

CHAPITRE I

EFFETS DE L'INSULARITE ET
DES REGIMES DES FEUX
SUR LA VARIABILITE ET LA STRUCTURE GENETIQUES
DE POPULATIONS DE PIN GRIS
(*Pinus banksiana* Lamb.)¹

¹ Le manuscrit anglais synthétisé à partir de ce chapitre est en processus de révision au *Canadian Journal of Forest Research*: Gauthier, S., J.-P. Simon et Y. Bergeron. Genetic structure and variability in jack pine populations: Effects of insularity.

1. INTRODUCTION

L'une des questions majeures actuellement en génécologie concerne la distribution de la variabilité génétique à l'intérieur ainsi qu'entre les populations d'une espèce. Les études tentent de déterminer comment la variabilité est répartie et structurée au sein des populations et entre les populations (Knowles 1984). Plusieurs études ont révélé que les populations de conifères ont un polymorphisme alloenzymatique élevé comparativement à d'autres groupes d'espèces végétales (Hamrick et al. 1979, 1981; Mitton 1983; Hamrick et Godt 1989). Le potentiel pour la dispersion du pollen par le vent sur de longues distances et le manque de discontinuité dans les grandes populations chez les conifères, sont souvent invoqués pour expliquer le faible degré de différenciation entre les sous-populations (Hamrick et al. 1979, 1981; Mitton 1983; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). Les résultats de plusieurs études indiquent toutefois que, chez les plantes, de grandes populations sont structurées en sous-populations et ce, à différents degrés (Jain et Bradshaw 1966; Schaal et Smith 1980; Linhart et al. 1981; Knowles 1984; Plessas et Strauss 1986). Cette sous-structuration peut résulter d'un flux génique restreint si un certain degré d'isolation existe, de différences dans les pressions sélectives, engendrées par l'hétérogénéité de l'environnement, ou encore d'événements purement aléatoires telle la dérive génétique. Au sein même des populations, une mosaïque dans la distribution des génotypes peut être observée (Linhart et al. 1981; Knowles 1984; Perry et Knowles 1991; Xie et Knowles 1991). Ce type de sous-structure peut être imposé par les différences de pressions sélectives dues aux variations de conditions dans les microsites. De plus, les individus peuvent avoir tendance à se croiser avec les quelques arbres de leur voisinage, formant alors de petites unités de croisement, et à disperser la majorité de leurs graines dans une zone relativement restreinte ce qui peut résulter en une sous-structure familiale en semi-fratrie (Bradshaw 1972; Levin et Kerster 1974; Endler 1977; Linhart et al. 1981).

Dans la présente étude, la structure et la variabilité génétiques de populations de pin gris (*Pinus banksiana*) sont analysées à l'aide de marqueurs isoenzymatiques. Le pin gris est une espèce sérotineuse de la forêt boréale qui a une vaste aire de répartition sur le continent nord-américain. Récemment, quelques études portant sur la structure génétique des populations de l'espèce ont montré que seulement 2-6% de la variabilité observée avec ce type de marqueurs était attribuable à des différences entre les populations (Dancik et Yeh 1983; Danzmann et Buchert 1983; Knowles 1985; Ross et Hawkins 1986; Misenti et DeHayes 1988). De plus, Govindaraju (1988) a calculé que chez cette espèce, le flux génique était élevé ($Nm = 4,3$).

A priori, on s'attend à ce que des populations insulaires montrent un degré de différenciation entre populations plus élevé et moins de variabilité génétique intra-population que des populations terrestres tel que suggéré par le modèle insulaire de Wright (1932). Les prédictions de ce modèle, lorsque testées pour des îles océaniques se sont avérées exactes (Inoue et Kawahara 1990; Husband et Barrett 1991). Un flux génique restreint, inférieur à 1 migrant par génération ($Nm < 1$; Slatkin 1985) entre des populations isolées, en augmentant les possibilités de croisements apparentés, tout en intensifiant les effets stochastiques de la dérive génétique, par les effets fondateurs ou le faible effectif des populations sur plusieurs générations, peut conduire à une réduction de la variabilité intra-population et à leur différenciation. Ces effets sont particulièrement susceptibles d'être marqués lorsque les populations sont suffisamment éloignées pour engendrer une isolation reproductrice comme dans le cas d'îles océaniques. A une échelle régionale, toutefois, le flux génique est probablement suffisant pour empêcher la fixation allélique due à la dérive génétique. Cependant, comme Wright (1978a) le mentionne, même avec un flux génique de $Nm > 1$, ce qui apparaît être le cas pour la majorité des conifères (Govindaraju 1988), des variations dans les fréquences alléliques d'un endroit à un autre, due à la dérive, peuvent subsister bien que cet effet stochastique ne conduise pas à la quasi fixation des allèles.

A une échelle régionale, les îles du lac Duparquet offrent non seulement la possibilité d'étudier l'effet de l'insularité sur la variabilité et la structure génétiques de populations de pins gris, mais également celui de deux régimes des feux distincts. Ces îles sont affectées d'un régime des feux complexe avec une grande occurrence de feux dont l'intensité varie tandis que les populations terrestres adjacentes sont affectées d'un régime typique de la forêt boréale (Bergeron 1991). Les pressions sélectives différentes et la structure démographique des populations engendrées par les régimes des feux différents peuvent affecter la variabilité et la structure génétiques des populations (Keeley 1981; Mitton 1983; Jelinski et Hutchison 1988). Les possibilités d'échange génique entre les populations pourraient être plus grandes dans l'unité de paysage terrestre que sur les îles puisque, suite à un feu létal, les populations de pins gris sont relativement contiguës, constituant alors une grande population de plusieurs centaines d'hectares. Cependant, dans l'unité de paysage insulaire où les populations sont, à l'échelle régionale, plus isolées, l'échange génique pourrait être plus faible. De plus, le nombre d'individus reproducteurs est parfois faible sur les îles, soit moins d'une quarantaine d'individus. Finalement, la taille effective des populations insulaires pourrait être réduite comparativement à celle des populations terrestres. En effet, le régime des feux particulier du lac engendre une structure d'âge des populations où les générations ne sont pas discrètes (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Le fait que des générations successives se côtoient sur le même site, peut réduire la taille effective des populations puisque la descendance a la possibilité de se croiser avec la génération parentale (Futuyma 1986). Tous ces facteurs pourraient tendre à augmenter la différenciation entre les populations insulaires comparativement à celles de la terre ferme adjacente.

Nous avons donc choisi de déterminer la structure génétique de quatre populations de pins gris, deux dans chacune des unités de paysage à l'aide de marqueurs isoenzymatiques. L'utilisation efficace et adéquate de la méthode électrophorétique requiert

d'abord des connaissances sur l'héritabilité du polymorphisme protéique détecté par électrophorèse. Certains travaux ont déjà établi les rapports de ségrégation et l'héritabilité de différents systèmes enzymatiques chez le pin gris (Tobolski 1979; Cheliak et al. 1984). Cependant, puisque la technique électrophorétique utilisée diffère de celles employées par les autres chercheurs, un objectif de ce chapitre est de déterminer si le rapport de ségrégation allélique chez les hétérozygotes est conforme au rapport attendu de 1:1 (ségrégation mendélienne) pour un locus d'un tissu haploïde. L'objectif principal est d'analyser l'organisation de la variabilité génétique à l'intérieur et entre les populations de même qu'entre les unités de paysage. Nous tenterons de déterminer si le morcellement plus important du paysage de l'unité insulaire engendre une plus grande différenciation entre les populations que celle observée entre des populations terrestres, sous l'effet de facteurs stochastiques ou sélectifs.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Echantillonnage

Quatre populations, deux par unité de paysage, toutes situées sur des sites xériques, ont été sélectionnées dans le but d'analyser leur structure génétique (figure 1; populations 2, 6, 11 et 19). Ces populations ont été choisies pour leur accessibilité et de manière à obtenir des populations d'âge comparable dans chacune des unités de paysage. Des cônes fermés ont été récoltés sur environ 25-30 individus au sein de chaque population pour les analyses électrophorétiques. Chaque individu a été identifié et l'âge, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la hauteur ont été mesurés. L'histoire des feux de chacune des populations a été reconstituée (Archambault 1990; Gagnon 1990; Bergeron 1991; Dansereau 1991). Les deux populations insulaires ont subi plus de deux feux d'intensité variable et sont composées d'un faible nombre d'individus comparativement à celles de la terre ferme (tableau I). De plus, la proportion d'individus porteurs de cônes est plus faible dans les populations insulaires. L'île abritant la population 6 occupe une surface d'environ 8600 m² alors que celle de la population 19 en occupe une de 2800 m². Les deux populations terrestres sont situées à une dizaine de kilomètres à l'ouest du lac Duparquet (figure 1). La population 2 fait partie de la grande population de pin gris issue du feu de 1923 qui couvre plusieurs centaines d'hectares. La population 11 est une population résiduelle du grand feu intense de 1760 (tableau I).

2.2. Analyses électrophorétiques

Les cônes ont été soumis à une température de 70° C pendant deux heures afin d'en récolter les graines. Ces dernières ont été mises à germer dans de l'eau déionisée, à l'obscurité pendant 24 heures, afin de faciliter la séparation de l'embryon du mégagamétophyte (portion haploïde de la graine). Ce dernier, détaché de l'embryon, était broyé dans la solution d'extraction de Feret (1971) à laquelle 10 µl de NADP était ajouté (2 mg/ml). Onze systèmes enzymatiques ont été analysés sur des plaques de cellulose d'acétate

Figure 1. Carte de localisation du territoire et des quatre populations de pin gris étudiées.

Légende: ● populations analysées dans ce chapitre.

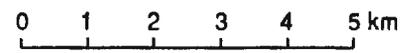
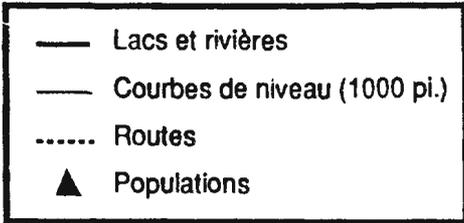
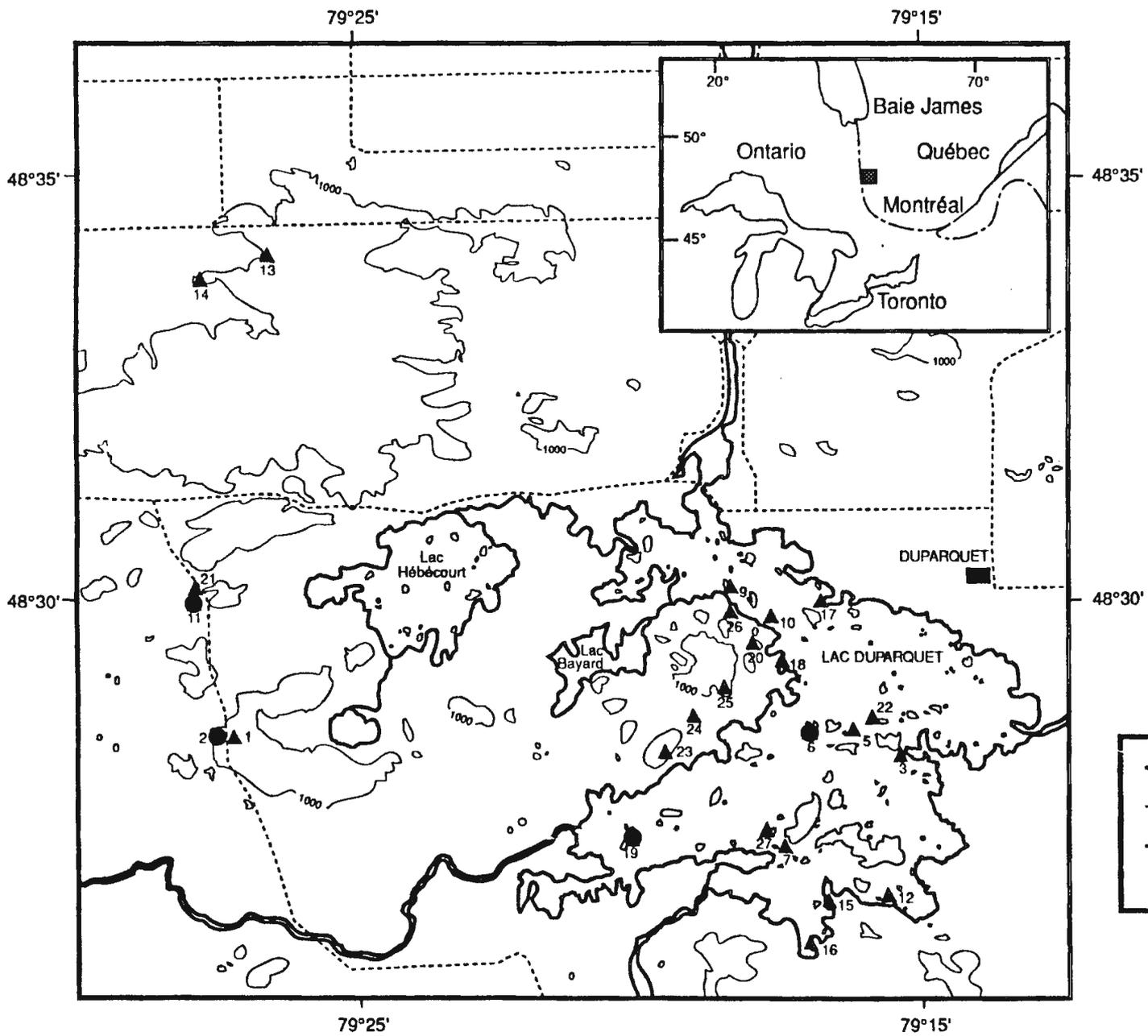


