

Les barrières climatiques et d'habitat à la dispersion des loups gris très mobiles

Molecular Ecology (2004) 13, 2481–2490

doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02244.x

Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf

ELI GEFFEN,* MARTI J. ANDERSON† and ROBERT K. WAYNE‡

*Institute for Nature Conservation Research Tel Aviv University Tel Aviv 69978 Israel, †Department of Statistics, University of Auckland, Private Bag 92019, Auckland, New Zealand, ‡Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, 621 Charles E. Young Drive, Los Angeles, CA 90095–1606, USA

Résumé

Nous avons réanalysé les données publiées afin d'évaluer si le climat et l'habitat constituent des obstacles à la dispersion d'un des mammifères les plus mobiles et les plus largement répartis, le loup gris (*Canis lupus*). Une analyse de redondance basée sur la distance (dbRDA) a été utilisée pour examiner la quantité de variation dans les distances génétiques qui pourrait être expliquée par un ensemble de **facteurs environnementaux**, y compris la distance géographique. Les modèles de variation génétique ont également été examinés à l'aide de diagrammes MDS entre les populations et les relations entre la structure génétique et les **variables environnementales** individuelles ont été explorées plus avant à l'aide de la procédure BIOENV. Nous avons constaté que, contrairement à un rapport précédent, un modèle d'isolement avec la distance est évident à l'échelle continentale dans la population de loups d'Amérique du Nord. Ce schéma est apparemment lié au climat et à l'habitat. Plus précisément, les types de végétation semblent jouer un rôle dans les dissimilarités génétiques entre les populations. Lorsque nous avons contrôlé l'effet de la variation spatiale, le climat était toujours associé à la distance génétique. En outre, la partition des distances géographiques en axes latitudinaux et longitudinaux a révélé que le gradient est-ouest avait la plus forte relation avec la distance génétique. **Nous suggérons deux mécanismes possibles par lesquels les conditions environnementales peuvent influencer les décisions de dispersion prises par les loups.**

INTRODUCTION

L'un des prédateurs les plus vagabonds est le loup gris. Des distances de dispersion de plusieurs centaines de kilomètres sont courantes, et des mouvements de plus de 1000 km ont été documentés (Fritts 1983 ; Mech et al. 1995). L'aire de répartition historique du loup gris est la plus vaste de tous les mammifères terrestres existants et couvre la majeure partie de la région **holarctique**. Le loup gris est présent dans une grande variété d'habitats, de la forêt dense aux prairies ouvertes et de la toundra arctique au désert extrême, n'évitant que les marécages et les forêts tropicales. Les longues distances de dispersion et la capacité à prospérer dans un large éventail d'habitats suggèrent que, à **l'échelle continentale**, la distance géographique ou la répartition des habitats ne devraient pas expliquer les différences génétiques entre les populations de loups. En effet, des études antérieures sur les loups gris d'Amérique du Nord et d'Eurasie n'ont montré aucun modèle d'isolement génétique avec la distance géographique au sein des populations continentales (Roy et al. 1994 ; Vilà et al. 1999). Cependant, des études régionales ont démontré un isolement significatif par la distance entre des populations voisines (Forbes & Boyd 1997 ; Carmichael et al. 2001). **De plus,**

Carmichael et al. (2001) ont montré qu'un grand fleuve, le Mackenzie dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada, constitue une barrière au flux génétique et ont suggéré que la migration nord-sud des caribous (*Rangifer tarandus*) qui bordent le fleuve est la **force motrice** qui régit les **mouvements des loups**. À l'exception des populations insulaires ou de celles récemment isolées par la perte d'habitat (Wayne et al. 1991 ; Wayne et al. 1992), il s'agit de la première étude à montrer que les barrières topographiques influencent la structure génétique des populations de loups.

Bien que l'influence des caractéristiques du paysage sur la différenciation des populations soit reconnue depuis longtemps (Fisher & Ford 1947), seul un sous-ensemble d'études le considère explicitement comme une variable explicative des modèles génétiques observés (par exemple Keyghobadi et al. 1999 ; Bockelmann et al. 2003). Chez les espèces dont l'habitat est restreint ou qui sont des spécialistes de l'habitat, on s'attend à ce que le paysage ait un effet significatif sur la structure génétique des populations, car les lacunes entre les parcelles d'habitat adéquat servent de barrières à la dispersion.

