

Structure de la population et dispersion des loups dans les montagnes Rocheuses Canadiennes



Journal of Mammalogy Advance Access published February 17, 2016

Journal of Mammalogy, xx(x):1–13, 2016
DOI:10.1093/jmammal/gyw015



Population structure and dispersal of wolves in the Canadian Rocky Mountains

CATHERINE I. CULLINGHAM,* CONRAD D. THIESSEN, ANDREW E. DEROCHE, PAUL C. PAQUET, JOSHUA M. MILLER, JILL A. HAMILTON, AND DAVID W. COLTMAN

Résumé

Dans les montagnes rocheuses Canadiennes, les loups gris (*Canis lupus*) ont subi des contractions et des expansions de leurs aire de répartition, qui peuvent grandement affecter la stabilité des meutes ainsi que la structure de la population. De plus, cette zone a un paysage très hétérogène, qui peut constituer des barrières à la dispersion. Pour comprendre les facteurs affectant la structure des meutes et le flux de gènes, à grande échelle à travers les montagnes Rocheuses, nous avons examiné leurs structures génétiques, en utilisant 1,981 échantillons non invasifs ou invasifs. Nous avons échantillonné plus de 44 meutes en Alberta et en Colombie-Britannique et, à partir de ces derniers, avons identifié 540 individus sur la base de 12 microsatellites. **La parenté des individus au sein des meutes était plus élevée qu'entre les meutes, et la parenté des femelles était plus grande que celle des mâles, ce qui suggère une forte structure philopatrise féminine.** La corrélation au sein des meutes, était plus grande à proximité des routes principales, ce qui suggère une diminution de la dispersion depuis la meute natale à proximité des routes. Dans la zone d'étude, 2 grappes génétiques significativement différenciées ont été identifiées, correspondant à une séparation nord / sud. La distance de couverture terrestre était un corrélant significatif pour 2 des 4 mesures de distance génétiques, où les meutes au nord se trouvaient dans des zones de forêt dense de conifères, tandis que les meutes au sud se trouvaient principalement dans une forêt de conifères ouverte. Ces différences d'occupation de sol (*landcover*) suggèrent un lien avec le milieu de naissance ou la distribution des proies. Une étude à grande échelle de la dynamique des meutes dans cette distribution continue, avec estimateurs à grande échelle de la structure de la population, met en évidence différents **moteurs** de flux génétique au sein de la meute et de la population.

INTRODUCTION

Les populations peuvent être génétiquement structurées à différentes échelles, allant du local (Brouat et al. 2003 ; Colman et al. 2003 ; Bouzat et Johnson 2004) au régional (Cegelski et al. 2003 ; Eriksson et coll. 2004) au continental (Kyle et Strobeck 2001 ; Geffen et coll. 2004 ; de Barro 2005). Les processus qui se produisent à ces différentes échelles, affectant la structure génétique, comprennent la **dynamique des populations**, comme la **colonisation** (Excoffier et Ray 2008), **l'organisation sociale** (Lehman et al. 1992 ; Pope 1992 ; Girman et coll. 1997 ; Støen et coll. 2005) et / ou les **limites de dispersion** (Wright 1943 ; Rousset 1997). De plus, d'autres facteurs peuvent également engendrer une structure génétique, et ceux-ci peuvent inclure **l'affinité de l'habitat** (Sacks et al. 2004), **les barrières physiques naturelles** (Keyghobadi et coll. 1999 ; Carmichael et coll. 2001 ; Hyung Eo et coll. 2002 ; Walker et coll. 2003 ; Worley et coll. 2004), **les barrières anthropiques** (Epps et al. 2005 ; Proctor et al. 2005), **la spécialisation des proies** (Carmichael et al. 2001 ; Pilot et al. 2006 ; Musiani et al. 2007 ; Muñoz-Fuentes et coll. 2009) et **les variations climatiques** (Geffen et coll. 2004 ; Pilot et coll. 2006). Pour les espèces distribuées en continu, la structure génétique apparaît à l'échelle à laquelle ces facteurs influencent la dispersion et finalement le **flux génétique**.

