

Structure génétique des populations du loup des steppes de Russie et du Kazakhstan par les loci microsatellites

ISSN 1022-7954, Russian Journal of Genetics, 2022, Vol. 58, No. 11, pp. 1306–1316. © Pleiades Publishing, Inc., 2022.
Russian Text © The Author(s), 2022, published in Genetika, 2022, Vol. 58, No. 11, pp. 1261–1272.

ANIMAL GENETICS

Population Genetic Structure of the Steppe Wolf of Russia and Kazakhstan by Microsatellite Loci

P. A. Kazimirov^{a, *}, S. V. Leontyev^{b, c}, A. V. Nechaeva^a, M. M. Belokon^a,
Yu. S. Belokon^a, A. Ya. Bondarev^d, A. V. Davydov^d, and D. V. Politov^{a, **}

^a Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^b Seifullin Kazakh Agrotechnical University, Nur-Sultan, 010011 Kazakhstan

^c Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, 630039 Russia

^d Federal Center for the Development of Hunting Sector, Moscow, 105118 Russia

*e-mail: farenklaw@gmail.com

**e-mail: dmitri_p@inbox.ru

Received June 23, 2022; revised June 30, 2022; accepted July 1, 2022

Résumé

Une étude génétique des populations du loup, *Canis lupus* Linnaeus, 1758, a été réalisée sur une partie de l'aire de répartition en Russie et au Kazakhstan, en mettant l'accent sur l'origine, l'état du pool génétique et le statut du loup des steppes (sous-espèce nominative *C. l. campestris*). En utilisant l'analyse de 18 loci microsatellites nucléaires, il a été démontré que le niveau de diversité génétique intrapopulationnelle du loup des steppes du Kazakhstan est assez élevé ; la diversité allélique et génétique est comparable à celle des populations du loup des steppes dans d'autres régions (steppes du sud Européen de la Russie) et aux **écotypes** forestiers et de forêt de montagne habitant le Caucase, l'Oural et la Sibérie occidentale. L'analyse de la différenciation des échantillons étudiés dans le programme STRUCTURE nous permet de conclure que le pool génétique du loup des steppes contient à la fois un **groupe local** de génotypes et des **immigrants** provenant des territoires voisins de la steppe du nord. L'impact possible de la pression anthropogénique sous la forme d'une régulation de la population à l'époque Soviétique et post-Soviétique et d'une recolonisation ultérieure à partir de populations donneuses environnantes est discuté.

INTRODUCTION

La question des sous-espèces du loup *Canis lupus* Linnaeus, 1758 (Mammalia : Carnivora : Canidae), de la validité de leur reconnaissance, de leur statut et de la base génétique des différences morpho-écologiques observées a été largement discutée tout au long de l'histoire de l'étude de ce grand prédateur sans doute le plus important pour l'homme [1-3]. Malgré sa capacité à se disperser sur une grande distance, dans laquelle le rôle principal est joué par la migration natale [4], qui devrait conduire au mélange du matériel génétique, le loup de certaines régions et zones naturelles présente une particularité de caractéristiques morphologiques, d'écologie et de comportement, qui a été à la base de la reconnaissance de nombreuses sous-espèces. Cependant, étant donné que les sous-espèces de loups ne sont généralement pas associées à une différenciation prononcée de la forme du corps, du crâne ou d'autres structures, mais principalement à la taille du corps et aux caractéristiques du pelage et de sa coloration, elles sont souvent, surtout dans la littérature anglophone, appelées **écotypes**, ce qui souligne un faible degré d'isolement entre elles et l'incertitude de la base

généétique derrière les différences externes apparentes. Le système le plus accepté des sous-espèces en Russie et dans les pays de l'ancienne Union Soviétique [2, 3, 5] pour une partie de l'aire de répartition du loup couvrant la Russie, le Kazakhstan et les états d'Asie centrale comprend le loup de la toundra *C. l. albus* Kerr, 1792, le loup des forêts *C. l. lupus* (Linnaeus, 1758), le loup du Caucase *C. l. cubanensis* Ognev, 1923, le loup des steppes *C. l. campestris* Dwigubski, 1804, le loup Mongolian/Tibétain *C. l. chanco* Gray, 1863, et le loup du désert *C. l. desertorum* Bogdanov, 1882. Parfois, la sous-espèce de la forêt sibérienne *C. l. altaicus* [1, 5, 6] et quelques autres [7] sont également reconnues. En même temps, une analyse approfondie n'a pas révélé de motifs sérieux pour confirmer le statut de sous-espèce, par exemple, du loup de l'Altai [8].

