

Les prélèvements affectent-ils la diversité génétique des loups gris ?



INTRODUCTION

Les humains ont récolté des animaux sauvages pendant des millénaires. La science et la gestion active joue un rôle clé pour garantir des prélèvements durables de nombreuses populations d'animaux sauvages à travers le monde (Léopold, Kessler et Cummins, 2018). Beaucoup d'efforts ont été faits pour comprendre comment la récolte affecte les taux vitaux individuels et finalement la démographie des populations (Fryxell, Packer, McCann, Solberg, et Saether, 2010; Jensen, 1996; Mills, 2013; Nichols, Runge, Johnson et Williams, 2007). Récemment, des travaux ont évalué comment la récolte affecte non seulement les traits vitaux (par exemple, la survie, la reproduction), mais aussi des mesures génétiques de santé individuelle et des populations (Allendorf, Angleterre, Luikart, Ritchie et Ryman, 2008; Consuegra, DeLeaniz, Serdio et Verspoor, 2005; Darimont, Fox, Bryan et Reimchen, 2015; Gaggiotti et Vetter, 1999; Hendry, Gotanda et Svensson, 2017; Kuparinen et Festa-Bianchet, 2017; Kuparinen, Hutchings et Waples, 2016; Nabata, Masuda et Takahashi, 2004; Whitehouse et Harley, 2002).

Dans certains cas, la récolte peut réduire la variation génétique **et créer une structure génétique de population au niveau spatial** (Allendorf et al., 2008; Allendorf, Luikart et Aitken, 2013). La récolte ciblant les gros individus peut être fortement sélective conduisant à une taille corporelle réduite et un taux de reproduction précoce dans certaines populations (Jachmann, Berry, & Imae, 1995; Palkovacs, Moritsch, Contolini et Pelletier, 2018; Amant, Sinclair et Hanson, 2007; Therkildsen et al., 2019). Les petites populations peuvent être particulièrement sujet aux effets génétiques négatifs, associés aux prélèvements, en raison de leur petite taille effective de population et intrinsèquement induire une réduction de diversité génétique globale (Allendorf et al., 2013). Beaucoup de populations de carnivores subissent des prélèvements humains, mais les populations de carnivores ont généralement une taille de population effective plus petite que les espèces traditionnellement gérées avec un rendement soutenu comme les ongulés (Frankham, 1995). Ainsi, les populations de carnivores peuvent être particulièrement sensible aux effets démographiques et génétiques potentiellement négatifs liées aux prélèvements (Rick, Moen, Erb et Starsburg, 2017), y compris les impacts sur la structure sociale conduisant à une hybridation indésirable (Bohling & Waits, 2015; Rutledge, White, Row et Patterson, 2012).

Bien que la récolte humaine ait généralement un effet négatif sur la diversité génétique dans de très petites populations de carnivores, il est possible que la récolte puisse augmenter la diversité génétique à plusieurs échelles (Jedrzejewski et al., 2005; Meldrum, 2007). Cela peut être particulièrement vrai pour les carnivores vivant dans des groupes où les possibilités de reproduction sont limitées et généralement monopolisées par quelques individus sur plusieurs saisons de reproduction. **Même de faibles taux de prélèvements pourraient affecter la diversité génétique de ces populations, si les reproducteurs sont d'avantage prélevés et que leur mort facilite l'accès à la reproduction d'individus**

non apparentés. Il est cependant important de considérer l'échelle à laquelle les inférences sont dessinées lors de l'étude des effets des prélèvements sur la diversité génétique des carnivores vivant en groupe. Par exemple, une perte d'allèles privés au sein d'une sous-population peut être concomitante avec une augmentation de diversité allélique à l'échelle méta-population, à mesure que les animaux quittent les sous-populations pour avoir des possibilités de reproduction ailleurs (Vonholdt et al., 2010).

Les loups vivent et se reproduisent en groupes où la reproduction est généralement monopolisée par deux individus (Mech & Boitani, 2003), **donc la taille de la population efficace est une petite fraction de l'abondance totale de la population**. Les loups sont d'excellents disperseurs, et les individus disperseurs comprennent généralement 10% d'une population (Jimenez et al., 2017). Les loups disperseurs quittent généralement leur territoire natal à l'âge de 2-3 ans et voyagent en moyenne sur une distance d'environ 100 km, bien que parfois ils voyagent > 300 km (Jimenez et al., 2017). **La longévité des couples reproducteurs peut varier considérablement et le couple reproducteur typique dure un peu plus de 2 ans** (Ausband, 2019). Les loups en dispersion peuvent créer un nouveau groupe une fois un partenaire trouvé, mais plus communément dans les populations établies, les postes de reproducteurs vacants dans des groupes intacts sont comblés par des loups dispersants ou par des loups au sein du groupe, assumant le rôle de dominant et par la suite la reproduction.

