

Structure génétique des populations de loups du nord-ouest de la Russie et flux génétique entre la Russie et la Finlande

Conserv Genet (2009) 10:815–826
DOI 10.1007/s10592-008-9642-x

RESEARCH ARTICLE

Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland

Jouni Aspi · Eeva Roininen · Jukka Kiiskilä ·
Minna Ruokonen · Ilpo Kojola · Leo Bljudnik ·
Pjotr Danilov · Samuli Heikkinen · Erkki Pulliainen

Résumé

Nous avons examiné la diversité génétique et la structure des populations de loups dans le nord-ouest de la Russie. Les populations de la République de Carélie et de l'Oblast d'Arkhangelsk ont été échantillonnées entre 1995 et 2000, et 43 individus ont été génotypés avec 10 marqueurs microsatellites. De plus, 118 loups précédemment génotypés provenant de la population Finlandaise voisine ont été utilisés comme population de référence. Une quantité relativement importante de variation génétique a été trouvée dans les populations Russes, et la population de loups de Carélie avait tendance à être légèrement plus polymorphe que la population d'Arkhangelsk. Nous avons trouvé une **consanguinité significative** ($F = 0,094$) dans la population Carélienne, mais pas dans la population d'Arkhangelsk. Les estimations de la taille effective de la population de loups de Carélie basées sur les méthodes de comparaison bayésienne approximative et de déséquilibre de liaison étaient de 39,9 et 46,7 individus, respectivement. L'analyse AMOVA et le test exact de différenciation des populations ont suggéré une nette différence entre les populations de loups de Carélie, d'Arkhangelsk et de Finlande. Les estimations indirectes du flux génétique basées sur le niveau de différenciation des populations ($\phi_{ST} = 0,152$) et la fréquence des allèles privés (0,029) ont toutes deux suggéré un faible niveau de flux génétique entre les populations ($Nm = 1,4$ et $Nm = 3,7$, respectivement). L'analyse d'assignation des populations Caréliennes et Finlandaises a suggéré un nombre encore plus faible de migrants récents (moins de 0,03) entre les populations, avec une plus grande quantité de migration de la Finlande vers la Carélie que vice versa. Nos résultats soulignent le rôle des obstacles physiques et du comportement territorial dans la création de barrières au flux génétique entre les populations dans des zones géographiques relativement limitées, même chez les espèces de mammifères à gros corps ayant des capacités de dispersion sur de longues distances et une structure de population apparemment continue.

INTRODUCTION

Comme pour la plupart des populations Russes de loups gris (par exemple Boitani 2003), les populations du nord-ouest de l'espèce ont également connu des **goulots d'étranglement** extrêmes (Danilov 2005). Dans la première moitié du 20^{ème} siècle, les loups ont pratiquement disparu des territoires éloignés de la taïga du nord-ouest de la Russie. Dans les années 1920-1930 encore, on ne rencontrait pratiquement jamais de loups dans la taïga sauvage. À la fin des années 1940, l'industrie du bois a commencé à couper à blanc les forêts du nord-ouest de la Russie et les jeunes peuplements qui en ont résulté ont fourni un habitat adéquat pour l'élan, principale espèce de proie

des loups dans la région. La croissance de la population d'originaux a constitué une ressource alimentaire stable pour la population de loups, et les loups ont commencé à se rétablir dans la région à la fin des années 1950. Au milieu des années 1970, les loups habitaient à nouveau toutes les régions du nord-ouest de la Russie, et il a été estimé qu'à cette époque le nombre de loups dans la République de Carélie était de 600-700 individus (Danilov 2005). Au début des années 1980, le nombre d'élan a commencé à diminuer (Fig. 1a) en raison de la chasse d'exploitation et du vieillissement des peuplements forestiers. En conséquence, le nombre de loups a commencé à diminuer à nouveau, et par la suite il a suivi les fluctuations de la population d'élan (Fig. 1a). Outre la disponibilité des proies, l'augmentation de la chasse a également réduit le nombre de loups au cours de la dernière décennie. Du milieu des années 1960 au milieu des années 1970, le nombre de loups tués chaque année en République de Carélie était d'environ 50 par an, alors qu'après le milieu des années 1990, il était de plus de 170 loups par an (Fig. 1b). En conséquence, après la reconstitution initiale, la population de loups a décliné et il n'y a actuellement que 300-350 loups dans la République de Carélie (Danilov 2005).