De même, une faible mobilité peut également être causée par le paysage car certains habitats sont plus difficiles à traverser. En revanche, on pourrait s'attendre à ce que le paysage ait peu d'effet sur la subdivision des populations chez les espèces très mobiles et cosmopolites. **En ce sens, les loups gris sont une espèce modèle pour tester la prédiction selon laquelle la structure génétique des populations est indépendante des caractéristiques du paysage. Cependant, la découverte que la différenciation génétique par la distance se produit à des échelles régionales dans les populations de loups, et qu'elle varie en fonction du type de proie, suggère des modèles subtils d'association à l'habitat qui pourraient avoir été manqués dans les études précédentes.** Nous utilisons ici des données génétiques et écologiques publiées pour un ensemble de populations de loups gris dans une diversité d'habitats afin de réexaminer les causes sous-jacentes potentielles de la différenciation génétique chez ce carnivore hautement vagabond.

METHODES

Nous avons utilisé les données publiées sur la fréquence des allèles provenant d'études qui ont examiné la variation des loci microsatellites et des profils de polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP) de l'ADNmt parmi les populations de loups (Wayne et al. 1992 ; Roy et al. 1994 ; Forbes & Boyd 1997). Neuf loci microsatellites pour 11 populations et des profils RFLP basés sur 21 enzymes de restriction pour 15 populations ont été utilisés dans ces études. Les populations échantillonnées à l'aide de la RFLP et des microsatellites comprennent des sites dans les États-Unis contigus et en Alaska (Montana, Minnesota, Kenai et Denali ; Fig. 1) et au Canada (île de Vancouver et Inuvik ; Fig. 1). Les autres populations Canadiennes échantillonnées uniquement aux loci microsatellites comprennent le sud du Québec, le nord du Québec, Banff, Hinton et Fort St John (Fig. 1), Enfin, les populations échantillonnées uniquement aux loci RFLP de l'ADNmt comprennent quelques populations de l'Alaska [Nome et Anaktuvik Pass (Fig. 1)] et du Canada [centre de l'Ontario, ouest de l'Ontario, Manitoba, Alberta (51°17' N, 116°58' W), Yellowknife et Yukon (Fig. 1)]. Ces localités représentent une partie substantielle de la répartition actuelle des loups gris en Amérique du Nord (Fig. 1). Les données des populations réintroduites n'ont pas été incluses dans cette analyse.

Notre objectif était d'examiner si les variations liées à l'habitat expliquaient une partie de la variation génétique observée parmi les populations de loups et, dans l'affirmative, de voir dans quelle mesure cette variation pouvait être détectée au-delà de la variation spatiale des dissimilarités génétiques due

simplement aux différences géographiques entre les sites (par exemple Borcard et al. 1992). Pour ce faire, nous avons effectué un partitionnement des matrices de distance génétique en utilisant l'analyse de redondance basée sur la distance (dbRDA, Legendre & Anderson 1999 ; McArdle & Anderson 2001). Il s'agit d'une forme de **régression multiple multivariée** qui peut être effectuée directement sur une matrice de réponse de distance ou de dissimilarité de son choix. Bien que les tests partiels de Mantel (Smouse et al. 1986) aient été utilisés pour effectuer des analyses de régression partielle pour les distances génétiques (par exemple Malhotra & Thorpe 2000), il y a eu récemment un débat concernant la validité d'une telle approche pour différentes situations (par exemple Legendre 2000 ; Raufaste & Rousset 2001 ; Castellano & Balletto 2002 ; Rousset 2002). Le problème est dû au manque d'indépendance des distances individuelles dans une matrice de distance. Bien qu'un simple test de Mantel surmonte ce problème par l'utilisation de permutations, une approche permutationnelle ne résout pas nécessairement les problèmes introduits par plusieurs paramètres de nuisance incontrôlés dans le cas de plus d'un régresseur (c'est-à-dire des tests partiels). Ainsi, nous n'utilisons pas une approche de Mantel ici, mais plutôt l'approche multivariée basée sur la distance de McArdle & Anderson (2001). Le point important est que, pour le dbRDA, les distances individuelles ne sont pas traitées comme une seule variable de réponse univariée, comme dans le test de Mantel, mais plutôt les sites individuels sont les unités d'observation pour l'analyse, sur lesquelles nous avons calculé les distances en utilisant un ensemble complet de variables génétiques. La matrice de distance est donc traitée comme une information concernant des données de réponse multivariées. L'adoption de cette approche multivariée permet d'éviter les problèmes associés au test de Mantel partiel.

