

Génétique et conservation des loups *Canis lupus* en Europe

Mammal Review



Mammal Rev. 2011, Volume 41, No. 2, 99–111. Printed in Singapore.

INVITED REVIEW

Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe

Ettore RANDI *Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale,
Laboratorio di genetica, Via Cà Fornacetta 9, 40064 Ozzano Emilia (BO), Italy.
E-mail: ettore.randi@isprambiente.it*

Résumé

1. Le loup *Canis lupus*, la plus répandue des quatre espèces de grands carnivores en Europe, après des siècles de déclin démographique et d'éradication, se rétablit aujourd'hui dans de nombreux pays. Les loups contribuent à réguler la dynamique proie-prédateur et interagissent avec les activités humaines, principalement l'élevage et la chasse aux ongulés. Bien que les loups soient protégés dans la plupart des pays Européens, les abattages illégaux ou accidentels sont très répandus.
2. Les populations de loups ne présentent pas de structure phylogéographique apparente à l'échelle mondiale. Des études moléculaires et morphologiques d'échantillons historiques ont montré des preuves d'extinctions **d'écomorphes** de loups, coïncidant avec le grand retournement de la faune du Pléistocène.
3. Les populations existantes montrent une dispersion récurrente sur de longues distances au cours de cycles d'expansion et de recolonisation. **Les populations démographiquement stables, en revanche, semblent être caractérisées par un flux génétique très limité.**
4. Malgré le potentiel de dispersion et de flexibilité écologique, les approches génétiques du paysage ont démontré l'existence de populations de loups génétiquement distinctes, issues de la spécialisation des habitats et des proies.
5. Les petites populations de loups isolées peuvent souffrir de dépression de consanguinité, bien que la sélection d'hétérozygotes et l'effet de sauvetage puissent favoriser un rétablissement rapide de la population. La structure et la dynamique des populations sont efficacement surveillées par des méthodes génétiques non invasives, qui sont également utiles pour identifier l'hybridation entre le loup et le chien *Canis lupus familiaris*.
6. **Malgré les progrès techniques et une meilleure connaissance de la biologie du loup, la conservation du loup dépend largement de l'homme et de la résolution des conflits avec les parties prenantes.**

INTRODUCTION

Le loup *Canis lupus* est le grand carnivore le plus répandu en Europe. Historiquement, les loups étaient répandus sur l'ensemble du continent, vivant dans une variété d'habitats allant de la toundra aux steppes et aux déserts. Ils ont été progressivement éradiqués dans toute l'Europe occidentale aux 18^{ème} et 19^{ème} siècles, ne survivant que dans des populations

fragmentées en Ibérie et en Italie (Breitenmoser 1998). La protection légale, les changements socio-écologiques dans les zones montagneuses et agricoles, et le rétablissement des populations d'ongulés sauvages ont recréé les conditions d'une expansion naturelle des loups. Le rétablissement a été spectaculaire en Italie où, en 40 ans, les loups ont recolonisé la majeure partie de leur aire de répartition historique le long des Apennins, atteignant le sud-ouest des Alpes Italiennes et Françaises en 1992 (Fabbri et al. 2007). Les loups se sont éteints en Scandinavie dans les années 1960. Deux ou trois immigrants venus de Finlande ont établi une meute dans les années 1980, fondant une nouvelle population d'environ 150 individus (Vilà et al. 2003*b*). Actuellement, les loups en Europe pourraient compter entre 18000 et 20000 individus (y compris dans la partie Européenne de la Russie ; Linnell et al. 2007).

Les loups sont des prédateurs supérieurs qui jouent un rôle crucial dans le maintien de la structure et des fonctions des écosystèmes naturels : ils contribuent à réguler les relations entre les proies et les prédateurs et ont des effets positifs en cascade sur la dynamique des communautés de plantes non gélives et sur la densité des prédateurs plus petits (Sergio et al. 2008). Les loups sont très mobiles et ont de grands territoires individuels ; les juvéniles des deux sexes sont capables de se disperser sur des centaines de kilomètres (Ciucci et al. 2009). Les populations de loups s'étendent bien au-delà des limites des parcs et des zones protégées en Europe. Leur présence dans des paysages hétérogènes soulève des conflits avec les activités humaines en raison de la déprédation réelle ou redoutée du bétail et de la compétition avec les chasseurs pour les proies ongulées sauvages. Les loups sont protégés dans la plupart des pays Européens, et bien qu'une certaine chasse contrôlée soit autorisée, presque partout, la chasse illégale ou accidentelle est répandue, et la conservation des loups reste problématique (Linnell et al. 2007).