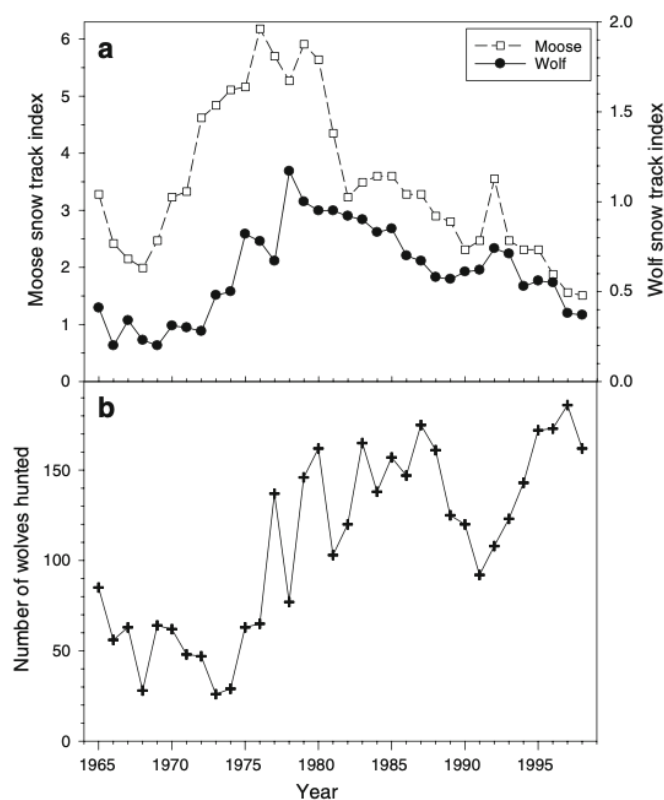


Fig. 1 (a) Indice des traces d'élan et de loup (nombre de traces par trajet de 10 km), et **(b)** Nombre de loups chassés en Carélie Russe de 1965 à 1998 (d'après Danilov 2005)

La population de loups la plus proche des populations du nord-ouest de la Russie est la population Finlandaise, qui est considérée comme une population marginale des grandes populations Russes (par exemple Pulliainen 1965, 1980 ; Boitani 2003). Les fluctuations du nombre de loups en Finlande ont reflété les fluctuations des populations Russes voisines jusqu'à la fin des années 1990 (Pulliainen 1965, 1980 ; Boitani 2003). Contrairement aux populations Russes, la taille de la population Finlandaise de loups a augmenté au cours de la dernière décennie grâce aux stratégies de conservation et au contrôle de la chasse (Kojola et Määttä 2004), et en 2006, il y avait 250-260 loups en Finlande. Depuis les années 1990, les effectifs de loups en Finlande ne suivent plus les effectifs de la population Russe Carélienne, plus importante (Kojola et Määttä 2004), ce qui suggère

que la population Finlandaise pourrait être en cours d'isolement par rapport à la population Russe est-Européenne plus importante.

Les loups gris ont la capacité de se disperser sur de longues distances, même en l'absence de corridors appropriés dans des habitats caractérisés par des activités humaines. Wabakken et al. (2007) ont récemment documenté une distance de dispersion en ligne droite de 1 092 km d'un loup femelle du sud-est de la Norvège au nord-est de la Finlande, avec une distance réelle de déplacement en plusieurs étapes de >10 000 km. Les individus se dispersent généralement sur des distances beaucoup plus courtes avant d'établir des territoires. En utilisant des approches génétiques et télémétriques, Aspi et al. (2006) et Kojola et al. (2006) ont montré que la distance moyenne de dispersion des loups Finlandais est inférieure à 100 km.

Malgré les capacités de dispersion sur de longues distances et la possibilité d'occuper une variété d'habitats, des migrations restreintes entre les populations de loups ont été décrites, même au sein d'une région relativement petite. Souvent, la migration restreinte semble être associée à la présence de barrières topographiques (Carmichael et al. 2001 ; Geffen et al. 2004 ; Weckworth et al. 2005 ; Seddon et al. 2006) ou humaines (Seddon et al. 2006). Cependant, plusieurs études récentes ont montré que des processus écologiques ou comportementaux peuvent également influencer l'importance de la migration entre les populations de loups (Carmichael et al. 2001 ; Geffen et al. 2004 ; Pilot et al. 2007 ; Musiani et al. 2007).

Les méthodes génétiques peuvent être dans de nombreux cas plus utiles que les méthodes écologiques traditionnelles pour estimer le flux génétique entre les populations naturelles. Deux approches différentes ont été utilisées pour estimer l'importance du flux génétique sur la base de données génétiques (par exemple, Neigel 1997). Les méthodes indirectes d'estimation du flux génétique caractérisent la distribution spatiale des génotypes par un certain paramètre et appliquent ensuite un modèle génétique de population pour déterminer le niveau de flux génétique qui produirait une distribution avec la même valeur de paramètre (par exemple Neigel 1997). Ces méthodes supposent l'équilibre entre la dérive et la migration, l'équilibre de Hardy-Weinberg au sein des populations et la symétrie des taux de migration entre les populations. Ces hypothèses ne sont pas nécessairement respectées dans les ensembles naturels de populations (par exemple, Whitlock et McCauley 1999), et ces modèles sont donc souvent inappropriés. En raison des limites des méthodes indirectes, de nombreux chercheurs sont passés à une approche plus directe pour estimer le flux génétique. Les tests d'assignation basés sur les individus, qui assignent de manière probabiliste les individus aux populations candidates par leur génotype multilocus, peuvent être utilisés pour identifier les migrants possibles (Berry et al. 2004 ; Paetkau et al. 2004 ; Manel et al. 2005).

Aspi et al. (2006) ont utilisé cette dernière approche pour estimer le nombre de migrants des populations Russes vers la Finlande. Leur analyse d'affectation par auto-classification suggère que seulement 3% des loups de la population Finlandaise semblent être des immigrants de première génération. Cependant, l'étude d'Aspi et al. (2006) ne comprenait pas d'échantillons de comparaison provenant de Russie. Ainsi, la puissance de leur analyse d'assignation peut avoir été faible, et le nombre réel d'immigrants peut être un peu plus important.

Pilot et al. (2007) ont récemment étudié la structure de certaines populations de loups d'Europe de l'Est. Cependant, il n'existe aucune étude complète de la structure génétique des populations de

loups du nord-ouest de la Russie. Nous rapportons ici une analyse préliminaire de la diversité génétique et de la structure de la population des populations de loups de la République de Carélie et de l'Oblast d'Arkhangelsk. Nous avons également estimé l'importance de la différenciation et du flux génétique entre les populations Finlandaises et Russes en utilisant différentes approches de génétique des populations.

