

L'écologie est le moteur de l'évolution chez les loups gris

Evolutionary Ecology Research, 2014, **16**: 461–473

Ecology drives evolution in grey wolves

Jennifer A. Leonard

*Conservation and Evolutionary Genetics Group, Integrative Ecology Department,
Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Seville, Spain*

Résumé

Contexte : Le loup gris (*Canis lupus*) est une espèce holarctique très répandue, répartie dans une grande variété d'habitats, notamment les déserts, les plaines sèches, les forêts boréales et le Haut-Arctique. Ce sont des carnivores généralistes qui se nourrissent d'une grande variété d'espèces sur l'ensemble de leur territoire. Les loups se dispersent aussi facilement, avec des records multiples de plus de 1000 km. Malgré cela, des exemples surprenants de différenciation entre des populations de loups contiguës ont été décrits.

Questions : Comment la différenciation des populations peut-elle apparaître et être maintenue chez une espèce généraliste distribuée en continue ? Comment cette structure peut-elle avoir un impact sur l'évolution et la conservation ?

Données : Données génétiques, morphologiques et écologiques publiées antérieurement sur des populations anciennes, historiques et modernes de loups gris dans l'ensemble de leur aire de répartition.

Résultats : La différenciation génétique des populations de loups est étroitement associée aux caractéristiques de l'habitat. Cela implique que les loups qui se dispersent le font principalement dans leur habitat natal. Lorsque les loups étendent leur aire de répartition pour occuper de nouvelles zones, celles-ci ont tendance à être colonisées par un petit nombre de loups occupant souvent des habitats similaires. Les nouveaux arrivants s'adaptent rapidement aux nouvelles conditions et peuvent être capables d'exclure d'autres loups potentiellement immigrés. Cette limitation du mélange entre les populations implique que les populations vivant dans des habitats en voie de disparition (en raison du changement climatique ou du changement d'utilisation des terres) sont susceptibles de disparaître avec les habitats, entraînant la perte d'**écotypes** adaptés localement. Ce cycle d'isolement et d'extinction répétés a conduit au faible niveau de diversité génétique observé à la fois au sein des populations et de l'espèce, inférieur à celui des autres canidés répandus.

Conclusions : La structure des populations de loups est générée par « l'isolement par l'environnement ». Cela implique que la diversité génétique est plus cloisonnée que prévu dans l'aire de répartition des loups, ce qui entraîne une diminution de la taille effective de la population et du potentiel évolutif des loups dans un habitat donné, une menace face aux changements environnementaux. Il en résulte un schéma d'extinctions locales et une réduction de la variation génétique.

INTRODUCTION

Les études **phylogéographiques** ont mis en évidence des discontinuités de structure de population dans la distribution de la diversité génétique de la grande majorité des espèces répandues (Sexton et al., 2014). Cette structure est souvent associée à des barrières actuelles ou historiques à la dispersion. Les barrières actuelles comprennent les zones d'habitat inadapté, les routes, les montagnes, etc. (Riley et al., 2006). Les barrières historiques font référence à l'ombre de barrières

passées, telles que les nappes glaciaires du Pléistocène ou la distribution passée d'habitats inadaptés, qui ont ensuite disparu, permettant aux populations de s'étendre et d'entrer en contact, mais en conservant le signal de différenciation de l'époque où elles étaient isolées (Hewitt, 2000). Un autre modèle **phylogéographique** commun, **l'isolement par la distance**, se produit en l'absence de toute barrière, simplement à travers les limites que les animaux individuels ont pour se déplacer. Dans ce cas, les animaux géographiquement proches sont également plus proches génétiquement car les individus ne se dispersent pas assez (par rapport à la distribution de l'espèce) pour que le pool génétique reste totalement mélangé. La différenciation génétique entre ces populations est principalement causée par le processus neutre de la dérive génétique aléatoire dans les populations génétiquement isolées ou le long d'un gradient de connectivité décroissante, sans impliquer nécessairement une adaptation à des conditions environnementales différentes. Plus récemment, l'importance de l'habitat dans le façonnement des modèles phylogéographiques a été reconnue, et on parle « **d'isolement par l'environnement** » (Wang et Bradburd, 2014). Cela permet à l'adaptation aux habitats locaux de s'accumuler par le biais de la sélection naturelle sans être « submergée » par le flux de gènes provenant d'animaux d'autres habitats. Chez les espèces dont la capacité de dispersion est limitée, il peut être difficile de déterminer si différentes populations se trouvent dans différents habitats parce qu'elles ont une certaine préférence ou sélection pour le type d'habitat, ou si elles ne sont tout simplement pas capables de se disperser régulièrement jusqu'aux habitats voisins.