La dynamique de la population et l'écologie comportementale des loups ont été étudiées principalement par des méthodes de terrain telles que les observations directes, le marquage individuel, le radio-tracking et le snow-tracking (Mech & Boitani 2003). Ces méthodes sont difficiles ou excessivement coûteuses lorsqu'elles sont appliquées dans les vastes territoires utilisés par les grands carnivores. Par conséquent, la dynamique socio-écologique des grands carnivores reste mal connue. Les développements récents de la génétique et de la génomique des populations, ainsi que **l'échantillonnage génétique non invasif** (NGS), offrent désormais de nouvelles opportunités pour étudier la dynamique des populations de loups et mettre en œuvre des programmes de surveillance à long terme, à grande échelle et rentables (Waits & Paetkau 2005). Nous pouvons utiliser régulièrement des informations génétiques moléculaires pour répondre à des questions sur le comportement, l'écologie, la génétique des populations, l'évolution et la domestication des loups. Les informations génétiques sont utilisées pour concevoir des stratégies de conservation globales à l'échelle de l'Union Européenne (Linnell et al. 2007), ainsi que pour surveiller les populations locales de loups (Aspi et al. 2009) ou à des fins médico-légales (Caniglia et al. 2010*b*).

Dans cette revue, je résumerai les informations disponibles sur la génétique de conservation du loup en Europe, en mettant l'accent sur : **(i)** la phylogéographie des populations de loups ; **(ii)** la génétique du paysage (**écotypes** et adaptations locales) ; **(iii)** les conséquences de la petite taille des populations, l'effet fondateur et la migration, et les conséquences néfastes de la consanguinité ; **(iv)** le suivi des populations de loups ; **(v)** la domestication du loup et l'hybridation loup/chien *Canis lupus familiaris* ; et **(vi)** l'utilisation de la génétique moléculaire

dans la criminalistique de la faune sauvage. Je conclus que les résultats de la recherche génétique permettent de mieux comprendre la biologie évolutive des loups et qu'ils ont le potentiel de révéler de nouvelles perspectives sur la conservation et la gestion des loups.

PHYLOGEOGRAPHIE DES POPULATIONS DE LOUPS D'EUROPE

La divergence génétique et la coalescence de lignées distinctes sont souvent datées du début du pléistocène ou du pliocène et peuvent avoir des distributions géographiques qui ne se chevauchent pas, résultant de l'isolement des lignées dans des **refuges glaciaires** (Hewitt 2000). La coalescence de toutes les lignées connues d'ADNmt du loup, il y a environ 200000-290000 ans (Vilà et al. 1999a), est largement antérieure au dernier maximum glaciaire (21000-17000 ans), **ce qui signifie que les haplotypes d'ADNmt du loup sont apparus avant la dernière glaciation**. Les études basées sur les séquences d'ADNmt ont mis en évidence l'absence de toute structure génétique à grande échelle dans les populations de loups du monde entier (Vilà et al. 1999a), mais ont montré des preuves de sous-structure locale probablement causée par des restrictions récentes au flux génétique (Pilot et al. 2006).

Les haplotypes de loups Européens sont divisés en deux clades principaux (haplogroupes I et II), qui ne montrent pas de schéma clair de distribution allopatrique (Pilot et al. 2010). Les deux **haplogroupes** sont répandus en Europe, mais ont des fréquences différentes dans les populations de loups du sud-ouest (péninsules Ibérique et Italienne) et de l'Est (Balkans, Europe de l'Est et du Nord-Est ; voir Fig. 1 dans Pilot et al. 2010). **Seul un haplotype unique d'ADNmt a été trouvé chez les loups Italiens ; deux haplotypes uniques ont été trouvés dans la péninsule Ibérique** (Randi et al. 2000). Tous les anciens échantillons de loups d'Europe occidentale datant d'il y a 44 000 à 1200 ans appartiennent à l'haplogroupe II, ce qui suggère une prédominance à long terme de cet haplogroupe, qui n'a été remplacé par l'haplogroupe I qu'au cours des derniers milliers d'années (Pilot et al. 2010). **Un remplacement parallèle de l'haplogroupe II par l'haplogroupe I a été rapporté chez les loups d'Amérique du Nord (Leonard et al. 2007)**. Des changements climatiques, écologiques ou de composition des proies peuvent avoir causé l'extinction et le renouvellement des génotypes et **écotypes** de loups dans le passé. L'haplotype du loup des Apennins appartient à l'ancien haplogroupe II. Les analyses bayésiennes de coalescence ont confirmé l'origine ancienne des loups Italiens, qui auraient pu être génétiquement isolés pendant des milliers de générations au sud des Alpes (Lucchini et al. 2004). En général, les populations de loups ne peuvent pas être assignées à des unités significatives du point de vue de l'évolution (ESU) en Europe, à l'exception peut-être de la sous-espèce Italienne *Canis lupus italicus* (Boitani et al. 2003) et des loups Ibériques.