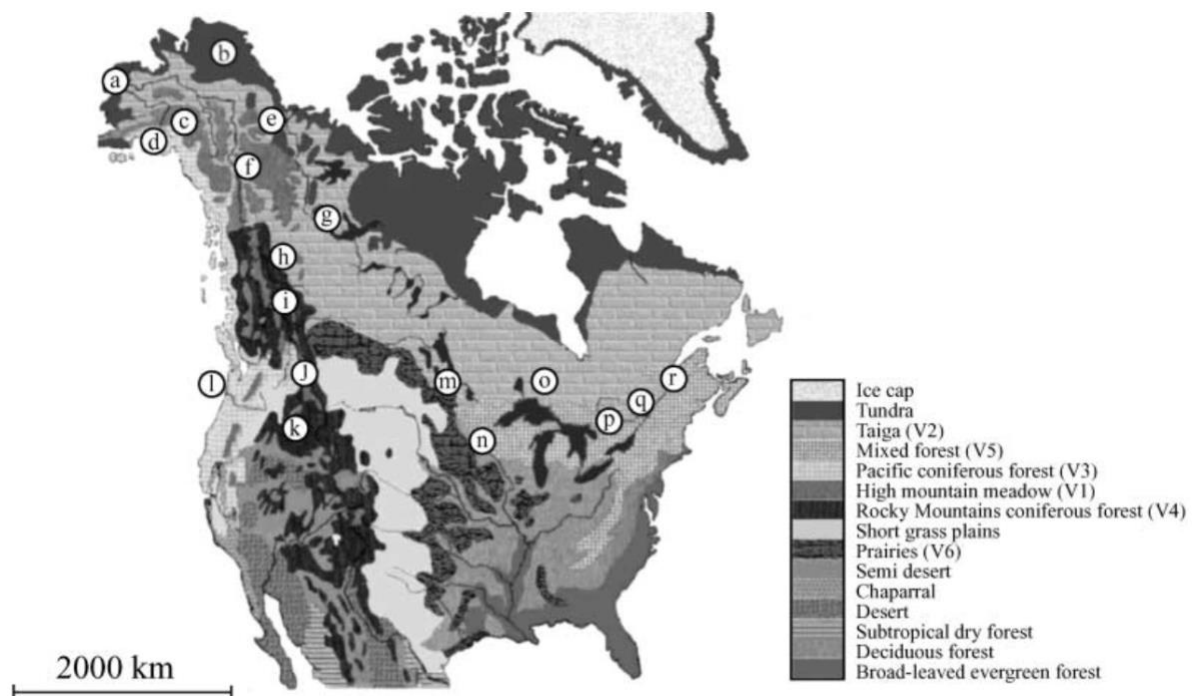


Fig. 1. Carte des principaux types de végétation en Amérique du Nord, avec clé des types de végétation présentée à droite. Les lieux d'échantillonnage de 18 populations de loups sont indiqués sur la carte par des lettres minuscules : **a** : Nome (64°30' N, 165°24' W) ; **b** : Anaktuvik Pass (68°10' N, 149°30' W) ; **c** : Denali (63°43' N, 148°57' W) ; **d** : Kenai (59°55' N, 149°58' W) ; **e** : Inuvik (68°35' N, 133°70' W) ; **f** : Yukon (NWT) (68°10' N, 137°00' W) ; **g** : Yellowknife (62°27' N, 114°20' W) ; **h** : Fort St John (56°15' N, 120°49' W) ; **i** : Hinton (53°23' N, 117°34' W) ; **j** : Banff (51°10' N, 115°34' W) ; **k** : Montana (48°11' N, 114°18' W) ; **l** : île de Vancouver (49°40' N, 125°49' W) ; **m** : Manitoba (51°08' N, 100°02' W) ; **n** : Minnesota (47°46' N, 91°58' W) ; **o** : ouest de l'Ontario (50°17' N, 89°01' W) ; **p** : centre de l'Ontario (45°32' N, 78°35' W) ; **q** : sud du Québec (47°00' N, 076°50' W) ; **r** : nord du Québec (47°58' N, 071°25' W). La carte a été modifiée d'après Knight (1968)

