

Direction de la recherche sur la faune

LES ÉCOTYPES DE CARIBOU FORMENT-ILS DES
ENTITÉS GÉNÉTIQUES DISTINCTES?

par
Réhaume Courtois
Louis Bernatchez
Jean-Pierre Ouellet
Laurier Breton

Société de la faune et des parcs du Québec
Université Laval
Université du Québec à Rimouski

Octobre 2001

Dépôt légal – Bibliothèque nationale du Québec, 2002
ISBN :2-550-38709-2

RÉSUMÉ

Trois écotypes de caribou sont présents au Québec : le toundrique qui donne naissance à ses faons dans la toundra du nord de la province, le montagnard, qu'on retrouve dans les monts Chic-Chocs et Torngat et, finalement, l'écotype forestier qui vit toute l'année dans la forêt boréale, principalement entre les 49° et 54° parallèles. Nous avons prélevé 226 échantillons de sang et de muscles dans une population montagnarde, cinq populations forestières et une population toundrique pour (1) déterminer si les deux dernières constituaient une seule métapopulation et pour (2) évaluer l'impact de l'isolement géographique sur la dérive génétique. Huit locus microsatellites de l'ADN nucléaire ont été examinés. Ils étaient tous très variables, présentant entre 12 et 33 allèles chacun. Le nombre d'allèles par locus différait entre les populations. Les valeurs moyennes les plus grandes se retrouvaient dans la population toundrique alors que les plus faibles ont été notées dans la population montagnarde et dans deux populations forestières isolées du sud du Québec. Le taux d'hétérozygotie variait entre les locus mais pas entre les populations. La distance génétique était plus grande entre les populations les plus éloignées géographiquement. Cette relation était principalement due à la population toundrique et à la population montagnarde. Chez les forestiers, l'accroissement de la distance génétique n'était pas relié à la distance géographique probablement parce que certaines populations sont isolées physiquement à cause de l'historique de l'exploitation par la chasse ou des caractéristiques de l'habitat. Cet isolement favorise la dérive génétique et la différenciation de ces populations. Le flux génique entre les populations forestières était particulièrement élevé pour celles distantes de 200 km ou moins. L'analyse des correspondances met en évidence trois groupes d'échantillons, correspondant aux trois écotypes. Finalement, le nombre moyen d'allèles par locus et le taux d'hétérozygotie des populations étudiées étaient semblables ou supérieurs à ceux mesurés dans d'autres populations de caribous et chez d'autres espèces. Les données analysées suggèrent que les trois écotypes de caribous présents au Québec constituent des entités génétiques distinctes. Par contre, les populations forestières de l'aire de répartition principale, dans l'est du Québec, semblent former une métapopulation. Finalement, la dérive génétique est notable dans les populations isolées mais ne semble pas problématique à l'heure actuelle. Pour conserver la biodiversité, des mesures appropriées

devraient être adoptées afin de maintenir et même accroître les populations locales. La gestion du caribou et de son habitat doit se faire à grande échelle, dans l'optique de maintenir les échanges occasionnels entre les populations et de conserver leur diversité génétique.

TABLE DES MATIÈRES

| | Page |
|---|------|
| RÉSUMÉ | iii |
| TABLE DES MATIÈRES | v |
| LISTE DES TABLEAUX..... | vii |
| LISTE DES FIGURES | vii |
| 1. INTRODUCTION | 1 |
| 2. POPULATIONS ÉTUDIÉES..... | 5 |
| 3. MÉTHODES..... | 7 |
| 3.1. Prélèvement des échantillons et analyses de laboratoire | 7 |
| 3.2. Analyses statistiques | 8 |
| 4. RÉSULTATS..... | 11 |
| 5. DISCUSSION | 21 |
| 5.1. Différenciation des écotypes et des populations..... | 21 |
| 5.2. Dérive génétique | 23 |
| 6. IMPLICATION POUR LA GESTION DES POPULATIONS ET L'AMÉNAGEMENT DES HABITATS..... | 26 |
| REMERCIEMENTS..... | 28 |
| RÉFÉRENCES | 30 |

LISTE DES TABLEAUX

| | | Page |
|-----------|---|------|
| Tableau 1 | Nombre total d'allèles, hétérozygotie observée, hétérozygotie attendue et déficit d'hétérozygotes dans sept populations de caribous du Québec, Canada..... | 12 |
| Tableau 2 | Distance génétique et flux génique entre les sept populations de caribou étudiées au Québec, Canada..... | 15 |
| Tableau 3 | Assignation populationnelle des 210 échantillons recueillis dans les sept populations de caribous analysées et des 16 échantillons provenant de populations inconnues Québec, Canada..... | 19 |

LISTE DES FIGURES

| | | Page |
|----------|---|------|
| Figure 1 | Localisation des sept populations de caribous dans lesquelles des prélèvements de sang ou/et de muscles ont été effectués, Québec, Canada..... | 6 |
| Figure 2 | Relation entre la distance géographique et la distance génétique dans les sept populations de caribous étudiées prises deux à deux, Québec, Canada..... | 16 |
| Figure 3 | Phénogramme illustrant la distance génétique entre les sept populations de caribous étudiées au Québec, Canada | 16 |
| Figure 4 | Représentation de la position des caribous échantillonnés dans les plans formés par les premiers axes selon l'analyse des correspondances | 17 |
| Figure 5 | Simulation de l'évolution temporelle de l'hétérozygotie moyenne dans les populations de la Gaspésie, de Charlevoix et de Val-d'Or | 20 |

1. INTRODUCTION

On reconnaît habituellement cinq sous-espèces de caribous en Amérique du Nord : le caribou de Grant, en Alaska (*Rangifer tarandus granti*), celui de la toundra, majoritairement au Nunavut et dans les territoires du Nord-Ouest (*R. t. groenlandicus*), celui de Peary, dans l'Arctique (*R. t. pearyi*), celui de l'archipel de la Reine-Charlotte, éteinte depuis 1910 (*R. t. dawsoni*) et, finalement, le caribou des bois (*R. t. caribou*), présent depuis Terre-Neuve et le Labrador jusqu'à la Colombie-Britannique et le sud du Yukon (Banfield 1961). Les caribous de l'est de l'Amérique du Nord seraient tous issus d'une population réfugiée au sud lors de la dernière glaciation (Roed *et al.* 1991).

Cette classification, basée sur des mesures crâniométriques, ne fait toutefois pas l'unanimité. En utilisant la coloration du pelage, le comportement social et la forme des bois des grands mâles durant le rut, Geist (1991) a proposé sept sous-espèces pour l'Amérique du Nord. Roed *et al.* (1991) ont utilisé la variabilité des allèles de la transferrine et ont mis en évidence d'importantes différences entre la sous-espèce des bois et le caribou de la toundra. Tout comme Van Staden (1995), ils ont aussi noté une grande hétérogénéité génétique entre les populations de la sous-espèce des bois. Entre autres, trois populations méridionales du Québec et du Manitoba présentaient un allèle absent ou rare dans les populations de caribous des bois du nord du Québec. Roed *et al.* (1991) expliquent les différences par des contacts post-glaciaires entre les migrateurs de la péninsule Québec-Labrador et ceux de l'Arctique canadien. D'autre part, Cronin (1992) a identifié plusieurs génotypes chez le caribou à partir de l'ADN mitochondrial, sans lien apparent avec les sous-espèces actuellement reconnues. Cependant, une différenciation non équivoque exigerait l'examen de plusieurs caractères génétiques et de plusieurs caractéristiques biologiques, tels l'histoire naturelle, les caractères morphologiques, la répartition géographique et l'étude directe des mouvements des individus (Geist 1991, Roed *et al.* 1991, Cronin 1992, Bossart et Prowell 1998).

La classification du caribou est particulièrement ambiguë au Québec parce que les études antérieures ont été basées sur des nombres d'échantillons relativement restreints et très circonscrits dans l'espace. Empiriquement, on reconnaît cependant trois écotypes fréquentant des habitats différents et présentant des comportements très spécifiques (Mallory et Hillis 1998). Deux populations montagnardes sont présentes, au sud-est et au nord-est du Québec, alors que plusieurs petites populations forestières sont disséminées principalement entre les 49° et 54° parallèles. Au nord, on retrouve finalement deux grandes populations toundriques.

L'historique, la dynamique de population et les comportements diffèrent entre les écotypes. La population montagnarde du nord-est est pratiquement inconnue mais les quelque 200 caribous du sud-est constituent, depuis une centaine d'années, la seule population qui persiste au sud du fleuve Saint-Laurent (Crête *et al.* 1994). Ces caribous vivent associés à la montagne durant toute l'année. Ils effectuent des migrations verticales de quelques kilomètres pour exploiter la toundra alpine en hiver et la forêt boréale des versants de montagnes en été (Ouellet *et al.* 1996). Le caribou forestier fréquente la forêt boréale mais sa répartition est très discontinue. Au sud du 49° parallèle, on ne retrouve que trois petites populations isolées de 50 à 200 caribous dont une a été réintroduite il y a une trentaine d'années. Entre les 49° et 54° parallèles, on observait, jusqu'au milieu des années 1970, plusieurs populations comptant chacune quelques centaines à quelques milliers de caribous. Ces dernières semblent disparues mais plusieurs petites populations plus ou moins bien connues subsistent toujours, lesquelles vivent à des densités inférieures à deux caribous par 100 km². Les caribous forestiers forment des groupes de quelques dizaines d'individus en automne et durant l'hiver, souvent dans des sites où ils exploitent des lichens terrestres. Au printemps, ils se dispersent dans la forêt boréale pour mettre bas et demeurent isolés les uns des autres durant tout l'été. Ces déplacements ne constituent pas des migrations à proprement parler puisque les distances parcourues sont relativement modestes (< 50 km) et que les orientations diffèrent d'un animal à l'autre. De leur côté, les caribous toundriques fréquentent la toundra arctique durant la mise bas et l'été. Ils migrent en grands groupes vers le sud pour utiliser la partie septentrionale de la taïga durant l'automne et l'hiver,

entre les 52° et 57° parallèles, à > 250 km des aires estivales. Les effectifs de caribous toundriques se sont accrus considérablement depuis le début des années 1970 si bien que les deux populations du Québec totalisaient un million de caribous au début des années 1990 (Couturier 1993, Couturier *et al.* 1996).