MATERIEL ET METHODES

Extraction de l'ADN et analyse des microsatellites

Un total de 43 échantillons de peaux a été collecté dans les populations de loups du nord-ouest de la Russie entre 1995 et 2000 (Fig. 2). Parmi ces échantillons, 29 provenaient de la République de Carélie (Aunus 3, Kalevala 1, Karhumaki 2, Kontupohja 5, Louhi 1, Mujehjärvi 3, Prjäsza 6, Pudozhi 2, Prionezhki 2 et 4 d'une localisation inconnue dans la République) et 14 de l'Oblast d'Arkhangelsk (Mezen 8, Onega 4, Pinega 2). Les coordonnées géographiques exactes des sites d'échantillonnage n'étaient pas disponibles. Le sexe des loups de sexe inconnu a été effectué selon la méthode suggérée par Seddon (2005), et il y avait 24 mâles et 19 femelles parmi les échantillons.

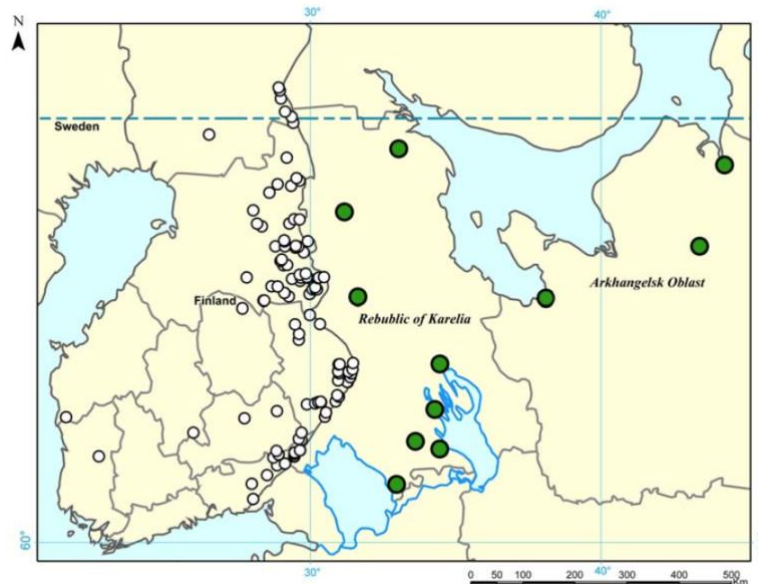


Fig. 2. Localités de collecte des échantillons de loups dans la République de Carélie et l'Oblast d'Arkhangelsk (grands cercles vert), et les sites de prélèvement des échantillons de loups finlandais (petits cercles blanc).

Diversité génétique et consanguinité...

Goulets d'étranglement de la population...

Taille effective de la population Carélienne...

Différenciation des populations et flux génétique...

RESULTATS

Diversité génétique et consanguinité

La diversité génétique semble être légèrement plus élevée dans la population de loups de Carélie que dans celle d'Arkhangelsk. Le nombre moyen d'allèles (Tableau 1) était plus élevé (test de Wilcoxon : $Z = -2,640$, $P = 0,008$) dans la population Carélienne (5,7) par rapport à l'échantillon d'Arkhangelsk (4,7). Cependant, le nombre d'allèles dépend fortement de la taille de l'échantillon, et lorsque le nombre moyen d'allèles a été estimé pour un échantillon de taille similaire en utilisant une méthode de raréfaction, le nombre moyen d'allèles n'était pas plus significativement ($Z = -$

1,889, $P = 0,059$) plus élevé dans la population Carélienne (4,6) que dans la population d'Arkhangelsk (4,2).

Les hétérozygoties observées et attendues étaient également un peu plus élevées dans la population Carélienne (Tableau 1). L'hétérozygotie moyenne attendue dans la population Carélienne ($0,709 \pm 0,126$) était significativement plus élevée (test de Wilcoxon : $Z = -2,599$, $P = 0,009$) que dans la population de loups d'Arkhangelsk ($0,636 \pm 0,110$). Cependant, l'hétérozygotie observée chez les loups de Carélie ($0,656 \pm 0,155$) n'était pas significativement plus élevée (test de Wilcoxon : $Z = -0,415$, $P = 0,678$) que chez les loups d'Arkhangelsk ($0,634 \pm 0,173$). Le coefficient de consanguinité global parmi les loups d'Arkhangelsk n'était pas significatif ($F = 0,051$; limites de confiance à 95% -0,162-0,170), alors que dans la population de Carélie, le coefficient de consanguinité était relativement élevé ($F = 0,094$; limites de confiance à 95% : 0,003- 0,139). Dans cette dernière population, les deux limites de confiance bootstrapées à 95% (1000 permutations) du coefficient de consanguinité étaient positives, indiquant une **consanguinité significative**.

Nous avons trouvé un déséquilibre de liaison significatif entre certaines paires de loci dans les deux populations. Après correction de Bonferroni, il y avait un déséquilibre de liaison significatif (au niveau $P < 0,05$) entre trois paires de loci dans la population d'Arkhangelsk et entre 11 paires dans la population de Carélie. Les paires de loci présentant un déséquilibre de liaison significatif étaient totalement différentes dans les deux populations, ce qui suggère que le déséquilibre était dû à des histoires démographiques différentes des populations.

