

# Signature génétique des immigrants et leur effet sur la diversité génétique de la population de loups récemment établie en Scandinavie

Conservation Genetics

<https://doi.org/10.1007/s10592-021-01423-5>

## RESEARCH ARTICLE



## Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population

Mikael Åkesson<sup>1</sup> · Øystein Flagstad<sup>2</sup> · Jouni Aspi<sup>3</sup> · Ilpo Kojola<sup>4</sup> · Olof Liberg<sup>1</sup> · Petter Wabakken<sup>5</sup> · Håkan Sand<sup>1</sup>

Received: 20 May 2021 / Accepted: 12 December 2021

© The Author(s) 2021

✉ Mikael Åkesson  
mikael.akesson@slu.se

<sup>1</sup> Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, 739 93 Riddarhyttan, Sweden

<sup>2</sup> Norwegian Institute for Nature Research, Torgarden, P.O. Box 5685, 7485 Trondheim, Norway

<sup>3</sup> Ecology and Genetics Research Unit, University of Oulu, PO Box 3000, 90014 Oulu, Finland

<sup>4</sup> Natural Research Institute Finland (Luke), Ounasjoentie 6, 96200 Rovaniemi, Finland

<sup>5</sup> Faculty of Applied Ecology, Agricultural Sciences and Biotechnology, Campus Evenstad, Inland Norway University of Applied Sciences, 2480 Koppang, Norway

### Résumé

La connectivité transfrontalière est un élément clé de la conservation et de la gestion des espèces animales qui ont besoin de vastes zones pour maintenir des populations viables. Les loups *Canis lupus* ont recolonisé la péninsule Scandinave au début des années 1980. La population est géographiquement isolée et dépend de l'immigration pour ne pas perdre sa diversité génétique et pour maintenir sa viabilité à long terme. Dans cette étude, nous nous demandons (1) dans quelle mesure la diversité génétique des loups Scandinaves s'est rétablie au cours des 30 années qui ont suivi sa fondation par rapport aux populations sources de Finlande et de Russie, (2) si l'immigration s'est produite à partir de la Finlande et de la Russie, deux pays dont la gestion des loups et les obligations législatives pour assurer la viabilité à long terme des loups sont très différentes, et (3) si l'on peut supposer que les immigrants ne sont pas apparentés. En utilisant 26 loci microsatellites, nous avons constaté que, bien que la diversité génétique ait augmenté parmi les loups Scandinaves ( $n = 143$ ), elle n'a pas atteint les mêmes niveaux qu'en Finlande ( $n = 25$ ) ou en Russie ( $n = 19$ ). La faible différenciation génétique entre les loups Finlandais et Russes, a compliqué notre capacité à déterminer l'origine des loups immigrants ( $n = 20$ ) par rapport à la nationalité. Néanmoins, sur la base des différences de richesse allélique et de richesse allélique privée entre les deux pays, les résultats ont confirmé l'existence d'une immigration en provenance des deux pays. Il est déconseillé de supposer a priori que les immigrants ne sont pas apparentés, puisque 5,8% des immigrants analysés par paires étaient étroitement apparentés. Pour maintenir la viabilité à long terme des loups en Europe du Nord, cette étude met en évidence le potentiel et la nécessité d'actions de gestion qui facilitent la dispersion transfrontalière.

## INTRODUCTION

Si de nombreuses espèces de grands carnivores souffrent d'un déclin de leur population, il existe également des espèces qui ont recolonisé certaines parties de leur distribution historique, notamment en Europe et en Amérique du Nord (Ripple et al. 2014 ; Chapron et al. 2014). Cependant, la conservation et la gestion des grands carnivores sont difficiles car la plupart de ces espèces ont besoin de grandes quantités de nourriture et d'espace, ce qui entraîne souvent des conflits intenses entre les différents groupes d'intérêt de la société et les autorités de gestion (Carbone et al. 1999 ; Cardillo et al. 2004 ; Cardillo 2005). Il est donc probable que de nombreuses populations de carnivores resteront petites et semi-isolées, ce qui devrait avoir un impact négatif sur leur viabilité à long terme (Kenney et al. 2014). **Du point de vue de la conservation, il s'ensuit que la connectivité des populations est très importante, notamment lorsque les populations sont petites et récemment fondées. L'immigration d'individus non apparentés contrecarre la **dérive génétique**, qui s'accompagne souvent de niveaux de consanguinité plus élevés (Wright 1931 ; Nei et al. 1975 ; Allendorf 1986), d'une charge génétique accrue et d'un potentiel évolutif réduit (Hedrick 2001 ; Allendorf et Ryman 2002).**

En Europe, la majorité des populations de grands carnivores sont transfrontalières (Linnell et al. 2008 ; Chapron et al. 2014). Nombre de ces pays sont tenus d'assurer la viabilité à long terme de leurs populations de grands carnivores conformément à la directive Habitats de l'Union Européenne (directive 92/43/CEE du Conseil) et/ou à la convention de Berne ; ces pays sont désormais appelés les États membres. Malgré ces documents juridiquement contraignants, il est difficile, voire impossible, pour certains États membres d'atteindre et de maintenir des tailles de population qui, à elles seules, peuvent être considérées comme suffisamment importantes pour assurer une viabilité à long terme. Plusieurs pays pratiquent également le contrôle légal pour limiter la taille et la répartition des populations afin d'atténuer les conflits humains autour des carnivores, ce qui peut à son tour réduire la connectivité avec les populations voisines et le potentiel de viabilité (Linnell et al. 2008). Les États membres sont donc incités à faciliter les mouvements transfrontaliers des grands carnivores et à assurer ainsi la **connectivité** entre les populations (Hindrikson et al. 2017). En outre, les États membres doivent également tenir compte de la manière dont la viabilité des populations est affectée par les populations des États non membres (c'est-à-dire les pays qui ne sont pas tenus de respecter la convention de Berne ou la directive Habitats de l'Union Européenne) ou dans les États membres où les carnivores ont un statut juridique différent (Trouwborst 2018).

Les populations de loups d'Europe du Nord se composent actuellement de 450 individus sur la péninsule Scandinave, c'est-à-dire en Norvège et en Suède (Wabakken et al. 2020) et d'environ 750 loups en Finlande et dans le nord-ouest de la Russie, y compris les oblasts Russes de Mourmansk et de Carélie en Russie, appelés ci-après population de loups Finno-Carélienne (Linnell et al. 2008 ; Laikre et al. 2016). Ces deux populations sont séparées par un pont terrestre de 350 km de large, où les politiques nationales de la Norvège, de la Suède et de la Finlande pour la présence du loup sont restreintes, en faveur de l'élevage humain semi-domestiqué de rennes. La population de Finlande et du nord-ouest de la Russie est connectée à une population plus ou moins continue d'environ 3600 loups couvrant l'Estonie, la Lettonie, la Lituanie, la Pologne et les oblasts Russes de Leningrad, Novgorod, Pskov, Tver, Smolensk, Bryansk, Moscou, Kaliningrad, Kaluzh, Tula, Kursk, Belgorod et Orel, qui à leur tour font partie des 52 000 loups de Russie (Linnell et al. 2008 ; Bragina et al. 2015 ; Hindrikson et al. 2017).

