

**Considérations génétiques et protocole  
de reproduction relatifs  
au plan de rétablissement du  
chevalier cuivré (*Moxostoma hubbsi*)**

Direction de l'aménagement de la faune de Montréal, de Laval et de la Montérégie

Direction de l'aménagement de la faune de Montréal, de Laval et de la Montérégie

## RAPPORT TECHNIQUE 16-22

---

### **Considérations génétiques et protocole de reproduction relatifs au plan de rétablissement du chevalier cuivré (*Moxostoma hubbsi*)**

---

par

Louis Bernatchez, Ph.D.



Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs

Octobre 2004

Référence à citer

---

Bernatchez, Louis. 2004. Considérations génétiques et protocole de reproduction relatifs au plan de rétablissement du chevalier cuivré (*Moxostoma hubbsi*). Étude réalisée pour le compte du ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, direction de l'aménagement de la faune de Montréal, de Laval et de la Montérégie, Longueuil et Pêches et Océans Canada, région du Québec, Rapport technique 16-22, viii + 38 p.

---

Dépôt légal – Bibliothèque nationale du Québec, 2004.

ISBN : 2-550-43302-5

ISSN : 1704-7064

## RÉSUMÉ

Ce document présente premièrement une revue des bases théoriques et conceptuelles visant à informer le lecteur sur l'importance de considérations génétiques dans le cadre d'un plan de rétablissement de toute espèce menacée. S'appuyant sur ces notions, il propose ensuite un protocole de reproduction de soutien du chevalier cuivré afin de maximiser le maintien de la diversité génétique de l'espèce à long terme, compte tenu des limites imposées par les contraintes logistiques, particulièrement quant au nombre de reproducteurs pouvant être capturés et reproduits entre eux. Le plan de reproduction proposé vise le maintien à long terme d'une taille effective ( $N_e$ ) minimale de 100. Pour ce faire, il préconise un schéma de croisements factoriels partiel sans égalisation de la taille des familles et utilisant le même nombre de mâles et de femelles. Il propose l'utilisation de 20 reproducteurs à chaque année, soit 10 mâles et 10 femelles et ce, pour une période de 10 ans. Un schéma de croisements factoriels partiel impliquant des partitions d'au minimum trois mâles et trois femelles doit être appliqué. Les croisements entre individus apparentés doivent être évités. L'ensemencement annuel de 500 000 larves et de 15 000 juvéniles d'âge 0+ devrait être visé et ce, sur une période de 10 ans, dans l'optique de produire 1000 chevaliers cuivrés qui atteindront l'âge à la reproduction. L'établissement et le maintien à long terme d'une population captive devraient être envisagés, ceci afin de minimiser les risques d'extinction totale et irréversible de l'espèce.

**ABSTRACT**

This document first presents an overview of theoretical and conceptual bases to inform the reader about the importance of genetic considerations in the context of breeding plans for any threatened species. Based on these notions, a supportive breeding protocol is proposed for the copper redhorse, which aims at maximising the species genetic diversity in the long term, given logistical constraints, particularly regarding the number of reproductive individuals that can be collected and crossed. The proposed breeding plan aim at maintaining a minimal effective population size ( $N_e$ ) of 100. To achieve this, we propose a partial factorial breeding design without equalising the number of progeny per family and using an equal number of males and females. It is proposed to use 20 breeders each year, that is ten males and ten females, over a period of ten years. The partial factorial breeding scheme should target crosses among groups of three males and three females on average. Crosses between closely related individuals must be avoided. The plan should aim at stocking annually 500,000 larvae and 15,000 fingerlings over ten consecutive years, under with the objective of producing 1,000 copper redhorse reaching reproductive age. The establishment and long term maintenance of a captive population should be considered in order to minimise extinction risks of the species.

## TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Table des matières.....	v
Liste des figures.....	vi
Remerciements.....	vii
Objectifs.....	viii
<b>I. BASES THÉORIQUES ET CONCEPTUELLES.....</b>	<b>1</b>
1. De l'importance du maintien de la diversité génétique pour la survie des espèces.....	1
2. Facteurs responsables de l'érosion de la diversité génétique.....	4
3. Concept de taille effective de population.....	7
4. Impacts du repeuplement sur la diversité génétique des populations naturelles.....	15
<b>II. PLAN DE REPRODUCTION.....</b>	<b>20</b>
1. Les atouts.....	20
2. Objectifs.....	21
3. Schéma de reproduction.....	23
4. Nombre de reproducteurs à utiliser lors des croisements.....	26
a) Représentativité de la diversité génétique de la population naturelle.....	26
b) Objectif visé en terme de taille effective.....	27
c) Nombre absolu de rejetons devant être produit.....	28
d) Nombre de populations présentes dans le système.....	30
5. Établissement et maintien à long terme d'une population captive.....	31
6. Plan de reproduction du chevalier cuivré en six points.....	33
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>34</b>

**LISTE DES FIGURES**

Figure 1. Relations causales entre la réduction d'abondance et le risque d'extinction.....	4
Figure 2. Évolution temporelle de l'hétérozygotie en fonction de la taille effective.....	6
Figure 3. Illustration schématique d'un plan de repeuplement de soutien.....	16
Figure 4. Effets de la taille effective des reproducteurs captifs et de la contribution relative de la progéniture captive sur la taille effective totale. ....	17

**REMERCIEMENTS**

Je tiens premièrement à remercier madame Marie Giroux pour sa lecture attentive du document qui a permis d'en améliorer significativement la qualité de la langue. Mes remerciements s'adressent également à madame Catherine Lippé, de l'Université Laval, à messieurs Francis Bouchard et Pierre Dumont du ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs (MRNFP) ainsi qu'à monsieur Alain Branchaud d'Environnement Canada pour leurs judicieux commentaires et apports d'information pertinente. Ce travail n'aurait pu être effectué sans le support de madame Marthe Bérubé, de Pêches et Océans Canada. Madame Brigitte Véro du MRNFP a procédé à l'édition finale de ce document.

*Il n'y a pas de causes perdues; seulement des gens désespérés  
et des coûts d'intervention qu'il faut assumer.....(Michael Soulé, 1987).*

## OBJECTIFS

Ce document vise deux objectifs principaux. Premièrement, il présente une revue des bases théoriques et conceptuelles visant à informer le lecteur sur l'importance de considérations génétiques dans le cadre d'un plan de rétablissement de toute espèce menacée. S'appuyant sur ces notions, il propose ensuite un protocole de reproduction de soutien du chevalier cuivré afin de maximiser le maintien de la diversité génétique de l'espèce à long terme, compte tenu des limites imposées par les contraintes logistiques, particulièrement quant au nombre de reproducteurs pouvant être capturés et reproduits entre eux.

Ce plan de reproduction fournit des recommandations sur :

- i) le nombre de reproducteurs à utiliser,
- ii) le type de croisements à préconiser,
- iii) le nombre de rejetons à ensemercer,
- iv) la durée des interventions,
- v) l'utilisation des surplus de production, le cas échéant.

Cependant, ce document ne fournit aucun détail relatif aux techniques et méthodologies à caractères « zootechniques » et pertinentes au protocole de reproduction et d'élevage. En effet, ces aspects seront traités d'une manière plus efficace et utile par des personnes possédant l'expertise précise sur le sujet, de même que les connaissances acquises sur le terrain lors de travaux antérieurs sur la biologie de l'espèce et les contraintes logistiques pouvant être rencontrées dans la mise en œuvre d'un plan de reproduction de l'espèce.

## I. Bases théoriques et conceptuelles

### 1. De l'importance du maintien de la diversité génétique pour la survie des espèces

Pourquoi le maintien de la variation génétique est-il considéré comme un objectif fondamental de la biologie de la conservation? La première explication est relative à la vitesse à laquelle la diversité génétique peut être générée. En effet, la perte de diversité génétique ne serait pas préoccupante si celle-ci pouvait être rétablie rapidement. Or, le taux de régénération des diverses formes de diversité génétique dépend essentiellement du taux de mutation des gènes. Puisque ce processus évolutif est très lent (taux de mutation variant généralement entre 1 à 100 mutations/gène/million d'années), le temps nécessaire pour régénérer la diversité génétique peut être considérable, soit plusieurs milliers de générations au minimum. Il est donc évident qu'on ne peut compter que sur les processus naturels qui génèrent la diversité génétique pour la rétablir sur une échelle de temps compatible avec la mise en œuvre de mesures de conservation.

La deuxième prémisse fondamentale qui justifie le maintien de la variation génétique est que sa perte réduit la capacité d'adaptation des organismes aux changements environnementaux, pouvant ainsi augmenter le risque d'extinction des espèces (Frankham 1995a; Avise et Hamrick 1996). On entend par adaptation une réponse à la sélection qui requiert une diversité phénotypique ayant une base génétique. Ainsi, la relation la plus simple qui prédit la réponse à la sélection est donnée par :

$$R = 2 * N_e * h^2 * S \quad (1)$$

où  $N_e$  est la taille effective de la population et  $R$  la valeur de réponse à la sélection en fonction de l'héritabilité du trait soumis à la sélection ( $h^2$ ) et de l'intensité de sélection ( $S$ ) (Robertson 1960). L'héritabilité se définit comme étant la proportion de la variance du trait phénotypique qui est expliquée par la variance génétique transmise d'une génération à l'autre. Cette relation est bien connue et largement utilisée dans les programmes d'amélioration génétique en production animale (Falconer et Mackay 1996).

*Du point de vue génétique de la conservation, cette relation nous apprend premièrement que la vitesse à laquelle un organisme pourra répondre à la sélection imposée par des changements environnementaux dépendra directement de la variance génétique présente au sein d'une population. Cette relation prédit de plus que sans diversité génétique, toute réponse évolutive est simplement impossible.*

La troisième préoccupation d'importance en ce qui concerne l'érosion de la diversité génétique, ou plus précisément de la réduction de l'hétérozygotie (probabilité de posséder deux copies d'allèles différents à un gène donné) est que celle-ci favorise l'expression de la dépression de consanguinité (« inbreeding depression »). La dépression de consanguinité se définit comme étant la réduction de la valeur phénotypique moyenne en regard à l'aptitude de survie ou de reproduction (« fitness ») (Frankham et coll. 2002). Il existe diverses causes génétiques au problème de la dépression de consanguinité. Cependant, selon Charlesworth et Charlesworth (1987), la plus importante consiste en l'expression d'allèles délétères chez les individus homozygotes. Ces allèles étant en général récessifs, leur effet néfaste est masqué chez les hétérozygotes. Étant donné qu'on estime à au moins 5 000 le nombre de gènes porteurs de tels allèles chez l'humain (sur environ 35 000) et que l'expression d'allèles délétères à un seul de ces gènes peut dans certains cas être létale ou encore causer des désordres sérieux de fonctionnement, la dépression de consanguinité est considérée comme une menace réelle au sein des populations naturelles de petits effectifs, caractéristique habituelle des espèces menacées d'extinction (Frankham et coll. 2002).