Le loup gris (*Canis lupus* L.) est une bonne espèce modèle pour étudier les facteurs environnementaux qui peuvent influencer la structure génétique. Le loup gris est considéré comme une espèce généraliste, et sa répartition naturelle est très étendue dans la majeure partie de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord. Cette zone comprend de nombreux habitats très différents, allant du haut Arctique aux forêts denses, en passant par les steppes ouvertes et les déserts. Les loups vivant dans ces différents habitats ont des proies disponibles très différentes, et donc des régimes alimentaires très différents ; ils diffèrent également en termes de disponibilité d'eau ou de refuge, d'exigences en matière de régulation thermique, de pression humaine, de concurrents, etc. Les loups gris ont une capacité de dispersion particulièrement élevée, des mouvements de plusieurs centaines à plus de mille kilomètres ayant été enregistrés (Linnell et al., 2005 ; Wabakken et al., 2007). Les loups sont capables de traverser des caractéristiques géologiques qui agissent comme des barrières pour d'autres espèces, telles que des montagnes, des rivières, des forêts, des zones ouvertes et même d'étroites étendues d'océan ouvert (Stronen et al., 2014), ainsi que des zones fortement peuplées ou profondément transformées par les humains, ce qui donne très peu de caractéristiques environnementales physiques qui pourraient être des barrières. En outre, les loups des deux sexes se dispersent (Kojola et al., 2006). En accord avec ces observations, peu de structure phylogéographique a été trouvée à grande échelle (à travers leur distribution) en utilisant des marqueurs mitochondriaux (Vilà et al., 1999).

Certaines populations de loups ont été identifiées comme distinctes. L'une des premières populations à être reconnue comme génétiquement distincte est le loup du Mexique. Ces loups vivent à la limite méridionale de l'aire de répartition de l'espèce en Amérique du Nord, et sont fortement menacés suite aux efforts intenses d'éradication déployés dans les années 1900. D'abord avec l'ADN mitochondrial (Wayne et al., 1992), puis avec d'autres marqueurs (vonHoldt et al., 2011), il a été démontré que ces loups étaient différents des autres loups d'Amérique du Nord. La différenciation et la profonde divergence dans les mitochondries entre les loups Mexicains et les autres loups nord-Américains ont été utilisées pour suggérer qu'ils avaient une origine distincte et

plus ancienne de l'Eurasie que les autres loups nord-Américains (Wayne et al., 1992). Bien que cette différenciation soit reconnue depuis longtemps, le loup Mexicain est très isolé des autres populations de loups, car la plupart des loups des États-Unis contigus et du sud du Canada ont été éradiqués. Il est donc possible que, par opposition à une structure discrète, le modèle observé soit un vestige de l'isolement par la distance, dont il ne reste que les **extrémités**. De même, d'autres petites populations de loups qui semblent différenciées, peut-être en raison de leur isolement, sont les populations Italienne, Ibérique et Scandinave (Vilà et al., 1999, 2003 ; Lucchini et al., 2004). Il est intéressant de noter que la différenciation de l'actuelle population de loups Scandinaves est apparue en très peu de temps (un peu plus d'une décennie) en raison de la taille extrêmement réduite de leur population (Vilà et al., 2003), ce qui montre que le degré de différenciation n'est pas nécessairement corrélé au temps d'isolement.

Cependant, à une échelle plus fine, une forte différenciation des populations a été identifiée chez des loups distribués de manière continue (Sharma et al., 2004 ; Musiani et al., 2007 ; Koblmüller et al., 2009 ; Muñoz-Fuentes et al., 2009 ; Pilot et al., 2010 ; Jedrzejewski et al., 2012). Une différenciation entre des populations géographiquement adjacentes a été observée dans toute l'aire de répartition, en Europe, en Asie et en Amérique du Nord. Ces schémas semblent être un phénomène général et répandu, et pas seulement un cas particulier dans une circonstance inhabituelle.