Bien que les loups soient capables de se disperser sur des distances de plus de 1000 km (voir Wabakken et al. 2007), et que des loups seuls soient observés presque chaque année dans la partie la plus septentrionale de la Scandinavie (Seddon et al. 2006, Fig. 1), l'échange génétique entre les populations Scandinaves et Finno-Caréliennes est limité, principalement en raison d'un taux élevé de mortalité des loups causée par l'homme dans le nord de la Suède et de la Finlande (Kojola et al. 2009 ; Liberg et al. 2012*b*). **Des études récentes montrent également des indications d'une diminution de la connectivité entre la Finlande et la Russie ainsi qu'une réduction de la taille effective de la population en Finlande** (Aspi et al. 2006, 2009 ; Jansson et al. 2012), ce qui pourrait avoir un effet négatif sur le taux d'immigration en Scandinavie (Kojola et al. 2009).

En Scandinavie, les loups étaient considérés comme fonctionnellement éteints en 1966 et la population actuelle remonte à un événement fondateur dans le centre-sud de la Scandinavie en 1983, incluant un seul couple d'immigrants Finno-Russes (Wabakken et al. 2001 ; Vilà et al. 2003). **Depuis lors et jusqu'en 2020, sept autres immigrants ont réussi à se reproduire, et quatre d'entre eux ont produit une progéniture qui s'est ensuite reproduite avec succès en Scandinavie** (Seddon et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016 ; Åkesson et Svensson 2020). Par conséquent, la population de loups Scandinave est fortement consanguine (Åkesson et al. 2016 ; Kardos et al. 2018) et a montré plusieurs signes de **dépression de consanguinité** (Liberg et al. 2005 ; Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016).

Au cours des deux dernières décennies, les gouvernements Suédois et Norvégien ont commandé plusieurs enquêtes axées sur la viabilité de la population de loups Scandinaves et l'effet génétique de l'immigration (par exemple Hansen et al. 2011 ; Bruford 2015 ; Naturvårdsverket 2015, 2016 ; Laikre et al. 2016 ; Eriksen et al. 2020). Ces recherches ont permis de clarifier qu'une condition préalable au maintien de la viabilité à long terme de la population de loups Scandinaves est qu'elle doit faire partie d'une plus grande « **métapopulation fonctionnelle** » en Europe du Nord (Mills et Feltner 2015 ; Laikre et al. 2016). **Il en résulte un objectif de gestion pour la population d'avoir au moins un immigrant reproducteur tous les 5 ans, considéré comme le temps de génération des loups Scandinaves** (Naturvårdsverket 2016). L'aire de répartition de la grande « **métapopulation fonctionnelle** » est cependant moins clairement décrite, et bien que les immigrants Scandinaves aient été étudiés en ce qui concerne l'origine de la population (Ellegren et al. 1996 ; Sundqvist et al. 2001 ; Flagstad et al. 2003 ; Vilà et al. 2003 ; Seddon et al. 2006 ; Smeds et al. 2019), on sait peu de choses sur l'immigration en provenance d'États membres spécifiques, comme la Finlande, et d'États non-membres, comme la Russie. Afin d'atteindre l'objectif d'un immigrant par génération, la coopération pour surveiller et faciliter le flux génétique des loups avec les pays voisins s'est intensifiée au cours des dernières années. Cela inclut l'ambition d'en savoir plus sur les mouvements des loups entre la Scandinavie, la Finlande et la Russie.

Dans cette étude, nous abordons trois hypothèses majeures : (1) La variation temporelle de la diversité génétique des loups en Scandinavie entre 1983 et 2014 s'explique par les événements fondateurs connus dans la population et par la dérive génétique au cours de la première décennie de l'histoire de la population, lorsque celle-ci comptait < 30 individus (Wabakken et al. 2001). (2) Les immigrants en Scandinavie sont probablement originaires de Finlande ou de la partie occidentale de la Russie (voir Jansson et al. 2012). (3) **En supposant que la population d'origine des immigrants en Scandinavie est importante et panmictique, les immigrants devraient être largement non apparentés les uns aux autres.** Ces hypothèses sont testées à l'aide de **26 loci microsatellites autosomiques** provenant de loups nés en Scandinavie dans différentes cohortes, de loups de

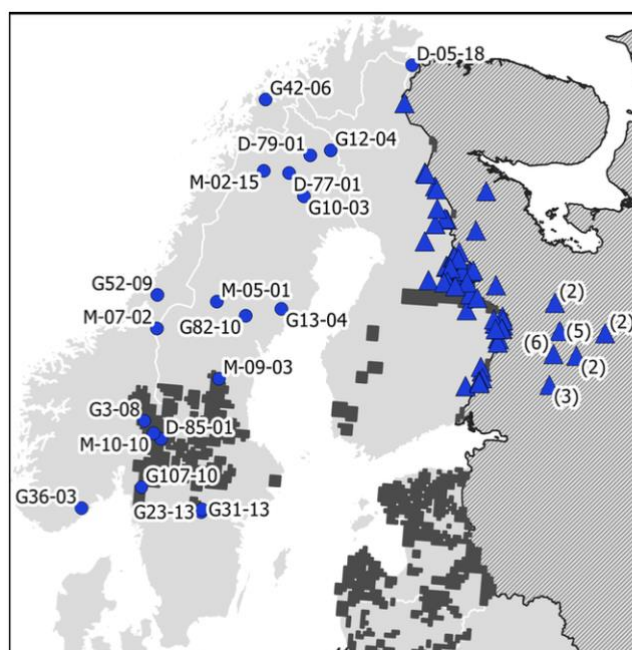
Finlande et de la République Russe de Carélie (désormais appelée Russie) et de loups qui ont été génétiquement identifiés comme immigrants en Scandinavie entre 1977 et 2012.

## METHODES

### Population et site d'étude

La population de loups en Norvège et en Suède (ci-après dénommée Scandinavie) fait l'objet d'un suivi depuis 1978 ; d'abord basé sur le suivi au sol sur la neige jusqu'en 1998, puis également par radio télémétrie et analyse ADN (Wabakken et al. 2001 ; Liberg et al. 2012a).

La population de loups Scandinaves est géographiquement séparée de l'aire de reproduction des loups de Finlande et de Carélie (Chapron et al. 2014, Fig. 1) et, jusqu'en 2015, avec une distance minimale de 800 km de déplacement terrestre entre les deux zones de reproduction (Wabakken et al. 2007). Cette zone correspond en grande partie au terrain d'élevage de rennes de la Fennoscandie, où les loups identifiés par l'ADN ont généralement été tués légalement après un conflit avec l'élevage de rennes, braconnés ou disparus pour des raisons inconnues sans être à nouveau identifiés. Afin de faciliter le flux génétique, les autorités de gestion Scandinaves ont capturé et transféré trois loups immigrés au cours de la période d'étude (1977-2014) depuis les aires d'élevage de rennes vers le sud, dans l'aire de reproduction des loups Scandinaves.



**Fig. 1** Dernière position connue et identité individuelle de 20 immigrants Scandinaves (points bleus) et individus de référence (triangles bleus). Pour certains échantillons Russes (avec le numéro entre parenthèses), la localisation moyenne du site d'échantillonnage est indiquée. Les carrés gris indiquaient les zones de présence permanente du loup (à l'exclusion de la zone hachurée) conformément à Chapron et al. (2014)

### Échantillonnage et extraction

De 1977 à 2014, le suivi génétique des loups de la péninsule Scandinave a impliqué l'échantillonnage de l'ADN des loups, où l'origine Scandinave a été initialement testée en utilisant l'assignation individuelle bayésienne (Rannala et Mountain 1997) et l'assignation parentale (voir Åkesson et al. 2016 pour une description détaillée).