Le loup des steppes n'a pas été une exception dans une série de discussions sur la légitimité de reconnaître des sous-espèces sur la base de différences morphologiques plutôt faiblement exprimées chez les loups des zones boréales et tempérées du nord de l'Eurasie, principalement liées à la taille et à la coloration, c'est-à-dire des traits soumis à une sélection dans des conditions environnementales spécifiques dans un contexte d'échange de gènes potentiellement intense entre les populations locales. Le loup qui habite les espaces ouverts des parties occidentales et centrales du Paléarctique, au sud de la zone forestière, a été décrit dès le début du 19^{ème} siècle comme une sous-espèce distincte *C. l. campestris* Dwigubski, 1804. Par rapport au loup des forêts, le loup des steppes est plus petit ; la coloration est plus claire, avec dans la partie orientale de l'aire de répartition un mélange de teintes rougeâtres. Des différences morphologiques et anatomiques significatives avec les autres sous-espèces n'ont pas été révélées ; elles sont plutôt caractéristiques d'un **morphotype/écotype**. L'aire de répartition du loup des steppes comprend les steppes de Ciscaucasie, la région de la basse Volga, la région de la mer Caspienne, la région de l'Oural, la Sibérie occidentale, le Kazakhstan et l'Asie centrale [2]. À l'est, l'aire de répartition du loup des steppes couvre le nord de la Mongolie et la Mongolie intérieure (Chine). On pense que, depuis le nord, le loup des steppes entre en contact avec le loup des forêts ou loup commun (*C. l. lupus* s.l.), et depuis le sud-ouest, il est en contact avec le loup du Caucase (mer Caspienne) *C. l. cubanensis* (sous-espèce, aujourd'hui reconnue principalement par certains mammalogistes des pays de l'ancienne Union soviétique). En Asie centrale et au Kazakhstan, le loup des steppes entre en contact au sud avec le loup du désert *C. l. desertorum* et au sud-est (et au sud, si le loup du désert n'est pas reconnu comme une sous-espèce) avec le loup Mongol (Tibétain), *C. l. chanco*.

La profondeur des différences génétiques entre ces sous-espèces est une question extrêmement complexe, tout comme il est discutable de savoir si les données sur les marqueurs génétiques individuels peuvent servir de base pour soutenir ou rejeter le statut de sous-espèce. Ainsi, l'identification de plusieurs sous-espèces de loups paléarctiques, *C. l. chanco*, *C. l. desertorum*, *C. l. cubanensis*, et le loup des steppes *C. l. campestris*, qui ont été proposés comme synonymes du loup commun (forêt, Eurasie) *C. lupus lupus* [9, 10], a été immédiatement remise en question. L'opinion actuellement dominante est que toutes ces sous-espèces sont des sous-groupes faiblement divergents de la lignée boréale du loup Eurasiatique, bien que le loup Tibétain/Mongol, distribué de la Caspienne au Tibet et à l'est jusqu'à la côte Pacifique de la Chine, conserve généralement le statut de sous-espèce. Dans le même temps, dans le sud de l'Asie, où l'aire de répartition du loup s'est révélée fragmentée au 20^{ème} siècle, non seulement des sous-espèces (le loup Asiatique ou Indien *C. l. pallipes*, le loup Arabe *C. l. arabs* [11]) mais aussi, en particulier, sur le sous-continent Indien, de nouvelles espèces, par exemple les loups Himalayens (*C. himalayaensis*) et Indiens (*C. indica*),

qui sont considérés comme les plus anciens d'Eurasie sur la base de la variabilité de leur ADNmt [12, 13], sont décrites. Dans le même temps, des études ultérieures utilisant l'ADNmt [14] ont montré des relations plus étroites entre les loups d'Asie du Nord et de l'Est, plutôt que les loups de l'Himalaya, et les loups du Pléistocène et, en général, un modèle phylogéographique extrêmement complexe et confus, au moins en termes de séquences de la région de contrôle de l'ADNmt. Néanmoins, des exemples de l'approche des splitters dans la taxonomie intraspécifique du loup paléarctique, avec l'identification non seulement d'une multitude de sous-espèces mais aussi de races intraspécifiques du loup, ont été retenus jusqu'à récemment [7]. Évidemment, la question est loin d'être résolue, et les pistes de recherche se situent dans le domaine de l'utilisation des marqueurs génétiques moléculaires et des approches génomiques [15-17]. Les études sur les loups et les chiens fossiles et subfossiles sont extrêmement intéressantes et importantes [18] ; lors de l'étude de la diversité génétique moderne du loup, une grande attention est accordée aux événements du **Pléistocène** et à leur influence sur l'origine des formes récentes, y compris celles de Sibérie [19].