Goulots d'étranglement de la population

Les distributions des fréquences alléliques n'ont révélé que peu de preuves de goulots d'étranglement passés dans les populations. La distribution des fréquences alléliques de la population d'Arkhangelsk suggère une perte d'allèles rares, alors que les fréquences alléliques avaient une distribution normale en forme de L dans la population de Carélie (Fig. 3). D'autre part, nous n'avons pas détecté d'excès significatif d'hétérozygotie ni dans la population Carélienne (test de Wilcoxon ; $P = 0,084$) ni dans la population d'Arkhangelsk (test de Wilcoxon ; $P = 0,492$). Le test M-ratio n'a pas suggéré de lacunes dans la distribution de la taille des allèles. Garza et Williamson (2001) suggèrent que des valeurs de M inférieures à 0,7 indiqueraient la preuve d'un goulot d'étranglement, tandis que des valeurs supérieures à 0,8 dénoteraient l'absence d'histoire de goulot d'étranglement. Dans notre ensemble de données, la valeur de M dans la population de Carélie était de 0,850 ($\pm 0,023$) et dans la population d'Arkhangelsk de 0,900 ($\pm 0,023$), ce qui suggère l'absence de lacunes dans les distributions de taille des allèles dans ces populations.

Taille effective de la population Carélienne

La taille effective moyenne estimée par la méthode de calcul bayésienne approximative pour la population de loups de Carélie était de 39,9 (95% CL = 24,8-80,0). L'estimation de N_e basée sur le déséquilibre de liaison était assez similaire, 46,7 (IC 95 % jack-knifed = 38,2-115,8).

Différenciation des populations et flux de gènes

Dans l'analyse bayésienne de la structure de la population (Pritchard et al. 2000 ; Falush et al. 2003), le nombre le plus probable de **clusters** était de trois (Fig. 4). La probabilité de trois grappes était $\approx 1,0$ et pour tous les autres nombres de grappes ($K = 1-2$ et $K = 4$) la probabilité était $< 0,001$ dans chaque cas. Par conséquent, les données ne contenaient pas une seule population panmictique, et le nombre le plus probable de populations était de trois. Les analyses STRUCTURE avec les seuls

échantillons de Carélie ou d'Arkhangelsk n'ont pas suggéré de substructuration supplémentaire dans ces populations. Dans les deux cas, le nombre le plus probable de clusters était de 1 ($P \approx 1,0$ dans les deux cas).

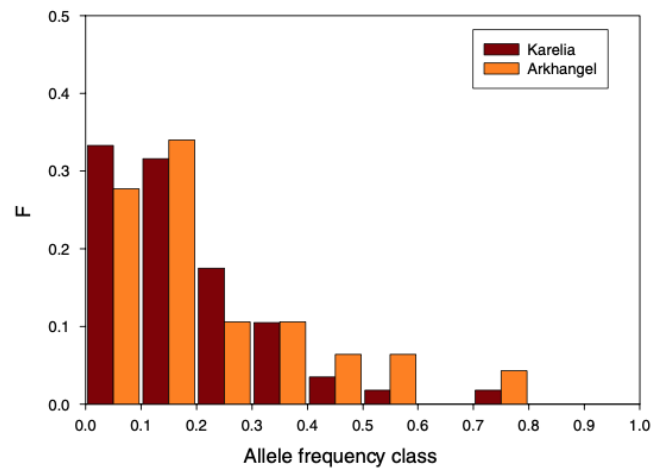


Fig. 3 Distributions des fréquences alléliques des loci microsatellites dans les populations de loups de la République de Carélie et de l'Oblast d'Arkhangelsk

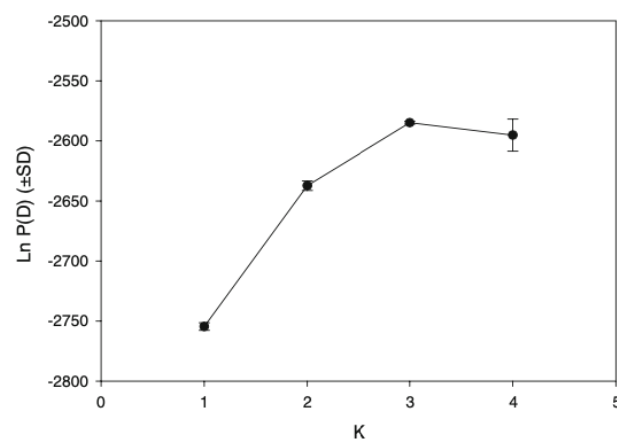


Fig. 4 Le critère de choix du modèle Ln P(D) (\pm SD) de l'analyse STRUCTURE sur 10 passages pour chaque valeur k (nombre de clusters)

L'analyse AMOVA a également suggéré une différenciation claire entre les trois populations (Tableau 2). Les différences génétiques globales (Raymond et Rousset 1995a) entre les populations de Carélie, d'Arkhangelsk et de Finlande étaient hautement significatives (différenciation exacte : $P = 1,0$). La plus grande partie de la variation (85%) semble être à l'intérieur des populations. Cependant, la variation entre les populations était également très significative ($P < 0,001$; 1023 permutations) et expliquait 15% de la variation totale. L'estimation de ϕ_{ST} de 0,152 suggère que $Nm = 1,4$ est le nombre effectif moyen de migrants échangés par génération entre les populations. Les estimations par paire de ϕ_{ST} entre les populations suggèrent que les deux populations Russes sont génétiquement plus proches l'une de l'autre ($\phi_{ST} = 0,051$; $Nm = 4,7$; $P = 0,048$, 1023 permutations) que de la population Finlandaise. La composition génétique de la population Finlandaise était plus proche de la population Carélienne ($\phi_{ST} = 0,151$; $Nm = 1,4$; $P < 0,001$; 1023 permutations) que de la population d'Arkhangelsk ($\phi_{ST} = 0,176$; $Nm = 1,2$; $P < 0,001$; 1023 permutations).