L'étude était basée sur des échantillons d'ADN provenant de 20 loups immigrants (donc des loups détectés en Scandinavie qui ne sont pas originaires de la population Scandinave), 143 loups nés en

Scandinavie collectés de manière invasive, 64 échantillons de tissus invasifs de loups Finlandais, des tissus cutanés de 19 loups Russes non apparentés (voir ci-dessous) et 27 échantillons buccaux de chiens *C. familiaris*. Les loups Scandinaves de référence ont été regroupés en neuf classes de cohorte [1983-1990 ( $n = 6$ ), 1991-1993 ( $n = 8$ ), 1994-1996 ( $n = 9$ ), 1997-1999 ( $n = 20$ ), 2000-2002 ( $n = 20$ ), 2003-2005 ( $n = 20$ ), 2006-2008 ( $n = 20$ ), 2009-2011 ( $n = 20$ ), 2012-2014 ( $n = 20$ )].

### Génotypage des microsatellites

Les échantillons d'ADN ont été génotypés pour 26 loci microsatellites (ressource en ligne 2), situés dans le génome autosomique : CXX.20, CXX.123, CXX.204, CXX.225, CXX.250, CXX.253 (Ostrander et al. 1993), 2001, 2006, 2010, 2054, 2079, 2096, 2137, 2140, 2168, 2201 (Francisco et al. 1996), (AHT)002, (AHT)004, (AHT)101 (Holmes et al. 1993), AHT103, AHT119, AHT121, AHT138 (Holmes et al. 1995), PEZ03, PEZ06 (Neff et al. 1999), vWF (Shibuya et al. 1994). Les **marqueurs** ont été amplifiés par PCR suivie d'une électrophorèse capillaire conformément à Åkesson et al. (2016), et en prenant les mêmes précautions lors du génotypage des échantillons non invasifs. Les loci microsatellites ont été régulièrement utilisés pour le suivi des loups en Scandinavie, pour reconstruire le **pedigree** de la population et étudier comment les variations sur ces marqueurs sont associées à la condition physique des individus (Liberg et al. 2005 ; Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016).

**Analyses génétiques...**

**Détection des immigrants...**

**Parenté génétique...**

**Diversité génétique et déséquilibre de liaison...**

**Différenciation génétique et migration...**

**Analyse et attribution de groupements de microsatellites...**

## RESULTATS

### Diversité génétique et variation temporelle en Scandinavie

La diversité génétique a augmenté de manière significative après l'événement fondateur de 1983 en Scandinavie. Entre les classes de cohortes 1983-1990 et 2012-2014 (Tableau 1), le nombre d'allèles ( $A$ ) a augmenté à 23 loci tout en restant inchangé à 3 loci (test des signes,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ ). De même, la richesse allélique ( $A_R$ ) a augmenté à 19 des 26 loci (test du signe,  $n = 26$ ,  $p = 0,01$ ) et l'hétérozygotie moyenne ( $H_E$ ) a augmenté de 0,533 à 0,605 ( $t = 2,23$ ,  $df = 25$ ,  $p < 0,001$ , Fig. 2). Au cours de la même période,  $H_E$  (corrigé pour la parenté moyenne) n'a montré aucun changement significatif entre la première et la dernière classe de cohorte ( $t = 0,21$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,84$ , Fig. 2). Pendant la période de non-immigration effective, l' $A_R$  a diminué, avec un  $A_R$  plus faible pour 18 des 26 loci chez les individus échantillonnés en 2003-2005 par rapport à 1994-1996 (test des signes,  $n = 26$ ,  $p = 0,02$ ). La récente immigration de quatre loups (2008-2013) a conduit à une augmentation de la diversité génétique, avec une augmentation de 10% de l' $A_R$  et une augmentation de l' $A_R$  dans 22 des 26 loci (test du signe,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ ). Cependant, aucun changement significatif de l' $A_R$  ou de l' $H_E$  n'a pu être observé entre les deux dernières classes de cohorte ( $H_E : t = 1,61$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,12$  ;  $HE : t = -1,86$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,07$ ).

En Scandinavie, plusieurs classes de cohortes étaient génétiquement différenciées (Tableau 2) et la différence de temps entre les classes de cohorte était corrélée à la fois avec  $\theta$  ( $r = 0,58$ ,  $p = 0,008$ ) et  $\theta'$  ( $r = 0,66$ ,  $p = 0,007$ ). Même si la diversité génétique a augmenté au fil du temps en Scandinavie,

la dernière classe de cohorte (2012-2014) présentait toujours une diversité génétique inférieure à celle de la Finlande et de la Russie. Les loups Scandinaves de la dernière cohorte portaient en moyenne 2,5 (37%) allèles de moins par locus que les loups de Finlande ( $t = 6,01$ ,  $df = 25$ ,  $p < 0,001$ ) et 3,15 (42%) de moins que les loups Russes ( $t = 6,96$ ,  $df = 25$ ,  $p < 0,001$ ). L' $A_R$  moyen de la dernière cohorte Scandinave était inférieur de 28% et 34% à celui de la Finlande et de la Russie respectivement, avec un  $A_R$  plus faible sur les 26 loci par rapport à la Finlande (test de signe,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ ) et pour 25 des 26 loci par rapport à la Russie (test de signe,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ ). De même, l' $H_E$  était sensiblement plus faible chez les loups Scandinaves ( $0,605 \pm 0,107$  S.D.) par rapport aux loups Finlandais (différence moyenne =  $-0,129$ ,  $t = -5,57$ ,  $p < 0,001$ ) et Russes (différence moyenne =  $-0,151$ ,  $t = -6,51$ ,  $p < 0,001$ ).

Par ailleurs, les deux événements fondateurs de 1991 et 2008 ont été suivis d'une diminution du  $F_{IS}$  (Tableau 1), ce qui est en accord avec les résultats précédents de l'avantage hétérozygote dans la population après les événements fondateurs (Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016).

De même, l'incidence du déséquilibre de liaison (DL) entre les loci différait entre les classes de cohortes (Tableau 1), où la proportion de paires de locus en déséquilibre de liaison entre les classes de cohortes augmentait avec la diminution du  $R_P$  moyen basé sur le pedigree (Pearson  $r = -0,86$ ,  $p = 0,003$ ,  $n = 9$ , Tableau 1).

**Tableau 1.** Nombre d'échantillons ( $n$ ) ainsi que l'hétérozygotie moyenne attendue corrigée ( $H_E$ ), le nombre d'allèles ( $A$ ), la richesse allélique ( $A_R$ ), l'indice de fixation ( $F_{IS}$ ) et le déséquilibre de liaison (DL) pour 26 loci microsatellites parmi les immigrants, les loups de Finlande et de Russie et neuf échantillons temporels de la population de loups Scandinaves

	n	$H_E$	$H_O$	$\tilde{H}_E$	A	$A_R$	$F_{IS}$	LD
Immigrants	20	0.756	0.746	–	6.69	5.12	0.046	18.1
Russia	19	0.756	0.755	–	7.46	5.23	0.063	0.3
Finland	25	0.734	0.703	–	6.81	4.82	0.028	7.1
Scandinavia 1983–1990	6	0.533	0.615	0.770	2.81	2.81	–0.065	7.1
Scandinavia 1991–1993	8	0.612	0.707	0.769	3.46	3.34	–0.089*	21.8
Scandinavia 1994–1996	9	0.573	0.718	0.789	3.46	3.2	–0.196*	12.3
Scandinavia 1997–1999	20	0.585	0.690	0.774	3.65	3.13	–0.154*	10.5
Scandinavia 2000–2002	20	0.579	0.615	0.783	3.62	3.06	–0.037*	8.3
Scandinavia 2003–2005	20	0.583	0.615	0.826	3.65	3.08	–0.03	10.5
Scandinavia 2006–2008	20	0.597	0.610	0.792	4.04	3.28	0.004	14.5
Scandinavia 2009–2011	20	0.584	0.638	0.812	3.65	3.1	–0.068*	8.5
Scandinavia 2012–2014	20	0.605	0.606	0.780	4.31	3.46	0.025	16.9

