

## Structure génétique et migration des populations de loups des montagnes Rocheuses indigènes et réintroduites

# Genetic Structure and Migration in Native and Reintroduced Rocky Mountain Wolf Populations

STEPHEN H. FORBES\* AND DIANE K. BOYD†

\*Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, MT 59812, U.S.A.  
email [sforbes@selway.umt.edu](mailto:sforbes@selway.umt.edu)

†Wildlife Biology Program, School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, U.S.A.

Conservation Biology, Pages 1226–1234 Volume 11, No. 5, October 1997

### Résumé

Le rétablissement du loup gris (*Canis lupus*) dans les Montagnes Rocheuses des États-Unis se fait à la fois par recolonisation naturelle et par réintroduction gérée. Nous avons utilisé l'analyse de l'ADN microsatellite de loups transplantés du Canada vers deux sites de réintroduction aux États-Unis pour étudier la structure des populations de loups indigènes et réintroduits. Le flux génétique dû à la migration entre les régions du Canada est important, et les trois populations réintroduites aux États-Unis présentaient une variation génétique élevée. Les fondateurs réintroduits étaient modérément divergents génétiquement de la population Américaine colonisée naturellement. Ces résultats corroborent le fait que la réintroduction est plus que conforme aux directives génétiques généralement acceptées. Le maintien de cette variation dépendra toutefois d'une reproduction abondante au cours des premières générations. À long terme, la variation génétique sera mieux conservée si une corrélation se produit entre la population recolonisatrice et les deux populations transplantées. Les observations sur le terrain et les études génétiques montrent une dispersion importante des loups, et nous concluons que l'échange entre ces groupes, dû à la dispersion naturelle, est probable si la tolérance du public et la protection légale sont adéquates en dehors des terres désignées pour le rétablissement des loups.

### INTRODUCTION

Le statut des populations de canidés sauvages dans le monde varie de sécurisé à fragmenté, isolé, hybridé, ou localement éteint. La génétique de conservation des canidés a bénéficié du développement de loci microsatellites d'ADN chez le chien domestique (Ostrander et al. 1993 ; Gottelli et al. 1994 ; Roy et al. 1994 ; Garcia-Moreno et al. 1996 ; Forbes & Boyd 1996). Le grand nombre et la grande variabilité de ces marqueurs d'ADN rendent les études génétiques des canidés sauvages de plus en plus informatives.

Les loups des Rocheuses centrales ont une histoire de persécution et de rétablissement fragile (Gunson 1992 ; Boyd et al. 1995 ; nous considérons les Rocheuses dans leur intégralité : les Rocheuses centrales couvrent la frontière internationale entre le Canada et les États-Unis). Auparavant, nous avons utilisé des microsatellites d'ADN pour étudier les loups qui ont recolonisé naturellement l'ouest du Montana à partir du Canada de 1985 à 1995. La forte variation génétique des loups Américains indiquait qu'il n'y avait pas eu un goulot d'étranglement de la population fondatrice suffisant pour diminuer la variation génétique pendant la colonisation (Forbes & Boyd

1996). Toutes les données génétiques et les données de terrain indiquent que la dispersion naturelle des loups est suffisante pour éviter tout problème de consanguinité dans la population colonisatrice. La population du Montana s'est développée pour atteindre environ 70 loups répartis dans au moins sept meutes reproductrices, occupant une région qui s'étend sur 350 km au sud de la frontière Canadienne dans le Montana (Fritts et al. 1995 ; Fig. 1).

Les loups sont en voie de disparition dans les 48 États américains, mais sont nombreux dans de grandes parties du Canada. La zone de recolonisation naturelle du Montana est l'une des trois zones désignées pour le rétablissement des loups dans l'ouest des États-Unis (U.S. Fish and Wildlife Service 1987, 1994). Afin de poursuivre l'effort de rétablissement, au cours des hivers 1995 et 1996, des loups ont été piégés dans le centre de l'Alberta et le nord de la Colombie-Britannique et transportés vers les deux autres zones de rétablissement dans le parc national de Yellowstone (YNP) et le centre de l'Idaho, au sud et au sud-ouest de la population en recolonisation naturelle (Bangs & Fritts 1996 ; Fritts et al. 1997 ; Fig. 1).

Nous avons complété la base de données précédente avec les génotypes de tous les loups transplantés. Les nouvelles données ajoutent à notre connaissance de la structure de la population de loups au Canada et fournissent une base de référence pour la variation génétique initiale dans les zones de réintroduction de loups aux États-Unis. Notre objectif est de combiner ces données génétiques avec 15 années d'observation sur le terrain au Montana pour mieux comprendre les effets génétiques et démographiques de la dispersion naturelle et gérée des loups.

## POPULATIONS ETUDIÉES ET MÉTHODES

Le rétablissement des loups du Montana a été surveillé de la fin des années 1970 à aujourd'hui par le projet d'écologie des loups de l'Université du Montana (Ream et al. 1991) et par l'U.S. Fish and Wildlife Service (Fritts et al. 1995). Plusieurs animaux de chaque meute ont été capturés, ont fait l'objet d'une prise de sang et ont été radio-équipés (Boyd et al. 1995). Le Banff Wolf Project a également suivi les populations de loups dans les parcs nationaux de Banff, Yoho et Kootenay au Canada (Paquet 1993).

Les six échantillons de loups des Rocheuses diffèrent en termes d'histoire de population et de structure d'échantillonnage. Les quatre échantillons de loups résidents naturels (Fort St. John, Hinton, Banff, Montana) proviennent d'une aire de répartition de 1350 km dans le nord et le centre des Rocheuses (Fig. 1). Les animaux de Fort St. John et de Hinton proviennent de populations résidentes où les loups ont parfois été persécutés mais n'ont jamais disparu ; les loups de Banff ont disparu localement mais se sont rétablis dans les années 1980 (Gunson 1983 ; 1992 ; Tompa 1983).

Les loups de Hinton et de Fort St. John ont été échantillonnés lorsqu'ils ont été capturés pour être transférés aux États-Unis en 1995 et 1996, respectivement (Bangs & Fritts 1996 ; Fritts et al. 1997). Chaque année, environ la moitié des loups ont été relâchés dans le YNP et l'autre moitié dans le centre de l'Idaho (Tableau 1). **Ainsi, chaque population introduite est un mélange formé à partir des deux sources Canadiennes.** Ce modèle de réintroduction signifie que l'échantillonnage de la population diffère selon les régions. Les échantillons de Fort St. John et de Hinton étaient de petits sous-ensembles de grandes populations indigènes, mais ces mêmes animaux constituent un échantillon complet des loups réintroduits du YNP et de l'Idaho. Les échantillons de Banff et du Montana se situent entre les deux : ce ne sont pas des échantillons complets, mais ils comprennent

des membres de toutes les meutes résidentes connues des chercheurs. Les fréquences alléliques des échantillons de Banff et du Montana ont été rapportées précédemment (Forbes & Boyd 1996). Le présent ensemble de données (annexe) inclut tous les loups transplantés et ajoute sept nouveaux loups à l'échantillon du Montana. Au cours des deux années de réintroduction, neuf groupes familiaux de loups ont été collectés. Dans le YNP, les loups ont été détenus dans des enclos et relâchés par groupes familiaux en fonction de leur appartenance à une meute au Canada, alors qu'en Idaho, ils ont été relâchés immédiatement après le transport (Bangs & Fritts 1996 ; Fritts et al. 1997 ; Tableau 1).



**Figure 1.** Carte de l'aire de répartition des loups des Rocheuses. Les zones ombragées au Canada indiquent les origines de l'échantillon de Banff, des transplants de Hinton en 1995 et des transplants de Fort St. John en 1996. La zone ombragée du Montana indique l'aire de répartition de la population en voie de recolonisation. Les zones indiquées (R) dans le parc national de Yellowstone et le centre de l'Idaho sont des sites de réintroduction utilisés en 1995 et 1996

Des échantillons de sang ont été prélevés sur des loups capturés vivants (Ream et al. 1991 ; Boyd et al. 1995), et des échantillons de muscles ont été prélevés sur des loups trouvés morts. Les méthodes de laboratoire ont été décrites précédemment (Forbes & Boyd 1996). Les loci microsatellites de l'ADN ont été amplifiés à partir d'ADN purifié ou de préparations de tissus de Chelex en utilisant la réaction en chaîne par polymérase (PCR). Dix loci dinucléotides-réseau (AC)<sub>n</sub> caractérisés chez le chien domestique (Ostrander et al. 1993) ont été choisis parmi ceux utilisés précédemment chez le loup (Roy et al. 1994 ; Forbes & Boyd 1996). Neuf loci sont les mêmes dans ces deux études.

Les paramètres génétiques des populations ont été calculés à l'aide de BIOSYS-1 (Swofford & Selander 1989). Les différences d'hétérozygotie entre les échantillons ont été testées en utilisant un test *t* apparié sur les valeurs *H* des loci individuels (Nei 1987 ; Leberg 1992). Nous avons estimé la différenciation des populations en utilisant l'estimateur  $F_{ST}$  de  $\theta$  (thêta ; Cockerham & Weir 1993) calculé par le programme GENEPOP (Raymond & Rousset 1995). Ce programme estime également le taux de migration ( $N_m$ ) en fonction de la différenciation génétique entre les sous-

populations (Slatkin 1987 ; Slatkin & Barton 1989). Des études de simulation ont montré que c'est le meilleur choix de mesure de différenciation pour estimer la migration lorsqu'une population est distribuée de façon continue sans frontières discrètes entre les dèmes (Slatkin & Barton 1989), un modèle qui pourrait être le plus approprié pour les loups Canadiens (Nowak 1983). Des tests de corrélation entre la différenciation génétique et la distance géographique (Slatkin 1993) ont également été calculés à l'aide de programmes dans GENETPOP (DIST par M. Slatkin ; et MANTEL par Raymond & Rousset). Les tests de corrélation de la matrice de Mantel sont basés sur les corrélations de rang de Spearman (RS).

**Tableau 1.** Variation génétique à 10 loci microsatellites chez les loups des montagnes Rocheuses<sup>a</sup>

Population	N	A	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>
Fort St. John (source)	41.0	4.5	0.588	0.589
Hinton (source)	33.0	4.5	0.579	0.628
Banff	32.0	4.4	0.553	0.581
Montana (recolonized)	66.0	4.1	0.606	0.606
Yellowstone (founders) <sup>b</sup>	31.0	4.7	0.591	0.635
Idaho (founders) <sup>c</sup>	35.0	4.6	0.589	0.636
Total <sup>d</sup>	172.0	5.4	0.587	0.641

<sup>a</sup>N, mean sample size per locus; A, mean number of alleles per locus; H<sub>o</sub>, observed heterozygosity, and H<sub>e</sub>, binomial (Hardy-Weinberg) expected heterozygosity (unbiased estimate). Eight wolves sampled at Fort St. John and Hinton were released and not transported to the U.S.

<sup>b</sup>Fourteen wolves from Hinton (1995) and 17 from Fort St. John (1996).

<sup>c</sup>Fifteen wolves from Hinton (1995) and 20 from Fort St. John (1996).

<sup>d</sup>One hundred six wolves from Canada and 66 from Montana.

## RESULTATS et DISCUSSION

### Variations génétiques

Les niveaux de variation génétique étaient élevés dans tous les échantillons. L'hétérozygotie moyenne ( $H_e$ ) dans les populations Canadiennes se situait entre 0,581 et 0,628, et la population recolonisée du Montana se situait dans cette fourchette ( $H_e$  0,606 ; Tableau 1). Aucune de ces valeurs n'était significativement différente. La diversité allélique (le nombre moyen d'allèles par locus,  $A$ ) variait de 4,4 à 4,5 au Canada et était de 4,1 au Montana. Ces niveaux de variation sont comparables à ceux observés chez loups du Canada et de l'Alaska génotypés à 10 loci microsatellites par Roy et al. (1994). Dans cette étude, seul l'échantillon provenant des Territoires du Nord-Ouest Canadien présentait une hétérozygotie significativement plus élevée et un plus grand nombre d'allèles que les six échantillons des Rocheuses que nous avons comparés aux mêmes neuf loci (données non présentées). Les groupes réintroduits du YNP et de l'Idaho sont des échantillons de population inhabituels, car les deux groupes sont des mélanges presque égaux d'animaux provenant des deux mêmes sources (Fort St. John et Hinton). L'hétérozygotie observée est approximativement la même dans les groupes sources et dans les groupes mixtes transplantés (tous les  $H_o = 0,579-0,591$  ; Tableau 1). L'hétérozygotie attendue ( $H_e$ ) est plus élevée chez les loups introduits que dans les populations sources, mais ceci est attendu dans les groupes mixtes en raison des différences de fréquence des allèles entre les populations sources (effet Wahlund).

### Structure de la population

L'accouplement aléatoire (panmixie) est une hypothèse nulle appropriée pour la structure de la population. De façon réaliste, cependant, nous ne nous attendons pas à une panmixie pour la plupart des grands mammifères, car ils sont souvent territoriaux et les distances de dispersion sont généralement limitées (Chepko-Sade et al. 1987). L'indicateur le plus simple de l'absence de

panmixie est la différenciation des fréquences alléliques entre des échantillons géographiquement éloignés. Les fréquences alléliques testées sur l'ensemble des 10 loci différaient significativement entre les quatre échantillons natifs (non réintroduits) du Canada et du Montana dans tous les tests par paires (tous les  $p < 0,001$  lorsque combinés sur 10 loci). Des différences significatives de fréquences alléliques sont toutefois compatibles avec des niveaux substantiels de flux génétiques (Wright 1931 ; 1969 ; Allendorf & Phelps 1981), et en raison de la grande diversité allélique, les microsatellites sont des indicateurs particulièrement sensibles de la différenciation des fréquences alléliques. Des différences significatives de fréquences alléliques ne démontrent pas à elles seules un isolement biologiquement important.

**Tableau 2.** Distances génétiques par paires entre les populations de loups des Rocheuses\*

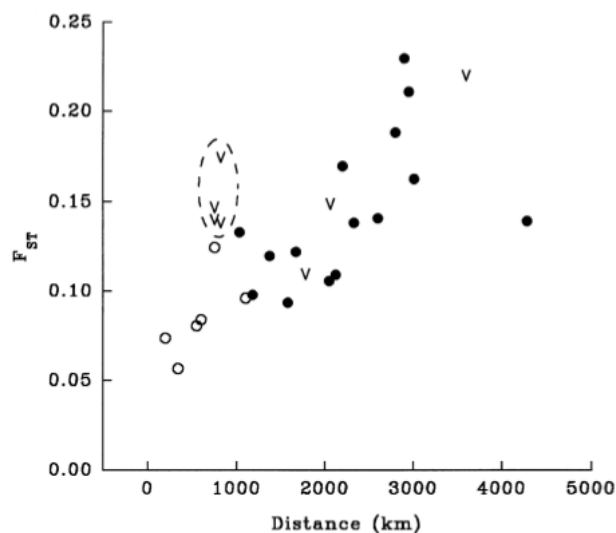
<i>Population</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Fort St. John	—					
Hinton	0.150	—				
Banff	0.223	0.127	—			
Montana	0.162	0.145	0.093	—		
Yellowstone founders	0.023	0.028	0.164	0.133	—	
Idaho founders	0.016	0.037	0.137	0.118	0.005	—

\*Unbiased standard genetic distance (Nei 1978).

Les statistiques  $F$  fournissent des mesures plus informatives de la structure des populations. La plus importante est la  $F_{ST}$ , la proportion de la variation totale qui est due aux différences entre les sous-populations (si  $F_{ST} = 1$ , les sous-populations n'ont aucun allèle en commun ; si  $F_{ST} = 0$ , les fréquences alléliques dans toutes les sous-populations sont identiques). Parmi les trois populations Canadiennes et les quatre populations autochtones (y compris les colonisateurs du Montana), la  $F_{ST}$  (Nei 1977) était de 0,074. Ce degré de différenciation est modéré pour les populations naturelles d'animaux en général (Nei 1987 ; Hartl & Clark 1989), et il concorde étroitement avec d'autres études sur les loups à des distances géographiques similaires. Kennedy et al. (1991) ont également trouvé un  $F_{ST}$  de 0,074 dans un groupe de huit sous-populations de loups du nord-ouest du Canada testées sur cinq loci allozymes polymorphes. Dans une autre étude utilisant les microsatellites, les loups de cinq populations échantillonnées à travers l'Amérique du Nord présentaient une plus grande différenciation prévisible ( $F_{ST} = 0,168$  ; Roy et al. 1994).

Les tests de déviation par rapport aux proportions binomiales attendues (Hardy-Weinberg) des génotypes dans les quatre populations indigènes (Fort St. John, Hinton, Banff, Montana) ont montré des déviations significatives uniquement dans l'échantillon de Hinton. Chez les loups de Hinton, deux loci individuels présentaient des déficits significatifs d'hétérozygotes après correction du nombre de tests, et le test de randomisation combiné sur les 10 loci était également significatif ( $p < 0,01$  ; données non présentées). Cela peut être dû à une tendance modérée des individus à se reproduire dans ou près de leur domaine vital natal dans cette population ou à une barrière de dispersion modérée et non détectée.

Nous avons également utilisé la distance génétique standard de Nei ( $D$  ; Nei 1978) pour mesurer les différences entre les populations par paires. Les  $D$  de Nei entre les groupes autochtones variaient de 0,093 entre Banff et le Montana à 0,223 entre Fort St. John et Banff (Tableau 2 ; Figure 2). Encore une fois, ces distances sont généralement faibles par rapport aux  $D$ s des microsatellites parmi les populations de loups réparties sur tout le continent, qui variaient de 0,182 à 0,418 (Roy et al. 1994).



**Figure 2.** Comparaison de la différenciation génétique (estimateur  $F_{ST}$ ) et de la distance géographique à neuf loci microsatellites parmi les populations de loups. Il y a 28 comparaisons par paires entre huit populations (tous les symboles) : quatre échantillons des Rocheuses de la présente étude et quatre populations plus éloignées (île de Vancouver, péninsule de Kenai, Territoires du Nord-Ouest et Québec ; données de Roy et al. 1994). Les cercles ouverts représentent les comparaisons entre les quatre échantillons des Rocheuses. Les symboles « V » représentent les comparaisons avec l'échantillon de l'île de Vancouver. La ligne pointillée entoure les points comparant l'île de Vancouver et ses quatre voisins les plus proches, qui sont les quatre échantillons des Rocheuses

Nous avons testé la corrélation entre la différenciation génétique et la distance géographique entre les échantillons. Dans ce type de tests, des corrélations positives indiquent un isolement par la distance, où le flux génétique entre les sous-populations entraîne une plus grande similarité entre les sous-populations voisines qu'entre les sous-populations éloignées (Slatkin 1993). Pour ces tests, nous avons combiné nos données avec celles de Roy et al. (1994), en utilisant les neuf loci communs aux deux études. Pour les quatre échantillons des Rocheuses seulement, la différence génétique et la distance géographique étaient significativement liées ( $R_s = 0,829$  ;  $p < 0,05$  ; test unilatéral ; Fig. 2, cercles ouverts). Les 28 comparaisons par paires entre les huit échantillons ont également montré une corrélation positive ( $R_s = 0,652$  ;  $p < 0,05$  ; Fig. 2, tous les symboles). Ce test était significatif avec la population de l'île de Vancouver incluse, mais la corrélation était plus grande et le test plus significatif lorsque l'échantillon de l'île de Vancouver était retiré ( $R_s = 0,837$  ;  $p < 0,001$  ; Fig. 2, points « V » omis). L'île de Vancouver s'écarte nettement de la courbe de différenciation par distance aux petites distances. Cette population présente une différenciation excessive par rapport aux échantillons des Rocheuses (contour en pointillés ; Figure 2), ce qui est attribuable à la dérive génétique d'une population insulaire relativement isolée (Tompa 1983).

Le taux de mutation élevé et le mécanisme de mutation par étapes des loci microsatellites rendent les distances génétiques telles que le  $D$  de Nei et le  $F_{ST}$  de plus en plus suspectes à mesure que la différenciation augmente (Kimmel et al. 1996 ; Slatkin 1995 ; Nauta & Weissing 1996). Dans les sous-populations contiguës, où le flux génétique est élevé ou dans lesquelles la séparation est très récente, les processus de population auront un effet plus fort que la mutation et les inférences basées sur ces mesures sont fiables. La fourchette dans laquelle cela est vrai n'est cependant pas bien établie et peut varier selon les taxons. Dans le cas présent, les corrélations positives des tests ci-dessus indiquent que l'isolement par la distance est mesurable entre les sous-populations de loups si les échantillons sont suffisamment nombreux et grands et si les populations testées couvrent une gamme de distances suffisante. L'absence de corrélation différenciation-distance trouvée par Roy et al. (1994) peut être due à l'absence d'équilibre migration-dérive ou à l'homoplasie accumulée en

raison de la rétro-mutation lors de grandes divergences génétiques. Cependant, une puissance statistique plus faible due à des échantillons de plus petite taille, à un nombre plus restreint de populations et à une gamme plus réduite de distances géographiques pourrait également en être la cause. En outre, l'inclusion d'une population insulaire peut avoir masqué un modèle d'équilibre migration-dérive sur le reste du continent.

### **Estimations génétiques de la dispersion**

Déduire des estimations fiables du flux génétique dû à la migration d'individus entre les populations est l'un des problèmes les plus difficiles de la biologie de la conservation (Varvio et al. 1986 ; Avise 1994). Comme les estimations génétiques de la migration sont suspectes lorsque les preuves de l'équilibre entre migration et dérive sont faibles ou inexistantes (Slatkin 1993), les estimations les plus fiables seront basées sur les populations les plus susceptibles d'être en équilibre sur la base d'informations indépendantes. À cette fin, Fort St. John, Hinton et les Territoires du Nord-Ouest sont les meilleurs choix car (1) les loups n'ont jamais été complètement éliminés de ces régions (Gunson 1983 ; Heard 1983 ; Tompa 1983), il n'y a donc pas d'histoire récente de recolonisation dans ces régions ; (2) ces populations sont suffisamment proches les unes des autres (600-1200 km) et se trouvent dans un habitat du loup suffisamment continu pour permettre un flux génétique potentiel par migration selon les données de terrain ; et (3) la divergence entre les populations contiguës sera moins affectée par les taux élevés de mutations des microsatellites.

Pour les échantillons de Fort St. John et de Hinton (distants d'environ 600 km), l'estimation de la migration ( $N_e m$ ) était de 2,7 migrants par génération ( $N_e$  est la taille effective de la population, et  $m$  est la proportion de la population qui est constituée de migrants à chaque génération ; Slatkin 1987). Entre les Territoires du Nord-Ouest et Fort St. John ou Hinton (environ 1000 et 1200 km respectivement), les estimations sont nettement moins élevées :  $N_e m$  1,6 et 2,3 migrants par génération pour les Territoires du Nord-Ouest/Fort St. John pour les Territoires du Nord-Ouest/Hinton, respectivement. Étant donné que l'erreur dans l'estimation génétique de la migration peut être de 20 à 100% (Slatkin & Barton 1989), tous les résultats ci-dessus sont en accord raisonnable. Ces estimations sont exprimées en nombre absolu de migrants entre les populations, indépendamment de la taille de la population. Ainsi, dans une population de 100 meutes (200 adultes reproducteurs), deux migrants par génération signifieraient le remplacement de seulement 1% des adultes reproducteurs à chaque génération.

### **Preuve de la dispersion à partir d'études de terrain**

Comme les données de terrain et les données génétiques diffèrent dans leur capacité à estimer les flux génétiques historiques et actuels, il est conseillé de combiner ces approches (Slatkin 1987 ; Avise 1994). Nos données de terrain corroborent que le taux estimé génétiquement de deux migrants ou plus par génération est raisonnable. Les preuves sur le terrain des taux de migration chez les loups des Rocheuses proviennent d'une étude intensive de la dispersion de la population en voie de recolonisation de la région du Glacier National Park (GNP), où des taux de migration élevés et des distances de migration allant de 200 à plus de 800 km sont rapportés (Ream et al. 1991 ; Boyd et al. 1995). Ces chiffres sont comparables aux rapports de dispersion de loups sur de longues distances dans d'autres régions comme le Minnesota où le développement humain du paysage est important (Gese & Mech 1991 ; Mech et al. 1995). Il n'y a pas de preuve cumulative de biais sexuel dans la fréquence ou la distance de dispersion dans ces études.

Ces grandes distances et taux de dispersion suggèrent que des mouvements entre des meutes très séparées et entre les trois zones de récupération sont probables et que deux migrations par génération entre de grandes populations permanentes de loups sont possibles. Les distances entre les centres de population des trois zones de récupération vont de 370 km entre le YNP et le centre de l'Idaho à 540 km entre le PNB et le YNP (Fig. 1), et ces distances sont facilement franchies par les loups lorsque les conditions sont favorables. La dispersion des loups du PNB vers le sud a déjà couvert environ la moitié de la distance entre le PNB et chacun des deux sites de réintroduction (zone ombragée s'étendant au sud du PNB ; Fig. 1), et les mouvements de dispersion des loups de l'Idaho ont déjà eu lieu près de la zone de colonisation naturelle (Fritts et al. 1997).

### **Gestion de la migration des loups**

Le caractère montagneux de la zone d'étude fragmente le paysage en parcelles d'habitat convenable pour les loups, généralement centrées autour des vallées de faible altitude, dans une matrice d'habitat inadéquat. Cela exclut l'existence d'une population continue de meutes partageant des frontières, et encourage la dispersion et le flux génétique qui en résulte entre les régions. Si elles étaient réellement isolées dans les vallées de montagne, ces meutes de loups pourraient potentiellement souffrir de dépression consanguine. Les déplacements sur de longues distances décrits ici montrent cependant qu'un tel isolement est très peu probable.

Les généralisations tirées des études des populations permanentes dans un habitat plus homogène (par exemple, le nord du Minnesota, certaines parties du Canada et de l'Alaska) peuvent ne pas s'appliquer aux populations en expansion dans un habitat hétérogène et montagneux. La répartition parcellaire de l'habitat peut rendre les loups des Rocheuses plus typiques des loups des paysages affectés par l'homme, où les populations sont de plus en plus fragmentées à mesure que le développement s'impose. Les interférences humaines (ranchs, autoroutes, braconniers), plutôt que la distance absolue, limiteront très probablement la migration entre les zones de récupération. Ces obstructions, ainsi que le statut politique et les attitudes sociales, varient dans l'espace et dans le temps dans l'ensemble de notre zone d'étude internationale, mais sont néanmoins des facteurs clés dans la conservation des loups (Mech 1995 ; Fritts & Carbyn 1995).

La planification de la conservation comprend l'amélioration des changements génétiques entre les zones de récupération par la gestion des **corridors** de migration. L'efficacité des **corridors** dépend toutefois des besoins et des comportements de chaque espèce (Noss et al. 1996). Les loups se dispersent à des taux beaucoup plus élevés et sur de plus longues distances que les autres grands carnivores, et ils peuvent être moins enclins à éviter le développement humain lorsque la qualité de l'habitat est par ailleurs élevée (Mech 1995 ; Mech et al. 1995 ; Paquet et al. 1996). **Les loups ne choisissent pas non plus nécessairement les terres de récupération désignées (U.S. Fish and Wildlife Service 1994) pour y vivre. Sept des 15 meutes reproductrices enregistrées lors de la recolonisation naturelle (Fortine, Marion, Ninemile, Boulder, Thompson River, Browning et Choteau) se sont établies à la fois en dehors de la zone de rétablissement et en dehors des couloirs de migration suggérés pour la faune** (U.S. Fish and Wildlife Service 1987). En raison de la dispersion efficace des loups, la planification de corridors distincts peut être moins importante que la gestion de la survie des loups dans les vastes liens paysagers déjà utilisés par les loups (Fritts & Carbyn 1995 ; Noss et al. 1996). Dans les Montagnes Rocheuses, ces connexions sont de moins en moins nombreuses mais apparemment suffisantes pour le moment.



## Aspects génétiques du rétablissement du loup

Les populations réintroduites sont généralement de petite taille, et les principes génétiques doivent être pris en compte dans leur gestion (Leberg 1990). L'objectif est de choisir les **fondateurs** de manière à éviter la perte de variation génétique, ce qui signifie en général utiliser le plus grand nombre possible d'animaux non apparentés des deux sexes provenant d'une population présentant un niveau élevé de variation. **Toutefois, chez les animaux sociaux, les effets des perturbations de la gestion sur les liens de couple et le calendrier de reproduction doivent également être pris en compte.** Les prescriptions en matière de réintroduction de loups préconisent l'utilisation d'animaux provenant de la population prospère la plus proche afin de minimiser les risques de **croisements** et la perte d'adaptation locale, ainsi que le transfert de meutes existantes afin de favoriser une reproduction précoce (Shields 1983 ; U.S. Fish and Wildlife Service 1994).

Les réintroductions de 1995 et 1996 ont suivi ces directives (Fritts et al. 1997), et le résultat a été bénéfique d'un point de vue génétique. Les deux populations sources génétiquement distinctes présentaient des niveaux d'hétérozygotie élevés, et le mélange de ces sources a été bénéfique.

La variation génétique dans les populations réintroduites est substantielle et la taille de la population initiale est apparemment suffisante pour empêcher un petit **goulot d'étranglement fondateur** ( $N = 31$  et  $35$  dans le YNP et l'Idaho, respectivement). Cependant, un **effet fondateur** est toujours inévitable dans les premières générations de reproduction. On s'attend à ce que l'hétérozygotie se perde à un taux de  $1/(2N_e)$  par génération où  $N_e$  est la taille effective de la population (Wright 1969), et chez les loups  $N_e$  est bien inférieur à la taille de la population de recensement en raison de la limitation de la reproduction aux couples alpha (Chepko-Sade et al. 1987).

La gravité du **goulot d'étranglement fondateur** dépendra du taux initial de reproduction et du taux de survie. Cependant, comme le stock fondateur présentait des niveaux élevés de variation génétique, la préoccupation immédiate concerne davantage la démographie à court terme que la génétique (Lande 1988). Ces facteurs démographiques sont difficiles à prévoir et sont confondus par les incertitudes de la mortalité causée par l'homme.

La population du Montana recolonisée naturellement reste potentiellement connectée par migration avec le Canada. Ainsi, la dispersion entre les zones de réintroduction du YNP et de l'Idaho et la population recolonisée du Montana pourrait relier les populations des montagnes Rocheuses Américaines et Canadiennes. Le flux génétique à travers les montagnes Rocheuses pourrait finalement relier les populations américaines réintroduites à une grande **métapopulation** Canadienne comptant des dizaines de milliers d'individus. La translocation artificielle est également considérée comme une option viable si la migration naturelle est inadéquate (U.S. Fish and Wildlife Service 1994).

## CONCLUSIONS

Il apparaît que tous les loups des Rocheuses, qu'il s'agisse de populations permanentes, rétablies ou réintroduites, présentent une hétérozygotie élevée en raison, en définitive, de la dispersion d'un nombre génétiquement suffisant d'animaux à partir de centres de population stables. Nous concluons, qu'aucune des trois populations de rétablissement isolées ne maintiendrait nécessairement une population génétiquement viable à long terme, mais que les capacités de dispersion des loups rendent un tel isolement **improbable** si les populations restent proches des

objectifs de rétablissement. Une menace plus importante pour le rétablissement des loups est la possibilité d'un nombre chroniquement bas ou d'une dispersion minimale due à la mortalité d'origine humaine. Il est nécessaire d'établir de vastes connexions paysagères où les loups ne sont pas persécutés en dehors des zones de rétablissement désignées, et ces connexions peuvent être renforcées par une protection juridique efficace et l'éducation du public.

L'association du travail sur le terrain et de l'analyse génétique permet d'acquérir des connaissances précieuses sur les loups qu'aucune de ces approches ne peut fournir à elle seule. **La découverte d'une variation génétique élevée permet d'éviter toute préoccupation immédiate concernant la consanguinité chez les loups des Rocheuses.** Cependant, ces mêmes techniques de terrain et de laboratoire seront nécessaires à l'avenir pour évaluer les effectifs de la population et sa taille effective à long terme, et pour identifier les individus disparus comme membres de la population naturelle.