Évolution rapide de la structure de la population

Il existe aujourd'hui plusieurs descriptions détaillées de la structure des populations de loups dans les zones où elles sont distribuées de manière continue. Ce schéma a d'abord été suggéré pour l'Amérique du Nord (Carmichael et al., 2001 ; Geffen et al., 2004), puis a été soutenu par des recherches plus détaillées à une échelle géographique plus réduite, tant en Europe qu'en Amérique du Nord. Deux exemples bien développés proviennent du Canada. Le premier est celui de la côte de la Colombie-Britannique. Il existe une longue et étroite bande de forêt pluviale tempérée le long de la côte Pacifique du Canada. À l'Est de cette forêt se trouve la chaîne de montagnes côtières, dont l'habitat est continental. Les loups gris sont répartis de façon continue dans ces deux habitats. Il n'y a aucune barrière anthropique ou naturelle entre ces deux habitats. Un loup moyen pourrait facilement se disperser sur une distance supérieure à la largeur de la forêt pluviale tempérée. Malgré cela, il existe une forte **discontinuité** génétique chez les loups correspondant à la discontinuité de l'habitat. Une divergence significative a été observée sur des échelles de <100 km là où l'habitat a changé, mais aucune divergence significative n'a été trouvée sur cinq fois cette distance dans l'habitat de la forêt côtière (Muñoz-Fuentes et al., 2009).

Un autre exemple correspond aux loups à travers les Territoires du Nord-Ouest. Dans le Nord, certains loups passent l'été dans la toundra où ils font leur tanière, élèvent leurs louveteaux et se nourrissent de caribous migrants, qu'ils suivent en hiver jusqu'à la limite des arbres, où vivent les loups résidents. Tous ces loups passent l'hiver à l'intérieur/aux alentours de la limite nord de la forêt. Une différenciation génétique et morphologique (couleur du pelage) prononcée et significative a été rapportée pour ces deux groupes de loups (Musiani et al., 2007). Cette différenciation se retrouve dans les marqueurs génétiques hérités de la mère, du père et des deux parents. Elle reflète donc une véritable structure de population et pas seulement une préférence de mise au terrier héritée de la mère (qui pourrait entraîner une différenciation des marqueurs génétiques hérités de la mère, mais pas des marqueurs hérités du père). Ce résultat est remarquable

car les loups s'accouplent en hiver, lorsque tous les loups se trouvent dans la même zone, ce qui garantit que la distance n'est pas le **moteur** de la différenciation entre les deux **écomorphes**.

Ce schéma de divergence génétique des populations de loups associé à l'habitat n'est pas seulement observé en Amérique du Nord. Une différenciation génétique associée à différents habitats ou régimes alimentaires a également été signalée en Europe de l'Est, où se rencontrent la bordure occidentale des Carpates et la forêt boréale de plaine (Pilot et al., 2010 ; Jedrzejewski et al., 2012 ; Stronen et al., 2013). La distance entre ces habitats est bien en deçà de la capacité de dispersion des animaux, et les loups habitent les deux zones. **Cependant, les communautés d'ongulés des forêts de montagne et de plaine sont différentes, et une corrélation entre le choix des proies, la structure génétique et l'habitat a été signalée** (Pilot et al., 2012 ; Czarnomska et al., 2013).

Ces exemples montrent que la structure d'une population peut apparaître rapidement, même dans des populations présumées vastes et continues. Ces schémas ont dû apparaître au cours de l'Holocène (au cours des 10 000 dernières années) car ces régions (Canada et Pologne) ont été en grande partie glacées lors du dernier cycle glaciaire, et donc indisponibles pour les loups. Ils montrent que les loups peuvent coloniser de nouveaux habitats au fur et à mesure qu'ils apparaissent, et que des modèles de population peuvent apparaître (sur le plan évolutif) très rapidement, à l'échelle de quelques milliers d'années seulement. La différenciation entre ces populations ne se fait pas uniquement au niveau des marqueurs génétiques neutres. Certaines différences morphologiques, comme la densité ou la couleur du pelage, ou la taille du corps, ont été enregistrées (Musiani et al., 2007 ; Muñoz-Fuentes et al., 2009 ; Anderson et al., 2009). **Les plus grandes différences, cependant, peuvent se situer au niveau du comportement.** Les loups du littoral mangent régulièrement du saumon, bien qu'ils évitent de manger les parties présentant une plus forte accumulation de parasites (Muñoz-Fuentes et al., 2009). Les loups de la toundra migrent (Musiani et al., 2007). **Les loups ont une phase de vie de pré-dispersion relativement longue au cours de laquelle ils sont intégrés dans leur groupe social natal et apprennent probablement beaucoup sur leur habitat, comment et quoi chasser, comment et quoi manger.** Il semble probable qu'un grand nombre de ces comportements chez les loups puissent être **appris**. Ces comportements pourraient avoir un impact significatif sur la survie et la forme physique des individus, de sorte que les **comportements acquis** pourraient constituer un élément important de la différenciation entre des populations de loups génétiquement isolées.