Tableau 2. Analyse de la variance moléculaire (AMOVA) pour les populations de loups Russes et Finlandaises

Source of variation	df	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation
Among populations	2	8.621	0.059	15.20
Within populations	319	104.130	0.326	84.80
Total	321	112.752	0.385	

La méthode des allèles privés (Slatkin 1985) a donné une estimation légèrement plus élevée des migrants. La fréquence moyenne des allèles privés parmi les populations était de 0,029, et sur la base de cette fréquence, l'approche des allèles privés suggère une estimation globale de $Nm = 3,7$ entre toutes les populations. Les estimations par paire suggèrent que le nombre moyen de loups migrants entre la Finlande et la Carélie serait de 3,0 et entre la Finlande et Arkhangel de 1,8 individus par génération.

L'approche bayésienne pour estimer les taux de migration asymétriques entre les populations a suggéré que l'auto-recrutement est élevé dans les populations de loups Caréliennes ($m = 0,906$; SD = 0,053) et Finlandaises ($m = 0,931$; SD = 0,032), ce qui reflète les faibles taux d'immigration entre les populations. L'estimation du taux de migration de la population Carélienne vers la population Finlandaise ($m = 0,069$; SD = 0,032) était inférieure à l'estimation dans le sens inverse ($m = 0,094$; SD = 0,053). Cependant, étant donné que les écarts-types des deux estimations se chevauchent avec l'estimation dans la direction opposée, les taux de migration entre les populations peuvent ne pas être très asymétriques.

Dans l'analyse d'assignation réalisée avec le programme GENE-CLASS2 (Piry et al. 2004), 97,3% des loups ont été assignés à la population dans laquelle ils ont été échantillonnés. Dans la population Carélienne, 26 (89,7%) des individus ont été correctement assignés, et trois (10,3%) des individus étaient probablement originaires de la population Finlandaise (avec des probabilités de 0,003, 0,014 et 0,024 d'être résidents). Dans la population Finlandaise, 117 (99,1%) des loups ont été assignés à la population dans laquelle ils ont été échantillonnés et un seul individu (0,8%) n'a pas été assigné à la population Finlandaise (avec une probabilité de 0,004). En conséquence, l'analyse a suggéré que la proportion globale de migrants récents entre les populations n'était que de 2,7%, ce qui est compatible avec les observations précédentes (Aspi et al. 2006). En pratique, l'estimation d'un taux de migration pourrait être obtenue en divisant [le nombre total d'individus dépassant la valeur critique moins le nombre d'erreurs de type I attendues] par [le nombre total d'individus échantillonnés] (Paetkau et al. 2004). En conséquence, la méthode d'assignation suggère que le niveau de migration entre la population Carélienne et Finlandaise aurait été seulement inférieur à $m = 0,03$.

DISCUSSION

Malgré les **goulots d'étranglement** historiquement documentés dans la population de loups du nord-ouest de la Russie, nous avons trouvé des quantités relativement élevées de variation génétique. Cependant, la diversité génétique avait tendance à être légèrement inférieure dans la partie orientale de la zone d'étude. L'hétérozygotie moyenne attendue et le nombre d'allèles étaient significativement plus élevés dans la population de Carélie (0,709 et 5,7) par rapport aux estimations respectives dans la population d'Arkhangel'sk (0,636 et 4,7).

La diversité génétique des loups du nord-ouest de la Russie semble être similaire à celle des autres populations de loups d'Europe de l'Est. Dans la population de loups la plus proche, en Finlande, le niveau d'hétérozygotie a atteint un niveau similaire à celui de la population Carélienne. Selon Aspi et al. (2006), les hétérozygosités observées dans différents échantillons temporels varient entre 0,680 et 0,706, et les hétérozygosités attendues entre 0,663 et 0,691 dans la population de loups Finlandaise. Lucchini et al. (2004) ont étudié plusieurs populations de loups d'Europe de l'Est et les hétérozygosités attendues dans ces populations varient entre 0,69 et 0,71.

L'hétérozygotie attendue était plus élevée que celle observée, et le coefficient de consanguinité légèrement positif dans les deux populations Russes étudiées ($F = 0,094$ dans la population de Carélie et $F = 0,051$ dans celle d'Arkhangelsk). Dans la plupart des populations de loups sauvages, les **coefficients de consanguinité** ont tendance à être négatifs en raison d'une prévention active de la consanguinité, et les coefficients de la population de Russie du nord-ouest sont parmi les plus élevés rapportés. Seuls Lucchini et al. (2004) et Ramirez et al. (2006) ont rapporté des coefficients de consanguinité plus élevés dans les populations isolées Italiennes et Ibériques (0,10 et 0,15, respectivement).

