

DIRECTION DE LA RECHERCHE SUR LA FAUNE
en collaboration avec
L'Institut pour la surveillance et la recherche environnementales
et
Department of Environment and Conservation
Government of Newfoundland and Labrador

**FLUX GÉNIQUE ENTRE LES TROUPEAUX DE CARIBOUS MIGRATEURS,
MONTAGNARDS ET SÉDENTAIRES DU NORD-DU-QUÉBEC ET DU
LABRADOR: REPÉRAGES PAR SATELLITE, GÉNOTYPAGE DE
MICROSATELLITES ET SIMULATIONS DE POPULATION**

Marylène Boulet ^{1, 2}
Serge Couturier ^{1, 2, 3}
Steeve D. Côté ^{1, 2}
Robert Otto ⁴
et
Louis Bernatchez ¹

¹ Département de biologie, Université Laval

² Centre d'études nordiques, Université Laval

³ Secteur Faune Québec, Direction de la recherche sur la faune

⁴ *Department of Environment and Conservation, NF & Labrador*

MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES ET DE LA FAUNE

Juin 2005

Référence à citer :

BOULET, M., S. COUTURIER, S. D. CÔTÉ, R. OTTO et L. BERNATCHEZ. 2005. Flux génique entre les troupeaux de caribous migrants, montagnards et sédentaires du Nord-du-Québec et du Labrador : repérages par satellite, génotypage de microsatellites et simulations de populations. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune. Québec. 47 p.

Dépôt légal – Bibliothèque nationale du Québec, 2005

ISBN : 2-550-45159-7

RÉSUMÉ

Modéliser une dynamique de métapopulation entre différentes populations animales nécessite une délimitation spatiale précise et une évaluation des flux géniques entre les populations. Cette information est indispensable afin d'établir un plan de conservation efficace. Dans cette étude, nous utilisons des données de repérages par satellite du caribou migrateur pendant la saison du rut et de la mise bas, des marqueurs microsatellites et des simulations de populations afin d'évaluer le flux génique potentiel et réel pour comprendre les dynamiques de métapopulation entre sept troupeaux de caribous (*Rangifer tarandus*) du Nord-du-Québec et du Labrador qui représentent trois écotypes (deux migrants, quatre sédentaires et un montagnard). Les données de télémétrie satellitaire ont indiqué des chevauchements fréquents des aires de rut des deux troupeaux migrants (Rivière-George et Rivière-aux-Feuilles) atteignant en moyenne 10 % de leurs aires combinées. De plus, 9,4 % des femelles suivies par satellite provenant de troupeaux migrants ont changé de site de mise bas au moins une fois dans leur vie, ce qui augmente les possibilités d'un flux génique élevé. Quelques-uns des individus migrants se sont aussi déplacés vers le sud dans les terres des troupeaux sédentaires constituant des possibilités de flux génique entre ces deux écotypes. Ces résultats se reflètent dans la faible, mais tout de même significative, différenciation génétique globale des troupeaux (F_{ST} global = 0,015). Le troupeau sédentaire des Mealy Mountains était le plus distinct. La discrimination entre les troupeaux sédentaires était significative et influencée par la distance géographique les séparant. Toutefois, ce patron d'isolation par la distance est disparu à cause du flux génique élevé avec les troupeaux migrants éloignés. En effet, les estimations historiques de flux génique laissaient croire à un impact important des troupeaux migrants sur les troupeaux sédentaires par l'immigration directe ou par les échanges génétiques durant le rut. Les simulations de population suggéraient qu'un taux d'immigration réel de 0,0005 était suffisant afin d'obtenir la valeur de F_{ST} observée de 0,015. De façon plus importante encore, la différenciation est demeurée stable à travers le temps, ce qui suggère que les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador ont interagi suivant un modèle de métapopulation.

ABSTRACT

Modelling metapopulation dynamics between animal populations requires an accurate delineation of groups and an assessment of gene flow between populations. This information is essential for establishing effective conservation planning. Here, we combine satellite-tracking data of migratory caribou during the rutting and calving seasons, microsatellite markers, and population simulations to evaluate potential and realised gene flow and to understand metapopulation dynamics between seven caribou (*Rangifer tarandus*) herds of northern Québec and Labrador representing three ecotypes (two migratory, four sedentary, and one montane). Satellite-telemetry data indicated that overlap of rutting ranges occurred frequently between the two migratory herds (Rivière-George and Rivière-aux-Feuilles) and averaged 10 % of their combined rutting range annually. In addition, 9.4 % of the satellite-tracked females from the migratory herds switched calving sites at least once in their lifetime, re-enforcing the possibilities for high gene flow. Some migratory individuals also migrated south into the range of the sedentary herds, suggesting possibilities of gene flow between these groups. These results were reflected in the weak but significant global genetic differentiation among herds (global $F_{ST} = 0.015$). The sedentary Mealy Mountain herd was the most differentiated. The differentiation between sedentary herds was significant and influenced by the geographic distance separating herds. High gene flow with the remote migratory herds, however, removed the pattern of isolation-by-distance among sedentary herds. Indeed, historical estimates of gene flow suggested a large impact of the migratory herds on the sedentary herds via direct immigration or genetic exchanges during the rut. Population simulations suggested that an effective immigration rate of 0.0005 was sufficient to obtain the observed F_{ST} value of 0.015. More importantly, the differentiation has remained stable through time, suggesting that caribou herds of northern Québec-Labrador have interacted as a metapopulation.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iii
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
1. INTRODUCTION	1
2. MÉTHODES	5
2.1 Caractéristiques des troupeaux de caribous	5
2.2 Suivi radio-téléométrique satellitaire	7
2.3 Flux génique potentiel durant la saison du rut	8
2.4 Flux génique potentiel durant la période de mise bas	9
2.5 Échantillonnage et analyses de l'ADN	10
2.6 Diversité génétique et l'équilibre de Hardy-Weinberg	11
2.7 Discrimination génétique des populations	11
2.8 Barrières au flux génique	12
2.9 Niveaux historiques de flux génique réel	13
2.10 Simulations des niveaux de flux génique entre les troupeaux	13
3. RÉSULTATS	16
3.1 Opportunités de flux génique pendant la période de rut	16
3.2 Opportunités de flux génique pendant la saison de mise bas	16
3.3 Polymorphisme et équilibre de Hardy-Weinberg	19
3.4 Différenciation génétique entre les troupeaux	21
3.5 Barrières au flux génique	24
3.6 Estimations historiques de flux génique	25
3.7 Simulations de scénarios historiques	25
4. DISCUSSION	30
4.1 Leçons apprises de l'intégration des données	30
4.2 Flux génique inter-troupeau : une métapopulation hiérarchique?	34
4.3 Lacunes : la difficulté de déterminer le flux génique	37
4.4 Implications pour la conservation	37

REMERCIEMENTS	39
5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	40

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Opportunités de flux génique basées sur les données de suivi satellitaire du caribou du Nord-du-Québec et du Labrador pendant la saison de rut : aire commune (chevauchement) entre les troupeaux migrants, entre les troupeaux migrants et sédentaires et entre le troupeau migrant de la Rivière-George et le troupeau montagnard Torngat.....	17
Tableau 2. Opportunités d'échanges du site de mise bas par les femelles du caribou migrant entre les troupeaux Rivière-aux-Feuilles (F) et Rivière-George (G) pendant des saisons de mise bas successives (juin 1986 à juin 2003).....	19
Tableau 3. Nombre d'allèles observés à chaque locus (A), richesse allélique standardisée pour le troupeau avec le plus petit nombre d'échantillons avec scorage complet ($n = 11$, RA_{11}), hétérozygotie observée (H_o), hétérozygotie attendue (H_a), nombre moyen d'allèles/locus (A_{moyen}) trouvés dans les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador.....	20
Tableau 4. Différenciation génétique dans les fréquences alléliques entre les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador à sept loci microsatellites. Les valeurs au-dessus de la diagonale réfèrent au nombre de loci ayant montré des différences significatives dans les fréquences alléliques, tandis que sous la diagonale on retrouve les valeurs de probabilité multi-locus obtenues suivant la méthode de Fisher (Raymond et Rousset 1995).....	23
Tableau 5. Différenciation génétique F_{ST} entre les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador au-dessus de la diagonale et valeurs de probabilité correspondantes sous la diagonale.....	23
Tableau 6. Valeurs de F_{ST} globales entre tous les troupeaux pour quatre simulations de scénarios historiques de fragmentation d'un troupeau initial en cinq troupeaux de tailles variées et ayant des taux d'immigration effectifs variés.....	28

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Aires annuelles des troupeaux de caribous migrants de la Rivière-George (ombrage horizontal, 1991-2003) et de la Rivière-aux-Feuilles (ombrage vertical, 1993-2003), de quatre troupeaux de caribous sédentaires (Lac Joseph, Mealy Mountains, Red Wine Mountains et Jamésie [aire annuelle approximative]) et du troupeau montagnard des Monts Torngat (Schaefer et Luttich 1998). L'aire de mise bas est montrée pour chacun des deux troupeaux migrants. Les localisations des échantillons pour l'analyse de l'ADN sont aussi illustrées. 6
- Figure 2. Aires de rut de 1994 à 2001 du troupeau migrant de la Rivière-George (ombrage léger, sud-est de la carte, localisations représentées par les triangles), du troupeau migrant de la Rivière-aux-Feuilles (hachuré horizontal, nord-ouest de la carte, localisations représentées par les carrés) et du troupeau montagnard des Monts Torngat. L'aire occupée par l'écotype sédentaire est située au sud du 54° N. 18
- Figure 3. Distribution de fréquences des allèles présents parmi les sept loci microsatellites analysés pour les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador : A) RT1, B) RT5, C) RT6, D) RT7, E) RT9, F) RT24 et G) RT27. Les troupeaux sont identifiés de la façon suivante sur l'axe des ordonnées : 1 = Lac Joseph, 2 = Mealy Mountains, 3 = Red Wine Mountains, 4 = Jamésie, 5 = Monts Torngat, 6 = Rivière-aux-Feuilles et 7 = Rivière-George. Chacun des allèles est représenté par un cercle proportionnel à sa fréquence dans le troupeau..... 21
- Figure 4. Barrières au flux génique dans les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador identifiées par l'analyse SAMOVA quand $k = 2$. La barrière suggère que le flux génique est le plus faible entre le troupeau des Mealy Mountains et tous les autres troupeaux. Les abréviations sont : GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles, LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie et TORN = Monts Torngat. 24
- Figure 5. Estimations historiques de flux génique entre (A) le caribou migrant des troupeaux de la Rivière-George et de la Rivière-aux-Feuilles versus les troupeaux sédentaires et (B) parmi tous les troupeaux sédentaires. Les nombres réfèrent au nombre d'immigrants par génération et leur intervalle de confiance respectif à 95 %. Les flèches en gras représentent la direction entre les paires de troupeaux dans lesquelles le taux d'immigration était significativement asymétrique. Les abréviations sont : GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles, LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie et TORN = Monts Torngat. 27

1. INTRODUCTION

Afin de modéliser la dynamique d'une métapopulation, il est nécessaire de déterminer comment les populations sont structurées, d'évaluer le nombre de populations distinctes dans l'aire étudiée et de mesurer le niveau de flux génique entre elles (Awise 2004). Cette information est cruciale dans l'établissement d'un plan de conservation efficace. Cependant, estimer le flux génique historique et contemporain est particulièrement difficile et ce n'est que récemment, grâce aux avancements technologiques, que les écologistes ont été capables de mesurer le flux génique entre les populations de façon plus précise.

Trois approches principales peuvent être utilisées afin de mesurer le flux génique : marqueurs phénotypiques naturels (ex. : marques corporelles distinctes), programme de marquage artificiel (ex. : anneaux, étiquettes d'oreilles, colliers VHF, colliers satellitaires) et marqueurs génétiques (ADN) (Awise 2004). Bien que les marqueurs naturels comme les cicatrices ou motifs sur la peau soient efficaces pour identifier de larges mammifères marins comme les baleines à des coûts relativement bas (Witteveen *et al.* 2004), les étiquettes sont davantage utilisées pour obtenir des informations détaillées sur les mouvements et l'histoire de vie des individus, particulièrement dans les écosystèmes terrestres (Boulanger *et al.* 2004). Les marqueurs génétiques sont héréditaires, les marqueurs phénotypiques peuvent avoir une composante héréditaire influencée par l'environnement et les étiquettes artificielles n'ont aucune composante héréditaire. Par conséquent, seuls les marqueurs génétiques fournissent une information directement liée à la génétique des populations.

Une intégration complète de ces trois méthodes peut apporter une meilleure compréhension des processus (ex. : flux génique contemporain, dispersion biaisée vers l'un des deux sexes, divergence récente et historique) pouvant expliquer l'organisation et la différenciation observées parmi les populations animales (Bensch *et al.* 1999; Paetkau *et al.* 1999; Blouin-Demers et Weatherhead 2002; Proctor *et al.* 2004; Witteveen *et al.* 2004). Des marqueurs tels que les colliers VHF et les colliers de repérage par satellite

peuvent être utilisés sur de grands mammifères afin de décrire leurs déplacements durant des mois, voire des années (Rettie et Messier 2001). Par ailleurs, une grande panoplie de marqueurs d'ADN nucléaire (ex. : microsattellites) est disponible afin de quantifier le flux génique réel parmi les groupes et populations de grands mammifères (Wilson *et al.* 1997; Røed 1998; Røed et Midthjell 1998). Les études radio-téléométriques (VHF et satellitaires) à ce jour sur les espèces mobiles à grands domaines vitaux comme les ours, les loups et les ongulés, ont surtout porté sur la description de l'habitat et les taux de mouvements. Bien rares sont les études intégrant les deux approches de suivi des populations, soit d'une part, l'estimation du flux génique potentiel à l'aide de l'analyse des déplacements durant la saison de reproduction et d'autre part, la quantification du flux génique réel grâce aux analyses génétiques. Un bel exemple de ce type d'intégration est fourni par les études sur l'ours blanc (*Ursus maritimus*) par Bethke et Taylor (1996), Paetkau *et al.* (1999) et Taylor *et al.* (2001).

En Amérique du Nord, une grande importance est vouée au statut des troupeaux de caribous (*Rangifer tarandus*) étant donné la valeur écologique, économique ainsi que culturelle de l'espèce, particulièrement pour les Premières Nations (Miller 2003). De plus, plusieurs troupeaux de caribous ont récemment connu un déclin drastique et ont été inscrits à la Loi sur les espèces en péril (LEP) au Canada ou encore à l'*Endangered Species Act (ESA)* aux États-Unis. Parmi ceux-ci mentionnons les troupeaux de caribous de Peary dans les Territoires du Nord-Ouest et au Nunavut (en danger sous la LEP), le troupeau d'Atlantique-Gaspésie dans le sud du Québec (en danger sous la LEP), les troupeaux de caribous forestiers sédentaires présents dans les forêts boréales du Canada (menacés sous la LEP) et les troupeaux de caribous forestiers sédentaires de Washington et d'Idaho aux États-Unis (menacés sous l'*ESA*) (COSEWIC 2002, USFWS 2004, <http://endangered.fws.gov/mammals1.html#Lnk7u>).