Recolonisations naturelles

Les populations de loups dans l'ensemble de leur aire de répartition en Europe, en Asie et en Amérique ont été fortement affectées par les changements d'utilisation des terres et la persécution humaine directe au cours de l'histoire. Les dates exactes varient selon les endroits, mais elles remontent principalement à environ 500 ans. Au cours des dernières décennies, les attitudes à l'égard de la faune en général et des loups en particulier ont commencé à changer dans de nombreuses régions. Cela se traduit par une variété de modifications juridiques de leur statut, réduisant ou éliminant dans certains cas les programmes d'éradication, et conduisant dans d'autres cas à leur protection. Paradoxalement, la protection légale a été plus facile à obtenir dans les endroits où les loups étaient localement éteints. Des changements dans l'utilisation des terres, tels que l'abandon des zones rurales au profit de grandes villes, tant en Amérique du Nord qu'en Eurasie, ont réduit les persécutions directes et ouvert des habitats plus adaptés, tant pour les loups que pour leurs proies. La combinaison de ces facteurs a permis à plusieurs populations de loups d'étendre leur répartition, voire de recoloniser naturellement des zones où elles avaient été

historiquement éradiquées (Vilà et al., 2003 ; Fabbri et al., 2007 ; Wagner et al., 2012 ; Hendricks et al., 2015).

Les loups gris ont maintenant recolonisé l'Allemagne (Wagner et al., 2012), probablement depuis la Pologne adjacente. Comme mentionné ci-dessus, les loups de cette partie de l'Europe forment des unités génétiques distinctes associées à l'habitat. L'habitat que les loups ont recolonisé dans l'Est de l'Allemagne est plus proche de l'habitat de plaine du nord et de l'Est de la Pologne que du sud-Est montagneux. D'un point de vue génétique, les loups d'Allemagne font partie du groupe de plaine plus répandu en Pologne, qui peut être relié aux populations plus importantes vivant dans un habitat similaire dans la plaine nord-Européenne plus à l'Est (Czarnomska et al., 2013).

Deux populations isolées de loups ont survécu en Europe occidentale, l'une en Ibérie (Espagne et Portugal) et l'autre en Italie. Suite à une protection légale, le nombre d'animaux sur les deux péninsules a augmenté (Ramirez et al., 2006 ; Echegaray et Vila, 2009 ; Caniglia et al., 2014). Ces deux populations présentent un intérêt particulier car les péninsules Ibérique et Italienne ont été deux des plus importants refuges pléistocènes pour les taxons boréaux en Europe occidentale (Hewitt, 2000), et peuvent donc contenir des lignées anciennes.

En Italie, la population était limitée au centre-sud des Appenins au milieu du XX^{ème} siècle, avec un minimum dans les années 1970, après quoi elle a été protégée et s'est étendue vers le nord (Lucchini et al., 2004 ; Fabbri et al., 2007). Au début ou au milieu des années 1990, la population a recolonisé les Alpes en France et en Suisse (Valière et al., 2003). Cette nouvelle population des Alpes a également reçu des immigrants de Croatie à l'Est (Fabbri et al., 2014), et continue de s'étendre. Cette nouvelle population semble être la source de la population encore plus récemment établie dans les Pyrénées Espagnoles (Sastre et al., 2010). Au cours de ces expansions, les loups ont nécessairement dû se disperser dans les zones de plaine et les zones humanisées, mais ils n'ont tenté de s'établir que dans les zones alpines. Cela suggère un certain type de sélection de l'habitat par les loups dispersés.

Des recolonisations naturelles se produisent également en Amérique du Nord. Actuellement, les loups recolonisent la région nord-ouest du Pacifique des États-Unis contigus. Cette recolonisation pourrait provenir de la population de loups écologiquement plus similaire des forêts côtières du Canada, qui a également recolonisé naturellement l'île de Vancouver (Muñoz-Fuentes et al., 2010), ou de la population des montagnes Rocheuses, géographiquement plus proche - et également en expansion - à l'Est (vonHoldt et al., 2010). Les analyses génétiques des populations sources potentielles, des loups historiques du nord-ouest du Pacifique et des colonisateurs ont montré que tant les animaux qui colonisent actuellement la région que ceux qui habitaient historiquement la forêt du nord-ouest du Pacifique sont plus étroitement liés aux loups côtiers du Canada, écologiquement similaires (Hendricks et al., 2015). Il est intéressant de constater que la population actuelle, qui n'est pas une descendante directe des populations historiques car celles-ci ont été éradiquées, est la plus proche génétiquement, ainsi qu'écologiquement. Cette recolonisation était naturelle, mais dans le cas des recolonisations assistées, ce sont là certains des critères utilisés pour sélectionner les fondateurs appropriés. Ces études soulignent l'importance de sélectionner des individus pour le repeuplement à partir d'environnements similaires.

