.881	0.917	0.926	0.948	0.840	0.896	0.869	0.894
MTG-2	0.865	0.930	0.965	0.949	0.966	0.860	0.909	0.915	0.937	0.827	0.883	0.858	0.881
NWB-1	0.841	0.273	0.440	0.183	0.469	0.852	0.886	0.918	0.925	0.787	0.873	0.844	0.860
NWB-2	0.814	0.895	0.963	0.929	0.962	0.865	0.890	0.916	0.925	0.774	0.865	0.845	0.857
NYS-2	0.766	0.838	0.882	0.863	0.882	0.711	0.783	0.781	0.831	0.691	0.753	0.711	0.755
ONT-1	0.766	0.858	0.953	0.907	0.951	0.806	0.849	0.887	0.904	0.721	0.817	0.787	0.816
ONT-2	0.791	0.880	0.961	0.921	0.960	0.838	0.872	0.901	0.916	0.745	0.842	0.816	0.837
OUT-2	0.835	0.906	0.940	0.922	0.940	0.823	0.874	0.884	0.912	0.802	0.852	0.828	0.857
OUT-1	0.676	0.753	0.800	0.781	0.801	0.616	0.692	0.695	0.757	0.621	0.674	0.636	0.693
SAG-2	0.478	0.904	0.955	0.930	0.955	0.618	0.654	0.731	0.791	0.499	0.576	0.556	0.670
SAG-1	0.681	0.893	0.944	0.918	0.943	0.655	0.778	0.725	0.779	0.546	0.714	0.531	0.648

Partie 2 :

	CPN-19	CPN-7	CPN-6	CPN-14	CPN-27	CPN-13	CPN-18	CPN-17	CPN-26	CPN-9	CPN-10	CPN-2
BSL-5	0.447	0.326	0.285	0.403	0.357	0.481	0.499	0.295	0.575	0.303	0.804	0.408
BSL-3	0.829	0.816	0.795	0.817	0.858	0.830	0.836	0.773	0.869	0.815	0.146	0.805
BSL-4	0.881	0.869	0.849	0.863	0.899	0.888	0.889	0.826	0.913	0.870	0.230	0.860
BSL-1	0.852	0.844	0.823	0.839	0.878	0.859	0.860	0.797	0.889	0.844	0.045	0.832
BSL-2	0.880	0.872	0.853	0.866	0.900	0.888	0.889	0.829	0.912	0.871	0.223	0.862
CHA-1	0.428	0.415	0.356	0.468	0.533	0.461	0.453	0.322	0.575	0.425	0.807	0.487
CHA-2	0.513	0.444	0.420	0.414	0.534	0.605	0.557	0.362	0.686	0.469	0.850	0.544
CHA-3	0.223	0.474	0.442	0.582	0.584	0.559	0.487	0.268	0.682	0.496	0.890	0.501
CPN-16	0.581	0.578	0.559	0.653	0.662	0.650	0.622	0.491	0.685	0.585	0.907	0.530
CPN-4	0.313	0.248	0.217	0.292	0.350	0.348	0.324	0.191	0.425	0.273	0.744	0.308
CPN-8	0.452	0.383	0.308	0.461	0.508	0.532	0.478	0.296	0.667	0.121	0.838	0.494
CPN-5	0.217	0.259	0.240	0.389	0.371	0.358	0.271	0.142	0.516	0.345	0.799	0.338
CPN-25	0.503	0.447	0.425	0.470	0.541	0.572	0.497	0.401	0.591	0.472	0.828	0.466
CPN-19	N/A	0.349	0.329	0.451	0.462	0.456	0.377	0.103	0.575	0.398	0.837	0.392
CPN-7	0.349	N/A	0.055	0.420	0.313	0.378	0.483	0.176	0.523	0.351	0.822	0.413
CPN-6	0.329	0.055	N/A	0.401	0.302	0.359	0.446	0.148	0.495	0.278	0.798	0.371
CPN-14	0.451	0.420	0.401	N/A	0.482	0.559	0.526	0.344	0.621	0.447	0.824	0.512
CPN-27	0.462	0.313	0.302	0.482	N/A	0.508	0.598	0.321	0.552	0.441	0.867	0.454
CPN-13	0.456	0.378	0.359	0.559	0.508	N/A	0.524	0.333	0.583	0.488	0.842	0.468
CPN-18	0.377	0.483	0.446	0.526	0.598	0.524	N/A	0.338	0.635	0.462	0.846	0.481
CPN-17	0.103	0.176	0.148	0.344	0.321	0.333	0.338	N/A	0.482	0.258	0.773	0.338
CPN-26	0.575	0.523	0.495	0.621	0.552	0.583	0.635	0.482	N/A	0.623	0.882	0.495
CPN-9	0.398	0.351	0.278	0.447	0.441	0.488	0.462	0.258	0.623	N/A	0.824	0.417
CPN-10	0.837	0.822	0.798	0.824	0.867	0.842	0.846	0.773	0.882	0.824	N/A	0.812
CPN-2	0.392	0.413	0.371	0.512	0.454	0.468	0.481	0.338	0.495	0.417	0.812	N/A
CPN-20	0.072	0.400	0.372	0.489	0.497	0.471	0.385	0.147	0.599	0.394	0.842	0.379