Les loups gris (*Canis lupus*) ont une distribution presque continue en Amérique du Nord, représentant la plus grande aire de répartition historique, parmi les mammifères terrestres. Cependant, la persécution humaine et la perte d'habitat a conduit à une réduction considérable au sud du Canada et à travers les États-Unis contigus (Musiani et Paquet 2004, et les références y figurant). Plus récemment, les attitudes envers les loups ont changé, ce qui a permis aux loups de recoloniser les zones autrefois occupées (Fritts et Carbyn 1995). Un exemple concret, concerne les loups des Montagnes Rocheuses Canadiennes. Cette population a connu une stochasticité démographique considérable, où de multiples disparitions et événements de recolonisation se sont produits (Cowan 1947 ; Gunson 1983). La dernière recolonisation est assez récente, lorsque les animaux du nord de l'Alberta et de la Colombie-Britannique ont recolonisé le sud des montagnes rocheuses Canadiennes après leur disparition au cours des années 1950 (Hayes et Gunson 1995). La recolonisation de cette zone, peut entraîner des goulots d'étranglement génétiques, conduisant potentiellement à une population structurée. Cependant, la capacité des loups à se disperser sur de longues distances (Ballard et al. 1983 ; Fritts 1983 ; Gese et Mech 1991 ; Boyd et Pletscher 1999 ; Wabakken et coll. 2001 ; Canigila et coll. 2014) peut réduire le potentiel de développement de la structure génétique.

La structure de la population peut également être influencée par les caractéristiques du paysage. Par exemple, la région frontalière de l'Alberta et la Colombie-Britannique est traversée par une montagne de hautes altitudes qui peut présenter une barrière à la dispersion, entraînant des sous-populations en raison d'une réduction de flux génétique (Slatkin 1987 ; Hewitt 1996 ; Shafer et coll. 2010). Des études sur les loups gris ont également décrit la structure génétique liée au climat (Geffen et al. 2004) et de l'habitat en raison de la spécialisation des proies (Musiani et al. 2007 ; Muñoz-Fuentes et coll. 2009 ; Stronen et coll. 2014). Finalement, les loups ont tendance à éviter les routes à fort trafic et les zones de perturbation humaine (Jensen et al. 1986 ; Mech et al. 1988 ; Oakleaf et al. 2006), par conséquent, la dispersion peut être faible en association de ces caractéristiques, donnant lieu à des sous-populations génétiquement différenciées.

Compte tenu de ce système potentiellement complexe, nous avons utilisé des méthodes non invasives, pour échantillonner le matériel génétique d'un grand nombre de loups dans les montagnes rocheuses Canadiennes. L'échantillonnage au niveau de la meute et du paysage, nous a permis de traiter les impacts sur la structure aux deux échelles. En utilisant l'analyse microsatellite, nous avons examiné la relation entre les meutes pour identifier les facteurs extrinsèques qui peuvent influencer la dynamique de la meute, où nous supposons qu'une forte relation avec le groupe, indique des zones stables de meutes structurées (Jedrzejewski et al. 2005 ; Vonholdt et al. 2008 ; Rutledge et coll. 2010). Nous avons ensuite utilisé une méthode a posteriori, pour déterminer le nombre de groupes génétiques dans la zone et pour informer une approche génétique du paysage, afin d'examiner si les mêmes facteurs extrinsèques étaient liés au flux génétique à grande échelle.

Zone d'étude

La zone d'étude couvrait environ 145 000 km² (en comparaison : les Écrins = 918 km²) chevauchant la fracture continentale le long des Montagnes Rocheuses de la Colombie-Britannique et de l'Alberta (figure 1). La région est dominée par des chaînes de montagnes escarpées, coupées en deux par 3 cols est-ouest et des fonds de vallée larges et plats alignés au sud - du sud-est au nord-nord-ouest. Trois grandes autoroutes est-ouest (Autoroutes 1, 3 et 16) et les voies ferrées associées, suivent les grands passages à travers les parties nord, centrale et sud de la zone d'étude. Cette zone comprend plusieurs zones protégées nationales et provinciales.

