

## Diversité génétique et parenté entre meutes de loups *Canis lupus* d'une population intensément chassée

**Acta Theriologica 50 (1): 3–22, 2005.**

PL ISSN 0001-7051

### **Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus***

Włodzimierz JEŃDRZEJEWSKI, Wojciech BRANICKI, Claudia VEIT,  
Ivica MEĐUGORAC, Małgorzata PILOT, Aleksei N. BUNEVICH,  
Bogumiła JEŃDRZEJEWSKA, Krzysztof SCHMIDT, Jörn THEUERKAUF,  
Henryk OKARMA\*, Roman GULA\*, Lucyna SZYMURA and Martin FÖRSTER

#### Résumé

Une population de loups gris *Canis lupus* Linnaeus, 1758, habitants la forêt vierge de Bialowieza (BPF) à la frontière Polono-Biélorusse s'est rétablie après avoir frôlé l'extermination dans les années 1970. Actuellement, il est chassé de manière intensive en Biélorussie et dans la partie Polonaise de BPF il est protégé. Nous avons utilisé une combinaison d'analyses de données de radiotracking et d'observations dans la nature, pour étudier la diversité génétique de la population, après une recolonisation naturelle et les conséquences de la chasse intensive sur la composition génétique et la structure sociale des meutes. Les analyses des microsatellites et d'ADNmt ont révélé une grande diversité génétique. Pour 29 individus et 20 loci microsatellites, l'hétérozygotie moyenne attendue était de 0,733. Quatre haplotypes d'ADNmt ont été trouvés. Trois d'entre eux avaient déjà été décrits en Europe. Leur distribution géographique suggère que les loups recolonisant BPF, ont immigré principalement depuis le nord-est et moins efficacement depuis l'est et le sud-est. Nous avons tracé les compositions de 6 meutes pour un total de 26 années-meutes. Les **meutes étaient des unités familiales** (un couple reproducteur avec sa progéniture) avec une adoption occasionnelle de mâles adultes non apparentés, plus fréquemment dans les meutes vivant dans la partie biélorusse de BPF, en raison de la chasse et du braconnage. **Les couples reproducteurs concernaient des demi-frères ou des loups non apparentés**. Le couple reproducteur a duré de 1 à 4 ans et généralement s'est rompu par la mort d'un ou des deux partenaires. La reproduction provient des femelles et de leurs filles, alors que la reproduction des mâles peut provenir d'un fils ou d'un loup étranger. Comme le montre les loups de Biaowieza, une grande diversité génétique peut résulter de l'immigration d'individus extérieurs, qui sont faciles à **recruter** dans une population locale très exploitée.

#### INTRODUCTION

Après plusieurs siècles de retraite due à l'extermination par les humains, les loups Européens *Canis lupus* Linnaeus, 1758, ont récemment augmenté en nombre et recolonisent lentement des parties de leur ancienne aire de répartition (Promberger et Schröder 1992). La situation actuelle des loups, avec des populations isolées en Europe du Sud et des populations « diluées » dans les régions où le contrôle des prédateurs est en cours, soulève nombre de questions sur la variabilité génétique et la dépression de consanguinité de l'espèce (Ellegren 1999, Flagstad et al. 2003), leur métissage avec des chiens (Lorenzini et Fico 1995, Randi et al. 2000, Anderson et al. 2002, Randi et Lucchini 2002), et la viabilité

des petites populations (Ciucci et Boitani 1991, Vila et al. 2003). Les études récentes sur la diversité génétique des loups européens, ont donné des résultats mitigés. Ellegren et al. (1996) ont démontré qu'une petite population de loups sauvages en Suède, présentait une hétérozygotie individuelle faible et toujours en déclin, et était monomorphe avec un seul haplotype de la région de contrôle de l'ADNmt. Flagstad et coll. (2003) ont montré que pendant deux siècles, environ 40% de la diversité des allèles microsatellites et 30% de l'hétérozygotie avaient été perdus. Une population de loups Italiens isolée a montré un haplotype d'ADNmt unique et une hétérozygotie plus faible au niveau loci microsatellites, par rapport à d'autres populations mondiales (Randi et al. 2000, Lucchini et al. 2004). Dans une étude à grande échelle, Vila et al. (1997) ont trouvé 10 haplotypes d'ADNmt dans 13 pays européens, un nombre bien comparable aux 11 haplotypes décrits en Asie (Tsuda et al. 1997, Vila et al. 1999) et 6 en Amérique du Nord (Lehman et coll. 1991). **Cela suggère que les loups européens, bien que décimés en nombre et restreint dans une petite partie de leur ancienne gamme, ont pu préserver un degré élevé de polymorphisme génétique.**