CPN-1	0.509	0.532	0.505	0.603	0.600	0.611	0.575	0.446	0.638	0.531	0.894	0.303
CPN-12	0.245	0.540	0.502	0.599	0.623	0.575	0.495	0.303	0.702	0.523	0.873	0.520
EST-2	0.756	0.734	0.707	0.789	0.804	0.756	0.766	0.708	0.819	0.751	0.850	0.755
EST-1	0.757	0.733	0.706	0.791	0.804	0.758	0.775	0.709	0.820	0.753	0.852	0.755
EST-4	0.862	0.839	0.826	0.879	0.892	0.867	0.874	0.818	0.899	0.861	0.937	0.860
EST-3	0.848	0.824	0.801	0.862	0.873	0.844	0.862	0.798	0.893	0.840	0.919	0.841
LND-1	0.856	0.828	0.808	0.866	0.875	0.851	0.871	0.805	0.890	0.845	0.926	0.845
LND-2	0.820	0.794	0.771	0.837	0.848	0.809	0.830	0.768	0.856	0.811	0.893	0.809
LRT-2	0.860	0.839	0.816	0.874	0.883	0.860	0.876	0.810	0.900	0.857	0.936	0.859
LRT-4	0.641	0.617	0.592	0.662	0.712	0.662	0.656	0.577	0.749	0.645	0.715	0.649
LRT-3	0.560	0.513	0.487	0.584	0.614	0.562	0.570	0.484	0.648	0.535	0.638	0.533
MAU-3	0.446	0.308	0.285	0.527	0.524	0.552	0.551	0.325	0.629	0.453	0.856	0.547
MTG-3	0.716	0.672	0.653	0.745	0.763	0.685	0.730	0.659	0.782	0.707	0.810	0.717
MTG-4	0.831	0.807	0.780	0.850	0.862	0.831	0.847	0.781	0.881	0.819	0.908	0.824
MTG-1	0.893	0.869	0.853	0.898	0.907	0.894	0.906	0.847	0.923	0.887	0.961	0.886
MTG-2	0.880	0.862	0.843	0.885	0.900	0.879	0.893	0.833	0.912	0.873	0.945	0.871
NWB-1	0.873	0.865	0.845	0.859	0.894	0.880	0.881	0.819	0.906	0.861	0.212	0.850
NWB-2	0.872	0.846	0.828	0.855	0.878	0.892	0.882	0.810	0.909	0.851	0.932	0.845
NYS-2	0.734	0.721	0.697	0.772	0.799	0.723	0.751	0.688	0.805	0.731	0.843	0.734
ONT-1	0.831	0.789	0.763	0.813	0.848	0.840	0.845	0.749	0.884	0.795	0.905	0.797
ONT-2	0.851	0.819	0.798	0.837	0.862	0.871	0.862	0.780	0.897	0.825	0.923	0.819
OUT-2	0.850	0.830	0.810	0.859	0.872	0.844	0.863	0.803	0.886	0.842	0.916	0.841
OUT-1	0.663	0.638	0.610	0.694	0.720	0.644	0.683	0.616	0.725	0.664	0.752	0.651
SAG-2	0.641	0.549	0.512	0.597	0.571	0.670	0.697	0.502	0.769	0.558	0.926	0.642
SAG-1	0.604	0.668	0.633	0.709	0.737	0.688	0.659	0.519	0.754	0.664	0.911	0.603

Partie 3 :