RESULTATS

Les génotypes ont été appelés pour 2 081 échantillons. Toutefois, nous avons retiré 789 échantillons et 1 locus (PEZ8) de l'analyse, en raison d'une mauvaise amplification. Les échantillons restants (n = 1 192) ont été utilisés pour former des génotypes de consensus individuels. D'avantage d'échantillons avaient 12 génotypes de locus complets (76%) et ceux dont les génotypes avaient une amplification <12 locis, avaient 3,2% de données manquantes. Les taux de réussite moyens variaient selon les types

d'échantillons, avec du tissu musculaire fournissant 10,7 locus typés / extraction (SE = 0,25, n = 348) et le sang 10,5 locus amplifiés / extraction (SE = 0,27, n = 254). Les échantillons de muscles et de sang ont nettement mieux été amplifiés que les poils (X = 7,1 locus / extraction, SE = 0,25, n = 452 ; Mann – Whitney U : P < 0,001), qui se sont nettement mieux amplifiés que les crottes (X = 4,0, SE = 0,15, n = 927 ; Mann – Whitney U : P < 0,001). Cependant, les crottes stockées dans de l'éthanol à 100% (X = 6,5 locus / extraction, SE = 1,00, n = 25) n'ont pas été différemment amplifiées que les poils (Mann– Whitney U : P = 0,77), mais mieux que les crottes conservées à -20°C (X = 3,9, SE = 0,16, n = 902 ; Mann – Whitney U : P = 0,004). L'hétérozygoté attendue par locus variait de 0,167 à 0,887, avec une plage de 2 (FH2834) à 20 (FH3313) allèles par locus (tableau 1). Le locus FH3313 a été retiré de l'analyse, car il était significativement hors de HWE avec une F_{IS} élevée, et a été identifié dans Micro-Checker, comme ayant des allèles nuls. Seulement 1 autre locus (FEZ6) était significativement hors de HWE, sur la base de niveau nominal ajusté (pour $\alpha = 0,05$). Un déséquilibre de liaison a été détecté dans 45 des 66 paires de locus, au niveau nominal (5%), mais aucun au niveau nominal ajusté de 1%. Onze locus ont été utilisés pour les analyses restantes.

Les 6 locus les moins variables ont fourni un PID_{random} de $1,13 \times 10^{-4}$ et un PID_{sib} de $1,92 \times 10^{-2}$. Nous avons exclu les échantillons avec un $PID_{sib} > 1 \times 10^{-3}$ des analyses ultérieures. À partir des 1192 échantillons, nous avons identifié 526 loups individuels (n = 96 à partir d'échantillons non invasifs). Le sex-ratio était de 247 femelles : 279 mâles (0,89 : 1).

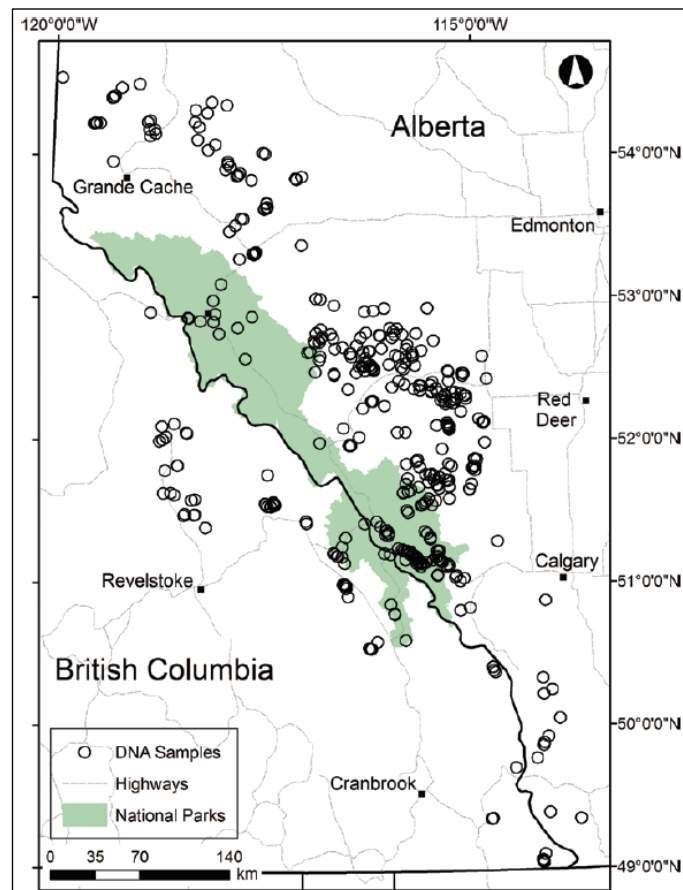


Fig. 1. - Zone d'étude dans les Rocheuses canadiennes avec emplacements d'échantillons d'ADN de loup (cercles noirs).