Plusieurs types de marqueurs ont été utilisés afin de déterminer la structure génétique des troupeaux de caribous ou rennes (nom vernaculaire eurasiens du caribou) de diverses régions de l'hémisphère nord tels que les allozymes (Røed et Whitten 1986; Røed *et al.* 1991), les gènes nucléaires (Cronin *et al.* 1995), l'ADN mitochondrial (Dueck 1998;

Gravlund *et al.* 1998; Flagstad et Røed 2003) et les loci microsatellites (Côté *et al.* 2002; Jepsen *et al.* 2002; Courtois *et al.* 2003; Cronin *et al.* 2003; McLoughin *et al.* 2004; Zittlau 2004). De même, les colliers VHF et satellitaires sont régulièrement utilisés par les gestionnaires afin d'étudier les mouvements du caribou mais la majorité des études s'est concentrée sur les taux et patrons de mouvements saisonniers (Bergman *et al.* 2000), la superficie des aires annuelles et saisonnières (Rettie et Messier 2001), la fidélité aux sites (Schaefer *et al.* 2000), la sélection de l'habitat ainsi que les mouvements à différentes échelles spatiales (Johnson *et al.* 2002). La radio-téléométrie satellitaire peut détecter des mouvements à plus ou moins grande échelle sur une période de temps prolongée. Cependant, peu d'attention a été portée aux conséquences des variations du niveau de philopatrie sur la structure génétique des populations de grands mammifères, particulièrement les troupes de caribous, la fréquence des cas de dispersion entre les populations et les incursions possibles entreprises par des individus migrants pendant la période de reproduction vers des populations migratrices ou sédentaires. Afin d'établir un plan de gestion approprié, il est primordial de savoir si les populations d'une aire donnée, par exemple les troupes de caribous, sont génétiquement distinctes et reliées démographiquement selon une dynamique de métapopulation (Hanski et Simberloff 1997; Hanski et Gaggiotti 2004). À ce chapitre, le caribou représente une espèce idéale afin d'intégrer les techniques de génétique et de radio-téléométrie satellitaire pour comprendre les échanges et le flux génique entre les populations animales à une grande échelle spatiale.

Dans la présente analyse, nous avons évalué le flux génique potentiel et réel et nous avons modélisé le flux génique et une dynamique de métapopulation entre sept troupes de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador représentant trois écotypes (Bergerud 1996; Mallory et Hillis 1998). Dans ce but, nous avons joint l'utilisation de la technologie de repérage par satellite à des analyses génétiques à des marqueurs microsatellites. En termes d'implications pour la gestion, les quatre troupes sédentaires étudiées sont classifiées dans les populations boréales de caribou forestier, qui sont désignées comme menacées au Canada étant donné le déclin prononcé des effectifs presque partout dans l'aire de distribution (COSEWIC 2002). Cette désignation exclut les troupes

migrateurs de la Rivière-George et de la Rivière-aux-Feuilles, qui ensemble totalisent plus d'un million d'individus (Couturier *et al.* 2004) et le troupeau des monts Torngat. Afin d'estimer la dynamique spatiale du flux génique potentiel et réel entre les troupeaux, nous nous sommes intéressés à quatre objectifs particuliers : 1) mesurer le flux génique potentiel en analysant le mouvement de mâles et femelles suivis par satellite pendant le rut d'octobre et la saison de mise bas en juin; 2) évaluer la structure génétique et identifier des barrières éventuelles au flux génique en utilisant des analyses spatiales; 3) quantifier le flux génique réel historique entre les troupeaux; et 4) estimer le niveau de flux génique requis afin d'expliquer les patrons de différenciation dans les troupeaux en simulant divers scénarios historiques.

Nous avons prédit que : 1) il devrait y avoir un chevauchement partiel et un flux génique modéré entre les troupeaux migrateurs, un faible chevauchement et un flux génique bas entre les troupeaux migrateurs et sédentaires ou montagnards basé sur les mouvements restreints des écotypes montagnards et sédentaires (Couturier *et al.* 1990; Schaefer et Luttich 1998; Schaefer *et al.* 1999); 2) les troupeaux devraient être génétiquement structurés selon leur taux de déplacement : la différenciation serait la plus élevée entre les troupeaux sédentaires, intermédiaire entre les troupeaux migrateurs, sédentaires et montagnards et la plus basse entre les troupeaux migrateurs; 3) le flux génique devrait être asymétrique et plus élevé en provenance des troupeaux migrateurs que des troupeaux sédentaires basé sur le taux de mouvement; et 4) des niveaux modérés de flux génique devraient expliquer les patrons de différenciation observés. Dans cette étude, nous faisons référence à la migration démographique, soit le mouvement d'un individu dans une autre population, en utilisant le terme immigration, afin de le distinguer de la migration, c'est-à-dire le mouvement aller et retour annuel périodique et orienté des caribous entre les aires estivales et hivernales.

2. MÉTHODES

2.1 Caractéristiques des troupeaux de caribous

Nous avons étudié quatre troupeaux de caribous sédentaires habitant la forêt boréale du Québec et du Labrador : celui du Lac Joseph (LACJ), des Mealy Mountains (MEAL), des Red Wine Mountains (REDW) et de la Jamésie (JAME) (voir figure 1). Les effectifs actuels du troupeau du LACJ sont considérablement réduits depuis l'époque des premières études (St-Martin 1987). Les inventaires de classifications effectués à chaque printemps entre 2000 et 2003 indiquent un bon taux de recrutement et suggèrent que les effectifs du troupeau sont maintenant stables ou en légère augmentation à environ 1100 caribous (Couturier *et al.* 1999; Jung *et al.* 2000; Schmelzer *et al.* 2004). Le troupeau MEAL a subi une diminution importante entre les années 1950 et le milieu des années 1970 et est passé de quelques milliers de caribous à seulement quelques centaines (Otto 2002; Schmelzer *et al.* 2004). Après la fin des années 70 et à la suite de la fermeture de la chasse, le troupeau a commencé à se rétablir et est maintenant stable ou en légère augmentation à environ 2600 caribous (Otto 2002; Schmelzer *et al.* 2004). Le troupeau REDW a brusquement diminué au cours des 20-30 dernières années, de 751 caribous en 1981 à environ 87 en 2003 (Harrington et Veitch 1991; Schaefer *et al.* 1999; Jung *et al.* 2001; Schmelzer *et al.* 2004). Quoique le taux de natalité était encore élevé, le déclin était associé à un recrutement plus bas, à une augmentation de la mortalité chez les femelles adultes et, possiblement, à l'émigration vers les troupeaux migrateurs (Schaefer *et al.* 1999). Le troupeau JAME est pour sa part estimé à 610 caribous (St-Pierre, D., données non publiées). Le caractère distinct et l'aire utilisée par ce troupeau ne sont pas connus et seulement une approximation de l'aire annuelle est illustrée à la figure 1. Au cours des dernières années, les deux troupeaux migrateurs envahissaient en hiver l'aire des troupeaux JAME, REDW et LACJ.

Le troupeau des Monts Torngat (TORN) appartient à l'écotype montagnard et effectue des migrations altitudinales (figure 1). Avec le troupeau de la Gaspésie étudié par Courtois *et al.* (2003), il est la seule autre population d'écotype montagnard que l'on peut

retrouver dans la péninsule Québec-Labrador. Le troupeau TORN partage la majorité de son aire avec le troupeau migrateur de la Rivière-George (GEOR). Bélanger et Le Hénaff (1985) suggéraient que le troupeau TORN comptait approximativement 5000 caribous tout en reconnaissant que les données étaient limitées. En utilisant la radio-télémetrie, Schaefer et Luttich (1998) ont plus tard confirmé la distinction démographique du troupeau TORN qui était souvent confondu avec le troupeau GEOR.

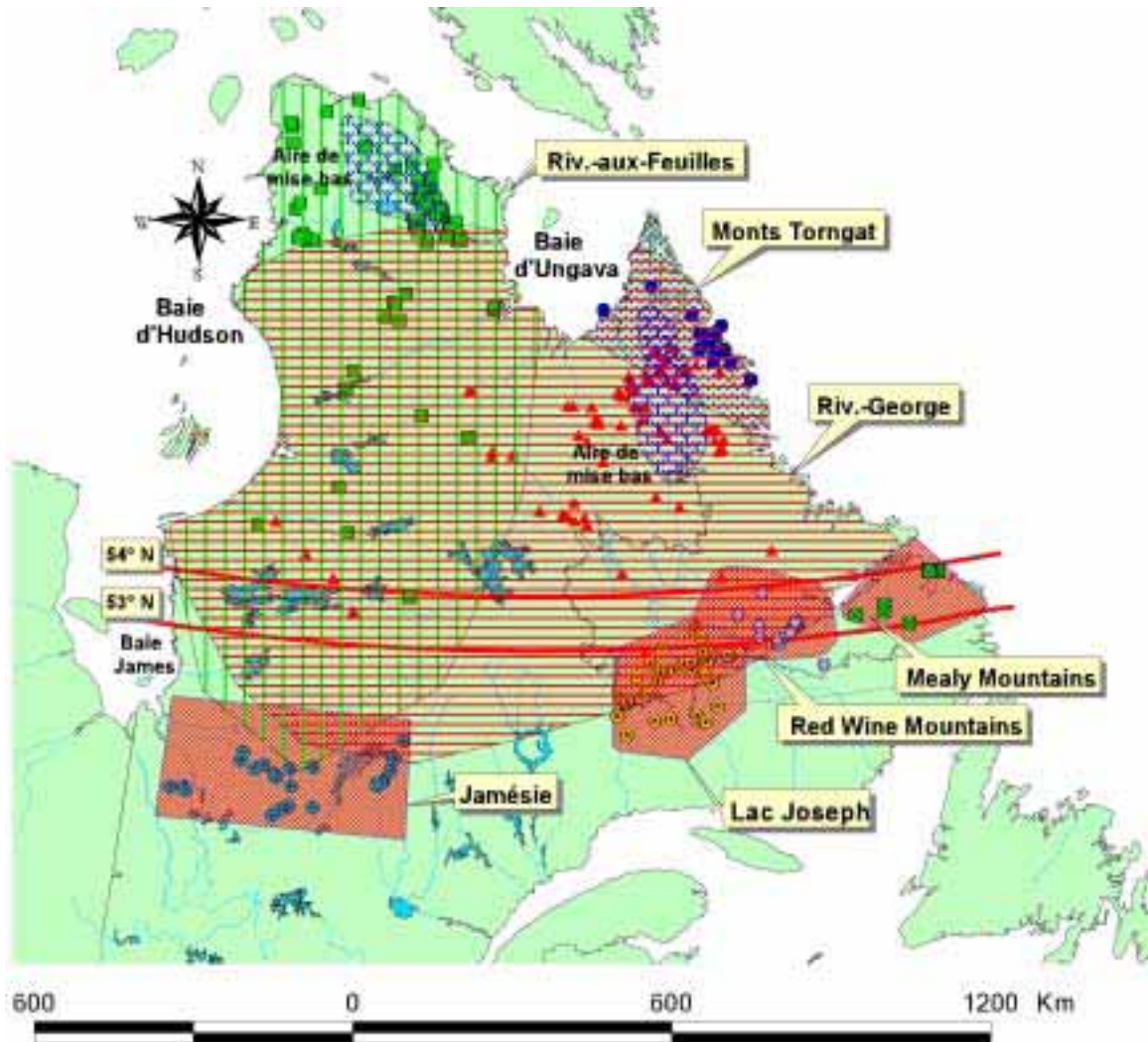


Figure 1. Aires annuelles des troupeaux de caribous migrants de la Rivière-George (ombrage horizontal, 1991-2003) et de la Rivière-aux-Feuilles (ombrage vertical, 1993-2003), de quatre troupeaux de caribous sédentaires (Lac Joseph, Mealy Mountains, Red Wine Mountains et Jamésie [aire annuelle approximative]) et du troupeau montagnard des Monts Torngat (Schaefer et Luttich 1998). L'aire de mise bas est montrée pour chacun des deux troupeaux migrants. Les localisations des échantillons pour l'analyse de l'ADN sont aussi illustrées.

Finalement, notre étude inclut les deux troupeaux migrateurs du Québec et du Labrador (figure 1). Le troupeau de la Rivière-aux-Feuilles (FEUI) a été décrit en juin 1975 pour la première fois quand Le Hénaff (1976) a observé un groupe d'environ 20 000 femelles reproductrices près de la Rivière-aux-Feuilles (58° N 73° W). Depuis ce temps, l'aire de mise bas s'est graduellement déplacée vers le nord d'environ 400 km (Couturier *et al.* 2003; 61° N 74° W, voir figure 1). Couturier *et al.* (2004) ont estimé que la taille du troupeau FEUI a augmenté de 56 000 caribous en 1975, à 276 000 en 1991. Après 25 à 30 années d'accroissement régulier, ce troupeau est devenu le plus grand au Québec et incluait environ 628 000 têtes en 2001 (Couturier *et al.* 2004). Depuis plus d'un siècle, les femelles du troupeau de la Rivière-George (GEOR) ont donné naissance sur les plateaux toundriques situés de part et d'autre de la rivière du même nom (57° N 65° W, voir figure 1). Après un sommet de population dans les années 1890 (Low 1896; Elton 1942), le troupeau GEOR est demeuré extrêmement bas jusque dans les années 1950. D'aussi peu que 6000 caribous en 1956 (Banfield et Tener 1958), il a rapidement augmenté à plus de 775 000 individus en 1993, puis a diminué à 385 000 bêtes en 2001 (Couturier *et al.* 2004). Considérant leurs aires de mise bas distinctes, ainsi que leurs dynamiques de population et leurs conditions corporelles différentes, les troupeaux FEUI et GEOR sont présentement traités comme des troupeaux distincts même si rien n'est connu à propos de leur discrimination génétique.

2.2 Suivi radio-téléométrique satellitaire

Les opportunités d'échanges génétiques peuvent être détectées avec la technologie de suivi par satellite si suffisamment d'individus sont échantillonnés sur un large intervalle de temps. Nous avons installé des colliers satellitaires ARGOS (Service ARGOS Inc., Largo, Maryland) à des caribous du troupeau GEOR (142 caribous de 1986 à 2003) et au troupeau FEUI (37 caribous de 1993 à 2003). La durée de vie des colliers satellitaires varie entre 1,5 à 3 ans et ils étaient changés périodiquement afin de poursuivre le suivi. Ainsi, la durée moyenne du suivi des individus était de 2,5 ans mais certains ont été étudiés sur plus de 10 ans. Nous avons développé un filtre spécialisé avec le logiciel *Excel* (Microsoft, Redmond, Virginia) afin de choisir une seule localisation par période

de transmission durant 1 à 5 jours (ex. : Austin *et al.* 2003). L'algorithme sélectionnait les localisations les plus précises selon l'estimation de qualité fournie par le Service ARGOS inc. (Largo, Maryland) et identifiait ensuite les localisations suspectes en se basant sur un taux de déplacement biologiquement improbable (ex. : > 50 km/jour). Nous avons ainsi retenu 35 554 localisations de caribous entre 1986 et 2003.

2.3 Flux génique potentiel durant la saison du rut

Avec les observations recueillies depuis 1973, on a pu déterminer que la période du rut des troupeaux migrateurs du Nord-du-Québec et du Labrador se déroulait entre le 18 et le 28 octobre et que le pic survenait en moyenne autour du 23 octobre. Cette brève saison de reproduction est confirmée par la courte durée de la saison de mise bas, où la majorité des naissances survient dans une période de 10 jours concentrée autour du 10 juin (S. Couturier, données non publiées). Nous avons sélectionné pour chaque caribou suivi par satellite la localisation effectuée le plus près du 23 octobre à chaque année. Ce filtre de sélection, après avoir été appliqué à la base de données générales, a fourni un total de 444 localisations de 1986 à 2003. Ces informations ont par la suite été transférées au système d'information géographique *ArcView* 3.1 (ESRI inc., Redlands, California).