Dans cet article, nous rendons compte de la diversité génétique et de la structure sociale des loups habitant la forêt primitive de Bialowieza, une forêt de 1500 km<sup>2</sup> située sur la frontière occidentale de l'aire de répartition géographique continue des loups en Europe. La population locale souffre depuis longtemps de perturbations humaines (chasse, récolte et braconnage) mais survit grâce au flux constant de loups immigrants d'autres régions boisées (Jedrzejska et al. 1996). Les objectifs de nos 7 ans d'études devaient déterminer : (1) la **variabilité génétique** de la population en termes d'ADN nucléaire et mitochondrial, (2) la **parenté** des loups appartenant aux mêmes et à des meutes différentes, et (3) les **conséquences** d'une chasse d'exploitation intensive par les humains, pour la variabilité génétique et la structure sociale des populations de loups.

#### **Données de terrain sur la distribution des meutes et système social**

Des données sur les loups ont été recueillies afin d'identifier le nombre et l'emplacement des meutes et leur composition. Dans la partie Polonaise de BPF, la principale méthode était le radiotracking. En 1994-1999, 12 loups ont été piégés vivants dans des filets ou des pièges à palette (voir détails dans : Okarma et Jedrzejski 1997, Jedrzejski et coll. 2000). Le sexe, l'âge approximatif et l'état de reproduction ont été déterminés pour chaque loup, basé sur les caractéristiques externes et l'usure des dents. Cette méthode permet une identification précise, de l'âge des loups juvéniles (<1 an) et subadultes (1 à 2 ans), mais la précision diminue avec l'âge du loup (à ± 2 ans à l'âge de 6 à 8 ans). Onze loups étaient équipés de colliers radio (Telonics Inc., AVM Instrument Company, Telemetry Systems, and Advanced Telemetry Systems) pour une durée de 1 à 38 mois chacun. Plus de 40 000 emplacements ont été obtenus. De plus, des observations de terrain sur la composition de la meute ont également été recueillies par le pistage des traces dans la neige, des hurlements stimulés et l'enregistrement de toutes observations visuelles (voir Jedrzejski et al. 2002). En 1994-2000, un total de 250 observations visuelles, 154 des enregistrements de hurlements et 894 observations de traces ont été rassemblés.