Cependant, lors de l'analyse de la différenciation du loup des steppes, il faut tenir compte du fait que la pression anthropique a dû laisser une trace dans la structure génétique des populations non moins que la paléogéographie. Dans la période Soviétique de l'histoire, le loup des espaces ouverts, tant au nord, dans la toundra, qu'au sud de la zone forestière, dans la steppe, s'est avéré plus vulnérable que le loup des forêts, car avec le développement des moyens techniques utilisés pour le combattre, tels que les véhicules, les hélicoptères et les poisons, il est devenu possible d'exterminer des milliers et même des dizaines de milliers d'individus du prédateur par an dans les steppes [2, 20, 21]. En outre, avec le développement des terres vierges dans la zone steppique du sud de l'URSS et du Kazakhstan, en particulier dans la période qui a suivi la Seconde Guerre mondiale, la tâche de régulation des populations de loups a été reconnue comme la plus importante à l'échelle nationale pour atteindre les objectifs de réduction des dommages directs de la prédation des loups pour l'agriculture et la chasse [22].

La partie la plus étendue de l'aire de répartition du loup des steppes s'est maintenue jusqu'à présent sur le territoire de la République du Kazakhstan [22, 23], où la population de loups s'est stabilisée à un niveau plus faible, mais généralement assez élevé après une période de lutte totale contre le loup dans la RSS du Kazakhstan. L'un des problèmes qui nécessite une recherche par des méthodes de génétique des populations est l'identification d'un substrat génétique autochtone et d'éventuels migrants provenant de populations donneuses potentielles, qui pour le loup du Kazakhstan peuvent être reconnues comme des groupes de loups de montagne-forêt de l'Altai, ainsi que des loups de steppe et de désert d'Asie centrale, de Chine et de Mongolie.

Une évaluation de l'état actuel du pool génétique du loup des steppes peut répondre à la question non seulement de son statut et de son origine, mais aussi des moyens pratiques de réguler sa population et de réduire l'intensité des conflits avec l'homme. La compréhension du fait que le préjudice économique du loup n'est pas absolu, et que son impact sur les populations d'animaux sauvages et les écosystèmes de la steppe dans leur ensemble a un revers, une augmentation de leur stabilité adaptative, est généralement arrivée [2, 20-29]. Néanmoins, les études de génétique des populations basées sur du matériel de masse provenant des habitats typiques du loup des steppes en Russie et au Kazakhstan n'ont pas

été réalisées jusqu'à présent. Dans nos études précédentes sur le loup de l'Altai [26] et de la Sibérie [30] basées sur la variabilité de six loci microsatellites, nous avons généralement montré une différenciation plutôt faible dans la partie étudiée de l'aire de répartition. Cependant, les principaux groupes de population de loups en Sibérie présentent une certaine localisation géographique, dans laquelle le loup des steppes des habitats nominatifs du sud de la Sibérie (kraï de l'Altai, Bouriatie) s'est avéré être largement mélangé au loup des forêts.

L'objectif de ce travail était d'étudier les niveaux de diversité génétique et les modèles de différenciation en utilisant un panel étendu de loci nucléaires microsatellites de groupes de populations de loups vivant dans la zone de steppe de la Fédération de Russie et de la République du Kazakhstan en comparaison avec les régions voisines des zones forestières et de montagne-forêt de la partie Européenne de la Russie, de la région de l'Oural, de la Sibérie et du Kazakhstan.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Caractéristiques du matériel biologique

Le matériel pour l'analyse génétique des populations est représenté par des fragments de peaux séchées ou des tissus fixés de muscles ou d'organes internes du loup, qui ont été collectés lors des mesures gouvernementales de régulation de la population de l'espèce en Russie et au Kazakhstan. Les échantillons de la République du Kazakhstan ont été collectés par les auteurs (S.V. Leontyev) ; le biomatériau des régions de Russie a été envoyé à la demande des départements régionaux de la chasse et fourni pour cette étude par le Tsentrokhotkontrol/Centre fédéral pour le développement du secteur de la chasse (A.Ya. Bondarev, A.V. Davydov, P.M. Pavlov). Un total de 326 individus provenant de 16 régions de Russie et du Kazakhstan ont été étudiés. Pour certaines analyses, les spécimens des échantillons ont également été assignés à une macro-région sur la base du lieu d'origine de l'individu (Tableau 1).