Afin d'estimer le chevauchement annuel des aires de rut entre les troupeaux migrateurs GEOR et FEUI, nous avons généré un polygone convexe minimum (PCM) avec toutes les localisations sélectionnées d'un troupeau donné à l'aide du programme *Animal Movement* (Hooge et Eichenlaub 1996). Nous avons effectué des simulations (*Bootstrap*) afin de déterminer le nombre minimum d'animaux nécessaires pour générer un PCM non biaisé et avons trouvé qu'un minimum de 12 animaux par troupeau était requis. Les années 1993, 2002 et 2003 ont été exclues des analyses subséquentes étant donné que le nombre minimal requis n'était pas rencontré dans le troupeau FEUI pendant ces années. Par la suite, nous avons déterminé une zone tampon de 50 km autour du PCM (ci-dessous PCM₊₅₀) des troupeaux FEUI et GEOR afin de tenir compte des mouvements journaliers des animaux autour du pic du rut et aussi de l'aire étendue utilisée par les grands groupes. Nous avons calculé la taille du secteur de chevauchement MM (en km²) entre FEUI

PCM₊₅₀ et GEOR PCM₊₅₀. Aussi, nous avons exprimé le chevauchement MM en % = $[\text{MM GEOR et FEUI} / (\text{PCM}_{+50} \text{ GEOR} + \text{PCM}_{+50} \text{ FEUI}) - \text{MM GEOR et FEUI}] \times 100$.

Pour le chevauchement des aires de rut entre les troupeaux migrateurs et sédentaires (MS), nous avons utilisé les parallèles 54° et 53° respectivement en tant que limite nordique extrême et limite nordique moyenne de l'aire de répartition de l'écotype sédentaire (Courtois *et al.* 2004; voir la figure 1). Les deux limites sont des approximations considérant les variations contemporaines dans la distribution latitudinale des troupeaux sédentaires d'est en ouest. Le chevauchement MS a été calculé comme l'aire en km² entre le PCM₊₅₀ d'un troupeau migrateur (FEUI ou GEOR) et l'aire occupée par les troupeaux sédentaires au sud des parallèles 54° et 53°.

Le patron de l'utilisation de l'espace du troupeau TORN a été estimé à l'aide des cartes présentées par Schaefer et Luttich (1998) pour la période du rut et des données recueillies en 1997 et 1998 sur quatre femelles adultes suivies par télémétrie satellitaire. Avec ces informations, nous avons défini l'aire de rut du troupeau TORN au nord d'une ligne droite entre le village de Kangiqsualujjuaq et Okak Bay sur la côte du Labrador (57,38° N; 61,86° W; figure 1).

2.4 Flux génique potentiel durant la période de mise bas

Dans les troupeaux migrateurs, les femelles sont particulièrement philopatrices à leur site de mise bas puisqu'elles retournent annuellement au même site pour donner naissance (Skoog 1968; Miller 2003). Même si on ne note aucun chevauchement spatial entre les aires de mise bas des troupeaux GEOR et FEUI qui sont séparés de 700 km (figure 1), il arrive que quelques femelles changent d'aire de mise bas d'une année à l'autre. Cette absence temporaire de philopatrie peut représenter deux types de possibilités d'échanges génétiques entre les troupeaux migrateurs. Tout d'abord, des échanges génétiques sont possibles par le pool génique des femelles si elles demeurent avec le nouveau troupeau et s'accouplent avec des mâles l'automne suivant. Ensuite, des échanges génétiques sont également possibles si les faons de ces femelles apprennent la

localisation du site de mise bas par leur mère et qu'ils demeurent avec le nouveau troupeau par la suite. Afin de vérifier les cas possibles d'infidélité aux aires de mise bas dans les troupeaux GEOR et FEUI, nous avons analysé les localisations de 149 femelles suivies par satellite au moment estimé de la mise bas en juin. Ainsi, nous avons défini comme un cas d'infidélité aux aires de mise bas lorsqu'une femelle du GEOR était près ou sur le terrain de mise bas du FEUI ou lorsqu'une femelle du FEUI était près ou sur le terrain de mise bas du GEOR (voir figure 1 pour la localisation des aires de mise bas de la dernière décennie).

2.5 Échantillonnage et analyses de l'ADN

Nous avons recueilli des échantillons de sang et de tissus des caribous de sept troupeaux du Nord-du-Québec et du Labrador : LACJ ($n = 37$), MEAL ($n = 12$), REDW ($n = 20$), JAME ($n = 27$), TORN ($n = 24$), FEUI ($n = 115$) et GEOR ($n = 98$) (figure 1). Les échantillons ont été obtenus de 1995 à 2004, mais la plupart (~75 %) l'ont été entre 2000 et 2002. Les échantillons étaient habituellement recueillis pendant les périodes de mise bas et de post mise bas, mais quelques-uns ont été obtenus dans d'autres saisons à partir des animaux sous suivi télémétrique dont l'identité au troupeau était confirmée. Pour les animaux vivants, nous avons récolté des échantillons sanguins conservés dans des éprouvettes (avec EDTA, héparine ou tel quel) ou encore imbibés sur un papier buvard spécifiquement conçu à cette fin (FTA™ *GeneCard*, *Life Technologies*, Burlington, Ontario). Pour les animaux morts (ex. : chasse par les autochtones ou mort naturelle), un morceau d'oreille ou de muscles de mâchoire a été utilisé. Tous les échantillons ont été conservés à -20 °C avant les analyses de laboratoire. L'extraction de l'ADN a été accomplie en utilisant les trousseaux *QIAamp DNA Blood mini kit* (sang), *QIAamp DNA micro kit* (buvard sanguin), ou *DNeasy Tissue kit* (muscles) (QIAGEN, Valencia, California) tout en suivant le protocole du manufacturier, la seule différence étant que les échantillons ont été lavés dans 35-70 µL d'eau distillée. L'ADN provenant des échantillons d'oreilles a été extrait suivant une modification du protocole de purification BCA DNA utilisant le *BAC Miniprep kit* (*Millipore*, Billerica, ME). Le tampon

d'incubation était composé de Tris-HCL 50mM, EDTA 100mM, SDS 1 %, protéinase K (0,1 mg/ml) et d'eau.

Le génotypage de 333 individus a été effectué à huit loci microsatellites : BM4513 (Bishop *et al.* 1994), RT1, RT5, RT6, RT7, RT9, RT24 et RT27 (Wilson *et al.* 1997) en utilisant les réactions PCR décrites par Courtois *et al.* (2003). Les fragments d'ADN ont été séparés sur un analyseur génétique ABI 3100 (*Applied Biosystem Inc.*, Foster City, California) utilisant un *GeneScan* 500 ROX™, calibrés selon une taille standard et dénombrés à l'aide des logiciels *GeneScan* 3.7 et *Genotyper* 3.7 (*Applied Biosystem Inc.*, Foster City, California).

2.6 Diversité génétique et équilibre de Hardy-Weinberg

Nous avons mesuré le niveau de diversité génétique dans les troupeaux de caribous en calculant le nombre d'allèles par locus (A), l'hétérozygotie observée (H_o) et la diversité génique non biaisée (H_e , sensu Nei 1978) en utilisant le programme Genetix 4.02 (Belkir *et al.* 2000). Les individus avec des génotypes incomplets ont été rejetés. Nous avons standardisé la richesse allélique retrouvée dans chaque troupeau pour un échantillon de taille 11 en utilisant le programme *FSTAT* 2.9.3 (Goudet 1995) car les tailles des échantillons variaient entre les troupeaux. Nous avons vérifié les écarts à la loi de Hardy-Weinberg pour chaque combinaison de troupeaux et de loci, pour tous les loci pour chaque troupeau et pour tous les troupeaux pour chaque locus en utilisant le programme *Genepop* 3.3 (Raymond et Rousset 1995). Le locus BM4513 avait un déficit significatif en hétérozygotes dans tous les troupeaux, probablement à cause d'une amplification préférentielle des petits allèles (< 130 paires de base) par rapport aux allèles de grande taille (> 150 paires de base) et a donc été exclu de toutes analyses.

2.7 Discrimination génétique des populations

Nous avons utilisé le programme *Genepop* 3.3 (Raymond et Rousset 1995) afin de déterminer si les troupeaux de caribous avaient des fréquences alléliques distinctes pour

tous les loci en suivant la méthode de Guo et Thompson (1992). De plus, nous avons déterminé le niveau de différenciation génétique dans les troupeaux de caribous en calculant l'index de différenciation F_{ST} (i.e., θ_{ST} , Weir et Cockerham 1984) en utilisant le programme *FSTAT* 2.9.3 (Goudet 1995). Ce programme calcule un intervalle de confiance autour des estimations de F_{ST} et un intervalle excluant zéro indique un patron significatif de différenciation génétique à $\alpha = 0,05$. Nous avons calculé des valeurs de F_{ST} pour chaque combinaison de paire de troupeaux dans *Arlequin* 2.000 (Schneider *et al.* 2000) et avons utilisé un α de 0,05 et la correction séquentielle de Bonferroni afin d'éviter des erreurs de type I (Rice 1989).

2.8 Barrières au flux génique

Nous avons examiné deux mécanismes pouvant réduire ou empêcher le flux génique chez les troupeaux de caribous : les éléments du paysage (les grandes rivières et la limite des arbres) ainsi que la distance géographique entre les troupeaux. Nous avons effectué une analyse spatiale de la variance moléculaire (*Spatial Analysis of Molecular Variance* ou SAMOVA, Dupanloup *et al.* 2002). Cette méthode est basée sur une simulation qui maximise la différenciation entre les groupes de populations. Dans la simulation spatiale, cette méthode intègre la localisation géographique des populations ce qui permet d'identifier les barrières géographiques au flux génique (Dupanloup *et al.* 2002; Pearse et Crandall 2004). Pour cette étude, nous avons utilisé la localisation des sites de mise bas traditionnels pour situer les troupeaux migrateurs car les femelles se rendent vers ces sites en juin afin de donner naissance et ont tendance à être philopatriques. Pour les troupeaux sédentaires et montagnards, nous avons utilisé le centroïde des aires annuelles décrites à la figure 1. Nous avons modélisé de deux à sept groupes et noté la différenciation obtenue ainsi que la barrière au flux génique. Des tests Mantel d'isolation par la distance dans IBD 1.52 (Bohonak 2002) ont aussi été effectués, en utilisant le log (F_{ST}) et le log (distance en km entre les troupeaux) afin de déterminer jusqu'à quel point la distance géographique pouvait être considérée comme une barrière au flux génique.

2.9 Niveaux historiques de flux génique réel

Afin de déterminer l'étendue du flux génique réel entre les troupeaux, nous avons utilisé le programme *Migrate* (Beerli et Felsenstein 2001), lequel est basé sur une méthode coalescente pour obtenir des estimations historiques du flux génique asymétrique entre les troupeaux. Nous avons effectué les comparaisons suivantes : 1) GEOR vs tous les troupeaux sédentaires; 2) FEUI vs tous les troupeaux sédentaires; et 3) entre chacun des troupeaux sédentaires. Afin d'éviter de biaiser à la hausse les estimations de flux génique à cause de la taille inégale des échantillons (Austin *et al.* 2004), nous n'avons utilisé que la moitié des individus (ceux ayant un numéro d'identification pair) pour les troupeaux GEOR ($n = 47$) et FEUI ($n = 61$). Nous avons comparé les asymétries de flux génique en utilisant un intervalle de confiance à 95 % autour des estimations de flux génique.

2.10 Simulations des niveaux de flux génique entre les troupeaux

Des scénarios de structure de population entre des troupeaux de caribous fictifs ont été simulés à l'aide de *EASYPOP* 1.8 (Balloux 2001). Notre objectif était de déterminer si le système pouvait être près de l'équilibre entre la dérive génique et l'immigration, c'est-à-dire si le niveau de structure observé pouvait être expliqué par des niveaux élevés de flux génique entre les troupeaux qui iraient contrer les effets de dérive génique dans les troupeaux sédentaires de petite taille. Nous avons simulé cinq troupeaux avec des tailles variées de populations d'adultes reproducteurs et des taux d'immigration (ex. : la probabilité qu'un individu migre vers une population différente de celle où il est né) afin de reproduire les dynamiques de flux génique entre les troupeaux sous étude. La population A représentait un grand troupeau migrateur avec 100 000 femelles reproductrices (N_{ef}) et 40 000 mâles reproducteurs (N_{em}) équivalent à peu près au troupeau GEOR ou FEUI à des niveaux intermédiaires de population. La population B était une grande population sédentaire de 500 femelles et de 200 mâles ce qui équivalait au troupeau MEAL. La population C était un troupeau sédentaire de taille intermédiaire avec 200 femelles et 80 mâles représentant le troupeau LACJ et les populations D et E étaient deux petits troupeaux sédentaires avec 100 femelles et 40 mâles pouvant

ressembler aux troupesaux JAME et REDW. Aucune population équivalente au troupeau TORN n'a été incluse étant donné que ce troupeau n'était pas distinct des troupesaux migrateurs (voir résultats). Ces paramètres démographiques ont été choisis en se basant sur le sexe ratio des adultes observé dans les troupesaux du Nord-du-Québec et sur les estimations de tailles des troupesaux obtenues sur plusieurs années (Couturier *et al.* 1990 et 2004). Nous avons présumé que les accouplements se faisaient au hasard selon nos observations effectuées sur les animaux durant le rut. Dans les troupesaux migrateurs, le rut a lieu pendant la migration d'automne et les mâles ne peuvent contrôler un harem de femelles à cause de la forte densité d'individus en migration rapide (Miller 2003; S. Couturier, données non publiées). Dans les troupesaux sédentaires de la forêt boréale, les individus entrent et sortent des groupes de reproduction et la densité y est très basse (Bergerud 1973 et 2000).

Deux lignées évolutives majeures caractérisées par des clades d'ADN mitochondrial distincts se retrouvent au Canada : une lignée septentrionale présente en majorité dans l'ouest du Canada et une lignée méridionale majoritairement confinée au sud-est du Canada (Dueck 1998; voir aussi Flagstad et Røed 2003). La péninsule du Québec-Labrador représente une zone de contact secondaire où les fréquences relatives des deux lignées dans les troupesaux MEAL, GEOR et dans celui du nord-est de l'Ontario sont très similaires (Dueck 1998). Nous avons simulé un scénario historique couvrant environ 6000 ans, ce qui représente à peu près la période où les terres centrales du Québec et du Labrador sont devenues disponibles pour les troupesaux de caribous après la dernière glaciation (Dyke et Prest 1987). Nous avons imaginé que les deux lignées avaient fusionné afin de former un grand troupeau panmictique duquel les troupesaux actuels du Nord-du-Québec et du Labrador seraient issus et nous avons séparé nos scénarios en deux phases. La phase panmictique était caractérisée par un mélange complet des deux lignées. Dans EASYPOP, la panmixie était simulée par un taux d'immigration effectif M de 0,99 entre les troupesaux allant bourgeonner du troupeau panmictique. Dans ce programme, les taux d'immigration sont les probabilités qu'un individu se déplace vers une population différente de celle où il est né. La période de fragmentation était caractérisée par la division du troupeau panmictique en cinq troupesaux fictifs (un troupeau migrateur et

quatre troupeaux sédentaires) pendant laquelle pouvait émerger une structure génétique significative entre les cinq troupeaux. Nous avons utilisé le modèle insulaire de Fisher avec sept loci microsatellites, dix états possibles pour les loci microsatellites basés sur le nombre moyen d'allèles pour tous les loci, un taux de mutation de 0,0001 (Ellegren 2000) et un modèle mixte incluant des mutations pas-à-pas (*Single Step Mutation* ou SSM, 80 %) et des mutations aléatoires (KAM, 20 %) d'après le pourcentage moyen de mutations aléatoires que nous avons trouvé pour tous les loci. Nous avons assumé que la durée moyenne d'une génération était de trois ans en s'appuyant sur les données de productivité des femelles de divers troupeaux (Couturier *et al.* 1990; Crête *et al.* 1996; Adams et Dale 1998).