Relation

La relation moyenne au sein des meutes (0,304) avait une relation significativement plus élevée que la moyenne entre les meutes ($-0,009$; $t_{1,620} = -45,29$, $P < 2,2 \cdot 10^{-16}$). De plus, la parenté moyenne des femelles dans les meutes était plus élevée que celle des mâles (0,328, 0,280, respectivement ; ANOVA $P = 0,015$). Les relations parmi les meutes étaient très hétérogènes ; par conséquent, nous avons examiné les facteurs extrinsèques qui peuvent aider à expliquer cette variation. À travers les 27 variables, 7 étaient

fortement corrélées et supprimées (longitude, altitude, neige, exposition, résineux denses, conifères clairsemés et à feuilles larges clairsemées). Les variables restantes étaient retenues pour la sélection du modèle AIC. En suivant en avant et en arrière la sélection du modèle, 8 variables ont été retenues dans le modèle ($R^2 = 0,314$, $P = 0,005$; tableau 3) ; cependant, seule la distance aux routes et la pente étaient significatives ($P = 0,012$, $P = 0,012$, respectivement), tandis que l'eau et la végétation étaient presque significatives ($P = 0,090$, $P = 0,097$, respectivement). Nous avons comparé ce modèle, avec 4 modèles supplémentaires : **mod1** : distance à la route + pente, **mod2** : mod1 + interaction, **mod3** : distance à la route + pente + eau + végétation et **mod4** : mod 3 + interactions de toutes les variables. D'après les AIC, le mod2 était le meilleur, avec un poids AIC de 0,60, ce modèle expliquait 19% de la variation de la relation avec les valeurs des meutes ($P = 0,009$; Tableau 4), le 2^{ème} meilleur modèle, mod1, avait un poids de 0,25, indiquant que la distance à la route et la pente étaient des déterminants importants de la relation avec la meute (Fig.2 ; Soutenir Information S2).

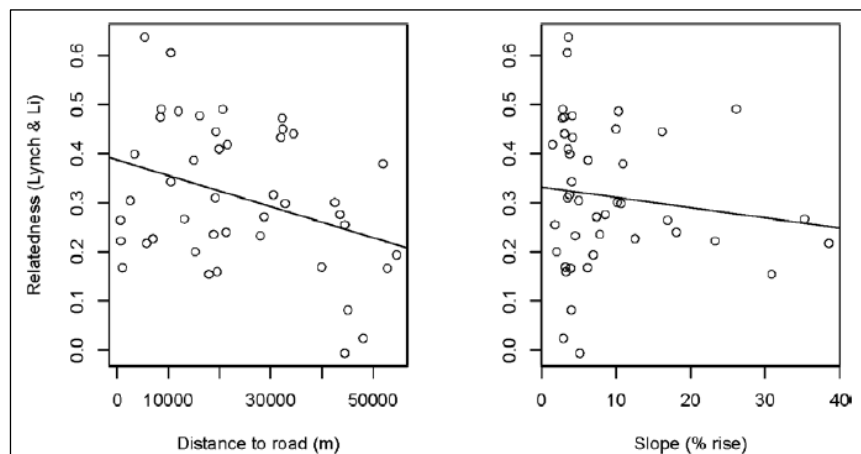


Fig. 2. - Tracés de relation (Lynch et Li) avec des droites de régression par rapport aux 2 prédicteurs les plus importants, la distance aux routes (m) et la pente (pourcentage de montée)