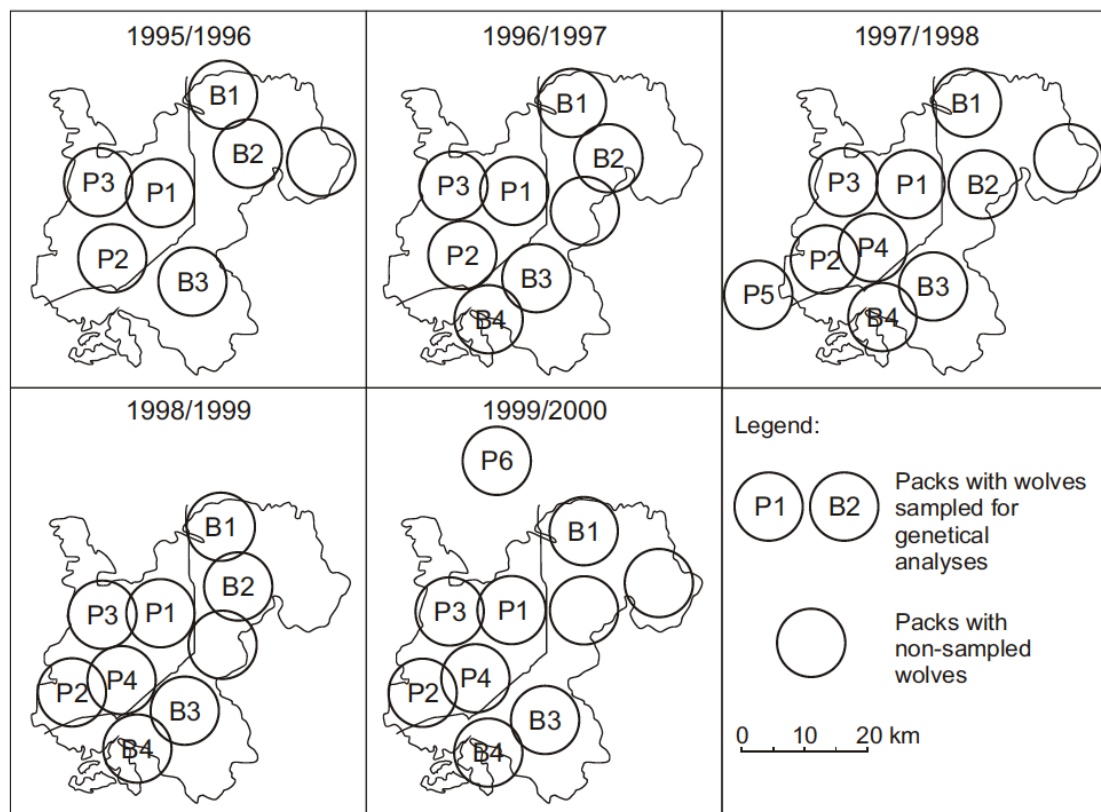
Dans la partie Biélorusse, les données sur les loups ont été obtenues à partir des registres des tableaux de chasse, sur les observations de terrain (Pistage des traces dans la neige, observations occasionnelles) et les inventaires hivernaux des loups. La majorité des loups étaient capturés à l'aide de fladry. Les loups ont été localisés par le suivi dans la neige et la zone où ils ont été trouvés (environ 1 km<sup>2</sup>), a été entouré de fladrys, c'est-à-dire une corde avec des bandes de tissu de couleur vive, généralement rouge. Les loups, qui ne franchiraient pas une ligne de fladrys, ont ensuite été poussé vers les agents stationnés à la brèche du dispositif (voir détails dans Jedrzejska et al. 1996 ; Okarma et Jedrzejski 1997). Lors de telles chasses, la meute entière était souvent ciblée et sa taille et sa composition ont été noté. Au total, de janvier 1995 à janvier 2000, les chasseurs et les gardes-chasse ont mené 43 chasses et rabattu 62 loups. L'âge (basé sur l'apparence externe et l'usure des dents), le sexe et l'état de reproduction a été déterminé. De plus, 31 observations de terrain ont été rassemblé (traces dans la neige, enregistrements de hurlements, observations). En outre, les données sur le nombre de loups de l'année, les inventaires de loups menés par les gardes-chasse dans la partie Biélorusse du BPF ont été utilisés, comme informations auxiliaires pour la cartographie des meutes. Des inventaires ont été réalisés

pendant l'hiver (De décembre à février). Après une nouvelle chute de neige, le suivi dans la neige le long de tout les compartiments forestiers accessibles (une maille de 1066 X 1066 m) a été réalisée deux fois, sur deux jours consécutifs pour obtenir une estimation fiable. Les traces de loups traversant les lignes, leur direction et le nombre d'individus ont été noté. Ensuite, toutes les pistes ont été cartographiées et les emplacements des sites de repos quotidiens ont été déterminé (c.-à-d. compartiment forestier, où une piste est entrée mais pas sortie). L'inventaire a donné le nombre de loups dans chacun des 10 districts forestiers.

## RESULTATS

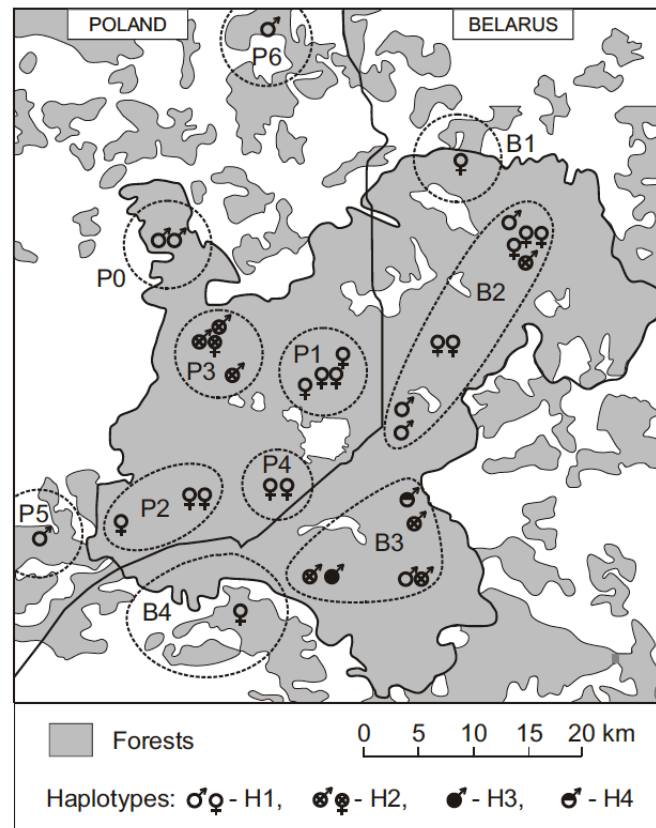
### Diversité génétique de la population