Set	Variables in the set
Distance	Latitude Longitude
Temperature	Maximum annual temperature Minimum annual temperature Average annual temperature
Rainfall	Mean annual rainfall
Habitat type	Indicator variable identifying whether the site is located in open (e.g. grassland) or closed (e.g. forest) habitat
Water barrier	Indicator variable identifying whether the site is an island (Vancouver Island only)
Climate	Categorical indicator variables for seven different climate regimes <i>Microsatellite data</i> : C1 – marine cool temperate, C2 – extreme continental warm temperate, C3 – transitional warm temperate, C4 – continental warm temperate, C5 – subarctic polar, C6 – continental cool temperate, and C7 – extreme continental cool temperate <i>RFLP profile</i> : C1 – continental warm temperate, C2 – extreme continental warm temperate, C3 – dry extreme continental warm temperate, C4 – marine cool temperate, C5 – continental cool temperate, C6 – extreme continental cool temperate, and C7 – subarctic polar
Vegetation	Categorical indicator variables for 6 different vegetation zones: V1 – high mountain meadows and scrubs, V2 – boreal coniferous forest (Taiga), V3 – Pacific coniferous forest, V4 – Rocky Mountains coniferous forest, V5 – mixed forest, and V6 – tall grass with groups of trees (prairie)

Tableau 1 Ensembles de variables prédictives utilisées dans les analyses statistiques

RESULTATS

Nous avons détecté un isolement significatif avec la distance pour les trois ensembles de données : les résultats étaient les plus clairs pour la F_{ST} utilisant les profils RFLP ($P = 0,0094$), alors que les preuves étaient moins fortes en utilisant la F_{ST} à partir des données microsatellites ($P = 0,0878$) ou la distance génétique de Nei ($P = 0,0603$) (Tableau 2). L'autre ensemble de variables qui présentait une relation significative avec la distance génétique dans les trois cas était celui de la végétation (tableau 2). Ainsi, les types de végétation semblent jouer un rôle dans les dissimilarités génétiques entre les populations. Dans le cas de la F_{ST} basée sur les profils RFLP, une relation significative a également été détectée pour les variables climatiques ($P = 0,0429$) et le type d'habitat ($P = 0,0437$).

Lorsque la variation spatiale a été prise en compte (en intégrant la latitude et la longitude en tant que covariables dans l'analyse), une relation significative entre variation génétique et climat a encore été détectée dans le cas de la distance de Nei ($P = 0,0921$) ou de la F_{ST} basée sur les profils RFLP ($P = 0,0842$), mais pas pour la F_{ST} issue des données microsatellites ($P = 0,1552$) (Tableau 2). Aucune des autres séries de variables environnementales n'a montré une relation statistiquement significative avec la structure génétique, qu'elle soit considérée seule ou après ajustement de la latitude et de la longitude comme covariables (tableau 2). Dans certains cas, les valeurs des statistiques F multivariées étaient relativement importantes pour les tests conditionnels, mais les valeurs P n'ont pas entraîné le rejet de **l'hypothèse nulle**. Cela était essentiellement dû à un manque de puissance avec des échantillons de si petite taille (c'est-à-dire 11 ou 15 populations), de sorte que des analyses basées sur un plus grand nombre de populations de loups seraient clairement souhaitables, si possible, dans les études futures.

La procédure BIOENV a révélé que la longitude, une barrière d'eau et plusieurs indicateurs de climat et de végétation avaient ensemble la relation la plus forte avec la distance génétique de rang (tableau 3). La procédure a également indiqué que la relation la plus forte entre la structure génétique et une variable unique était la longitude dans le cas du F_{ST} sur les profils RFLP ou de la distance génétique de Nei. Un fort gradient est-ouest était également évident dans les diagrammes MDS (Fig. 2b - c), où les populations orientales (par exemple, Québec, Minnesota ou Ouest de

l'Ontario) étaient clairement séparées des populations occidentales (par exemple, Vancouver, Banff, Nome, etc.). **En revanche, il n'y avait aucune preuve évidente d'un fort gradient nord-sud.** Par exemple, les populations du Yukon et de Vancouver sont assez étroitement associées l'une à l'autre sur le plan génétique selon les mesures F_{ST} sur les profils RFLP (Fig. 2c), et la latitude n'a jamais été choisie par la procédure BIOENV (Tableau 3).