Structure de la population

Le nombre le plus probable de grappes était de 2, avec $\Delta K = 53,92$. L'utilisation d'un seuil de valeur q d'affectation de 0,7, 194 individus ont été affectés au 1^{er} cluster, 148 individus ont été attribué au 2^{ème} groupe (ci-après dénommés respectivement les populations « nord » et « sud »), et 184 individus n'étaient pas affectés. L'attribution moyenne de la meute peut être visualisé sur la figure 3. Les grappes étaient significativement différenciées ($F_{ST} = 0,155$, $P < 0,0001$) et la valeur de la variance expliquée par les 2 clusters basés sur AMOVA était de 2,69%, tandis que 12,81% étaient dans les meutes, et le reste était parmi les individus.

Nous n'avons trouvé aucune relation entre le nord et l'hétérozygotie ($P = 0,836$), la richesse allélique ($P = 0,862$), ou le nombre d'allèles ($P = 0,489$). Le modèle d'hétérozygotie sur le paysage était très hétérogène (Informations complémentaires S3).

Effets du paysage

Nous avons estimé la matrice de dissemblance Bray-Curtis (DBC), la relation (R_{xy}) F_{ST} et la valeur des matrices q (Q_{xy}) pour tester la relation entre paysage et différenciation génétique. Nous avons examiné **6 modèles** : isolement par distance, distances de l'occupation du sol et 4 modèles de résistance : perturbations humaines, élévation, pente et habitat. La variance de Q_{xy} pour la moyenne de la meute était faible et variait de $0,125 \times 10^{-5}$ à $5,80 \times 10^{-5}$, ce qui indique que les individus dans les meutes sont assignés au même cluster pour la majorité des meutes. Aucun des modèles n'expliquent une quelconque variation de la matrice de distance F_{ST} (Tableau 2). Pour les autres distances génétiques, le modèle plus cohérent était le modèle de distance de l'occupation du sol et le modèle nul (isolement par la distance). Les distances de l'occupation du sol expliquaient une grande partie de la variation des distances Q_{xy} ($R^2 = 0,189$, $P = 0,0001$), et une proportion significative pour la matrice DBC ($R^2 = 0,035$, $P = 0,014$), alors que le modèle nul expliquait une proportion significative pour R_{xy} et Q_{xy} ($R^2 = 0,055$, $P =$

0,002 ; $R^2 = 0,100$, $P = 0,001$, respectivement). Des modèles de résistance de CIRCUITSCAPE, seule la résistance du modèle de l'habitat, expliquait une part importante de la distance DBC ($R^2 = 0,092$, $P = 0,01$). Il n'y avait plus que pour la matrice Q_{xy} qu'une matrice concurrente (isolement par la distance et couverture terrestre), lorsqu'ils sont combinés, ils expliquent tous deux une proportion de la variance de distance génétique ($R^2 = 0,230$, $P = 0,001$). À l'aide de « mantels partiels », la corrélation de l'occupation du sol avec la distance Q_{xy} était $r = 0,381$ ($P = 0,001$) après élimination des effets de la distance géographique et $r = 0,226$ ($P = 0,001$) pour la distance géographique après avoir supprimé les effets de l'occupation du sol. La voie du flux génétique, basée sur la théorie des circuits, a accusé le modèle de résistance nulle (isolation par distance) (Fig. 3). La parcelle PCA des meutes met en évidence les forêts ouvertes et denses de conifères comme variables principales, déterminant les distances de l'occupation du sol parmi les meutes (informations de support S4).