	EST-2	EST-1	EST-4	EST-3	LND-1	LND-2	LRT-2	LRT-4	LRT-3	MAU-3	MTG-3	MTG-4	MTG-1
BSL-5	0.752	0.756	0.855	0.832	0.838	0.811	0.848	0.650	0.533	0.507	0.717	0.820	0.876
BSL-3	0.843	0.846	0.923	0.905	0.916	0.885	0.922	0.708	0.637	0.847	0.810	0.897	0.947
BSL-4	0.882	0.884	0.958	0.942	0.950	0.921	0.957	0.782	0.709	0.895	0.851	0.933	0.977
BSL-1	0.868	0.869	0.943	0.926	0.934	0.905	0.941	0.745	0.675	0.870	0.834	0.917	0.962
BSL-2	0.887	0.890	0.959	0.944	0.951	0.923	0.958	0.783	0.715	0.896	0.853	0.936	0.976
CHA-1	0.725	0.730	0.840	0.824	0.833	0.788	0.837	0.635	0.538	0.447	0.677	0.810	0.881
CHA-2	0.786	0.789	0.893	0.873	0.881	0.843	0.889	0.658	0.557	0.595	0.744	0.857	0.917
CHA-3	0.805	0.803	0.897	0.889	0.889	0.852	0.898	0.709	0.621	0.569	0.756	0.874	0.926
CPN-16	0.851	0.853	0.927	0.919	0.916	0.887	0.927	0.774	0.655	0.708	0.804	0.907	0.948
CPN-4	0.711	0.714	0.818	0.798	0.801	0.770	0.809	0.576	0.479	0.365	0.678	0.780	0.840
CPN-8	0.762	0.765	0.872	0.851	0.856	0.820	0.866	0.657	0.548	0.504	0.718	0.830	0.896
CPN-5	0.733	0.734	0.840	0.822	0.827	0.792	0.837	0.605	0.519	0.397	0.683	0.808	0.869
CPN-25	0.785	0.790	0.870	0.859	0.861	0.832	0.866	0.681	0.595	0.525	0.740	0.845	0.894
CPN-19	0.756	0.757	0.862	0.848	0.856	0.820	0.860	0.641	0.560	0.446	0.716	0.831	0.893