L'ampleur des échanges génétiques entre les écotypes n'est pas connue et il n'est pas établi avec certitude que les trois écotypes possèdent réellement une origine unique. Des particularités régionales sont soupçonnées puisque les montagnards sont isolés géographiquement des autres populations (Crête *et al.* 1994) et que les caribous toundriques sont normalement localisés au nord de l'aire de répartition du caribou forestier durant le rut. Cependant, nous ne savons pas si le temps de séparation a été suffisant pour faire apparaître des caractères génétiques spécifiques. De plus, le caribou toundrique agrandit son aire de répartition en période d'abondance (Bergerud 1974). En hiver, il envahit maintenant certaines populations forestières et des femelles ont semblé suivre les caribous toundriques lors de leur migration printanière (Paré 1987). De même, il n'est pas exclu que des migrants se sédentarisent dans l'aire utilisée par le caribou forestier. Les caribous toundriques et forestiers pourraient donc former une seule métapopulation, c'est-à-dire un groupe de populations locales reliées par des individus qui se dispersent (Lindenmayer et Lacy 1995).

Les impacts d'échanges génétiques occasionnels entre les écotypes ne sont pas connus. D'une part, la spécificité génétique de l'écotype forestier risque de disparaître si le mélange avec le caribou toundrique est récent et consécutif à l'expansion de ce dernier. D'autre part, les petites populations isolées du sud de la province sont susceptibles de présenter une plus faible variabilité génétique à cause de la consanguinité (Caughley 1994), ce qui pourrait mener à une réduction de leur adéquation « fitness », augmentant de la sorte les risques d'extinction causés par des facteurs abiotiques, biotiques ou stochastiques (Levin 1995). À l'opposé, des échanges occasionnels de migrants ou de jeunes en dispersion pourraient contribuer à maintenir la diversité génétique. En pareil cas, le maintien de conditions favorables aux échanges devrait être favorisé. Ce point est

particulièrement préoccupant dans un contexte de conservation parce que l'exploitation forestière, très importante au Québec, progresse rapidement vers le nord. Elle fragmente maintenant l'habitat des principales aires occupées par le caribou forestier et certaines populations semblent isolées depuis une quinzaine d'années.

Dans cet article, nous utilisons des analyses génétiques pour comparer diverses populations de caribous au Québec, soit une population montagnarde, cinq populations forestières et une population toundrique. Compte tenu de l'isolement physique de la population montagnarde et de la cooccurrence occasionnelle des forestiers et des toundriques, nous émettons l'hypothèse que ces derniers constituent une seule métapopulation, génétiquement distincte du caribou montagnard et que les populations forestières isolées géographiquement présentent une moins grande hétérozygotie à cause de la dérive génétique. Nous prédisons : (P1) que le nombre moyen d'allèles par locus (A) et le taux d'hétérozygotie (H) ne différeront pas entre les populations forestières et la population toundrique; (P2) qu'ils différeront entre la population montagnarde et les autres populations; (P3) que les populations isolées ou provenant d'un petit nombre de fondateurs auront une diversité génétique (A et H) inférieure à celle des autres populations. Ces informations contribueront à évaluer la pertinence de la classification actuelle et permettront de définir avec plus de justesse les stratégies de conservation des écotypes de caribou.

2. POPULATIONS ÉTUDIÉES

Les analyses génétiques ont porté sur la population montagnarde de la Gaspésie, les populations forestières de Manicouagan, Pipmuacan, Charlevoix, Val-d'Or et La Sarre et, finalement, le troupeau toundrique de la rivière George (figure 1). La population de la Gaspésie est isolée des autres populations par le fleuve Saint-Laurent. Elle utilise la forêt boréale et la toundra alpine à > 700 m d'altitude. L'aire utilisée a été partiellement protégée en vertu de divers statuts depuis 1937 et, surtout depuis la création d'un parc de conservation, en 1981. Malgré cela ses effectifs seraient passés d'environ 700-1500 caribous durant les années 1950 à seulement 140 à 200 individus au cours des dernières années. Les populations Manicouagan et Pipmuacan sont rapprochées l'une de l'autre (≈ 170 km) mais elles semblent distinctes selon les inventaires aériens et la télémétrie (R. Courtois, données non publiées). La population de Manicouagan vit dans des forêts résineuses primitives dont l'exploitation n'a commencé qu'au début du projet de recherche, en 1998. Par contre, l'habitat de la population Pipmuacan a été perturbé par l'exploitation forestière au cours des 15 dernières années et par un important feu de forêt qui a sévi au début des années 1990. Lors du dernier inventaire aérien, ces deux populations comportaient respectivement 216 et 127 caribous. La population de Charlevoix, disparue durant les années 1920, a été reconstituée au début des années 1970 à partir de 40 caribous forestiers, capturés à la frontière du Québec et du Labrador (Jolicoeur 1993). Elle comptait 121 caribous en 1998. Ceux-ci utilisent les milieux non perturbés du parc de conservation des Grands-Jardins, aussi bien que les forêts récemment exploitées en périphérie du parc. La population de Val-d'Or compte environ 40 à 50 caribous qui vivent dans et en périphérie d'importantes tourbières (Paré et Brassard 1994). Son habitat est faiblement exploité en vertu d'un plan d'aménagement forestier (Chamberland *et al.* 2000). La population de La Sarre, localisée à ≈ 220 km de la précédente, compte environ 370 individus (M. Paré, comm. pers.) et ceux-ci utilisent la forêt boréale commerciale. La population toundrique de la rivière George migre entre la toundra forestière et la partie septentrionale de la taïga. Son habitat n'est pas exploité commercialement mais l'important accroissement de la population au cours des trente

dernières années ($\approx 800\,000$ caribous en 1993; Couturier *et al.* 1996) a entraîné une détérioration des aires estivales par le broutement et le piétinement du caribou (Crête *et al.* 1996). D'après la télémétrie, les inventaires aériens et les observations de diverses sources, les populations de la Gaspésie, de Charlevoix et de Val-d'Or sont isolées des autres populations.

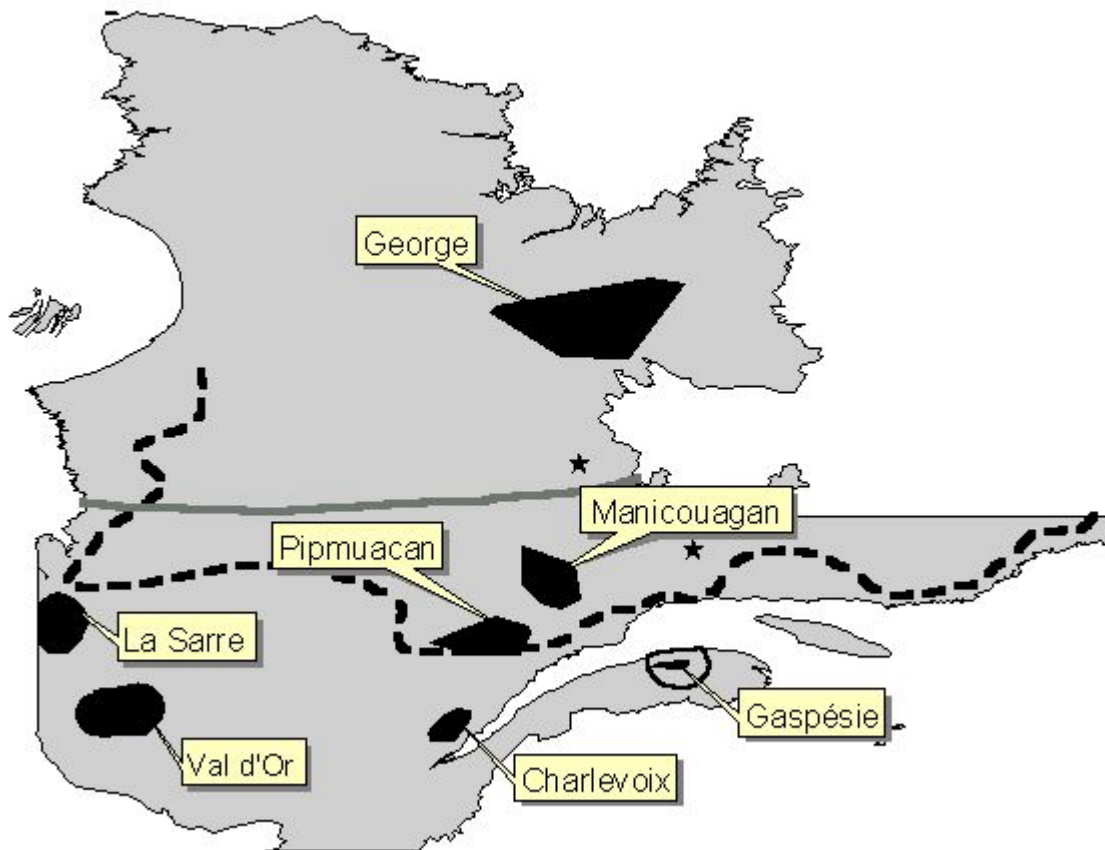


Figure 1. Localisation des sept populations de caribous dans lesquelles des prélèvements de sang ou/et de muscles ont été effectués, Québec, Canada. Les lignes délimitent l'aire de répartition des écotypes montagnard (cercle noir), forestier (ligne pointillée) et toundrique (ligne grise continue). Les étoiles identifient la provenance des géniteurs utilisés pour reconstruire la population de Charlevoix.