GÉNÉTIQUE DU PAYSAGE : ÉCOTYPES ET ADAPTATIONS LOCALES

Certaines espèces de grands et moyens carnivores à distribution étendue présentent des structures génétiques cryptiques qui ne peuvent être expliquées par des barrières géographiques évidentes ou des facteurs historiques (Carmichael et al. 2001, Rueness et al. 2003, Sacks et al. 2004, Dalén et al. 2005). Les loups peuvent se déplacer sur toutes sortes de terrains et franchir des barrières naturelles ou artificielles, ce qui permet un flux génétique et réduit la différenciation génétique entre les populations. Cependant, des facteurs écologiques et comportementaux, tels que le régime alimentaire et l'habitat natal, peuvent limiter la

dispersion et isoler des sous-populations voisines. Carmichael et al. (2001) ont constaté que la spécialisation des proies limitait le flux génétique entre des populations de loups contiguës. Geffen et al. (2004) ont constaté que la température et le climat expliquaient plus de variations génétiques que les distances géographiques entre les populations de loups. La frontière entre des populations génétiquement distinctes coïncide avec la frontière écologique entre la forêt boréale de conifères et la toundra ou les habitats de taïga (Musiani et al. 2007).

Une différenciation génétique significative résultant de la spécialisation des proies implique qu'une restriction du flux génétique peut se produire même dans les populations parapatriques de vertébrés très mobiles. Les loups d'Europe de l'Est ont montré une structure génétique spatiale **non aléatoire** en l'absence de barrières physiques au mouvement (Pilot et al. 2006). La différenciation génétique est mieux expliquée par le climat, les types d'habitat et la disponibilité des proies, décrite par la fréquence du cerf élaphe *Cervus elaphus* dans le régime alimentaire, que par les distances géographiques. Ces résultats ont conduit au développement du concept « **d'écotypes** » de loups, c'est-à-dire des populations qui sont génétiquement et écologiquement distinctes parce qu'elles ont été adaptées au cours de l'évolution à vivre dans des habitats différents (Muñoz-Fuentes et al. 2009). « **L'écotype** » étend de manière tangible le concept d'ESU (sensu Moritz 1994), incluant non seulement la variation des marqueurs génétiques neutres, mais aussi des **traits fonctionnels** distincts et des adaptations locales uniques (Crandall et al. 2000).

LES CONSÉQUENCES D'UNE POPULATION DE PETITE TAILLE ET « EFFET DE SAUVETAGE »

Les populations de loups en déclin en Europe occidentale sont **fragmentées et isolées** depuis des siècles. Par conséquent, elles présentent des haplotypes d'ADNmt uniques et une diversité génétique autosomique réduite, causée par la dérive génétique et la fixation aléatoire des allèles (Ellegren et al. 1996, Vilà et al. 1999b, Randi et al. 2000, Flagstad et al. 2003). Le déclin de la variabilité génétique est corrélé à la **taille effective de la population** (N_e), qui est beaucoup plus petite que la taille de la **population de recensement** (N_c) dans les populations de loups, reflétant la grande variance dans le succès de la reproduction (Aspi et al. 2006, vonHoldt et al. 2008). La consanguinité est plus susceptible de se produire dans les petites populations et peut contribuer à un déclin plus important et à une éventuelle extinction, par le biais de la dépression de consanguinité (Liberg et al. 2005).

En Scandinavie, les loups forment une population fortement goulot d'étranglement, issue de trois fondateurs et présentant des coefficients de consanguinité élevés, négativement corrélés avec le succès de la reproduction (Räikkönen et al. 2006). Suite à l'arrivée d'un nouvel immigrant en 1991, l'hétérozygotie a augmenté et la population s'est développée jusqu'à atteindre la taille actuelle de 135-152 loups et 11 meutes reproductrices, démontrant le « sauvetage génétique » par l'immigration (Vilà et al. 2003b). Bensch et al. (2006) ont observé que la relation entre la consanguinité et l'hétérozygotie était plus faible que prévu. Ils ont trouvé moins de loups homozygotes que prévu, suggérant des preuves de la sélection d'hétérozygotes lors du recrutement. Cependant, les résultats de Hagenblad et al. (2009), obtenus en utilisant beaucoup plus de marqueurs génétiques, ne confirment pas ces

conclusions. Le nombre différent de marqueurs et les approches statistiques différentes pourraient expliquer les divergences entre les deux études.