Existe-il des évidences empiriques d'un lien reliant le niveau de diversité génétique et la manifestation de problèmes pouvant réduire l'aptitude ou contribuer au déclin d'une population? La réponse à cette question est très clairement oui. Un des meilleurs exemples pouvant illustrer le lien entre le potentiel d'adaptation et la diversité génétique est fourni par l'étude de Wayne et coll. (1991) qui portait sur la quantification du potentiel de réponse à la sélection entre la population de loup gris s'étant établie sur l'île Royale (Lac Supérieur) et la population d'origine d'effectif beaucoup plus grand. Wayne et coll. (1991) ont ainsi démontré que le potentiel de réponse à la sélection de la

population de l'île Royale était réduit de 52 % comparativement à la population fondatrice et que ce potentiel de réponse continuait à décliner, la population se maintenant à un faible niveau d'abondance.

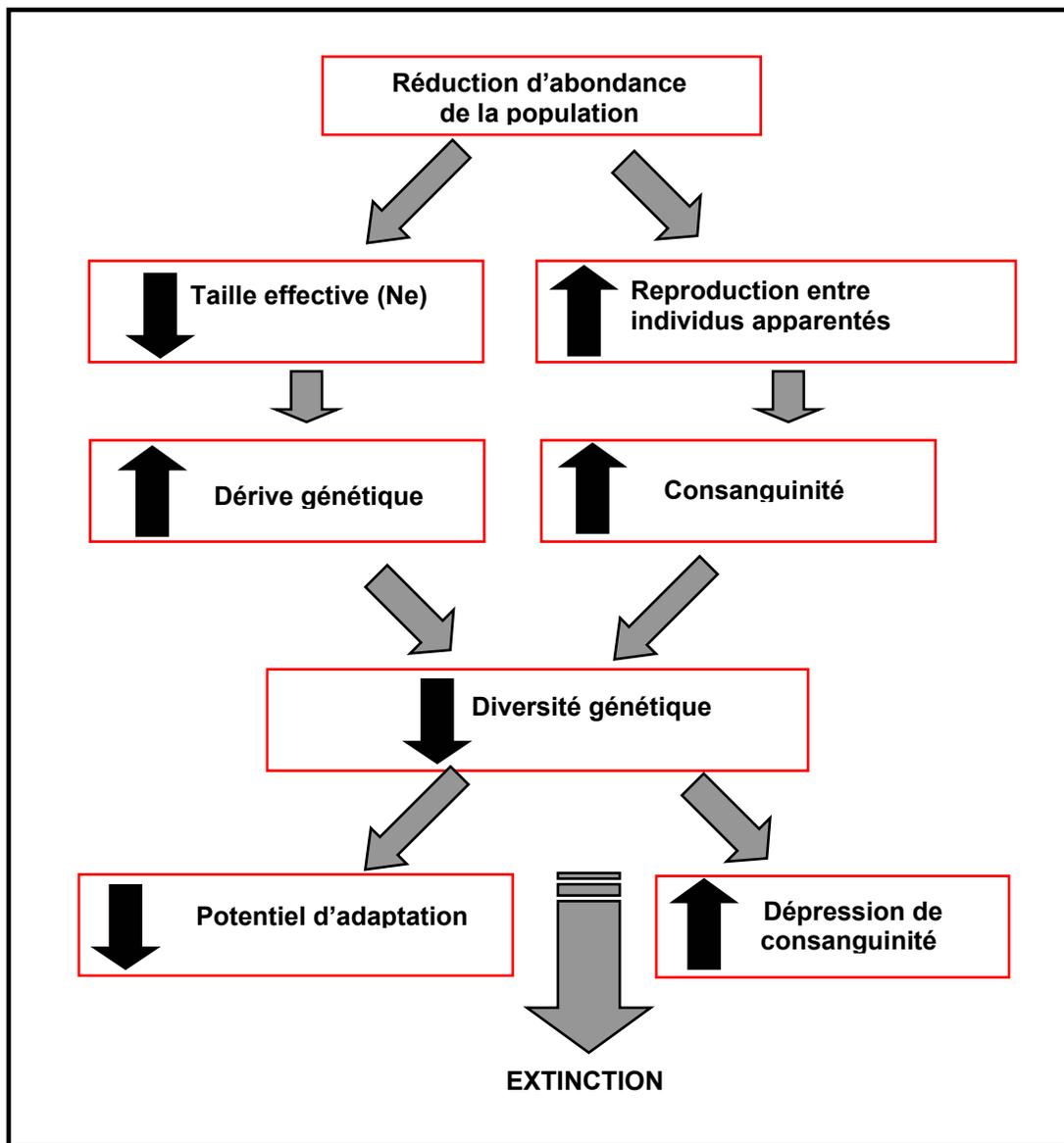
Quant à la mise en évidence de la dépression de consanguinité induite par l'expression d'allèles délétères, Lande (1995) a notamment démontré qu'il existait un lien entre le degré d'homozygotie et le temps moyen d'extinction de populations qui peut être aussi faible que quelques centaines de générations lorsque les effectifs de la population sont réduits (inférieurs à 50). Des travaux empiriques sur la drosophile et la souris réalisés en environnement contrôlé ont démontré que le taux de survie pouvait être réduit de moitié chez les populations à diversité génétique fortement réduite comparativement aux populations non-consanguines (Frankham 1995b). L'étude de Madsen et coll. (1996) portant sur une espèce de vipère en Suède a révélé des tailles des portées réduites et un taux de malformation accru au sein d'une population naturelle caractérisée par un faible niveau de diversité génétique comparativement à une population de taille plus grande. Plus récemment, Coltman et coll. (1999) ont démontré que chez une population férale de moutons Soay, l'occurrence de parasites de même que le taux de mortalité étaient inversement proportionnels au niveau d'hétérozygotie. Plusieurs autres cas d'études mettant en évidence la dépression de consanguinité en nature sont également rapportés par Keller et Waller (2002).

*En somme il existe des bases théoriques très solides et amplement d'évidences empiriques supportant l'importance du maintien de la diversité génétique pour la survie à long terme des espèces. De telles préoccupations sont d'autant plus importantes dans le cas des espèces menacées par des problèmes d'autre nature, tel que la perte d'habitats, la pollution, etc., puisque la synergie négative entre ces facteurs peut contribuer à accélérer davantage la spirale d'extinction. Il fait donc nul doute que le maintien de la diversité génétique doit être considéré comme un objectif prioritaire dans tout plan de reproduction visant à assurer la pérennité à long terme d'une espèce.*

## 2. Facteurs responsables de l'érosion de la diversité génétique

Il existe une base théorique solide nous permettant de comprendre la dynamique du maintien de la diversité génétique et donc des facteurs pouvant l'éroder au sein des populations naturelles (Hartl et Clark 1997). La figure 1 nous indique, de façon schématique, que le problème de l'érosion génétique est avant tout d'ordre démographique.

**Figure 1. Relations causales entre la réduction d'abondance et le risque d'extinction.**



Essentiellement, une réduction d'abondance entraînera une baisse de la diversité génétique de deux façons; premièrement en contribuant à réduire la taille effective de la population ( $N_e$ ) et deuxièmement, en favorisant la reproduction entre individus apparentés. La réduction de taille effective favorisera une augmentation de la dérive génétique qui se définit comme un phénomène lié aux fluctuations stochastiques de la fréquence allélique qui dépendent essentiellement d'un échantillonnage au hasard des gamètes à chaque génération. De telles fluctuations défient toute prédiction au sein d'une seule population. Cependant, en absence d'un effet significatif des autres forces évolutives (par exemple la migration depuis d'autres populations), toute population se dirige inéluctablement vers une perte totale de diversité génétique. La reproduction entre individus apparentés entraînera quant à elle une augmentation de la consanguinité qui se définit comme étant la probabilité de partager des allèles identiques à un gène donné. La dérive génétique et la consanguinité contribueront donc de façon synergique à éroder la diversité génétique au sein des populations de taille réduite, ce qui se traduira par une réduction du potentiel d'adaptation et par la manifestation de la dépression de consanguinité, tel que discuté à la section précédente. L'évolution temporelle de la diversité génétique reliée à l'ensemble des processus découlant d'une réduction d'abondance peut se résumer simplement par les deux relations suivantes, soit premièrement :

$$H(t) = (1-F)^t \quad (2)$$

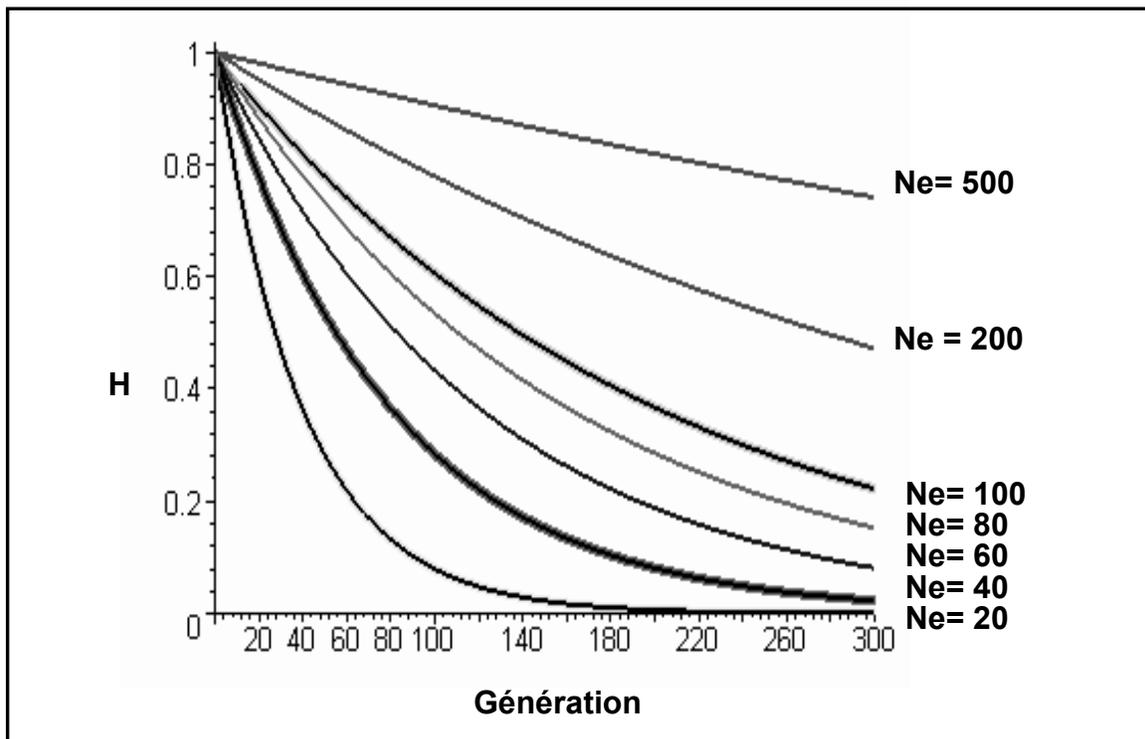
où  $H(t)$  correspond à la diversité génétique (valeur d'hétérozygotie) au temps  $t$ ,  $t$  correspond au temps écoulé en nombre de générations (une génération correspondant approximativement à l'âge moyen à la reproduction) et  $F$  correspond au coefficient de consanguinité dont la valeur varie entre 0 et 1. L'évolution temporelle de l'hétérozygotie est également prédite par :

$$H(t) = H_0 (1 - 1/2N_e)^t \quad (3)$$

où  $H_0$  correspond à l'hétérozygotie de départ et  $N_e$  correspond à la taille effective de la population.