En 1995–2000, sept à neuf meutes habitaient BPF. Les données génétiques étaient obtenues à partir de 8 d'entre elles et de 2 meutes supplémentaires habitant les forêts voisines (Fig.1). Parmi les loups analysés, quatre haplotypes d'ADNmt ont été trouvés (numéros d'accèsion dans GenBank : H1 - AF344299, H2 - AF344300, H3 - AF344301, H4 - AF344302). Des différences se sont produites dans neuf positions de nucléotides. Les comparaisons par paire des haplotypes, ont révélé une divergence de séquence maximale de 2,7% entre eux (sept substitutions de nucléotides). Il est à noter qu'il y avait une seule substitution entre les haplotypes H2 et H4. Parmi 35 loups, l'haplotype H1 était le plus fréquent (25 individus, 71%). L'haplotype H2 a été trouvé chez 8 loups (23%), H3 et H4 chez un loup chacun (3% chacun). Les deux haplotypes les plus rares, étaient représentés uniquement par les mâles. Sur sept meutes échantillonnées dans la partie Polonaise, six meutes avaient l'haplotypes H1 et une seulement avait l'haplotype H2. Quatre meutes avec deux loups ont été plus étudié, tous les loups d'une meute partageaient le même haplotype (Fig. 2). L'échantillon de population Bélarusse était plus variable. Dans quatre meutes échantillonnées, les quatre haplotypes ont été trouvés. Les deux meutes avec deux loups plus étudiés, comprenaient des loups avec deux (pack B2) ou quatre haplotypes (pack B3) (Fig.2). La fréquence des haplotypes ne différait pas significativement entre les parties Polonaises et Biélorusses de BPF (test G :  $G = 0,992$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0,5$ ).



**Fig. 1.** Répartition spatiale schématique des meutes de loups *Canis lupus* dans la forêt primitive de Bialowiza (Pologne et Biélorussie) pendant les saisons automne-hiver 1995/1996-2000. P - meute dans la partie polonaise de BPF, B - meute dans la partie biélorusse. Les cercles se rapprochent des zones centrales des territoires des loups.

Le nombre moyen d'allèles était de 6,85 sur tous les locus microsatellites, 6,0 sur dix nucléotide loci et 7,31 sur le tétranucléotide loci (tableau 1). La moyenne attendue d'hétérozygotie était de 0,733 pour tous les microsatellites loci, 0,723 et 0,738 pour les locus de dinucléotides et de tétranucléotides, respectivement (tableau 1). Le test Hardy-Weinberg exact implémenté dans le programme GenePop, a indiqué un excès d'hétérozygotie (la valeur de probabilité associée à  $H_0$  :  $p = 0,110$ , l'erreur standard de ces estimations :  $SE = 0,005$ ).



**Fig. 2.** Répartition spatiale des loups possédant quatre haplotypes différents d'ADNmt dans la BPF. Les symboles sont situés dans des endroits où les loups ont été abattus (partie biélorusse) ou dans les zones centrales des territoires des loups (Partie Polonaise). Des lignes pointillées encerclent les loups appartenant à une meute (symboles de meute comme sur la figure 1).