Quatre types de scénarios ont été testés. Le scénario A avait une phase panmictique de 1000 générations, une phase de fragmentation de 1000 générations et des taux d'immigration entre 0 et 0,1 identiques pour les deux sexes. Le scénario B avait une phase panmictique plus longue de 1500 générations, une phase de fragmentation plus courte de 500 générations et des taux d'immigration entre 0,00025 et 0,00075 égaux pour les deux sexes. Nous avons réalisé le scénario B afin de déterminer si les différenciations obtenues entre les troupeaux seraient sensibles aux variations de la durée des événements historiques. Le scénario C avait une phase panmictique de 1000 générations, une phase de fragmentation de 1000 générations et des taux d'immigration différents entre les sexes ($M_f = 0,00025$ et $M_m = 0,0005$ et vice-versa) afin de déterminer si les différences de dispersion entre les sexes pouvaient modifier le niveau de structure observé d'un taux d'immigration donné. Finalement, le scénario historique D avait aussi 1000 générations de panmixie et une phase de fragmentation de 1000 générations mais qui incluait cinq troupeaux de tailles égales (20 180 femelles et 8072 mâles dans chaque troupeau) totalisant le même nombre d'individus que dans le scénario A.

3. RÉSULTATS

3.1 Opportunités de flux génique pendant la période de rut

Nous avons estimé le chevauchement spatial entre les troupes migrateurs FEUI et GEOR pour chaque saison de rut de 1994 à 2001 (tableau 1 et figure 2). L'étendue du chevauchement variait d'année en année, passant d'aucun chevauchement en 1994 à un chevauchement maximal en 1996 (89 000 km², 34,8 % de chevauchement). Le chevauchement des aires de rut a été observé pendant sept des huit années (tableau 1).

Entre 1991 et 2003, nous avons observé huit cas de caribous migrants se déplaçant au sud du 54° parallèle (la limite septentrionale extrême des caribous sédentaires) et un cas (un mâle du troupeau GEOR en 1993) au sud du 53° N (la limite septentrionale moyenne des caribous sédentaires) pendant la période du rut (18 au 28 octobre) (tableau 1, figure 2). Ces mouvements dans la région des caribous sédentaires avaient tendance à être plus communs et plus étendus pour les animaux du troupeau GEOR ($n = 6$ incursions sur 13 ans, chevauchement moyen = 7186 km²) que pour ceux du troupeau FEUI ($n = 2$ incursions sur 11 ans, chevauchement moyen = 152 km²). Nous avons enregistré deux cas d'incursions (en 1991 et en 1998) d'individus provenant du GEOR vers la région du TORN (tableau 1, figure 2).

3.2 Opportunités de flux génique pendant la saison de mise bas

Pour la saison de mise bas, nous avons enregistré 14 cas de femelles qui sont passées d'un troupeau vers l'autre (9,4 % des 149 femelles suivies par satellite). Toutes les femelles sauf une (femelle 64) sont passées du troupeau GEOR vers le troupeau FEUI (tableau 2). Les données du suivi satellitaire ont démontré une immigration asymétrique entre les deux troupes migrateurs sur une période de temps à courte échelle (test de McNemar, $P = 0,002$). Les statistiques basées sur les caribous•années ont aussi montré cette immigration asymétrique : les 14 femelles ont émigré pendant 20 caribous•années pour le troupeau GEOR (20/302 ou 6,6 %) et pendant un caribou•année pour le troupeau

FEUI (1/106 ou 0,9 %) (test de McNemar, $P < 0,001$). Les échanges de sites de mise bas n'étaient pas toujours permanents, par exemple, la femelle 145 était avec le troupeau GEOR en 1998 et 1999, a changé pour le troupeau FEUI en 2000, est revenue avec le GEOR en 2001 et est retournée avec le troupeau FEUI en 2002 et 2003. Pour sa part au contraire, la femelle 143 a utilisé l'aire de mise bas du troupeau GEOR pendant quatre ans pour ensuite changer pour l'aire de mise bas du troupeau FEUI pendant au moins quatre ans (tableau 2).

Tableau 1. Opportunités de flux génique basées sur les données de suivi satellitaire du caribou du Nord-du-Québec et du Labrador pendant la saison de rut : aire commune (chevauchement) entre les troupes migrateurs, entre les troupes migrateurs et sédentaires et entre le troupeau migrateur de la Rivière-George et le troupeau montagnard Torngat.

An	MIGR vs. MIGR ^a				MIGR vs. SÉD			MIGR vs. MON
	GEOR Aire de rut (km ²)	FEUI Aire de rut (km ²)	Aire commune (km ²)	Aire commune (%)	GEOR Sud du 53° (km ²)	GEOR Sud du 54° (km ²)	FEUI ^b Sud du 54° (km ²)	GEOR Aire commune (km ²)
1991	284 368				0	0		6 697
1992	265 578				0	0		0
1993	440 695				16 885	65 681	0	0
1994	130 397	59 190	0	0	0	15 165	0	0
1995	167 932	103 138	13 701	5,3	0	0	0	0
1996	109 438	235 321	89 035	34,8	0	193	0	0
1997	199 174	96 356	4 058	1,4	0	2 958	0	0
1998	242 193	88 153	17 766	5,7	0	1 046	0	4 371
1999	127 105	116 017	501	0,2	0	0	263	0
2000	292 439	153 798	51 470	13,0	0	0	0	0
2001	160 594	157 077	51 479	19,3	0	0	0	0
2002	192 974				0	8 377	1 404	0
2003	165 215				0	0	0	0

^a Les abréviations sont : GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles, MIGR = troupeau migrateur, SÉD = troupeau sédentaire et MON = troupeau montagnard.

^b Aucun caribou du FEUI n'a été observé au sud de la latitude 53° N.

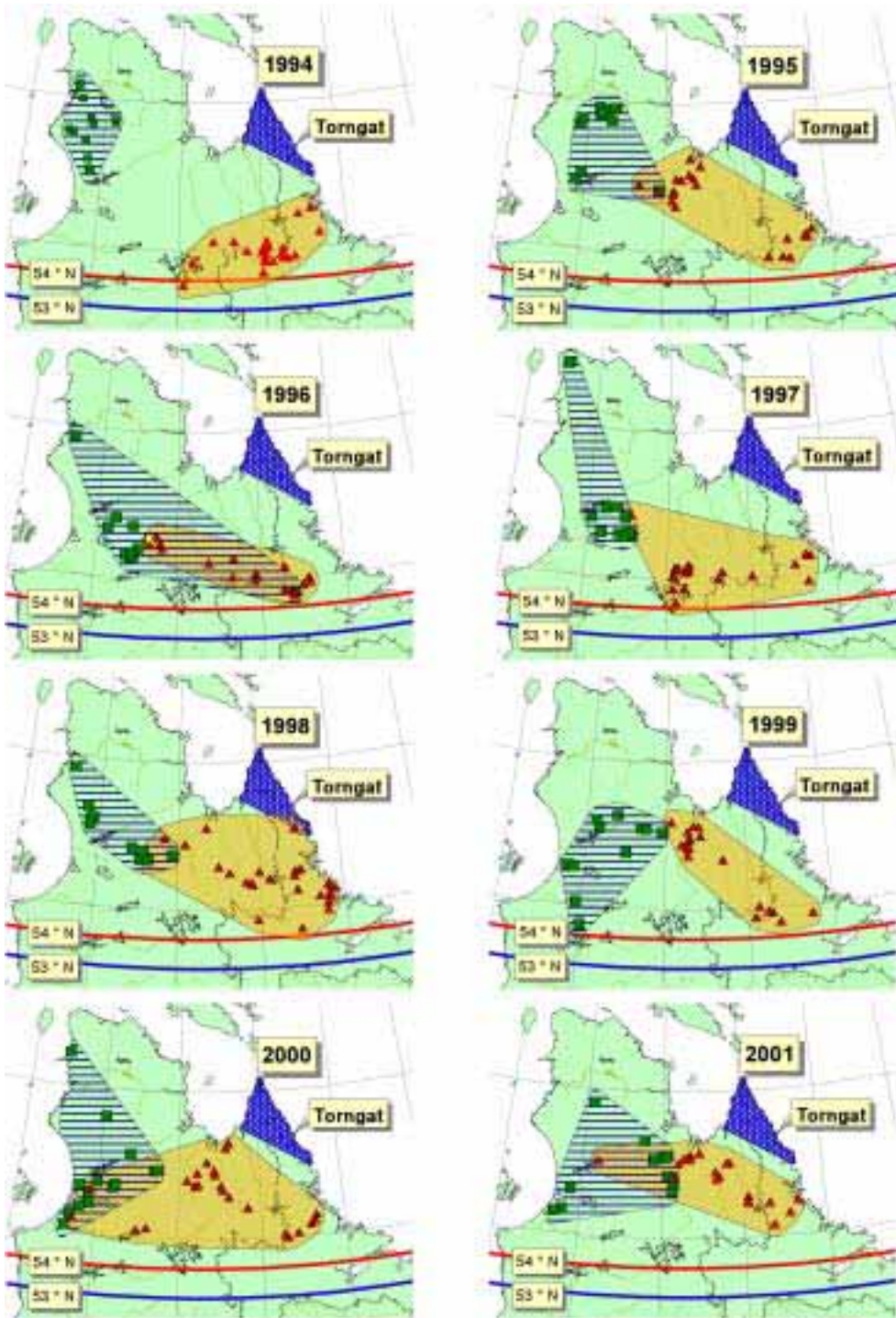


Figure 2. Aires de rut de 1994 à 2001 du troupeau migrateur de la Rivière-George (ombrage léger, sud-est de la carte, localisations représentées par les triangles), du troupeau migrateur de la Rivière-aux-Feuilles (hachuré horizontal, nord-ouest de la carte, localisations représentées par les carrés) et du troupeau montagnard des Monts Torngat. L'aire occupée par l'écotype sédentaire est située au sud du 54° N.

Tableau 2. Opportunités d'échanges du site de mise bas par les femelles du caribou migrateur entre les troupeaux Rivière-aux-Feuilles (F) et Rivière-George (G) pendant des saisons de mise bas successives (juin 1986 à juin 2003).

Femelle No	Troupeau	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03
	initial ^a																		
1	G						G	F											
31	G								F										
64	F									F	F	G							
81	G										G	F							
103	G													F	G	G	G	G	G
119	G													F	G				
137	G															G	G	F	F
139	G															G	G	F	F
141	G															G	G	F	
143	G											G	G	G	G	F	F	F	F
145	G													G	G	F	G	F	F
515	G				G	G	F	G											
519	G						G	F	G	G	G								
572	G															G	G	G	F

^a Le troupeau initial réfère au troupeau où la femelle a initialement été capturée et munie d'un collier.

3.3 Polymorphisme et équilibre de Hardy-Weinberg

Le nombre d'allèles et la richesse allélique standardisée par locus avaient tendance à être plus élevés dans les plus grands troupeaux : TORN, FEUI et GEOR (tableau 3 et figure 3). Le nombre moyen d'allèles pour tous les loci dans chaque troupeau variait de 5,3 (MEAL) à 10,3 (GEOR) et se situait dans l'échelle des valeurs rapportées par Courtois *et al.* (2003) pour les troupeaux sédentaires, montagnards et migrants (GEOR) du sud et du centre du Québec (où A_{moyen} pour tous les loci variait de 4,4 à 13,0). Les troupeaux de caribous n'ont pas dévié de l'équilibre de Hardy-Weinberg (test global pour tous les troupeaux et tous les loci, $\chi^2 = 111,5$, degrés de liberté [d. d. l.] = 96, $P = 0,13$, tableau 3).

Tableau 3. Nombre d'allèles observés à chaque locus (A), richesse allélique standardisée pour le troupeau avec le plus petit nombre d'échantillons avec scorage complet ($n = 11$, RA_{11}), hétérozygotie observée (Ho), hétérozygotie attendue (Ha), nombre moyen d'allèles/locus (A_{moyen}) trouvés dans les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador.

	LACJ ^a ($n = 36$) ^b	MEAL ($n = 12$)	REDW ($n = 20$)	JAME ($n = 27$)	TORN ($n = 24$)	FEUI ($n = 114$)	GEOR ($n = 98$)
RT1							
A	10	7	6	9	9	10	12
RA_{11}	7,153	6,826	5,266	7,069	6,821	7,344	7,701
Ho	0,861	0,667	0,650	0,852	0,833	0,798	0,724
Ha	0,821	0,804	0,731	0,839	0,778	0,833	0,816
RT5							
A	8	6	7	8	10	13	11
RA_{11}	5,632	5,826	6,062	7,197	7,479	7,782	6,927
Ho	0,806	0,667	0,850	0,885	0,833	0,814	0,732
Ha	0,784	0,732	0,749	0,864	0,795	0,834	0,828
RT6							
A	6	4	4	5	9	11	11
RA_{11}	4,606	3,917	3,737	4,553	7,298	5,818	5,155
Ho	0,784	0,500	0,400	0,632	0,625	0,637	0,577
Ha	0,604	0,486	0,426	0,704	0,641	0,613	0,620
RT7							
A	8	7	7	8	10	8	10
RA_{11}	6,630	6,750	6,439	6,297	7,784	6,169	6,711
Ho	0,838	0,833	0,850	0,593	0,833	0,748	0,804
Ha	0,833	0,819	0,837	0,767	0,804	0,784	0,790
RT9							
A	8	4	7	9	9	11	10
RA_{11}	6,161	4,000	6,204	5,098	6,825	5,426	5,841
Ho	0,784	0,833	1,000	0,519	0,708	0,583	0,745
Ha	0,768	0,717	0,780	0,601	0,752	0,658	0,727
RT24							
A	9	5	7	9	7	9	10
RA_{11}	6,354	5,000	5,749	6,897	6,326	6,521	6,671
Ho	0,730	0,546	0,684	0,654	0,667	0,763	0,776
Ha	0,740	0,584	0,634	0,784	0,770	0,748	0,781
RT27							
A	6	4	7	10	6	9	8
RA_{11}	4,555	3,996	6,062	6,922	4,628	5,499	5,031
Ho	0,784	0,583	0,800	0,778	0,625	0,748	0,592
Ha	0,732	0,583	0,749	0,814	0,725	0,746	0,709
All							
A_{moyen}	7,857	5,286	6,429	8,286	8,571	10,143	10,286
Ho	0,798	0,661	0,748	0,702	0,732	0,727	0,707
Ha	0,755	0,675	0,701	0,768	0,752	0,745	0,753

^a Les abréviations sont : LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie, TORN = Monts Torngat, FEUI = Rivière-aux-Feuilles et GEOR = Rivière-George.

^b n réfère à la taille de l'échantillon.