3. MÉTHODES

3.1. Prélèvement des échantillons et analyses de laboratoire

La majeure partie des analyses d'ADN a été réalisée sur des échantillons de sang (7 cc avec EDTA; 199 échantillons) prélevés lors de la capture de caribous pour les munir de colliers émetteurs, en février et mars 1998, 1999 et 2000. Pour la population toundrique migratrice de la rivière George, les prélèvements ont été faits au début du rut (18-29 septembre 2000), dans les grands groupes localisés dans l'aire traditionnellement occupée par cette population. Dans les autres populations, les prélèvements ont été effectués lors des captures réalisées entre décembre 1998 et mars 2000 (Charlevoix : oct. 1998-mars 2000; Gaspésie : nov.-déc. 1998, fév. 1999, mars 2000; Val-d'Or : mars 2000; La Sarre : janv. 1998 et 1999). De plus, 16 échantillons de muscles ont été prélevés lors de la chasse dans les populations Manicouagan et Pipmuacan (17 sept.-5 oct. 2000) ou lorsque des mortalités d'animaux non marqués étaient détectées (2 cas en Gaspésie). Comme les animaux se dispersent en été et que les populations Manicouagan et Pipmuacan sont relativement rapprochées, les échantillons n'ont été retenus que s'ils avaient été prélevés à l'intérieur ou à moins de 10 km des aires d'hivernement, définies par l'ensemble des réseaux de pistes de chaque population. Au total, 33 échantillons ont été prélevés dans la population montagnarde de la Gaspésie et 40 dans la population toundrique. Les populations forestières de Charlevoix, Val-d'Or, La Sarre, Pipmuacan et Manicouagan ont fourni respectivement 29, 18, 30, 28 et 32 échantillons. Finalement, 16 échantillons ont été prélevés trop loin des aires d'hivernement pour être affectés à priori à l'une des populations étudiées.

Les analyses de laboratoire ont porté sur huit locus microsatellites de l'ADN nucléaire en utilisant les méthodes décrites par Wilson *et al.* (1997). Nous avons retenu les locus RT1, RT5, RT6, RT7, RT9, RT24 et RT27, dont les séquences des amorces ont été présentées par Wilson *et al.* (1997), ainsi que le locus BM4513, préalablement utilisé chez les bovins (Bishop *et al.* 1994). À partir du sang recueilli, une extraction d'ADN total a été

faite selon le protocole du phénol-chloroforme. La réaction en chaîne de la polymérase (PCR) a été réalisée dans un volume de 15 μ l contenant environ 40 ng d'ADN nucléaire, entre 1 et 3 pMol de chaque amorce, 120 μ M de désoxynucléotide triphosphate (dNTP), 0,6 ou 1,2 mM de $MgCl_2$ selon l'amorce utilisée, 0,3 unité d'ADN polymérase Taq et de tampon PCR contenant 10 mM de tampon Tris, à pH de 8,8, incluant 1 % de Triton X100, 50 mM KCl et 0,16 mg/mL de BSA. Les PCR ont été réalisées sur un thermocycleur de marque Perkin Elmer, le 9600 GeneAmp PCr System. La PCR impliquait un chauffage de 1 min 30 s à 94 °C, suivi de 3 cycles de 30 s à 94 °C, 20 s à 54 °C et 5 s à 72 °C, puis 33 cycles de 30 s à 94 °C, 20 s à 54 °C et 20 s à 72 °C, et finalement, 30 min à 72 °C. Les produits de l'amplification ont été séparés par électrophorèse sur un gel de polyacrylamide qui ont été lus sur un séquenceur automatique de marque Perkin Elmer, ABI Prism 377 DNA Sequencer, relié à un microordinateur (PowerPC 7300/200). Les génotypes ont été interprétés à l'aide des chromatogrammes dérivés des gels et vérifiés à l'aide des logiciels GeneScan Analysis 2.1 et Genotyper 2.0 (ABI, Foster City, CA).

3.2. Analyses statistiques

La diversité génétique des populations a été estimée à l'aide du nombre moyen d'allèles par locus et des taux d'hétérozygotie observés (H_o) et attendus (H_e) dans chaque population. Le respect de l'équilibre de Hardy-Weinberg (HW), par locus et par population, a été vérifié à l'aide du test de rang (test U) de Raymond et Rousset (1995), alors que le F_{is} (estimateur f de Weir et Cockerham 1984) a permis de quantifier l'ampleur de la déviation par rapport à la panmixie. Le F_{is} varie de -1 à +1, un F_{is} positif indiquant un déficit d'hétérozygotes. Les divergences par rapport à HW pour l'ensemble des populations par locus et les différences multilocus par population ont été testées à l'aide de la méthode de Fisher (Raymond et Rousset 1995). Les tests de différenciation génique et génomique de Raymond et Rousset (1995) ont été utilisés pour comparer la distribution des allèles et des génomes entre les populations. La distance génétique entre les populations prises deux à deux a été évaluée à l'aide du coefficient de consanguinité F_{st} , estimé à l'aide du θ de Weir et Cockerham (1984). Une approximation du flux

génétique, sous l'hypothèse que les populations sont à l'équilibre migration-dérive, a été obtenue à l'aide de l'équation $Nm = \frac{1}{4} \cdot ([1/F_{st}] - 1)$.

L'analyse de variance (Proc Gln, SAS Institute 1988) a été utilisée pour comparer le nombre moyen d'allèles par locus et le taux d'hétérozygotie moyen entre les populations. Le test de Mantel (1967) a été employé pour vérifier la relation entre la distance géographique séparant les populations et leur distance génétique à l'aide du logiciel Genetix, version 4.01 (She *et al.* 1987, Belkhir *et al.* 2001). Les logiciels Genepop, version 3.1d (Raymond et Rousset 1995) et Arlequin 2.000 (Schneider *et al.* 2000) ont été employés pour les autres calculs et comparaisons statistiques. Le seuil de signification a été ajusté pour tenir compte des comparaisons multiples selon le critère de Bonferroni (Miller 1981).

Finalement, la distance génétique entre les populations a été illustrée avec un phénogramme tiré de 1 000 matrices des distances de Cavalli-Sforza et Edwards (1967) produites à partir du ré-échantillonnage (« bootstrap resampling ») des allèles, en utilisant les programmes Seqboot, Gendist, Neighbor, Consense et Drawtree du logiciel PHYLIP, version 3.5c (Felsenstein 1989). Une représentation du degré de chevauchement des populations a été obtenue en positionnant les échantillons dans les axes de plus grande inertie établis à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (She *et al.* 1987, Belkhir *et al.* 2001). Les différences génétiques entre les populations ont aussi été établies en effectuant une assignation populationnelle sur les échantillons ayant servi aux analyses selon la technique du maximum de vraisemblance de leur génotype, en utilisant la méthode Bayesian, appliquée avec le logiciel GeneClass (Cornuet *et al.* 2000). Compte tenu du nombre relativement faible d'échantillons et de la variabilité des génotypes, la structure des populations a été estimée en incluant l'échantillon à classer. Dix mille simulations ont été effectuées pour calculer les probabilités d'appartenance aux diverses populations avec un seuil de rejet de $P = 0,01$. La même méthode sans simulation a été appliquée aux 16 échantillons prélevés à plus de 10 km des populations connues afin

de connaître leur origine probable. La taille effective des populations ($N_e = [4 \cdot M \cdot F] / [M + F]$ où M et F = nombre de mâles et femelles adultes) a été calculée en utilisant les résultats d'inventaires aériens récents ce qui a permis de corrélérer (r de Pearson) le logarithme naturel de ce paramètre avec le nombre moyen d'allèles et le taux d'hétérozygotie. L'évolution temporelle de la dérive génétique selon le modèle de Wright-Fisher ($H_t = H_0 \cdot [1 - 1/2 \cdot N_e] \cdot [1 - m]^t$, où t = nombre d'années; Caughley 1994) a été décrite pour les trois populations isolées à l'aide de simulations sur Stella 5.1.1 (High Performance Systems, Inc.). Ce modèle suppose que les populations demeureront isolées et stables numériquement. De plus, l'estimation de N_e suppose une probabilité de succès reproducteur égale entre les individus.

4. RÉSULTATS

Les huit locus étudiés étaient tous très variables (tableau 1). Ils présentaient entre 12 et 33 allèles chacun, le nombre maximum étant noté sur le locus BM4513. La taille des fragments variait entre 107 et 258 paires de bases. Le nombre moyen d'allèles par locus différait entre les populations de caribous ($F = 8,20$; $dl = 6$; $P < 0,001$). La population toundrique de la rivière George avait un nombre moyen d'allèles par locus (13,0) significativement plus grand que celui des autres populations. Les populations de Manicouagan, Pipmuacan et La Sarre formaient un groupe affichant des valeurs intermédiaires (7,6 à 9,9) alors que le nombre moyen d'allèles par locus était faible dans les populations isolées de Charlevoix, de Val-d'Or et de la Gaspésie (4,4 à 6,8). Le taux moyen d'hétérozygotie semblait plus élevé pour la population de la rivière George (0,77) et plus faible pour les populations de la Gaspésie (0,62) et de Val-d'Or (0,62) mais les différences inter-populations de l'hétérozygotie moyenne n'étaient pas significatives ($F = 1,85$; $dl = 6$; $P = 0,108$).