### Composition génétique et structure sociale des meutes

La relation entre tous les couples possibles de loups (tous les individus étaient pondérés également) variait de -0,600 à 0,835, en moyenne 0,004 ( $SE = 0,011$ ,  $n = 405$  couples). La relation entre loups appartenant à la même meute (moyenne 0,234,  $SE = 0,031$ ,  $n = 67$ ) était significativement plus élevée que ceux des loups de différentes meutes (moyenne -0,042,  $SE = 0,011$ ,  $n = 338$ ;  $t = 10,042$ ,  $p < 0,0005$ ). De plus, les femelles d'une meute étaient plus étroitement liées les unes aux autres (moyenne 0,324,  $SE = 0,042$ ) que les mâles appartenant aux mêmes meutes (moyenne 0,190,  $SE = 0,057$ ), bien que la différence soit non significative ( $t = 1,554$ ,  $p = 0,128$ ).

Les distances spatiales entre les centres des territoires de tous les couples possibles allaient de 10 à 55 km. À une telle échelle locale, la distance génétique (mesuré en  $F_{ST}$ ) chez les loups de différentes meutes n'était pas lié à la distance spatiale entre eux (test de Mantel,  $p = 0,97$ ). Deux tests ont été effectués pour vérifier si les meutes Polonaises et Biélorusses sont génétiquement distinctes. L'analyse de la variance moléculaire n'a montré aucune structure génétique de la population : 98% des variations était expliquée par la variation au sein de la population et l'indice de fixation était faible ( $F_{ST} = 0,024$ ,  $p = 0,025$ ). Le test exact de la différenciation des populations (Raymond et Rousset 1995) n'a pas montré que la population était génétiquement différenciée ( $p = 1.0$ , 6000 pas Markov effectués).

Un test d'affectation et une détection des migrants de première génération ont été effectués seulement pour quatre meutes avec plus de deux individus génotypés, en raison de l'augmentation de probabilité d'affectation aux groupes avec un petit nombre d'individus. Tous les individus des meutes Polonaises (P1 et P3) ont été assignés (avec  $p > 0,95$ ) à leurs propres meutes. Dans le cas de la meute Biélorusse B2, 7 individus ont été affectés (avec  $p > 0,94$ ) à leur propre meute, alors que 3 individus n'ont pas été assignés sans équivoque à n'importe quel groupe. La femelle F17 a été assignée au pack B2 avec une **probabilité** de 0,802 et le pack P3 avec une probabilité de 0,519. Ses probabilités d'affectation à d'autres packs étaient faibles ( $p < 0,16$ ). Selon l'analyse de filiation (voir ci-dessous), la mère de ces deux femelles était la femelle F25 de la meute B2, mais leurs pères sont restés inconnus et auraient pu être des immigrants d'autres meutes. Le mâle M12 était assigné au pack B2 avec une probabilité de 0,167, et les probabilités d'attribution pour les autres meutes étaient très faibles ( $p < 0,03$ ). Ce mâle identifié comme une première génération de migrants de la meute P1 a été indiquée comme la population la plus probable de son origine. Ce résultat a été confirmé par des calculs de parenté par paires : le mâle M12 n'était pas lié aux individus du pack B2, et était plus étroitement lié à la femelle F1 du pack P1. Cependant, le test des attributions n'a pas confirmé l'origine de l'individu du pack P1. Ainsi, l'haplotype de l'ADNmt de cet individu (H2) était différent de celui des individus du pack P1 (H1). Alors c'est également possible que le mâle M12, soit un autre immigrant, d'une population inconnue.