La figure 2 illustre l'évolution de la diversité génétique en fonction du temps (en générations) pour différentes valeurs de taille effective. Elle indique notamment que la perte de diversité génétique est peu importante pour les populations de taille effective élevée (supérieure à 500) alors que quelques centaines de générations suffisent pour la réduire fortement lorsque les effectifs sont petits ( $N_e$  inférieure à 50).

**Figure 2. Évolution temporelle de l'hétérozygotie en fonction de la taille effective.**



*Dans le contexte d'un plan de rétablissement, ces relations simples nous apprennent que des actions visant à maximiser la diversité génétique de départ ( $H_0$ ) et la taille effective de population ( $N_e$ ), ainsi qu'à limiter les reproductions entre individus apparentés ( $F$ ), peuvent avoir un impact déterminant quant au potentiel de maintien de la diversité génétique à long terme chez une espèce menacée.*

Ces relations nous apprennent également que plus le temps de génération moyen d'une espèce est long ( $t$ ), plus le processus d'érosion de diversité génétique sera lent. Par exemple, en se basant sur l'équation 3, une population de chevalier cuivré de taille effective  $N_e = 50$  avec un temps de génération de 10 ans maintiendrait environ 90 % de sa diversité de départ ( $H_0$ ) après 100 ans, alors qu'une espèce avec un temps de génération de deux ans maintiendrait seulement 60 % de sa diversité génétique au cours de la même période.

### 3. Concept de taille effective de population

La section précédente a mis en évidence que la taille effective de population ( $N_e$ ) était un paramètre déterminant quant au potentiel de maintien de la diversité génétique au sein d'une population. Il est premièrement primordial de saisir que  $N_e$ , bien qu'y étant corrélé, n'est pas équivalent à l'abondance d'une population ( $N$ ). En fait, chez toutes les espèces étudiées à ce jour,  $N_e$  s'est toujours révélé inférieure à  $N$ . Une revue de littérature exhaustive sur le sujet et réalisée par Frankham (1995c) a démontré que le rapport moyen entre  $N_e$  et  $N$  ( $N_e/N$ ) était de 0.11, toute espèce confondue. Cependant, la valeur de ce rapport peut être moindre chez plusieurs espèces de poisson. Ceci indique donc que l'abondance d'une population, quoique corrélée à  $N_e$ , est en soi un piètre indicateur du potentiel de maintien de la diversité génétique qui tendra à en surestimer la valeur.

*Dans le contexte d'un plan de reproduction, il est donc crucial d'identifier et de bien comprendre quels sont les facteurs pouvant affecter la valeur de  $N_e$ . En effet, la manipulation de ces facteurs lors de reproductions assistées permettra de réduire l'écart entre  $N_e$  et  $N$  et conséquemment d'augmenter substantiellement le potentiel de maintien de diversité génétique pour un même nombre d'individus reproducteurs utilisés et de progéniture produite lors de leurs croisements. Pour cette raison, la maximisation du rapport  $N_e/N$  est considérée comme une des principales priorités d'intervention dans tout plan de reproduction visant à maximiser le maintien de la diversité génétique (Ballou et Lacy 1995; Frankham et coll. 2002).*

Le concept de taille effective et sa formulation mathématique ont été développés par Wright (1931) qui nota très tôt que des populations de taille similaire mais possédant des caractéristiques démographiques différentes n'avaient pas la même capacité de maintien de diversité génétique. Il formula alors le concept de taille effective pour permettre de comparer la capacité de maintien de différentes espèces ou populations, compte tenu de leurs différences démographiques et de reproduction. De façon stricte, la taille effective se définit donc comme la taille d'une « population idéale » pour laquelle on observerait un changement de diversité génétique comparable à celui observé au sein d'une population réelle. Tel que définie par Wright, une « population idéale » est caractérisée par :

- i) une reproduction aléatoire entre tous les individus de la population;
- ii) une variance de succès reproducteur qui correspond à une distribution binomiale théorique;
- iii) un rapport de sexe égal entre mâles et femelles participant à la reproduction;
- iv) une taille constante dans le temps.

En général, l'ensemble de ces conditions n'est pas rencontré en nature, ce qui explique que  $N_e$  soit presque toujours inférieure à  $N$  (Frankham 1995c). Par contre, tous ces facteurs peuvent être manipulés lors d'une reproduction assistée de façon à réduire l'écart entre  $N_e$  et  $N$ . Les sections qui suivent expliquent comment ces quatre facteurs peuvent affecter la taille effective et peuvent être manipulés pour maximiser  $N_e/N$ .

### *Reproduction aléatoire*

La reproduction aléatoire au sein d'une population implique que tous les individus ont une probabilité égale de se reproduire entre eux. Elle signifie donc que la reproduction entre individus apparentés est tout à fait probable et que cette probabilité est inversement proportionnelle à la taille de la population. Or, ce sont surtout ces croisements qui sont responsables de l'augmentation rapide de la consanguinité dans les populations de petite taille, puisque les valeurs de coefficient de consanguinité ( $F$ ) sont beaucoup plus élevées entre individus apparentés que non apparentés. Par exemple, la valeur de  $F$  est de 0,500

entre un parent et ses rejetons, 0,250 entre frères et sœurs, 0,125 entre grands-parents et petits-enfants. Par contre, elle est de seulement 0,062 entre cousins, 0,016 entre petits cousins et 0,004 entre arrière petits cousins. Donc, un croisement entre frère et sœur aura un effet négatif sur la consanguinité de la population 62 fois plus grand qu'un croisement entre arrière petits cousins. Conséquemment, Ballou et Lacy (1995) stipulent que la réduction de croisements consanguins et donc du degré moyen d'apparement entre reproducteurs est un des facteurs les plus importants à considérer dans le cadre d'un plan de reproduction qui vise à maximiser la rétention à long terme de la diversité génétique d'une espèce. Ces auteurs notent de plus qu'une telle démarche peut permettre de réduire le taux de perte de diversité génétique de l'ordre de 20 à 30 % dans certains cas.

***Dans le cadre d'un plan de reproduction, l'évitement de croisements consanguins (entre individus apparentés) et donc, la réduction du degré moyen d'apparement sur l'ensemble des reproducteurs croisés peuvent permettre d'augmenter substantiellement le rapport  $N_e/N$  et conséquemment, de limiter la perte de diversité génétique pour un même nombre de reproducteurs utilisés.***

#### *Variance du succès reproducteur*

La variance du succès reproducteur ou, plus précisément, la variance dans le nombre de rejetons produits par différents parents et qui atteignent eux-mêmes l'âge à la reproduction, est possiblement le facteur explicatif le plus important quant à l'écart entre  $N_e$  et  $N$  observé en nature. La relation la plus simple décrivant l'effet de la variance du succès reproducteur sur la taille effective de population est donnée par :

$$N_e \approx N \left[ \frac{k}{1 + (V_k/k)} \right] \quad (4)$$

où  $N$  correspond au nombre total de reproducteurs,  $k$  est le nombre moyen de rejetons par parent à la prochaine génération et  $V_k$  est la variance de  $k$ .

Selon le modèle de population idéale, la distribution attendue du nombre de rejetons produits par couple suit une loi de Poisson, c'est-à-dire que la moyenne est égale à la variance (Hartl et Clark 1997). Par exemple, dans une population de taille constante, chaque couple parental devrait produire en moyenne deux rejetons atteignant eux-mêmes la reproduction. La variance de succès reproducteur devrait donc être égale à deux dans une telle situation. En d'autres termes, et tel que défini par Crow et Morton (1955), l'indice de variabilité ( $V_k/k$ ) est égal à 1 pour une population idéale. L'inclusion de  $k=2$  et  $V_k=2$  dans l'équation 4 indique effectivement que  $N_e = N$  dans une telle situation. Cette équation indique également qu'une valeur de  $V_k/k$  supérieure à 1 entraînera nécessairement une diminution du rapport entre  $N_e$  et  $N$ . En fait, l'observation que le rapport  $N_e/N$  soit souvent inférieur à 1/10 chez les poissons est probablement le reflet d'une variance élevée du succès reproducteur qui ne suit pas la distribution attendue selon le modèle de population idéale. À titre d'exemple, une étude portant sur l'estimation du succès reproducteur chez le saumon atlantique a révélé que l'indice de variabilité était d'environ 14 pour la population étudiée (Garant et coll. 2001). Plus récemment, Hauser et coll. (2002) ont rapporté un indice de variabilité pouvant excéder 10 000 au sein d'un stock surexploité d'une espèce de poisson marin et qui s'est traduit en un rapport  $N_e/N$  de l'ordre de  $10^{-5}$  ! Ces auteurs ont d'ailleurs observé une perte de diversité génétique significative sur une période de 40 ans (4 générations) au sein de cette population malgré le fait que le nombre de reproducteurs était estimé à quelques millions d'individus! Une telle augmentation de la variance du succès reproducteur chez plusieurs espèces de poissons est vraisemblablement associée à leur fécondité très élevée qui peut occasionner des différences très importantes du succès reproducteur liées à une mortalité différentielle entre les familles. Compte tenu de la fécondité élevée qui caractérise le chevalier cuivré, il est donc probable que l'espèce soit elle aussi caractérisée par une variance élevée du succès reproducteur en situation naturelle.

***Compte tenu de l'effet déterminant de  $V_k$  sur le maintien de la diversité génétique au sein d'une population, la minimisation de la variance du succès reproducteur par l'égalisation de la taille des familles est en général considérée comme une action prioritaire dans la plupart des plans de reproduction (Frankham et coll. 2002).***

En effet, le bénéfice potentiel de réduire la variance du succès reproducteur en égalisant la taille des familles produites (i.e.  $V_k \approx 0$ ) peut être substantiel. Ainsi, l'équation 4 nous indique que pour une population stable ( $k=2$ ), la taille effective peut en fait atteindre le double de la taille réelle de la population ( $N_e = 2N$ ) lorsque  $V_k = 0$ ! Si l'on considère le rapport moyen de  $N_e/N = 0,11$  rapporté par Frankham (1995c), la taille effective de population peut être augmentée de 20 fois comparativement à celle qui résulterait d'une reproduction naturelle non assistée.