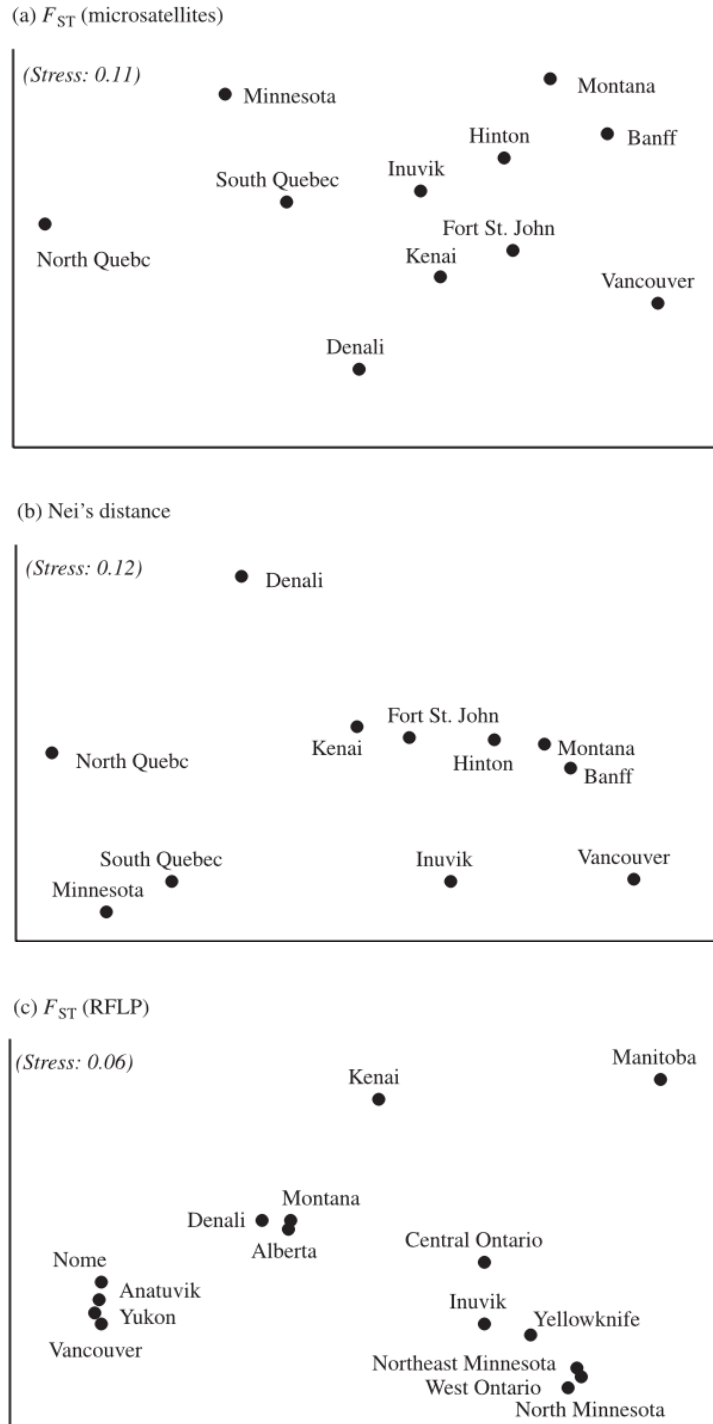


Fig. 2. Graphiques MDS non métriques des populations de loups à différents endroits sur la base des distances génétiques en utilisant (a) la F_{ST} à partir des données microsatellites, (b) la distance génétique non biaisée de Nei ou (c) la F_{ST} à partir des profils RFLP. Les valeurs de stress sont indiquées.