La signification statistique du  $F_{IS}$  avec un niveau de confiance de 95% est indiquée par \*. Le déséquilibre de liaison (DL) est indiqué en % des 325 paires de locus présentant un déséquilibre de liaison significatif

## Structure génétique entre les loups Finlandais et Russes

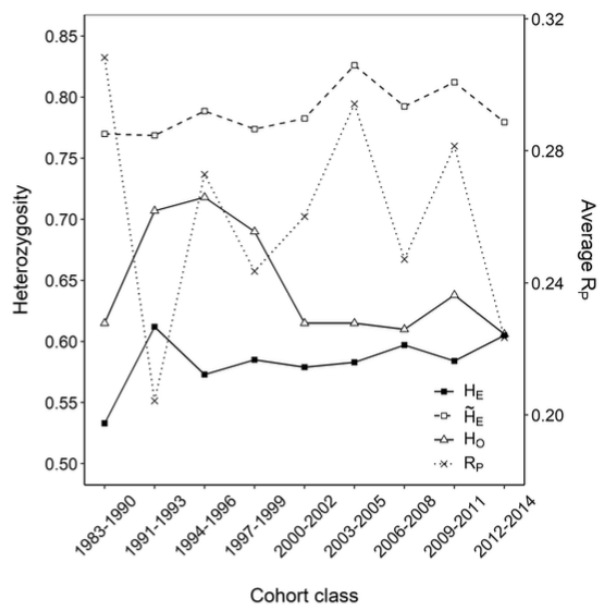
Globalement, nous avons trouvé de très faibles signes de différenciation génétique entre les loups Finlandais et Russes (Tableau 2). La composition génétique diffère cependant quelque peu, 21 loci sur 26 présentant un  $A_R$  plus élevé en Russie qu'en Finlande (test des signes,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ , Tableau 1). L'incidence du DL parmi les 365 paires de locus était légèrement plus prononcée en Finlande (7,1%) qu'en Russie (0,3%). L'hétérozygotie entre les loups Finlandais ( $H_E = 0,734 \pm 0,018$  S.E.) et Russes ( $H_E = 0,756 \pm 0,019$  S.E.) n'était pas significativement différente ( $t = 1,45$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,16$ ) et la différenciation génétique entre les loups Finlandais et Russes était faible et non significative ( $\theta = 0,02$ ), ce qui indique un flux génétique considérable entre les deux pays (Tableau

2). Avec une fréquence moyenne des allèles privés de 0,045 entre la Finlande et la Russie, le nombre moyen estimé de migrants reproducteurs par génération était de 2,92. Le  $F_{IS}$  des loups Finlandais et Russes était non significatif, indiquant un accouplement aléatoire entre les loups en ce qui concerne la parenté (Tableau 1). Avec l'assignation STRUCTURE, le modèle le plus parcimonieux avec les loups Finlandais et Russes consistait en un seul cluster ( $K = 1$ ), suggérant l'absence de structure cryptique de la population (ressource en ligne 1 : Tableau 3).

**Tableau 2.**  $\theta$  par paire (en dessous de la diagonale) et  $\theta'$  (au-dessus de la diagonale) entre les immigrés, les Finlandais, les Russes et les neuf classes de cohortes de loups Scandinaves

		Immigrants	Russia	Finland	Scandinavia								
					1983–1989	1991–1993	1994–1996	1997–1999	2000–2002	2003–2005	2006–2008	2009–2011	2012–2014
Scandinavia	Immigrants		0.028	0.048	0.406	0.281	0.387	0.425	0.399	0.409	0.397	0.41	0.339
	Russia	0.006		0.072	0.392	0.302	0.408	0.431	0.42	0.414	0.429	0.433	0.395
	Finland	0.011	0.017		0.478	0.353	0.437	0.479	0.456	0.484	0.481	0.489	0.457
	1983–1989	<b>0.122</b>	<b>0.118</b>	<b>0.15</b>		0.249	0.243	0.24	0.241	0.252	0.309	0.273	0.279
	1991–1993	<b>0.078</b>	<b>0.084</b>	<b>0.102</b>	0.096		0.084	0.068	0.063	0.106	0.091	0.085	0.064
	1994–1996	<b>0.115</b>	<b>0.122</b>	<b>0.135</b>	<b>0.1</b>	0.032		-0.047	-0.011	0.013	0.024	0.031	0.053
	1997–1999	<b>0.133</b>	<b>0.135</b>	<b>0.155</b>	<b>0.099</b>	0.026	-0.019		0.01	0.016	0.032	0.039	0.076
	2000–2002	<b>0.126</b>	<b>0.133</b>	<b>0.148</b>	<b>0.099</b>	0.024	-0.004	0.004		0.044	0.05	0.01	0.065
	2003–2005	<b>0.129</b>	<b>0.13</b>	<b>0.156</b>	<b>0.103</b>	0.04	0.005	0.006	0.018		0.033	0.031	0.057
	2006–2008	<b>0.122</b>	<b>0.131</b>	<b>0.152</b>	<b>0.124</b>	0.034	0.009	0.013	0.02	0.013		0.006	0.039
	2009–2011	<b>0.129</b>	<b>0.136</b>	<b>0.158</b>	<b>0.112</b>	0.033	0.013	0.016	0.004	0.012	0.002		0.015
	2012–2014	<b>0.102</b>	<b>0.119</b>	<b>0.142</b>	<b>0.11</b>	0.024	0.021	0.03	<b>0.026</b>	<b>0.022</b>	<b>0.015</b>	0.006	

Significant  $\theta$ -values are written in bold



**Fig.2.** Hétérozygotie attendue moyenne ( $H_E$ ), hétérozygotie observée ( $H_O$ ) et parenté moyenne basée sur le pedigree ( $R_P$ ) et hétérozygotie  $\sim OP$  ( $\tilde{H}_E$ ) corrigée pour la  $R_P$  parmi les classes de cohortes de la population de loups Scandinaves

### Loups immigrés en Scandinavie

Au cours de la période d'étude (1977-2014), nous avons trouvé en Scandinavie l'ADN de 20 loups qui n'était pas né dans la population Scandinave (ressource en ligne 1 : Tableau 1). En utilisant l'assignation individuelle bayésienne, la probabilité d'assignation aux loups et chiens Scandinaves était  $< 0,01$ , démontrant qu'il s'agissait de loups d'origine non Scandinave (Ressource en ligne 1 : Tableau 1). Des échantillons invasifs (sang ou tissus) ont été prélevés sur 14 des 20 loups immigrants, tandis que six loups ont été échantillonnés de 1 à 9 fois de manière non invasive à partir de matières fécales trouvées lors du suivi de la neige.