Les loups gris dans les montagnes Rocheuses de l'Idaho, aux USA, fournissent une opportunité idéale pour évaluer les effets de la récolte humaine sur la diversité génétique au fil du temps. Les loups ont été réintroduits au centre de l'Idaho en 1995-1996 à partir de populations existantes adjacentes d'Alberta et de Colombie-Britannique, au Canada (Bangs & Fritts, 1996). En dehors des zones de réintroduction dans le centre de l'Idaho, la récupération des loups dans le nord de l'Idaho a commencé plusieurs années après la réintroduction (vers le début des années 2000) et semble provenir en grande partie de la recolonisation naturelle par les loups des populations de Colombie-Britannique, au Canada (Clendenin, Adams, Waits, & Hohenlohe, 2019). Les loups ont été protégés des prélèvements pendant la période de rétablissement (1995–2009) mais la plupart des cas de mortalité était encore attribuable aux humains (par exemple, mise à mort illégale, collision avec des véhicules, récolte au Canada; Murray et al., 2010). Malgré les sources de mortalité anthropique, la population de loups dans tout l'Idaho s'est rétablie rapidement et la chasse et le piégeage ont commencé en 2009 (Ausband, 2016). Les loups de plusieurs zones d'étude de l'Idaho ont été échantillonnées génétiquement depuis que la récolte a commencé à fournir des données utiles, afin d'évaluer les changements potentiels de diversité génétique en raison des changements de gestion de la population. Les évaluations antérieures de la diversité génétique et du flux génétique dans cette population ont eu lieu avant la récolte (Vonholdt et al., 2008, 2010) et ont eu une forte influence lors des litiges sur la question de supprimer la protection des loups des Montagnes Rocheuses par la Loi sur les espèces en voie de disparition (Hebblewhite, Musiani et Mills, 2010).

Nous avons évalué comment la récolte affecte la diversité génétique et les relations dans une population de loups gris surveillée sur une période de 10 ans. Nous avons émis l'hypothèse que la récolte **(a) réduirait la parenté des individus au sein des groupes d'une sous-population**, mais augmenterait la parenté d'individus entre les groupes d'une sous-population en raison d'une augmentation d'immigration locale, **(b) augmenterait l'hétérozygotie individuelle et la richesse allélique moyenne entre les groupes des sous-populations** et **(c) ajouterait de nouveaux allèles à une sous-population** et **diminuerait le nombre d'allèles privés dans les sous-populations**, en raison d'une augmentation des possibilités de reproduction des individus non apparentés.

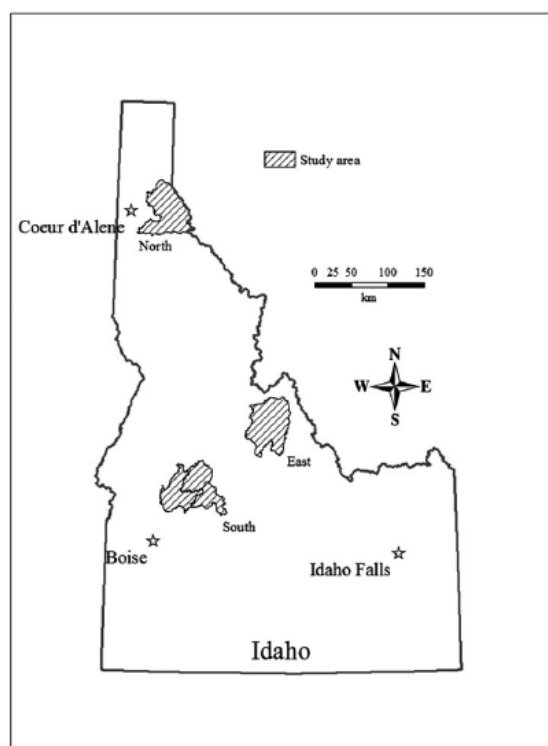


FIGURE 1 Study areas (i.e., subpopulations) in Idaho, USA, where wolves were genetically sampled, 2008-2018

RESULTATS

Nous avons génotypé chaque adulte >1 an dans 5 à 16 meutes, de 2008 à 2018 donnant 629 estimations individuelles d'hétérozygotie, 2107 comparaisons de parenté entre paires d'individus au sein des groupes en sous-populations, 5 898 comparaisons de parenté entre paires d'individus entre groupes de sous-populations et 468 mesures de richesse allélique moyenne à chaque locus dans chaque sous-population. La récolte a été en moyenne de 14,7% par an (intervalle = 0,0 à 27,6).