En considérant les mesures de la F_{ST} sur les données microsatellites, plusieurs variables climatiques et de végétation ont été mises en évidence par la procédure BIOENV comme offrant la meilleure relation de toute combinaison de variables environnementales avec la structure génétique des

populations de loups (tableau 3). Plusieurs variables de climat et de végétation ont été mises en évidence par la procédure BIOENV comme fournissant la meilleure relation de toute combinaison de variables environnementales avec la structure génétique des populations de loups (tableau 3). **Les principales catégories de climat et de végétation étaient les suivantes** : la zone tempérée chaude continentale qui distinguait le nord du Québec des autres sites (C4), la zone tempérée froide continentale qui distinguait Denali des autres sites (C6), la forêt de conifères des montagnes Rocheuses qui distinguait Banff, Hinton et le Montana des autres sites (V4 ; figure 1), la forêt mixte qui distinguait le Minnesota des autres sites (V5 ; figure 1) et la barrière d'eau qui distinguait Vancouver des autres sites (tableau 4). Ces tendances ont également été clairement observées sur le diagramme MDS, où le Nord du Québec, Denali, le Minnesota et Vancouver sont des populations situées autour du périmètre extérieur du diagramme et le Montana, Banff et Hinton forment un groupe dans le coin supérieur droit (figure 2a).

Pour la distance génétique de Nei, les résultats étaient similaires, cependant, le groupe de Banff, Montana et Hinton n'était plus distinct (voir Fig. 2b et notez également que V4 n'a pas été choisie par BIOENV). Au lieu de cela, la variable qui distinguait le Nord et le Sud du Québec comme différents du reste a été mise en évidence comme importante (V2 ; Taïga ; Fig. 1), un modèle qui était également apparent dans le graphique MDS.

Pour la distance F_{ST} calculée à partir des profils RFLP, plusieurs groupes de populations étaient évidents sur le graphique MDS (Fig. 2c). Cela suggère qu'il peut y avoir de fortes similitudes génétiques entre certaines populations, même si elles sont séparées par une distance géographique importante. Par exemple, Nome, Yukon, Anatuviq et Vancouver forment un groupe serré sur la carte. Un autre cluster serré est formé par les populations de Denali, Montana et Alberta, et ainsi de suite. Les variables importantes identifiées par BIOENV sont les suivantes : la zone tempérée chaude continentale extrême qui distingue le Minnesota-N, le Minnesota-NE et l'Ouest de l'Ontario des autres sites (C2), la zone tempérée froide continentale qui distingue le Yukon des autres sites (C5), la zone tempérée froide marine qui distingue le Kenai des autres sites (C4), les prairies qui distinguent le Manitoba des autres sites (V6 ; Fig. 1) et, une fois de plus, la zone tempérée froide marine qui distingue le Yukon des autres sites. 1) et, une fois encore, la barrière d'eau qui distingue Vancouver des autres sites (tableau 4). Les tendances observées dans le diagramme MDS sont conformes à ces résultats, le Minnesota-N, le Minnesota-Nord-Est et l'Ouest de l'Ontario formant un groupe serré et les populations du Manitoba et de Kenai étant clairement séparées des autres populations (figure 2c).

Les analyses effectuées après avoir retiré les sites de l'Ontario, du Minnesota et du Québec ont indiqué que la longitude ne figurait plus parmi les variables les plus importantes pour discriminer la variation génétique des populations de loups (analyses BIOENV, tableau 3). Au contraire, l'analyse BIOENV a généralement retenu un plus grand nombre de variables climatiques comme étant pertinentes. Cependant, même après le retrait de ces sites, la longitude seule expliquait encore une partie significative de la variation génétique entre les populations de loups, en utilisant la distance F_{ST} sur les profils RFLP ($F_{1,9} = 2,76$, $P = 0,0908$), la F_{ST} sur les données microsatellites ($F_{1,6} = 3,67$, $P = 0,0040$) ou la distance génétique de Nei ($F_{1,6} = 4,26$, $P = 0,0167$). Ainsi, le gradient est-ouest présente toujours une forte relation détectable avec la structure génétique, même si les loups potentiellement hybrides de ces régions ont été exclus de l'analyse.