Cependant, deux mises en garde s'imposent. Premièrement, une égalisation de la taille des familles au moment de la reproduction ne signifie pas nécessairement que  $V_k$  sera égal à 0 lorsque ses rejetons atteindront eux-mêmes la reproduction (Waples 2004). Par exemple, il peut y avoir une survie différentielle entre les familles lors de la phase d'élevage précédant l'introduction dans le milieu ou au cours des années subséquentes. Les bénéfices réalisés en terme d'augmentation de  $N_e$  peuvent donc être inférieurs à ceux escomptés initialement. Une deuxième mise en garde s'impose également quant à l'effet de l'égalisation de taille des familles sur le nombre total de rejetons relâchés dans le milieu. Ainsi, l'équation 4 indique clairement que le nombre absolu de rejetons atteignant la prochaine reproduction ( $N$ ) a évidemment un effet important sur la taille effective.

#### *Contribution inégale des sexes à la reproduction*

L'ensemble des relations décrites précédemment assume implicitement que les mâles et les femelles composant une population reproductrice contribuent également à la reproduction. En fait, le nombre de mâles et de femelles participant effectivement à une reproduction est souvent inégal et dans de tels cas, la théorie prédit que la perte d'hétérozygotie se produira plus rapidement que selon ce qui est attendu lorsque la proportion des deux sexes est identique. Imaginons, par exemple, une population de 50 mâles et de 10 femelles. La contribution relative en gamètes de chacune des femelles à la production de rejetons sera, en moyenne, beaucoup plus importante que celle de chacun des mâles, ce qui ajoute une forme de variance dans le succès reproducteur dans

l'ensemble de la population. Par conséquent, on sera intuitivement porté à penser que la perte d'hétérozygotie dans une telle population sera plus rapide que si elle se composait de 30 mâles et de 30 femelles. En d'autres termes une inégalité dans le rapport des sexes entraîne une réduction de la taille effective de population. La taille effective corrigée pour tenir compte d'un rapport de sexe inégal est obtenue par l'équation suivante:

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f} \quad (5)$$

où  $N_m$  et  $N_f$  correspondent à la taille effective estimée séparément pour chacun des deux sexes à partir de l'équation 4. À titre d'exemple, une population où  $N_m = 50$  et  $N_f = 10$  aura un  $N_e = 33$  alors qu'une population de même effectif mais avec  $N_m = 30$  et  $N_f = 30$  aura un  $N_e = 60$ , soit presque le double. L'évolution temporelle de la diversité génétique découlant d'une inégalité dans la proportion des sexes contribuant effectivement à reproduction est donnée par :

$$H_{(t)} = H_0 \left( 1 - \frac{1}{8} \frac{N_f + N_m}{N_f N_m} \right)^t \quad (6)$$

Selon cette relation, la population où  $N_m=50$  et  $N_f=10$  aura perdu environ 15 % de sa diversité génétique originale ( $H_0$ ) après 10 générations alors que cette perte sera d'environ la moitié de cette valeur (8 %) pour la population où  $N_m$  et  $N_f$  sont égaux.

*Il est donc évident que lors d'une reproduction assistée, un gain substantiel du rapport  $N_e/N$  peut être obtenu par l'égalisation du nombre de mâles et de femelles participant à la reproduction. Conséquemment, tout plan de reproduction dont l'objectif est de maximiser le maintien à long terme de la diversité génétique devrait viser à utiliser un nombre égal de mâles et de femelles dans la réalisation des croisements. Inversement, un tel plan devrait proscrire toute intervention pouvant contribuer au déséquilibre de la contribution des deux sexes à la reproduction, par exemple l'utilisation du sperme de plusieurs mâles pour féconder les œufs d'une même femelle.*

*Variation temporelle de la taille effective*

Nous avons jusqu'à ce moment considéré  $N_e$  que dans un contexte de stabilité de la taille des populations. Cependant, les populations naturelles fluctuent en abondance, souvent par un ordre de grandeur ou même davantage en l'espace de quelques générations. Encore ici, de telles fluctuations peuvent être perçues comme une forme de variance temporelle du succès reproducteur global de la population. On peut donc intuitivement imaginer que plus l'abondance d'une population sera variable dans le temps, plus sa taille effective différera de  $N$ . On parlera de goulot d'étranglement (« bottleneck ») dans le cas particulier où une population subit une baisse d'abondance rapide et marquée. Quel en sera l'effet sur  $N_e$ ? Il est démontré mathématiquement que l'expression qui approximera le mieux  $N_e$  résultant de fluctuations temporelles est la suivante:

$$\frac{1}{N_e} = \left( \frac{1}{t} \right) \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \frac{1}{N_3} + \dots + \frac{1}{N_t} \right) \quad (7)$$

où  $t$  représente le temps en nombre de générations et  $N_1, N_2, N_3$ , etc. représentent la taille effective de population pour une génération donnée. En d'autres termes,  $N_e$  est la moyenne harmonique des tailles effectives de chaque génération (estimées à partir des équations 4 et 5). Une caractéristique de la moyenne harmonique est sa valeur beaucoup plus fortement affectée par les valeurs faibles que les valeurs élevées. Par exemple, une population caractérisée par une valeur de  $N_e = 1000$  aux générations 1 et 2, mais de seulement 50 à la génération 3 (suite, par exemple, à une très forte réduction de recrutement) aurait une  $N_e \approx 150$ , bien que la moyenne arithmétique des valeurs de  $N_e$  pour ces trois générations soit égale à 683.

Ce même principe de l'effet néfaste de la fluctuation temporelle des effectifs s'applique également aux variations interannuelles du *nombre efficace de reproducteurs* ( $N_b$ ) au cours d'une même génération. Le concept du nombre de reproducteurs efficace a été développé par Waples (1990) pour tenir compte du fait que chez les espèces dont le temps de génération est de plus d'un an, le nombre de reproducteurs participant à une

reproduction annuelle ne représente en fait qu'une proportion de l'ensemble des individus qui contribueront à la reproduction au cours d'une génération entière. Dans un tel cas, Waples (2002) a établi que la meilleure approximation de la taille effective était donnée par :

$$N_e = g N_b \quad (8)$$

où  $g$  est la durée moyenne d'une génération en nombre d'années (habituellement approximé par l'âge moyen à la reproduction) et  $N_b$  représente la moyenne harmonique du nombre effectif de reproducteurs estimé annuellement au cours d'une génération. Le paramètre  $N_b$  peut être estimé à chaque année à partir des équations 4 et 5. Plus récemment, Waples (2002) a modifié cette relation afin de mieux tenir compte du fait que la variance du succès reproducteur moyen entre familles de différentes cohortes mais faisant partie d'une même génération pouvait avoir un effet très important sur la taille effective. Cette relation s'exprime par :

$$N_e = 1 / \sum (X_i^2 / N_{bi}) \quad (9)$$

où  $X_i$  correspond à la contribution proportionnelle des reproducteurs de l'année  $i$  à la prochaine génération et  $N_{bi}$  représente le nombre de reproducteurs efficaces à l'année  $i$ . Pour correspondre à  $N_e$ , la sommation devrait s'effectuer sur un nombre d'années correspondant à la durée moyenne d'une génération.

*Dans le cadre d'un plan de rétablissement, l'ensemble de ces relations nous indiquent que des bénéfices importants quant à la capacité de maintien de la diversité génétique peuvent être obtenus en minimisant les fluctuations temporelles du nombre de reproducteurs efficaces, de même que de leur contribution à l'ensemble de la reproduction sur la durée d'une génération. Ces relations indiquent de plus que la taille effective de la population restaurée augmentera avec le nombre d'années où la reproduction sera réalisée. Idéalement, ce nombre d'années devrait correspondre au moins à la durée moyenne du temps de génération de l'espèce ciblée (Waples 2004).*

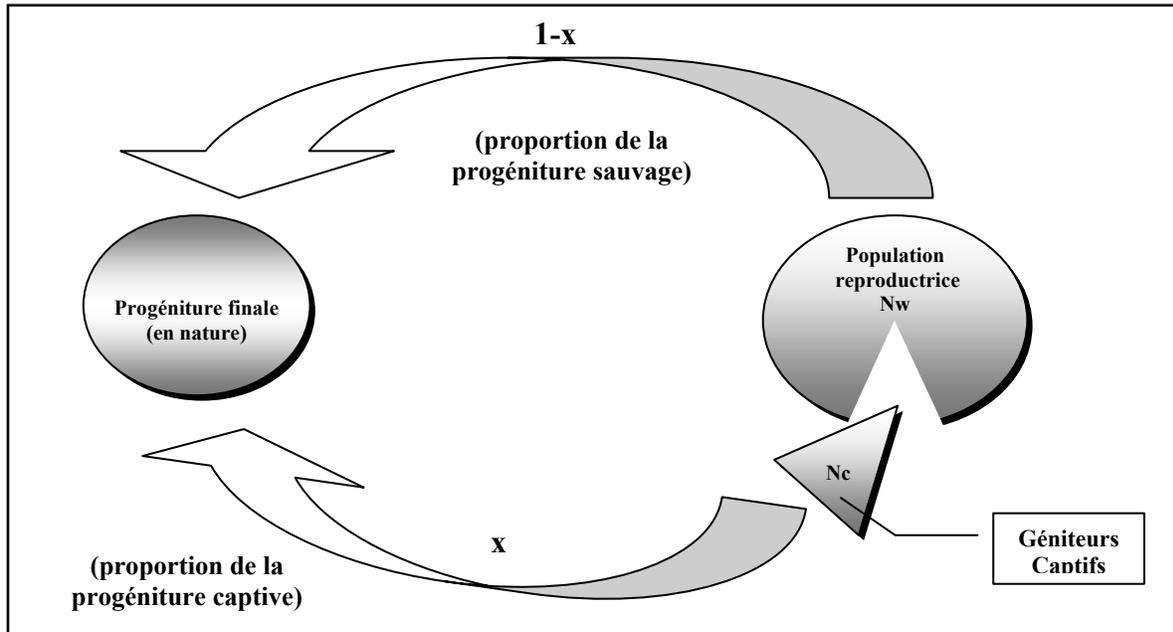
#### 4. Impacts du repeuplement sur la diversité génétique des populations naturelles

Il est surprenant de constater suite à la revue de la littérature sur le sujet que la majorité des écrits sur la gestion génétique de reproduction assistée portent sur les travaux de réintroduction à partir de populations captives, dont très peu sur les poissons (revu dans Frankham et coll. 2002). En effet, la littérature relative au repeuplement de soutien par l'utilisation de reproducteurs captifs ou sauvages est essentiellement dominée par les travaux sur les salmonidés (revu dans Ryman et coll. 1995 ; Wang et coll. 2001 ; Duchesne et Bernatchez 2002 ; Ford 2002 ). La plupart des auteurs s'entendent sur le fait que le repeuplement de soutien peut avoir des effets génétiques néfastes sur les populations sauvages, les principaux étant :

- i) une réduction de la taille effective,
- ii) une réduction de l'aptitude de reproduction et de survie suite à l'adaptation aux conditions de captivité,
- iii) une manifestation possible de la dépression de consanguinité.