GÉNÉTIQUE DE LA COLONISATION : EFFET FONDATEUR ET MIGRATION

Les processus de colonisation naturelle sont mal connus. La génétique de la colonisation est généralement dominée par des goulots d'étranglement initiaux si les populations sont fondées par un petit nombre de colons. La dérive aléatoire peut entraîner d'autres pertes de variabilité génétique si les colonies ne s'étendent pas rapidement et restent isolées de leurs populations d'origine. **L'effet fondateur** et l'isolement peuvent réduire la diversité génétique et le potentiel d'adaptation, augmentant en même temps la consanguinité et la probabilité d'extinction.

La colonisation des loups est soutenue par des disperseurs sur de longues distances, et les loups colonisateurs peuvent ne pas perdre des fractions significatives de leur variabilité génétique originale (Valière et al. 2003, Aspi et al. 2009). Les loups colonisateurs en Amérique du Nord ont montré une grande variation génétique et se sont dispersés sur de longues distances, suggérant que les nouvelles meutes ont été fondées par de multiples individus non apparentés, sans goulot d'étranglement détectable à la fondation (Forbes & Boyd 1997). Des migrations sporadiques mais récurrentes ont augmenté l'hétérozygotie et soutenu la croissance des populations de loups Scandinaves (Flagstad et al. 2003, Seddon et al. 2006).

Les résultats des programmes NGS ont révélé que les Alpes sont recolonisées naturellement par des loups Italiens provenant des Apennins centraux (Lucchini et al. 2002, Valière et al. 2003). **Fabbri et al. (2007) ont montré que les loups des Alpes ont une diversité génétique significativement plus faible que les loups des Apennins et qu'ils sont génétiquement distincts.** Les Alpes ont été colonisées par quelques loups migrant sur de longues distances. Au cours du processus de colonisation, il y a eu un goulot d'étranglement modéré ; le flux génétique entre la source et les colonies était modéré, correspondant à 1,25-2,50 loups par génération, malgré un potentiel de dispersion élevé. **Les simulations de goulot d'étranglement ont montré que 8 à 16 fondateurs effectifs sont nécessaires pour expliquer la diversité génétique observée dans les Alpes.** La migration des Apennins vers les Alpes était unidirectionnelle et privilégiait les mâles.

SUIVI DES POPULATIONS DE LOUPS

Les populations de loups sont organisées en meutes familiales, chacune composée d'un seul couple reproducteur, de leur progéniture de l'année, et occasionnellement d'une progéniture plus âgée ou d'individus non apparentés migrant d'autres meutes, les adoptés (Mech & Boitani 2003). La structure de la parenté et l'évitement de la consanguinité influencent les stratégies de reproduction, affectant finalement la dynamique des populations locales. vonHoldt et al. (2008) ont reconstruit la généalogie de 200 loups dans la population réintroduite du parc national de Yellowstone, aux Etats-Unis. Ils ont décrit une dynamique de meute complexe, comprenant : **(i)** la formation de nouvelles meutes par **division** de la meute, impliquant des mâles et des femelles non apparentés ; **(ii)** des mâles immigrés s'accouplant avec des femelles se reproduisant dans leur meute natale après la mort de mâles dominants (voir aussi Jedrzejewski et al. 2005) ; **(iii)** l'accouplement d'un mâle immigré avec plusieurs femelles non apparentées dans une meute ; **(iv)** des copulations hors meute de

femelles subordonnées avec des mâles immigrés ; et (v) des substitutions de reproducteurs dominants existants. La dispersion entre les meutes était courante et privilégiait les mâles : aucune femelle n'immigrait dans les meutes existantes.