Certaines populations recolonisées naturellement « apparaissent » à des centaines de kilomètres des populations de loups les plus proches, et des efforts importants ont été déployés pour déterminer

l'origine de ces animaux. Par exemple, après des décennies d'absence, une meute de loups reproducteurs est apparue dans le sud de la Scandinavie dans les années 1980, à près de 1000 km de la population de loups la plus proche (Vilà et al., 2003). Une controverse s'en est suivie, notamment des accusations selon lesquelles des animaux de zoo avaient été relâchés illégalement, et des théories selon lesquelles ils avaient en fait survécu et n'avaient pas disparu localement. Des analyses génétiques d'animaux historiques, captifs et sauvages de Finlande ont permis de montrer qu'il s'agissait d'un exemple de recolonisation naturelle par des animaux qui s'étaient dispersés depuis la Finlande vers une parcelle de forêt similaire dans le sud de la Suède (Vilà et al., 2003).

Dans tous ces cas, les événements de dispersion, dont beaucoup ont dû se produire sur une très longue distance, n'étaient pas aléatoires. **Les disperseurs semblent sélectionner un habitat semblable à celui du lieu de naissance.** Cette sélection peut être similaire chez différents animaux issus de la même population source, facilitant potentiellement la rencontre d'un autre disperseur loin de l'aire natale. Les modèles de structure phylogénétique suggèrent que lors des colonisations préhistoriques de nouveaux habitats, les nouvelles populations de loups ont pu augmenter en taille au point d'exclure efficacement les immigrants d'autres habitats/populations, limitant ainsi la possibilité de mélange entre les loups de différentes sources. Compte tenu de l'élément humain présent dans presque tous les habitats où les loups pourraient être présents, il n'est pas certain que ces nouvelles populations puissent atteindre de telles densités, ou si la densité maximale de loups sera simplement plus faible. La surveillance continue de ces populations pourrait permettre de découvrir des schémas intéressants et peut-être différents de ceux qui se sont développés dans les populations précédentes. La pression humaine pourrait-elle faciliter l'échange entre les populations en réduisant la population de loups à des densités inférieures à celles requises pour l'exclusion des nouveaux immigrants ? Quoi qu'il en soit, cela pourrait devenir apparent à une échelle de temps de conservation ou de gestion (moins d'un siècle).

Le grand nombre d'expansions et de recolonisations naturelles de populations au cours des dernières décennies souligne la capacité des loups à se disperser et à survivre dans de nouvelles zones, si on les laisse faire. Ces expansions et recolonisations ne sont pas le résultat d'actions de conservation ou de gestion intenses et planifiées. Elles sont en grande partie le résultat d'une réduction de la persécution directe des loups (réduction des tirs, du piégeage et de l'empoisonnement).

Origine ancienne des modèles existants

À l'autre extrémité de l'échelle de temps, certains schémas de différenciation très profonds, indiquant un isolement beaucoup plus ancien, ont également été décrits. En Inde et dans l'Himalaya, on trouve des lignées mitochondriales très divergentes à proximité d'autres lignées de loups (Sharma et al., 2004 ; Aggarwal et al., 2007). Il semble que là où se trouvent ces lignées divergentes, aucune autre lignée n'est présente. Malheureusement, la distribution précise de ces lignées n'est pas claire.

Un autre exemple de population de loups qui semble avoir été génétiquement isolée pendant une plus longue période est celui des loups des Grands Lacs dans l'Est de l'Amérique du Nord, associés aux forêts tempérées de feuillus et mixtes (Leonard et Wayne, 2008 ; Koblmüller et al., 2009). Dans ce cas, les loups semblent avoir incorporé l'ADN mitochondrial de leur espèce sœur co-répartie, le coyote (*Canis latrans*) (Lehman et al., 1991). Le coyote présente une variation génétique beaucoup plus importante que le loup (Koblmüller et al., 2012), mais la diversité dans cette population de

lous est distincte, ce qui suggère que suffisamment de temps s'est écoulé depuis l'introgession pour que de nouvelles séquences évoluent. La datation de cette divergence suggère que l'introgession a eu lieu avant le dernier cycle glaciaire (Koblmüller et al., 2009).