La loi de Hardy-Weinberg était respectée sauf pour le locus RT1 dans la population de La Sarre ($P = 0,001$) et pour le locus RT5 ($P \leq 0,001$) dans les populations de Charlevoix, Manicouagan et Pipmuacan. Le déficit en hétérozygotes était $\leq 0,343$. Les allèles des locus RT1, RT5, RT7 et BM4513 n'étaient pas répartis aléatoirement entre les populations ($\chi^2 = \infty$; $dl = 14$; $P < 0,001$). L'écart à HW semblait principalement dû à la population de la rivière George qui montrait un déficit d'hétérozygotes sur RT5 et un surplus sur RT1, RT7 et BM4513. Les populations de Manicouagan et Pipmuacan montraient également un déficit sur RT5. Les comparaisons multi-locus au sein de chaque population donnaient des résultats semblables, soit un écart à HW ($\chi^2 = \infty$; $dl = 16$; $P < 0,001$) pour les populations de la rivière George (sur RT1, RT5 et BM4513) et de Manicouagan (sur RT5).

La distribution des allèles différait entre les populations pour chacun des locus ($P < 0,001$) ainsi que pour leur combinaison ($\chi^2 = \infty$; $dl = 16$; $P < 0,001$). Les populations

Tableau 1. Nombre total d'allèles (A), hétérozygotie observée (Ho), hétérozygotie attendue (He, corrigé pour le biais d'échantillonnage selon Nei 1978) et déficit d'hétérozygotes (Fis, estimé à l'aide du f de Weir et Cockerham 1984) dans sept populations de caribous du Québec, Canada.

| Locus | Gaspésie (n=33) | Charlevoix (n=29) | Val-d'Or (n=18) | LaSarre (n=30) | Pip- muacan (n=28) | Mani- couagan (n=32) | George (n=40) |
|-------|--------------------|----------------------|--------------------|-------------------|--------------------------|----------------------------|------------------|
| RT1 A | 6 | 5 | 4 | 7 | 7 | 9 | 20 |
| Ho | 0,73 | 0,76 | 0,67 | 0,70 | 0,75 | 0,78 | 0,90 |
| He | 0,68 | 0,74 | 0,58 | 0,81 | 0,75 | 0,80 | 0,88 |
| Fis | -0,076 | -0,026 | -0,156 | 0,136* | -0,002 | 0,013 | -0,018 |
| RT5 A | 4 | 7 | 4 | 8 | 13 | 13 | 13 |
| Ho | 0,45 | 0,62 | 0,56 | 0,70 | 0,61 | 0,58 | 0,53 |
| He | 0,56 | 0,75 | 0,65 | 0,77 | 0,83 | 0,88 | 0,67 |
| Fis | 0,195 | 0,175* | 0,148 | 0,098 | 0,273* | 0,343* | 0,219 |
| RT6 A | 7 | 6 | 5 | 7 | 6 | 7 | 9 |
| Ho | 0,64 | 0,62 | 0,72 | 0,77 | 0,71 | 0,72 | 0,60 |
| He | 0,74 | 0,75 | 0,72 | 0,77 | 0,72 | 0,74 | 0,70 |
| Fis | 0,138 | 0,178 | -0,005 | 0,001 | 0,013 | 0,027 | 0,142 |
| RT7 A | 7 | 7 | 6 | 5 | 7 | 12 | 13 |
| Ho | 0,58 | 0,72 | 0,41 | 0,60 | 0,71 | 0,91 | 0,98 |
| He | 0,62 | 0,73 | 0,55 | 0,62 | 0,82 | 0,86 | 0,80 |
| Fis | 0,079 | 0,011 | 0,256 | 0,028 | 0,135 | -0,060 | -0,215 |
| RT9 A | 6 | 4 | 3 | 8 | 4 | 7 | 10 |
| Ho | 0,64 | 0,66 | 0,67 | 0,70 | 0,75 | 0,78 | 0,80 |

| Locus | Gaspésie (n=33) | Charlevoix (n=29) | Val-d'Or (n=18) | LaSarre (n=30) | Pip- muacan (n=28) | Mani- couagan (n=32) | George (n=40) |
|------------------|--------------------|----------------------|--------------------|-------------------|--------------------------|----------------------------|-------------------|
| He | 0,73 | 0,55 | 0,60 | 0,70 | 0,62 | 0,69 | 0,76 |
| Fis | 0,131 | -0,193 | -0,109 | 0,002 | -0,222 | -0,132 | -0,053 |
| RT24 A | 3 | 7 | 4 | 8 | 6 | 9 | 14 |
| Ho | 0,48 | 0,86 | 0,56 | 0,60 | 0,57 | 0,56 | 0,78 |
| He | 0,49 | 0,79 | 0,58 | 0,71 | 0,56 | 0,61 | 0,84 |
| Fis | 0,012 | -0,086 | 0,040 | 0,159 | 0,135 | 0,079 | 0,082 |
| RT27 A | 4 | 4 | 3 | 6 | 10 | 7 | 11 |
| Ho | 0,56 | 0,68 | 0,71 | 0,64 | 0,81 | 0,67 | 0,68 |
| He | 0,56 | 0,72 | 0,68 | 0,59 | 0,82 | 0,76 | 0,80 |
| Fis | 0,001 | 0,057 | -0,035 | -0,090 | 0,006 | 0,127 | 0,159 |
| BM4513 A | 9 | 14 | 6 | 12 | 15 | 15 | 14 |
| Ho | 0,91 | 0,79 | 0,67 | 0,83 | 0,86 | 0,78 | 0,95 |
| He | 0,84 | 0,90 | 0,71 | 0,82 | 0,90 | 0,89 | 0,78 |
| Fis | -0,084 | 0,123 | 0,064 | -0,013 | 0,048 | 0,119 | -0,224 |
| Valeurs moyennes | | | | | | | |
| A | 5,8 ^{cd} | 6,8 ^{cd} | 4,4 ^d | 7,6 ^{bc} | 8,5 ^{bc} | 9,9 ^b | 13,0 ^a |
| Ho | 0,62 | 0,71 | 0,62 | 0,69 | 0,72 | 0,72 | 0,77 |
| He | 0,65 | 0,74 | 0,63 | 0,72 | 0,78 | 0,77 | 0,78 |

* Différence significative par rapport à la loi de Hardy-Weinberg à $P < 0,007$.

^{abcd} Les moyennes portant des lettres identiques ne diffèrent significativement pas à $P < 0,05$.

différait également quant à la distribution des génomes sur chacun des locus ($P < 0,001$) et sur l'ensemble de ceux-ci ($\chi^2 = \infty$; $df = 16$; $P < 0,001$). Les comparaisons du degré de différenciation génétique entre les populations étaient toutes significatives ($P < 0,001$). Les plus grandes valeurs ont été notées entre la population de la rivière George et les populations de la Gaspésie, de Val-d'Or de Charlevoix et de La Sarre ($F_{st} \geq 0,113$) de même qu'entre la population de la Gaspésie et toutes les autres populations ($F_{st} \geq 0,103$; tableau 2). Les populations les moins distantes génétiquement étaient celles de Manicouagan et de Pipmuacan (0,016). Conséquemment, les estimations de flux génique étaient particulièrement élevées entre les populations de Manicouagan et Pipmuacan (15,0) et très faibles ($\leq 2,6$) entre la population de la Gaspésie ou la population de la rivière George et les autres populations. On notait des flux géniques intermédiaires entre les autres populations. La distance génétique était reliée à la distance géographique lorsqu'on considérait les sept populations simultanément dans le test de Mantel ($G = 2,013$; $P = 0,008$; $r = 0,64$) (figure 2). Cependant, la relation semblait principalement causée par la population toundrique et par la population montagnarde puisque la relation n'était pas significative lorsqu'on excluait la population de la rivière George ($G = 1,450$; $P = 0,137$; $r = 0,38$) ou la population de la Gaspésie ($G = 0,826$; $P = 0,190$; $r = 0,21$). Le test de Mantel n'était pas non plus significatif pour les cinq populations forestières ($G = 1,906$; $P = 0,108$; $r = 0,53$).

Le phénogramme construit à partir de la matrice des distances génétiques de Cavalli-Sforza met en évidence la similarité des populations de Manicouagan et Pipmuacan de même que celles de La Sarre et Val-d'Or et la spécificité des autres populations, particulièrement celles de la Gaspésie et de Charlevoix (figure 3). L'analyse des correspondances met en évidence la spécificité des populations de la Gaspésie et de la rivière George (figure 4a). Une analyse sur les cinq populations forestières montre trois noyaux : la population de Charlevoix, séparée des autres populations selon l'axe 2 et, deux groupes séparés selon l'axe 1, les populations de Manicouagan et Pipmuacan d'une part et celles de La Sarre et Val-d'Or d'autre part (figure 4b). Toutefois, les cinq populations se chevauchent partiellement.

Tableau 2. Distance génétique (F_{st} , estimé à l'aide du θ de Weir et Cockerham 1984; au-dessus de la diagonale) et flux génique (Nm , estimé d'après le θ ; sous la diagonale) entre les sept populations de caribou étudiées au Québec, Canada.

| | Gaspésie (n = 33) | Charlevoix (n = 29) | Val-d'Or (n = 18) | La Sarre (n = 30) | Pipmuacan (n = 28) | Manicouagan (n = 32) | George (n = 40) |
|-------------|----------------------|------------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------|
| Gaspésie | - | 0,117* | 0,167* | 0,104* | 0,114* | 0,103* | 0,172* |
| Charlevoix | 1,9 | - | 0,116* | 0,050* | 0,062* | 0,051* | 0,118* |
| Val-d'Or | 1,3 | 1,9 | - | 0,074* | 0,111* | 0,097* | 0,172* |
| La Sarre | 2,2 | 4,8 | 3,1 | - | 0,065* | 0,059* | 0,113* |
| Pipmuacan | 2,0 | 3,8 | 2,0 | 3,6 | - | 0,016* | 0,094* |
| Manicouagan | 2,2 | 4,6 | 1,2 | 4,0 | 15,0 | - | 0,087* |
| George | 1,2 | 1,9 | 1,5 | 2,0 | 2,4 | 2,6 | - |

* Différence significative à $P < 0,007$.