**Tableau 3.** Affectation de la population de 20 loups immigrés Scandinaves, 1977-2014, ordonnée chronologiquement en fonction de l'année de la première observation

ID	Sex	Year	N loci	stMLH	Most likely origin	Score (%)	- ln(L)		Probability of assignment		Private alleles		
							RU	FI	RU	FI	RU	FI	IM
D-77-01	M	1977	26	1.03	RU	100	38.2	42.5	0.145	<b>0.003</b>	2	0	2
D-79-01	F	1978	26	1.13	RU	100	40	43.5	0.070	<b>0.001</b>	3	1	0
D-85-01 <sup>b</sup>	F	1982	26	1.24	SF	83.4	37.9	37.2	0.159	0.054	0	2	0
G36-03	M	1982	12	0.89	RU	96.9	16.4	17.9	0.097	0.014	0	0	2
M-02-15	M	2001	25	0.92	SF	81.1	39.2	38.6	0.045	0.011	1	1	1
G10-03	M	2002	19	0.98	SF	99.3	24.9	22.8	0.485	0.388	1	0	0
D-05-18	M	2004	25	0.97	SF	99.5	37.1	34.7	0.114	0.077	1	1	0
G12-04	M	2004	12	1.00	RU	91.3	14.9	15.9	0.262	0.092	1	0	0
G13-04	M	2004	12	1.12	SF	78.3	14	13.4	0.399	0.504	0	0	0
M-05-01	M	2004	26	1.03	RU	100	38.2	42	0.143	<b>0.004</b>	3	1	2
G42-06	M	2005	10	0.53	RU	75.8	10.1	10.6	0.848	0.757	0	0	0
M-07-02	M	2005	26	1.13	SF	100	37	32.3	0.22	0.383	1	1	0
M-09-03 <sup>b</sup>	M	2006	26	1.08	- <sup>a</sup>	- <sup>a</sup>	46.2	42.5	<b>0.002</b>	<b>0.003</b>	2	3	2
M-10-10 <sup>b</sup>	M	2006	26	1.08	RU	72.3	35.7	36.1	0.323	0.089	2	0	0
G3-08	M	2007	25	0.86	RU	100	31.1	35.8	0.669	0.056	1	0	0
G52-09	M	2009	17	0.78	- <sup>a</sup>	- <sup>a</sup>	30.3	30	<b>0.005</b>	<b>0.002</b>	0	0	3
G107-10	F	2010	10	1.15	SF	50.5	11.8	11.8	0.497	0.300	0	1	0
G82-10	F	2010	26	1.08	SF	99.7	34.2	31.6	0.486	0.464	1	2	0
G23-13 <sup>b</sup>	M	2012	26	0.93	SF	99.9	35.3	32	0.364	0.408	0	1	1
G31-13 <sup>b</sup>	F	2012	26	0.77	SF	88.2	38.5	37.6	0.127	0.046	1	0	3
All											15	6	11

Les assignations ont été effectuées dans GeneClass2 et comprennent l'origine la plus probable des populations Finlandaises (FI) et Russes (RU), le score d'assignation, le - ln de la probabilité d'assignation des populations (- ln(L)) et la probabilité d'assignation basée sur 10 000 permutations, où les valeurs <0,01 sont mises en évidence en gras. Pour chaque individu et pour tous les immigrants (IM) au total, on obtient le nombre d'allèles uniques qui étaient propres aux loups Russes et Finlandais ou qui n'existaient que chez les immigrants

<sup>a</sup>Les deux populations sont exclues comme populations d'origine potentielles

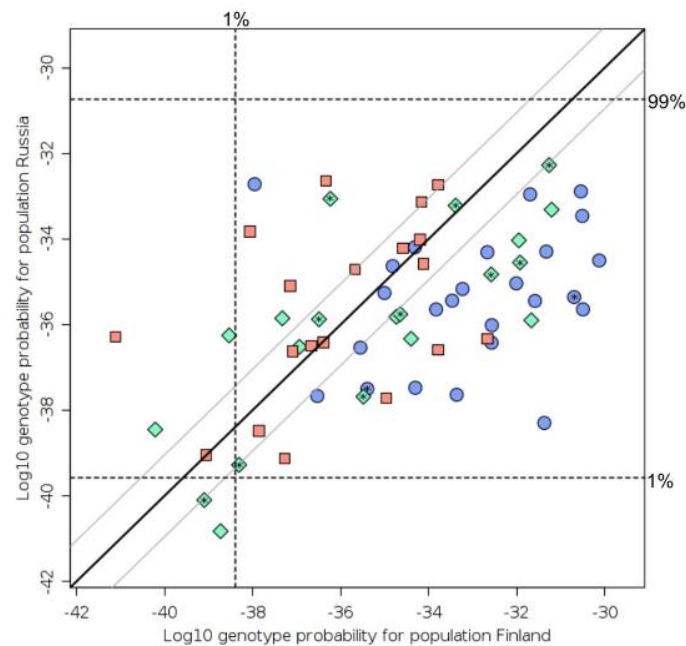
<sup>b</sup>Succès de reproduction d'un immigré

Parmi les immigrants Scandinaves, le  $A_R$  moyen était de 5,12, ce qui était plus élevé pour 17 des 26 loci (test de signe,  $n = 26$ ,  $p = 0,047$ ) que pour les loups Finlandais ( $A_R$  moyen = 4,82) et non significativement différent (test de signe,  $n = 26$ ,  $p = 0,12$ ) des loups Russes ( $A_R$  moyen = 5,23). La proportion de loci en DL chez les immigrants était de 18,1%, donc plus élevée qu'en Russie et en Finlande (Tableau 1). Le DL s'explique en partie par la parenté entre certains des immigrants (voir ci-dessous), car la proportion de loci en DL a été réduite à 6,4% lorsqu'on n'a utilisé que des immigrants qui n'étaient pas étroitement apparentés ( $n = 15$ ). L'hétérozygotie moyenne parmi les immigrants était de  $0,756 \pm 0,016$  (S.E.), le  $F_{IS}$  n'étant pas significativement différent de zéro (Tableau 1). L'hétérozygotie multilocus standardisée individuelle (stMLH) des immigrants se situait entre 0,53 et 1,24 et ne dépendait pas de l'année de détection (régression linéaire ;  $t = -1,31$ ,  $df = 19$ ,  $p = 0,21$ ).

A partir d'une assignation de population basée sur l'individu avec des populations sources déterminées a priori, nous avons constaté que les immigrants ont été assignés avec la population Russe dans 8 cas sur 20 (Tableau 3). Dans trois de ces cas, la probabilité d'une origine Finlandaise était < 0,01. Dans 10 cas sur 20, les immigrants se sont mieux assignés avec la population Finlandaise, mais aucun de ces cas avec une probabilité d'origine Russe < 0,01. Pour deux individus (M-09-03 et G52-09), les origines Finlandaise et Russe ont été exclues statistiquement. Ces deux individus ont conservé une probabilité d'attribution < 0,01 lorsque les loups Finlandais et Russes ont été regroupés (ressource en ligne 1 : Tableau 4). En visualisant les probabilités génotypiques



log10 (LGP) d'assignation à la Finlande et à la Russie, les deux mêmes immigrants présentaient des profils inférieurs au quantile de 1% des deux populations (Fig. 3).