Ces deux exemples illustrent une longévité apparemment surprenante des populations, car les haplotypes divergents trouvés dans ces populations ne semblent pas s'être dispersés dans les populations voisines sur de longues périodes. Les limites précises des distributions de ces populations ne sont pas aussi bien définies que pour les schémas plus récents décrits dans la section précédente. Malgré cela, ils suggèrent que ces schémas, qui peuvent apparaître rapidement, peuvent être capables de perdurer pendant de longues périodes si les conditions sont réunies.

Extinctions de populations

Les modèles phylogéographiques décrits ci-dessus suggèrent que les populations de loups sont étroitement associées à des habitats spécifiques. Cependant, les habitats changent avec le temps. Les dernières centaines de milliers d'années ont connu des changements particulièrement spectaculaires, et des habitats qui étaient répandus il y a seulement 20 000 ans, n'existent plus nulle part. La steppe du Pléistocène, qui s'étendait sur une grande partie de l'Eurasie centrale et septentrionale et sur la Béringie jusqu'en Amérique du Nord, en est un exemple. Cet habitat abritait de nombreuses créatures aujourd'hui disparues, comme les mammouths (*Mammuthus columbi*), les rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*), les lions (*Panthera atrox*) et les chameaux (*Camelops* sp.). Cet habitat abritait également certaines espèces qui habitent toujours les mêmes régions, comme les ours bruns (*Ursus arctos*), les caribous (*Rangifer tarandus*), les yacks (*Bos grunniens*) et les loups gris. Les loups pléistocènes de Béringie, et peut-être de toute la steppe, étaient adaptés à cet habitat dans la mesure où leur régime alimentaire était fortement dépendant d'espèces aujourd'hui éteintes. La morphologie de leurs dents et de leur crâne indique une spécialisation sur ces proies, et l'usure de leurs dents suggère que leur comportement était différent de celui des populations de loups modernes et récentes d'Amérique du Nord (Leonard et al., 2007 ; Fox-Dobbs et al., 2008 ; Baryshnikov et al., 2009). Les analyses génétiques de la population de l'Alaska à travers le temps indiquent que la population actuelle ne dérive pas de la population du Pléistocène tardif. Les données suggèrent que la population de loups du Pléistocène tardif s'est éteinte après la dernière glaciation, en même temps que les populations de chevaux et d'autres espèces dont elle était la proie. Peu après, une autre population de loups, originaire du sud de l'Amérique du Nord, s'est établie en Alaska. Cela pourrait suggérer que des populations spécialisées de loups risquent de s'éteindre lorsque leur environnement change trop, même si l'habitat peut, au sens large, rester « disponible » ou « approprié » pour les loups.

Diversité génétique

Les fossiles du loup gris remontent au moins au milieu du Pléistocène en Europe, et peu après en Amérique (Tedford et al., 2009). Les loups sont largement répartis dans la majeure partie de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord (Wozencraft, 2005). L'écologie généraliste et la distribution étendue, à la fois dans les temps historiques et dans les archives fossiles, suggèrent que la taille de la population mondiale de loups pourrait avoir été élevée pendant une grande partie de leur histoire. Une population de grande taille sur de longues périodes donnera une taille effective de population élevée à long terme. La taille effective de la population est en corrélation avec la diversité génétique et le potentiel d'évolution. Compte tenu de leur vaste aire de répartition et de la taille importante de leur population historique, on pourrait s'attendre à ce que les loups gris aient accumulé une grande diversité génétique. Or, cela ne semble pas être le cas. Leur espèce sœur, le

coyote, possède un registre fossile tout aussi long, mais sa répartition est beaucoup plus restreinte, uniquement en Amérique du Nord. Malgré cela, la diversité génétique des coyotes est beaucoup plus importante (Gray et al., 2009 ; Koblmüller et al., 2012). **De même, la diversité génétique existante des loups dans l'ensemble de leur distribution a une origine commune beaucoup plus récente que ce que les archives fossiles suggèrent** (Vilà et al., 1999 ; S. Koblmüller et al., soumis). Alors, où se trouve toute la diversité génétique « manquante » ?