CPN-7	0.734	0.733	0.839	0.824	0.828	0.794	0.839	0.617	0.513	0.308	0.672	0.807	0.869
CPN-6	0.707	0.706	0.826	0.801	0.808	0.771	0.816	0.592	0.487	0.285	0.653	0.780	0.853
CPN-14	0.789	0.791	0.879	0.862	0.866	0.837	0.874	0.662	0.584	0.527	0.745	0.850	0.898
CPN-27	0.804	0.804	0.892	0.873	0.875	0.848	0.883	0.712	0.614	0.524	0.763	0.862	0.907
CPN-13	0.756	0.758	0.867	0.844	0.851	0.809	0.860	0.662	0.562	0.552	0.685	0.831	0.894
CPN-18	0.766	0.775	0.874	0.862	0.871	0.830	0.876	0.656	0.570	0.551	0.730	0.847	0.906
CPN-17	0.708	0.709	0.818	0.798	0.805	0.768	0.810	0.577	0.484	0.325	0.659	0.781	0.847
CPN-26	0.819	0.820	0.899	0.893	0.890	0.856	0.900	0.749	0.648	0.629	0.782	0.881	0.923
CPN-9	0.751	0.753	0.861	0.840	0.845	0.811	0.857	0.645	0.535	0.453	0.707	0.819	0.887
CPN-10	0.850	0.852	0.937	0.919	0.926	0.893	0.936	0.715	0.638	0.856	0.810	0.908	0.961
CPN-2	0.755	0.755	0.860	0.841	0.845	0.809	0.859	0.649	0.533	0.547	0.717	0.824	0.886
CPN-20	0.761	0.763	0.873	0.858	0.865	0.823	0.871	0.640	0.543	0.510	0.715	0.840	0.905
CPN-1	0.816	0.816	0.908	0.894	0.896	0.851	0.906	0.732	0.629	0.653	0.769	0.881	0.932
CPN-12	0.804	0.806	0.888	0.879	0.886	0.856	0.890	0.723	0.642	0.598	0.762	0.865	0.918
EST-2	N/A	0.117	0.807	0.408	0.821	0.777	0.818	0.712	0.647	0.765	0.563	0.324	0.847
EST-1	0.117	N/A	0.809	0.416	0.826	0.781	0.824	0.706	0.643	0.768	0.578	0.327	0.854
EST-4	0.807	0.809	N/A	0.903	0.793	0.726	0.793	0.817	0.754	0.865	0.511	0.886	0.848
EST-3	0.408	0.416	0.903	N/A	0.902	0.862	0.904	0.789	0.725	0.854	0.677	0.421	0.928
LND-1	0.821	0.826	0.793	0.902	N/A	0.673	0.700	0.814	0.752	0.856	0.597	0.889	0.697
LND-2	0.777	0.781	0.726	0.862	0.673	N/A	0.737	0.775	0.706	0.817	0.583	0.849	0.757
LRT-2	0.818	0.824	0.793	0.904	0.700	0.737	N/A	0.806	0.742	0.864	0.600	0.887	0.809
LRT-4	0.712	0.706	0.817	0.789	0.814	0.775	0.806	N/A	0.229	0.666	0.670	0.773	0.856
LRT-3	0.647	0.643	0.754	0.725	0.752	0.706	0.742	0.229	N/A	0.583	0.604	0.704	0.794
MAU-3	0.765	0.768	0.865	0.854	0.856	0.817	0.864	0.666	0.583	N/A	0.706	0.841	0.897
MTG-3	0.563	0.578	0.511	0.677	0.597	0.583	0.600	0.670	0.604	0.706	N/A	0.643	0.676
MTG-4	0.324	0.327	0.886	0.421	0.889	0.849	0.887	0.773	0.704	0.841	0.643	N/A	0.916
MTG-1	0.847	0.854	0.848	0.928	0.697	0.757	0.809	0.856	0.794	0.897	0.676	0.916	N/A
MTG-2	0.833	0.840	0.866	0.915	0.800	0.782	0.748	0.819	0.757	0.886	0.686	0.898	0.890
NWB-1	0.881	0.883	0.953	0.938	0.943	0.917	0.952	0.771	0.699	0.888	0.846	0.930	0.972
NWB-2	0.889	0.888	0.958	0.946	0.953	0.925	0.959	0.668	0.456	0.888	0.852	0.938	0.977
NYS-2	0.709	0.723	0.799	0.796	0.795	0.723	0.797	0.689	0.634	0.730	0.633	0.783	0.828
ONT-1	0.838	0.839	0.940	0.920	0.934	0.893	0.942	0.601	0.408	0.849	0.786	0.909	0.969
ONT-2	0.866	0.866	0.952	0.937	0.945	0.912	0.953	0.620	0.402	0.870	0.824	0.927	0.975
OUT-2	0.803	0.812	0.795	0.885	0.726	0.729	0.595	0.791	0.731	0.854	0.638	0.869	0.810
OUT-1	0.605	0.612	0.671	0.689	0.654	0.599	0.677	0.618	0.561	0.663	0.512	0.677	0.715
SAG-2	0.831	0.832	0.926	0.916	0.913	0.878	0.923	0.750	0.638	0.708	0.776	0.902	0.951
SAG-1	0.833	0.832	0.925	0.912	0.914	0.877	0.922	0.759	0.654	0.720	0.774	0.898	0.950

Partie 4 :

	MTG-2	NWB-1	NWB-2	NYS-2	ONT-1	ONT-2	OUT-2	OUT-1	SAG-2	SAG-1
BSL-5	0.865	0.841	0.814	0.766	0.766	0.791	0.835	0.676	0.478	0.681
BSL-3	0.930	0.273	0.895	0.838	0.858	0.880	0.906	0.753	0.904	0.893