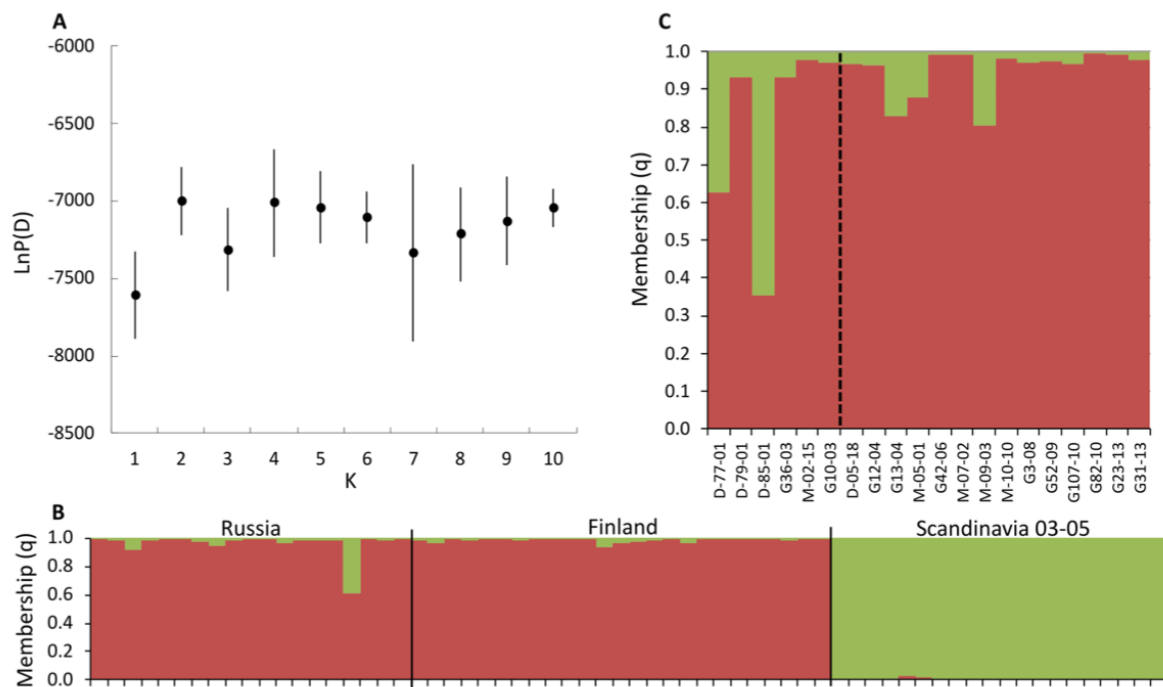


**Fig.3.** Probabilité de génotype pour 20 loups immigrants (diamants verts) d'être originaires d'une population de Finlande (cercles bleus) et de Russie (carrés rouges) respectivement, où les probabilités des individus de référence sont basées sur l'estimation des fréquences alléliques en laissant un individu de côté. Les génotypes pour lesquels des données manquent sur l'un des 26 microsatellites sont indiqués par un astérisque. La probabilité égale d'appartenir à l'une ou l'autre population est illustrée par la ligne diagonale épaisse, tandis que la probabilité 9 fois plus élevée d'appartenir à l'une des populations est illustrée par les lignes diagonales fines. Les lignes en pointillés correspondent aux quantiles de 1% et 99% des probabilités de génotype Log10 pour les loups Russes (lignes horizontales) et Finlandais (lignes verticales) respectivement

Pour vérifier si les immigrants avaient une origine mixte par rapport à la population Scandinave, nous avons étendu l'analyse STRUCTURE en incluant les loups Scandinaves de la classe de cohorte 2003-2005, représentant ainsi la dernière partie de la période avant les deux derniers événements fondateurs. Deux signatures génétiques ont été mises en évidence, les loups nés en Scandinavie définissant un groupe distinct, et les loups Finlandais et Russes définissant l'autre (Fig. 4A, B, ressource en ligne 1 : Tableau 5). **Un loup Russe (V39\_RU) présentait un génotype mixte, tout comme certains des immigrants, dont la femelle fondatrice en 1983 (D-85-01) ainsi qu'un immigrant (D-77-01) observé avant l'établissement de la population.** Ces deux derniers loups n'ont pas pu être véritablement métissés, car ils ont été échantillonnés avant le rétablissement de la population Scandinave, mais ils portaient des allèles qui sont devenus communs en Scandinavie. Après 2003 également, un certain niveau de **métissage** avec les loups Scandinaves était évident parmi les immigrants où M-09-03 et G13-04 présentaient les valeurs les plus élevées (Fig. 4C).

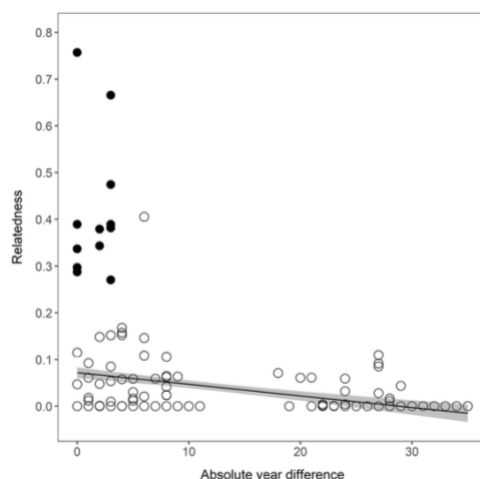
Plusieurs allèles portés par les immigrants étaient propres aux loups Finlandais ( $n = 6$ ) ou Russes ( $n = 15$ ) (Tableau 3). **Il convient de noter que 11 allèles (portés par huit immigrants) n'étaient présents ni en Finlande ni en Russie.** En tenant compte de la taille de l'échantillon, sur la base de la taille minimale de 26 gènes, la richesse allélique privée ( $\Pi$ ) était plus élevée en Russie ( $\Pi$  moyen de 1,51) qu'en Finlande ( $\Pi$  moyen de 0,77) sur 21 des 26 loci (test des signes,  $n = 26$ ,  $p < 0,001$ ). En incluant les immigrants, le  $\Pi$  moyen était réduit de 55% en Russie ( $\Pi$  moyen = 0,83) et de 52% en Finlande ( $\Pi$  moyen = 0,41), indiquant que les immigrants portaient des allèles qui étaient privés

pour les loups Russes et Finlandais. Dans un scénario où les immigrants seraient également originaires d'autres populations non échantillonnées et différenciées, nous nous attendrions à ce que  $\Pi$  soit plus élevé chez les immigrants par rapport aux loups Finlandais et Russes. Le  $\Pi$  moyen parmi les immigrants était de 1,08 et n'était pas significativement différent parmi les loci (test des signes,  $n = 26$ ,  $p = 0,15$ ) des loups Finlandais et Russes combinés avec un  $\Pi$  moyen de 1,06. En traitant séparément les loups Finlandais et Russes, les immigrants avec un  $\Pi$  moyen de 1,24 présentaient un  $\Pi$  plus élevé parmi les loci (test des signes,  $n = 26$ ,  $p = 0,047$ ) que les loups Finlandais alors qu'aucune différence de  $\Pi$  entre les loci n'a été trouvée entre les immigrants ( $\Pi$  moyen de 0,92) et les loups Russes ( $\Pi$  moyen de 1,27).



**Fig. 4.** Structure de la population basée sur une analyse dans STRUCTURE utilisant 26 loci microsatellites. Sur la base de la modélisation répétée de dix scénarios où le nombre supposé de clusters ( $K$ ) a été fixé à des valeurs comprises entre 1 et 10, la vraisemblance moyenne  $\ln P(D)$  (A) et son écart-type ont été utilisés pour décider du nombre de clusters le plus parcimonieux ( $K = 2$ ). L'ascendance des loups de Finlande, de Russie et de la classe de cohorte scandinave 2003-2005 en supposant que  $K = 2$  est illustrée (B) ainsi que l'ascendance des loups ayant immigré dans la péninsule scandinave (C). Les immigrants sont présentés chronologiquement et la ligne pointillée divise les immigrants qui ont été observés pour la première fois avant et après 2003

La parenté moyenne entre les immigrants était de 0,043 (fourchette entre 0 et 0,75) et pour 11 des 190 paires (5,8%), nous avons trouvé des indications de relations étroites (y compris des relations demi-frères, frères et sœurs et parents-descendants, ressource en ligne 1 : Tableau 6). La différence par paire des années de première observation et la parenté par paire entre les immigrants étaient négativement corrélées ( $r = -0,246$ ,  $t = -3,37$ ,  $p < 0,001$ ). Lorsque la relation étroite a été confirmée statistiquement, le délai entre les premières observations des deux individus concernés n'a jamais été supérieur à 3 ans (Fig. 5).