La récolte n'a pas été associée à une augmentation significative des hétérozygoties mais était associée à une augmentation de parenté des individus entre les groupes ainsi qu'une diminution significative de parenté des individus au sein des groupes (tableau 1). Cependant, l'association entre la récolte et la parenté des individus entre groupes était la seule à avoir un effet biologiquement significatif (Tableau 1). Notre modèle prédit une augmentation de 76% de la parenté des individus entre les groupes, avec des prélèvements de 30%. Le taux de récolte annuelle n'a pas eu d'effet sur la richesse allélique ($\beta = -.001$, SE = 0,004). Bien que la richesse allélique ne diffère pas selon la récolte, les groupes échantillonnés pour la durée de notre étude a perdu 8 allèles et en a gagné 24, auparavant non détectés dans chaque sous-population depuis le début des prélèvements (tableau 2). **Les allèles perdus et gagnés** étaient tous deux à de faible fréquence (0,03 et 0,02, respectivement). Avant le début de la récolte dans les sous-populations de l'Est et du Sud, il y avait 17 et 14 allèles privés, respectivement (x fréquence = 0,09). Neuf ans après le début de la récolte, les sous-populations de l'Est et du Sud contenaient moins d'allèles privés, et ils ont été généralement trouvés à de basses fréquences (fréquence x = 0,06; 11 et 11 allèles privés, respectivement). Il y avait des différences significatives dans la diversité génétique par sous-population avec les loups dans le nord de l'Idaho, ayant en général une hétérozygotie inférieure, une richesse allélique, une parenté plus élevée au sein et entre les groupes que les sous-populations à l'Est et au Sud, ainsi que 12 allèles privés (x fréquence = 0,05; Tableau 2).

TABLE 2 Changes in private alleles before and after harvest in three subpopulations^a of grey wolves (*Canis lupus*), Idaho, USA, 2008-2018

Subpopulation	Private alleles (n) before harvest (2008)	Private alleles (n) after harvest (2018)	Alleles lost (n) since 2008	Alleles gained (n) since 2008
East	17	11	8 (freq. = 0.03)	24 (freq. = 0.02)
North	N/A	12	N/A	N/A
South	14	11	8 (freq. = 0.02)	24 (freq. = 0.03)

^aNorth subpopulation not sampled before harvest.

DISCUSSION

L'impact des prélèvements sur la structure et la diversité génétique génèrent un intérêt croissant en biologie de la conservation et en matière de gestion (Allendorf et al., 2008; Coltman et al., 2003; Hendry et al., 2017; Jedrzejewski et al., 2005; Kuparinen et al., 2016; Kuparinen et Festa-Bianchet, 2017; Pigeon, Festa-Bianchet, Coltman et Pelletier, 2016; Uusi-Heikkilä et al., 2015). Les prélèvements peuvent affecter la diversité génétique, en particulier dans les populations aux possibilités de reproduction limitées et de petites tailles efficaces, tels que les carnivores coopératifs. Les prélèvements peuvent potentiellement créer des vacances de reproducteurs dans ces populations et donc affecter fortement la diversité génétique si de nouveaux migrants rejoignent les groupes. Nous avons constaté que la récolte n'avait aucun effet observé sur l'hétérozygotie des individus et a été associée à un petit effet biologiquement insignifiant ($\beta = -,0003$) sur les valeurs de parenté chez les loups gris. Cependant, les prélèvements ont été positivement associés à une parenté accrue des individus entre les groupes et un gain d'allèles net (+16) pour les groupes dans les sous-populations surveillées depuis le début des prélèvements, bien que le nombre d'allèles privés dans les sous-populations ait diminué.