Tableau I. Caractéristiques des quatre populations de pin gris étudiées.

| Station | Nombre d'arbres analysés | Taille de la pop. | Proportion d'individus porteurs de cônes | Age moyen (min. - max.) | Densité de végétation/ha | Années de feu ¹ |
|-------------------|--------------------------|-------------------|--|-------------------------|--------------------------|---|
| Terrestres | | | | | | |
| 2 | 30 | >200 | 0,77 | 58 (39-62) | 1067 | F 1923 |
| 11 | 26 | >100 | 0,72 | 126 (10-223) | 547 | F 1760 |
| Insulaires | | | | | | |
| 19 | 26 | 47 | 0,70 | 62 (39-86) | 1470 | f 1795, f 1825, f 1862, F 1905, f 1930, f 1949 |
| 6 | 30 | ~100 | 0,65 | 95 (18-216) | 868 | f 1847, F 1875 |

¹ F: feu létal; f: feu non létal.

en utilisant les recettes de colorants et de tampons décrites par Hebert et Beaton (1989): aconitase (ACO, E.C. 4.2.1.3), aldéhyde kinase (AK, E.C. 2.7.4.3), glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6P, E.C. 1.1.1.49), glutamo-oxaloacétate transférase (GOT, E.C. 2.6.1.2), glycérol-3-phosphate déshydrogénase (GDH, E.C. 1.1.99.5), isocitrate déshydrogénase (IDH, E.C. 1.1.1.42), malate déshydrogénase (MDH, E.C. 1.1.1.37), enzyme malique (ME, E.C. 1.1.1.40), phosphoglucomutase (PGM, E.C. 2.7.5.1), phosphogluucose isomérase (PGI, E.C. 5.3.1.9), et 6-phosphogluconate déshydrogénase (6PG, E.C. 1.1.1.44). Pendant la migration des protéines, les plaques étaient soumises à un courant de 200 V et 2 mA pendant 15 à 30 minutes selon le système enzymatique. Les onze systèmes utilisés nous ont permis d'observer 22 bandes associées à des loci. Pour définir le génotype de chaque individu, nous avons utilisé 8 mégagamétophytes, à raison de 4 par plaques. La probabilité de manquer un allèle pour un hétérozygote est de $0,5^{n-1}$, où n est le nombre de mégagamétophytes utilisé ($p = 0,0078$). Les divers loci d'un système enzymatique sont numérotés en ordre croissant à partir de celui qui a la migration la plus anodale. Les allèles *a* sont les allèles les plus fréquents. Les allèles *b* ont une migration plus rapide vers l'anode et les allèles *c* sont encore plus rapides. Les allèles *d* ont une migration plus lente que l'allèle *a* et finalement les allèles *e* sont des allèles nuls.

2.3. Analyses statistiques

2.3.1. Ségrégation

Dans un premier temps, il s'avère important de vérifier si la ségrégation allélique des loci est mendélienne. La ségrégation alloenzymatique devrait respecter le rapport de 1:1 chez les hétérozygotes, pour des tissus haploïdes. Des tests de khi-carré de Wilks (G^2) ont été utilisés pour tester l'homogénéité des rapports de ségrégation entre les individus (G^2h), de même que pour tester la persistance d'un rapport mendélien après le regroupement des individus de même génotype (G^2g ; Sokal et Rohlf 1981). Pour la plupart des loci étudiés, nous avons testé les rapports de

ségrégation avec les individus qui avaient été analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, d'une part, et avec tous les individus, d'autre part.

2.3.2. Variabilité et structure génétiques

La détermination des génotypes aux 22 loci observés a permis le calcul de cinq paramètres de variabilité génétique: le nombre moyen d'allèles par locus (A), le nombre effectif moyen d'allèles par locus (AE), le pourcentage de loci polymorphes (P) ainsi que les taux moyens d'hétérozygotie observée (H_o) et espérée (H_e). Des tests de khi-carré de Wilks (G^2), de Mann-Withney (M-W), de Kruskal-Wallis (K-W) ont été calculés pour la comparaison de ces paramètres entre les populations. Les fréquences alléliques des populations ont été comparées avec des tests de khi-carré (Workman et Niswander 1970). La proportion d'hétérozygotes observée par population, mesurée directement sur les individus, a été comparée à celle espérée selon l'équilibre de Hardy-Weinberg en utilisant l'équation corrigée pour les petits échantillons (Levene 1949) avec un test de khi-carré. Pour ces tests, lorsqu'un locus possédait 3 allèles ou plus, les génotypes ont été regroupés en 3 classes: 1) les homozygotes pour l'allèle le plus fréquent, 2) les hétérozygotes ayant l'allèle le plus fréquent, et 3) finalement tous les autres individus.

Les statistiques de F (*F-statistics*; Wright 1965, 1978b; Nei 1977) touchant l'analyse de la structure génétique, ont été calculées de la façon suivante:

1) L'indice de fixation des sous-populations

$$F_{is} = 1 - (h_{obs}/h_{esp})$$

où h_{obs} = taux d'hétérozygotie observée dans la sous-population pour le locus considéré

et

h_{esp} = taux d'hétérozygotie espérée dans la sous-population pour ce même locus.

La même équation est utilisée pour calculer le F_{is} moyen à plusieurs loci en utilisant cependant les taux moyens d'hétérozygotie observée et espérée. Ces statistiques quantifient les écarts entre l'hétérozygotie observée et celle attendue selon l'équilibre de Hardy-Weinberg, écarts qui découlent du type d'organisation reproductive au sein de la sous-population (Nei 1977). Une valeur positive indique un excès d'homozygotes, une valeur négative, un excès d'hétérozygotes.

$$2) F_{st} = \sigma_p^2 / pq$$

où σ_p^2 est la variance de la fréquence de l'allèle dans les sous-populations

et p et q sont les moyennes arithmétiques des fréquences alléliques dans les sous-populations.

Ce calcul ne s'applique cependant qu'au cas où il n'y a que 2 allèles par locus. Nei (1977) a montré que la valeur de F_{st} peut être estimée à partir des taux d'hétérozygotie, pour les loci multi-alléliques:

$$F_{st} = (h_{e(t)} - h_{e(s)}) / h_{e(t)}$$

où $h_{e(t)}$ = l'hétérozygotie espérée dans la population totale à un locus

et

$h_{e(s)}$ = la moyenne de l'hétérozygotie espérée des sous-populations à ce locus.

La même formule s'applique pour calculer le F_{st} moyen en utilisant les taux moyens d'hétérozygotie de tous les loci. La valeur de F_{st} représente la fraction d'écart au régime panmictique qui est due à la subdivision de la population totale en sous-populations. Il représente donc un indice du degré de différenciation entre les sous-populations.

3) L'indice de fixation de la population totale

$$F_{it} = 1 - (h_{obs(t)} / h_{esp(t)})$$

où $h_{\text{obs}}(t)$ = taux d'hétérozygotie observée de la population totale pour le locus considéré

et

$h_{\text{esp}}(t)$ = taux d'hétérozygotie espérée de la population totale pour ce locus.

Le F_{it} moyen se calcule de la même manière mais en utilisant les taux moyens d'hétérozygotie. Ce paramètre mesure l'écart observé à la panmixie qui est dû aussi bien à la structuration en sous-populations qu'au manque de panmixie à l'intérieur même de chaque sous-population.

La relation suivante lie ces trois statistiques:

$$4) (1 - F_{\text{it}}) = (1 - F_{\text{is}}) (1 - F_{\text{st}}).$$

Lorsque l'on calcule ces statistiques, il faut définir quelles unités spatiales constituent la population et les sous-populations. Nous avons considéré les trois modèles suivants: 1) la population globale est constituée des quatre sous-populations, 2) chacune des unités de paysage constitue la population globale, avec ses deux sous-populations et 3) les deux populations de chaque unité de paysage sont réunies pour constituer une seule sous-population. L'indice de distance génétique de Nei (1978), corrigé pour les échantillons de petite taille, a été calculé pour chacune des paires de populations. Ces distances furent comparées aux distances géographiques réelles entre les populations à l'aide d'un test de Mantel par permutation sur le logiciel R (disponible au laboratoire de P. Legendre, Université de Montréal). Les statistiques génétiques ont été calculées avec le logiciel BIOSYS-I (Swofford et Selander 1981) tandis que les statistiques de rang l'ont été avec SPSS (Nie et al. 1975).

3. RESULTATS

3.1. Ségrégation

Aconitase (ACO)

Deux loci ont été observés pour l'aconitase. Les études effectuées sur le pin gris et sur d'autres conifères n'en rapportent toutefois qu'un seul (Guries et Ledig 1978; Dancik et Yeh 1983; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986; Plessas et Strauss 1986; Hawley et al. 1988). Ces deux loci possèdent chacun trois allèles, mais aucun individu ayant le phénotype *bd* n'a été rencontré. Les rapports de ségrégation des allèles ne diffèrent pas du rapport 1:1, pour les deux types d'hétérozygotes aux 2 loci (tableau II).

Aldéhyde kinase (AK)

Trois loci ont été décelés pour ce système enzymatique. A notre connaissance, aucune étude isoenzymatique n'a utilisé ce système pour des conifères. Un des loci, qui avait une migration vers la cathode, s'est révélé inconstant et difficile à analyser. Par conséquent, seulement deux loci seront considérés pour ce système. Un seul alloenzyme fut détecté au locus *Ak1* tandis que trois formes ont été observées au locus *Ak2*. Les rapports observés ne diffèrent pas du rapport 1:1 (tableau II).

Glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6P).