DISCUSSION

Conceptuellement, la distance géographique doit être un obstacle important à la dispersion, car à une certaine échelle géographique, la distance empêche l'échange d'individus entre les populations. Ainsi, un modèle d'isolement avec la distance est prédit dans les populations à l'équilibre mutation-dérive qui présentent également une dispersion finie (Slatkin 1993 ; Hutchison & Templeton 1999). De plus, la distance peut être associée à des barrières topographiques qui limitent l'échange d'individus (Perez et al. 2002). Cependant, l'isolement par la distance n'est souvent pas détecté. Pour certaines études, l'absence d'isolement par la distance peut être due aux effets d'échelle, surtout si la distance entre les populations échantillonnées n'est pas beaucoup plus grande que la distance de voisinage génétique (Wright 1969). Alternativement, des effets historiques ou des couloirs de dispersion entre les populations étudiées peuvent contrecarrer le développement d'un modèle cohérent avec l'isolement par la distance (par exemple Taberlet et al. 1998). Chez les grands canidés nord-américains de type loup, des couloirs de dispersion existent entre la majorité des populations existantes où l'on peut trouver un habitat naturel. **Compte tenu de la grande mobilité des loups gris, on ne s'attend pas à un schéma d'isolement avec la distance.** Une étude à l'échelle continentale a confirmé cette hypothèse en montrant l'absence de corrélation entre la différenciation génétique et la distance (Wayne et al. 1992 ; Roy et al. 1994) ; cependant, une corrélation était apparente à une échelle géographique plus petite (Forbes & Boyd 1997).

Néanmoins, l'utilisation de la distance géographique comme seul facteur expliquant la subdivision de la population peut être trompeuse. Imaginez une série de populations situées sur un axe nord-sud. Dans une telle configuration, l'isolement par la distance englobe une composante de distance géographique qui inclut les différences climatiques. Dans ce cas, la corrélation entre la distance génétique et la distance géographique ne reflète pas l'influence de la distance seule. **En revanche, une série d'emplacements configurés sur l'axe est-ouest peut générer une absence d'isolement par distance car l'axe consiste en un seul régime climatique ou type d'habitat, permettant une dispersion sans entrave.** Notre précédente étude sur le loup continental incluait à la fois des axes est-ouest et nord-sud, de sorte qu'un schéma nord-sud d'isolement par la distance a pu être occulté.

Nous avons constaté que, contrairement à nos travaux précédents, un schéma d'isolement avec la distance est évident dans une étude plus large des populations de loups d'Amérique du Nord. Ce schéma semble être lié aux zones climatiques (Fig. 1). Il y avait une variabilité significative de la structure génétique des populations de loups qui pouvait être expliquée par les catégories climatiques, en plus de celle qui pouvait être expliquée par la distance géographique seule. Ces résultats sont cohérents avec les observations selon lesquelles les loups gris varient en taille et en couleur, surtout lorsqu'on compare les populations du nord et du sud (Young & Goldman 1944 ; Gipson et al. 2002). Certaines populations de loups sont totalement blanches et de grande taille (par exemple 80 kg, île d'Elsmeer ; Mech 1988), alors que d'autres sont rougeâtres ou sombres et de petite taille (par exemple 37 kg ; loup du Mexique ; McBride 1980). Nos résultats suggèrent que de telles différences phénotypiques peuvent être maintenues par des restrictions du flux génétique induites par l'environnement qui permettent à la **dérive génétique** et probablement à la sélection naturelle de provoquer une différenciation génétique et morphologique parmi les populations de loups.

L'importance du climat comme explication de la structure génétique des populations a été plus largement invoquée pour les plantes que pour les animaux (Sork et al. 1999). La faible capacité de dispersion des plantes permet une adaptation aux conditions environnementales locales (Sork et al. 1999). Les facteurs climatiques et phytogéographiques peuvent également restreindre les mouvements des petites espèces terrestres (par exemple King 1987 ; Arter 1990) ou des espèces qui sont associées à des plantes hôtes spécifiques (par exemple Keyghobadi et al. 1999). L'impact de tels facteurs sur des animaux très mobiles est beaucoup plus difficile à envisager. Un cline environnemental peut fournir un mécanisme de différenciation (par exemple Endler 1980 ; Lande 1982 ; Turelli et al. 2001) et un modèle récent de spéciation suggère que la ramification évolutive peut se produire le long de clines de pente modérée en présence de compétition intraspécifique (Doebeli & Dieckmann 2003). La compétition, à la fois inter- et intraspécifique, peut être intense chez les grands carnivores (Van Valkenburgh & Wayne 1994), et chez les loups, les conflits intraspécifiques entre les meutes de loups sont l'une des plus grandes sources de mortalité naturelle (Mech 1994). Par conséquent, un modèle de différenciation le long d'un cline pourrait s'appliquer aux loups d'Amérique du Nord.