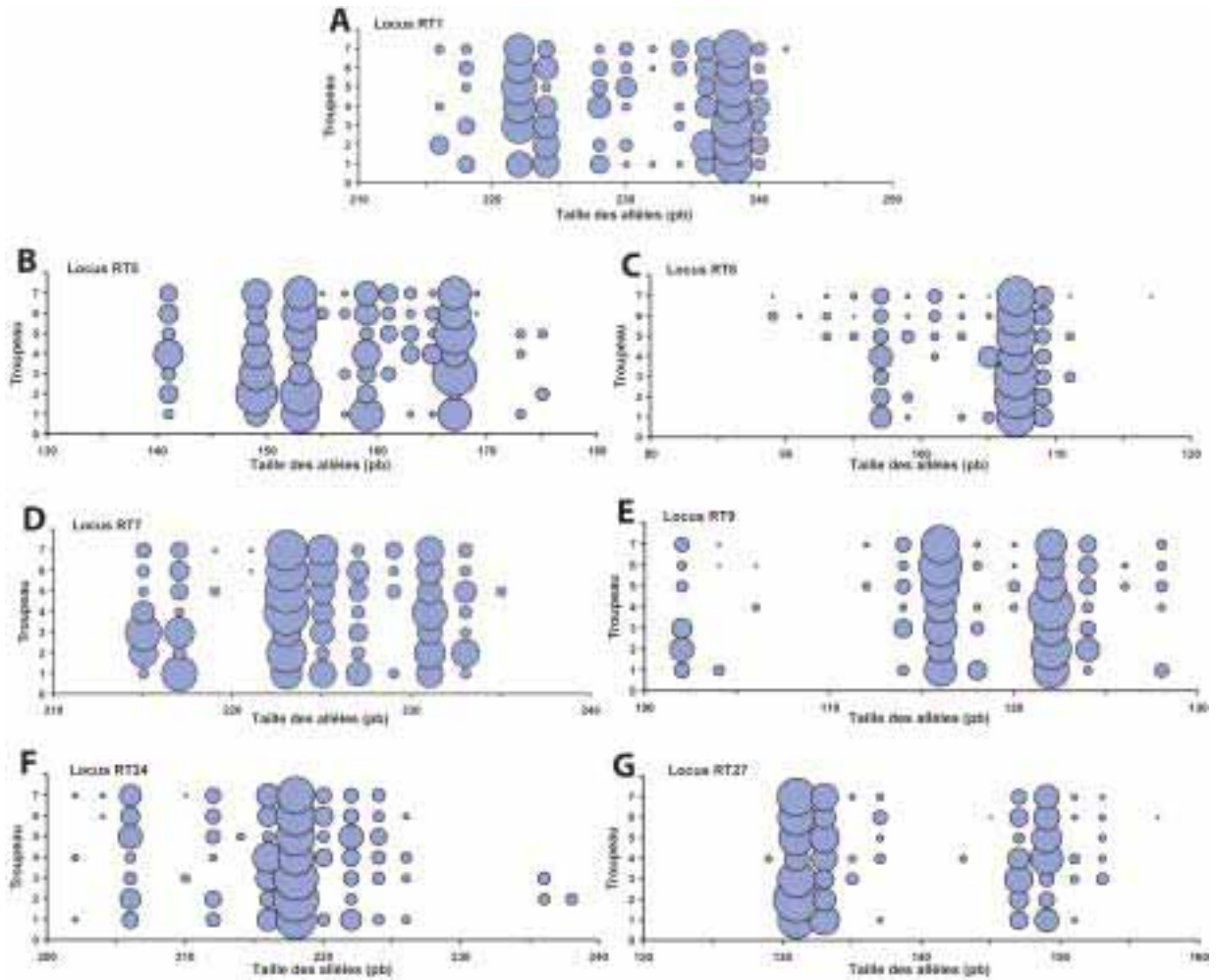


Figure 3. Distribution de fréquences des allèles présents parmi les sept loci microsatellites analysés pour les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador : A) RT1, B) RT5, C) RT6, D) RT7, E) RT9, F) RT24 et G) RT27. Les troupeaux sont identifiés de la façon suivante sur l'axe des ordonnées : 1 = Lac Joseph, 2 = Mealy Mountains, 3 = Red Wine Mountains, 4 = Jamésie, 5 = Monts Torngat, 6 = Rivière-aux-Feuilles et 7 = Rivière-George. Chacun des allèles est représenté par un cercle proportionnel à sa fréquence dans le troupeau.

3.4 Différenciation génétique entre les troupeaux

Nous avons mesuré le niveau de différenciation entre les troupeaux selon deux méthodes. Premièrement, les fréquences des allèles pour tous les loci différaient de façon significative parmi les troupeaux ($\chi^2 = \text{infini}$, d. d. l. = 14, $P < 0,001$). Les fréquences des

allèles différaient entre toutes les paires de troupeaux ($P \leq 0,005$ après la correction de Bonferroni), sauf entre GEOR et TORN ($P = 0,30$), GEOR et MEAL ($P = 0,05$) et FEUI et TORN ($P = 0,02$, non significatif après la correction de Bonferroni) (tableau 4). La différenciation était majoritairement le résultat d'une prévalence plus élevée des allèles rares dans les troupeaux GEOR, FEUI et TORN et des différences dans les fréquences des allèles communs, particulièrement entre les troupeaux nordiques (ex. : GEOR, FEUI et TORN) et les quatre troupeaux sédentaires (figure 3). Tous les allèles étaient présents soit dans le troupeau GEOR, le troupeau FEUI ou le troupeau TORN exceptés les allèles 236 ($n = 1$ dans REDW et $n = 1$ dans MEAL) et 238 ($n = 1$ dans MEAL) au locus RT24 et l'allèle 129 ($n = 1$ dans JAME) et 143 ($n = 1$ dans JAME) à RT27. Ce patron de distribution des allèles suggère que les troupeaux sédentaires sont des sous-groupes issus des grands troupeaux migrateurs (figure 3).

Le patron global de différenciation génétique dans l'ensemble des troupeaux était faible mais hautement significatif (AMOVA, $\theta = 0,015$, intervalle de confiance à 95 % = 0,008 à 0,021, $P < 0,001$). Les comparaisons des valeurs de F_{ST} entre les paires de troupeaux ont révélé que la plupart d'entre eux étaient significativement différents l'un de l'autre ($P \leq 0,001$, tableau 5). Les comparaisons des valeurs de F_{ST} entre les troupeaux migrants et sédentaires variaient de 0,017 (FEUI vs. LACJ) à 0,038 (FEUI vs. MEAL), tandis que les valeurs entre les troupeaux sédentaires variaient entre 0,018 (LACJ vs REDW) et 0,048 (MEAL vs. JAME). À l'opposé, les troupeaux migrants (FEUI et GEOR) ainsi que le troupeau montagnard (TORN) n'ont démontré aucun patron de différenciation significative (valeurs $F_{ST} \leq 0,005$, $P \geq 0,07$, tableau 5). Ainsi, les niveaux de différenciation les plus élevés ont été observés entre les troupeaux sédentaires séparés par de grandes distances (> 1000 km) et entre les troupeaux sédentaires et migrants.

Tableau 4. Différenciation génétique dans les fréquences alléliques entre les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador à sept loci microsatellites. Les valeurs au-dessus de la diagonale réfèrent au nombre de loci ayant montré des différences significatives dans les fréquences alléliques, tandis que sous la diagonale on retrouve les valeurs de probabilité multi-locus obtenues suivant la méthode de Fisher (Raymond et Rousset 1995).

	Sédentaire			JAME	Montagnard	Migrateur	
	LACJ ^a	MEAL	REDW		TORN	FEUI	GEOR
LACJ	-	1	0	2	0	2	2
MEAL	0,001* ^b	-	1	0	1	2	0
REDW	< 0,001*	< 0,001*	-	2	1	1	1
JAME	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	-	0	3	3
TORN	< 0,001*	0,005*	< 0,001*	< 0,001*	-	0	0
FEUI	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	0,02	-	0
GEOR	< 0,001*	0,05	< 0,001*	< 0,001*	0,30	0,002*	-

^a Les abréviations sont : LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie, TORN = Monts Torngat, GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles.

^b Les valeurs significatives de probabilité après la correction de Bonferroni (Rice 1989) sont indiquées par un astérisque (*).

Tableau 5. Différenciation génétique F_{ST} entre les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador au-dessus de la diagonale et valeurs de probabilité correspondantes sous la diagonale.

	Sédentaire			JAME	Montagnard	Migrateur	
	LACJ ^a	MEAL	REDW		TORN	FEUI	GEOR
LACJ	-	0,028	0,018	0,029	0,017	0,017	0,015
MEAL	< 0,001* ^b	-	0,037	0,048	0,040	0,038	0,025
REDW	< 0,001*	< 0,001*	-	0,042	0,022	0,029	0,021
JAME	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	-	0,027	0,032	0,026
TORN	0,002	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	-	0,005	-0,001
FEUI	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	0,11	-	0,002
GEOR	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	0,66	0,07	-

^a Les abréviations sont : LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie, TORN = Monts Torngat, GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles.

^b Les valeurs significatives de probabilité après la correction de Bonferroni (Rice 1989) sont indiquées par un astérisque (*).

3.5 Barrières au flux génique

Dans l'analyse SAMOVA, la valeur F_{ST} la plus élevée a été obtenue quand le nombre de groupes était fixé à $k = 2$ ([MEAL] [tous les autres troupeaux], $F_{ST} = 0,051$, $P < 0,001$), suggérant qu'une barrière empêchait ou restreignait le flux génique entre le troupeau MEAL et les autres troupeaux (figure 4). La différenciation génétique entre les troupeaux sédentaires a été influencée par la distance géographique entre eux ($\log F_{ST} = 0,50 \log$ distance géographique $- 2,88$, $R^2 = 0,59$, $P = 0,04$). Cependant, l'inclusion des deux troupeaux migrants, qui eux étaient situés plus loin (figure 1), n'a pas augmenté la force de la relation d'isolation par la distance mais au contraire l'a réduite davantage ($\log F_{ST} = 1,38 \log$ distance géographique $- 5,6$, $R^2 = 0,04$, $P = 0,25$). Ce résultat suggère que les troupeaux migrants avaient un effet génétique via le flux génique sur les troupeaux sédentaires indépendamment de la distance géographique les séparant.

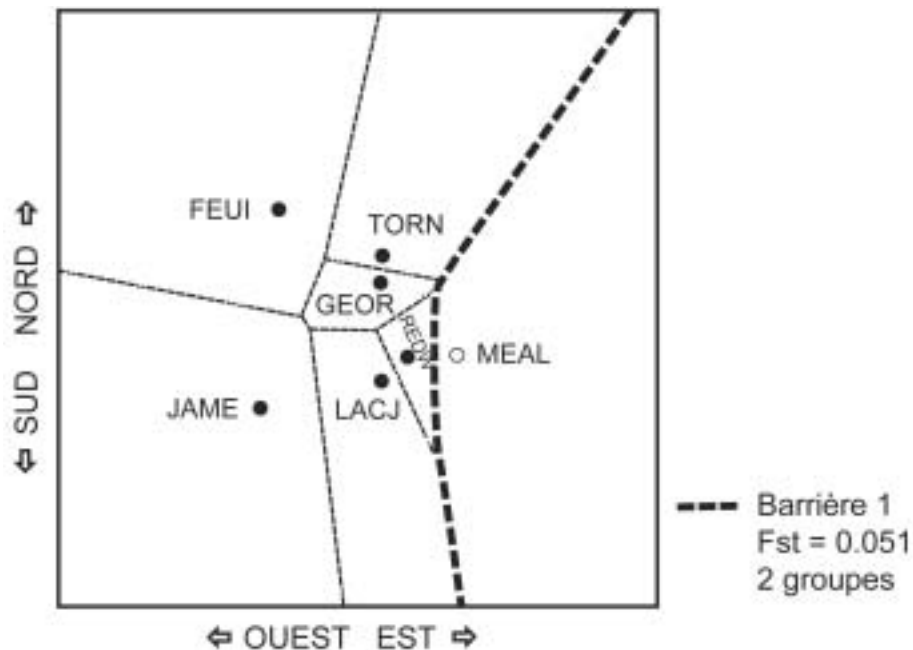


Figure 4. Barrières au flux génique dans les troupeaux de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador identifiées par l'analyse SAMOVA quand $k = 2$. La barrière suggère que le flux génique est le plus faible entre le troupeau des Mealy Mountains et tous les autres troupeaux. Les abréviations sont : GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles, LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie et TORN = Monts Torngat.

3.6 Estimations historiques de flux génique

Les estimations historiques de flux génique étaient généralement élevées (ex. : Nm était souvent > 5 immigrants par génération) ce qui suggérait une importante immigration historique parmi les troupeaux (figure 5). Les troupeaux GEOR et FEUI avaient tendance historiquement à être une source de gènes pour quelques troupeaux sédentaires (figure 5). Cependant, le flux génique entre les troupeaux FEUI et les sédentaires pourraient avoir été réalisé par l'intermédiaire du troupeau GEOR qui aurait eu une influence démographique sur le troupeau FEUI selon ce que suggèrent les données de suivi satellitaire. Pour les troupeaux sédentaires, les valeurs de flux génique étaient variables : tandis que le troupeau MEAL avait tendance à échanger peu d'individus, particulièrement avec le troupeau REDW ($Nm < 3$ dans les deux directions), les échanges entre les autres troupeaux étaient plus fréquents (valeurs Nm de 6 à 9). Le troupeau JAME agissait en tant que troupeau récepteur tandis que le troupeau REDW était un troupeau source. En résumé, l'historique à long terme des troupeaux est caractérisé par un flux génique élevé qui provient majoritairement des troupeaux migrants.

3.7 Simulations de scénarios historiques

Dans le scénario A (panmixie = 1000 générations ou 3000 ans, fragmentation = 1000 générations, dispersion égale entre les sexes), des taux d'immigration effectifs modérés (0,001) à élevés (0,1) ont suffi à empêcher une différenciation génétique significative entre les troupeaux. Ces taux d'immigration correspondaient à 101 à 10 090 femelles immigrantes et à 40 à 4036 mâles immigrants pour l'ensemble des combinaisons de paires de troupeaux, c'est-à-dire l'ensemble des immigrants du système à une génération donnée. Par opposition, une absence de flux génique ($M = 0$) entre tous les troupeaux a fait augmenter la valeur F_{ST} à 0,015 en sept générations et à 0,66 après 1000 générations (tableau 6). Un taux d'immigration de 0,0005 (ex. : 50 femelles immigrantes et 20 mâles immigrants) a mené à une valeur F_{ST} de 0,015 qui est demeurée relativement stable sur plus de 1750 générations (5250 années), ce qui suggère que les troupeaux de caribous se comportaient comme une métapopulation à ce niveau de flux génique. Un résultat

similaire a été obtenu avec des valeurs légèrement plus basses de taux d'immigration (ex. : 0,00025) avec un F_{ST} qui s'est stabilisé autour de 0,03. Cela suggère qu'une dynamique de métapopulation peut se développer dans une certaine étendue spécifique de taux d'immigration.

Cette stabilité dans les valeurs F_{ST} était aussi présente dans le scénario B qui était caractérisé par une phase de panmixie plus longue (1500 générations ou 4500 ans) et par une phase de fragmentation de troupeau plus courte (500 générations ou 1500 ans, tableau 6). De la même façon dans le scénario C, une dispersion biaisée entre les sexes par un facteur deux en faveur des mâles ou des femelles n'a pas empêché le développement d'une dynamique de métapopulation (tableau 6). Finalement, dans le scénario historique D caractérisé par un taux d'immigration de 0,0005 entre cinq grandes populations de tailles égales (ex. : une métapopulation totale de 100 900 femelles et 40 360 mâles), on observait que les cinq troupes fictifs n'étaient pas structurés avec un F_{ST} global de seulement 0,00087 après 1000 générations. Ce scénario suggère que la structure génétique que nous avons observée entre les sept troupes étudiées était possiblement due aux effets de dérive génétique dans les plus petits troupes.