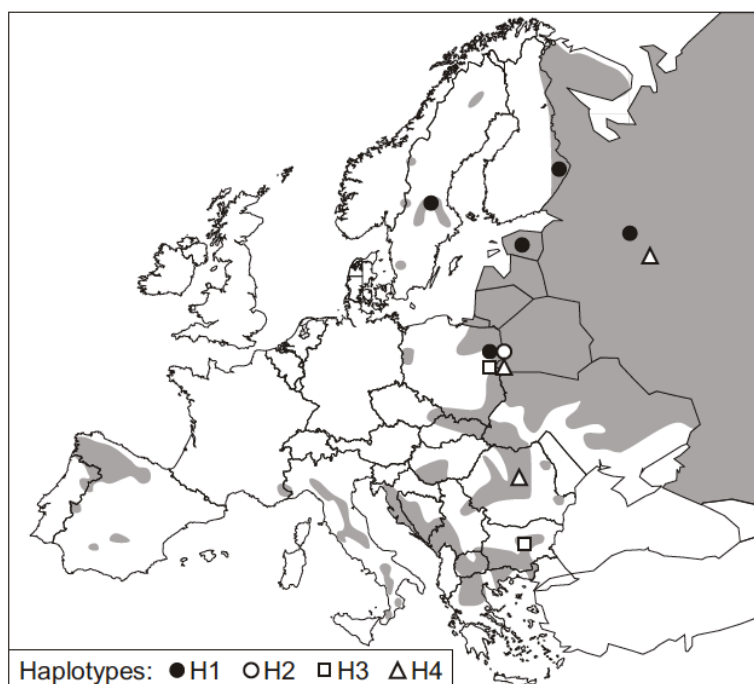
Dans le cas de la meute Biélorusse B3, 4 individus ont été affectés (avec  $p > 0,97$ ) à leur propre meute, tandis que le mâle M29 n'a été attribué sans équivoque à aucune meute. Il a été affecté au pack B3 avec une probabilité de 0,735, et au pack P3 avec une probabilité de 0,650. Ce mâle a été identifié comme un migrant de première génération et appartenant probablement à la meute P3. Ce résultat a également été confirmé par le calcul par paire-wise connexe : M 29 semble non lié aux individus de la meute B3 et semble plus étroitement liés ( $R = 0,60$ ) à M9 du pack P3. Cependant, comme le mâle M12 était le seul porteur de l'haplotype H3, il est également possible qu'il ait immigré d'une autre population inconnue.

Les généalogies les plus probables de 6 meutes ont été tracées de 2 à 7 années consécutives (un total de 26 meutes-années; P0 non inclus), basé sur le pouvoir d'exclusion d'un test implémenté dans un programme Cervus 2.0, les valeurs de relation par paires, la concordance de l'haplotype ADNmt entre la mère et la progéniture, toutes les autres informations disponibles de radiotélémetrie dans la partie Polonaise (sexe, âge, appartenance à la même meute), et les données des registres de chasse dans la partie biélorusse (loups trouvés ensemble au même endroit lors d'une chasse). Les résultats sont présentés sur la figure 3. **Le noyau de la meute était toujours un couple reproducteur et leur progéniture de l'année en cours.** Dans plusieurs cas, la présence de la ou des progénitures de l'année précédente dans une meute était également enregistrée. **Dans deux meutes, un mâle non reproducteur n'était pas lié au couple reproducteur et à la progéniture que nous avons trouvée** (M12 dans le pack B2 et M29 dans le pack B3) ; ces deux individus ont été identifiés comme des migrants de première génération. La parenté d'un couple reproducteur a été examinée dans un seul cas. **Dans le pack B2, la femelle F25 s'est accouplée avec son demi-frère M44 en 1997** (Fig. 3). Comme le suggèrent les observations et les comptes rendus sur l'histoire de leur meute, M6 et F9, **qui formaient un couple reproducteur dans la meute P3, pourrait aussi avoir été frères et sœurs.** Dans les deux cas, la formation d'une paire a été précédée par le décès ou la disparition du ou des anciens individus reproducteurs.

**La mortalité élevée de nos loups liée à la chasse en Biélorussie et au braconnage dans la partie Polonaise, ont été les raisons principales des changements fréquents dans la composition des couples.** Dans la meute P1, la femelle F1 s'est accouplée avec 2 mâles pendant 5 ans (Fig. 3). Dans la meute B2, la femelle F25 s'est accouplée avec 3 mâles, au cours de 3 années consécutives. Au cours de ses 5,5 années de vie, le mâle M44 s'est accouplé dans deux meutes, sa meute natale (B2) et une nouvelle (B3). Dans les six meutes, 10 femelles reproductrices ont été enregistrées. Elles ont conservé leur position dominante et ont tenté de se reproduire au moins 1 à 5 années, en moyenne 2,6 ans (ET 1,2). Cinq femelles ont été abattues ou braconnées. Dans deux cas, certains autres membres d'une meute avaient été abattus, et la femelle reproductrice n'a plus été observée dans cette meute, son sort restant inconnu.

Une seule vieille femelle (F3 dans la meute P2), après avoir élevé au moins 4 portées consécutives, a cessé de se reproduire, alors qu'elle était encore dans la meute. Ensuite, elle a été enregistrée se déplaçant seule en bordure de son territoire et finalement a été retrouvée morte un an plus tard.