Les projets NGS peuvent fournir des données pertinentes dans les paysages Européens, où les loups ne peuvent pas être facilement observés ou capturés. Les distributions spatiales et temporelles des génotypes individuels et les analyses de parenté ont conduit à l'identification de deux meutes distinctes dans une phase précoce de la colonisation des Alpes Italiennes par les loups (Lucchini et al. 2002). Les meutes comprenaient des individus non apparentés (les parents reproducteurs et les immigrants supposés), ainsi que des loups étroitement apparentés (leur progéniture supposée), et se trouvaient dans des zones séparées mais adjacentes. Dans le cadre d'un projet de suivi à long terme de la population de loups dans les Apennins centraux, Caniglia et al. (2010a) ont identifié et cartographié les aires territoriales de 31 meutes de loups dans une zone d'étude d'environ 15 000 km². Vingt-quatre généalogies complètes ont été reconstruites. Dans 16 meutes, un seul couple reproducteur a été détecté pendant cinq années consécutives, tandis que dans les huit autres meutes, il y a eu entre un (dans sept meutes) et trois (dans une meute) changements de couples reproducteurs. Dans cinq cas, un seul parent a été remplacé ; dans cinq autres cas, il y a eu un changement complet. Dans quatre de ces derniers cas, la nouvelle femelle reproductrice était l'une des progénitures du couple précédent. Cinq couples étaient composés d'individus apparentés : quatre couples père-fille ont été détectés, et un couple était composé de deux cousins. Un cas de **reproduction multiple**, dans lequel le même mâle s'est accouplé avec deux femelles, a été détecté. Il y a eu 37 disperseurs (26 mâles et 11 femelles) ; 14 d'entre eux se sont établis dans une nouvelle meute et sont devenus des reproducteurs, deux ont rejoint des meutes existantes et 11 ont fondé leur propre meute. Ces résultats montrent que la dynamique des meutes est complexe et peut être reconstruite à l'aide de méthodes NGS.

Les données NGS sont également utilisées pour estimer l'abondance des populations de loups. **Les populations de loups sont intrinsèquement ouvertes à l'immigration**. Les erreurs de génotypage, l'hétérogénéité des efforts d'échantillonnage et le comportement variable des individus en matière de marquage peuvent produire des estimations démographiques biaisées en raison de l'hétérogénéité des captures. Marucco et al. (2009), Cubaynes et al. (2010) et R. Caniglia, E. Fabbri, S. Cubaynes, O. Gimenez, J.-D. Lebreton et E. Randi (données non publiées) ont montré que les modèles démographiques qui ignorent l'hétérogénéité de détection individuelle peuvent sous-estimer la taille de la population de loups de 27%-30%.

DOMESTICATION ET HYBRIDATION DES LOUPS

Les chiens ont probablement été les premiers animaux domestiqués. Les données moléculaires suggèrent des événements de domestications multiples en Asie (Vilà et al. 1999a, Savolainen et al. 2002, Panget al. 2009, vonHoldt et al. 2010). Malgré les profondes modifications génétiques du comportement, de la physiologie et de la morphologie dues à la domestication des chiens, les chiens et les loups sont toujours capables de se reproduire avec succès en captivité et dans la nature (Vilà & Wayne 1999). La crainte d'une hybridation importante entre les populations de loups en déclin et les chiens domestiques en liberté largement répandus en Europe est une préoccupation majeure pour les biologistes de la conservation (Randi 2008). L'hybridation est un processus en deux étapes : (i) les croisements

entre loups et chiens génèrent des hybrides de première génération (F_1), qui peuvent se reproduire entre eux, donnant naissance à des essaims hybrides ou même à de nouvelles espèces (Hailer & Leonard 2008, Koblmüller et al. 2009) ; (ii) les hybrides peuvent se croiser avec des loups, ce qui génère une introgression dans les populations de loups. Des hybrides loups sauvages \times chien ont été identifiés en Amérique du Nord (Hailer & Leonard 2008) et en Europe (Anderson et al. 2002, Randi & Lucchini 2002, Vilà et al. 2003a, Verardi et al. 2006). Cependant, leur diffusion est mal connue, les conséquences biologiques de l'introgression sont controversées (Anderson et al. 2009) et il n'existe pas de lignes directrices officielles pour gérer les hybrides (Allendorf et al. 2001).

Les analyses des haplotypes diagnostiques de l'ADNmt n'ont pas réussi à détecter l'introgression de l'ADNmt du chien dans les populations de loups Européennes, suggérant que l'hybridation est rare ou strictement unidirectionnelle, ou que les hybrides F_1 ne peuvent pas se récroiser dans les populations de loups (Vilà & Wayne 1999, Randi et al. 2000 ; une exception est rapportée par Muñoz-Fuentes et al. 2010, chez les loups de l'île de Vancouver). Randi et Lucchini (2002) ont analysé la variation allélique de 18 microsatellites canins non liés (courtes répétitions en tandem ou STRs) dans un échantillon de canidés Italiens. Sur 107 loups (0,9%), un seul animal présentant une couleur de pelage noire inhabituelle était génétiquement mélangé, ce qui suggère que l'hybridation récente était négligeable. Cependant, les petits panels de STRs non liés ont un pouvoir de détection réduit, et l'occurrence d'une hybridation non détectée ou d'événements d'introgression passés n'a pas été définitivement exclue. Afin de retracer les événements d'hybridation plus loin dans le temps et de déterminer la population d'origine des blocs chromosomiques, les loci STRs liés ont été analysés chez les canidés Italiens (Verardi et al. 2006). Les résultats indiquent que 11 loups sur 220 (5%) étaient mélangés, une proportion significativement plus élevée que celle estimée précédemment à partir de marqueurs non liés. Le regroupement bayésien a montré que, malgré un certain mélange, les pools génétiques des loups et des chiens restent nettement distincts, ce qui suggère que l'hybridation n'est pas fréquente ou que l'introgression dans la nature est contrecarrée par des contraintes comportementales ou sélectives.