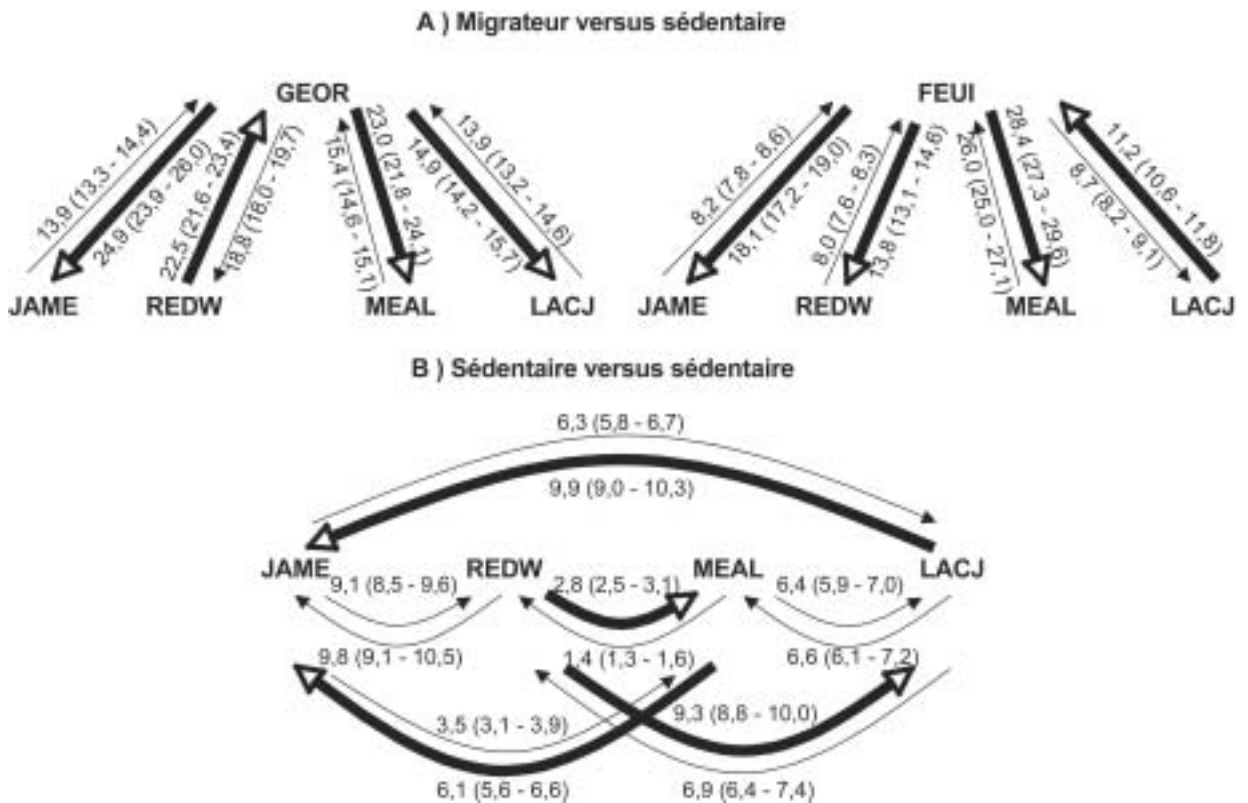


Figure 5. Estimations historiques de flux génique entre (A) le caribou migrateur des troupeaux de la Rivière-George et de la Rivière-aux-Feuilles versus les troupeaux sédentaires et (B) parmi tous les troupeaux sédentaires. Les nombres réfèrent au nombre d'immigrants par génération et leur intervalle de confiance respectif à 95 %. Les flèches en gras représentent la direction entre les paires de troupeaux dans lesquelles le taux d'immigration était significativement asymétrique. Les abréviations sont : GEOR = Rivière-George, FEUI = Rivière-aux-Feuilles, LACJ = Lac Joseph, MEAL = Mealy Mountains, REDW = Red Wine Mountains, JAME = Jamésie et TORN = Monts Torngat.

Tableau 6. Valeurs de F_{ST} globales entre tous les troupeaux pour quatre simulations de scénarios historiques de fragmentation d'un troupeau initial en cinq troupeaux de tailles variées et ayant des taux d'immigration effectifs variés.

Immigration	$F_{ST} G1000$ ⁱ	$F_{ST} G1250$	$F_{ST} G1500$	$F_{ST} G1750$	$F_{ST} G2000$	$G_{FST 0,015}$
Scénario historique A^{a e f h}						
$M_f = 0,1$ $M_m = 0,1$	0,0014	0,0013	0,0009	0,0008	0,0006	‡ ^k
$M_f = 0,05$ $M_m = 0,05$	-0,0003	-0,0002	-0,0001	0,0016	0,0013	‡
$M_f = 0,01$ $M_m = 0,01$	0,0007	0,0005	0,0008	0,0018	0,0008	‡
$M_f = 0,005$ $M_m = 0,005$	0,0001	0,0005	0,0015	0,0022	0,0015	‡
$M_f = 0,001$ $M_m = 0,001$	0,0007	0,0077	0,0067	0,0102	0,0104	‡
$M_f = 0,00075$ $M_m = 0,00075$	0,0005	0,0081	0,0089	0,0082	0,0089	‡
$M_f = 0,0005$ $M_m = 0,0005$	0,0013	0,0105	0,0153	0,0133	0,0115	12
$M_f = 0,00025$ $M_m = 0,00025$	0,0001	0,0272	0,0319	0,0277	0,0309	14
$M_f = 0,0001$ $M_m = 0,0001$	-0,0007	0,0591	0,0558	0,0699	0,0827	7
$M_f = 0,0000$ $M_m = 0,0000$	0,0000	0,3820	0,5580	0,6199	0,6581	7
Scénario historique B^{b e f h}						
$M_f = 0,00075$ $M_m = 0,00075$	N/A ^j	N/A	0,0006	0,0124	0,0078	166
$M_f = 0,0005$ $M_m = 0,0005$	N/A	N/A	0,0008	0,0168	0,0168	15
$M_f = 0,00025$ $M_m = 0,00025$	N/A	N/A	0,0005	0,0225	0,0243	11
Scénario historique C^{c e f h}						
$M_f = 0,00025$ $M_m = 0,0005$	0,0001	0,0181	0,0166	0,0202	0,0218	19
$M_f = 0,0005$ $M_m = 0,00025$	-0,0005	0,0145	0,0179	0,0199	0,0153	16
Scénario historique D^{d e g h}						
$M_f = 0,0005$ $M_m = 0,0005$	0,0000	0,0042	0,0067	0,0086	0,0090	‡

^a Scénario historique A : 1000 générations en panmixie ($M_f = 0,99$ et $M_m = 0,99$) + 1000 générations de structure, dispersion égale entre les sexes, cinq troupeaux de tailles inégales.

^b Scénario historique B : 1500 générations en panmixie ($M_f = 0,99$ et $M_m = 0,99$) + 500 générations de structure, sans dispersion biaisée par le sexe, cinq troupeaux de tailles inégales.

^c Scénario historique C : 1000 générations en panmixie ($M_f = 0,99$ et $M_m = 0,99$) + 1000 générations de structure, dispersion biaisée par un facteur deux entre les sexes, cinq troupeaux de tailles différentes.

- ^d Scénario historique D : 1000 générations en panmixie ($M_f = 0,99$ et $M_m = 0,99$) + 1000 générations de structure, sans dispersion biaisée par le sexe, cinq troupeaux de tailles égales.
- ^e Trois essais ont été effectués pour chacun des scénarios mais puisque les résultats étaient très similaires, seulement les données du premier essai sont présentées.
- ^f Taille des populations pour les scénarios A, B et C : population A = 100 000 femelles et 40 000 mâles, population B = 500 femelles et 200 mâles, population C = 200 femelles et 80 mâles, population D = 100 femelles et 40 mâles, population E = 100 femelles et 40 mâles.
- ^g Taille de la population pour le scénario D : 20 180 femelles et 8072 mâles dans chaque troupeau.
- ^h Un système de reproduction aléatoire, sept loci microsatellites et un modèle mixte d'évolution moléculaire ont été utilisés.
- ⁱ Les abréviations sont : M_f = taux d'immigration effectif pour les femelles, M_m = taux d'immigration effectif pour les mâles, $F_{ST \text{ Gen}1000} = F_{ST}$ global à la génération 1000 et $G_{F_{ST} 0,015}$ = génération à laquelle les valeurs globales F_{ST} atteignent 0,015.
- ^j N/A = non applicable.
- ^k Le symbole ‡ signifie que la simulation n'a pas atteint $F_{ST} \geq 0,015$.

4. DISCUSSION

Nos objectifs principaux étaient d'évaluer le flux génique réel et potentiel entre les troupes de caribous du Nord-du-Québec et du Labrador ainsi que de modéliser une dynamique de métapopulation entre ces groupes. À cette fin, nous avons utilisé une combinaison unique d'informations : des données spatiales dérivées de la plus grande base de données de caribous suivis par satellite, des analyses de structure génétique entre les troupes et des simulations de scénarios historiques. Nos principales découvertes furent que le chevauchement des aires de rut et le changement temporaire ou permanent d'aires de mise bas étaient des mécanismes importants de flux génique entre les troupes migrateurs, alors que l'incursion d'individus migrateurs dans la région des sédentaires était un mécanisme de flux génique entre les écotypes migrateurs et sédentaires. De plus, la faible structure génétique observée entre les troupes peut être obtenue à nouveau par des simulations de populations à travers une dynamique de métapopulation. Ci-dessous, nous discutons des avantages obtenus par l'intégration de données provenant de sources diverses (spatiales, génétiques et simulées), nous proposons un modèle hiérarchique de métapopulation applicable aux régions où les troupes sédentaires et migrateurs chevauchent leurs aires de répartition pendant une partie de leur cycle annuel. Finalement, nous discutons des implications de nos résultats pour la conservation des troupes de caribous ainsi que pour les espèces d'animaux migrateurs en général.

4.1 Leçons apprises de l'intégration des données

Le patron global de différenciation génétique que nous avons observé était faible mais significatif ($\theta = 0,015$) et les valeurs de F_{ST} observées parmi les troupes variaient entre 0 et 0,048. Ces valeurs se situaient à la marge inférieure des données de F_{ST} observées entre les troupes de caribous du sud (troupeau montagnard Gaspésie) jusqu'au centre du Québec (cinq troupes sédentaires) ($F_{ST} = 0,016$ à $0,167$, Courtois *et al.* 2003) et de six troupes de caribous sédentaires forestiers de l'Alberta et de la Colombie-Britannique ($F_{ST} = -0,002$ à $0,082$, McLoughin *et al.* 2004). Cependant, nos données

étaient supérieures à celles enregistrées entre huit troupeaux migrateurs de l'ouest du Canada (tous les F_{ST} entre les troupeaux $< 0,02$; Zittlau 2004).

Les données de télémétrie satellitaire ont démontré que certaines années les troupeaux migrateurs du Québec et du Labrador se chevauchaient durant la saison du rut. Par contre, on ne peut confirmer que les caribous migrateurs se sont effectivement accouplés durant ces chevauchements. Néanmoins, nous avons démontré que le chevauchement entre les aires de rut est extensif et que de fréquentes opportunités d'échanges génétiques sont donc présentes : 1) le chevauchement a été détecté dans sept des huit années avec seulement 12 à 26 animaux suivis par année et par troupeau; 2) les troupeaux étaient grands (voir la section 2.1) et plusieurs autres caribous pouvaient avoir été mélangés durant le rut. De plus, 9,4 % des femelles suivies ont changé d'aire de mise bas au moins une fois dans leur vie ce qui apporte des évidences additionnelles que les troupeaux FEUI et GEOR sont fortement reliés démographiquement. Ce phénomène était inattendu car la plupart des études faites sur le caribou assument que les femelles sont philopatriques à leur site de mise bas (Skoog 1968; Schaefer *et al.* 2000; Rettie et Messier 2001). Nous suggérons que l'infidélité permanente ou temporaire aux aires de mise bas puisse être un mécanisme important de flux génique pour les troupeaux FEUI et GEOR ainsi que pour les autres troupeaux migrateurs d'Amérique du Nord.

Une formation récente de troupeau peut également expliquer le manque de différenciation entre le GEOR et le FEUI. Bien que les relevés historiques pour le troupeau GEOR proviennent de la seconde moitié du 19^{ième} siècle (Low 1896; Elton 1942), les relevés pour le troupeau FEUI sont plus récents (Le Hénaff 1976) et le FEUI a pu se scinder du GEOR dans les années 1970 (Couturier *et al.* 2003). Cependant, les origines du FEUI peuvent aussi être plus anciennes. À la fin du 19^{ième} siècle dans le Nord-du-Québec et du Labrador, Low (1896) a relevé la présence de trois troupeaux, celui de l'Ouest, du Centre et de l'Est, ce qui peut correspondre aux troupeaux actuels FEUI, GEOR et TORN, respectivement. Ainsi, on ne peut exclure la possibilité que le troupeau FEUI ait été présent au Nord-du-Québec pour plus d'un siècle. Si on simule la fragmentation d'un grand troupeau (100 000 femelles et 40 000 mâles) en deux troupeaux principaux

(population A : 20 000 femelles et 8000 mâles; population B : 80 000 femelles et 32 000 mâles), la différenciation demeure extrêmement faible après 10 générations ou environ 30 ans ($F_{ST} = 0,0001$) de même qu'après 100 générations ou 300 ans ($F_{ST} = 0,0007$). En conclusion, deux facteurs principaux peuvent expliquer et maintenir la similarité génétique entre les troupes GEOR et FEUI : l'origine récente possible du troupeau FEUI du GEOR et un flux génique élevé en cours entre les deux troupes comme l'indiquent les données spatiales.

Les mêmes facteurs, c'est-à-dire la formation récente du troupeau et un flux génique élevé causé par le chevauchement des aires de rut et l'infidélité aux aires de mise bas, peuvent expliquer la faible différenciation chez les troupes migrateurs continentaux de caribous dans l'ouest du Canada. Là-bas, les opportunités de flux génique peuvent être encore plus importantes car huit troupes migrateurs de 11 000 à 496 000 individus sont présents et leurs aires annuelles respectives se chevauchent largement : dans certaines régions, jusqu'à quatre troupes se chevauchent partiellement (Zittlau 2004). Cependant, ces données spatiales provenant des troupes occidentales sont basées sur le suivi satellitaire de femelles seulement. On connaît peu de choses à propos de la fidélité des mâles pour les sites de rut ainsi qu'au troupeau en général. Si les mâles ne sont pas philopatrics aux sites de rut, ce comportement peut contribuer davantage à l'homogénéisation génétique des troupes migrateurs de l'ouest (Zittlau 2004).

Étant donné que les caribous migrateurs peuvent se déplacer sur de grandes distances, nous ne pouvons exclure la possibilité que d'autres mécanismes de flux génique existent tels que l'immigration ou la dispersion des juvéniles (1 an) et des caribous de deux ans entre les troupes GEOR et FEUI et dans d'autres troupes migrateurs de l'ouest du Canada. La dispersion des jeunes a déjà été proposée en tant que principal mécanisme de flux génique dans les troupes de caribous sédentaires (Courtois *et al.* 2003). Les études à venir devraient examiner les mouvements de dispersion des jeunes individus tout en insistant davantage sur les mouvements des mâles afin de mieux comprendre les mécanismes de flux génique entre les troupes sédentaires et migrateurs.