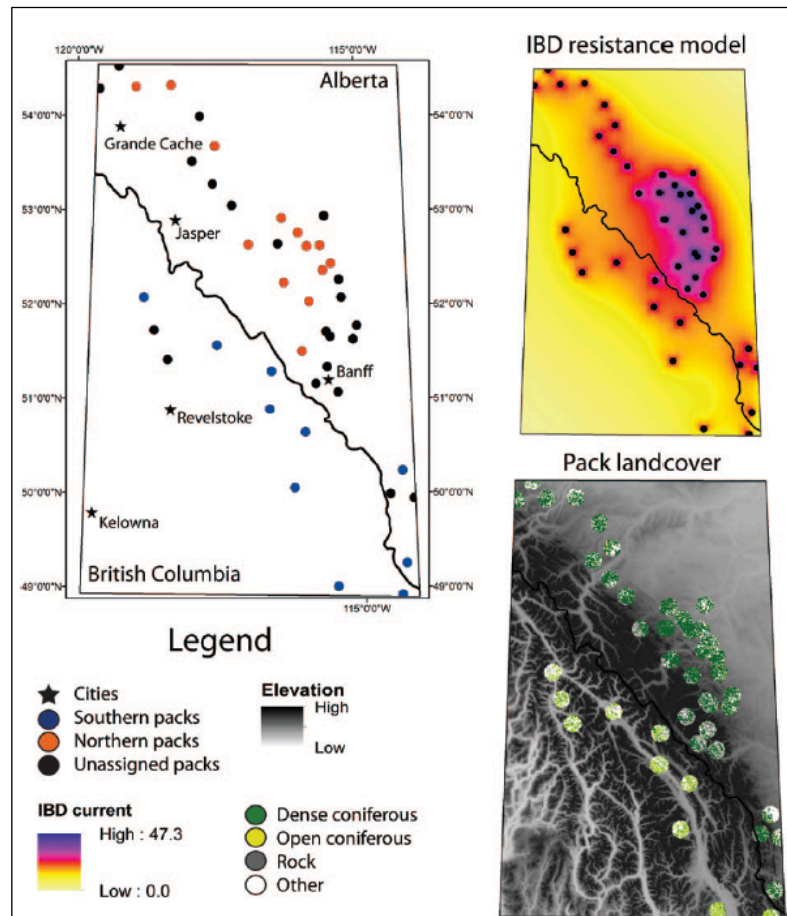


Fig. 3. Le grand panneau indique l'affectation des meutes en fonction des valeurs q de STRUCTURE dans la zone des meutes de loups échantillonnées. Les meutes incluent dans l'analyse CIRCUITSCAPE ($n \geq 4$) sont indiquées sur tous les panneaux de la carte. La carte actuelle pour la surface nulle d'isolement par distance (IBD) indique les voies probables de dispersion, tandis que la carte de la couverture terrestre identifie les différences de composition entre les meutes du nord et du sud.

DISCUSSION

Nous avons également trouvé des liens significatifs au niveau de la meute, comme la **philopatrie des femelles**, suggérant une structuration traditionnelle du groupe. Nous avons constaté que la relation intra-meute variait à travers le paysage, où la distance aux routes principales et la pente avaient une influence importante. La parenté était plus élevée près des routes, avec un terrain moins raide (Fig. 2 ; Informations complémentaires S2). **À grande échelle, nous avons identifié 2 grappes génétiques correspondant à une séparation nord / sud.** Cette structure était liée aux différences de couverture forestière entre le nord et le sud, où les meutes au nord, étaient majoritairement dans des forêts denses de conifères, tandis que les meutes du sud se trouvaient dans forêts de conifères ouvertes (Fig. 3). Cette

association avec la couverture forestière, pourrait être le résultat de la répartition des proies et / ou des affinités avec l'habitat natal.