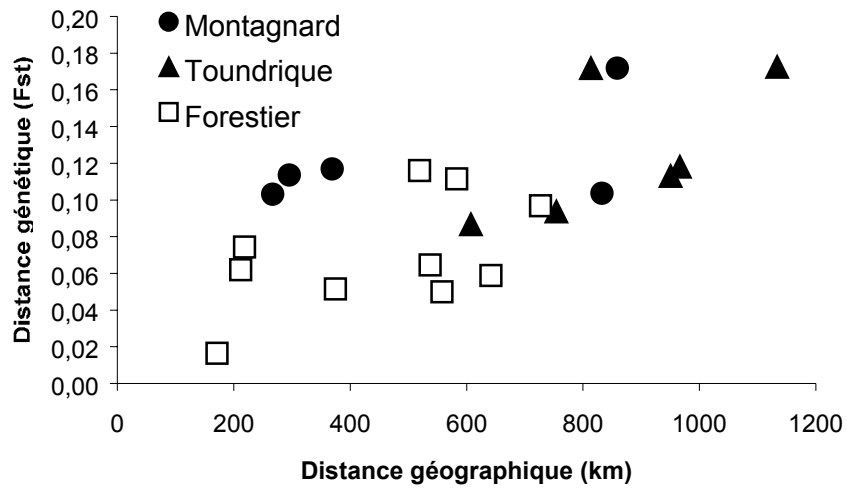


Figure 2. Relation entre la distance géographique et la distance génétique dans les sept populations de caribous étudiées prises deux à deux, Québec, Canada.

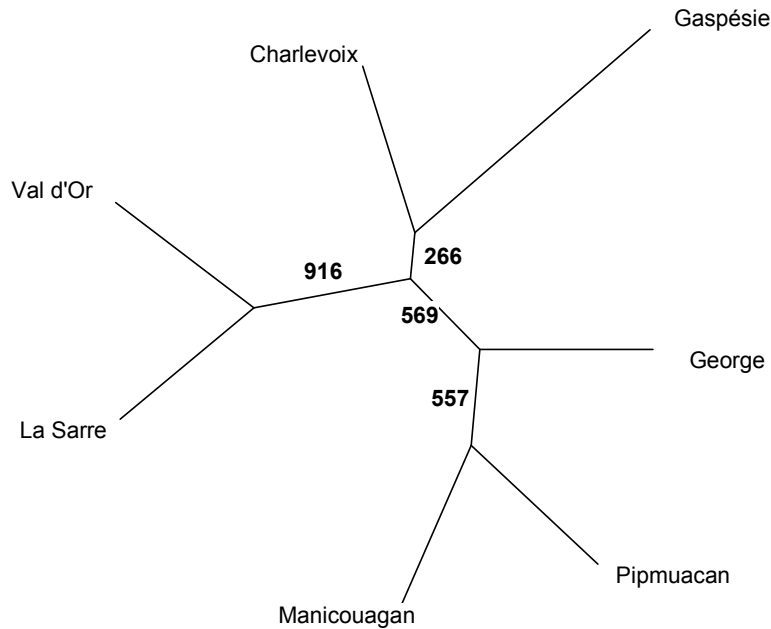


Figure 3. Phénogramme illustrant la distance génétique entre les sept populations de caribous étudiées au Québec, Canada. Le phénogramme a été produit à partir de 1 000 matrices des distances obtenues par rééchantillonnage des allèles. Les nombres aux intersections indiquent combien de matrices ont produit la structure illustrée. Une valeur supérieure à 500 correspond à un regroupement stable.

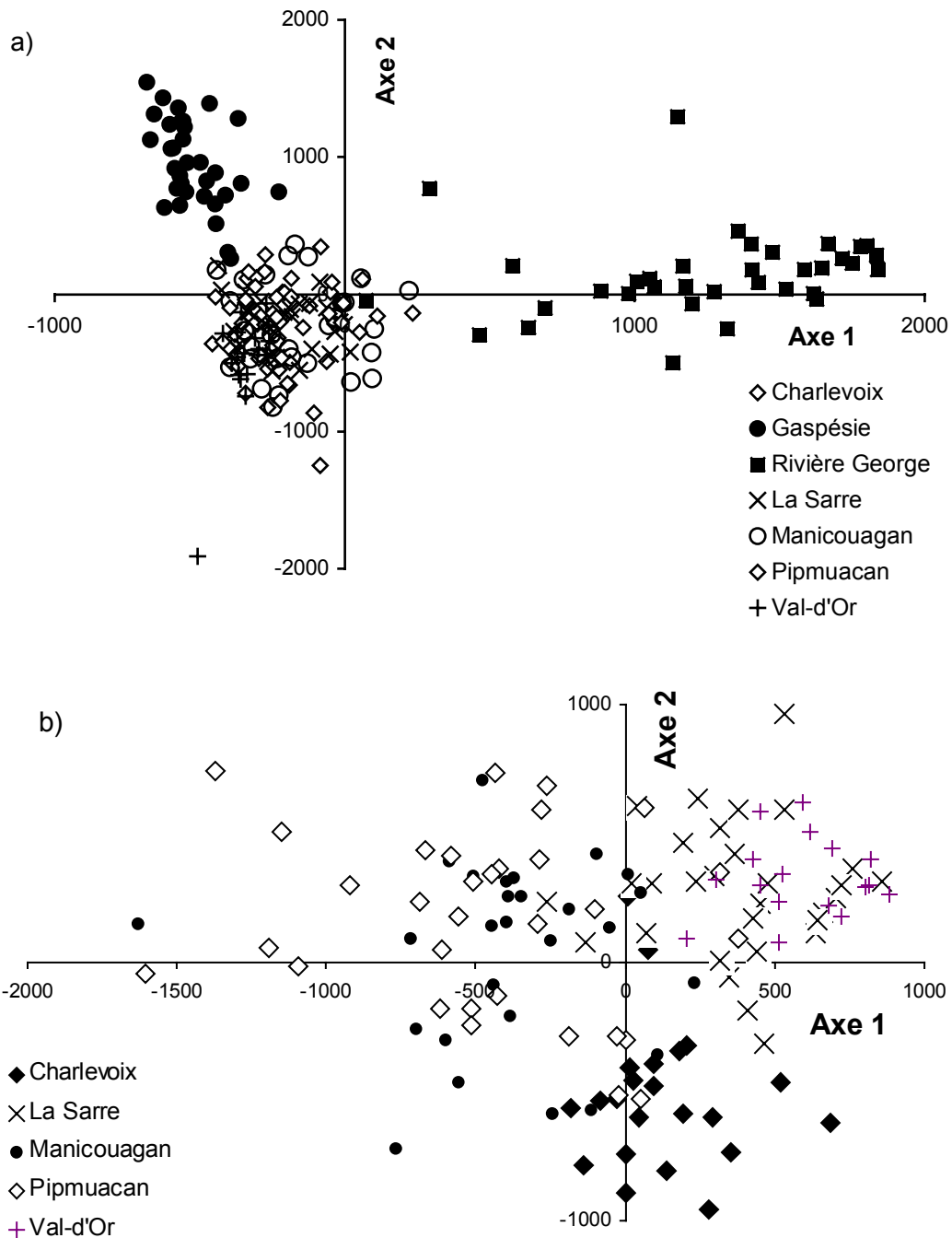


Figure 4. Représentation de la position des caribous échantillonnés dans les plans formés par les des premiers axes selon l'analyse des correspondances. a) Analyse incluant les sept populations étudiées; les caribous de la population montagnarde de la Gaspésie et ceux de la population toundrique de la rivière George se démarquent nettement des caribous des populations forestières; b) analyse n'incluant que les populations forestières; les populations se chevauchent, particulièrement celles qui sont rapprochées géographiquement (Val-d'Or et La Sarre; Manicouagan et Pipmuacan).

D'après les assignations populationnelles, les structures génétiques seraient assez distinctes puisque 72 % des échantillons connus furent correctement classifiés (tableau 3). Les échantillons des populations de la Gaspésie, de la rivière George, de Charlevoix et de La Sarre ont été assignés correctement dans ≥ 88 % des cas. À l'opposé, les échantillons de Pipmuacan et de Val-d'Or sont souvent confondus avec ceux de Manicouagan et de La Sarre respectivement. Les 16 échantillons prélevés sur la Côte-Nord, mais à plus de 10 km des limites des populations connues, ont été majoritairement assignés à la population Manicouagan (Manicouagan : 11; George : 2; Pipmuacan : 1; La Sarre : 1; Charlevoix : 1).

D'après les inventaires aériens, les populations étaient généralement déséquilibrées en faveur des femelles, selon un rapport de l'ordre de 40 mâles:60 femelles (Gaspésie = 49:51; Manicouagan = 42:58; La Sarre = 41: 59; Charlevoix = 40:60; Pipmuacan = 38:62; Val-d'Or = 47:53; George = 33:67). La taille effective (N_e) de la population de la rivière George était très élevée, soit 596 077 caribous. Dans les autres populations, N_e était faible ou très faible (Gaspésie = 146 caribous; Manicouagan = 171; La Sarre = 314; Charlevoix = 92; Pipmuacan = 88; Val-d'Or = 38). Il y avait une corrélation significative entre N_e et le nombre moyen d'allèles par locus ($r = 0,83$; $n = 7$, $P = 0,020$) mais la relation avec l'hétérozygotie moyenne n'était pas significative ($r = 0,66$; $P = 0,108$). Le modèle de Wright-Fisher prédit que, dans les populations isolées (Gaspésie, Charlevoix et Val-d'Or), l'hétérozygotie moyenne diminuera de 16 à 48 % au cours des 50 prochaines années et de 29 à 74 % en 100 ans (figure 5). La dérive génétique maximale sera notée dans la population de Val-d'Or en raison de sa très petite taille effective.