*A priori* (mais voir plus loin), le contexte particulier qui s'apparente le plus à celui du plan de rétablissement du chevalier cuivré est illustré à la figure 3. Dans un tel programme de repeuplement de soutien, des adultes de la population naturelle sont capturés en nature (appelés géniteurs captifs), reproduits en environnement contrôlé, puis la progéniture produite est remise à l'eau après une période de garde en captivité, l'objectif visé étant en général de minimiser la mortalité au cours des premiers stades de vie. La progéniture captive représentera une proportion  $X$  de la progéniture totale, alors que celle produite par les géniteurs de la population reproductrice sera de  $(1-X)$ . Ce processus peut être répété sur plusieurs années.

**Figure 3. Illustration schématique d'un plan de repeuplement de soutien.**



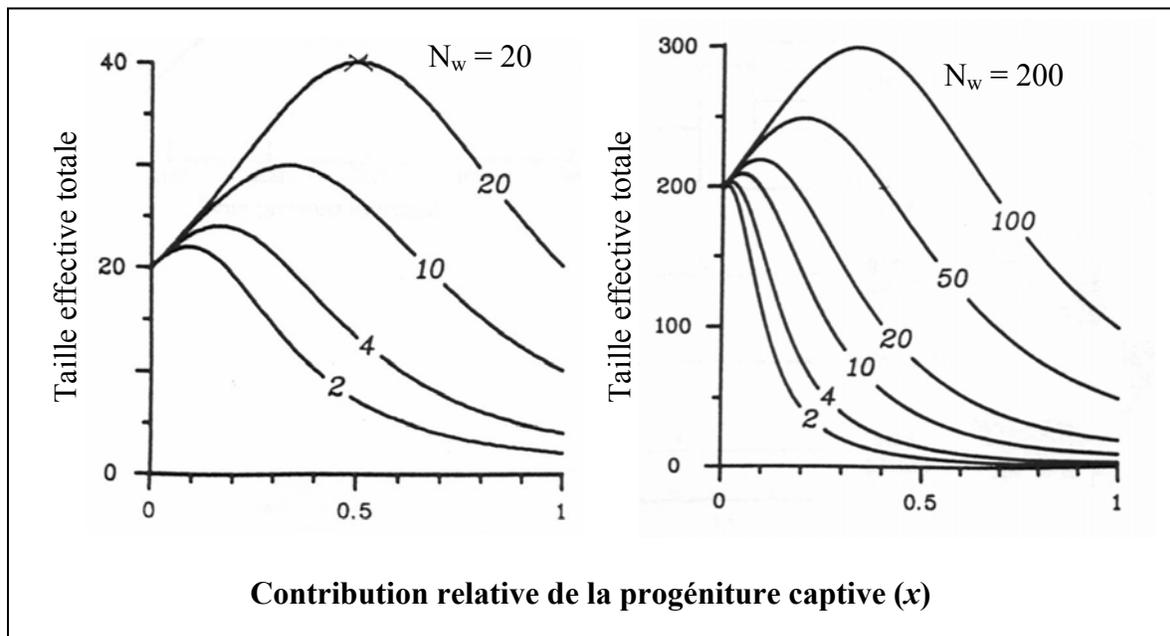
En général, l'objectif premier de ce type de repeuplement est d'augmenter l'abondance de la population à un niveau proche de la capacité de support du milieu ou permettant un niveau d'exploitation soutenue dans le cas d'espèces exploitées par la pêche. *A priori*, la fécondité élevée qui caractérise la plupart des espèces de poissons semble offrir un avantage certain pour ce type d'intervention, mais dans les faits, elle représente une arme à double tranchant. D'une part, une fécondité élevée (par exemple plusieurs dizaines, voire centaines de milliers d'œufs produits par femelle dans le cas du chevalier cuivré) signifie qu'une progéniture très abondante peut être produite à partir de seulement quelques reproducteurs si la mortalité est effectivement réduite au cours des jeunes stades de vie. Cependant, cette caractéristique peut devenir un problème sérieux du point de vue génétique puisqu'un faible nombre de familles peut être surreprésenté dans la population aux reproductions subséquentes. Tel que démontré dans les sections précédentes, ceci peut entraîner une accélération de l'érosion de la diversité génétique en augmentant substantiellement le coefficient moyen de consanguinité et la variance du succès reproducteur au sein de la population repeuplée.

Il est donc important d'évaluer les conséquences des différents scénarios de repeuplement envisagés. Ryman et Laikre (1991) ont été les premiers à formaliser mathématiquement cette problématique en portant une attention particulière à l'effet des repeuplements de soutien sur la taille effective de la population. Ces auteurs ont ainsi démontré que la taille effective ( $N_e$ ) résultant d'un repeuplement de soutien est fonction de la taille effective des reproducteurs laissés en nature ( $N_w$ ) et de ceux utilisés pour réaliser les croisements ( $N_c$ ), de même que du carré de la proportion de la progéniture totale à la prochaine génération produite par les reproducteurs captifs ( $x$ ) et ceux laissés en nature ( $1-x$ ).

$$\frac{1}{N_e} = \frac{x^2}{N_c} + \frac{(1-x)^2}{N_w} \quad (10)$$

Tel que l'illustre la figure 4, cette équation prédit notamment que, passé un certain seuil, plus la contribution  $X$  des reproducteurs captifs est élevée, plus le  $N_e$  résultant sera réduit comparativement à ce qu'il aurait été sans repeuplement. Cette figure indique également que pour une même proportion  $X$  de rejetons produits en captivité (par exemple 0,5 sur l'un ou l'autre des panneaux), la taille effective résultante sera d'autant plus réduite que la taille effective des reproducteurs captifs est faible (par exemple, les courbes 4 et 20).

**Figure 4. Effets de la taille effective des reproducteurs captifs et de la contribution relative de la progéniture captive sur la taille effective totale.**



Quoique informatif, le modèle de Ryman et Laikre (1991) est très simplifié, notamment parce qu'il ne considère qu'un seul événement de repeuplement et qu'il ne traite pas de l'effet bénéfique possible d'une augmentation de la taille nette de la population. Plus récemment, Wang et Ryman (2001) de même que Duchesne et Bernatchez (2002) ont considéré l'effet à long terme de repeuplements de soutien selon divers scénarios démographiques. Dans les deux études, les auteurs ont démontré que la maximisation de la taille effective des reproducteurs captifs représentait le facteur le plus important à considérer pour atténuer les effets génétiques négatifs des repeuplements. Ces deux études ont de plus démontré qu'il n'existait aucune généralisation possible quant aux conséquences des repeuplements de soutien sur la diversité génétique des populations naturelles au cours de plusieurs générations. Essentiellement, Duchesne et Bernatchez (2002) ont démontré que la démographie de la population repeuplée était déterminante à ce chapitre. Ainsi, les conséquences des repeuplements peuvent être très néfastes dans le cas où la population continue de décliner malgré les ensemencements soutenus. Au contraire, il existe plusieurs scénarios de repeuplement qui peuvent en fait augmenter le potentiel de maintien de diversité génétique lorsque les ensemencements contribuent à un accroissement démographique de la population. L'explication des relations mathématiques complexes permettant d'explorer les conséquences de divers scénarios sur plusieurs générations déborde du cadre de ce document. Cependant, les outils analytiques utilisant ces relations et développés par Duchesne et Bernatchez (2002) sont disponibles et peuvent être utilisées pour explorer les conséquences à long terme sur les différents scénarios de repeuplement, le cas échéant.

L'inconvénient principal de l'un ou l'autre des modèles décrits ci-haut est leur application qui nécessite une certaine connaissance *a priori* de paramètres démographiques tel que la taille effective des reproducteurs constituant la population naturelle, la proportion de la progéniture qu'ils produisent, et les informations sur la tendance démographique de la population suite aux repeuplements (déclin, augmentation, stabilité). Cependant, les informations disponibles sur le taux de recrutement suggèrent que ces considérations peuvent être ignorées dans le cas du chevalier cuivré. En effet, le très faible nombre de captures de jeunes individus de l'année (1 par année en moyenne)

indique que le taux de recrutement pour l'espèce est extrêmement faible, représentant au mieux 0.35 % de l'abondance relative observée chez les autres espèces de chevalier rencontrées dans le même milieu (Vachon 2002). En se rapportant à l'équation 10, on constate que pour une valeur faible de  $(1-X)$ , la valeur de  $N_e$  devient essentiellement égale à  $N_c$ , soit la taille effective de la population utilisée pour réaliser les repeuplements.

*En somme, la gestion génétique d'un plan de reproduction du chevalier cuivré s'apparentera davantage au contexte de réintroduction d'une population extirpée qu'à celui d'un repeuplement de soutien. Ceci revient à dire que le niveau de diversité génétique qui sera maintenu dans la population dépendra avant tout des efforts déployés dans le cadre du plan de reproduction afin d'optimiser l'ensemble des facteurs pouvant être manipulés pour minimiser les pertes de diversité génétique. Tel que démontré précédemment, la maximisation de la taille effective des reproducteurs représente le facteur le plus important à considérer dans ce sens.*

## II. Plan de reproduction

### 1. Les atouts

Malgré la situation précaire du chevalier cuivré, un certain nombre de facteurs constitue un atout contribuant à augmenter les chances de succès d'un plan de reproduction pour l'espèce, du moins en ce qui a trait aux considérations génétiques.

Premièrement, tel qu'expliqué à la section précédente, le très faible recrutement naturel de l'espèce simplifie considérablement les considérations relatives aux impacts génétiques du repeuplement, celles-ci se limitant essentiellement à une gestion génétique rigoureuse de la reproduction assistée.

Deuxièmement, le temps de génération relativement long (10 ans au minimum) de l'espèce signifie que le taux d'érosion de la diversité génétique est substantiellement ralenti comparativement à la majorité des espèces de poissons.