Un autre phénomène unique ayant été révélé par notre vaste base de données satellitaires est l'existence d'incursions d'individus migrateurs dans la région occupée par les sédentaires. Les densités des troupeaux sédentaires sont habituellement très basses ($0,008 - 0,029$ caribou/km², Jung *et al.* 2000 et 2001; Otto 2002; Schmelzer *et al.* 2004) et les chances qu'un individu migrateur puisse rencontrer en octobre un individu sédentaire du sexe opposé sont possiblement faibles. Par contre, si les caribous migrateurs réussissent à s'accoupler avec des caribous sédentaires, ces incursions peuvent se traduire par une contribution d'allèles nouveaux ou rares dans les petits troupeaux. Les estimations asymétriques de flux génique étaient concordantes avec ces observations sur le terrain : le flux génique était plus important du troupeau GEOR vers les trois troupeaux sédentaires que vice versa (figure 5).

L'immigration permanente des caribous dans un troupeau d'un écotype différent peut être un mécanisme additionnel de flux génique pouvant aussi expliquer les estimations élevées entre les troupeaux sédentaires et migrateurs, particulièrement le flux génique élevé observé du REDW vers le GEOR (figure 5). Nos données satellitaires ne nous fournissent pas présentement la confirmation de l'immigration permanente ou encore de la reproduction. Néanmoins, Schaefer *et al.* (1999) ont rapporté que l'émigration vers le troupeau GEOR pouvait être un facteur déterminant dans le déclin du troupeau REDW dans les années 1990 car cinq des 36 femelles ayant un collier radio-émetteurs VHF se sont déplacées vers le troupeau GEOR à l'automne. La plupart des femelles sont probablement mortes sur le territoire du GEOR avant la saison de mise bas, tandis qu'une seule est retournée sur l'aire du troupeau REDW six mois plus tard. Ces observations démontrent que les mouvements d'individus sédentaires dans l'aire des migrateurs sont possibles. Cela fait ressortir également l'importance d'acquérir des informations additionnelles sur les mouvements annuels des troupeaux sédentaires, surtout quand les effectifs de ces troupeaux diminuent, afin d'évaluer à quelle fréquence les événements d'émigration impliquant plusieurs animaux peuvent avoir lieu.

Dans une plus large perspective, notre étude a des implications pour d'autres organismes et systèmes. L'intégration de plusieurs types de données peut être cruciale afin de

comprendre les dynamiques de flux génique d'espèces migratrices telles que les tortues marines, les baleines, ou encore les oiseaux migrateurs. Des techniques telles que le suivi de l'utilisation de l'espace ont beaucoup à offrir : 1) elles peuvent aider à démêler les facteurs expliquant une structure génétique faible (expansion récente de population et/ou flux génique contemporain élevé) en fournissant des estimations de flux génique contemporain via les mouvements des individus parmi les populations; 2) elles peuvent confirmer les patrons trouvés en utilisant un marqueur indépendant. Cela a été démontré de belle façon dans les études sur l'ours blanc par Bethke et Taylor (1996), Paetkau *et al.* (1999) et Taylor *et al.* (2001). Dans le but de délimiter des unités de gestion dans les populations d'ours blanc dans l'aire circumpolaire, ces chercheurs ont utilisé l'analyse statistique par grappes des mouvements des femelles afin d'estimer le flux génique potentiel et de déterminer la structure des populations et le flux génique à court et long terme en utilisant les marqueurs génétiques microsatellites. La comparaison directe entre les données de mouvement et les distances génétiques a démontré une forte corrélation ($r_s = -0,60$) entre les deux techniques (Paetkau *et al.* 1999). De plus, le suivi extensif des mouvements des animaux a révélé six unités de gestion, un résultat qui concordait avec l'information génétique (avec comme exception une paire de populations), les données de capture-recapture et le savoir traditionnel des chasseurs Inuits (Taylor *et al.* 2001).

4.2 Flux génique inter-troupeau : une métapopulation hiérarchique?

Une métapopulation est définie comme un groupe de populations à l'intérieur d'une plus grande étendue où l'immigration à partir d'une population locale vers au moins quelques autres secteurs est possible (Hanski et Simberloff 1997). Pour les espèces grégaires telles que le caribou, une définition plus précise pourrait être un groupe de troupeaux à l'intérieur d'une grande région où le flux génique d'un troupeau vers au moins quelques troupeaux est possible. De plus, à cause des capacités de mouvements du caribou, les membres d'un troupeau sous des conditions difficiles (ex. : dues à des conditions environnementales dégradées ou difficiles, la prédation par les loups ou encore la compétition pour la nourriture) peuvent quitter ce troupeau et se joindre à un autre ou encore peuvent former un nouveau troupeau. Ainsi, le modèle classique de

métapopulation donneur-récepteur (*source-sink*) (Hanski et Simberloff 1997) ne peut pas être appliqué directement aux troupeaux de caribous. De surcroît, le cycle annuel du caribou migrateur ajoute un niveau de complexité au concept de métapopulation car la reproduction et la mise bas sont séparées dans le temps (par huit mois) et dans l'espace (500-1000 km). Ci-dessous, nous proposons un modèle hiérarchique qui pourrait expliquer les relations parmi les troupeaux migrants entre eux, les troupeaux sédentaires entre eux et finalement dans les troupeaux migrants versus les troupeaux sédentaires.

Dans le Nord-du-Québec et Labrador, les troupeaux GEOR et FEUI peuvent constituer des « vases communicants » où des échanges fréquents ont plus de chances de survenir pendant les années de fort chevauchement des aires de rut ou encore via les cas d'infidélité aux aires de mise bas. Un tel phénomène préviendrait l'établissement d'une structure génétique significative entre les deux troupeaux. Les troupeaux GEOR et FEUI ont aussi démontré des fluctuations démographiques décalées et non synchronisées au cours des récentes décennies (Couturier *et al.* 1996 et 2004). Il est ainsi possible que des niveaux élevés de flux génique surviennent dans ces situations entre les troupeaux migrants et que de nouveaux troupeaux soient même formés durant les pics de population. Depuis les dix dernières années, le troupeau FEUI a surpassé le troupeau GEOR en nombre (Couturier *et al.* 2004). Le fait que l'infidélité aux aires de mise bas était plus commune pour les femelles du GEOR que pour celles du FEUI supporte l'idée d'un transfert contemporain des individus du troupeau GEOR vers le troupeau FEUI. Les longitudes extrêmement occidentales de deux femelles du GEOR pendant la saison de rut en 2000 et d'une femelle du GEOR en 2001 supportent également cette idée (figure 2). De plus, la similarité génétique entre les troupeaux migrants et le troupeau TORN suggère que ce dernier, qui effectue des migrations altitudinales dans les monts Torngat, serait un bourgeon du troupeau GEOR adjacent. Des données additionnelles de suivi satellitaire à long terme seraient nécessaires afin de déterminer si les dynamiques des troupeaux GEOR, FEUI et TORN agissent tel que proposé. Nos données spatiales à ce jour ainsi que l'absence de différenciation génétique entre ces trois troupeaux démontrent clairement qu'ils sont étroitement reliés.

Pour les troupeaux sédentaires, nos données indiquent qu'ils sont génétiquement distincts les uns des autres, mais les niveaux de flux génique entre ces troupeaux sont variables et influencés par la distance géographique (ex. : patron d'isolation par la distance) entre les troupeaux. Les données spatiales et les observations effectuées sur une femelle sédentaire munie d'un collier du troupeau REDW qui s'est déplacée vers le troupeau LACJ confirment que le flux génique contemporain se produit entre les troupeaux : cette vieille femelle expérimentée s'est déplacée vers le troupeau LACJ, s'est reproduite avec succès dans ce troupeau et est par la suite retournée dans le troupeau REDW (R. Otto et T. Chubbs, données non publiées). Parmi les troupeaux sédentaires, l'isolation par la distance pourrait être en partie expliquée par la différenciation accrue du troupeau MEAL localisé dans l'est versus les autres troupeaux. Malgré que l'on ne puisse exclure le fait que la différenciation du troupeau MEAL ait été influencée par le faible nombre d'échantillons analysés dans ce troupeau, il est possible que le Lac Melville dans l'est du Labrador ait agi en tant que barrière réduisant le flux génique entre le troupeau MEAL et les autres troupeaux sédentaires ou le troupeau migrateur GEOR. De manière intéressante, McLoughin *et al.* (2004) ont suggéré qu'un obstacle physique, la Rivière Peace dans les Territoires du Nord-Ouest, était responsable de la différenciation génétique observée entre les troupeaux sédentaires. Courtois *et al.* (2003) ont démontré que de larges distances géographiques entre les régions restreignaient le flux génique entre les troupeaux du sud et du nord du Québec.

Lorsque les troupeaux migrants ont été ajoutés aux analyses d'isolation par la distance, la relation entre la différenciation génétique et la distance géographique n'était plus significative malgré que les troupeaux GEOR et particulièrement FEUI fussent très éloignés des troupeaux sédentaires. Les estimations à long terme de flux génique entre le troupeau GEOR et trois troupeaux sédentaires suggèrent que le troupeau migrateur ait fourni des immigrants à ces trois populations (figure 5). Cependant, contrairement à notre hypothèse, les troupeaux migrants peuvent aussi agir en tant que troupeaux récepteurs pour les troupeaux sédentaires, tel que démontré par le flux génique significatif provenant de troupeaux sédentaires spécifiques et allant vers les troupeaux FEUI ou GEOR. Peu importe la direction du flux génique, les troupeaux migrants interagissent avec les

troupeaux sédentaires et mélangent partiellement le bagage génétique des deux écotypes. Nous proposons que les troupeaux migrateurs (et surtout le troupeau GEOR) puissent agir en tant que générateur d'échanges de flux génique et que la direction de ce même flux génique peut varier à travers l'histoire des troupeaux tout dépendant de la démographie des troupeaux ou des conditions environnementales prévalant dans le secteur.

4.3 Lacunes : la difficulté de déterminer le flux génique

Nous avons utilisé sept loci afin de documenter les dynamiques de flux génique entre sept troupeaux de caribous qui n'étaient pas fortement différenciés. Une faible différenciation et des opportunités relativement élevées de flux génique, telles qu'établies par les données sur le terrain, nous ont empêché de mesurer le flux génique contemporain via des tests d'assignation (Austin *et al.* 2004; Piry *et al.* 2004) ou les inférences Bayésiennes (Wilson et Rannala 2003). Par exemple, la valeur de F_{ST} entre les deux troupeaux migrateurs était seulement de 0,002 et l'usage de n'importe quelle méthode estimant le flux génique aurait été inadéquat. Parce que la détermination des estimations de flux génique réel peut être cruciale afin d'établir des plans de gestion adéquats, spécialement dans les populations exploitées ou en déclin (Fraser et Bernatchez 2004), nous suggérons que d'autres marqueurs naturels tels que des éléments rares ou des mesures de ratios d'isotopes stables (Hobson 1999; Hobson et Wassenaar 2001) sur les tissus produits sur les aires de mise bas pourraient appuyer la génétique et les données de suivi satellitaire pour délimiter les populations.

4.4 Implications pour la conservation

En se basant sur nos découvertes, nous proposons que les troupeaux migrateurs et sédentaires du Nord-du-Québec et du Labrador forment une métapopulation hiérarchique. Certains de ces troupeaux sont exploités par la chasse qu'elle soit sportive ou encore traditionnelle. Les plans de gestion du caribou dans le Nord-du-Québec et le Labrador devraient prendre en considération la hiérarchie dans les opportunités de flux génique, c'est-à-dire plus élevées entre les troupeaux migrateurs et plus faibles entre les troupeaux

sédentaires. Plus spécifiquement, nous suggérons que les plans de gestion considèrent deux niveaux : 1) un niveau à petite échelle pour les troupeaux sédentaires, qui eux sont génétiquement distincts les uns des autres et qui se qualifient en tant qu'unité de gestion (Moritz *et al.* 1995); et 2) un niveau à grande échelle afin de maintenir le flux génique entre les deux troupeaux migrateurs mais aussi entre les troupeaux migrateurs et sédentaires. Le niveau à petite échelle se concentrerait à maintenir le flux génique entre les troupeaux mais plus particulièrement entre les sédentaires. Cela implique, par exemple, d'ajuster la taille et la distribution spatiale de la coupe à blanc dans les forêts boréales afin de maintenir la connectivité de l'habitat (voir aussi Courtois *et al.* 2003). Par ailleurs, la plus grande échelle serait essentielle pour maintenir le flux génique et la grande diversité génétique ainsi que pour éviter la dépression par consanguinité à l'intérieur des petits troupeaux sédentaires qui habituellement ne comptent qu'environ quelques centaines d'individus (COSEWIC 2002). Nos résultats démontrent aussi l'importance de délimiter de façon précise les populations ainsi que de mieux connaître les patrons saisonniers d'utilisation de l'espace et le degré de connectivité migratoire des populations (Webster *et al.* 2002). Cette approche peut être essentielle pour identifier les aires spécifiques utilisées à une saison donnée et les menaces possibles à chaque phase du cycle vital (Webster *et al.* 2002). Bien que cela puisse être accompli de façon relativement facile pour des mammifères de moyenne à grande taille par des méthodes de suivi satellitaire des déplacements, d'autres techniques peuvent être utilisées pour les espèces plus petites d'animaux migrateurs (Boulet 2004).

REMERCIEMENTS

Nous désirons remercier D. St-Pierre, S. Rivard, J. Brunelle, D. Jean, B. Baron, M. Kooktook, F. Phillips et J. A. Schaefer pour leur aide pendant la cueillette des échantillons. Aussi, nous remercions R. St-Laurent et L. Papillon pour l'aide apportée au travail en laboratoire, D. Fraser, S. Rogers, M. Hansen et J. Huot pour leurs commentaires et leurs discussions stimulantes, ainsi que D. Cooper et J. Bouchard pour la révision et la mise en forme de ce rapport. Nous remercions A.-H. Couturier pour la traduction et l'adaptation française de ce rapport. Ce projet a été principalement financé par l'Institut pour la surveillance et la recherche environnementales de Goose Bay, Terre-Neuve et Labrador, le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (Gouvernement du Québec) et par *Wildlife Division, Department of Environment and Conservation* (Gouvernement de Terre-Neuve et Labrador). La Fondation de la faune du Québec (Fonds pour les espèces nordiques), le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, l'Université Laval et Caribou Québec ont aussi contribué financièrement au projet. Les colliers de radio-télémetrie satellitaire ARGOS ont été mis en place par les gouvernements du Québec et de Terre-Neuve et Labrador, avec une étroite collaboration du Ministère de la Défense nationale (Canada). Les organismes suivants ont aussi participé au programme de suivi satellitaire : Hydro-Québec (1991-1999), la société Makivik (1997-1999) et TVA International (1998-2001).