BSL-4	0.965	0.440	0.963	0.882	0.953	0.961	0.940	0.800	0.955	0.944
BSL-1	0.949	0.183	0.929	0.863	0.907	0.921	0.922	0.781	0.930	0.918
BSL-2	0.966	0.469	0.962	0.882	0.951	0.960	0.940	0.801	0.955	0.943
CHA-1	0.860	0.852	0.865	0.711	0.806	0.838	0.823	0.616	0.618	0.655
CHA-2	0.909	0.886	0.890	0.783	0.849	0.872	0.874	0.692	0.654	0.778
CHA-3	0.915	0.918	0.916	0.781	0.887	0.901	0.884	0.695	0.731	0.725
CPN-16	0.937	0.925	0.925	0.831	0.904	0.916	0.912	0.757	0.791	0.779
CPN-4	0.827	0.787	0.774	0.691	0.721	0.745	0.802	0.621	0.499	0.546
CPN-8	0.883	0.873	0.865	0.753	0.817	0.842	0.852	0.674	0.576	0.714
CPN-5	0.858	0.844	0.845	0.711	0.787	0.816	0.828	0.636	0.556	0.531
CPN-25	0.881	0.860	0.857	0.755	0.816	0.837	0.857	0.693	0.670	0.648
CPN-19	0.880	0.873	0.872	0.734	0.831	0.851	0.850	0.663	0.641	0.604
CPN-7	0.862	0.865	0.846	0.721	0.789	0.819	0.830	0.638	0.549	0.668
CPN-6	0.843	0.845	0.828	0.697	0.763	0.798	0.810	0.610	0.512	0.633
CPN-14	0.885	0.859	0.855	0.772	0.813	0.837	0.859	0.694	0.597	0.709
CPN-27	0.900	0.894	0.878	0.799	0.848	0.862	0.872	0.720	0.571	0.737
CPN-13	0.879	0.880	0.892	0.723	0.840	0.871	0.844	0.644	0.670	0.688
CPN-18	0.893	0.881	0.882	0.751	0.845	0.862	0.863	0.683	0.697	0.659
CPN-17	0.833	0.819	0.810	0.688	0.749	0.780	0.803	0.616	0.502	0.519
CPN-26	0.912	0.906	0.909	0.805	0.884	0.897	0.886	0.725	0.769	0.754
CPN-9	0.873	0.861	0.851	0.731	0.795	0.825	0.842	0.664	0.558	0.664
CPN-10	0.945	0.212	0.932	0.843	0.905	0.923	0.916	0.752	0.926	0.911
CPN-2	0.871	0.850	0.845	0.734	0.797	0.819	0.841	0.651	0.642	0.603
CPN-20	0.889	0.880	0.883	0.728	0.839	0.861	0.856	0.648	0.678	0.596
CPN-1	0.917	0.919	0.917	0.785	0.890	0.902	0.887	0.708	0.766	0.732
CPN-12	0.903	0.900	0.902	0.785	0.875	0.888	0.879	0.710	0.729	0.676
EST-2	0.833	0.881	0.889	0.709	0.838	0.866	0.803	0.605	0.831	0.833
EST-1	0.840	0.883	0.888	0.723	0.839	0.866	0.812	0.612	0.832	0.832
EST-4	0.866	0.953	0.958	0.799	0.940	0.952	0.795	0.671	0.926	0.925
EST-3	0.915	0.938	0.946	0.796	0.920	0.937	0.885	0.689	0.916	0.912
LND-1	0.800	0.943	0.953	0.795	0.934	0.945	0.726	0.654	0.913	0.914
LND-2	0.782	0.917	0.925	0.723	0.893	0.912	0.729	0.599	0.878	0.877
LRT-2	0.748	0.952	0.959	0.797	0.942	0.953	0.595	0.677	0.923	0.922
LRT-4	0.819	0.771	0.668	0.689	0.601	0.620	0.791	0.618	0.750	0.759
LRT-3	0.757	0.699	0.456	0.634	0.408	0.402	0.731	0.561	0.638	0.654
MAU-3	0.886	0.888	0.888	0.730	0.849	0.870	0.854	0.663	0.708	0.720
MTG-3	0.686	0.846	0.852	0.633	0.786	0.824	0.638	0.512	0.776	0.774
MTG-4	0.898	0.930	0.938	0.783	0.909	0.927	0.869	0.677	0.902	0.898
MTG-1	0.890	0.972	0.977	0.828	0.969	0.975	0.810	0.715	0.951	0.950
MTG-2	N/A	0.959	0.969	0.805	0.952	0.963	0.221	0.702	0.940	0.936
NWB-1	0.959	N/A	0.949	0.875	0.934	0.945	0.933	0.795	0.947	0.934
NWB-2	0.969	0.949	N/A	0.888	0.848	0.068	0.940	0.812	0.951	0.948
NYS-2	0.805	0.875	0.888	N/A	0.836	0.865	0.780	0.536	0.827	0.786
ONT-1	0.952	0.934	0.848	0.836	N/A	0.853	0.913	0.742	0.929	0.929
ONT-2	0.963	0.945	0.068	0.865	0.853	N/A	0.929	0.778	0.943	0.938

OUT-2	0.221	0.933	0.940	0.780	0.913	0.929	N/A	0.679	0.903	0.903
OUT-1	0.702	0.795	0.812	0.536	0.742	0.778	0.679	N/A	0.718	0.728
SAG-2	0.940	0.947	0.951	0.827	0.929	0.943	0.903	0.718	N/A	0.857
SAG-1	0.936	0.934	0.948	0.786	0.929	0.938	0.903	0.728	0.857	N/A