Deux loci polymorphes différents ont été trouvés pour cet enzyme. Cheliak et al. (1985) mentionnent deux loci pour ce système, bien que le deuxième n'apparaisse qu'après quelques jours de germination des graines. Deux alloenzymes ont été observés au locus *G6p1* et les rapports de ségrégation sont significativement différents de 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II). Dans les deux cas, un excès significatif de l'allèle *a* est observé. Cependant, si l'on teste le rapport de ségrégation avec les individus analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, le rapport 1:1 est respecté pour les hétérozygotes *ab* tandis qu'on observe un excès

Tableau II. Rapports de ségrégation des alloenzymes observés pour tous les pins gris hétérozygotes groupés, et pour ceux analysés avec 10 mégagamétophytes et plus.

| Locus ¹ | Nbre d'arbres | Complet | | | | 10 mégagamétophytes ou plus | | | | |
|--------------------|---------------|---------|-----|-----------------------|----------------|-----------------------------|---------|-----|-----------------------|----------------|
| | | Allèles | | Groupés Hétérogénéité | | Nbre d'arbres | Allèles | | Groupés Hétérogénéité | |
| | | 1 | 2 | G ² | G ² | | | 1 | 2 | G ² |
| <i>Aco1a-b</i> | 25 | 119 | 104 | 1,01 | 27,80 | 2 | 23 | 17 | 0,90 | 2,02 |
| <i>Aco1a-d</i> | 35 | 161 | 137 | 1,93 | 30,83 | 5 | 37 | 29 | 0,97 | 4,46 |
| <i>Aco2a-b</i> | 9 | 42 | 28 | 2,80 | 1,62 | | | | | |
| <i>Aco2a-d</i> | 5 | 22 | 22 | 0,00 | 3,33 | | | | | |
| <i>Ak2a-b</i> | 48 | 267 | 226 | 3,41 | 44,68 | 12 | 109 | 96 | 0,82 | 10,27 |
| <i>Ak2a-d</i> | 10 | 52 | 60 | 0,57 | 15,09 | 6 | 38 | 46 | 0,76 | 7,41 |
| <i>G6p1a-b</i> | 42 | 254 | 193 | 8,32** | 29,25 | 17 | 138 | 109 | 3,41 | 12,17 |
| <i>G6p1a-d</i> | 21 | 160 | 92 | 18,35*** | 13,90 | 13 | 122 | 66 | 16,68*** | 11,57 |
| <i>G6p2a-b</i> | 34 | 213 | 154 | 9,49** | 20,07 | 14 | 128 | 80 | 11,08*** | 6,84 |
| <i>G6p2a-d</i> | 14 | 68 | 53 | 1,86 | 9,13 | 2 | 15 | 12 | 0,33 | 0,49 |
| <i>Got1a-b</i> | 2 | 12 | 10 | 0,18 | 0,32 | | | | | |
| <i>Got3a-b</i> | 24 | 136 | 110 | 2,75 | 22,50 | 8 | 70 | 52 | 2,66 | 9,75 |
| <i>Got3a-d</i> | 32 | 177 | 142 | 3,84 | 16,86 | 7 | 65 | 55 | 0,83 | 5,73 |
| <i>Idh1a-b</i> | 40 | 233 | 166 | 11,25*** | 36,86 | 11 | 90 | 78 | 0,86 | 12,11 |
| <i>Mdh2a-b</i> | 43 | 223 | 187 | 3,16 | 22,94 | 10 | 77 | 70 | 0,33 | 8,98 |
| <i>Me1a-b</i> | 8 | 47 | 33 | 2,45 | 7,80 | 2 | 21 | 11 | 3,13 | 0,13 |
| <i>Me2a-b</i> | 11 | 59 | 43 | 2,51 | 5,12 | 4 | 28 | 19 | 1,72 | 0,76 |
| <i>Me2a-d</i> | 37 | 163 | 140 | 1,75 | 44,44 | 5 | 44 | 31 | 2,25 | 4,26 |
| <i>Pgm1a-b</i> | 1 | 4 | 8 | 1,33 | — | | | | | |
| <i>Pgm1a-d</i> | 1 | 4 | 4 | 0,00 | — | | | | | |
| <i>Pgm2a-b</i> | 12 | 55 | 44 | 1,22 | 9,42 | | | | | |
| <i>Pgm2a-d</i> | 22 | 96 | 81 | 1,27 | 19,66 | 2 | 11 | 11 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Pgi1a-b</i> | 12 | 57 | 42 | 2,27 | 1,37 | | | | | |
| <i>Pgi1a-d</i> | 2 | 10 | 5 | 1,67 | 0,12 | | | | | |
| <i>Pgi2a-b</i> | 9 | 43 | 32 | 1,61 | 4,65 | | | | | |
| <i>Pgi2a-d</i> | 14 | 62 | 50 | 1,29 | 9,05 | | | | | |
| <i>Pgi2a-e</i> | 9 | 43 | 36 | 0,62 | 23,52** | | | | | |
| <i>Pgi3a-b</i> | 35 | 207 | 167 | 4,28* | 15,39 | 14 | 115 | 97 | 1,53 | 9,14 |
| <i>Pgi3a-d</i> | 56 | 294 | 262 | 1,84 | 40,17 | 14 | 122 | 104 | 1,43 | 8,08 |
| <i>6Pg1a-b</i> | 26 | 139 | 101 | 6,02* | 0,48 | 3 | 36 | 27 | 1,29 | 1,38 |
| <i>6Pg1a-d</i> | 2 | 11 | 5 | 2,25 | 0,25 | | | | | |
| <i>6Pg2a-b</i> | 12 | 59 | 40 | 3,65 | 13,97 | 12 | 59 | 40 | 3,65 | 13,97 |
| <i>6Pg2a-d</i> | 29 | 141 | 123 | 1,23 | 16,89 | 18 | 46 | 50 | 0,17 | 18,06 |
| <i>6Pg2a-e</i> | 54 | 247 | 237 | 0,21 | 63,54 | 8 | 53 | 63 | 0,86 | 6,89 |
| <i>6Pg2d-e</i> | 2 | 11 | 12 | 0,04 | 3,62 | | | | | |

¹. *: 0,05 ≥ p > 0,01 ; ** 0,01 ≥ p > 0,001; *** p ≤ 0,001.

de l'allèle a chez les hétérozygotes *ad* (tableau II). Le locus *G6p2* possède 3 alloenzymes. On observe un excès significatif de l'allèle a chez les hétérozygotes *ab* et *ce*, autant pour tous les individus que pour ceux analysés sur plus de 10 mégagamétophytes. Pour les génotypes hétérozygotes *ad*, la ségrégation ne diffère pas du rapport mendélien (tableau II).

Glucose-oxaloacétate transférase (GOT)

Trois loci ont été trouvés pour la GOT dont un avait une migration cathodale. Ross et Hawkins (1986) de même que Dancik et Yeh (1983) ne rapportent que 2 loci. Tobolski (1979) mentionne que le locus le moins anodal avait une triple bande, avec une bande qui migrerait vers la cathode. A l'occasion, une bande cathodale, intermédiaire à la *Got3* et la *Got2*, montrant les mêmes variations que la *Got3*, a été observée. Govindaraju et Dancik (1986; 1987) rapportent 3 loci chez le pin gris et Eckert et al. (1981) ainsi que El-Kassaby et al. (1987) en ont également rencontré trois chez d'autres conifères. Deux individus seulement étaient hétérozygotes au locus *Got1* et le rapport de ségrégation allélique est de 1:1 (tableau II). Le locus *Got2* s'est révélé monomorphe. Le locus cathodal (*Got3*) montre 3 alloenzymes. Les rapports de ségrégation ne diffèrent pas de 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II).

Glycérol-3-Phosphate déshydrogénase (GDH)

Un locus invariable a été observé pour la GDH.

Isocitrate déshydrogénase (IDH)

Le locus observé pour cet enzyme montre deux formes alloenzymatiques. Chez plusieurs conifères, dont le pin gris, on rapporte que l'enzyme possède un locus (Eckert et al. 1981; Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; El-Kassaby et al. 1987; Hawley et al. 1988). Un rapport de ségrégation mendélien a été observé chez les hétérozygotes analysés pour plus de 10 mégagamétophytes tandis que

pour tous les individus regroupés, on observe un excès significatif de l'allèle a (tableau II).

Malate déshydrogénase (MDH)

Quatre bandes associées à des loci ont été rencontrées, tel qu'observé par Dancik et Yeh (1983) pour ce système. Chez les conifères, on considère que le système comporte 3 ou 4 loci (Perry et Knowles 1989). Le chevauchement des loci *Mdh3* et *Mdh4* ayant rendu leur interprétation incertaine, ils ont été exclus de l'analyse. Le locus *MDH1* était monomorphe. Le locus *Mdh2* possédait 3 alloenzymes et le rapport de ségrégation entre les allèles ne diffère pas du rapport 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes rencontrés (tableau II).

Enzyme malique (ME)

Deux loci ont été observés pour l'enzyme malique tandis que l'on n'en rapporte qu'un seul dans quelques autres études effectuées chez le pin gris (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988). Perry et Knowles (1989) mentionnent toutefois que le système est sous contrôle d'un ou 2 loci chez les conifères. Deux formes alloenzymatiques ont été rencontrées au locus *Me1*. Les rapports de ségrégation sont mendéliens (tableau II). Nous avons observé 3 alloenzymes différents au locus *Me2* et les rapports de ségrégation ne diffèrent pas de 1:1 (tableau II).

Phosphoglucomutase (PGM)

La PGM montrait 2 loci, contrairement aux résultats de Hawley et al. (1988), Dancik et Yeh (1983) ainsi que de Ross et Hawkins (1986) qui n'en ont observé qu'un. Toutefois, El-Kassaby et al. (1987), Guries et Ledig (1978) ainsi qu'Eckert et al. (1981) ont observé deux loci chez d'autres conifères. La ségrégation s'effectue de façon mendélienne pour les deux types d'hétérozygotes rencontrés pour le locus *Pgm1* (tableau II). Le locus *Pgm2* a montré 3 alloenzymes. Il n'y a pas de différence entre les rapports observés et les

rapports mendéliens et ce, pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II).

Phosphoglucose isomérase (PGI)

Trois loci polymorphes ont été trouvés pour cet enzyme. Plusieurs études effectuées sur le pin gris de même que chez d'autres espèces de pins ne rapportent que 2 loci (Guries et Ledig 1978; Eckert et al. 1981; Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988). Trois alloenzymes ont été observés pour les loci *Pgi1* et *Pgi3* tandis qu'on trouve 4 formes pour la *Pgi2*, dont un allèle nul. Les rapports alléliques observés pour la *Pgi1* suivent les lois de Mendel (tableau II). On observe une hétérogénéité significative dans les rapports de ségrégation entre les individus de génotype *ae* au locus *Pgi2*; certains individus ont un excès d'allèles *a* et un arbre affiche un excès de l'allèle *e*. Les rapports de ségrégation pour les génotypes *ab* ou *ad* à ce locus sont mendéliens. Le locus *Pgi3* montre des rapports mendéliens pour les hétérozygotes *ad* (tableau II). Chez les hétérozygotes *ab*, on observe un léger excès de l'allèle *a* lorsque l'on regroupe tous les individus. Cependant, lorsque seuls les individus analysés pour plus de 10 mégagamétophytes sont considérés, le rapport de ségrégation est conforme au rapport de 1:1.

6-Phosphogluconate déshydrogénase (6PG)

Deux loci ont été rencontrés pour cet enzyme. De façon générale, c'est ce qu'on observe autant chez le pin gris que chez d'autres conifères (Dancik et Yeh 1983; Cheliak et Pitel 1984; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988; Perry et Knowles 1989). Trois alloenzymes ont été observés au locus *6Pg1*. Le rapport de ségrégation entre l'allèle *a* et l'allèle *b* est légèrement différent du rapport mendélien (tableau II). Par contre, lorsque seuls les individus analysés pour plus de 10 mégagamétophytes sont groupés, l'excès de l'allèle *a* n'est pas significatif. La ségrégation entre les allèles *a* et *d* est mendélienne (tableau II). Le locus *6Pg2* est, avec la *Pgi2*, celui qui montre le plus de formes différentes avec

4 alloenzymes dont un nul. Quatre génotypes hétérozygotes ont été rencontrés et tous les rapports de ségrégation sont mendéliens (tableau II).

3.2. Structure d'âge

Les structures d'âge des quatre populations sont présentées à la figure 2. La population 2 a une structure équienne, montrant que seulement un faible nombre d'individus ont réussi à s'établir en absence de feu. La majorité des individus de la population 11 se sont également établis dans les quelques années suivant le feu de 1760. Toutefois, cette population affiche davantage de régénération en absence de feu que la population 2. Dans les deux populations terrestres, aucun individu n'a survécu aux épisodes de feux, contrairement à certains arbres des populations insulaires (figure 2; tableau I). Les deux populations insulaires ont des structures d'âge inéquiennes montrant que la régénération entre des feux y est plus efficace que sur la terre ferme (figure 2).