La relation parentale au sein des meutes, est importante car les membres coopèrent pour élever les jeunes, chasser les proies et défendre leur territoire (Mech 1970 ; Mech et Boitani 2003 ; Silk 2007). Dans les zones à forte mortalité, la structure de la meute est souvent perturbée et peut entraîner de faibles relations au sein du groupe (Grewal et al. 2004 ; Jedrzejewski et al. 2005 ; Rutledge et coll. 2010). **Malgré l'histoire démographique des loups dans notre zone d'étude et les modes de gestion spatialement hétérogène (les loups sont protégés dans les parcs, mais chassés ou piégés ailleurs), nous avons trouvé des preuves d'une structure de meute stable, où la parenté au sein des meutes était supérieure à la parenté entre les meutes** (Mech et Boitani 2003 ; Jedrzejewski et al. 2005). Bien qu'il s'agisse de la tendance générale dans la zone d'étude, il y avait une variation de parenté au sein de la meute, allant de 0,00 à 0,64. Par conséquent, nous voulions identifier les facteurs susceptibles d'influencer la structure du groupe. **Les études explorant les facteurs affectant la structure de meute ont identifié la gestion et la biomasse des proies, comme étant des moteurs importants** (Jedrzejewski et al. 2005), mais nous voulions aussi, identifier si les caractéristiques du paysage influençaient la dynamique de la meute. En examinant la couverture forestière, le terrain et les caractéristiques humaines, nous avons constaté que le **facteur explicatif** le plus important pour la relation entre les meutes, était la distance aux routes principales, qui a augmenté avec leur proximité. C'était une découverte surprenante, parce que les études ont montré que les loups ont tendance à éviter les zones avec des densités de routes élevées (Mladenoff et al. 1995, 1999 ; Gurarie et coll. 2011 ; Kaartinen et coll. 2015). Nous proposons 2 explications possibles pour notre découverte. Premièrement, si les proies utilisent les routes comme corridor pour se disperser ou s'alimenter, alors les meutes situées près des routes, peuvent avoir un meilleur accès aux proies et donc élever plus de jeunes (Jedrzejewski et al. 2005). Malheureusement, nous n'avons pas d'informations sur la biomasse des proies, pour notre région, et nous n'avons pas pu tester cette hypothèse. **Alternativement, une parenté plus élevée à proximité des routes peut être associée au risque de mortalité perçu de disperser, qui pourrait encourager la progéniture à rester comme aides.** Nous avons également constaté que la **pente** était un facteur. Cependant, la relation avec la meute augmentait avec une pente décroissante ; cette relation était principalement conduite par quelques meutes dans des zones escarpées, avec une majorité de meutes échantillonnées dans des zones avec peu ou pas de pente (Fig. 2).

Chez les espèces où les distances de dispersion sont égales ou supérieures à la taille de la zone échantillonnée, des sous-populations distinctes sont plus susceptibles de se produire, en raison d'obstacles à la dispersion, plutôt que les distances géographiques. Notre zone d'étude englobe les limites supérieures des distances de dispersion des loups, mais nous avons tout de même identifié 2 sous-populations. Cette structure observée n'était probablement pas le résultat de l'expansion de l'aire de répartition des années 1950 (Hayes et Gunson 1995), comme nous n'avons pas trouvé de relation caractéristique, entre la diversité génétique et la géographie, qui ait pu se produire après la colonisation (Informations complémentaires S3 ; Bernatchez et Wilson 1998 ; Excoffier et Ray 2008). Au contraire, la structure suggère certaines combinaisons de facteurs paysagers, susceptibles d'affecter la structure de la population. En utilisant la littérature disponible, nous avons développé un certain nombre de modèles, qui pourrait expliquer la structure génétique de la population observée.

Avec la **génétique du paysage**, il peut y avoir une incertitude dans l'identification des facteurs importants qui limitent la dispersion. Nous avons trouvé des accords limités entre nos différents modèles et les distances génétiques pour comprendre les mouvements au niveau de la population. Pour commencer, aucun des modèles expliquent la variance de la F_{ST} . Nous avons inclus cette mesure, car souvent utilisée en génétique du paysage (par exemple, Balkenhol et al. 2009 ; Emaresi et coll. 2011 ; Paulson et Martin 2014 ; Emel et Storfer 2015), mais c'est une statistique récapitulative qui **est influencée par de nombreux facteurs** et peut donc ne pas mettre en évidence les effets de flux de gènes (Pearce et Crandall 2004 ; Epperson 2007). Par ailleurs, elle est influencée par l'estimation précise des fréquences alléliques, et dans notre cas, certaines meutes peuvent ne pas avoir été suffisamment

échantillonnées, pour obtenir des estimations précises. Un seul modèle de résistance était un prédicteur significatif de la distance génétique (lien ~ résistance de l'habitat), tandis que le modèle nul (isolement par la distance) et la distance de l'occupation du sol, étaient des prédicteurs importants pour 2 des 4 distances génétiques. La distance vis-à-vis de l'occupation du sol, était également un meilleur prédicteur dans tous les modèles, **et suggère que les mouvements des loups ne sont pas limités par certains habitats** ; plutôt, la sélection de l'habitat contribue à stimuler la structure de la population (Haddad et Tewksbury 2005).