Tableau 3. Assignment populationnelle des 210 échantillons recueillis dans les sept populations de caribous analysées et des 16 échantillons provenant de populations inconnues, Québec, Canada. () = pourcentage correctement assigné.

| | Gaspésie (n = 33) | Charlevoix (n = 29) | Val d'Or (n = 18) | La Sarre (n = 30) | Pipmuacan (n = 28) | Manicouagan (n = 32) | George (n = 40) | Inconnu (n = 16) |
|--------------------|----------------------|------------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------|---------------------|
| Gaspésie (87,9) | 29 | 1 | | | | | | 3 |
| Charlevoix (100,0) | | 29 | | | | | | |
| Val-d'Or (11,1) | | 4 | 2 | 8 | | 3 | | 1 |
| La Sarre (90,0) | | 1 | | 27 | | | 2 | |
| Pipmuacan (25,0) | | 3 | | 1 | 7 | 14 | 1 | 2 |
| Manicouagan (68,8) | | 2 | | 1 | | 22 | 5 | 2 |
| George (90,0) | | | | | | | 36 | 4 |
| Inconnu (-) | | 1 | | 1 | 1 | 11 | 2 | |

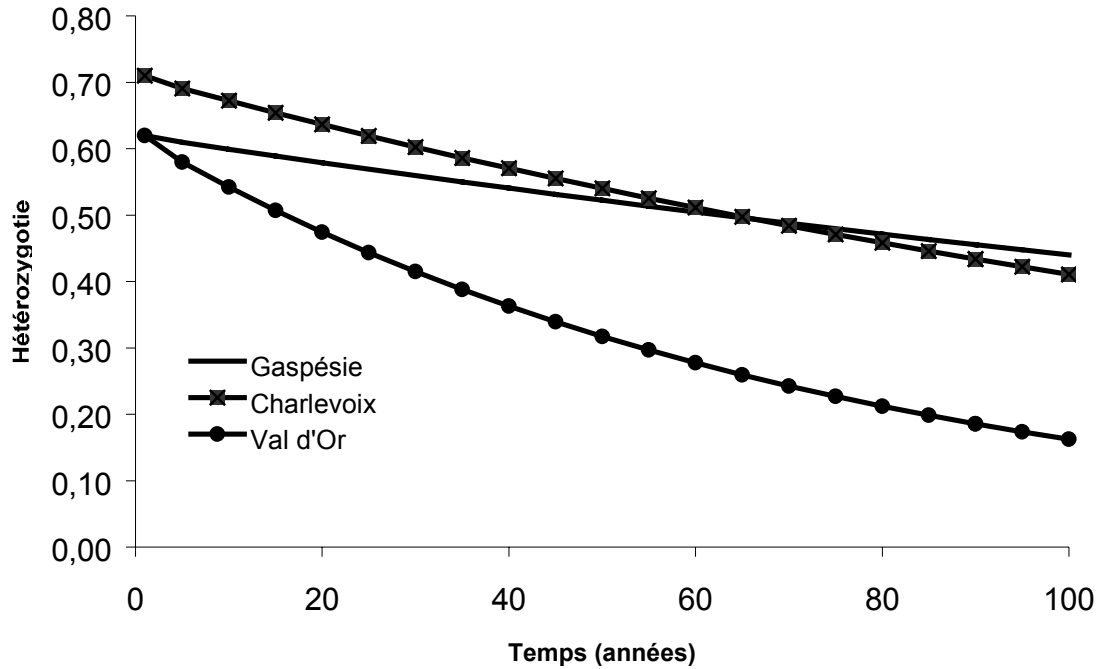


Figure 5. Simulation de l'évolution temporelle de l'hétérozygotie moyenne dans les populations de la Gaspésie, de Charlevoix et de Val-d'Or. Ces dernières sont isolées des autres populations de caribous du Québec. Le modèle utilisé postule que les taux de migration et les effectifs demeureront stables.

5. DISCUSSION

5.1. Différenciation des écotypes et des populations

En nous basant sur la répartition géographique et les déplacements des caribous, nous avons émis l'hypothèse que les écotypes forestier et toundrique constituaient une seule métapopulation, différente du caribou montagnard. D'après les locus microsatellites, les trois écotypes pourraient former des entités génétiques distinctes. Contrairement à notre première prédiction, le nombre moyen d'allèles par locus était plus élevé dans la population toundrique que dans les autres populations et cette valeur était similaire dans la population montagnarde et dans les populations forestières isolées. De plus, la différenciation génétique a montré des écarts significatifs entre toutes les populations. La distance était particulièrement grande entre la population toundrique ou la population montagnarde et les autres populations. Les forts pourcentages de classification exacte obtenus pour la population montagnarde et pour la population toundrique, les flux géniques bas et la projection des échantillons à l'aide de l'analyse des correspondances suggèrent aussi une distinction entre les écotypes.

Les flux géniques positifs entre toutes les populations et le phénogramme qui place la population toundrique à proximité des populations de Manicouagan et Pipmuacan montrent que les écotypes ont une origine commune. Un effet Wahlund, attribuable à des échanges occasionnels entre le caribou toundrique et ces deux dernières populations ne peut être exclu puisque l'on y a noté un écart significatif par rapport à la loi de Hardy-Weinberg. Durant ses phases d'expansion de population, les migrations hivernales du caribou toundrique le mettent en contact avec des populations forestières septentrionales. Par contre, les deux écotypes sont séparés durant le rut et nous n'avons aucune mention à l'effet que des caribous toundriques auraient migré jusque dans l'aire utilisée par les populations de Manicouagan ou Pipmuacan. Si des échanges existent, ils se feraient entre la population toundrique et les populations forestières nordiques, lesquelles pourraient échanger des reproducteurs avec les populations forestières méridionales. Cependant, cette hypothèse n'est pas appuyée par le test de Mantel qui ne détecte pas de phénomène d'isolation par distance entre les forestiers et le toundrique. D'autre part,

l'isolement physique du caribou montagnard prévient les échanges depuis au moins 150 ans. Une constatation similaire a été faite en Alaska où les populations de caribous et de rennes, sympatriques depuis une centaine d'années, demeurent distinctes génétiquement (Cronin *et al.* 1995).

Par ailleurs, les différentes populations forestières se ressemblent entre elles. Le flux génique suggère des échanges génétiques assez fréquents lorsque les populations sont rapprochées géographiquement (< 200 km). Ainsi, d'après l'indice du flux génique, une quinzaine d'individus pourraient migrer entre les populations de Manicouagan et Pimoucan par génération (≈ 3 ans). Les mouvements entre populations sont théoriquement élevés puisque les caribous se déplacent beaucoup. Chez les forestiers, les domaines vitaux annuels occupent en moyenne entre 200 et 300 km², parfois davantage (Stuart-Smith *et al.* 1997, Timmermann 1998). Cependant, ils se déplacent beaucoup moins que les caribous toundriques et la télémétrie a montré qu'ils sont philopatriques, demeurant fidèles aux sites utilisés sur une base saisonnière, y compris durant le rut (Edmonds 1988, Cumming 1992, Brown *et al.* 1996, R. Courtois, données non publiées). Les échanges entre populations doivent donc se faire principalement par la dispersion natale. Chez les cervidés, les jeunes accompagnent leur mère pendant un an, puis sont chassés par elle peu de temps avant la naissance d'un nouveau faon. Les jeunes ont tendance à s'établir à proximité du domaine vital de leur mère (Cederlund *et al.* 1988) mais certains peuvent parcourir plusieurs dizaines de kilomètres avant de s'établir (Labonté *et al.* 1998), particulièrement si les conditions d'habitat sont propices (Nixon *et al.* 1991).

Les populations de caribous forestiers ont des comportements similaires (déplacements, habitats, dispersion) et se ressemblent génétiquement. De plus, la télémétrie montre que les aires utilisées par diverses hardes peuvent se chevaucher (Rettie et Messier 1998, Schaefer *et al.* 2001). Il est donc probable que les populations de l'aire de répartition principale, au nord du Saguenay (Courtois *et al.* 2001), constituent une seule métapopulation. La distance génétique entre l'ensemble des populations forestières étudiées n'était pas reliée à la distance géographique. Cependant, l'alignement des points sur la figure 2 suggère que le test manquait de puissance à cause du nombre restreint de populations étudiées. De plus, des populations rapprochées, comme celles de Val-d'Or et

de La Sarre (220 km), ou celles de Charlevoix et de Pipmuacan (212 km), montraient des flux génétiques faibles et possédaient des caractéristiques génétiques propres, ce qui suggère que les populations espacées de plus de 200 km sont isolées de la métapopulation ce qui permet de développer des caractéristiques génétiques propres et diminue la justesse de la relation entre les distances génétique et géographique.