Troisièmement, malgré la faible abondance de l'espèce estimée à moins d'un millier d'individus dans le tronçon fluvial en front de Lavaltrie (Vachon 2004), le niveau de diversité génétique caractérisant la population est relativement élevé. Ainsi, les premières analyses réalisées dans le cadre des travaux de maîtrise de Catherine Lippé ont révélé une hétérozygotie moyenne ( $H_e$ ) d'environ 0,77 (étendue des valeurs sur 21 marqueurs : 0,63-0,91) (Lippé et coll. 2004). Cette valeur est supérieure à celles habituellement rapportées pour les poissons d'eau douce (DeWoody et coll. 2000). Cette observation surprenante (mais préliminaire !) s'explique vraisemblablement par le temps de génération élevé de l'espèce qui tamponne l'érosion de la diversité génétique, mais aussi par le fait que cette diversité reflète possiblement la situation démographique passée de l'espèce. En effet, puisque la quantification de cette diversité a vraisemblablement été réalisée sur des individus âgés d'au moins 20 ans, il est tout à fait probable que l'abondance de l'espèce était beaucoup plus importante à la génération qui a engendré cette cohorte d'individus. En somme, cette diversité reflèterait essentiellement celle de la génération précédente.

Enfin, la disponibilité de marqueurs génétiques très variables pour l'espèce et la capacité d'analyser des échantillons en 48h rendent possible l'estimation des relations parentales en « temps réel », ce qui permettrait d'éviter des croisements consanguins lors de la reproduction assistée (voir la section 3).

## 2. Objectifs

Tel que démontré dans les sections précédentes, la maximisation de la taille effective de population représente le facteur le plus important à considérer pour le maintien de la diversité génétique. D'un point de vue génétique, l'objectif principalement visé dans le cadre d'un plan de reproduction devrait donc être sa contribution au maintien d'une taille effective de populations assurant la « santé génétique » à long terme de la population (Fankham et coll. 2002). Deux buts sont ciblés dans ce contexte, soit :

- i) l'évitement de la dépression de consanguinité, maintenant ainsi l'aptitude de reproduction,
- ii) le maintien du potentiel évolutif en réponse aux changements environnementaux.

Selon Soulé (1980), une taille effective de 50 serait suffisante pour prévenir à court terme la manifestation de problèmes liés à la dépression de consanguinité. Cette interprétation se base sur des observations empiriques de corrélation entre l'occurrence de dépression consanguine et le taux de consanguinité en production animale. Cependant, des études empiriques récentes ont démontré que la dépression de consanguinité pouvait se manifester dans des populations de taille effective  $\approx 90$  en seulement cinq générations (Bryant et col. 1999; Reed et Bryant 2000). Conséquemment, Frankham et coll. (2002) concluent :

*«We do not know precisely how large populations must be to avoid meaningful inbreeding depression in the long term, but the required size is clearly much greater than an effective size of 50. »*

Abordant dans le même sens, Franklin (1980) a prédit sur la base d'un modèle génétique quantitatif qu'une taille effective de 500 était requise pour maintenir la variation génétique additive et le potentiel évolutif d'une espèce à long terme. Lande et Barrowclough (1987) en sont également arrivés à des conclusions similaires.

Dans le contexte des connaissances actuelles, Frankham et coll. (2002) sont arrivés à cette conclusion : une taille effective d'au moins 500 est requise pour retenir la diversité génétique et éviter la dépression de consanguinité à perpétuité. Cependant, il stipule aussi que compte tenu des contraintes imposées par le manque de ressources, il est presque toujours illusoire d'espérer atteindre cet objectif.

***Conséquemment, des solutions de compromis semblent en général représenter la norme, la plus courante étant d'assurer le maintien d'au minimum 90 % de la diversité génétique de départ sur une période de 100 ans.***

Selon Frankham (2002), la taille effective permettant d'atteindre cet objectif peut être approximée par :

$$N_e = 475 / L \quad (11)$$

où L est le temps de génération en années. En assumant un temps de générations (L) de 10 ans, l'objectif minimal d'un plan de reproduction pour le chevalier cuivré serait donc de viser à maintenir une taille effective d'au moins 50. Cependant, étant donné qu'une taille effective de 500 est nécessaire afin d'assurer la viabilité génétique des populations à long terme, tous les efforts pouvant augmenter davantage la taille effective devraient être déployés.

***Compte tenu du compromis entre ces recommandations et les contraintes imposées par la disponibilité des ressources, il est proposé que le plan de reproduction du chevalier cuivré vise l'atteinte et le maintien d'une taille effective à long terme de 100.***

### 3. Schéma de reproduction

Puisque l'égalisation du nombre de mâles et de femelles participant à un événement de reproduction est un facteur important à considérer pour maximiser le rapport  $N_e/N$  (équations 5 et 6), il est souvent recommandé de réaliser des croisements monogames, c'est-à-dire impliquant un seul mâle et une seule femelle. De plus, vu l'effet prépondérant de la variance du succès reproducteur sur  $N_e$  (équation 4), il est également préconisé d'égaliser le nombre de rejetons produits par famille. Ceci est en général réalisé en ajustant le nombre d'œufs par femelle à celui produit par la femelle la moins féconde. Cette façon de faire résultera inévitablement en une réduction du nombre absolu de rejetonsensemencés.

*Étant donné que le nombre absolu est lui aussi un facteur important affectant la taille effective de la population, il est donc essentiel de s'assurer qu'une égalisation de la taille des familles ne se fasse pas au détriment d'une réduction trop importante de l'abondance absolue des futurs reproducteurs à la génération suivante.*

Une étude récente réalisée par Fiumera et coll. (2004) vient d'ailleurs de démontrer qu'un schéma de croisements monogames accompagné d'une égalisation du succès reproducteur n'est pas nécessairement la meilleure stratégie pour maximiser la taille effective de la population. Ces auteurs ont ainsi comparé par simulations l'efficacité de six différents schémas de reproduction, soit ceux impliquant le croisement de plusieurs mâles avec une seule femelle (et réciproquement), les croisements monogames avec et sans égalisation de la taille des familles, puis les croisements factoriels avec et sans égalisation de la taille des familles. Lors de croisements factoriels, un nombre égal de mâles et de femelles est utilisé et tous les mâles sont croisés avec toutes les femelles. Ceci est effectué en séparant les œufs de chaque femelle en autant de lots égaux qu'il y a de mâles. Chaque lot d'œufs de chaque femelle est donc fécondé avec le sperme de chaque mâle. Il va s'en dire que ceci est réalisé en évitant de mélanger le sperme de tous les mâles, puisqu'il en résulte habituellement une grande variance dans la capacité de fertilisation (Wang et coll. 2001).

Les résultats de Fiumera et coll. (2004) ont démontré que le plan de croisements factoriels était toujours supérieur au plan de croisement monogame. Ils ont également démontré que le gain réalisé en terme de taille effective par l'égalisation du succès reproducteur de chaque reproducteur était négligeable (7 % au mieux). Ceci s'explique essentiellement par le fait que l'égalisation du succès reproducteur était accompagnée par une réduction de la production moyenne nette de 56 % du nombre total de rejetons. La meilleure performance du plan de croisements factoriels tient aussi du fait qu'il représente en soi une forme d'égalisation du succès reproducteur qui n'implique cependant aucune réduction dans la production de rejetons. Par exemple, le fait de favoriser la reproduction de chaque femelle avec plusieurs mâles (tout en respectant le critère d'utilisation du nombre égal de mâles et de femelles) diminue les risques qu'une femelle contribue peu ou pas à la reproduction parce qu'elle aurait été croisée avec un mâle stérile ou avec un sperme de mauvaise qualité. De plus, ce type de croisements maximise la représentation de combinaisons génétiques différentes. Par exemple, avec 10 mâles et 10 femelles, 100 familles génétiquement distinctes peuvent être produites comparativement à 10 seulement en procédant par croisement monogame.

***En somme, un schéma de croisements factoriels sans égalisation de la taille des familles et utilisant le même nombre de mâles et de femelles devrait être préconisé dans le cadre du plan de reproduction du chevalier cuivré.***

Bien sûr, il faut également envisager la possibilité que diverses complications de terrain ou contraintes logistiques empêchent l'application d'un plan de croisements factoriels strict. Par exemple, il est possible que tous les reproducteurs ne soient pas disponibles pour réaliser la production quasi-simultanée de toutes les familles. Dans un tel cas, un plan de croisements factoriels partiels, impliquant une reproduction factorielle avec différents sous-ensembles de reproducteurs, devrait être envisagé.

Les analyses de Fiumera et coll. (2004) ont en effet démontré que ce type de croisements pouvait atteindre 80 % du rendement attendu par un plan de croisements factoriels strict. En utilisant l'information empirique disponible sur 10 ans et relative au plan de reproduction de *M. robustum*, Fiumera et coll. (2004) ont également démontré qu'un rapport  $N_e/N \approx 0,5$  avait été obtenu par un plan de croisements factoriels partiel (sans égalisation de la taille des familles) basé sur un nombre moyen de 3 partenaires pour un nombre moyen de reproducteurs de 25 individus/an. Ce rapport est de beaucoup supérieur à ce qui serait attendu en situation naturelle pour une espèce à fécondité élevée comme *M. robustum* (de l'ordre de 0.1 selon Frankham 1995c).

***Advenant le cas où il ne soit pas possible d'appliquer un schéma de croisements factoriels strict, un plan de croisement factoriels partiel sans égalisation de la taille des familles et impliquant un minimum de trois mâles et trois femelles devrait être appliqué.***

Un des aspects non traités par Fiumera et coll. (2004) est l'évitement de croisements consanguins. Tel que mentionné précédemment, un ralentissement important de l'évolution de la consanguinité dans la population repeulée peut être réalisé en évitant les croisements entre individus apparentés. Or, dans une population de faibles effectifs et représentée de surcroît par un faible nombre de cohortes d'un même groupe d'âge comme c'est le cas pour le chevalier cuivré, la probabilité de croisements consanguins est à considérer. ***Il serait donc souhaitable que les croisements entre individus apparentés soient évités.***

Tel que mentionné précédemment, l'utilisation de l'analyse génétique permettrait de quantifier le degré d'apparentement entre les chevaliers utilisés pour la reproduction assistée en 48h. Le cas échéant, ce génotypage permettrait d'éliminer du plan de reproduction les combinaisons de croisements qui impliqueraient des reproducteurs apparentés. Par exemple, cette approche est maintenant utilisée en routine dans notre laboratoire dans le contexte de programmes d'amélioration génétique et de développements de lignées d'élevage pour l'aquiculture des salmonidés et des percidés.

#### **4. Nombre de reproducteurs à utiliser lors des croisements**

Outre les contraintes logistiques et les difficultés de captures, le nombre de reproducteurs à utiliser lors des croisements dépendra essentiellement de quatre critères :

- i) la représentativité de la diversité génétique de la population naturelle,
- ii) l'objectif visé en terme de taille effective,
- iii) le nombre absolu de rejetons devant être produit pour atteindre cet objectif,
- iv) le nombre de populations présentes dans le système.