**Fig.5.** Association entre la parenté par paire et la différence absolue de l'année de la première observation entre les immigrants. Les cercles remplis représentent les paires pour lesquelles la relation la plus probable était significativement différente de la probabilité que la paire ne soit pas apparentée. Le coefficient de corrélation (-0,246) était significatif en utilisant un test de Mantel ( $t = -3,378, P < 0,001$ )

## DISCUSSION

Nous avons analysé l'effet génétique des immigrants dans la population de loups récemment fondée en Scandinavie, où le flux génétique est central pour la viabilité de la population (Bruford 2015 ; Mills et Feltner 2015 ; Laikre et al. 2016). Dans l'ensemble, la diversité génétique a augmenté depuis la recolonisation au début des années 1980, en réponse à la reproduction réussie de sept immigrants pendant la période d'étude (Vilà et al. 2003 ; Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016). Cependant, après plus de trois décennies depuis la première reproduction en 1983, la population n'avait toujours pas atteint les niveaux observés chez les loups de la population source de Finlande et de Russie occidentale. De plus, il y avait également des indications de **perte allélique** survenant pendant une période où il n'y avait pas d'immigration. Nous n'avons trouvé aucune indication forte que les immigrants provenaient d'autres populations différenciées que celles représentées par nos loups échantillonnés en Finlande et dans le nord-ouest de la Russie et plusieurs immigrants étaient étroitement apparentés. Bien qu'il puisse être souhaitable de distinguer les immigrants originaires de Finlande et de Russie respectivement, une attribution précise des immigrants à l'un ou l'autre pays s'est avérée difficile à réaliser avec 26 loci microsatellites, en raison d'une quasi-absence de différenciation génétique.

### Diversité génétique et variation temporelle en Scandinavie

Bien qu'au moins 20 loups aient franchi la frontière vers la Scandinavie au cours de la période d'étude de 30 ans, **seuls sept individus**, dont un couple transloqué ensemble, se sont reproduits en Scandinavie. En accord avec notre première hypothèse, la diversité génétique a augmenté au cours de cette période, avec une hétérozygotie et une diversité allélique croissantes, notamment après les événements fondateurs de 1991 et 2008 (Tableau 1, Figure 2).

La différenciation génétique entre plusieurs classes de cohortes (Tableau 2) et la forte corrélation avec les différences temporelles entre les classes de cohortes indiquent un changement progressif de la variation génétique dans la population de loups Scandinaves, **soulignant l'importance de la dérive génétique**. En effet, pendant les périodes où la taille de la population était faible et où il n'y avait pas de flux génétique en provenance des populations voisines, on a observé une perte significative de la diversité génétique (par exemple, 1997-2007 ; Åkesson et al. 2016). Les effets

fondateurs ont également été importants pour expliquer les schémas observés. Après les événements fondateurs de 1991 et 2008, de nouveaux allèles sont arrivés dans la population, suivis par une augmentation de la représentation des fondateurs, ce qui a conduit à des fréquences plus élevées des allèles immigrants (Åkesson et al. 2016). Les valeurs négatives de  $F_{IS}$  sur les périodes suivant les événements fondateurs indiquent un excès de génotypes hétérozygotes observés (Wright 1965), résultant probablement des événements fondateurs, mais aussi du succès de reproduction plus élevé des premiers descendants des fondateurs (Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016). Une période plus longue s'est écoulée avant que l'équilibre de Hardy Weinberg (HW) ne soit atteint après l'événement fondateur de 1991 par rapport aux événements de 2008. Cela était probablement dû à des niveaux différents de dérive génétique, car la taille des populations en 2008 était 15 fois supérieure à celle de 1991 (Wabakken et al. 2001 ; Åkesson et al. 2016). Le temps nécessaire pour atteindre l'équilibre HW peut également avoir été affecté par un changement du temps de génération, par exemple en raison de l'augmentation du taux d'abattage et du **renouvellement** plus rapide des couples reproducteurs pendant la période d'étude (Liberg et al. 2020 ; voir également Wikenros et al. 2021).

Les fondateurs semblent également affecter la proportion de loci en **déséquilibre de liaison** (DL), comme l'indique la forte corrélation négative entre le DL et la **parenté moyenne** ( $R_p$ ) entre les individus des différentes classes de cohorte. La diminution de la  $R_p$  et l'augmentation de la proportion de loci en DL ont coïncidé, comme prévu, avec les reproductions réussies d'immigrants en 1991, 2008 et 2013 (Slatkin 2008). Le flux de gènes et le succès reproductif relativement plus élevé des immigrants et de leurs descendants (Åkesson et al. 2016) peuvent avoir causé la variation temporelle du DL. Il est également possible que d'autres processus dans la population aient causé le DL (voir Bensch et al. 2006), y compris la dérive génétique lorsque la population s'est développée à partir d'un seul couple fondateur (Hill et Robertson 1968) et la variation de la taille de la population reproductrice due à l'abattage anthropique (Milleret et al. 2017 ; Liberg et al. 2020).

### Origine des immigrants Scandinaves

Nous n'avons pas trouvé d'indications selon lesquelles les loups Finlandais et Russes étaient génétiquement différenciés (Tableau 2). La différenciation génétique  $\theta = 0,017$  était plus faible que celle rapportée précédemment ( $F_{ST} = 0,151$  ; Aspi et al. (2009) ;  $F_{ST} = 0,086$  ; Jansson et al. (2012)), mais cela pourrait s'expliquer par la diversité globale plus élevée pour les marqueurs utilisés dans cette étude (Charlesworth 1998 ; Hedrick 1999). L'absence de différenciation a également été confirmée par l'analyse de regroupement bayésienne, qui n'a donné lieu qu'à un seul regroupement (ressource en ligne 1 : Tableau 3). Une structure génétique faible ou nulle, suggère un flux génétique considérable entre les deux pays. Selon la méthode des allèles privés (Slatkin 1985), la Finlande a reçu de la Russie environ trois immigrants reproducteurs par génération, ce qui est similaire aux chiffres présentés par Aspi et al. (2009), ce qui devrait être suffisant pour éviter la perte de variation génétique. Néanmoins, la diversité allélique était plus élevée chez les loups Russes, ce qui pourrait indiquer un flux de gènes provenant des régions entourant la république Russe de Karelle.