**Le taux de turnover élevé des femelles reproductrices soulève la question de leur succession.** Dans quatre cas, lorsque les femelles reproductrices ont été tuées ou ont perdu leur position autrement, les filles ont pris la succession (packs P1 et B2, comme le révèle l'analyse microsatellitaire, les observations de radiotracking, des packs P2 et P3, comme suggérée par les données de radiotracking). Nous avons enregistré au moins 13 mâles, qui ont tenu leur position de reproducteur au sein de leur meute, pendant un minimum de 1 à 4 ans, en moyenne 1,8 an (SD 0,8). Trois d'entre eux ont été tués, un (M44) a émigré de sa meute natale, après s'y être reproduit une année (fig. 3). **La persistance des couples reproducteurs estimée pour 14 couples reproducteurs, ont varié de 1 à au moins 4 ans, en moyenne 1,8 (ET 0,8).** Dans tous les cas sauf un, la cause de la perturbation était la mort de l'un ou des deux compagnons. Trois loups se sont dispersés de leurs meutes natales mais sont restés dans BPF. Le mâle M44 est passé du pack B2 au pack B3 (34 km). La femelle F4 a quitté le pack P2 (avec le mâle C d'origine inconnue) et a fondé un nouveau pack P4 à proximité (6 km ; voir Jedrzejewski et al. 2004). De plus, l'attribution de filiation suggère que M12 enregistré dans le pack B2 est né dans ce pack. Au moins deux cas de dispersion au-delà de BPF ont été enregistrés grâce au radiotracking (F47 et F32, tous deux du pack P2).



**Fig. 4.** Répartition géographique contemporaine de 4 haplotypes d'ADNmt enregistrés chez les loups de BPF. Sources : Vila et al. (1997), Ellegren et al. (1996), et cet article. Les symboles indiquent les pays d'origine des loups étudiés mais pas les localités détaillées. L'haplotype H3 a également été enregistré en Arabie Saoudite. Gamme de loups en Europe (ombrée) d'après Promberger et Schröder (1992), modifiée.

Au total, pendant 27 pack-années (pack P0 inclus) au moins 52 jeunes loups nés dans BPF ont été enregistrés et le sort de 26 jeunes était connu. Parmi ces 26 loups, 15 (29%) ont été tués par des humains ou sont morts d'autres causes, avant d'avoir pu se reproduire, 2 ont continué à vivre en captivité pendant quelques années, 7 loups ont survécu et se sont reproduits dans la zone d'étude, et 2 ont émigré au-delà de BPF. La fraction minimale des loups natifs qui sont parvenus à se reproduire sera de 13%, avec une estimation conservatrice au moment où nous sommes, cela représente 7 individus sur les 52 louveteaux d'origine locale.

## DISCUSSION

Concernant l'histoire récente de l'extermination dans les années 1970, la variabilité génétique des loups de Bialowieza semblaient très élevés par rapport aux populations Suédoises (tableau 2). Une grande diversité génétique des loups de BPF était également prouvée par notre révélation de quatre haplotypes d'ADNmt. Jusqu'à présent, 34 lignées maternelles ont été décrites dans les populations mondiales de loups gris (revue dans Vila et al. 1999). Il faut cependant noter qu'une grande partie de l'aire géographique de répartition de l'espèce reste non étudiée (par exemple, l'Europe de l'Est, la Russie, les montagnes du Caucase, et le Kazakhstan). Sur quatre haplotypes trouvés dans Bialowieza, trois étaient identiques avec ceux déjà connus (Ellegren et al. 1996, Vila et al. 1999, Randi et al. 2000) et présentent une répartition géographique intéressante. L'haplotype H1 a été signalé du nord-est de l'Europe mais pas au sud du continent, H3 s'étendait dans le sud-est de l'Europe et du Proche-Orient (Bulgarie, Arabie saoudite), et H4 a été signalé en Russie et en Roumanie (Fig. 4). Dans les années 1970, il a également été trouvé en Suède, mais maintenant il y est très probablement éteint (Ellegren et al. 1996). De plus, H4 a été trouvé dans plusieurs races de chiens (Vila et al. 1997 ; W. Branicki, données inédites). L'haplotype H2, qui a été trouvé chez 26% des loups étudiés dans BPF est nouveau ; jusqu'à présent, il n'a été signalé ni en Eurasie ni en Amérique.