3.3. Fréquences alléliques et variabilité des populations

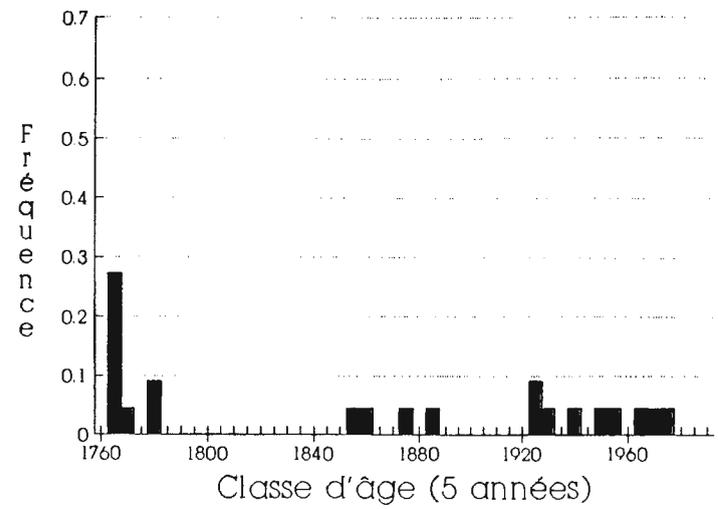
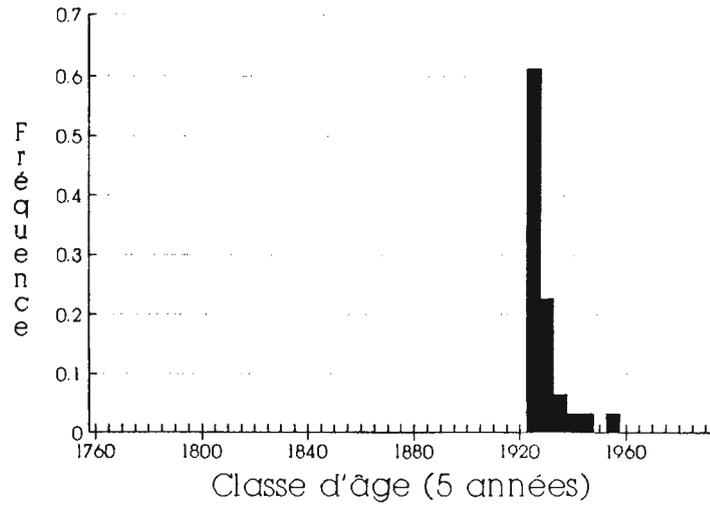
Les loci *Ak1*, *Got2*, *Gdh1* et *Mdh1* se sont avérés monomorphes (tableau III). Puisque les allèles les plus communs de la *Got1* et de la *Pgm1* possèdent une fréquence supérieure à 0,95 dans chacune des populations, ces loci sont également considérés monomorphes afin de faciliter la comparaison avec d'autres études sur le pin gris. Les loci polymorphes montrent généralement des fréquences alléliques très inéquitables, un des allèles affichant une fréquence élevée (fréquence > 0,700). La population 2 a un allèle en moins aux loci *Aco2* et *Ak2* tandis qu'elle est la seule à avoir l'allèle *d* au locus *Pgm1* (tableau III). La population 11 a un allèle en moins au locus *Me1* et au locus *6Pg2*. La population 6 possède des allèles qui lui sont uniques aux loci *Mdh2*, *Pgm1*, *Pgi2* tandis que le locus *6Pg1* a un allèle en moins. Finalement, la population 19 possède des allèles qui lui sont uniques aux loci *Pgi1* et *6Pg1*. Au locus *Got1*, une forme alloenzymatique que l'on observe à des fréquences relativement

Figure 2. Structures d'âge des deux populations terrestres et des deux populations insulaires.

Population 2

Terre ferme

Population 11



Population 19

Lac Duparquet

Population 6

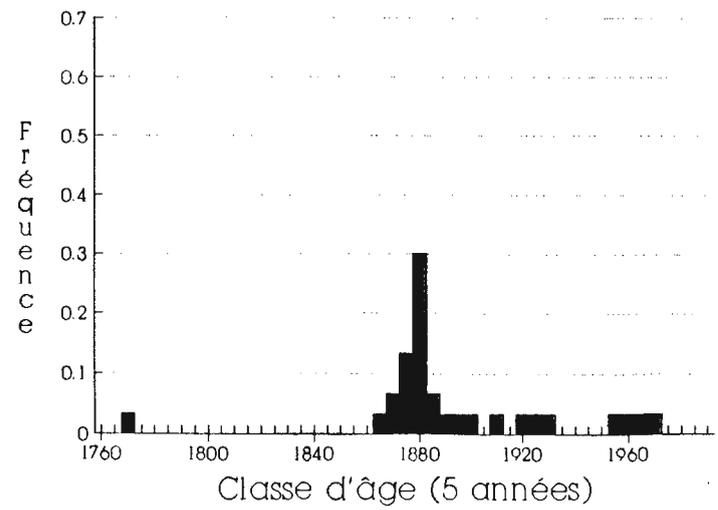
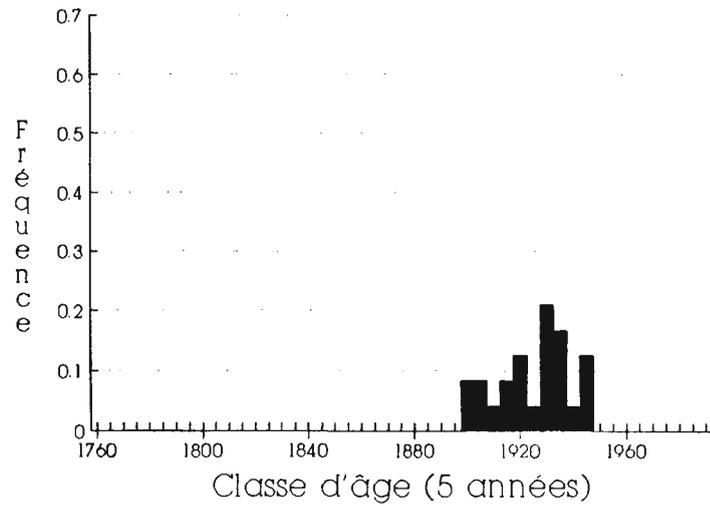


Tableau III. Fréquences alléliques et nombre effectif d'allèles par population et par unité de paysage.¹

| Locus | Population | | | | Unité de paysage | |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
| | 2 | 11 | 6 | 19 | TF | LD |
| <i>Aco1</i> | | | | | | |
| (N) | 26 | 24 | 32 | 23 | 50 | 55 |
| a | 0,846 | 0,854 | 0,828 | 0,913 | 0,850 | 0,864 |
| b | 0,019 | 0,104 | 0,031 | 0,043 | 0,060 | 0,036 |
| d | 0,135 | 0,042 | 0,141 | 0,043 | 0,090 | 0,100 |
| ne | 1,362 | 1,348 | 1,414 | 1,195 | 1,362 | 1,321 |
| <i>Aco2</i> | | | | | | |
| (N) | 29 | 25 | 30 | 25 | 54 | 55 |
| a | 0,914 | 0,920 | 0,950 | 0,960 | 0,917 | 0,955 |
| b | 0,086 | 0,020 | 0,033 | 0,020 | 0,056 | 0,027 |
| d | 0,000 | 0,060 | 0,017 | 0,020 | 0,028 | 0,018 |
| ne | 1,118 | 1,176 | 1,106 | 1,085 | 1,185 | 1,096 |
| <i>Ak1</i> | | | | | | |
| (N) | 22 | 18 | 22 | 16 | 40 | 38 |
| a | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| ne | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| <i>Ak2</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,750 | 0,750 | 0,727 | 0,673 | 0,750 | 0,703 |
| b | 0,250 | 0,154 | 0,182 | 0,308 | 0,205 | 0,237 |
| d | 0,000 | 0,096 | 0,091 | 0,019 | 0,045 | 0,059 |
| ne | 1,600 | 1,681 | 1,754 | 1,825 | 1,647 | 1,802 |
| <i>G6p1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,883 | 0,846 | 0,848 | 0,904 | 0,866 | 0,873 |
| b | 0,100 | 0,135 | 0,136 | 0,058 | 0,116 | 0,102 |
| d | 0,017 | 0,019 | 0,015 | 0,038 | 0,018 | 0,025 |
| ne | 1,264 | 1,362 | 1,353 | 1,217 | 1,309 | 1,294 |
| <i>G6p2</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,817 | 0,923 | 0,924 | 0,846 | 0,866 | 0,890 |
| b | 0,150 | 0,058 | 0,045 | 0,115 | 0,107 | 0,076 |
| d | 0,033 | 0,019 | 0,030 | 0,038 | 0,027 | 0,034 |
| ne | 1,447 | 1,168 | 1,167 | 1,368 | 1,312 | 1,252 |
| <i>Got1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 1,000 | 1,000 | 0,985 | 0,981 | 1,000 | 0,983 |
| b | 0,000 | 0,000 | 0,015 | 0,019 | 0,000 | 0,017 |
| ne | 1,000 | 1,000 | 1,031 | 1,040 | 1,000 | 1,034 |

Tableau III. (suite)

| Locus | Population | | | | Unité de paysage | |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
| | 2 | 11 | 6 | 19 | TF | LD |
| <i>Got2</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| ne | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| <i>Got3</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,933 | 0,846 | 0,848 | 0,923 | 0,893 | 0,881 |
| b | 0,017 | 0,038 | 0,076 | 0,058 | 0,027 | 0,068 |
| d | 0,050 | 0,115 | 0,076 | 0,019 | 0,080 | 0,051 |
| ne | 1,144 | 1,368 | 1,368 | 1,168 | 1,244 | 1,276 |
| <i>Gdh1</i> | | | | | | |
| (N) | 25 | 22 | 24 | 17 | 47 | 41 |
| a | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| ne | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| <i>Idh1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,750 | 0,788 | 0,848 | 0,942 | 0,768 | 0,890 |
| b | 0,250 | 0,212 | 0,152 | 0,058 | 0,232 | 0,110 |
| ne | 1,600 | 1,502 | 1,346 | 1,122 | 1,555 | 1,244 |
| <i>Mdh1</i> | | | | | | |
| (N) | 25 | 22 | 24 | 21 | 47 | 45 |
| a | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| ne | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| <i>Mdh2</i> | | | | | | |
| (N) | 29 | 26 | 32 | 26 | 55 | 58 |
| a | 0,776 | 0,827 | 0,750 | 0,865 | 0,800 | 0,802 |
| b | 0,224 | 0,173 | 0,219 | 0,135 | 0,200 | 0,181 |
| c | 0,000 | 0,000 | 0,031 | 0,000 | 0,000 | 0,017 |
| ne | 1,534 | 1,401 | 1,637 | 1,304 | 1,471 | 1,479 |
| <i>Me1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 24 | 56 | 57 |
| a | 0,950 | 1,000 | 0,985 | 0,938 | 0,973 | 0,965 |
| b | 0,050 | 0,000 | 0,015 | 0,063 | 0,027 | 0,035 |
| ne | 1,105 | 1,000 | 1,031 | 1,133 | 1,055 | 1,073 |
| <i>Me2</i> | | | | | | |
| (N) | 29 | 24 | 32 | 22 | 53 | 54 |
| a | 0,828 | 0,917 | 0,891 | 0,886 | 0,868 | 0,889 |
| b | 0,017 | 0,042 | 0,016 | 0,045 | 0,028 | 0,028 |
| d | 0,155 | 0,042 | 0,094 | 0,068 | 0,104 | 0,083 |
| ne | 1,410 | 1,185 | 1,247 | 1,263 | 1,307 | 1,253 |