L'**isolement par la distance** était attendu, et il a été observé pour un certain nombre d'études sur le loup, dans différents domaines (Forbes et Boyd 1997 ; Vilà et coll. 1999 ; Carmichael et coll. 2001). L'importance de l'occupation du sol a également été mise en évidence (Oakleaf et al. 2006 ; Musiani et coll. 2007 ; Muñoz-Fuentes et coll. 2009 ; Stronen et coll. 2014). Dans notre région, nous avons trouvé que les meutes au nord, étaient couvertes de forêts de conifères denses, alors que celles du sud étaient associées avec des forêts de conifères ouverte. Une association avec l'habitat peut exister si les loups dirigent leurs mouvements pour assurer l'accès aux espèces proies, résultant en une structure génétique liée à l'habitat primaire des espèces proies (Musiani et al. 2007 ; Muñoz-Fuentes et al. 2009 ; Stronen et coll. 2014). **Alternativement, l'association avec l'habitat peut provenir de la fidélité au milieu de naissance, où les individus sont moins susceptibles de se disperser dans un habitat inconnu** (Sacks et al. 2004 ; Timbres et Swaisgood 2007). Fait intéressant, ni l'élévation ni la pente, ne semblaient avoir un effet sur la structure, malgré l'attente d'un effet, étant donné que la topographie accidentée est un habitat inapproprié et difficile pour se déplacer. Par conséquent, les loups en dispersion, profitent peut-être des cols de montagne pour contrer les effets possibles du relief et de l'altitude.

L'échantillonnage génétique des loups se produit fréquemment à une petite échelle (par exemple, Lehman et al. 1992 ; Lucchini et al. 2002 ; Creel et coll. 2003) lorsque des données sur la taille de la meute et la démographie existent, ou à une plus grande échelle, lorsque des emplacements d'échantillonnage largement espacés, sont pris en compte, sans connaissance des relations génétiques entre les populations (par exemple, Forbes et Boyd 1997 ; Geffen et al. 2004). Notre étude montre l'intérêt de collecter des échantillons sur la gamme d'individus distribués en continu, plutôt qu'un échantillonnage à partir d'emplacements distincts et largement séparés. Par exemple, la structure génétique du loup a été examinée au Montana et les Rocheuses à partir de 4 endroits (dont 3 couverts dans notre étude — Boyd 1997 ; Forbes et Boyd 1997). Ils ont trouvé une distance génétique entre toutes les populations sur une plage de 4500 km, alors que nous avons trouvé un isolement par la distance et la preuve d'une structure génétique faible. Sur une plus grande échelle, aucun effet de la distance sur la différenciation génétique n'a été trouvé pour les loups, dans toute l'Amérique du Nord (Roy et al. 1994). Ces deux études ont utilisé des échantillons prélevés sur des régions, qui peuvent avoir représenté des groupes familiaux. Si les « populations » qu'ils ont échantillonnées comprenaient des individus hautement apparentés, alors la différenciation génétique entre leurs populations serait erronément élevée. Notre échantillon de meutes contigus sur une grande distance géographique a permis l'examen des effets de l'isolement par la distance et les effets de l'habitat sur la zone d'étude, ainsi que des informations sur les facteurs influençant la stabilité de la meute.

Compte tenu de la stochasticité démographique que la population de loups a connu dans ce domaine et la forte hétérogénéité du paysage, il est intéressant de noter que le motif principal observé était l'isolement par la distance et une association avec l'occupation du sol. **Cela suggère que ces populations de loups étaient assez résilientes aux grandes fluctuations démographiques.** C'était mis en évidence plus loin par notre découverte d'une structure de meute stable et un manque de signature génétique de l'expansion récente. En outre, le modèle de flux de gènes, n'a pas été affecté de manière détectable par les caractéristiques linéaires humaines ou la topographie accidentée de la chaîne des rocheuses Canadiennes. Ensemble, ces éléments indiquent une population saine de cet important carnivore prédateur, où il y a des preuves d'une structure de meute stable, d'une connectivité et diversité génétique élevée.