La spécialisation et la différenciation locales des populations de loups entraîneraient une dérive agissant de manière indépendante dans chaque population différenciée ou **écomorphe**. Ce processus peut en fait sauvegarder la diversité génétique car des variantes différentes sont susceptibles de survivre dans des populations différentes. La survie des variantes génétiques est donc liée au sort des populations qui les portent et à l'habitat dans lequel elles vivent. En cas de changements environnementaux à grande échelle, de nombreuses populations locales pourraient s'éteindre en peu de temps. Si le taux d'extinction locale est élevé, cette structure peut entraîner la perte d'un grand nombre de variantes génétiques uniques. Après des extinctions locales, les régions sans loups seraient réoccupées par des animaux issus des populations survivantes. Un schéma à long terme d'extinctions de populations suivies de recolonisations réduirait la diversité génétique présente dans l'espèce par une série de **goulots d'étranglement**. Les environnements changent, et ont profondément changé à de nombreuses reprises dans l'histoire du loup gris. **Dans cette optique, une analyse récente des séquences complètes du génome de trois loups a permis de déduire une forte diminution de la taille effective de la population de loups il y a environ 20 000 ans, ce qui coïncide avec le dernier maximum glaciaire** (Freedman et al., 2014). Cela pourrait suggérer que de nombreuses populations de loups se sont éteintes à peu près en même temps que la population de l'Alaska (Leonard et al., 2007), entraînant une réduction substantielle de la taille effective de la population mondiale. Très peu de temps après, les populations de loups restantes ont recolonisé ces zones. **Cela correspond bien à l'observation selon laquelle bon nombre des associations bien caractérisées de la différenciation des populations avec l'habitat sont apparues après le dernier maximum glaciaire.**

La diversité génétique est importante pour la santé à long terme et le potentiel évolutif d'une population ou d'une espèce. Certaines populations de loups ont été documentées comme ayant très peu de fondateurs, comme les populations d'Isle Royale et de Scandinavie (Wayne et al., 1991 ; Vilà et al., 2003). Un petit nombre d'individus dans une population peut avoir de multiples effets négatifs, tels que des problèmes pour trouver un partenaire (**effet Allee**) et la dépression de consanguinité. **Les loups présentent un fort métissage social en ce sens qu'ils identifient les membres de leur famille immédiate et évitent de s'accoupler avec eux** (Smith et al., 1997 ; vonHoldt et al., 2008). Un manque de partenaires appropriés pourrait limiter la croissance de la population (Vilà et al., 2003), ou forcer l'hybridation avec d'autres espèces apparentées (Adams et al., 2003 ; Muñoz-Fuentes et al., 2010 ; Leonard et al., 2014). Une perte de variation génétique par dérive dans les petites populations peut également conduire à une dépression de consanguinité, dans laquelle les problèmes d'origine génétique tels que les maladies génétiques, la réduction de la fécondité et les malformations, augmentent en fréquence et menacent la survie de la population (Liberg et al., 2005 ; O'Grady et al., 2006 ; Asa et al., 2007 ; Fredrickson et al., 2007 ; Råikkönen et al., 2009). Ainsi, les cycles répétés d'extinction et de recolonisation des populations chez les loups pourraient réduire leur potentiel évolutif si ces cycles sont trop sévères et/ou trop fréquents.

Les populations futures

Certaines populations de loups ont été récemment isolées par une action anthropique, comme l'éradication de la plupart des États-Unis contigus et du sud du Canada, qui a isolé les loups du Mexique des autres populations de loups d'Amérique du Nord. La petite population méridionale est menacée d'extinction par la dépression consanguine. Les populations de loups dans les zones nouvellement recolonisées peuvent être fondées par très peu d'animaux (Wayne et al., 1991 ; Vilà et al., 2003). **La probabilité de survie à long terme de ces populations est également faible si aucun nouveau migrant n'arrive et n'ajoute sa diversité génétique à la population.** Ainsi, malgré l'importance et l'histoire de l'isolement entre les populations de loups, étant donné la très petite taille de la population effective dans certains cas, l'une des menaces actuelles à leur survie pourrait être l'isolement forcé (Palstra et Ruzzante, 2008). Il a été démontré que plusieurs populations de loups ayant une petite taille de population effective souffrent de dépression de consanguinité (Liberg et al., 2005 ; Asa et al., 2007 ; Fredrickson et al., 2007 ; Råikkönen et al., 2009). Les effets de la dépression de consanguinité peuvent être inversés par l'arrivée d'un nombre même très faible de migrants grâce à un sauvetage génétique (Vilà et al., 2003). Étant donné la petite taille et l'isolement de certaines des populations de loups actuelles, des mesures de **gestion proactives** ou facilitant la survie des immigrants peuvent être nécessaires dans certains cas.