##### ***a) Représentativité de la diversité génétique de la population naturelle***

Tous les auteurs s'entendent pour souligner que, du point de vue de la génétique de la conservation, tout plan de reproduction devrait viser à maximiser la représentativité de la diversité génétique naturelle au sein des reproducteurs utilisés. Bien évidemment, cette représentativité augmente avec le nombre de reproducteurs utilisés. Cependant, cette relation n'est pas linéaire, de sorte que l'utilisation d'un nombre relativement peu élevé de reproducteurs peut permettre d'atteindre cet objectif. Ainsi, Frankham et coll. (2002) ont démontré qu'environ 98 % de l'hétérozygotie de la population naturelle peut être représentée au sein d'un groupe de 30 reproducteurs. De même, Marshall et Brown (1975) ont démontré que l'utilisation de 30 reproducteurs assure avec une certitude de 95 % une représentation de l'ensemble des allèles présent dans une population et dont la fréquence est supérieure à 0.05.

***En somme, un nombre de 30 reproducteurs est généralement jugé acceptable pour assurer une représentativité de la diversité génétique présente dans la population naturelle lors dans la réalisation d'un plan de reproduction.***

***b) Objectif visé en terme de taille effective***

Tel que mentionné à la section précédente, l'objectif proposé en terme de taille effective pour le plan de reproduction du chevalier cuivré devrait être de 100. En se rapportant aux travaux de Fiumera et coll. (2004), on peut espérer que le plan de croisements factoriels sans égalisation de la taille des familles permettent d'atteindre un rapport  $N_e/N$  d'environ 0,5 lors des croisements. C'est donc dire que le plan de reproduction devrait impliquer l'utilisation d'environ 200 chevaliers cuivrés au total. Il est évident qu'un tel nombre ne peut être utilisé au cours d'une seule année. Cependant, l'équation 8 de Waples (2002) nous rappelle que la taille effective totale est obtenue par la multiplication du nombre de reproducteurs effectifs utilisés à chaque année par le nombre d'années correspondant au temps de générations. En assumant qu'un rapport  $N_e/N \approx 0,5$  peut être atteint, ainsi qu'en considérant un temps de génération de 10 ans, l'utilisation de 20 reproducteurs à chaque année pendant 10 ans pourrait permettre d'atteindre l'objectif de  $N_e = 100$  ( $N_b = 10 \times 10$  ans). De plus, l'utilisation de 20 reproducteurs par an sur plusieurs années permettrait de rencontrer facilement les besoins en termes de représentativité de la diversité génétique présente au sein de la population naturelle de chevalier cuivré.

***Il est donc recommandé que le plan de reproduction du chevalier cuivré vise l'utilisation de 20 reproducteurs à chaque année, soit 10 mâles et 10 femelles et ce, sur une période de 10 ans.***

L'étalement du plan de reproduction sur 10 ans permettrait de plus de minimiser les effets négatifs liés aux fluctuations interannuelles de la contribution proportionnelle des reproducteurs à la prochaine génération. Ainsi, l'équation 9 de Waples (2002) nous indique que les efforts déployés en vue de maintenir une taille effective donnée peuvent être compromis par une variance importante de la contribution d'une cohorte au recrutement au cours d'une génération. Plus le nombre de cohortes sera élevé, meilleure sera la possibilité de tamponner l'effet néfaste d'une baisse de recrutement importante pouvant survenir une année affectée par des conditions particulières (climatiques, environnementales, etc.). En d'autres termes, plus le nombre de cohortes produites sera

élevé, plus l'effet de petits effectifs sur la moyenne harmonique du nombre effectif de reproducteurs ( $N_b$ ) sera atténué. Évidemment, cette équation nous rappelle de plus que le plan de reproduction devrait viser à égaliser la contribution proportionnelle des reproducteurs entre les années.

**c) Nombre absolu de rejetons devant être produit**

Combien de rejetons devront être ensemencés pour atteindre l'objectif du maintien d'un  $N_e = 100$ ? Une réponse précise à cette question est impossible à formuler puisqu'elle dépend essentiellement d'une bonne connaissance du taux de mortalité prévu suite aux ensemencements. Or, aucune information en ce sens n'est disponible sur le chevalier cuivré, outre que l'abondance très faible des juvéniles suggère que le taux de mortalité actuel aux jeunes stades de vie semble très élevé. Ces informations ne sont également pas disponibles pour d'autres espèces du genre *Moxostoma*. Les informations disponibles s'appliquant le mieux au cas du chevalier cuivré proviennent du maskinongé (*Esox masquinongy*). En effet, tout comme le chevalier cuivré, cette espèce est caractérisée par un âge à la reproduction tardif, une fécondité très élevée ainsi qu'une espérance de vie d'environ 20 ans. Les données recueillies pour cette espèce lors de suivis temporels d'abondance indiquent que le taux de survie depuis l'ensemencement de jeunes de l'année (0+) jusqu'à l'âge de 10 ans était d'environ 1 %, soit 10 survivants pour 1 000 jeunes ensemencés et de seulement 0,2 % jusqu'à l'âge de 16 ans, soit deux survivants pour 1 000 jeunes ensemencés (Johnson 1978).

En assumant que ces taux de mortalité s'appliquent au chevalier cuivré et en considérant le scénario le plus conservateur, soit un taux de survie de 0,2 % depuis l'ensemencement jusqu'à la reproduction, il faudrait viser à ensemencer en moyenne 1 000 rejetons pour chacun des reproducteurs utilisés pour espérer que ceux-ci contribuent chacun à au moins un survivant à la prochaine génération, pour un total de 200 sur l'ensemble du plan de reproduction. Évidemment, ce nombre serait trop faible, autant d'un point de vue démographique que génétique. Du point de vue génétique notamment, ce scénario ne permettrait pas de maintenir l'objectif d'une taille effective à long terme de 100. En effet,

lors de la reproduction naturelle de ces poissons à la prochaine génération, il faut prévoir que le rapport  $N_e/N$  serait beaucoup plus faible que celui pouvant être obtenu lors d'une reproduction assistée, soit vraisemblablement autour de 0,1 (Frankham 1995c). C'est donc dire qu'un total de 200 rejetons pouvant atteindre l'âge à la reproduction résulterait vraisemblablement en une taille effective de seulement 20 à la prochaine génération. Il faudrait donc ainsi viser à ce qu'un minimum de 1 000 chevaliers cuivrés parmi ceux qui serontensemencés puissent atteindre l'âge à la reproduction pour maintenir une taille effective de 100 à la génération suivant la reproduction des poissonsensemencés.

Le nombre de chevaliers pouvant être élevé en étangs sera-t-il suffisant pour atteindre cet objectif? La réponse est apparemment non. Ainsi, en assumant un taux de survie de 0,2 % entre un stade juvénile de quelques mois et l'âge à la reproduction, un minimum de 500 000 jeunes chevaliers cuivrés juvéniles d'âge 0+, soit 50 000 par année, devraient êtreensemencés pendant 10 ans pour espérer maintenir une taille effective de 100. Cependant, compte tenu du nombre et de la dimension des étangs disponibles, le nombre maximal de jeunes chevaliers pouvant y être élevé pour êtreensemencés à la fin de l'été est bien inférieur à ce nombre. Ainsi, selon F. Bouchard (communication personnelle), d'après les connaissances acquises lors des précédents élevages, le nombre de poissons qui pourront être ainsi maintenus est d'environ 20 000. Toutefois, des expériences seront effectuées afin d'optimiser ce nombre tout en s'assurant de conserver une bonne croissance. En considérant un taux de survie de 0,2 %, on peut espérer qu'environ 40 survivants jusqu'à l'âge de la reproduction seront produits annuellement par l'élevage en étangs pour un total de 400 sur 10 ans.

Ce nombre est de toute évidence trop faible, même en considérant les valeurs les plus optimistes de taux de survie. Il serait donc important de trouver dans un avenir rapproché une solution afin d'augmenter la production de fretins d'automne à au moins 50 000.

Comme il ne sera pas possible d'atteindre cet objectif en 2004, c'est donc dire qu'un nombre additionnel important des jeunes chevaliers cuivrés produits lors des croisements assistés devra êtreensemencée au stade larvaire, tôt suivant l'éclosion. Il faut anticiper

dans ces circonstances que le taux de survie sera beaucoup plus faible que la valeur de 0,2 % observé pour les maskinongés juvéniles âgés de quelques mois. Il est impossible de donner une valeur précise au taux de survie anticipée mais de façon conservatrice, on ne peut probablement pas espérer une valeur supérieure à 0,02 % (soit 10 fois inférieure), compte tenu du taux de mortalité naturelle très élevé qui caractérise la plupart des espèces de poissons au stade larvaire.

En considérant ce taux de survie de 0,02 %, une fécondité variant entre 50 000 et 100 000 œufs par femelle, de même que la mise en étangs de quelques dizaines de milliers de poissons, l'utilisation de 10 femelles devrait permettre l'ensemencement additionnel d'environ 500 000 jeunes chevaliers au stade larvaire et donc espérer 100 survivants jusqu'à l'âge de la reproduction par année d'ensemencement pour un total de 1 000 pour l'ensemble du plan de reproduction de 10 ans.

***En somme, l'ensemencement sur une période de 10 ans de l'ensemble des rejets produits annuellement par 10 femelles devrait permettre de rencontrer l'objectif d'une taille effective  $N_e = 100$ . Pour atteindre cet objectif, l'ensemencement devrait se faire en deux temps, impliquant premièrement l'ensemencement d'environ 500 000 larves, puis l'ensemencement d'environ 20 000 juvéniles à la fin de l'été.***

Pour l'élevage en étangs de ces derniers, la façon de les répartir devrait consister en une représentation égale des différentes familles dans chacun des neuf étangs disponibles. Cette façon de faire contribuera à minimiser la variance de la taille entre les familles au moment de l'ensemencement qui pourrait résulter d'une mortalité variable entre les étangs d'élevage.

#### ***d) Nombre de populations présentes dans le système***

Un des objectifs poursuivis dans le cadre des travaux de maîtrise de Catherine Lippé portant sur la génétique de la conservation du chevalier cuivré est de vérifier l'hypothèse voulant que les chevaliers capturés dans le Richelieu et ceux capturés dans le fleuve

Saint-Laurent appartiennent à deux populations génétiquement distinctes. Le cas échéant, il faudrait alors qu'un plan de reproduction distinct s'applique à l'une et l'autre des populations. Dans le cas contraire, il serait envisageable d'utiliser sans discernement des reproducteurs provenant de l'un ou l'autre de ces deux sites lors pour réaliser le plan de reproduction. Les résultats préliminaires découlant des analyses réalisées à ce jour tendent plutôt à supporter l'hypothèse d'une très faible différenciation génétique entre les chevaliers du fleuve et ceux de la rivière Richelieu en aval du barrage de Saint-Ours (valeur du  $f_{st} < 0,01$ ). Pour l'instant, il semble donc possible d'envisager l'utilisation de chevaliers capturés dans le Saint-Laurent pour atteindre le nombre de 20 reproducteurs/an proposé précédemment. Quant à la distinction entre le site de Chambly et celui de Saint-Ours, le nombre de poissons analysés pour Chambly ne permet pas pour l'instant de se prononcer quant à l'ampleur de la différenciation entre ceux-ci. Ces résultats devraient cependant être disponibles avant la période de fraie de 2005.