De plus, nous suggérons que les loups gris en développement peuvent être imprégnés par rapport au climat et à l'habitat. La permanence des loups dans leur meute natale peut être longue, car les jeunes loups sont souvent recrutés comme **aides** (Mech 1988 ; Mech 1999), et pourrait conduire au développement de compétences de chasse de proies dans les habitats locaux. Lorsque les jeunes loups se dispersent, souvent au cours de leur deuxième ou troisième année (Gese & Mech 1991), ils peuvent orienter leurs déplacements vers des paysages familiers. Les loups qui se dispersent et qui choisissent un terrain familier ont de meilleures chances de survie (Gese & Mech 1991). **Ce comportement peut expliquer pourquoi les loups qui chassent les caribous en migration semblent se différencier des loups résidents proches qui chassent le gibier non migrateur** (Carmichael et al. 2001). Des **écotypes** de cette nature ont été décrits chez les orques (*Orcinus orca* ; Saulitis et al. 2000) mais pas chez les grands carnivores terrestres (mais voir Rueness et al. 2003).

Gipson et al. (2002) ont montré que la proportion de loups blancs passe de moins de 2% aux États-Unis à plus de 90% dans la taïga et l'Arctique du Canada et du Groenland. Ces différences de pelage suggèrent que le mélange latitudinal des populations est restreint, et que la distance géographique devrait expliquer une grande partie de la variation génétique entre les populations le long de ce cline. Contrairement à ce que l'on attendait, nos résultats indiquent que les contrastes longitudinaux expliquent davantage la variation génétique entre les populations que la latitude. L'absence de corrélation entre la variation génétique et l'axe nord-sud n'est pas une conséquence de la faible résolution car notre échantillonnage s'étendait sur près de 4000 km du nord au sud, du Haut-Arctique à la frontière américaine.

Nous suggérons deux mécanismes possibles qui sous-tendent la corrélation observée entre un axe est-ouest et la variation génétique des populations de loups d'Amérique du Nord. Premièrement, l'Amérique du Nord présente plusieurs divisions topographiques dominantes qui s'étendent sur plusieurs milliers de kilomètres sur un axe nord-sud (par exemple, la chaîne côtière du Pacifique, les montagnes Rocheuses, les grandes plaines ; voir la figure 1). Chacune de ces régions crée une large bande longitudinale de zones de végétation uniques. La réticence des individus à se déplacer entre ces zones majeures génère un modèle d'isolement par la distance sur un **axe est-ouest. Deuxièmement,** les meutes de loups ne suivent généralement pas les caribous migrateurs mais maintiennent des territoires de résidence toute l'année. **Cependant, les années où les densités de**

proies sont faibles, jusqu'à 17 % de toutes les meutes de loups suivent les caribous migrants et reviennent ensuite sur leur territoire d'origine pour mettre bas (Ballard et al. 1997). La migration du caribou est un phénomène bien documenté qui se produit à travers l'Alaska et le Canada (Kelsall 1968). La poursuite des caribous migrants par les loups sur de grandes distances diminuerait la possibilité d'avoir un cline génétique nord-sud dans les populations de loups le long de la route de migration car les populations de loups le long de ce gradient pourraient se mélanger, alors que la dominance des mouvements nord-sud pourrait réduire la dispersion vers l'est et l'ouest (Carmichael et al. 2001). Des données spécifiques sur la dispersion à longue distance en relation avec les caractéristiques du paysage pour les loups et les caribous sont nécessaires pour tester ces hypothèses. En conclusion, nos résultats indiquent le besoin de futures études génétiques pour évaluer l'importance potentielle du climat et de l'habitat comme causes sous-jacentes des modèles génétiques de différenciation.