Dans cette étude, nous avons également trouvé du soutien pour notre **deuxième hypothèse** selon laquelle les immigrants Scandinaves sont originaires de Finlande ou de Russie. Un test d'assignation basé sur l'individu a permis d'assigner avec confiance les immigrants aux loups Finlandais ou Russes, bien que la capacité à distinguer les pays avec un  $F_{ST} < 0,05$  soit discutable (Paetkau et al. 2004). Alors que le groupe d'immigrants n'était pas significativement différencié des loups Russes (Tableau 2), l'origine Russe a pu être exclue pour deux (10%) immigrants. Il est intéressant de noter

que ces deux individus (G52-09 et M-09-03) n'ont pas été assignés à des loups Finlandais ou Russes, ce qui peut indiquer que les individus étaient originaires d'une population différenciée qui n'est pas représentée dans l'étude, comme le nord de la Carélie, la péninsule de Kola, la population Balte, ou même plus à l'est (Fig. 1). Un loup femelle né en Scandinavie, se dispersant depuis les parties occidentales de l'aire de reproduction Scandinave jusqu'à la frontière nord-est de la Finlande et de la Russie, a parcouru plus de > 10 000 km sur une période de 9 mois (Wabakken et al. 2007). Cela illustre la possibilité que les immigrants Scandinaves se soient également dispersés depuis l'extérieur de l'aire de répartition de la population Finno-Carélienne incluse dans cette étude, qui ne s'étend pas à plus de 760 km de la frontière Scandinave. Une explication alternative au rejet des assignations de population de G52-09 et M-09-03 pourrait être qu'ils ont eu des origines mixtes par rapport à la population Scandinave, impliquant par exemple la reproduction de loups nés en Scandinavie et de loups Finno-Russes en dehors de l'aire de reproduction de la Scandinavie, donnant des descendants qui ont immigré en Scandinavie. Nous n'avons pas trouvé de résultats significatifs soutenant cette alternative (Fig. 3), mais la puissance de détection des événements de **métissage** sur plus d'une génération pourrait être faible. En effet, M-09-03 avait une admixtion estimée de 0,19 (intervalle crédible : 0,00-0,46) avec le cluster dominé par les loups Scandinaves (Fig. 3), soutenant la possibilité d'une ascendance Scandinave partielle. Dans une étude récente, Smeds et al. (2020) ont trouvé trois loups d'origine Scandinave parmi les loups échantillonnés en Finlande, démontrant que la migration entre la Scandinavie et les populations voisines de l'Est est effectivement bidirectionnelle.

Les immigrants portaient des allèles qui étaient privés pour les loups Russes et Finlandais. De plus, nous n'avons trouvé aucun soutien pour les immigrants ayant un  $\Pi$  plus élevé que la Finlande et la Russie combinées, comme on pourrait s'y attendre si une grande partie des immigrants provenait d'une population différenciée inconnue. Ceci est en accord avec une étude récente portant sur environ 1500 SNP liés au chromosome Y sur des échantillons de loups Finlandais, Scandinaves et huit immigrants (tous les immigrants étant également représentés dans cette étude), montrant que les haplotypes trouvés chez les loups Scandinaves et immigrants étaient tous représentés chez les loups Finlandais (Smeds et al. 2019). **Malgré tout, les AR et  $\Pi$  plus élevés chez les immigrants par rapport aux seuls loups Finlandais, indiqueraient que la Finlande n'est pas la seule origine des immigrants en Scandinavie.**

Des études précédentes ont suggéré que le taux d'immigration de la Russie vers la Finlande a diminué (Jansson et al. 2012). Un nombre décroissant d'immigrants de Russie vers la Scandinavie a également été indiqué dans notre étude, où la proportion d'immigrants détectés qui s'assignent avec les loups Russes était de 40% au cours de la période 2001-2006 et de 17% au cours de la période 2007-2012 (Tableau 3). **D'après une étude portant sur 35 loups dispersés, munis de colliers émetteurs en Finlande entre 2000 et 2006, aucun n'a traversé la frontière vers la Suède et la Norvège, en partie à cause de la mortalité élevée dans les zones de gestion du renne Finlandais** (Kojola et al. 2009). Cependant, quelques années plus tard, l'aire de reproduction du loup en Finlande s'est rapprochée de la frontière Suédoise (Heikkinen et al. 2020). Il est donc probable que la population Scandinave de loups dépende désormais davantage de l'immigration en provenance de Finlande que de Russie. Avec un taux d'immigration plus faible en provenance de Russie, nous nous attendons à ce que la taille effective de la population de loups dans la région Fennoscandienne soit plus faible (Laikre et al. 2016). D'autre part, nous n'avons pas constaté que la stMLH des immigrants diminuait de manière significative avec l'année de détection en Scandinavie, comme on pourrait s'y attendre en raison d'une proportion décroissante d'immigrants Russes (Jansson et al. 2012).

## Parenté génétique des immigrants Scandinaves

Une diminution à long terme de la consanguinité chez les loups Scandinaves nécessitera l'immigration d'individus moins apparentés. Nos connaissances actuelles sur le statut de la consanguinité en Scandinavie sont basées sur l'hypothèse que les fondateurs n'étaient pas apparentés (Liberg et al. 2005 ; Bensch et al. 2006 ; Åkesson et al. 2016). Cependant, dans un scénario où la **métapopulation** nord-Européenne devient plus petite et **moins connectée**, le niveau de consanguinité et la parenté pourraient devoir être pris en compte lors de l'évaluation de la viabilité génétique de la population (Laikre et al. 2016). Dans le cas contraire, la consanguinité chez les loups Scandinaves est susceptible d'être sous-estimée (voir Kardos et al. 2018). **Parmi les immigrants de cette étude, 15 sur 20 étaient étroitement liés (demi-frères et sœurs, frères et sœurs complets ou parents-progéniture) avec au moins un des autres immigrants, rejetant ainsi notre troisième hypothèse.** Comme on pouvait s'y attendre, la proximité temporelle de la première année d'observation entre deux immigrants explique le degré de parenté, où les parents proches avaient tendance à être trouvés dans le temps de génération typique des loups, c'est-à-dire < 5 ans (Mech et al. 2016). La parenté moyenne parmi les immigrants qui ont été observés pour la première fois dans les 5 ans était de 0,08 (0,16 S.D.), donc plus élevée que la parenté moyenne globale de 0,04. En Finlande, il a été démontré précédemment que la parenté moyenne au sein des cohortes varie entre - 0,03 et 0,03 (Jansson et al. 2012). Une parenté moyenne plus élevée parmi les immigrants Scandinaves par rapport aux loups Finlandais peut suggérer que certains groupes familiaux en Finlande ou en Russie ont une probabilité plus élevée qu'un groupe familial moyen de contribuer avec une progéniture qui se disperse en Scandinavie. La proximité géographique et les voies de dispersion moins affectées par la mortalité due à l'homme sont probablement des facteurs importants qui influencent cette tendance.

## CONSEQUENCES POUR LA CONSERVATION

L'état de conservation actuel et futur des loups dans les États membres relevant des législations de l'Union Européenne et/ou de la Convention de Berne est menacé, par exemple, par le prélèvement excessif, la faible acceptation du public, les conflits dus à la déprédation du bétail et la mauvaise gestion (Hindrikson et al. 2017). De plus, la conservation des loups dans plusieurs de ces pays dépend également de l'immigration en provenance de pays qui ne sont pas liés par les législations susmentionnées et qui gèrent parfois les populations d'une manière qui ne favorise pas la viabilité et la **connectivité** des populations de loups **partagées**. Nous présentons ici des preuves irréfutables que l'immigration en provenance de la population de loups Finno-Russe a un effet positif sur la diversité génétique de la population de loups Scandinave, un résultat qui a également des effets positifs sur la condition physique (Åkesson et al. 2016). Nos résultats confirment également que l'état de conservation de la population de loups Scandinaves dépend de l'immigration provenant à la fois de Russie et de Finlande. Ce résultat souligne la nécessité de stratégies de gestion des loups **transfrontaliers** guidées par la **connectivité** entre les populations de loups biologiques plutôt que nationales (Linnell et al. 2008 ; Quevedo et al. 2019). Cependant, les hypothèses de fondateurs non apparentés étant violées dans notre étude, cela signifie également que le taux d'immigration nécessaire à la viabilité à long terme pourrait devoir être réévalué. En utilisant des outils génétiques pour mesurer les modèles de dispersion transfrontalière sur différentes zones législatives (Mason et al. 2020), notre étude a le potentiel de contribuer à une compréhension plus informée et à une stratégie proactive pour faciliter la connectivité des loups en Europe.