Les causes de cet isolement ne sont pas connues. Historiquement, la chasse et la prédation auraient réduit les populations (Bergerud 1974) si bien que les foyers de colonisation sont rares, et les populations actuelles semblent trop petites pour coloniser de nouveaux secteurs. Il se pourrait aussi que des modifications de l'habitat empêchent la dispersion (Lindenmayer et Lacy 1995). Par exemple, la coupe forestière et les feux de forêt fragmentent le milieu en créant des îlots discontinus de forêt (Hanson *et al.* 1990, Caughley 1994) et cette situation perdure tant que les processus naturels n'ont pas reconstitué la forêt d'origine. Dans certains cas, les résineux recherchés par le caribou ne se rétablissent pas ou font place à des essences de succession (Sirois 1997, Gagnon *et al.* 1998, Lavoie et Sirois 1998). Le caribou fréquente peu ces milieux (Saperstein 1996, Timmermann 1998) qui pourraient agir comme barrière à la dispersion des individus.

5.2. Dérive génétique

Plusieurs auteurs rappellent l'importance de la diversité génétique pour l'adaptabilité (survie, fécondité, caractéristiques morphologiques, reproduction, condition physique) chez plusieurs espèces (Hundertmark *et al.* 1992, Cronin 1992, Caughley 1994, Levine 1995, Delany *et al.* 2000). Cependant, la dérive génétique, c'est-à-dire l'évolution graduelle vers l'homozygotie, est inévitable dans les populations fermées. La rapidité de ce phénomène est toutefois inversement proportionnelle à la taille effective des populations (Caughley 1994). Conformément à notre prédiction, la dérive génétique est perceptible dans les populations isolées de la Gaspésie, de Charlevoix et de Val-d'Or. À titre de comparaison, Wilson *et al.* (1997) ont noté 6,9 allèles par locus dans la population du sud des Selkirks alors que nos trois populations isolées avaient respectivement 4,1, 5,3 et 5,7 allèles sur les sept locus analysés par Wilson *et al.* (1997). La population des Selkirks compte seulement 25 à 35 caribous mais on y a transplanté 60 individus dont certains se sont reproduits avec des caribous de la population originale (Simpson *et al.* 1997). C'est

probablement ce qui explique un nombre moyen d'allèles par locus plus grand que dans nos populations isolées.

À part les locus RT24 et RT27 dans Charlevoix, les taux d'hétérozygotie attendus (0,51-0,79) étaient tous plus faibles que ceux du caribou des Selkirks (RT1 : 0,80; RT5 : 0,80; RT7 : 0,78; RT9 : 0,82 : RT24 : 0,69; RT27 : 0,87; Wilson *et al.* 1997). Les très faibles valeurs notées dans la population de Val-d'Or pourraient provenir d'un biais inhérent au nombre restreint d'échantillons (18). Cependant, certains traits récessifs semblent apparaître. À titre d'exemple, la plupart des femelles de cette population ne portent pas de bois (Seton 1953) contrairement à ce qui est noté dans la majorité des autres populations de caribous. Malgré cela, la situation actuelle n'apparaît pas problématique si l'on en juge par la productivité de la population (14-20 % de faons en hiver) et la survie des adultes (aucune mortalité parmi les 7 femelles suivies par télémétrie en 6 ans) qui paraissent comparables à ceux notés dans d'autres populations de caribous (Paré et Brassard 1994).

Pour les populations de Manicouagan, Pipmuacan, La Sarre et surtout pour la population de la rivière George, le nombre moyen d'allèles par locus (7,6-13,0) était supérieur à celui du caribou des Selkirks de même qu'à ceux rapportés chez le caribou ou d'autres espèces pour un nombre comparable de locus, soit 5 à 20 (caribou: 4,7-5,9; renne: 2,9; cerf de Virginie: 7,5-7,6; roe deer: 3,9; cerf rouge: 2,2-3,7; cerf mullet: 4,9; orignal: 2,1-2,8; wapiti: 2,3-4,9; Cronin *et al.* 2001). Les taux d'hétérozygotie (0,73-0,89) étaient similaires à ceux rapportés pour le caribou des Selkirks et supérieurs à ceux d'autres populations (caribou: 0,52-0,64; renne: 0,43; cerf de Virginie: 0,62-0,68; roe deer: 0,56; cerf rouge: 0,34-0,51; cerf mullet: 0,48; orignal: 0,35-0,50; wapiti: 0,27-0,50; Cronin *et al.* 2001). La grande taille effective de la population de la rivière George et les échanges génétiques entre les populations de Manicouagan et Pipmuacan leur permettent vraisemblablement de maintenir une hétérozygotie élevée et les rendent moins susceptibles à l'effet de la dérive génétique (Caughley 1994, Levin 1995).

Il est probable que la dérive et la distance génétiques s'accroîtront dans les populations isolées de la Gaspésie, de Charlevoix et de Val-d'Or. Cependant, le nombre d'allèles et le taux d'hétérozygotie sont encore relativement élevés. Comme la dérive est relativement

lente (figure 5), les risques pour la conservation des populations isolées seront probablement davantage liés à leur faible abondance qu'à leur situation génétique, les petites populations étant plus vulnérables aux facteurs influençant la dynamique des populations et aux impacts des modifications d'habitat (Caughley 1994, Levin 1995). La perte récente par prédation de quatre femelles de la population de Val-d'Or après six années sans mortalité (M. Paré, comm. pers.), témoigne de la fragilité démographique des populations isolées. Pour les populations vivant dans l'aire de répartition principale, l'effet de la dérive génétique sera peu prononcé en autant que les caractéristiques de l'habitat favoriseront les mouvements entre les populations.

6. IMPLICATION POUR LA GESTION DES POPULATIONS ET L'AMÉNAGEMENT DES HABITATS

La formation d'une espèce est un processus très lent qui peut prendre entre quelques centaines et quelques milliers de générations (Levin 1995). Cependant, selon les critères énoncés par Cronin (1992), il y aurait lieu de réexaminer le statut de la sous-espèce *Rangifer tarandus caribou* puisque les trois écotypes étudiés diffèrent génétiquement et parce qu'ils ont une répartition et des comportements (migration, habitats, dispersion) différents. De plus, leur phylogénie pourrait différer sensiblement. Les caribous montagnards sont probablement séparés des deux autres écotypes par le Fleuve Saint-Laurent depuis la fin de la dernière glaciation. De même, le nunatak de la Gaspésie, qui a échappé à la glaciation Wisconsin (Marie-Victorin 1995), aurait pu constituer un refuge pour cette population, contribuant ainsi à établir sa spécificité. Les caribous du sud-est du Québec auraient pu essaimer à partir de ce refuge. Finalement, contrairement aux autres écotypes, le caribou toundrique aurait eu des contacts post-glaciaires avec la sous-espèce *R. t. groenlandicus* (Roed *et al.* 1991). Plusieurs classifications ont été proposées antérieurement pour le caribou (voir la revue de Banfield 1961) et, jusqu'à tout récemment, les écotypes forestier et toundrique de la péninsule Québec-Labrador étaient considérés comme des espèces distinctes (*R. caribou* et *R. caboti* respectivement; Banfield 1958, 1961). Une étude plus poussée, qui inclurait la population de la rivière aux Feuilles et des populations du Labrador aiderait à clarifier la situation du caribou des bois dans l'Est du Canada.

Au Québec, les écotypes sont gérés de façon indépendante. La population montagnarde de la Gaspésie a été classée vulnérable en 1984 et en danger d'extinction au printemps 2000 par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC 2000), parce qu'elle est en diminution mais surtout parce qu'elle est le dernier vestige des populations qui peuplaient jadis les provinces maritimes et la Nouvelle-Angleterre. La population et son habitat seront prochainement désignés vulnérables en vertu de la Loi sur les espèces menacées ou vulnérables (L.R.Q., c. E-12.01) du Québec. Le statut des deux autres écotypes n'est pas encore clairement établi. Le COSEPAC les considérait

non en péril depuis 1984 mais il identifie maintenant comme menacées toutes les populations boréales (forestières) du Canada, en incluant dans ce groupe le caribou toundrique du nord du Québec (COSEPAC 2000, p. 5 et 17). Le caribou forestier ne jouit d'aucun statut selon la loi provinciale, probablement parce que sa spécificité par rapport au caribou toundrique, très abondant, n'était pas établie. Notre travail fournit des données importantes pour appuyer la révision de son statut légal.

Toutes les populations connues de caribous forestiers seraient vulnérables au Québec si l'on se réfère à la règle voulant qu'un effectif de 50 soit nécessaire pour la survie à court terme d'une population et qu'il faille 500 individus pour favoriser la survie à long terme (Franker et Soulé 1981, Cumming et Beange 1993, Caughley 1994). De plus, les effectifs de la plupart des populations sont au mieux stables et l'aire de répartition a décliné au cours des dernières décennies (Courtois *et al.* 2001). Caughley (1994) rappelle qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre des extinctions locales et des extinctions d'espèces, la dernière situation se réalisant lors de la dernière extinction locale. Pour conserver la biodiversité, des mesures de gestion appropriées devraient être adoptées afin de maintenir et même accroître les populations locales. De plus, si les caribous forestiers constituent une métapopulation, comme nos résultats le suggèrent, un moyen important pour stabiliser leur situation génétique et leurs effectifs serait de maintenir les échanges entre les constituantes de la métapopulation (Levin 1995, Hanski et Simberloff 1997). Le caribou est peu productif et il subit des mortalités importantes. Les petites populations sont donc particulièrement vulnérables et la dispersion est un phénomène majeur pour assurer la colonisation des secteurs devenus vacants à la suite d'extinctions locales. De plus, elle contribue peut-être à maintenir la dynamique de certaines petites populations. Un aménagement forestier axé sur la préservation des habitats prioritaires reliés par des corridors de déplacement judicieusement choisis (Cumming 1992) serait une avenue à privilégier pour assurer la dispersion du caribou sur les terres du domaine public.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier d'une façon particulière Lucie Papillon et Sylvain Martin qui ont réalisé les analyses de laboratoire. Nous désirons aussi souligner la collaboration étroite de Marcel Paré qui a recueilli et gracieusement mis à notre disposition les échantillons de sang de la population de La Sarre. Nous sommes également redevables à Serge Couturier, Claude Dussault, Renée Faubert, Nelson Fournier, Denis Guay, André Gingras, Bruno Rochette et Réjean Tremblay pour leur participation à la collecte des échantillons de tissus. Nous remercions finalement d'une façon particulière Vincent Castric, France Dufresne, Claude Dussault, Nelson Fournier et André Gingras qui ont révisé la version préliminaire de ce rapport et qui ont fourni de nombreux commentaires constructifs. Ce travail a été réalisé grâce à la contribution financière de la Société de la faune et des parcs du Québec, de Forêt-Québec des directions régionales Saguenay et Côte-Nord, du ministère des Ressources naturelles du Québec, de l'Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, de la Fondation de la faune du Québec et des forestières Abitibi-Consolidated inc. et Kruger inc. (Scierie-Manic). Le ministère des Ressources naturelles de l'Ontario et divers partenaires ont collaboré à la cueillette des échantillons de la harde de La Sarre.