Tableau III. (suite)

| Locus | Population | | | | Unité de paysage | |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
| | 2 | 11 | 6 | 19 | TF | LD |
| <i>Pgm1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,983 | 1,000 | 0,985 | 1,000 | 0,991 | 0,992 |
| b | 0,000 | 0,000 | 0,015 | 0,000 | 0,000 | 0,008 |
| d | 0,017 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,009 | 0,000 |
| ne | 1,034 | 1,000 | 1,031 | 1,000 | 1,018 | 1,017 |
| <i>Pgm2</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 32 | 26 | 56 | 58 |
| a | 0,950 | 0,962 | 0,953 | 0,865 | 0,955 | 0,914 |
| b | 0,033 | 0,000 | 0,000 | 0,019 | 0,018 | 0,009 |
| d | 0,017 | 0,038 | 0,047 | 0,115 | 0,027 | 0,078 |
| ne | 1,106 | 1,080 | 1,098 | 1,311 | 1,094 | 1,189 |
| <i>Pgi1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,950 | 0,962 | 0,970 | 0,942 | 0,955 | 0,958 |
| b | 0,050 | 0,038 | 0,030 | 0,038 | 0,045 | 0,034 |
| d | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,019 | 0,000 | 0,008 |
| ne | 1,105 | 1,080 | 1,063 | 1,124 | 1,093 | 1,089 |
| <i>Pgi2</i> | | | | | | |
| (N) | 28 | 23 | 28 | 23 | 51 | 51 |
| a | 0,982 | 0,891 | 0,929 | 0,957 | 0,941 | 0,941 |
| b | 0,000 | 0,000 | 0,036 | 0,000 | 0,000 | 0,020 |
| d | 0,000 | 0,022 | 0,018 | 0,022 | 0,010 | 0,020 |
| e | 0,018 | 0,087 | 0,018 | 0,022 | 0,049 | 0,020 |
| ne | 1,036 | 1,247 | 1,157 | 1,092 | 1,126 | 1,127 |
| <i>Pgi3</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 33 | 26 | 56 | 59 |
| a | 0,783 | 0,788 | 0,833 | 0,827 | 0,786 | 0,831 |
| b | 0,100 | 0,154 | 0,061 | 0,058 | 0,125 | 0,059 |
| d | 0,117 | 0,058 | 0,106 | 0,115 | 0,089 | 0,110 |
| ne | 1,570 | 1,541 | 1,410 | 1,429 | 1,560 | 1,418 |
| <i>6Pg1</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 32 | 25 | 56 | 57 |
| a | 0,967 | 0,885 | 1,000 | 0,920 | 0,929 | 0,965 |
| b | 0,033 | 0,115 | 0,000 | 0,040 | 0,071 | 0,018 |
| d | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,040 | 0,000 | 0,018 |
| ne | 1,068 | 1,256 | 1,000 | 1,176 | 1,153 | 1,073 |
| <i>6Pg2</i> | | | | | | |
| (N) | 30 | 26 | 32 | 25 | 56 | 57 |
| a | 0,717 | 0,885 | 0,781 | 0,760 | 0,795 | 0,772 |
| b | 0,033 | 0,038 | 0,031 | 0,020 | 0,036 | 0,026 |
| d | 0,117 | 0,077 | 0,063 | 0,040 | 0,098 | 0,053 |
| e | 0,133 | 0,000 | 0,125 | 0,180 | 0,071 | 0,149 |
| ne | 1,832 | 1,266 | 1,585 | 1,634 | 1,546 | 1,608 |

1. TF = unité terrestre; LD = unité insulaire;
N = nombre d'arbres analysés; ne = Nombre
effectif d'allèles.

Tableau IV. Paramètres estimés de la variabilité génétique des quatre populations de pin gris.

| Populations | Effectif moyen par locus N | No. moyen d'allèles par locus A | No. effectif moyen d'allèles par locus AE | Pourcentage de loci polymorphes ¹ P | Hétérozygotie moyenne | |
|----------------------------|-------------------------------------|--|--|---|-----------------------|----------------------------|
| | | | | | Observée Ho | Espérée ² He |
| A) Population | | | | | | |
| 2 | 28,8 (0,5) ³ | 2,2 (0,2) | 1,202 | 63,6 | 0,184 (0,038) | 0,171 (0,033) |
| 11 | 24,9 (0,4) | 2,1 (0,2) | 1,182 | 59,1 | 0,174 (0,033) | 0,157 (0,029) |
| 6 | 31,0 (0,7) | 2,4 (0,2) | 1,181 | 54,5 | 0,162 (0,033) | 0,156 (0,031) |
| 19 | 24,2 (0,6) | 2,4 (0,2) | 1,174 | 63,6 | 0,165 (0,035) | 0,151 (0,028) |
| MOYENNE | 27,2 | 2,3 | 1,185 | 60,0 | 0,171 | 0,159 |
| B) Unité de paysage | | | | | | |
| Terrestre | 53,7 (0,9) | 2,3 (0,2) | 1,195 | 59,1 | 0,180 (0,034) | 0,165 (0,030) |
| Insulaire | 55,3 (1,3) | 2,5 (0,2) | 1,181 | 54,5 | 0,163 (0,032) | 0,154 (0,028) |
| MOYENNE | 54,5 | 2,4 | 1,188 | 56,8 | 0,171 | 0,159 |

¹. Un locus est considéré comme polymorphe si l'allèle le plus commun a une fréquence $\leq 0,95$.

². Estimé non-biaisé (Nei 1978)

³. Les écarts-types apparaissent entre parenthèses.

basses chez les populations insulaires, est absente des populations terrestres (tableau III).

En moyenne, on observe 2,27 alloenzymes par locus (A) et un nombre effectif moyen d'allèles de 1,185 (AE) (tableau IV). Il n'y a pas de différence significative entre les populations pour ces deux paramètres ($K-W = 1,546$, $p = 0,672$; $K-W = 0,1828$, $p = 0,980$, respectivement). Le pourcentage de loci polymorphes varie de 54,5% à 63,6%, sans différence significative entre les populations ($G^2 = 0,393$, $v = 3$, $p = 0,942$). La proportion moyenne observée d'hétérozygotes varie entre 0,162 et 0,184 d'une population à l'autre (tableau IV); il n'y a cependant pas de différence significative dans ce taux d'une population à l'autre ($K-W = 0,1762$, $p = 0,981$). Les taux moyens espérés d'hétérozygotes selon l'équilibre de Hardy-Weinberg varient de 0,151 à 0,171 et sont légèrement inférieurs aux taux moyens observés (tableau IV). Il n'y a pas de différence significative entre les quatre populations pour ce paramètre ($K-W = 0,1840$, $p = 0,980$).

Les divers paramètres de variabilité génétique ont également été calculés en considérant que les sous-populations de chaque unité de paysage constituaient une seule population (tableau IV B). On notera que les paramètres sont légèrement supérieurs dans la population terrestre, exception faite du nombre moyen d'allèle par locus. Il n'existe toutefois aucune différence significative entre les deux unités de paysage pour aucun de ces paramètres (A: $M-W U = 200,5$, $p = 0,294$; AE: $M-W U = 231,0$, $p = 0,804$; P: $X^2 = 0,093$, $v = 1$, $p = 0,761$; Ho: $M-W U = 229,0$, $p = 0,759$; He: $M-W U = 232$, $p = 0,814$).

Les valeurs observées d'hétérozygotie par locus varient entre 0,030 dans la population 6 au locus *Me1* et 0,654 au locus *Ak2* pour la population 19 (tableau V). Les variations sont considérables d'un locus à l'autre de même qu'entre les populations. Les tests de khi-carré montrent que 3 combinaisons de locus-population ne sont pas en équilibre de Hardy-Weinberg à un seuil $p \leq 0,05$; le locus *Ak2* de la population 19 montre un excès d'hétérozygotes tandis que les

Tableau V. Khi-carré testant l'égalité entre les taux d'hétérozygotie observée (Ho) et espérée (He) selon l'équilibre de Hardy-Weinberg par locus, par population et par unité de paysage.

| Locus | POPULATIONS | | | | | | | | UNITES DE PAYSAGE | | | |
|-------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------------------|----------------|----------------|----------------|
| | 2 | | 11 | | 6 | | 19 | | TERRESTRE | | INSULAIRE | |
| | Ho He | X ² | Ho He | X ² | Ho He | X ² |
| Aco1 | 0,154 0,271 | 5,17 * | 0,292 0,263 | 0,59 | 0,219 0,298 | 2,06 | 0,174 0,166 | 0,15 | 0,220 0,268 | 1,13 | 0,200 0,245 | 1,47 |
| Aco2 | 0,172 0,160 | 0,20 | 0,160 0,153 | 0,14 | 0,100 0,098 | 0,05 | 0,080 0,079 | 0,02 | 0,167 0,157 | 0,39 | 0,091 0,089 | 0,09 |
| Ak2 | 0,500 0,381 | 3,08 | 0,500 0,413 | 2,63 | 0,424 0,436 | 0,10 | 0,654 0,461 | 5,71 * | 0,500 0,397 | 5,96 * | 0,525 0,449 | 3,73 |
| G6p1 | 0,233 0,213 | 0,44 | 0,308 0,271 | 0,74 | 0,242 0,265 | 0,19 | 0,192 0,182 | 0,23 | 0,268 0,238 | 1,24 | 0,220 0,229 | 0,01 |
| G6p2 | 0,300 0,315 | 0,01 | 0,154 0,147 | 0,13 | 0,152 0,145 | 0,17 | 0,308 0,275 | 0,74 | 0,232 0,240 | 0,00 | 0,220 0,203 | 0,83 |
| Got1 | ----- | | ----- | | 0,030 0,030 | 0,00 | 0,038 0,038 | 0,00 | ----- | | 0,034 0,034 | 0,01 |
| Got3 | 0,133 0,128 | 0,11 | 0,308 0,275 | 0,74 | 0,303 0,273 | 0,93 | 0,154 0,147 | 0,13 | 0,214 0,197 | 0,73 | 0,237 0,218 | 0,99 |
| Idh1 | 0,433 0,381 | 0,59 | 0,346 0,340 | 0,01 | 0,303 0,261 | 0,93 | 0,115 0,111 | 0,06 | 0,393 0,360 | 0,49 | 0,220 0,198 | 0,83 |
| Mdh2 | 0,448 0,354 | 2,21 | 0,346 0,292 | 1,00 | 0,500 0,395 | 3,30 | 0,269 0,238 | 0,53 | 0,400 0,323 | 3,26 | 0,397 0,327 | 3,37 |
| Me1 | 0,100 0,097 | 0,05 | 0,000 0,000 | | 0,030 0,030 | 0,00 | 0,042 0,120 | 14,99 *** | 0,054 0,053 | 0,03 | 0,035 0,068 | 17,82 *** |
| Me2 | 0,345 0,296 | 1,12 | 0,167 0,160 | 0,15 | 0,219 0,201 | 0,41 | 0,227 0,212 | 0,28 | 0,264 0,237 | 1,13 | 0,222 0,204 | 0,77 |
| Pgm1 | 0,033 0,033 | 0,00 | ----- | | 0,030 0,030 | 0,00 | ----- | | 0,018 0,018 | 0,00 | 0,017 0,017 | 0,00 |
| Pgm2 | 0,100 0,098 | 0,05 | 0,077 0,075 | 0,02 | 0,094 0,091 | 0,05 | 0,269 0,242 | 0,53 | 0,089 0,087 | 0,10 | 0,172 0,160 | 0,46 |
| Pgi1 | 0,100 0,097 | 0,05 | 0,077 0,075 | 0,02 | 0,061 0,060 | 0,02 | 0,115 0,112 | 0,06 | 0,089 0,086 | 0,10 | 0,085 0,082 | 0,09 |
| Pgi2 | 0,036 0,036 | 0,00 | 0,217 0,202 | 0,27 | 0,143 0,138 | 0,12 | 0,087 0,086 | 0,02 | 0,118 0,113 | 0,16 | 0,118 0,114 | 0,16 |
| Pgi3 | 0,433 0,369 | 2,09 | 0,423 0,358 | 1,68 | 0,333 0,295 | 1,19 | 0,346 0,305 | 1,00 | 0,429 0,362 | 3,97 * | 0,339 0,297 | 2,32 |
| 6Pg1 | 0,067 0,066 | 0,02 | 0,231 0,208 | 0,26 | ----- | | 0,160 0,153 | 0,14 | 0,143 0,134 | 0,29 | 0,070 0,069 | 0,06 |
| 6Pg2 | 0,467 0,462 | 0,08 | 0,231 0,214 | 0,36 | 0,375 0,375 | 0,22 | 0,400 0,396 | 0,15 | 0,357 0,356 | 0,05 | 0,386 0,382 | 0,44 |