L'introgression peut être très sélective, n'affectant que certaines parties du génome, tandis que d'autres régions génomiques restent pratiquement intactes. Un exemple d'introgression sélective putative est fourni par la variation de la couleur du pelage chez les loups. Les loups blancs sont communs dans les régions arctiques, tandis que les loups noirs sont présents dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Musiani et al. 2007). Les loups noirs n'ont jamais été signalés en Europe, sauf en Italie, où des canidés sauvages noirs ont été observés depuis 1976 (Boitani 1983). Des mutations dans les gènes de la couleur du pelage ou des hybridations avec d'autres espèces (coyotes *Canis latrans* en Amérique du Nord ; Roy et al. 1994) ou avec des chiens domestiques en liberté (Anderson et al. 2009) pourraient avoir généré des variantes morphologiques chez les loups. Candille et al. (2007) ont découvert que le mélanisme chez les chiens est principalement contrôlé par le gène *CBD103* (correspondant au locus *K*), qui code pour une protéine β -Defensin. La mutation mélanique est une délétion de trois nucléotides, qui a été détectée dans 50 races différentes de chiens noirs et qui est répandue chez les loups de l'ouest de l'Amérique du Nord et chez les coyotes (Anderson et al. 2009). Les analyses moléculaires suggèrent que cette délétion mélanique chez les loups provient d'une introgression chez les chiens domestiques et pourrait avoir atteint une fréquence élevée

sous l'effet d'une sélection positive (Anderson et al. 2009, mais voir Hedrick 2009). La mutation mélanique est largement répandue chez les loups et les chiens sauvages en Italie (E. Randi, données non publiées). L'identification des mutations de la couleur du pelage offre de nouveaux marqueurs informatifs pour détecter l'hybridation et l'introgession.

APPLICATIONS MÉDICO-LÉGALES

Le retour des loups dans des régions qui n'étaient plus occupées depuis des générations entraîne souvent des déprédations sur le bétail. La prévention des dommages, les politiques d'indemnisation et la chasse sélective pour réguler la présence du loup dans certaines zones ne sont pas toujours efficaces. Par ailleurs, les chiens en liberté peuvent prédater le bétail. Les prédateurs de loups ou de chiens ne sont pas facilement identifiés et les animaux tués sont généralement attribués aux loups. Sundqvist et al. (2008) ont pu collecter de l'ADN à partir de traces de salive à proximité de blessures par morsure suite à une attaque de canidé sur des moutons en Suède. Les échantillons de salive provenaient d'un seul chien, ce qui démontre que les prédateurs peuvent être identifiés à partir des morsures et que les loups ne sont pas les seuls prédateurs responsables de la mort du bétail.

En 2008, la police a confisqué un collier composé de 10 canines à un homme vivant dans un petit village des Apennins du nord de l'Italie, et a retrouvé dans la même région une carcasse de loup mâle sans le museau entier. L'ADN a été extrait de la carcasse du loup et d'échantillons de pulpe dentaire obtenus par forage lent des racines des dents. Les échantillons présentaient le même haplotype de loup Italien diagnostiqué par l'ADNmt. Les STRs et le sexage moléculaire ont permis d'identifier six individus différents représentés par les dents du collier, trois mâles et trois femelles ; les mâles partageaient le même haplotype de loup lié à l'axe Y. Les six génotypes ont été mis en correspondance avec des échantillons de pulpe dentaire prélevés sur la carcasse du loup. Les six génotypes ont été comparés à une vaste base de données sur les génotypes des loups et des chiens d'Europe, y compris des loups provenant de l'ensemble de l'aire de répartition Italienne. Le profil d'une dent correspondait au génotype d'une femelle loup, échantillonnée de manière non invasive à deux reprises en 2007 dans une zone située à 10 km de la maison du braconnier présumé. Le profil d'une autre dent correspondait au génotype du loup trouvé mort (Caniglia et al. 2010b).