Nous n'avons pas trouvé beaucoup de preuves de **goulots d'étranglement** passés dans la taille des populations de loups du nord-ouest de la Russie. Même si la distribution de la fréquence des allèles dans la population d'Arkhangelsk était typique d'une population ayant subi un goulot d'étranglement (Fig. 3), le niveau d'hétérozygotie n'était pas plus élevé que celui attendu en théorie. Les distributions des fréquences alléliques et l'hétérozygotie observée par rapport à l'hétérozygotie attendue ne suggèrent pas non plus de **goulots d'étranglement** passés dans la population de loups de Carélie. Cornuet et Luikart (1996) ont estimé qu'un **goulot d'étranglement** de $N_e = 50$ est susceptible d'être détecté avec la méthode de l'excès d'hétérozygotes pendant 25 à 250 générations (0,25 à 2,5 fois $2N_e$) après le début d'une **réduction** de population, et les rapports M devraient également atteindre l'équilibre à nouveau, même après quelques centaines de générations (Garza et Williamson 2001). En conséquence, les **goulots d'étranglement** supposés dans les populations d'Arkhangelsk et de Carélie devraient encore être détectables. D'un autre côté, les deux tests reposent sur l'hypothèse qu'il n'y a pas eu de migration entre les populations, et cette hypothèse est manifestement violée dans les populations de loups, ce qui réduit la puissance de l'analyse lors de la recherche de goulots d'étranglement passés à l'aide de ces méthodes.

Les populations de loups du nord-ouest de la Russie et de la Finlande étaient auparavant supposées former une population uniforme (par exemple Pulliainen 1965, 1980 ; Boitani 2003). Cependant, la différenciation génétique entre les populations de loups Russes et Finlandaises semble être beaucoup plus importante qu'on ne le pensait auparavant. Les populations de loups Scandinaves et Finlandaises sont géographiquement éloignées de plus de 600 km les unes des autres, et reliées par un couloir de dispersion limité. Seddon et al. (2006) ont estimé que le degré de différenciation entre les populations de loups Scandinaves et Finlandaises est $F_{ST} = 0,177$. Ce chiffre est à peine plus élevé que l'estimation entre les populations Finlandaise et Carélienne ($\phi_{ST} = 0,151$), même si ces populations sont plus proches les unes des autres et qu'il n'y a pas de barrières géographiques évidentes entre elles. Cependant, on sait que pendant l'ère soviétique, il y avait de hautes clôtures à 5-40 km à l'est de la frontière Finno-Russe et qu'au moins certaines de ces clôtures existent toujours. Il n'est pas facile d'obtenir des informations sur l'état de ces clôtures à l'heure actuelle. Cependant, au moins dans certains cas, ces clôtures semblent empêcher la migration des loups entre la Finlande et la Carélie. A titre d'exemple, la Fig. 5 montre la trace d'un jeune loup mâle muni d'un collier GPS

se dispersant de la Finlande vers la Russie. Le loup a été équipé d'un collier le 11 avril 2003, et l'émetteur a fourni 1 439 localisations avant de s'éteindre le 26 août, probablement parce que le loup a été tué et l'émetteur détruit. Le parcours, droit comme une flèche et faisant partiellement des allers-retours, démontre que les clôtures mentionnées ci-dessus ont empêché l'individu de se déplacer directement vers l'est. Il existe également une autre barrière migratoire d'origine humaine dans la partie nord de la zone d'étude. La chasse est autorisée dans la zone d'élevage de rennes en Finlande, et la chasse et le braconnage empêchent efficacement la dispersion des loups et les éloignent du nord de la Finlande (Fig. 6). Même si ces barrières d'origine humaine peuvent diminuer le niveau de base de la migration, elles n'empêchent pas totalement les mouvements entre les populations Finlandaises et Russes (Kojola et al. 2006). Ces barrières ne peuvent pas non plus contribuer au déclin suggéré du flux génétique.

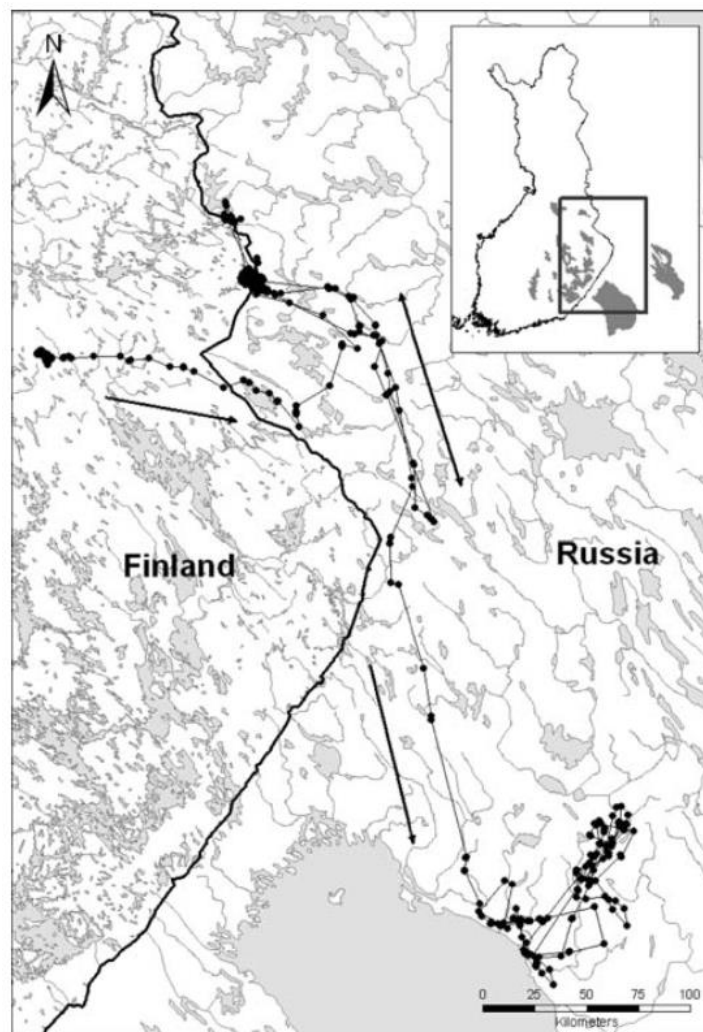


Fig. 5. La trace d'un loup mâle muni d'un collier GPS se dispersant de la Finlande vers la Russie entre avril et août 2003