La répartition géographique des haplotypes H1, H3 et H4, décrite ci-dessus et confirmée également par une étude à grande échelle en Europe de l'Est (Jedrzejewski, Pilot et collaborateurs, données inédites), suggère que les loups recolonisant BPF ont immigré principalement du nord-est et, moins efficacement de l'est et du sud-est. BPF est située près du bassin versant de la Vistule, des rivières Nemen et Dnestr, et elle est reliée à un large corridor forestier avec les grandes forêts et zones de nature sauvage de Biélorussie, Lituanie, Russie, Ukraine et Pologne de l'est (Faliński 1986). D'un point de vue conservation de la nature, il est fortement recommandé de reconstruire les corridors forestiers de BPF vers l'ouest, pour permettre la migration des loups et d'autres espèces vers les zones boisées et les forêts d'Europe centrale et occidentale.

Forbes et Boyd (1996), qui ont étudié les loups colonisant naturellement le parc national de Glacier et les terres avoisinantes (États-Unis) ont trouvé une forte variabilité génétique dans la population colonisatrice, fondée par de multiples immigrations de loups non apparentés, en provenance du Canada. Chez les loups européens, jusqu'à 7 haplotypes ont été trouvés parmi 26 individus de Bulgarie et 4 haplotypes parmi 7 loups de Grèce (Vila et al. 1999, Randi et coll. 2000), **prouvant une forte variabilité génétique dans les populations consanguines**. En revanche, dans les populations de loups isolées ou presque isolées, telles que celles d'Italie et de Suède, une perte notable de variabilité génétique a été enregistrée (Ellegren et al. 1996 ; Randi et al. 2000, Flagstad et al. 2003 Lucchini et al. 2004).

En Amérique du Nord, les relations génétiques des loups avec et entre les meutes, ont été étudié par Lehman et al. (1992) et Meier et al. (1995). Leurs découvertes confirmaient des observations antérieures, selon lesquelles **les meutes de loups étaient des unités familiales** : la similitude au niveau génétique était significativement plus élevée chez les loups des mêmes meutes qu'entre les meutes. Cependant, Lehman et al. (1992) et Meier et al. (1995) ont également enregistré des cas **d'adoption d'individus étrangers** dans les meutes, de **dispersion à courte distance** au sein d'une population locale, de **dissolution** et de **division** des meutes. Meier et coll. (1995) ont conclu que même en l'absence de perturbation humaine significative, la longévité des meutes et leur stabilité était inférieure à ce qui avait été suggéré précédemment, et les distinctions génétiques entre les meutes avaient tendance à être brouillées par les changements individuels au sein des meutes. Notre étude est conforme à ces conclusions. Le taux de renouvellement élevé des individus dans et parmi les meutes, s'est manifesté à Bialowieza, car la population était fortement exploitée par les humains et la quasi-totalité de la mortalité des loups était causée par l'homme (chasseurs et braconniers). Surtout, la saison de chasse la plus intense à BPF dure de novembre à mars, par exemple avant, pendant et peu après la saison des accouplements (janvier-février). **Cela a entraîné une liaison des couples de courte persistance, parce qu'un ou deux loups reproducteurs étaient souvent tués pendant la saison de chasse hivernale, et une**

diminution de la parenté entre les membres de la meute, car dans les portées nées les années consécutives, il y avait souvent des demi-frères et non des frères à part entière. Les meutes réduites par la chasse, à quelques loups ou seulement à un couple, sont certainement plus **tolérante** pour adopter des loups étrangers afin de survivre et de se reproduire. Cette étude a montré que les deux meutes Belarusses ont adopté des loups uniques non apparentés, qui pourraient être des disperseurs à longue distance. En Amérique du Nord également, Fritts et Mech ont observé (1981), qu'un parent décédé était remplacé par un loup extérieur.

Les inconvénients de la variabilité génétique sont une préoccupation majeure de la génétique de conservation (Caughley 1996) Notre étude était la preuve de la situation inverse, c'est-à-dire une génétique polymorphe et un excès d'hétérozygotie dans la population de loups avec une structure sociale perturbée par la chasse intensive. **L'explication la plus probable de ce résultat est un taux élevé d'immigration.** Les loups immigrés peuvent être plus facilement recrutés dans une population qui souffre sans cesse d'une forte exploitation.