RÉFÉRENCES

- Banfield, A.W.F. 1958. A preliminary study of the Ungava caribou. *J. Mamm.* 39: 560-573.
- Banfield, A.W.F. 1961. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*, *Nat. Mus. Can., Bull.* 177.
- Belkhir K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, et F. Bonhomme 2001. GENETIX 4.02, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, FR.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.* 38: 757-770.
- Bishop, M.D., S.M. Kappes, J.W. Keele, R.T. Stone, S.L.F. Sunden, G.A. Hawkins, S. Solinas, T.R. Fries, M.D. Grosz, J. Yoo, et C.W. Beattie. 1994. A Genetic Linkage Map for Cattle. *Genetics* 136: 619-639.
- Bossart, J.L., et D.P. Prowell 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Tree* 13: 202-206.
- Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, et J.B. Theberge, J.B. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer, Spec. Issue* 1: 43-49.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.
- Cavalli-Sforza, L.L., and A.W.F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 32: 550-570
- Cederlund, G., F. Sandegren, et K. Larsson, K. 1987. Summer movements of female moose and dispersal of their offspring. *J. Wildl. Manage.* 51: 342-352.
- Chamberland, C., M. Paré, et J. Thiboutot. 1999. Plan d'aménagement du site faunique du caribou au sud de Val-d'Or, 1999-2004. Ministère des Ressources naturelles, Société de la faune et des parcs du Québec. Rouyn-Noranda, Québec. 40 p.
- Cornuet J.M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup, et M. Solignac 2000. Comparison of methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. (article soumis).

- Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, et J. Maltais. 2001. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec. Direction de la recherche sur la faune. Québec. 46 p.
- COSEPAQ. 2000. Espèces canadiennes en péril, novembre 2000. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 26 p.
- Couturier, S. 1993. Estimation des effectifs du troupeau de caribous de la rivière aux Feuilles en juin 1991. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction régionale du Nord du Québec. 22 p.
- Couturier, S., R. Courtois, H. Crépeau, L.-P. Rivest, et S. Luttich, S. 1996. The June 1993 photocensus of the rivière George caribou herd and comparison with an independent census. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 283-296.
- Crête, M., C. Barrette, F. Boulanger, J. Ferron, N. Fournier, M. Huot, J. Lamoureux, J. Lévesque, et H. Ross. 1994. Plan national de rétablissement du caribou de la Gaspésie. Comité de rétablissement des espèces canadiennes en péril. Rapport no. 9. Ottawa. 18 p.
- Crête, M., S. Couturier, B.J. Hearn, et T.E. Chubbs. 1996. Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in demographic trend of the Rivière George Caribou herd. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 27-36.
- Cronin, M.A. 1992. Intraspecific variation in mitochondrial DNA of North America cervids. *J. Mamm.* 73: 70-82.
- Cronin, M.A., J.C. Patton, R. Courtois, et M. Crête. 2001. Genetic variation in microsatellite DNA in moose (*Alces alces*) in Québec. *Alces* (sous presse).
- Cronin, M.A., L. Renecker, B.J. Pierson, et J.C. Patton. 1995. Genetic variation in domestic reindeer and wild caribou in Alaska. *An. Genetics* 26: 427-434.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *Forestry Chron.* 68: 481-491.
- Cumming, H.G., et D.B. Beange, D.B. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *For. Chronicle* 69: 579-588.
- Delany, M.F., J.T. Giesel, J.T., et D.A. Brazeau. 2000. Genetic variability among populations of Florida grasshopper sparrow. *J. Wildl. Manage.* 64: 631-636.
- Edmonds, E.J. 1988. Population status, distribution and movements of woodland caribou in west central Alberta. *Can. J. Zool.* 66: 817-826.

- Felsenstein, J. 1989. PHYLIP; phylogeny inference package (version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166.
- Frankel, O.H., et M.E. Soulé. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, GB. 327 p.
- Gagnon, R., J. Potvin, et É. Gagné. 1998. Les bases écologiques de fonctionnement des forêts commerciales d'épinette noire du Saguenay-Lac-Saint-Jean - Chibougamau-Chapais (Québec): vers un aménagement forestier durable. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec. 27 p.
- Geist, V. 1991. Taxonomy: on an objective definition of subspecies, taxa as legal entities, and its application to *Rangifer tarandus* Lin. 1758. Proc. 4th N. Ame. Caribou Workshop. 1-36.
- Hanski, I., et D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach. Its history, conceptual domain, and application to conservation. In Hanski, I. (ed.). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, CA.
- Hanson, J.S., G.P. Malanson, G.P, et M.P. Armstrong. 1990. Landscape fragmentation and dispersal in a model of riparian forest dynamics. *Ecol. Modeling* 49: 277-296.
- Hundertmark, K. J., P.E. Johns, et M.H. Smith. 1992. Genetic diversity of moose from the Kenai Peninsula, Alaska. *Alces* 28: 15-20.
- Jolicoeur, H. 1993. Des caribous et des hommes. L'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands-Jardins. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Direction de la faune et des habitats. Québec, Québec. 76 p.
- Labonté, J., J.-P. Ouellet, R. Courtois, et F. Bélisle, F. 1998. Moose dispersal and its role in the maintenance of harvested populations. *J. Wildl. Manage.* 62: 225-235.
- Lavoie, L., et L. Sirois. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.* 9: 483-492.
- Levin, D.A. 1995. Metapopulations: *J. Evol. Biol.* 8: 635-644.
- Lindenmayer, D.B., et R.C. Lacy, R.C. 1995. Metapopulation viability of leadbeater's possum in fragmented old-growth forest.
- Mallory, F.F., et T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints, releases, and population dynamics. *Rangifer, Spec. Issue* 10: 49-60.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *J. Cancer Res.* 27: 209-220.

- Marie-Victorin, F.É.C. 1995. Flore laurentienne. Troisième édition. Les Presse de l'Université de Montréal. Montréal. 1093 p.
- Miller, R.G. 1981. Simultaneous statistical inference. Second edition, Springer-Verlag. New York.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nixon, C.M., L.P. Hansen, P.A. Brewer, et J.E. Chelsvig. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* 118: 1-77.
- Ouellet, J.-P., J. Ferron, et L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Can. J. Zool.* 74: 1922-1933.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscou. Thèse de Maîtrise, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 141 p.
- Paré, M., et C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec. 56 p.
- Raymond, M., et F. Rousset. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity* 86: 248-249.
- Rettie, W.J. et F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- Roed, H, M.A.D. Ferguson, M. Crête, et T.A. Bergerud. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer* 11: 65-74.
- Saperstein, L. 1996. Winter forage selection by barren-ground caribou: Effects of fire and snow. *Rangifer Spec. Issue* 9: 237-238.
- SAS Institute Inc. (1989) SAS/STAT user's guide. SAS institute Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Schaefer, J.A, A.M. Veitch, F.H. Harrington, W.K. Brown, J.B. Theberge, et S.N. Luttich, S.N. 2001. Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population. *Oecologia* 126 : 507-514.
- Schneider, S., D. Roessli, et L. Excsffier. 2000. Arlequin version 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

- Seton, E.T. 1953. Lives of game animals. Vol. 3, partie 1. G.T. Bardford Co. Boston.
- She, J-X, M. Autem, G. Kotoulas, N. Pasteur, F. Bonhomme. 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleosts, *Soleidae*). Biol. J. Linn. Soc. 32: 357-371.
- Simpson, K., E. Terry, .et D. Hamilton. 1997. Toward a mountain caribou management strategy for British Columbia - habitat requirements and sub-population status. Ministry of Environment, Lands and Parks, Wildlife Branch. Victoria, BC. 29 p.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of Balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience* 4: 340-352.
- Stuart-Smith, A.K., C.J.A. Bradshaw, S. Boutin, D.M. Hebert, et A.B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape pattern in northeastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.
- Timmermann, H.R. 1998. Use of mixedwood sites and forest cover by woodland caribou. Ontario Natural Resources Ministry. Publ. 3004-10. Thunder Bay, ON. 15 pp.
- Van Staaden, M.J., M.J. Hamilton, et R.K. Chesser. 1995. Genetic variation of Woodland caribou (*Rangifer tarandus*) in North America. *Säugetierkunde* 60: 150-158.
- Weir, B.S., et C.C. Cockerham. 1984. Estimating F statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wilson, G.A., C. Strobeck, L. Wu et J.W Coffin. 1997. Characterization of microsatellite loci in caribou (*Rangifer tarandus*), and their use in other arctiodactyls. *Molecular Ecology* 6: 697-699.