Toutes les approches indirectes basées sur la différenciation des populations pour estimer le nombre de migrations entre les populations Finlandaises et Caréliennes ont donné des estimations à long terme très similaires. La méthode basée sur le F_{ST} a suggéré un nombre moyen de 1,4 et l'approche de l'allèle privé 3,0 migrants entre les populations par génération. Un modèle bayésien basé sur des simulations MCMC a suggéré un taux de migration (m) de 0,094 de la Finlande à la Carélie et $m = 0,069$ de la Carélie à la Finlande. Aspi et al. (2006) estiment que la taille effective (N_e) de la population de loups Finlandaise est d'environ 40 individus. Ces estimations combinées

suggèrent que le nombre réel d'individus migrateurs basé sur les estimations de m et N serait de 3,8 individus ($40 \times 0,094$) de la Finlande vers la Carélie. La taille effective de la population Carélienne basée sur la méthode bayésienne était de 39,9 individus et basée sur la méthode du déséquilibre de liaison de 46,7 individus. Si nous utilisons la moyenne harmonique de ces estimations (43,0) comme estimation de N , le nombre d'individus migrant de la Carélie vers la Finlande serait de 3,0 individus ($43 \times 0,069$) par génération, ce qui semble correspondre à l'estimation donnée par la méthode des allèles privés.

L'approche basée sur l'affectation suggère un nombre encore plus faible de migrants récents entre les populations (moins de 0,03) que les estimations indirectes. Les divergences entre les estimations indirectes et directes de Nm basées sur l'assignation suggèrent que le rôle relatif de la migration entre les populations Finlandaises et celles du nord-ouest de la Russie était plus tôt plus important, comme le suggèrent les estimations indirectes de migration à long terme plus élevées. Plusieurs raisons peuvent expliquer la diminution du taux de migration entre les populations. La plus importante est qu'elle est associée à la dépendance de la dispersion à la **densité**. Wolff (1997) a suggéré que chez les espèces territoriales telles que le loup, la dispersion devrait être **inversement dépendante de la densité**, car la territorialité à des densités élevées peut entraver l'immigration et rendre difficile pour les juvéniles de quitter leur zone natale. Comme les meutes de loups peuvent être très territoriales et tuent souvent des loups solitaires sur leur territoire (par exemple Packard 2003), la dispersion dans les zones occupées peut être difficile. Une étude récente de Seddon et al. (2006) rapporte que la survie des migrants parmi les loups peut souvent être faible. En utilisant des méthodes d'assignation, ils ont identifié quatre loups immigrant de la Finlande vers la population Scandinave, et un seul de ces immigrants a survécu. La taille moyenne du territoire des loups Finlandais est d'environ 1 000 km². En raison de la récente croissance de la population en Finlande, la zone utilisée par les territoires occupés a augmenté, et actuellement ils remplissent effectivement tout l'espace disponible le long de la frontière orientale empêchant l'immigration vers la population (Fig. 6).

L'approche basée sur l'assignation a suggéré que les taux de migration pourraient être asymétriques, avec une migration plus importante de la Finlande vers la Carélie que vice versa. Des taux de migration **asymétriques** ont été observés précédemment entre d'autres populations de loups (Wilson et Rannala 2003) et de coyotes (Sacks et al. 2005). Par exemple, Wilson et Rannala (2003) présentent des estimations de migration entre neuf populations de loups en Amérique du Nord en utilisant les données recueillies par Carmichael et al. (2001). La plupart de ces populations ne présentaient pas de taux de migration symétriques, ce qui suggère que le déplacement des animaux entre ces régions est principalement **unidirectionnel**. Le schéma total donné par les estimations à long terme et à court terme de la migration entre la Finlande et la Carélie suggère que la migration a été plus symétrique dans le passé, mais qu'aujourd'hui il y a plus de migration d'ouest en est que vice versa. Une raison évidente pour un éventuel changement de direction de la migration, est le déclin de la taille de la population du loup en Carélie Russe (Danilov 2005) et son augmentation en Finlande (Kojola et Määttä 2004).