1. * 0,05 ≥ p > 0,01; *** p ≤ 0,001.

loci *Me1* dans la population 19 et *Aco1* dans la population 2, affichent un excès d'homozygotes. Cependant, comme 66 tests ont été effectués de façon simultanée, la correction de Bonferroni a été utilisée: le seuil limite corrigé individuel pour une probabilité globale de $p \leq 0,05$ devient alors 0,00075 ($p = 0,05/66$). Aucun des loci qui avaient une probabilité inférieure à 0,05, n'est alors significatif. De plus, les tests exacts de Fisher, calculés pour ces 3 loci indiquent qu'aucun locus ne diffère significativement du nombre d'hétérozygotes attendu selon l'équilibre de Hardy-Weinberg lorsque l'on applique le test à la manière de Bonferroni ($p \leq 0,05/3 = 0,017$). Lorsque les tests de khi-carré sont appliqués pour les populations globales de chaque unité de paysage, on observe des excès d'hétérozygotes dans l'unité terrestre aux loci *Ak2* et *Pgi3* et un excès d'homozygotes au locus *Me1* de la population insulaire. Cependant, aucun de ces excès n'est significatif si on applique la correction de Bonferroni ($p \leq 0,05/35 = 0,001$). Toutefois, le locus *Ak2* diffère significativement des résultats attendus selon l'équilibre de Hardy-Weinberg lorsque l'on effectue les tests exacts de Fisher à la manière de Bonferroni ($p \leq 0,05/3 = 0,017$).

3.4. Structure génétique des populations

Les valeurs de F_{is} varient entre -0,447 et 0,644, ces deux valeurs extrêmes étant rencontrées dans la population 19 (tableau VI). Les variations sont considérables d'un locus à l'autre. Bien qu'il existe également des variations entre les populations, il n'y a pas de différence significative d'une population à l'autre (test apparié par locus de Friedman: $X^2 = 1,95$, $v=3$, $p = 0,583$). Généralement, les valeurs sont négatives, indiquant un excès d'hétérozygotes à presque tous les loci. La population 2 a deux valeurs de F_{is} positives (*Aco1*, *G6p2*), la population 11 n'en a aucune. Les populations 6 et 19 du lac Duparquet en ont respectivement trois et une (*Aco1*, *Ak2* et *G6p1* pour la population 6 et *Me1* pour la population 19). Les valeurs de F_{is} moyennes pour tous les loci varient entre les populations de -0,139 à -0,059. Les valeurs de F_{is} , calculées par unité de paysage, sont généralement négatives. La valeur moyenne de F_{is} pour l'unité terrestre indique

Tableau VI. Valeurs estimées de F_{is} par population et par unité de paysage pour les 22 loci analysés.

| Locus | Population | | | | Unité de paysage ¹ | |
|-------------|------------|---------|---------|---------|-------------------------------|---------|
| | 2 | 11 | 6 | 19 | TF | LD |
| <i>Aco1</i> | 0,421 | - 0,131 | 0,255 | - 0,070 | 0,172 | 0,176 |
| <i>Aco2</i> | - 0,094 | - 0,070 | - 0,040 | - 0,031 | - 0,069 | - 0,036 |
| <i>Ak2</i> | - 0,333 | - 0,236 | 0,013 | - 0,447 | - 0,271 | - 0,180 |
| <i>G6p1</i> | - 0,114 | - 0,159 | 0,072 | - 0,079 | - 0,134 | 0,030 |
| <i>G6p2</i> | 0,031 | - 0,067 | - 0,061 | - 0,143 | 0,023 | - 0,095 |
| <i>Got1</i> | ----- | ----- | - 0,015 | - 0,020 | ----- | - 0,017 |
| <i>Got3</i> | - 0,057 | - 0,143 | - 0,128 | - 0,067 | - 0,095 | - 0,098 |
| <i>Idh1</i> | - 0,156 | - 0,038 | - 0,179 | - 0,061 | - 0,102 | - 0,124 |
| <i>Mdh2</i> | - 0,289 | - 0,209 | - 0,286 | - 0,156 | - 0,250 | - 0,223 |
| <i>Me1</i> | - 0,053 | ----- | - 0,015 | 0,644 | - 0,028 | 0,482 |
| <i>Me2</i> | - 0,186 | - 0,067 | - 0,106 | - 0,095 | - 0,123 | - 0,099 |
| <i>Pgm1</i> | - 0,017 | ----- | - 0,015 | ----- | - 0,009 | - 0,009 |
| <i>Pgm2</i> | - 0,040 | - 0,040 | - 0,049 | - 0,134 | - 0,035 | - 0,085 |
| <i>Pgi1</i> | - 0,053 | - 0,040 | - 0,031 | - 0,047 | - 0,047 | - 0,037 |
| <i>Pgi2</i> | - 0,018 | - 0,100 | - 0,052 | - 0,034 | - 0,052 | - 0,041 |
| <i>Pgi3</i> | - 0,194 | - 0,204 | - 0,147 | - 0,156 | - 0,194 | - 0,151 |
| <i>6Pg1</i> | - 0,034 | - 0,130 | ----- | - 0,064 | - 0,077 | - 0,027 |
| <i>6Pg2</i> | - 0,028 | - 0,099 | - 0,016 | - 0,031 | - 0,013 | - 0,020 |
| Moyenne | - 0,095 | - 0,139 | - 0,059 | - 0,115 | - 0,104 | - 0,065 |

¹TF: Terre ferme; LD: Lac Duparquet.

un excès d'hétérozygotes supérieur de près de 4% à celui de l'unité insulaire (tableau VI). Un test de Wilcoxon apparié par locus indique que cette différence est significative ($Z = -1,6805$ $p = 0,046$).

La valeur moyenne de F_{is} , calculée pour les quatre populations est de $-0,101$. Cette valeur indique donc en moyenne un excès d'hétérozygotes d'environ 10,0% par population (tableau VII A). Les valeurs de F_{it} , calculées pour chaque locus, en considérant l'ensemble des populations comme la population totale varient entre $-0,232$ et $0,304$ et sont généralement légèrement supérieures aux valeurs moyennes de F_{is} calculées (tableau VII A). Deux loci seulement ont des valeurs de F_{it} positives. Ces valeurs sont supérieures à $0,150$, ce qui reflète un excès d'homozygotes assez important à ces loci. Inversement, les valeurs négatives inférieures à $-0,150$ estimées pour 3 loci indiquent un excès important d'hétérozygotes. La valeur moyenne de F_{it} pour les loci polymorphes est de $-0,082$, indiquant un excès global de 8,2 % en hétérozygotes.

3.5. Différenciation

3.5.1. Toutes les populations

Les valeurs de F_{st} estimées en considérant l'ensemble des populations comme la population totale, varient entre $0,007$ et $0,038$; 6 loci ont des valeurs supérieures ou égales à $0,020$ (tableau VII A). Le F_{st} moyen, équivalent au G_{st} de Nei (1977), est de $0,018$. Cette valeur indique une différenciation d'environ 2% entre les populations. En d'autres termes, 98% de la variabilité observée est incluse à l'intérieur même des populations. Globalement, les fréquences alléliques observées sont hétérogènes entre les populations (tableau VIII A). Les différences sont principalement dues aux loci *Idh1* et *6Pg1*. Finalement, les distances de Nei calculées avec les 22 loci analysés varient entre $0,000$ et $0,003$, avec une moyenne de $0,001$ (tableau IX). Il n'existe aucune relation entre les distances génétiques et les distances géographiques (test de Mantel unilatéral: $r = -0,45604$, $p = 0,879$).

Tableau VII. Valeurs estimées des statistiques de F (F_{is} , F_{it} et F_{st}) selon les trois modèles de répartition des populations.

A) Quatre populations, globalement

| Locus | F_{is} | F_{it} | F_{st} |
|-------------|----------|----------|----------|
| <i>Aco1</i> | 0,144 | 0,159 | 0,017 |
| <i>Aco2</i> | - 0,066 | - 0,052 | 0,013 |
| <i>Ak2</i> | - 0,251 | - 0,232 | 0,015 |
| <i>G6p1</i> | - 0,067 | - 0,059 | 0,007 |
| <i>G6p2</i> | - 0,055 | - 0,035 | 0,019 |
| <i>Got1</i> | - 0,018 | - 0,009 | 0,009 |
| <i>Got3</i> | - 0,111 | - 0,093 | 0,016 |
| <i>Idh1</i> | - 0,115 | - 0,073 | 0,038 |
| <i>Mdh2</i> | - 0,245 | - 0,231 | 0,011 |
| <i>Me1</i> | 0,289 | 0,304 | 0,021 |
| <i>Me2</i> | - 0,123 | - 0,108 | 0,014 |
| <i>Pgm1</i> | - 0,016 | - 0,006 | 0,010 |
| <i>Pgm2</i> | - 0,087 | - 0,060 | 0,024 |
| <i>Pgi1</i> | - 0,044 | - 0,041 | 0,003 |
| <i>Pgi2</i> | - 0,067 | - 0,046 | 0,020 |
| <i>Pgi3</i> | - 0,178 | - 0,168 | 0,008 |
| <i>6Pg1</i> | - 0,092 | - 0,051 | 0,037 |
| <i>6Pg2</i> | - 0,036 | - 0,010 | 0,025 |
| Moyenne | - 0,101 | - 0,082 | 0,018 |

Tableau VII. (suite)

B) Deux populations par unité de paysage

| Locus | Unité terrestre | | | Unité insulaire | | |
|-------------|-----------------|----------|----------|-----------------|----------|----------|
| | F_{is} | F_{it} | F_{st} | F_{is} | F_{it} | F_{st} |
| <i>Aco1</i> | 0,149 | 0,161 | 0,015 | 0,139 | 0,155 | 0,018 |
| <i>Aco2</i> | - 0,082 | - 0,068 | 0,013 | - 0,036 | - 0,035 | 0,001 |
| <i>Ak2</i> | - 0,283 | - 0,268 | 0,012 | - 0,223 | - 0,206 | 0,013 |
| <i>G6p1</i> | - 0,139 | - 0,136 | 0,003 | 0,011 | 0,022 | 0,011 |
| <i>G6p2</i> | - 0,000 | 0,021 | 0,022 | - 0,115 | - 0,100 | 0,013 |
| <i>Got1</i> | ----- | ----- | ----- | - 0,018 | - 0,017 | 0,000 |
| <i>Got3</i> | - 0,116 | - 0,098 | 0,015 | - 0,107 | - 0,095 | 0,011 |
| <i>Idh1</i> | - 0,100 | - 0,098 | 0,002 | - 0,144 | - 0,117 | 0,023 |
| <i>Mdh2</i> | - 0,253 | - 0,248 | 0,004 | - 0,237 | - 0,216 | 0,017 |
| <i>Me1</i> | - 0,053 | - 0,026 | 0,026 | 0,511 | 0,518 | 0,015 |
| <i>Me2</i> | - 0,144 | - 0,118 | 0,023 | - 0,100 | - 0,098 | 0,002 |
| <i>Pgm1</i> | - 0,017 | - 0,008 | 0,008 | - 0,015 | - 0,008 | 0,008 |
| <i>Pgm2</i> | - 0,040 | - 0,035 | 0,005 | - 0,111 | - 0,090 | 0,019 |
| <i>Pgi1</i> | - 0,047 | - 0,046 | 0,001 | - 0,042 | - 0,038 | 0,003 |
| <i>Pgi2</i> | - 0,088 | - 0,057 | 0,028 | - 0,045 | - 0,040 | 0,005 |
| <i>Pgi3</i> | - 0,199 | - 0,194 | 0,004 | - 0,151 | - 0,151 | 0,000 |
| <i>6Pg1</i> | - 0,107 | - 0,080 | 0,024 | - 0,064 | - 0,031 | 0,031 |
| <i>6Pg2</i> | - 0,050 | - 0,014 | 0,035 | - 0,024 | - 0,021 | 0,003 |
| Moyenne | - 0,116 | - 0,101 | 0,014 | - 0,085 | - 0,073 | 0,011 |