CONCLUSIONS

Les loups d'Eurasie et d'Amérique du Nord ne présentent pas de structure de population apparente à grande échelle, ni de signatures cohérentes de fragmentation allopatrique passée. La dynamique passée des populations a été dominée par l'expansion de l'aire de répartition en Europe de l'Est, mais il est impossible d'identifier des voies de dispersion postglaciaires spécifiques. **En conséquence, les populations de loups sont génétiquement mélangées dans toute l'Europe de l'Est.** Les loups du Pléistocène tardif d'Alaska et d'Europe de l'Est avaient des haplotypes d'ADNmt uniques et étaient morphologiquement distincts (Leonard et al. 2007). Les loups de Béring, chasseurs et charognards spécialisés de la mégafaune disparue du Pléistocène, se sont éteints lors du grand renouvellement de la faune à la fin du Pléistocène. L'extinction des loups du Pléistocène suggère que les changements climatiques et la spécialisation des proies pourraient jouer un rôle crucial dans les processus d'adaptation des loups modernes. La combinaison des données d'ADN modernes et anciennes pour reconstruire la dynamique des populations historiques de loups peut améliorer la

compréhension de la dynamique des populations de loups en relation avec les variations de l'habitat et des proies, à une époque de changements climatiques et écologiques globaux.

Les loups sont des prédateurs flexibles et opportunistes, mais ils s'adaptent aux conditions locales et deviennent des spécialistes écologiques. La divergence **écotypique**, malgré le flux génétique potentiel, peut être un mode de différenciation important dans les grandes populations de loups, tandis que la dérive peut être beaucoup plus importante dans les petites populations qui ne comptent que quelques fondateurs. **Le concept d'écotypes de loups étend de manière tangible le concept d'ESU, incluant non seulement la variation des marqueurs génétiques neutres, mais aussi des traits fonctionnels distincts et des adaptations locales uniques.** Les loups migrateurs de la toundra ou de la taïga nord-Américaine représentent un écotype unique adapté à l'Arctique et spécialisé dans la prédation des caribous migrateurs de la toundra (*Rangifer tarandus*). Les loups de la côte de la Colombie-Britannique qui se nourrissent de saumon constituent un autre écotype unique et sont génétiquement et écologiquement différents des populations adjacentes de l'intérieur des terres. **Les types d'habitat et la composition des communautés d'ongulés peuvent conduire à des différences dans la stratégie de chasse et la dispersion des loups en fonction de l'habitat.** Combien de temps ces mécanismes comportementaux ont-ils dû évoluer ? Le système migratoire loup-caribou, la consommation de saumons et la prédation sélective du cerf rouge ont probablement mis des milliers d'années à évoluer et, par conséquent, ces écotypes ne pourraient pas être facilement remplacés s'ils venaient à s'éteindre. Les changements climatiques et écologiques mondiaux pourraient réduire et fragmenter les habitats de la toundra, menaçant ainsi le système migratoire loup-caribou. Des adaptations uniques à la vie dans la toundra pourraient être perdues. Si la spécialisation de l'habitat est un facteur majeur de divergence ou de maintien de la divergence, les facteurs écologiques peuvent également être à l'origine de la différenciation génétique chez d'autres espèces.

L'une des principales préoccupations de la génétique de la conservation est de comprendre les liens entre la consanguinité et la taille effective des populations. En peu de temps, la dépression de consanguinité provoque des baisses de condition physique qui peuvent menacer la survie de petites populations. Une faible variation génétique menace également de façon prévisible la dynamique évolutive des petites populations. Les loups sont sujets à la dépression de consanguinité (Liberg et al. 2005, Råikkönen et al. 2006). Dans les populations captives ou de petite taille, le choix du partenaire et les mécanismes d'évitement de la consanguinité peuvent ne pas être possibles, de sorte que les conséquences négatives de la consanguinité ne peuvent pas être évitées. En revanche, les populations de grande taille ou à croissance rapide peuvent éviter la dépression de consanguinité grâce à la sélection des hétérozygotes. Comprendre si la sélection peut agir pour maintenir l'hétérozygotie dans les petites populations est une question importante, bien qu'encore non résolue, en génétique de la conservation.

Quelques immigrants non apparentés et consanguins peuvent soudainement augmenter l'hétérozygotie et les taux de croissance de la population. Cette découverte enrichit les connaissances sur la génétique des populations de loups menacées et aide à concevoir des plans de gestion efficaces pour les petites populations de loups naturelles ou réintroduites. Les populations fondatrices, aussi grandes que possible et composées d'individus

génétiqnement non apparentés, devraient être introduites dans des zones où plusieurs meutes de loups peuvent coexister sur des territoires adjacents, facilitant ainsi la connectivité.