Évaluer les effets des prélèvements sur la diversité génétique peut être difficile, en partie parce qu'il existe plusieurs mesures de la diversité (p. richesse allélique, hétérozygotie, NB; Clendenin et al., 2020) qui peuvent être affectées selon l'échelle choisie. Chaque mesure de diversité peut être perdue à des rythmes différents et avoir des conséquences écologiques et évolutives dans une population (Allendorf et al., 2013). Par exemple, les espèces prélevées d'une population abondante peuvent afficher des estimations saines de l'hétérozygotie au fil du temps et perdent encore des allèles rares (et peut-être importants) en fonction du trait phénotypique ciblés pendant la récolte (p. ex., robe noire, grande taille du corps). Si la perte d'allèles rares dépasse le taux de mutation sous-jacent, le potentiel évolutif d'une population peut être compromis (Kuparinen et Festa-Bianchet, 2017). Il vaut la peine d'évaluer les résultats qui contrastent apparemment, parce que la structure de la population peut influencer les mesures de la diversité génétique à différentes échelles. Par exemple, nous avons constaté que l'hétérozygotie individuelle observée n'a pas été affecté par les prélèvements. Le nombre d'allèles privés dans les sous-populations, cependant, a diminué, et la relation entre les groupes des sous-populations ont augmenté. Cela suggère que la récolte peut affecter la diversité génétique au niveau du groupe et de la population, alors que ses effets demeurent moins visibles au niveau individuel, étant donné la taille de la population étudiée. Dans l'ensemble, nous avons estimé plusieurs mesures de la diversité génétique chez les loups et avons constaté que les populations de notre étude avaient des valeurs relativement élevées sur une gamme de paramètres génétiques. Alors que les prélèvements semblent augmenter la relation entre les groupes, l'hétérozygotie des allèles demeure élevée et des nouveaux allèles continuent à apparaître dans nos populations d'étude.

En plus de démêler plusieurs mesures de diversité génétique, les inférences sur l'effet des prélèvements sur la diversité sont également en fonction de la taille de la population et du potentiel d'immigration. La population de loups de l'Idaho est robuste et adjacente à de grandes populations voisines dans l'ouest des États-Unis ainsi que du Canada. Basé sur des augmentations, bien que très faibles, parmi les nouveaux allèles hétérozygotes, il semble que les vacances de reproduction soient assurées par des loups indépendants. Nous avons documenté plusieurs exemples d'immigration et de flux génétique consécutif au cours de notre étude (Ausband, Mitchell, Stansbury, Stenglein et Waits,

2017; Stansbury, Ausband, Zager, Mack et Waits, 2016) et des travaux récents évaluant la structure génétique ont également trouvé des preuves de flux de gènes parmi nos sous-populations (Clendenin et al., 2019). Rutledge et coll. (2010) ont trouvé des résultats similaires dans le parc Algonquin; pendant les prélèvements, les groupes étaient plus susceptibles de contenir des individus non apparentés que lorsque la récolte était absente. Nos résultats suggèrent que la récolte a créé des opportunités pour les loups non apparentés pour entrer dans des groupes et se reproduire, même si des travaux antérieurs dans deux de nos zones d'étude (est et sud) jusqu'en 2015 n'ont pas trouvé d'augmentation de renouvellement de reproducteurs après récolte. Nous notons cependant, que nous avons également inclus des individus d'une troisième population ici (nord) comme plusieurs années de données supplémentaires de toutes les zones d'étude. De plus, nous avons évalué les paramètres de diversité génétique, et bien que les travaux antérieurs (Ausband, 2016) ont mesuré le renouvellement (turnover) des reproducteurs, ils n'ont pas évalué les conséquences génétiques de ce renouvellement.

Des efforts ont été faits pour capturer et relâcher les loups dans Idaho (nos sous-populations de l'Est et du Sud) qui étaient génétiquement divers (Bangs & Fritts, 1996), et les loups du centre de l'Idaho ont des estimations relativement élevées d'hétérozygotie individuelle (0,76, SD = 0,10) 25 ans après la réintroduction. Les loups qui recolonisent naturellement le nord de l'Idaho montrent une hétérozygotie plus faible que celles du centre de l'Idaho, mais il est encore assez élevé (0,71, SD = 0,09). Il est possible que les effets des prélèvements puissent augmenter la diversité génétique à l'échelle locale tout en le diminuant simultanément à grande échelle, si les sous-populations deviennent plus similaires au fil du temps, en raison de l'augmentation de l'immigration et des possibilités de reproduction. Cependant, la récolte, aux taux que nous avons observés, n'a que sensiblement affecté l'hétérozygotie observée ou la richesse allélique des loups en trois sous-populations sur une vaste zone. En effet, l'hétérozygotie que nous avons observée lors de notre étude (0,76) est plus élevée que celle des loups fondateurs réintroduits à l'origine au centre de l'Idaho, bien que provenant de différents loci (0,70; Vonholdt et al., 2010). Des taux de récolte très élevés ou une récolte qui cible de manière disproportionnée les reproducteurs peut affecter assez fortement l'hétérozygotie (Allendorf et al., 2013; Larson, Jameson, Etnier, Fleming et Bentzen, 2002; Maison Blanche & Harley, 2002), mais nous ne l'avons pas observé lors de notre étude.