Tableau VII. (suite)

C) Deux unités de paysage

| Locus | F_{is} | F_{it} | F_{st} |
|-------------|----------|----------|----------|
| <i>Aco1</i> | 0,174 | 0,175 | 0,001 |
| <i>Aco2</i> | - 0,057 | - 0,052 | 0,005 |
| <i>Ak2</i> | - 0,223 | - 0,220 | 0,002 |
| <i>G6p1</i> | - 0,054 | - 0,054 | 0,000 |
| <i>G6p2</i> | - 0,031 | - 0,029 | 0,002 |
| <i>Got1</i> | - 0,017 | - 0,009 | 0,009 |
| <i>Got3</i> | - 0,097 | - 0,093 | 0,003 |
| <i>Idh1</i> | - 0,110 | - 0,081 | 0,026 |
| <i>Mdh2</i> | - 0,237 | - 0,236 | 0,001 |
| <i>Me1</i> | 0,260 | 0,261 | 0,001 |
| <i>Me2</i> | - 0,112 | - 0,111 | 0,001 |
| <i>Pgm1</i> | - 0,009 | - 0,007 | 0,002 |
| <i>Pgm2</i> | - 0,068 | - 0,058 | 0,009 |
| <i>Pgi1</i> | - 0,042 | - 0,041 | 0,001 |
| <i>Pgi2</i> | - 0,047 | - 0,044 | 0,003 |
| <i>Pgi3</i> | - 0,174 | - 0,168 | 0,005 |
| <i>6Pg1</i> | - 0,060 | - 0,048 | 0,011 |
| <i>6Pg2</i> | - 0,017 | - 0,011 | 0,006 |
| Moyenne | - 0,086 | - 0,080 | 0,005 |

Tableau VIII. Estimation par test de khi-carré de la probabilité d'homogénéité des fréquences alléliques par locus: A) entre les quatre populations; B) entre les populations, par unité de paysage; C) entre les unités de paysage.

A) Entre les quatre populations

| Locus | Nombre d'allèles | X ² | d.l. | p |
|-------------|---------------------|----------------|------|-------|
| <i>Aco1</i> | 3 | 9,69 | 6 | 0,138 |
| <i>Aco2</i> | 3 | 8,56 | 6 | 0,199 |
| <i>Ak2</i> | 3 | 11,83 | 6 | 0,065 |
| <i>G6p1</i> | 3 | 3,11 | 6 | 0,795 |
| <i>G6p2</i> | 3 | 5,70 | 6 | 0,458 |
| <i>Got1</i> | 2 | 1,97 | 3 | 0,578 |
| <i>Got3</i> | 3 | 6,94 | 6 | 0,326 |
| <i>Idh1</i> | 2 | 8,18 | 3 | 0,042 |
| <i>Mdh2</i> | 3 | 7,18 | 6 | 0,304 |
| <i>Me1</i> | 2 | 4,53 | 3 | 0,210 |
| <i>Me2</i> | 3 | 5,69 | 6 | 0,458 |
| <i>Pgm1</i> | 3 | 5,33 | 6 | 0,501 |
| <i>Pgm2</i> | 3 | 9,48 | 6 | 0,148 |
| <i>Pgi1</i> | 3 | 3,76 | 6 | 0,708 |
| <i>Pgi2</i> | 4 | 11,51 | 9 | 0,242 |
| <i>Pgi3</i> | 3 | 4,99 | 6 | 0,544 |
| <i>6Pg1</i> | 3 | 16,47 | 6 | 0,011 |
| <i>6Pg2</i> | 4 | 12,02 | 9 | 0,212 |
| Total | | 136,94 | 105 | 0,020 |

Tableau VIII. (suite)

B) entre les populations, par unité de paysage.

| Locus | Unité terrestre | | | | Unité insulaire | | | |
|-------------|------------------|----------------|------|-------|------------------|----------------|------|-------|
| | Nombre d'allèles | X ² | d.l. | p | Nombre d'allèles | X ² | d.l. | p |
| <i>Aco1</i> | 3 | 5,40 | 2 | 0,067 | 3 | 2,86 | 2 | 0,239 |
| <i>Aco2</i> | 3 | 5,60 | 2 | 0,061 | 3 | 0,20 | 2 | 0,906 |
| <i>Ak2</i> | 3 | 7,02 | 2 | 0,030 | 3 | 4,58 | 2 | 0,101 |
| <i>G6p1</i> | 3 | 0,34 | 2 | 0,843 | 3 | 2,49 | 2 | 0,287 |
| <i>G6p2</i> | 3 | 2,79 | 2 | 0,248 | 3 | 2,12 | 2 | 0,346 |
| <i>Got1</i> | 1 | — | — | — | 2 | 0,03 | 1 | 0,865 |
| <i>Got3</i> | 3 | 2,21 | 2 | 0,331 | 3 | 2,15 | 2 | 0,341 |
| <i>Idh1</i> | 2 | 0,23 | 1 | 0,630 | 2 | 2,61 | 1 | 0,106 |
| <i>Mdh2</i> | 2 | 0,45 | 1 | 0,504 | 3 | 3,22 | 2 | 0,200 |
| <i>Me1</i> | 2 | 2,67 | 1 | 0,102 | 2 | 1,84 | 1 | 0,175 |
| <i>Me2</i> | 3 | 4,05 | 2 | 0,132 | 3 | 1,04 | 2 | 0,594 |
| <i>Pgm1</i> | 2 | 0,87 | 1 | 0,350 | 2 | 0,79 | 1 | 0,373 |
| <i>Pgm2</i> | 3 | 2,23 | 2 | 0,328 | 3 | 3,21 | 2 | 0,201 |
| <i>Pgi1</i> | 2 | 0,09 | 1 | 0,768 | 3 | 1,35 | 2 | 0,509 |
| <i>Pgi2</i> | 3 | 3,90 | 2 | 0,142 | 4 | 1,70 | 3 | 0,636 |
| <i>Pgi3</i> | 3 | 1,73 | 2 | 0,421 | 3 | 0,03 | 2 | 0,986 |
| <i>6Pg1</i> | 2 | 2,83 | 1 | 0,093 | 3 | 5,31 | 2 | 0,070 |
| <i>6Pg2</i> | 4 | 8,39 | 3 | 0,039 | 4 | 0,99 | 3 | 0,803 |
| Total | | 50,81 | 29 | 0,007 | | 36,53 | 34 | 0,352 |

Tableau VIII. (suite)

C) entre les unités de paysage

| Locus | Nombre d'allèles | X ² | d.l. | p |
|-------------|---------------------|----------------|------|-------|
| <i>Aco1</i> | 3 | 0,68 | 2 | 0,711 |
| <i>Aco2</i> | 3 | 1,36 | 2 | 0,507 |
| <i>Ak2</i> | 3 | 0,67 | 2 | 0,714 |
| <i>G6p1</i> | 3 | 0,26 | 2 | 0,876 |
| <i>G6p2</i> | 3 | 0,73 | 2 | 0,693 |
| <i>Got1</i> | 2 | 1,91 | 1 | 0,166 |
| <i>Got3</i> | 3 | 2,80 | 2 | 0,247 |
| <i>Idh1</i> | 2 | 6,07 | 1 | 0,014 |
| <i>Mdh2</i> | 3 | 2,00 | 2 | 0,367 |
| <i>Me1</i> | 2 | 0,13 | 1 | 0,719 |
| <i>Me2</i> | 3 | 0,27 | 2 | 0,875 |
| <i>Pgm1</i> | 3 | 2,00 | 2 | 0,367 |
| <i>Pgm2</i> | 3 | 3,27 | 2 | 0,195 |
| <i>Pgi1</i> | 3 | 1,12 | 2 | 0,571 |
| <i>Pgi2</i> | 4 | 3,62 | 3 | 0,306 |
| <i>Pgi3</i> | 3 | 3,11 | 2 | 0,211 |
| <i>6Pg1</i> | 3 | 5,75 | 2 | 0,056 |
| <i>6Pg2</i> | 4 | 4,84 | 3 | 0,183 |
| Total | | 40,60 | 35 | 0,237 |

Tableau IX. Distances géographiques en kilomètres (au-dessus de la diagonale) et distances génétiques non-biaisées de Nei (1978; sous la diagonale) entre les quatre populations.

| Population | 2 | 11 | 6 | 19 |
|------------|-------|-------|-------|-------|
| 2 | ***** | 2,9 | 12,8 | 9,3 |
| 11 | 0,002 | ***** | 13,6 | 10,5 |
| 6 | 0,000 | 0,000 | ***** | 4,8 |
| 19 | 0,001 | 0,003 | 0,001 | ***** |

3.5.2. A l'intérieur des unités de paysage

Des calculs de F ont été effectués pour chacune des unités de paysage (tableau VII B). La valeur de F_{it} moyenne pour les 18 loci est de $-0,101$ pour l'écosystème terrestre comparativement à $-0,073$ pour l'unité insulaire. On observe donc un excès un peu moins important d'hétérozygotes pour la population globale du lac par rapport à la terre ferme. La même tendance s'observe pour les valeurs de F_{is} . On rencontre en moyenne $3,1\%$ moins d'hétérozygotes dans la population de l'unité insulaire que dans celle de la terre ferme. Les valeurs de F_{st} calculées par unité de paysage varient de $0,001$ à $0,035$ et de $0,000$ à $0,031$ pour la terre ferme et pour le lac, respectivement (tableau VII B). Les loci qui ont les plus fortes valeurs diffèrent selon l'unité de paysage. Les deux loci qui sont responsables de l'hétérogénéité globale des quatre populations ont de fortes valeurs de F_{st} dans l'unité de paysage insulaire tandis que seul le locus *6Pg2* a une valeur élevée dans l'unité terrestre. La différence entre les deux sous-populations terrestres est de $1,4\%$ tandis qu'elle est de $1,1\%$ pour les sous-populations insulaires. Les tests de khi-carré révèlent qu'il n'y a pas de différence significative entre les 2 sous-populations insulaires pour aucun locus (tableau VIII B). Par contre, les fréquences alléliques des deux sous-populations terrestres diffèrent significativement. Les loci *Ak2* et *6Pg2* sont principalement responsables de ces différences (tableau VIII B).

3.5.3. Entre les unités de paysage

Les valeurs des statistiques de F ont été calculées en considérant que les 2 populations de chaque unité de paysage constituaient une seule sous-population. Les valeurs estimées de F_{st} pour chaque locus sont faibles, variant entre $0,000$ et $0,026$ (tableau VII C). Le F_{st} moyen est de $0,005$, indiquant une différence de seulement $0,5\%$ entre les populations des deux unités de paysage. Les tests de khi-carré testant l'hétérogénéité entre les fréquences alléliques des deux unités de paysage révèlent que seul le locus *Idh1* diffère significativement d'une unité de paysage à l'autre tandis que le

locus *6Pg1* est au seuil de signification (tableau VIII C). Il n'y a toutefois pas de différence significative globale entre les populations des deux unités de paysage.

4. DISCUSSION

4.1. Ségrégation

De façon générale, les rapports de ségrégation ne diffèrent pas des rapports mendéliens. Cependant, des distorsions dans ces rapports ont été observées pour certains hétérozygotes à certains loci: *G6p1-ab*, *G6p1-ad*, *G6p2-ab*, *Idh1-ab*, *Pgi3-ab* et *6Pg1-ab*. Toutefois, quand les tests de khi-carré sont repris avec seulement les individus analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, seuls les hétérozygotes *ab* au locus *G6p2* et *ad* au locus *G6p1* ont un excès significatif de l'allèle *a*. Une hétérogénéité significative est observée au locus *Pgi2* entre les individus hétérozygotes *ae*, bien que pour les données groupées, il n'y ait pas de différence significative avec le rapport 1:1. Cheliak et al. (1984) rapportent des distorsions pour le système G6P chez le pin gris et de tels écarts aux résultats attendus semblent être relativement communs chez les espèces forestières (Rudin 1975; O'Malley et al. 1979; Adams et Joly 1980; Eckert et al. 1981; Cheliak et al. 1984; Snyder et al. 1985; Plessas et Strauss 1986; Strauss et Conkle 1986). Ces loci ont été inclus dans les analyses.