5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS L.G., DALE B.W. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management* 62. 1184-1195.
- AUSTIN J.D., LOUGHEED S.C., BOAG P.T. 2004. Controlling for the effects of history and nonequilibrium conditions in gene flow estimates in Northern Bullfrog (*Rana catesbeiana*) populations. *Genetics* 168. 1491-1506.
- AUSTIN D., McMILLAN J.I., BOWEN W.D. 2003. A three stage algorithm for filtering erroneous ARGOS satellite locations. *Marine Mammal Science* 19. 371-383.
- AVISE J.C. 2004. Molecular Markers, Natural History, and Evolution. Blackwell Science, London, UK.
- BALLOUX F. 2001. EASYPOP (version 1.7). A computer program for the simulation of population genetics. *Journal of Heredity* 92. 301-302.
- BANFIELD A.W.F., TENER J.S. 1958. A preliminary study of the Ungava caribou. *Journal of Mammalogy* 39. 560-573.
- BEERLI P., FELSENSTEIN J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98. 4563-4568.
- BÉLANGER M., LE HÉNAFF D. 1985. Distribution, abundance and regulation of caribou hunting in Québec. Proceedings of the Second North American Caribou Workshop, Val Morin, Québec. *McGill Subarctic Research Paper* 40. 3-13.
- BELKIR K., BORSA P., CHIKHI L., RAUFASTE N., BONHOEMME F. 2000. Genetix 4.02, logiciel sous Windows pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000. Université de Montpellier, Montpellier, France.
- BENSCH S., ANDERSSON T., AKESSON S. 1999. Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phyloscopus trochilus*. *Evolution* 53. 1925-1935.
- BERGERUD A.T. 1973. Movements and rutting behaviour of caribou (*Rangifer tarandus*) at Mount Albert. *Canadian Field-Naturalist* 87. 357-367.

- BERGERUD A.T. 2000. Caribou. *In* : Ecology and Management of large Mammals in North America (eds. Demarais S, Krausman PR) pp 658-693. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- BERGERUD A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? Proceeding of the Sixth North American Caribou Workshop, 1994. *Rangifer* Special Issue 9. 95-116.
- BERGMAN C.M., SCHAEFER J.A., LUTTICH S.N. 2000. Caribou movements as a correlated random walk. *Oecologia* 123. 364-374.
- BETHKE R., TAYLOR M.K. 1996. Population delineation of polar bears using satellite collar data. *Ecological Applications* 6. 311-317.
- BISHOP M.D., KAPPES S.M., KEELE J.W., STONE R.T., SUNDEN S.F.L., HAWKINS G.A., SOLINAS S., FRIES T.R., GROSZ M.D., YOO J., BEATTIE C.W. 1994. A genetic linkage map for cattle. *Genetics* 136. 619-639.
- BLOUIN-DEMERS G., WEATHERHEAD P.J. 2002. Implications of movement patterns for gene flow in black rat snakes (*Elaphe obsoleta*). *Canadian Journal of Zoology* 80. 1162-1172.
- BOHONAK A.J. 2002. IBD (Isolation by distance) : a program for the analyses of isolation by distance. *Journal of Heredity* 93. 153-154.
- BOULANGER J., HIMMER S., SWAN C. 2004. Monitoring of grizzly bear population trends and demography using DNA mark-recapture methods in the Owikeno Lake area of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 82. 1267-1277.
- BOULET M. 2004. Evolutionary and migration patterns in the yellow warbler (*Dendroica petechia*). Ph. D. Thesis, Department of Biology, McMaster University, Hamilton, Ontario.
- COSEWIC. 2002. COSEWIC assessment and update report on the woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in Canada, pp. xi + 1-98. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, Ottawa, Ontario.
- CÔTÉ S.D., DALLAS J.F., MARSHALL F., IRVINE R.J., LANGVATN R., ALBON S.D. 2002. Microsatellite DNA evidence for genetic drift and philopatry in Svalbard reindeer. *Molecular Ecology* 11. 1923-1930.

- COURTOIS R., BERNATCHEZ L., OUELLET J.-P., BRETON L., DUSSAULT C., BRETON L., MALTAIS J. 2003. Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint. *Conservation Genetics* 4. 393-404.
- COURTOIS R., OUELLET J.-P., GINGRAS A., DUSSAULT C., BRETON L., MALTAIS J. 2004. Historical changes and current distribution of caribou, *Rangifer tarandus*, in Québec. *Canadian Field-Naturalist* 117. 399-414.
- COUTURIER S., BRUNELLE J., VANDAL D., ST-MARTIN G. 1990. Changes in the population dynamics of the George River caribou herd, 1976-87. *Arctic* 43. 9-20.
- COUTURIER S., OTTO R., HUOT J., VAN GINHOVEN Q., PHILLIPS F. 1999. Progress report on the Lac Joseph caribou telemetry program 1998-1999. Unpublished report. Science Division Library. Goose Bay, Newfoundland and Labrador.
- COUTURIER S., OTTO R., HUOT J., VAN GINHOVEN Q., DOUCET G.J., CHUBBS T.E., LAMOTHE P., JEAN D. 2003. Is the metapopulation theory useful in caribou herds conservation? – A test with the Québec-Labrador caribou. Proceedings of the Ninth North American Caribou Workshop. *Rangifer* Special Issue 14. 329.
- COUTURIER S., JEAN D., OTTO R., RIVARD S. 2004. Demography of the migratory tundra caribou (*Rangifer tarandus*) of the Nord-du-Québec region and Labrador. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec ISBN : 2-550-43725-X. 66 p.
- CRÊTE M., COUTURIER S., HEARN B.J., CHUBBS T.E. 1996. Relative contribution of decrease productivity and survival to recent changes in the demographic trend of the Rivière George Caribou Herd. Proceedings of the Sixth North American Caribou Workshop. *Rangifer* Special Issue 9. 27-36.
- CRONIN M.A., PATTON J.C., BALMYSHEVA N., MacNEIL M.D. 2003. Genetic variation in caribou and reindeer (*Rangifer tarandus*). *Animal Genetics* 34. 33-41.
- CRONIN M.A., RENECKER L., PIERSON B.J., PATTON J.C., McKENDRICK J.D. 1995. Genetic variation in domestic reindeer and wild caribou in Alaska. *Animal Genetics* 26. 427-434.

- DUECK G.S. 1998. Genetic relations and phylogeography of woodland and barren-ground caribou. M. Sc. Thesis. Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta.
- DUPANLOUP I., SCHNEIDER S., EXCOFFIER L. 2002. A simulated approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11. 2571-2581.
- DYKE A.S., PREST V.K. 1987. Late Wisconsin and Holocene history of the Laurentide Ice Sheet. *Géographie Physique et Quaternaire* 41. 237-263.
- ELLEGREN H. 2000. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inferences. *Trends in Genetics* 16. 551-558.
- ELTON C.S. 1942. Voles, mice and lemmings: Problems in population dynamics. Oxford University Press, Oxford, UK.
- FLAGSTAD Ø., RØED K.H. 2003. Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 57. 658-670.
- FRASER D., BERTNATCHEZ L. 2004. An integrative examination of asymmetric migration, sex-biased dispersal and resulting population structure in lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). *Molecular Ecology* 13. 67-80.
- GOUDET J. 1995. FSTAT (version 1.2) : A computer program to calculate F- statistics. *Journal of Heredity* 86. 485-486.
- GRAVLUND P., MELDGAARD M., PÄÄBO S., ARCTANDER P. 1998. Polyphyletic origin of the small-bodied, high-Arctic subspecies of tundra reindeer (*Rangifer tarandus*). *Molecular Biology and Evolution* 10. 151-159.
- GUO S.W., THOMPSON E.A. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48. 361-372.
- HANSKI I., GAGGIOTTI O.E. 2004. Ecology, Genetics, and Evolution of metapopulations. Elsevier Academic Press, Burlington, New York.
- HANSKI I., SIMBERLOFF D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *In* : Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution (eds. Hanski I, Gilpin ME), pp. 5-26. Academic Press, San Diego, California.
- HARRINGTON F., VEITCH A.M. 1991. Short-term impacts of low-level jet fighter training on caribou in Labrador. *Arctic* 44. 318-327.

- HOBSON K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes : a review. *Oecologia* 120. 314-328.
- HOBSON K.A., WASSENAAR L.I. 2001. Isotopic delineation of North American migratory wildlife populations : loggerhead shrikes. *Ecological Applications* 11. 1545-1553.
- HOOGE P., EICHENLAUB B. 1996. ArcView animal movement extension, Alaska Biological Research Station, Alaska.
- IBARGÜEN S.B. 2004. Population connectivity : combining methods for estimating avian dispersal and migratory linkages. Ph. D. Thesis. Department of Evolution, Ecology, and Organismal Biology, Ohio State University, Columbus, Ohio.
- JEPSEN B.I., SIEFGISMUND H.R., FREDHOLM M. 2002. Population genetics of the native caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) and the semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in Southwestern Greenland : evidence of introgression. *Conservation Genetics* 3. 401-409.
- JOHNSON C.J., PARKER K.L., HEARD D.C., GILLIGHAM M.P. 2002. A multiscale behavioral approach to understand the movements of woodland caribou. *Ecological Applications* 12. 1840-1860.
- JUNG T.S., CHUBBS T.E., OTTO R., JONES C. 2000. Population status and distribution of woodland caribou of the Lac Joseph herd in western Labrador. Unpublished report. Science Division Library. Goose Bay, Newfoundland and Labrador, Canada.
- JUNG T.S., CHUBBS T.E., OTTO R., PHILLIPS F.R. 2001. Population status and distribution of woodland caribou of the Red Wine Mountains herd in central Labrador. Unpublished report. Institute for Environmental Monitoring and Research. Goose Bay, Newfoundland and Labrador, Canada.
- LE HÉNAFF D. 1976. Inventaire aérien des terrains de vèlage du caribou dans la région nord et au nord du territoire de la municipalité de la Baie James (mai-juin 1975). Service de la recherche biologique, Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec. 28 p.

- LOW A.P. 1896. Report on explorations in the Labrador Peninsula along the Eastmain, Koksoak, Hamilton, Manicouagan, and portions of others rivers, in 1892-95. *Geological Survey of Canada* 8. 1-387.
- McLOUGHIN P., PAETKAU D., DUDA M., BOUTIN S. 2004. Genetic diversity and relatedness of boreal caribou populations in western Canada. *Biological Conservation* 118. 593-598.
- MALLORY F.F., HILLIS T.L. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations : ecotypes, ecological constraints, releases, and population dynamics. Seventh North American Caribou Conference. *Rangifer* Special Issue 10. 49-60.
- MILLER F.L. 2003. Caribou. *In* : Wild Mammals of North America (eds. Feldhamer GA, Thompson BC, Chapman JA), pp. 965-997. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- MORITZ C., LAVERY S., SLADE R. 1995. Using allele frequency and phylogeny to define units for conservation management. *American Fisheries Society Symposium* 17. 249-262.
- NEI M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89. 583-590.
- OTTO R.D. 2002. Density distribution survey and population estimate Mealy Mountain caribou herd, 2002. Unpublished report. Science Division Library. Goose Bay, Newfoundland and Labrador.
- PAETKAU D., AMSTRUP S.C., BORN E.W., CALVERT W., DEROCHER A.E., GARNER G.W., MESSIER F., STIRLING I., TAYLOR M.K., WIIG Ø., STROBECK C. 1999. Genetic structure of the world's polar bear populations. *Molecular Ecology* 8. 1571-1584.
- PEARSE D.E., CRANDALL K.A. 2004. Beyond F_{ST} : Analysis of population genetic data for conservation. *Conservation Genetics* 5. 585-602.
- PIRY S., ALAPETITE A., CORNUET J.-M., PAETKAU D., BAUDOUIN L., ESTOUP A. 2004. GeneClass2 : A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95. 536-539.

- PROCTOR M.F., McLELLAN B.N., STROBECK C., BARCLAY R.M.R. 2004. Gender-specific dispersal distances of grizzly bears estimated by genetic analysis. *Canadian Journal of Zoology* 82. 1108-1118.
- RAYMOND M., ROUSSET F. 1995. GENEPOP Version 1.2 : Population genetics software for exact test and ecumenism. *Journal of Heredity* 86. 248-249.
- RETTIE W.J., MESSIER F. 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79. 1933-1940.
- RICE W.R. 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution* 43. 223-225.
- RØED K.H. 1998. Microsatellite variation in Scandinavian Cervidae using primers derived from bovidae. *Hereditas* 129. 19-25.
- RØED K.H., FERGUSON M.A.D., CRÊTE M., BERGERUD T.A. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer* 11. 65-74.
- RØED K.H., MIDTHJELL L. 1998. Microsatellite in reindeer, *Rangifer tarandus*, and their use in other cervids. *Molecular Ecology* 7. 1771-1788.
- RØED K.H., WHITTEN K.R. 1986. Transferrin variation and evolution of Alaskan reindeer and caribou, *Rangifer tarandus*, L. *Rangifer* 1. 247-251.
- SCHAEFER J.A., BERGMAN C.M., LUTTICH S.N. 2000. Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15. 731-739.
- SCHAEFER J.A., LUTTICH S.N. 1998. Movements and activity of caribou, *Rangifer tarandus caribou*, of the Torngat Mountains, northern Labrador and Québec. *Canadian Field-Naturalist* 112. 486-490.
- SCHAEFER J.A., VEITCH A.M., BROWN W.K., HARRINGTON F.B., THEBERGE J.B., LUTTICH S.N. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *Journal of Wildlife Management* 63. 580-587.
- SCHMELZER I., BRAZIL J., CHUBBS T., FRENCH S., HEARN B., JEFFERY R., LeDREW L., MARTIN H., McNEILL A., NUNA R., OTTO R., PHILLIPS F., MITCHELL G., PITTMAN G., SIMON N., YETMAN G. 2004. Recovery strategy for three woodland caribou herds (*Rangifer tarandus caribou*; Boreal population) in Labrador. Dept. of Environment and Conservation, Gov. of Newfoundland and Labrador, Corner Brook. Newfoundland and Labrador, 51 p.

- SCHNEIDER S., ROESSLI D., EXCOFFIER L. 2000. Arlequin Version 2.000; a Software for Population Genetic Data Analysis Genetics and biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva.
- SKOOG R.O. 1968. Ecology of the caribou (*Rangifer tarandus granti*) in Alaska. Ph. D. Thesis. Department of Zoology, California University, Berkeley, California.
- ST-MARTIN G. 1987. The ecology of the East-Central Québec and western Labrador caribou population as its relates to a proposed road development. M. A. Thesis, Department of Regional Planning and Resource Management, University of Waterloo, Waterloo, Ontario.
- TAYLOR M.K., AKEEAGOK S., ANDRIASHEK D., BARBOUR W., BORN E.W., CALVERT W., CLUFF H.D., FERGUSON S., LAAKE J., ROSING-ASVID A., STIRLING I., MESSIER F. 2001. Delineating Canadian and Greenland polar bear (*Ursus maritimus*) populations by cluster analysis of movements. *Canadian Journal of Zoology* 79. 690-709.
- WEBSTER M.S., MARRA P.P., HAIG S.M., BENSCH S., HOLMES R.T. 2002. Links between worlds : unravelling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17. 76-83.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984. Estimating F statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38. 1358-1370.
- WILSON G.A., RANNALA B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 150. 499-510.
- WILSON G.A., STROBECK C., WU L., COFFIN J.W. 1997. Characterization of microsatellite loci in caribou *Rangifer tarandus*, and their use in other artiodactyls. *Molecular Ecology* 6. 697-699.
- WITTEVEEN B.H., STRALEY J.M., VON ZIEGESAR O., STEEL D., BAKER C.S. 2004. Abundance and mtDNA differentiation of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Shumagin Islands, Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 82. 1352-1359.
- ZITTLAU K.A. 2004. Population genetic analyses of North American Caribou (*Rangifer tarandus*). Ph. D. Thesis, Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta.