

Avantage hétérozygote dans une population finie : La couleur noire chez les loups

Journal of Heredity 2014;105(4):457–465
doi:10.1093/jhered/esu024
Advance Access publication May 2, 2014

© The American Genetic Association 2014. All rights reserved.
For permissions, please e-mail: journals.permissions@oup.com

Heterozygote Advantage in a Finite Population: Black Color in Wolves

PHILIP W. HEDRICK, DANIEL R. STAHLER, AND DICK DEKKER

From the School of Life Sciences, Arizona State University, LSA-E, Tempe, AZ 85287 (Hedrick); Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY (Stahler); and 3819-112 A Street NW, Edmonton, Alberta, Canada (Dekker).

Address correspondence to Philip W. Hedrick at the address above, or e-mail: philip.hedrick@asu.edu.

Résumé

Il existe un polymorphisme de couleur frappant chez les loups du parc national de Yellowstone, où environ la moitié des loups sont noirs. La base génétique de ce polymorphisme est connue, et les *fitness* des génotypes sont estimées. Ces estimations suggèrent qu'il existe un fort avantage hétérozygote mais une asymétrie substantielle dans les différences de *fitness* des 2 homozygotes. Théoriquement, de telles aptitudes dans une population finie sont censées réduire la variation génétique au moins aussi rapidement que s'il n'y avait pas de sélection du tout. **Comme le polymorphisme de couleur est resté à peu près à la même fréquence pendant 17 ans, soit environ 4 générations, nous avons cherché à savoir si cela correspondait aux prédictions théoriques.** Contrairement à cette attente générale de perte, étant donné la fréquence initiale des loups noirs, l'attente théorique dans ce cas s'est avérée être que la fréquence ne diminuerait que lentement au fil du temps. Par exemple, si la taille effective de la population est de 20, la fréquence attendue de l'allèle noir après 4 générations serait de 0,191, soit un peu moins que la valeur observée de 0,237. Toutefois, dans près de 30% des cas, la fréquence attendue est égale ou supérieure à 0,25, ce qui correspond à la fréquence contemporaine observée. En d'autres termes, et contrairement aux prédictions théoriques générales, en raison de la courte période de temps en termes d'évolution et de la sélection relativement faible aux basses fréquences, la variation observée et la variation théorique prédite ne sont pas incohérentes.

INTRODUCTION

L'avantage hétérozygote, où l'hétérozygote à un locus avec 2 allèles a une meilleure aptitude que les deux homozygotes, a été démontré pour la première fois théoriquement par Fisher (1922) pour maintenir un polymorphisme génétique à un équilibre stable. Par la suite, l'opinion selon laquelle de nombreux loci étaient polymorphes et que l'avantage des hétérozygotes était le principal type de sélection maintenant cette variation s'est répandue (Dobzhansky 1955 ; Lewontin 1974). Cependant, Robertson (1962) a montré que dans une population finie, étant donné qu'il y avait un avantage hétérozygote et une asymétrie dans les aptitudes des deux homozygotes, la variation génétique pouvait être perdue au moins aussi rapidement par dérive génétique que s'il n'y avait aucune sélection différentielle. Il existe un certain nombre d'exemples d'avantage hétérozygote ayant une asymétrie substantielle dans la *fitness* des homozygotes (Hedrick 2012), et la théorie prédit

qu'ils n'entraîneraient généralement pas de polymorphisme génétique à long terme dans les petites populations.

La couleur noire chez les loups (*Canis lupus*) (Figure 1) est présente à une fréquence relativement élevée dans certaines populations nord-Américaines telles que le parc national de Denali, en Alaska (Mech et al. 2003), le parc national de Jasper, en Alberta, au Canada (Dekker 1986, 1998), les Territoires du Nord, au Canada (Musiani et al. 2007), et le parc national de Yellowstone, dans le Wyoming (Anderson et al. 2009).



Figure 1. Photo de 8 loups gris et 8 loups noirs dans une meute du parc national de Yellowstone

Anderson et al. (2009) ont examiné la base moléculaire de cette variation de couleur et ont découvert que l'allèle dominant K^B (pour plus de simplicité ici, nous symboliserons cet allèle par K) au locus de la protéine bêta-défensine entraîne une couleur noire chez les loups (les homozygotes de l'allèle récessif k^y , symbolisé par k ici, sont gris). Anderson et al. (2009) ont fourni des preuves suggérant que c'est le même allèle qui détermine la couleur noire dans plus de 30 races de chiens noirs. Par conséquent, et sur la base de l'évolution moléculaire, Anderson et al. (2009) ont suggéré que l'allèle K noir a été introgressé des chiens vers les loups et que la coloration noire chez les hétérozygotes Kk et les homozygotes KK était adaptative pour les loups dans les zones forestières en raison de l'avantage de dissimulation pendant la prédation.

Par la suite, Coulson et al. (2011) ont estimé que dans la population de loups du parc national de Yellowstone, dont environ la moitié sont noirs, qu'il existait un avantage hétérozygote tout à fait asymétrique à ce locus. La plus grande différence sélective identifiée par Coulson et al. (2011) se situait entre les hétérozygotes noirs, dont la valeur adaptative était la plus élevée, et les homozygotes noirs, dont la valeur adaptative était la plus faible, mais dont la couleur noire était indiscernable. Comme ces 2 génotypes ont la même couleur noire, cette grande différence de *fitness* n'est apparemment pas associée à l'hypothèse d'un avantage de dissimulation dans les habitats forestiers mais à « une autre fonction du gène, peut-être via son rôle dans l'immunité cellulaire » (Coulson et al. 2011). En d'autres termes, la dominance de l'allèle noir K pour la couleur semble changer pour

les mesures liées à la *fitness*, le génotype gris *kk* et les hétérozygotes noirs *Kk* ayant les *fitness* les plus similaires.

Nous examinons ici la fréquence attendue de l'allèle causant la couleur noire chez les loups de Yellowstone en utilisant les valeurs de *fitness* relatives estimées à partir des données de Coulson et al. (2011) et son évolution dans le temps. Nous comparons ces prédictions à la fréquence observée de cet allèle depuis la fondation de la population en 1995-1996 jusqu'à la population actuelle et discutons la comparaison de ces attentes et observations.

Données

Coulson et al. (2011) ont estimé la différence entre le taux de survie annuel, le taux de recrutement annuel, la longueur des générations et le succès reproducteur à vie pour les 3 différents génotypes de couleur : homozygotes gris (*kk*), hétérozygotes noirs (*Kk*) et homozygotes noirs (*KK*) dans un grand échantillon (280) de loups du parc national de Yellowstone (Tableau 1). Pour toutes ces mesures d'ajustement, l'homozygote noir avait la valeur la plus basse et les hétérozygotes noirs avaient des valeurs légèrement plus élevées que l'homozygote gris. Étant donné que le succès reproducteur à vie est une fonction des trois autres mesures, une bonne estimation des aptitudes relatives des trois génotypes est possible en utilisant les succès reproducteurs à vie relatifs des génotypes (Coulson T, communication personnelle). La ligne inférieure du Tableau 1 donne ces valeurs de *fitness* relatives pour les génotypes *kk*, *Kk* et *KK*, qui sont respectivement de 0,779, 1,0 et 0,013.

La faible *fitness* des homozygotes *KK* est particulièrement frappante. Sur les 280 loups échantillonnés pour Coulson et al. (2011), seuls 12 (4,3%) étaient *KK*. Parmi eux, seuls 3 (2 femelles, 1 mâle) étaient des reproducteurs. Sur ces 3 reproducteurs *KK*, 1 femelle n'a produit aucun petit survivant dans sa tenure, l'autre femelle n'a produit qu'un seul petit survivant, et le mâle n'a produit qu'un seul petit survivant. Ces faits confirment le succès reproducteur très réduit des individus *KK* au cours de leur vie, estimé par Coulson et al. (2011), et la très faible valeur de *fitness* relative des *KK* dans le Tableau 1.

Tableau 1. Les valeurs estimées du taux de survie annuel, du taux de recrutement annuel, de la durée des générations et du succès reproducteur moyen sur toute la durée de vie pour les 3 génotypes de couleur différents dans la population de loups du parc national de Yellowstone (Coulson et al. 2011) et les valeurs de *fitness* moyennes relatives basées sur le succès reproducteur moyen sur toute la durée de vie

Genotype	<i>kk</i>	<i>Kk</i>	<i>KK</i>
Color	Gray	Black	Black
Annual survival rate	0.75	0.77	0.47
Annual recruitment rate	0.24	0.28	0.08
Generation length	4.5	4.9	2.4
Mean lifetime reproductive success	1.83	2.35	0.031
Mean fitness	0.779	1	0.013

Le Tableau 2 donne les fréquences annuelles estimées des 2 phénotypes de couleur pendant 17 ans dans le parc national de Yellowstone, sur la base des enquêtes de fin d'année en novembre-décembre de 1996 à 2012. Ces chiffres incluent les louveteaux qui ont survécu à l'été et à l'automne jusqu'à leur premier hiver. L'année 1995 n'est pas prise en compte car davantage de loups ont été transférés dans la population en 1996 (voir discussion ci-dessous). De 1996 à 2012, la fréquence estimée des loups noirs dans la population a été plutôt stable et a varié de 0,36 en 2000, 2003 et 2004 à 0,57 en 2008 avec des moyennes pour ces enquêtes de 0,547 loup gris et 0,453 loup noir.

VonHoldt et al. (2008) ont estimé la taille effective de la population (N_e) dans la population de Yellowstone pour les années 1997 à 2004, et la moyenne pour ces 8 années était de 17,9. La taille effective de la population est fortement corrélée avec le nombre annuel de reproducteurs réussis. Par conséquent, une autre mesure de la taille effective de la population peut être obtenue à partir du nombre moyen de reproducteurs (Tableau 2). Le nombre moyen de reproducteurs de 1996 à 2010 était de 25,9. Le nombre total moyen de loups sur cette période était de 61,9 loups gris plus 49,7 loups noirs plus 2,3 loups de couleur inconnue pour un nombre moyen de 113,9 loups au total. Par conséquent, nous allons explorer ci-dessous les effets d'une taille de population effective de 10 et plus afin de déterminer l'influence potentielle de la dérive génétique.

Tableau 2. Le nombre annuel documenté de reproducteurs et le nombre et les fréquences des loups gris et noirs dans la population de loups de Yellowstone de 1996 à 2012 et l'estimation de l'allèle noir K en utilisant ces fréquences phénotypiques et l'expression (équation 4b) lorsque $s_1 = 0,05$ et $s_2 = 0,63$, les valeurs de survie relative données 2 ans des taux de survie annuels du Tableau 1

Year	Numbers			Frequency		
	Breeders	Gray	Black	Gray	Black	K
1996	7	20	17	0.541	0.459	0.274
1997	18	37	32	0.536	0.464	0.277
1998	14	41	41	0.500	0.500	0.305
1999	14	37	35	0.514	0.486	0.294
2000	17	73	41	0.640	0.360	0.203
2001	19	76	55	0.580	0.420	0.245
2002	26	86	59	0.593	0.407	0.236
2003	32	108	60	0.643	0.357	0.201
2004	37	107	60	0.641	0.359	0.203
2005	37	58	57	0.504	0.496	0.302
2006	35	68	68	0.500	0.500	0.305
2007	28	86	80	0.515	0.485	0.294
2008	40	52	70	0.426	0.574	0.366
2009	33	43	47	0.478	0.522	0.323
2010	32	56	43	0.571	0.429	0.252
2011	—	60	42	0.588	0.412	0.239
2012	—	44	38	0.537	0.463	0.277
Average	25.9	61.9	49.7	0.547	0.453	0.269

Modèle...

RESULTATS

La Figure 2 montre la variation attendue de la fréquence de K par génération dans une grande population lorsque les *fitness* des génotypes kk , Kk et KK sont respectivement de 0,779, 1,0 et 0,013. Comme prévu, il n'y a pas de changement dans la fréquence de K lorsqu'elle est égale à 0,183, il y a une augmentation de la fréquence en dessous de cet équilibre, et une diminution au-dessus, ce qui indique un polymorphisme stable. Remarquez que la diminution de la fréquence des allèles par génération au-dessus de l'équilibre est beaucoup plus importante que l'augmentation en dessous de l'équilibre.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, dans une petite population, l'effet combiné de la dérive génétique et de la sélection asymétrique de l'avantage des hétérozygotes peut entraîner certains résultats contre-intuitifs (Robertson 1962). Pour comprendre cela, comparons cette situation à celle où il n'y a que de la dérive génétique ($s_1 = s_2 = 0$). Dans la situation où il n'y a que de la dérive génétique, on s'attend à ce que la variation génétique soit perdue dans la population à un taux de $1/(2N_e)$ par génération. Lorsqu'il y a symétrie de la sélection contre les homozygotes, $s_1 = s_2$, la variation génétique est conservée dans la population plus longtemps que lorsqu'il n'y a pas

de sélection et le taux de perte est $< 1/(2N_e)$ par génération. Lorsqu'il y a une sélection asymétrique de l'avantage des hétérozygotes, la variation génétique peut être perdue plus rapidement que s'il n'y avait que la dérive génétique, ou aucune sélection. Cet effet peut être compris à l'aide d'une mesure appelée le facteur de retardement (Robertson 1962), qui est égal à $1/(2N_e d)$ où d est le déclin asymptotique observé (décroissance) de l'hétérozygotie par génération pour un type de sélection donné.

En général, le facteur de retardement est une fonction de l'équilibre attendu dans une grande population pour différents niveaux de sélection contre les homozygotes et de dérive génétique, ainsi que de la quantité de sélection et de la taille effective de la population (Robertson 1962 ; Hedrick 2012). Si l'équilibre attendu est proche de 0,5, alors le facteur de retardement devient très important lorsque $N_e (s_1 + s_2)$ est grand, ce qui indique que la variation génétique se perd beaucoup plus lentement que lorsque seule la dérive génétique agit. D'autre part, lorsque $s_1 < s_2$, de sorte que l'équilibre est de faible fréquence, le facteur de retardement est faible et la variation génétique se perd plus rapidement que s'il n'y avait que la dérive génétique. Comme l'a souligné Robertson (1962), en général, lorsque $q_e < 0,2$ ($s_2 > 4s_1$), le facteur de retardement est inférieur à celui qui existe en cas de simple dérive génétique.

Cette prédiction surprenante peut être comprise à partir du changement attendu de la fréquence des allèles donné dans la Figure 2. Dans l'ensemble, l'effet général de cette sélection lorsqu'il y a une asymétrie de *fitness* homozygote ressemble beaucoup à une sélection contre un génotype récessif *KK* avec des *fitness* de 1, 1 et 0,013 pour les génotypes *kk*, *Kk* et *KK*, respectivement (voir Figure 2) et pousse la fréquence de *K* vers le bas jusqu'à des fréquences faibles. Lorsque *K* est rare, la taille attendue de Δq augmentant *K* à partir de près de 0 est faible car presque tous les allèles *K* se trouvent chez les hétérozygotes et la différence sélective de *fitness* entre l'hétérozygote *Kk* et l'homozygote *kk* commun de s_1 est faible de sorte que la dérive génétique devient plus importante. En conséquence, ces deux facteurs ont pour effet net une perte de variation plus rapide que si aucune sélection n'était présente.

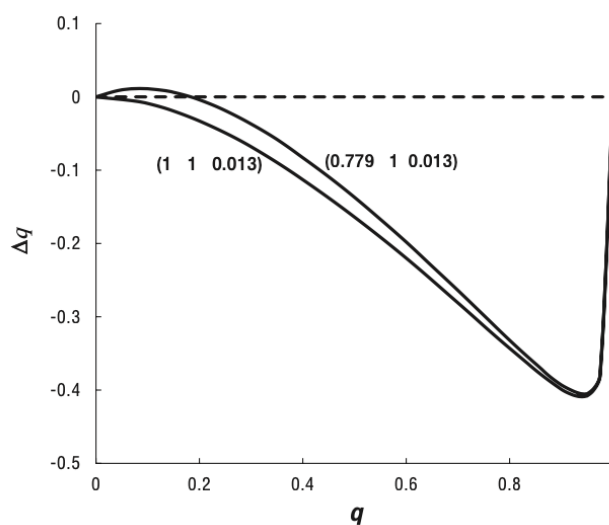


Figure 2. Le changement attendu de la fréquence de *K* et Δq pour différentes fréquences initiales q lorsque les *fitness* des génotypes *kk*, *Kk* et *KK* sont respectivement de 0,779, 1 et 0,013 (courbe supérieure) et de 1, 1, 0,013 (courbe inférieure). Pour référence, la ligne brisée indique le moment où le changement attendu de la fréquence des allèles est de 0

Pour mieux comprendre, nous pouvons examiner de plus près le **facteur de retardement** pour les valeurs de *fitness* estimées et lorsque le *fitness* de *kk* est de 5% inférieur et de 5% supérieur à l'estimation de 0,779 pour différentes valeurs de population effective (Figure 3). Premièrement, lorsque w_{11} est de 0,779 comme estimé et que les valeurs de N_e sont faibles, la variation génétique se perd plus rapidement que dans le cas de la dérive génétique seule. Lorsque N_e devient 20, le facteur de retardement devient supérieur à 1, et lorsque N_e est 50, il est significativement supérieur à 1. D'autre part, si la sélection est moindre contre l'homozygote *kk* (0,818, 1, et 0,013), alors même avec $N_e = 50$, il y a peu de rétention de la variation génétique par rapport à l'absence de sélection. En revanche, s'il y a davantage de sélection contre l'homozygote *kk* (0,740, 1 et 0,013), de sorte que la symétrie des ajustements homozygotes est accrue, la rétention est importante, même avec $N_e = 30$.

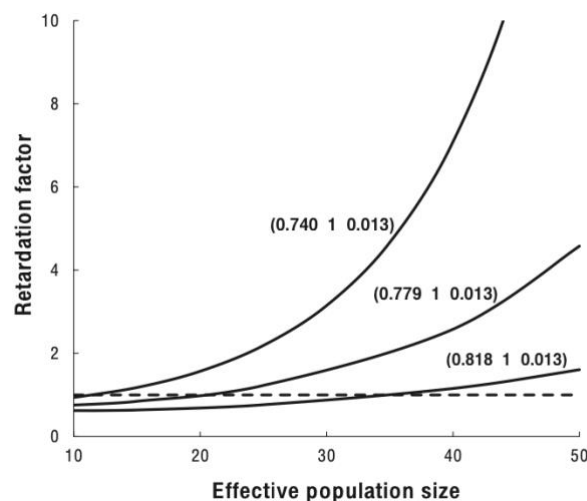


Figure 3. Le facteur de retard pour différentes tailles de population effectives (N_e) lorsque la valeur d'aptitude du génotype *kk* est inférieure de 5% (la sélection est plus importante) à l'estimation (0,740), à l'estimation (0,779) ou supérieure de 5% (la sélection est moins importante) à l'estimation (0,818), et que les valeurs d'aptitude des génotypes *Kk* et *KK* sont 1 et 0,013. Dans ces cas, les équilibres attendus de *K* dans une population infinie sont 0,209, 0,183 et 0,156. La ligne brisée indique le facteur de retardement de 1 lorsqu'il n'y a pas de sélection différentielle

Comme nous l'avons dit plus haut, le nombre d'homozygotes *KK* noirs était très faible et, par conséquent, il était difficile d'estimer précisément la *fitness* du génotype *KK*. Afin d'explorer la sensibilité de nos résultats à la variation de cette estimation, nous avons supposé à titre d'exemple que la *fitness* du génotype *KK* était de 0,2, soit $0,2/0,013 = 15,4$ fois plus élevée que l'estimation utilisée ci-dessus et que l'équilibre stable pour l'allèle *K* dans une population infinie était de 0,216 pour ces valeurs de *fitness*. Dans ce cas, le facteur de retardement a été quelque peu augmenté car la sélection de l'avantage des hétérozygotes était plus équilibrée. Cependant, l'effet était beaucoup moins important que la diminution de 5% de la valeur d'aptitude du génotype *kk* à 0,740 examinée dans la Figure 3 qui avait une valeur d'équilibre très similaire dans une population infinie de 0,209. Cela suggère que nos résultats sont moins sensibles à une forte augmentation de la valeur d'aptitude de *KK* qu'à une faible diminution de cette valeur.

Quel est l'impact attendu de la taille d'une population finie sur la fréquence de l'allèle *K* compte tenu de la sélection estimée sur les 3 génotypes ? La Figure 4 donne la fréquence moyenne attendue de l'allèle *K* lorsque la fréquence initiale est de 0,25 et que la taille effective de la population est de 10 ou 40. Après 10 générations (en supposant des générations de 4 ans, Coulson et al. 2011 ; Stahler

et al. 2013), la fréquence moyenne a été considérablement réduite à 0,116 lorsque $N_e = 10$ et à 0,171 lorsque $N_e = 40$.

À titre de comparaison, les fréquences observées estimées sont données en utilisant l'équation 4b et $s_1 = 0,05$ et $s_2 = 0,63$, les taux de survie relatifs pour 2 ans, étant donné les taux de survie annuels du Tableau 1. La moyenne de ces fréquences estimées de l'allèle K sur les 17 années est de 0,269 (Tableau 1). En 2011, la fréquence estimée était de 0,239, et la fréquence attendue en 2011 était un peu plus faible pour $N_e = 10$ à 0,179 et pour $N_e = 40$ à 0,197.

Cependant, même si la moyenne attendue diminue, la distribution attendue sur les populations répliquées devient rapidement assez large. La Figure 5 donne la distribution attendue de l'allèle K noir lorsque sa fréquence initiale est de 0,25 et que $N_e = 20$. Après 4 générations, la fréquence moyenne est de 0,191, mais près de 30% du temps, la fréquence attendue est de 0,25 ou plus. En d'autres termes, la valeur observée de 0,237 n'est pas improbable dans ces circonstances. À la génération 10, la fréquence moyenne est tombée à 0,152, mais dans environ 20% des cas, la fréquence attendue est de 0,25 ou plus, et dans 11,2 % des cas, l'allèle K a été perdu.

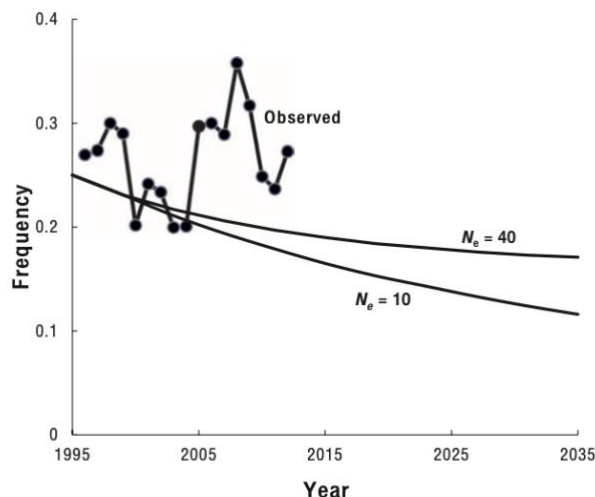


Figure 4. La fréquence de K observée dans la population de Yellowstone de 1996 à 2012 et la fréquence moyenne attendue lorsque les *fitness* des génotypes kk , Kk et KK sont respectivement de 0,779, 1 et 0,013, que la fréquence initiale en 1995 est de 0,25, que la taille effective de la population est de 10 ou 40 et que la durée de la génération est de 4 ans

DISCUSSION

Lorsqu'il existe un avantage hétérozygote avec une asymétrie extrême dans une population finie, on s'attend à ce que la variation génétique se perde au moins aussi rapidement que lorsqu'il n'y a que de la **dérive génétique** (Robertson 1962). Bien que les *fitness* relatives estimées pour les génotypes de couleur dans la population de loups de Yellowstone montrent un avantage hétérozygote avec une asymétrie extrême, les fréquences observées de ces génotypes semblent être relativement stables au cours des 17 années de suivi (environ 4 générations), variant d'une fréquence pour K de 0,20 en 2000, 2003 et 2004 à 0,37 en 2008 avec une moyenne de 0,269. Nous avons examiné ici, compte tenu des aptitudes relatives estimées et d'une petite taille de population effective, comment l'attente théorique du changement des fréquences des allèles de couleur se compare aux fréquences des allèles observées pour ce gène de couleur.

La stabilité relative des fréquences alléliques observées est-elle conforme aux attentes théoriques ? Compte tenu des aptitudes relatives estimées et de la fréquence initiale, on ne s'attend pas à ce que

le changement de la fréquence des allèles de couleur dû à la sélection soit important par génération, les changements les plus importants étant attendus à des fréquences alléliques beaucoup plus élevées. Même avec une petite taille de population effective de 20 après 4 générations, près de 30% du temps, la fréquence est aussi élevée ou plus élevée que la fréquence initiale. **En d'autres termes, dans ce cas, l'action de la sélection ne semble pas très forte et il n'y a pas eu assez de temps pour que les fréquences alléliques soient fortement réduites par la combinaison de la sélection et de la dérive génétique.** Par conséquent, même si l'on s'attend à une perte de variation génétique dans cette situation sur la base de la théorie de Robertson (1962), contrairement à ces prédictions générales, un examen détaillé de cet exemple permet de comprendre ces résultats contre-intuitifs.

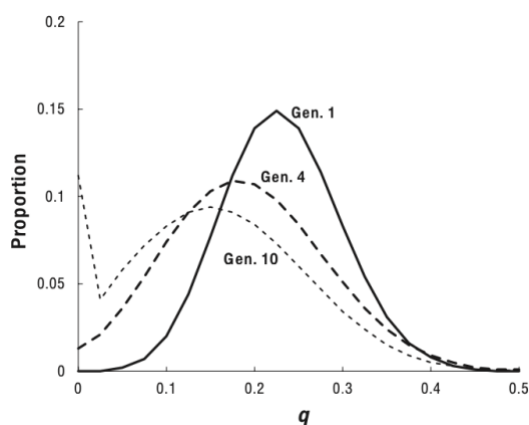


Figure 5. Changement attendu dans la distribution de la fréquence de K au fil du temps (représentée par q) aux générations 1 (ligne continue), 4 (ligne discontinue) et 10 (ligne pointillée) lorsque la taille effective de la population est de 20 et que la fréquence initiale de K est de 0,25

Pour comprendre le schéma temporel de la fréquence des variantes de couleur, il est important d'examiner les fréquences chez les fondateurs de la population de Yellowstone qui se composait de 3 groupes indépendants (Tableau 3). Les 14 loups (6 gris et 8 noirs) transférés en 1995 provenaient des environs du parc national de Jasper, Alberta, Canada et formaient 3 meutes. Le premier groupe de 17 loups (12 gris et 5 noirs) transférés en 1996 provenait du nord de Fort St John, Colombie Britannique, Canada et formait 4 meutes. Enfin, à la fin de l'année 1996, 10 jeunes loups (7 gris et 3 noirs) provenant des montagnes Sawtooth au nord-ouest du Montana ont été transférés. Les génotypes de ces 40 loups sont donnés dans le Tableau 3 (le génotype d'un individu noir de 1995 n'est pas clair).

Les groupes de 1995 et 1996 comprenaient des adultes et étaient connus pour former des meutes et produire une progéniture qui a survécu. D'autre part, seuls 2 (tous deux gris) des 10 louveteaux translocalisés fin 1996 étaient connus pour se reproduire (VonHoldt et al. 2008), et les autres se sont dispersés et sont morts de diverses causes. Par conséquent, pour calculer la fréquence initiale ci-dessous, nous utiliserons les 30 loups transloqués du Canada et les 2 loups gris du Montana qui se composaient de 20 loups k k , 11 K k et 1 K K , ce qui rend la fréquence initiale des allèles k et K , 0,797 et 0,203, respectivement. A titre de comparaison, les génotypes de 255 loups nés dans la population de 1998 à 2009 sont également donnés dans le Tableau 3. **Les fréquences des allèles k et K dans ce groupe sont de 0,747 et 0,253, un peu plus élevées mais pas significativement différentes des fréquences chez les 30 loups fondateurs.**

Des études de terrain sur la population de loups dans et autour du parc national de Jasper, Alberta, Canada, et sur ses morphes de couleur ont été menées pendant plusieurs décennies (Tableau 4).

Tableau 3. Les nombres observés et attendus (selon les proportions de Hardy-Weinberg) des 3 génotypes qui déterminent la couleur dans la population de loups de Yellowstone pour les 40 fondateurs génotypés et les 255 loups nés dans la population sur la période de 1998 à 2009

Genotype or allele	<i>kk</i>	<i>Kk</i>	<i>KK</i>		
Color	Gray	Black	Black	<i>k</i>	<i>K</i>
Founders—1995	6	6	1	0.692	0.308
Founders—1996	12	5	0	0.853	0.147
Founders—late 1996	7	3	0	0.850	0.150
Founders (1995, 1996, 2 grays from late 1996)	20	11	1	0.797	0.203
Observed	0.625	0.344	0.031		
Expected	0.635	0.324	0.041		
1998–2009	138	105	12	0.747	0.253
Observed	0.541	0.412	0.047		
Expected	0.558	0.378	0.064		

Tableau 4. Le nombre de loups de différentes couleurs observés dans et autour du parc national de Jasper et la fréquence des loups noirs

Years	Gray	Black	White	Frequency of black	Citation
1940s	36	44	—	0.550	Cowan (1947)
1969–1972	31	26	—	0.456	Carbyn et al. (1993)
1965–1984	59	70	3	0.530	Dekker (1986)
1979–1998	39	115	3	0.732	Dekker (1988)
1999–2013	12	56	—	0.823	Dekker (personal communication)

Par exemple, Cowan (1947) a rapporté que 55% des loups de cette région étaient noirs et Carbyn (1973) a trouvé que 46% étaient noirs. Dekker (1986, 1998) a étudié les loups et leur couleur pendant plus de 30 ans dans le parc national de Jasper, tout près de l'endroit où a été capturé le groupe de 14 loups transférés à Yellowstone en 1995. Parmi les loups qu'il a catégorisés en fonction de leur couleur entre 1965 et 1984, 53% étaient noirs (Dekker (1986)) et dans une seule meute qu'il a suivie de 1979 à 1998, 73% étaient noirs (Dekker (1998)). Dans ses enquêtes les plus récentes de 1999 à 2013, Dekker (communication personnelle) a documenté que 82% étaient noirs, ce qui suggère que la proportion de loups noirs pourrait même être en augmentation ces dernières années.

En d'autres termes, la forte proportion de noirs chez les 14 loups prélevés dans cette région pour être transférés à Yellowstone en 1995 semble refléter la forte proportion de loups noirs dans cette région et ne constituait pas un échantillon inhabituel.

Stahler et al. (2013) ont constaté que les femelles noires hétérozygotes avaient un succès reproducteur significativement plus faible (0,75) que les femelles grises. Cela diffère de Coulson et al. (2011) qui ont trouvé que le taux de recrutement annuel des loups gris était inférieur (0,86) à celui des hétérozygotes noirs. Les 2 échantillons n'étaient pas identiques, par exemple, Stahler et al. (2013) n'ont examiné que les femelles et Coulson et al. (2011) ont examiné les deux sexes, ce qui explique peut-être la différence entre les estimations. En outre, l'approche d'analyse statistique utilisée par Coulson et al. (2011) différait du succès de reproduction annuel observé rapporté dans l'étude de Stahler et al. (2013). Cependant, si les loups gris avaient une *fitness* plus élevée par rapport aux hétérozygotes noirs en raison d'un succès reproducteur plus élevé, alors le maintien de la variation par l'avantage hétérozygote pourrait être influencé. Par exemple, si les homozygotes gris et les hétérozygotes noirs n'ont pas de *fitness* significativement différent, alors le changement attendu dans la fréquence des allèles est toujours négatif, bien que cette valeur ne soit pas importante (Figure 2).

En outre, il semble qu'il puisse y avoir un accouplement non aléatoire entre différents phénotypes de couleur dans la population de Yellowstone. Pour 172 couples reproducteurs connus, il y avait un excès de 27% de couples noir-gris et une déficience complémentaire de couples gris-gris et noir-noir. On sait qu'un tel accouplement **néгатif-assortatif** entraîne un polymorphisme stable et pourrait influencer considérablement le maintien des fréquences alléliques dans ce cas. L'impact de ce facteur est actuellement à l'étude.

Nous avons utilisé ici des valeurs de *fitness* basées sur l'analyse de Coulson et al. (2011) de 280 loups, soit la quasi-totalité des animaux de la population de Yellowstone durant cette période. **Cette analyse a clairement montré un fort avantage hétérozygote pour les hétérozygotes noirs pendant cette période et que les 2 homozygotes avaient des valeurs de *fitness* assez différentes** (asymétriques). Comme Coulson et al. (2011) l'ont suggéré, les valeurs de sélection peuvent changer au fil du temps. En outre, d'autres facteurs, tels que l'accouplement non aléatoire et le flux génétique, pourraient avoir un impact sur la variation génétique au locus *K*. Heureusement, le Yellowstone Wolf Project poursuivra son suivi et son étude détaillée à long terme de cette population de loups, de sorte que nos projections pourront être réévaluées à l'avenir et que des informations supplémentaires pourront être incluses dans les futures **analyses évolutives**. Dans l'ensemble, le polymorphisme de couleur chez les loups de Yellowstone est déjà une étude de cas importante pour la compréhension de la génétique de l'évolution et de la conservation, et il est probable qu'il devienne plus important à l'avenir.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, Anderson et al. (2009) ont conclu que l'allèle noir est apparu chez les chiens et s'est répandu chez les loups, il y a potentiellement des milliers d'années. Étant donné que la taille de la population de loups était importante, comme cela a été estimé par l'analyse génétique (Leonard et al. 2005) et les estimations de *fitness* de Coulson et al. (2011), on aurait pu s'attendre à ce que l'allèle noir augmente à partir d'une faible fréquence chez les loups. Cette attente est due au fait que tous les allèles noirs se trouvent initialement chez les hétérozygotes et que la valeur adaptative de l'hétérozygote Kk est supérieure à celle de l'homozygote ancestral kk . De plus, même dans une **population finie** et compte tenu de ces aptitudes, on s'attend à ce que la fréquence moyenne augmente quelque peu au début. Cependant, après cette augmentation initiale, on s'attend à ce que dans une petite population, un peu comme dans une population sans sélection, l'allèle noir finisse par être perdu (sur la base de simulations similaires à celles décrites ci-dessus). L'impact global de la **dérive génétique**, du flux de gènes entre les chiens et les loups, la chronologie de ces événements et les valeurs réelles de la sélection pendant cette période ne sont pas connus. En d'autres termes, il est possible que, compte tenu de ces valeurs d'aptitude, l'allèle noir ait pu pénétrer dans la population de loups et augmenter, mais la dynamique réelle est basée sur un certain nombre de facteurs inconnus.

On suppose qu'une meilleure **dissimulation** procure un avantage en termes de *fitness* aux prédateurs en embuscade. Cependant, les loups sont principalement des prédateurs de chasse à courre et l'embuscade n'a pas grand-chose à voir avec leur comportement de chasse. De plus, les loups ne sont généralement pas secrets, ils vivent en groupes bien visibles, hurlent et marquent leur odeur régulièrement, préfèrent se déplacer dans des paysages ouverts et faciles à traverser comme les pistes de chasse, les routes, les fonds de vallée et les lignes de crête. **En d'autres termes, l'hypothèse d'un avantage de dissimulation lié à la couleur sombre du pelage dans les zones forestières n'est probablement pas un facteur primordial influençant la fréquence des couleurs de pelage chez les loups.** Soutenant cette conclusion, Dekker (2009) a déclaré que « dans mes 40

années d'observations sur le terrain dans le parc national de Jasper, les loups noirs sont à tous moments plus visibles que les gris, même parmi les arbres ». D'autre part, il est possible que le gène de la bêta-défensine qui détermine la couleur noire chez les loups ait des **effets pléiotropiques** sur la résistance aux maladies ou d'autres traits liés à l'immunologie (Coulson et al. 2011) et entraîne des compromis de *fitness* comme ceux décrits pour les gènes uniques chez les moutons (Johnston et al. 2013).