4.2. Caractéristiques génétiques générales

Les différents paramètres de variabilité génétique estimés sont relativement semblables à ceux déjà rapportés pour le pin gris. Le nombre moyen d'allèles par locus (*A*), le nombre effectif moyen d'allèles par locus (*AE*) et les taux d'hétérozygotie observée (*Ho*) correspondent à ceux rapportés par d'autres chercheurs (présente étude: *A* = 2,3; *AE* = 1,19; *Ho* = 0,171; les moyennes des autres études, pondérées pour le nombre de loci étudiés: *A* = 2,2; *AE* = 1,33 et *Ho* = 0,192 ; Dancik et Yeh 1983; Danzmann et Buchert 1983; Cheliak et al. 1985; Knowles 1985; Ross et Hawkins 1986; Govindaraju et Dancik 1986; Hawley et al. 1988; Misenti et DeHayes 1988). Nos résultats en ce qui concerne le pourcentage de polymorphisme sont légèrement supérieurs à ceux rapportés dans la littérature pour le pin gris (présente étude *P* = 60,0; *P* = 49,0 en moyenne pour les autres études; Snyder in Hamrick et al. 1981; Danzmann et Buchert

1983; Dancik et Yeh 1983; Cheliak et al. 1985; Govindaraju et Dancik 1986; Ross et Hawkins 1986; Misenti et DeHayes 1988; Hawley et al. 1988). Certains auteurs (Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986) ont suggéré que le pin gris est une espèce génétiquement appauvrie comparativement à la majorité des conifères. Les divers paramètres de variabilité génétique obtenus ici sont toutefois semblables aux moyennes obtenues avec une soixantaine de conifères ($P = 57,7$; $A = 1,93$ et $He = 0,160$; Hamrick et Godt 1989). Les moyennes calculées pour différents paramètres, en combinant la présente étude à celles déjà effectuées sur le pin gris se rapprochent de celles calculées par Hamrick et al. (1981) pour 6 espèces de pins sérotineux (moyenne pondérée en fonction du nombre de loci étudiés, Pin gris: $P = 50,3$, $A = 2,20$ et $He = 0,142$; Pins sérotineux $P = 54,7$, $A = 1,76$ et $He = 0,132$; Hamrick et al. 1981; Snyder in Hamrick et al. 1981; Danzmann et Buchert 1983; Dancik et Yeh 1983; Knowles 1985; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986; Govindaraju et Dancik 1986, 1987; Misenti et DeHayes 1988; Hawley et al. 1988). Il a été suggéré que les espèces sérotineuses ont une moins grande variabilité que les autres espèces de conifères (Hamrick et al. 1981; Ross et Hawkins 1986), particulièrement parce que la formation d'une population équienne suite à un incendie, dans des conditions environnementales similaires, diminuerait la variabilité génétique maintenue dans la population. Toutefois, la compilation récente des paramètres de variabilité génétique pour un nombre plus élevé de conifères montre que les différences entre les espèces sérotineuses et les autres sont faibles (Hamrick et Godt 1989).

La valeur négative de F_{is} moyen calculée indique un excès d'hétérozygotes d'environ 10 % dans les populations. La valeur moyenne de F_{is} estimée révèle un excès d'hétérozygotes d'un peu plus de 8 %. De tels excès en hétérozygotes sont rapportés dans la littérature, tant chez le pin gris que chez d'autres espèces de conifères (Hamrick et al. 1981; Linhart et al. 1981; Mitton 1983; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette situation. Le processus sélectif peut favoriser les hétérozygotes. Misenti et DeHayes (1988) supposent que la sélection engendre l'élimination relativement rapide des

individus autofécondés, même dans une population marginale et isolée de pin gris, soit à cause d'un avantage des hétérozygotes ou à cause de la dépression consanguine, assez forte chez le pin gris (Rudolph 1976, 1981). Plusieurs études proposent également que les hétérozygotes sont favorisés durant le processus naturel d'éclaircissement (*self-thinning process*; Mitton et Grant 1984). A cet égard, Hawley et al. (1988) ont trouvé une relation significative entre le taux d'hétérozygotie observée chez le pin gris et le temps écoulé depuis l'établissement de la population. De telles tendances ont également été rapportées pour plusieurs espèces de pins (Tigerstedt 1983; Ledig et al. 1983; Farris et Mitton 1984; Plessas et Strauss 1986). Dans le cas présent, ce processus d'éclaircissement a peut-être moins d'impact puisque les quatre populations sont situées sur des sites xériques, où la densité est limitée par les conditions xériques des sites. Dans nos populations plus âgées, on note par ailleurs une réduction considérable de la densité, ce qui peut suggérer que ce processus a eu cours, bien que l'on n'observe pas de lien entre les taux d'hétérozygotie et l'âge des populations. Mitton et Grant (1984) proposent que des conditions de stress peuvent également contribuer à une sélection en faveur des hétérozygotes. D'autres facteurs peuvent aussi affecter le taux d'hétérozygotie. Le pin gris est une espèce à fécondation croisée anémophile; ce mode de reproduction favorise la production d'individus hétérozygotes. Il est également possible que la pollinisation croisée soit favorisée si, par exemple, la période de réceptivité femelle d'un individu n'est pas synchrone à sa période de pollinisation. Ces écarts phénologiques semblent assez communs chez les arbres (Sarvas 1962). Des différences dans le pool génique mâle et femelle peuvent également engendrer un excès d'hétérozygotes (Workman 1969). Ce type de variations entre les deux pools géniques a été observé chez le pin gris et des preuves indirectes le suggèrent chez d'autres conifères (Koski 1970; Bhumibhamon 1978; Cheliak et al. 1985).

4.3. Structure génétique et différenciation des populations

La valeur moyenne de F_{st} calculée (0,018) indique une faible différenciation, d'environ 2%, entre les populations. Les faibles valeurs de F_{st} et de distances génétiques estimées ici, pour des populations distantes de quelques kilomètres correspondent aux valeurs rapportées dans la littérature pour des populations de pin gris, distantes de dizaines ou de centaines de kilomètres (présente étude: $F_{st} = 0,018$ $D = 0,001$; Dancik et Yeh 1983 $F_{st} = 0,024$ $D = 0,005$; Danzmann et Buchert 1983 $F_{st} = 0,054$; Ross et Hawkins 1986 $F_{st} = 0,021$; Misenti et DeHayes 1988 $F_{st} = 0,060$ $D = 0,028$). Les valeurs rapportées pour 80 conifères ($F_{st} = 0,068$) et pour 44 espèces anémophiles allogames ($G_{st} = 0,068$) sont légèrement supérieures à celle de notre étude (Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). Il n'y a pas de lien entre les distances génétiques et les distances géographiques des paires de populations, une situation déjà rapportée dans d'autres études portant sur le pin gris ainsi que sur d'autres *Pinaceae* (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Despots et Simon 1987; Tremblay et Simon 1989). De plus, la valeur de F_{st} calculée entre les deux unités de paysage indique leur très faible degré de différenciation (0,5%). Comme les distances génétiques observées entre des populations distantes de quelques kilomètres sont du même ordre que celles observées pour des populations distantes de centaines de kilomètres, l'isolation par la distance ne semble pas être le facteur principal responsable de la distribution de la variation génétique entre les populations de pin gris (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986). Le flux génique efficace, particulièrement grâce à la migration du pollen sur de longues distances est un des facteurs qui peut expliquer l'homogénéité élevée dans les fréquences alléliques observées entre les populations de pin gris. Le manque de discontinuité dans les grandes populations et la longévité des conifères semblent être également des facteurs importants pour expliquer le peu de différenciation entre leurs populations (Hamrick et al. 1979, 1981; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). La différenciation des populations de conifères est donc un processus relativement lent. Les populations étudiées ici sont, d'un point de vue évolutif,

relativement jeunes, puisqu'elles ont colonisé le territoire étudié vers 8000 ans AA (Davis 1983). De plus, elles ont la même histoire biogéographique. Tous ces facteurs sont importants dans l'explication de la faible différenciation entre ces populations. Par contre, une hétérogénéité significative entre les fréquences alléliques des populations est observées, bien que celle-ci soit faible.

On se serait attendu à ce que les populations insulaires soient plus distinctes entre elles que les populations terrestres, à cause de leurs effectifs plus faibles, de leur isolation relative, de la dynamique des populations particulière et des pressions sélectives engendrées par le régime des feux. Ces facteurs auraient pu favoriser la différenciation entre les populations de cette unité de paysage. La valeur de F_{st} moyenne de l'unité de paysage insulaire (0,011) est légèrement inférieure à celle de l'unité terrestre (0,014). Par ailleurs, les fréquences alléliques des populations terrestres à deux loci sont significativement différentes tandis qu'elles sont homogènes à tous les loci entre les populations insulaires. De plus, il n'existe aucune différence significative dans les paramètres de variabilité génétique bien que, de façon générale, ceux des populations insulaires soient légèrement plus faibles que ceux de la terre ferme. Ces résultats nous amènent à conclure que l'insularité et le régime des feux, à une échelle régionale, ont un très faible effet sur la structure génétique des populations de pin gris analysée au moyen de marqueurs isoenzymatiques.

Les distances entre les populations étudiées apparaissent être trop faibles pour restreindre le flux génique de manière significative. De plus, parce qu'il y a moins d'obstacles dans le paysage insulaire que dans un territoire forestier, le flux génique tant par les graines que par le pollen entre les populations insulaires et/ou terrestres, est peut-être facilité. Cette migration efficace tendrait à homogénéiser les fréquences alléliques entre les populations. Les îles du lac Duparquet font face à un régime des feux complexe où l'occurrence de feux est plus élevée que sur la

terre ferme et où l'intensité des feux est variable dans le temps (Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991). Dans cette unité de paysage, on retrouve donc une structure d'âge globale plus complexe que sur la terre ferme (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Les structures d'âge complexes de ces populations qui ont subi plusieurs feux, peuvent favoriser le maintien d'une certaine variabilité, puisque les individus s'établissent alors dans une gamme de conditions environnementales, variables dans le temps. Ces facteurs (flux génique et dynamique de populations) peuvent permettre le maintien dans ces petites populations de la plus grande partie de la variabilité génétique observée dans les populations plus grandes. Les populations de l'unité terrestre ont des fréquences alléliques significativement hétérogènes, particulièrement à 2 loci. Ces deux populations sont issues d'épisodes de feux différents où le pool pollinique ayant contribué à la formation des graines de même que les pressions sélectives, particulièrement au moment de l'établissement des individus peuvent avoir été différents, engendrant ces faibles différences. La faible hétérogénéité génétique de ces populations, observée sur de petites distances, pourrait également être due à la dispersion limitée des graines dans l'espace, i.e. près des progéniteurs tués par les feux. Ross et Hawkins (1986) suggèrent que les individus sérotineux ont moins de chance de disperser leurs graines loin d'eux parce que la dispersion est concentrée dans le temps (i.e. lorsque les cônes s'ouvrent suite à un feu).

5. CONCLUSION

L'homogénéité isoenzymatique des quatre populations de pin gris étudiées apparaît être la résultante de l'histoire biogéographique récente et commune des populations ainsi que du flux génique important et efficace entre elles. La faible différenciation observée entre les populations pourrait être le reflet d'une sélection différentielle entre les populations ou encore de phénomènes stochastiques. Les résultats indiquent que les effets de l'insularité et des régimes des feux, tant sélectifs que stochastiques, sont trop faibles pour contrebalancer l'importance du flux génique entre les populations, du moins au niveau de marqueurs isoenzymatiques.