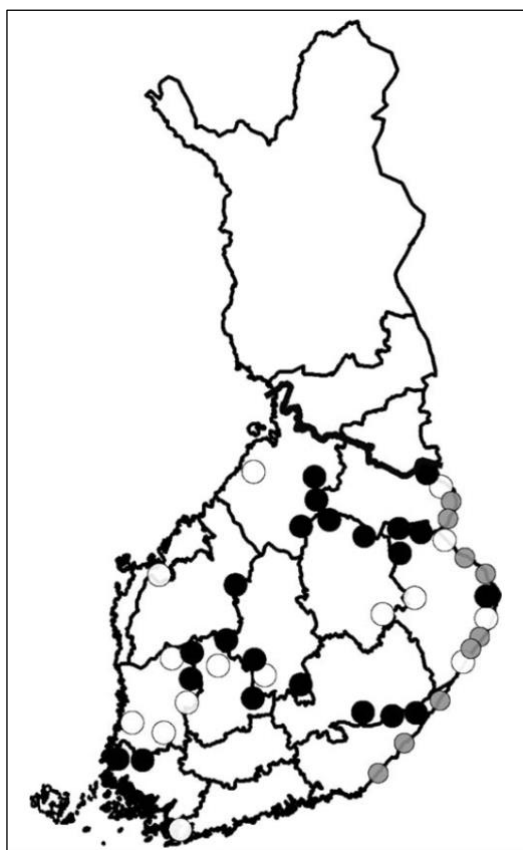


Fig. 6. La position des territoires des loups en Finlande en 2007. Les cercles blancs représentent les couples de loups, les cercles noirs les meutes de loups dont le territoire est entièrement situé à l'intérieur des frontières de la Finlande, et les cercles gris les meutes de loups dont le territoire s'étend au-delà de la frontière nationale jusqu'à la Russie. La ligne noire épaisse indique la frontière de la zone de gestion des rennes

Quelques études récentes ont suggéré que l'importance du flux génétique entre les populations pourrait être corrélée au climat, au type d'habitat et à la composition du régime alimentaire des loups : Carmichael et al. 2001 ; Geffen et al. 2004 ; Pilot et al. 2007 ; Musiani et al. 2007). Ces résultats impliquent que les processus comportementaux et écologiques peuvent fortement influencer l'importance du flux génétique entre les populations de loups. Cependant, la composition du régime alimentaire et l'habitat des populations de loups Finlandaises et Caréliennes semblent être très similaires, et on peut se demander si la différenciation génétique pourrait être causée par une spécialisation proie-habitat. Outre les barrières créées par l'homme, le mécanisme à l'origine de la différenciation est plus probablement la dispersion restreinte et le comportement territorial. Ces résultats soulignent le rôle des obstacles physiques et du comportement territorial dans la création de barrières au flux génétique entre les populations dans des zones géographiques relativement limitées, en particulier chez les espèces de mammifères à gros corps ayant des capacités de dispersion sur de longues distances et une structure de population apparemment continue.

Implications pour la conservation

La compréhension de la **connectivité** entre les populations est un élément essentiel de la gestion des populations à des fins de conservation. L'absence de flux de gènes provenant de populations voisines, associée à une population de petite taille, peut entraîner une **consanguinité**, une perte de variabilité génétique et un risque accru d'extinction. Les populations de loups gris semblent être vulnérables aux effets néfastes de la consanguinité. La **dépression de consanguinité** a été documentée chez des loups détenus en captivité (Pulliainen 1965 ; Laikre 1999). Les effets négatifs de la consanguinité ont également été documentés dans les populations naturelles de loups. Vilà et

al. (2003) apportent la preuve que la population Scandinave de loups a longtemps été limitée en taille par un manque de diversité génétique. Dans cette même population, Rääkkönen et al. (2006) rapportent une incidence globalement plus élevée de malformations vertébrales, et Liberg et al. (2005) une forte corrélation entre le **coefficient de consanguinité** des parents et la mortalité des petits : chaque augmentation de 0,1 du coefficient de consanguinité diminuerait la taille de la portée de 1,15 petit, correspondant à 6,04 équivalents létaux (2B).

D'un autre côté, il semble qu'une population de loups consanguins soit, dans une certaine mesure, capable d'éviter les conséquences délétères de la consanguinité. Bensch et al. (2007) montrent que parmi la population de loups Scandinaves, les loups les plus hétérozygotes semblent s'établir comme reproducteurs, et ce processus a ralenti la perte d'hétérozygotie dans la population malgré une augmentation constante de la consanguinité. Il semble également que chez les loups, une très faible quantité de flux génétique puisse être extrêmement efficace pour restaurer la diversité génétique et réduire le risque d'extinction par consanguinité. Vilà et al. (2003) démontre que l'augmentation régulière de la population de loups Scandinaves a commencé avec l'arrivée d'un seul loup immigrant.

Dans une étude récente, Aspi et al. (2006) estiment que malgré l'augmentation des effectifs, la taille effective de la population de loups Finlandais est encore trop faible pour maintenir une population autosuffisante, et que la migration depuis la Russie est essentielle pour la survie à long terme de la population. Selon le plan de gestion de la population de loups en Finlande (Anonyme 2005), l'arrivée de 1 à 2 loups par génération de loups dans la région permet d'assurer une variation génétique suffisante pour maintenir la viabilité de la population de loups à long terme (cf. Liberg 2005). Notre analyse actuelle suggère que l'immigration de loups de la population de la République de Carélie vers la Finlande a récemment diminué. Il semble que le niveau d'immigration ne soit probablement plus suffisant pour maintenir un niveau adéquat de variation génétique dans la population de loups Finlandaise. D'un autre côté, nos résultats suggèrent également que, malgré la taille d'enquête plus importante suggérée, la taille effective de la population de loups de Carélie pourrait ne pas être beaucoup plus importante que celle de la population Finlandaise et pourrait également être trop faible pour éviter les effets néfastes de la consanguinité. Si cette population continue à décliner, elle pourrait également avoir besoin de migrants provenant de la population Finlandaise ou des autres populations environnantes pour éviter les effets néfastes de la consanguinité à long terme. Pour la conservation de ces populations, il semble essentiel d'augmenter le niveau de migration entre elles.