La structure et la dynamique des meutes de loups sont complexes et peuvent varier en fonction des conditions écologiques. Les meutes ne sont pas toujours de simples groupes familiaux comprenant un couple reproducteur et sa progéniture. Les modèles de dispersion, la mortalité des reproducteurs et une variété de mécanismes, tels que la division ou le bourgeonnement des meutes, l'intégration des adoptés, les accouplements multiples du mâle dominant avec deux femelles au sein d'une meute, les accouplements consanguins occasionnels et la sélection des hétérozygotes, peuvent modifier la structure des populations locales de loups. L'évitement de la consanguinité semble prévaloir chaque fois que cela est possible, mais les loups sont parfois contraints de s'accoupler avec des membres de leur famille, en particulier dans les populations exploitées où le taux de mortalité est élevé.

La dispersion des loups est mal comprise. Le biais sexuel et les aires de dispersion variables affectent de manière prévisible l'hétérozygotie et les niveaux de consanguinité, et ont des conséquences sur les schémas de recolonisation et la viabilité de la population. Les prévisions socio-écologiques peuvent être testées à l'aide de méthodes NGS. Les schémas spatiaux de la distribution et de la dynamique des meutes dans de vastes zones et l'identification précise des immigrants sont fondamentaux pour évaluer le potentiel de flux génétique. La NGS pourrait aider à identifier les détails structurels du comportement social des loups, qui pourraient être utilisés pour comprendre les déterminants de la dynamique des populations de loups, indépendamment de l'habitat ou des conditions de disponibilité des proies. Les analyses moléculaires des excréments des loups peuvent produire diverses informations sur les historiques de capture-recapture des individus, qui sont utilisées pour estimer l'abondance de la population ; l'ADN des restes de proies peut révéler quels individus ont été prédatés et fournir ainsi des preuves directes de la sélection naturelle et des parasites des loups.

Un nombre limité de marqueurs non liés suffit à identifier des populations et des individus distincts de loups et de chiens, ainsi que leurs hybrides. L'utilisation de marqueurs liés et d'ensembles de données génomiques promet des améliorations spectaculaires dans l'identification des individus mélangés. Les analyses des groupes de liaison conduiront à des identifications directes des segments chromosomiques dérivant de chaque population parentale et à l'estimation du début des processus de mélange. L'estimation des délais d'hybridation permettra de tester des hypothèses alternatives d'événements d'hybridation passés ou récents qui, par conséquent, seront placés dans leur propre cadre historique et écologique. L'hybridation et l'introgession se produisent naturellement parmi de nombreuses espèces végétales et animales, et sont des facteurs importants de changement évolutif. Cependant, l'hybridation et l'introgession peuvent provoquer l'extinction d'espèces menacées par des translocations, la diffusion d'animaux sauvages ou des invasions biologiques. L'apparition d'un mélange entre le loup et le chien est très préoccupante pour la conservation en Europe. L'introgession de gènes de chiens peut réduire la viabilité des populations de loups en détruisant l'adaptation, et entraîner une augmentation du comportement agressif et des déprédations sur le bétail. Cependant, les politiques en matière d'hybridation sont encore mal appliquées. Les risques d'hybridation devraient être réduits en empêchant la diffusion des chiens en liberté, ce qui est simple en principe, mais complexe en pratique en raison des contraintes législatives dans certains pays Européens. Les méthodes

médico-légales pour la faune sauvage peuvent aider à détecter les individus et les populations mélangés, et à identifier l'espèce prédatrice de la proie. De vastes bases de données génétiques peuvent soutenir les programmes de surveillance et de gestion des loups afin d'obtenir des informations détaillées sur leur présence, leur aire de répartition, la taille et la structure de leur population. Le séquençage complet du génome du chien (Lindblad-Toh et al. 2005) a permis d'identifier environ 19 000 gènes et plus de 2,1 millions de polymorphismes d'un seul nucléotide, ce qui représente des outils inestimables pour l'étude des populations de loups. Les informations provenant du génome du chien sont utilisées pour générer des microréseaux de génotypage (Gray et al. 2009, vonHoldt et al. 2010) et des outils pour les analyses quantitatives de l'expression des gènes (Saetre et al. 2004).

La conservation du loup en Europe, indépendamment des avancées techniques et d'une connaissance plus approfondie de sa biologie, dépend principalement de l'amélioration des interactions entre les loups et les humains. Les conditions nécessaires à des stratégies de conservation efficaces ne peuvent être réunies qu'avec la tolérance de l'homme pour le loup et la résolution des conflits avec les acteurs et les activités humaines dans les régions dominées par l'homme. La coexistence entre les loups et les hommes n'est pas facile à obtenir.