Bien que les prélèvements n'aient pas été associés à une réduction de parenté des individus au sein des groupes, telle que montré dans d'autres études (Rutledge et al., 2010), la récolte était associée à une augmentation de parenté des individus entre les groupes des sous-populations et une baisse du nombre d'allèles privés dans les sous-populations. Ces résultats suggèrent que la récolte peut avoir créé des opportunités pour que les loups immigrer dans des groupes voisins et se reproduisent, augmentant les liens entre les groupes au fil du temps. Bien que les allèles puissent ont été perdus simplement en raison de la dérive génétique, notre affirmation selon laquelle la récolte a joué un rôle dans les modèles de diversité allélique est étayé par notre découverte des 24 allèles précédemment non détectés, sont maintenant présents (bien qu'à une faible fréquence) dans les groupes de loups surveillés depuis le début de la récolte. Naturellement, la mutation survenant dans les microsatellites peut créer de nouveaux allèles même en l'absence d'animaux se déplaçant entre les groupes, mais les taux de mutation ($1,1 \times 10^{-2}$ à $3,9 \times 10^{-3}$; Francisco, Langston, Mellersh, Neal, Et Ostrander, 1996; Irion et al., 2003; Lingaas et al., 1997) sont susceptible d'être relativement faible par rapport au taux d'afflux de nouveaux allèles issus d'immigration. Les prélèvements peuvent être sélectifs pour certains traits phénotypiques, comme cela a été documenté pour de nombreuses espèces prélevées (Haldane, 1942; Hengeveld et Festa-Bianchet, 2011; Jachmann et al., 1995), mais il a également été suggéré que la récolte de grands mammifères n'est pas toujours une force de sélection directionnelle forte (Mysterud, 2011). Actuellement, je ne sais pas si la récolte est sélective pour certains caractères phénotypiques. Nous avons mesuré la richesse allélique au niveau des loci neutres (c'est-à-dire ceux non sous-sélectionnés), ainsi tout effet potentiel de la récolte sur les allèles qui se manifestent dans des phénotypes souhaitables (par exemple, grande taille corporelle, couleur de la robe noire) serait passé inaperçu.

Des loups qui ont recolonisé le nord de l'Idaho en grande partie grâce à leur dispersion naturelle depuis les populations voisines de la Colombie-Britannique avaient une hétérozygotie individuelle, une richesse allélique plus étroitement liées les uns aux autres à la fois au sein et entre les groupes, que les loups dans les populations réintroduites du centre de l'Idaho. Nous soupçonnons cela parce que la recolonisation naturelle dans le nord de l'Idaho s'est produite ces 15 dernières années et a probablement été initiée par un petit nombre d'individus fondateurs, alors que les loups réintroduits dans le centre de l'Idaho il y a 25 ans, étaient composés de 35 individus appartenant à plusieurs meutes différentes, originaires d'Alberta et de Colombie-Britannique, au Canada (Bangs & Fritts, 1996). Nous postulons que les loups du nord de l'Idaho présenteront une diversité génétique comparable à celle du centre de l'Idaho dans plusieurs générations, alors que les loups se dispersent dans la région depuis les populations du Montana et de la Colombie-Britannique.

Nous avons utilisé une expérience naturelle (avant et après prélèvements) et une étude de 10 ans, pour ajouter une évaluation empirique précieuse des effets de la récolte sur la génétique d'un carnivore social. Les prélèvements peuvent affecter la dynamique du système de reproduction et donc le flux génétique, les relations et la diversité des loups. Les taux de prélèvements que nous avons observés ont entraîné une légère augmentation de la diversité, tout en augmentant la relation des individus entre groupes des sous-populations. Une diversité génétique accrue est généralement associée à une meilleure « fitness », et on pourrait soutenir que certains niveaux de récolte puissent augmenter la taille effective de la population et la « fitness » par rapport aux populations non prélevées, d'abondance similaire et de faible propension à l'hybridation interspécifique. Nos inférences soulignent l'importance d'évaluer les effets de la récolte dans une variété d'espèces et de systèmes d'étude et sont plus applicables à des populations robustes ($\geq 1\ 000$ individus) de carnivores sociaux avec des capacités de dispersion sur de longues distances et peu de barrières paysagères à la dispersion.