À l'heure actuelle, il existe encore de nombreuses populations de loups qui conservent apparemment une diversité génétique suffisante pour être viables à l'échelle de l'évolution, malgré les importants déclin de population et les extinctions locales survenus dans les temps historiques. Cependant, nombre de ces populations sont soumises à une chasse intensive (Jedrzejewski et al., 2005 ; Person et Russell, 2008 ; Robichaud et Boyce, 2010 ; Hindrikson et al., 2013). Des niveaux élevés de chasse ont de multiples impacts sur une population, notamment des changements dans la structure sociale (Rutledge et al., 2010), et peuvent réduire la taille effective de la population, ce qui augmente la dérive et la perte de diversité génétique (Allendorf et al., 2008). Plus la diversité génétique est perdue, moins il existe d'options pour un véritable rétablissement et une survie évolutive, et les effets de la chasse peuvent être particulièrement pernicious pour les populations où le nombre effectif de reproducteurs reste faible.

Si l'on permet aux loups d'accroître la taille de leur population et si l'on autorise les migrations sur de longues distances, il y a de fortes chances que les loups puissent maintenir d'eux-mêmes leur population et leur diversité génétique sans intervention ou gestion intense. Pour choisir cette voie, nous devons cesser de faire des loups un bouc émissaire pour d'autres problèmes de conservation et d'élevage. Les loups peuvent consommer et consomment effectivement des ongulés domestiques, mais ils ne constituent pas toujours un problème majeur. Si un véritable problème est un niveau insoutenable d'attaques sur les moutons, il est alors nécessaire de déterminer qui attaque les moutons, car il ne s'agit peut-être pas principalement de loups (Sundqvist et al., 2007 ; Echegaray et Vila, 2009). Si le problème réel est la diminution du nombre d'ongulés sauvages dans une zone où la population de loups est en augmentation, la cause principale de ce déclin pourrait être un changement environnemental ou une activité anthropique (Vucetich et al., 2005).

La dégradation de l'environnement, qui affecte les **services écosystémiques** fondamentaux tels que le cycle de l'eau et des nutriments, est le grand défi de notre époque. Pour relever le défi de la conservation de ces **services écosystémiques**, il faudra agir sur de nombreux fronts. Des études écologiques détaillées sur la réaction de la communauté et des espèces individuelles à la réintroduction des loups montrent l'importance des prédateurs pour l'équilibre de l'ensemble du

système, jusqu'aux plantes et aux rivières (Ripple et Beschta, 2012). Permettre la survie de prédateurs tels que les loups est l'un de ces fronts. Ces importants « **services** » **écosystémiques** seraient difficiles - voire impossibles - à remplacer par une gestion active. Les coûts et bénéfices de la présence d'un prédateur sauvage dans un écosystème peuvent rarement être évalués par une évaluation directe des coûts et revenus directs.

CONCLUSION

Les loups gris constituent un modèle particulièrement bon pour évaluer l'impact des caractéristiques de l'habitat sur la formation et l'isolement des populations chez une espèce qui n'est pas limitée par la dispersion ou l'habitat. Bien que la biologie des loups ne laisse présager aucune structure phylogéographique, de forts schémas de différenciation sont apparus à plusieurs reprises dans l'ensemble de leur aire de répartition. Cela suggère un flux génétique préférentiel au sein d'habitats similaires et un flux génétique réduit entre les habitats, de sorte que le sort des populations devient lié au sort des habitats. Si ce schéma est suffisamment fort, il provoquera également les faibles niveaux de diversité génétique observés aujourd'hui chez les espèces par le biais de goulots d'étranglement répétés. En conséquence, la diversité génétique de l'espèce est plus faible que ce que l'on pourrait prédire sur la base de son registre fossile. Les populations de loups sont en expansion et de nouvelles populations se forment grâce à des recolonisations naturelles ou assistées. **Nous sommes à un carrefour où nous devons décider si nous allons permettre aux loups de se réincorporer dans des écosystèmes où ils ont été exclus, et où ils remplissent des niches écologiques importantes, comme en témoignent les changements qu'ils précipitent.** Ensemble, ces données soutiennent fortement l'importance de l'écologie dans l'évolution des loups gris, et l'importance des loups gris dans l'écologie holarctique.