### **5. Établissement et maintien à long terme d'une population captive**

Selon Frankham et coll. (2002), il est fortement recommandé d'établir une ou des populations captives avant que l'abondance totale d'une espèce donnée chute à moins de 1 000 individus. Selon l'IUCN (1987), la justification première de cette action est évidemment de prévenir l'extinction totale et irréversible de l'espèce. De plus, toujours selon l'IUCN (1987), les autres bénéfices découlant du seuil critique de 1 000 individus sont :

- i) la possibilité de prélever des individus sans porter préjudice aux effectifs des populations naturelles,
- ii) la possibilité de fonder la population captive à partir de reproducteurs non consanguins,
- iii) avoir suffisamment de temps pour développer et mettre au point les techniques de repeuplement avant que ceci ne devienne essentiel.

Selon les estimés de l'abondance actuelle de l'espèce, le seuil critique de 1 000 individus est selon toute vraisemblance atteint dans le cas du chevalier cuivré dans le fleuve Saint-

Laurent (Vachon 2004) et il en est probablement ainsi pour le groupement de la rivière Richelieu.. Quant au groupement de la rivière Yamaska, il peut être considéré éteint.

***Le plan de reproduction devrait donc prévoir l'établissement et le maintien à long terme d'une population captive de chevaliers cuivrés afin de minimiser les risques d'extinction totale et irréversible de l'espèce.***

Cette population captive pourrait être fondée à partir de surplus de production du plan de reproduction. De plus, ces poissons auront été produits à partir de croisements visant à minimiser les effets de consanguinité et à assurer une représentativité adéquate de la diversité génétique naturelle de l'espèce. Ils posséderont donc l'ensemble des caractéristiques préconisées lors de l'établissement de populations captives (Ballou et Lacy 1995). Il est à toute fin pratique impossible d'éviter qu'une population captive s'adapte partiellement aux conditions de vie en captivité (Waples 1999; Ford 2002). Par contre, la vitesse à laquelle évoluera l'adaptation à la captivité dépendra de plusieurs facteurs, le plus important étant le temps de générations (Frankham et coll. (2002). À ce niveau, le temps de générations minimal de 10 ans qui le caractérise représente donc un avantage pour le chevalier cuivré. Deuxièmement, le degré d'adaptation à des conditions différentes peut être amoindri en réduisant les différences entre l'environnement captif et sauvage. Dans le cas du chevalier, ceci est difficile à réaliser, mais à tout le moins, il faudrait éviter le maintien des poissons dans un environnement intérieur totalement artificiel. Troisièmement, la vitesse d'adaptation aux conditions captives peut être ralentie en incorporant des individus « sauvages » à la population captive. Par exemple, il pourrait être envisagé de capturer des chevaliers cuivrés issus desensemencements mais ayant survécu aux conditions naturelles pendant quelques années afin de les ajouter à la population captive. Enfin, une autre façon de réduire la vitesse d'adaptation aux conditions de captivité est de fractionner la population captive en sous-populations plus petites et maintenues à des sites différents, puis d'effectuer des transferts réguliers entre les sites. Un avantage additionnel du fractionnement de la population captive en plusieurs sites est de diminuer les risques de perte totale de l'élevage qui pourrait survenir pour diverses raisons, par exemple, à cause de maladies, etc.

**6. Plan de reproduction du chevalier cuivré en six points.**

- i) Le plan de reproduction proposé vise le maintien à long terme d'une taille effective ( $N_e$ ) minimale de 100.
- ii) Pour ce faire, il préconise un schéma de croisements factoriels strict sans égalisation de la taille des familles et utilisant le même nombre de mâles et de femelles. Au besoin, un schéma de croisements factoriels partiel pourra être appliqué.
- iii) Les croisements entre individus apparentés doivent être évités.
- iv) Il préconise l'utilisation de 20 reproducteurs à chaque année, soit 10 mâles et 10 femelles et ce, pour une période de 10 ans. Un schéma de croisements factoriels partiel impliquant des partitions d'au minimum trois mâles et trois femelles doit être appliqué.
- v) Il vise l'ensemencement annuel de 500 000 larves et de 15 000 juvéniles d'âge 0+ et ce, sur une période de 10 ans, dans l'optique de produire 1 000 chevaliers cuivrés qui atteindront l'âge à la reproduction. .
- vi) Il prévoit l'établissement et le maintien à long terme d'une population captive, ceci afin de minimiser les risques d'extinction totale et irréversible de l'espèce.

## Bibliographie

- Avise J.C. et J.L. Hamrick (eds.). 1996. Conservation genetics : case histories from nature. Chapman & Hall, New York.
- Ballou J.D. et R.C. Lacy. 1995. Identifying genetically important individuals for management of genetic diversity in pedigreed populations. Pp. 76-111 in J.D. Ballou, M. Gilpin, T.J. Foose, eds. *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small populations conservation*. Columbia University Press, New York.
- Bryant E.H., V.L. Backus, M.E. Cark et D.H. Reed. 1999. Experimental tests of captive breeding for endangered species. *Conserv. Biol.* 13:542-549.
- Charlesworth D et B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:237-268.
- Coltman D.W., J.G. Pilkington, J.A. Smith et J.M. Pemberton. 1999. Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living island population. *Evolution* 53:1259-1267.
- DeWoody J.A. et J.C. Avise. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *J. Fish Biol.* 56:461-473.
- Duchesne P. et L. Bernatchez. 2002. Investigating the dynamics of inbreeding in multi-generation supportive breeding using a recurrence equations system generator. *Cons. Gen.* 3:47-60.
- Falconer, D.S. et T.F.C. Mackay (eds.). 1996. *Introduction to quantitative genetics*, 4<sup>th</sup> edition. Addison Wesley Longman, Harlow, Essex.

- Fiumera A.C., B. A. Porter, G. Looney, M.A. Asmussen et J.C. Avise. 2004. Maximizing offspring production while maintaining genetic diversity in supplemental breeding programs of highly fecund managed species. *Conserv. Biol.* 18:94-101.
- Ford, M. 2002. Selection in captivity during supportive breeding may reduce fitness in the wild. *Cons. Biol.* 16:815-825.
- Frankham R. 1995a. Conservation genetics. *Ann. Rev. Genet.* 29:305-327.
- Frankham R. 1995b. Inbreeding and extinction : a treshold effect. *Conserv. Biol.* 9:792-799.
- Frankham R. 1995c. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genet. Res.* 66:95-107.
- Frankham R., J.D. Ballou et D. A. Briscoe (eds.). 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Franklin I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. Pp. 135-150 in M.E. Soulé & B.A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Garant D., J.J. Dodson et L. Bernatchez. 2001. A genetic evaluation of mating system and determinants of individual reproductive success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Hered.* 92 :137-145.
- Hartl G.B. et A.G. Clark (eds.). 1997. *Principles of population genetics*, 3<sup>rd</sup> edn. Sinauer, Sunderland, MA.
- Hauser L., G.J. Adcock, P.J. Smith, J.H.B. Ramirez et G. Carvalho. 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited

population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99:11742-11747.

IUCN. 1987. The IUCN policy statement on captive breeding. IUCN, Gland, Switzerland.

Johnson, L. D. 1978. Evaluation of Esocid stocking program in Wisconsin. Am. Fish. Soc. Spec. Public. 11:298-301.

Keller L.F. et D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends Ecol. Evol. 17: 230-231.

Lande R. 1995. Breeding plans for small populations based on the dynamics of quantitative genetic variance. Pp. 318-340 in J.D. Ballou, M. Gilpin, T.J. Foose, eds. *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small populations conservation*. Columbia University Press, New York.

Lande R. et G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. P. 87-123 in ME Soulé, ed. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Lippé C., P. Dumont et L. Bernatchez. 2004. Isolation and identification of 21 microsatellite loci in the Copper redhorse (*Moxostoma hubbsi*; Catostomidae) and their variability in other catostomids. Mol. Ecol. Notes (in press).

Madsen T., B. Stille et R. Shine. 1996. Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. Biol. Conserv. 75 :113-118.

- Marshall D.R. et A.H.D. Brown. 1975. Optimum sampling strategies in genetic conservation. Pp. 53-80 in O.H. Frankel & J.G. Hawkes. eds. *Crop genetic resources for today and tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reed D.H. et E.H. Bryant. 2000. Experimental test of minimum viable population size. *Anim. Conserv.* 3, 7-14.
- Robertson A. 1960. A theory of limits in artificial selection. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 153:234-249.
- Ryman N., F. Utter et K. Hindar. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation. Pp. 341-365 in J.D. Ballou, M. Gilpin, T.J. Foose, eds. *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small populations conservation*. Columbia University Press, New York.
- Ryman R. et L. Laikre. 1991. Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conserv. Biol.* 5:325-329.
- Soulé M. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Pp. 151-169. 150 in M.E. Soulé & B.A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Soulé M. 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Vachon N. 2002. Variations interannuelles de l'abondance des chevaliers 0+ dans le secteur Saint-Marc de la rivière Richelieu de 1997 à 2001 avec une attention particulière portée au chevalier cuivré (*Moxostoma hubbsi*). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de Montréal, de Laval et de la Montérégie, Longueuil, Rapp. tech. 16-08.

- Vachon, N. et Y. Chagnon 2004. Caractérisation des populations de chevaliers cuivrés (*Moxostoma hubbsi*) du fleuve Saint-Laurent (secteur Lavaltrie-Contrecoeur) à partir des captures fortuites d'un pêcheur commercial en 1999, 2000 et 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de Montréal, de Laval et de la Montérégie, Longueuil, Rapp. tech. 16-16 (version préliminaire).
- Wang S., J.J. Hard et F. Utter. 2001. Salmonid inbreeding: a review. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 11:301-319.
- Wang J.L. et N. Ryman. 2001. Genetics effects of multiple generations of supportive breeding. *Conserv. Biol.* 15:1619-1631.
- Waples R.S. 1990. Conservation genetics of Pacific salmon. II. Estimating effective population size. *J. Hered.* 81: 277-289.
- Waples R.S. 1999. Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries* 24, 12-21.
- Waples R.S. 2002. Effective size of fluctuating salmon populations. *Genetics* 161:783-791.
- Waples R.S. 2004. Salmonid perspectives into effective population size. Pp. 295-314 in A.P. Hendry and S.C. Stearns, eds. *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Oxford Univ. Press, Oxford. UK.
- Wayne R.K., N. Lehman, D. Girman, P.J.P. Gogan, D.A. Gilbert, K. Hansen, R.O. Peterson. U.S. Seal et A. Eisenhawker, L.D. Mech, R.J. Krumenaker. 1991. Conservation genetics of the endangered Isle Royale gray wolf. *Conserv. Biol.* 5:41-51.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.