Tableau 1. Origine géographique du matériel et répartition en groupes

Region	Initial number of samples	Number of samples included in the analysis
Steppes and forest steppes of the European part of the Russian Federation (EurStRu)		
Republic of Kalmykia	12	8
Rostov oblast	3	3
Stavropol krai	69	43
Caucasian region of the Russian Federation (Cau)		
Republic of Adygea	10	8
Kabardino-Balkarian Republic	5	4
Republic of Chechnya	12	8
Forests of the Ural region, Russian Federation (ForUr)		
Perm krai	43	35
West of Kazakhstan (KzW)		
Aktobe region	16	16
West Kazakhstan region	9	7
Atyrau region	12	11
Kostanay region	13	8
Turgai region*	13	13
East of Kazakhstan (KzE)		
East Kazakhstan region	6	6
Karaganda region	30	24
Forests of Western Siberia, Russian Federation (ForSib)		
Tyumen oblast	12	10
Altai Republic	61	52

* Territories of the former Turgai region, currently a part of the Akmola and Kostanay regions.

Isolation de l'ADN et PCR...

Notation et traitement des résultats...

RÉSULTATS

Neuf loci ont été exclus de l'analyse en raison d'une erreur significative du dispositif ou d'un grand nombre de données manquantes. Quatre loci (2006, 2159, CXX.123, et AHT126) ont été exclus parce qu'ils contenaient des allèles nuls, des déviations démontrées de l'équilibre de Hardy-Weinberg, et des déviations de l'indice de fixation par rapport à zéro. Pour deux loci (AHT119 et 2201), la présence de l'allèle nul a été observée dans toutes les grappes avec des fréquences de 0,09 à 0,24 ; cependant, une déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg et une déviation de l'indice de fixation par rapport à zéro ont été observées uniquement dans des grappes séparées, et il a donc été décidé de les laisser dans l'analyse. Au total, l'ensemble final de microsatellites analysés comprenait 18 loci : 2137, 2010, CXX.253, vWf, 2079, PEZ03, AHT119, 2201, 2096, CXX.250, CXX.225, 2140, 2054, 2168, AHT138, CXX.204, AHT106, 2001.

Suite à l'exclusion d'individus étroitement liés, 70 individus ont été retirés de l'analyse. L'analyse finale comprenait 256 échantillons. Le nombre initial d'individus des différentes régions et le nombre final d'échantillons inclus dans l'analyse sont présentés dans le Tableau 1.

Analyse de la variabilité intra-population

Pour analyser les paramètres génétiques des populations, les échantillons de loups du sud des zones de steppe et de forêt-steppe de la partie Européenne de la Russie ont été combinés avec la région Caucasienne en une seule macrorégion, car l'analyse de la structure des populations a montré qu'elles représentent un seul groupe, et le petit nombre d'individus dans la macrorégion Caucasienne empêche une comparaison adéquate des paramètres génétiques des populations avec d'autres régions.

Le nombre moyen d'allèles par locus dans les populations varie de $7,72 \pm 0,57$ dans l'est du Kazakhstan à $9,11 \pm 0,63$ dans l'ouest du Kazakhstan (Tableau 3). Dans les mêmes échantillons, les valeurs les plus basses et les plus hautes du nombre d'allèles effectifs sont observées : $4,66 \pm 0,34$ et $5,47 \pm 0,39$, respectivement. Le plus grand nombre d'allèles privés a été trouvé dans les échantillons du loup des forêts de Sibérie. **En général, le niveau de diversité allélique révélé pour les loci microsatellites était typique des populations de loups qui ne sont pas passées par un goulot d'étranglement.**

L'hétérozygotie observée ne varie que faiblement d'une région à l'autre ; presque toutes les valeurs se situent à l'intérieur de l'erreur standard les unes des autres, la différence maximale entre les valeurs moyennes des régions étant égale à 0,04. Les valeurs minimales sont observées dans les forêts de la région de l'Oural ($0,66 \pm 0,02$) ; les valeurs maximales sont observées dans l'ouest du Kazakhstan ($0,70 \pm 0,01$). La différence entre l'hétérozygotie attendue et observée dans toutes les régions est d' $\sim 0,1 \pm$ erreur standard pour cette région. En même temps, les valeurs minimales de l'hétérozygotie attendue sont observées dans l'est du Kazakhstan, $0,76 \pm 0,01$; les valeurs maximales sont dans l'ouest du Kazakhstan, $0,80 \pm$

0,01. Pour la population des forêts de la Russie orientale, aucune différence entre les valeurs de l'hétérozygotie attendue n'a été observée, que ce soit sans correction pour la taille de la population ou en tenant compte de celle-ci. Pour les autres populations, les valeurs moyennes avec et sans correction diffèrent de 0,01, ce qui se situe dans l'erreur standard. Les valeurs minimales de l'indice de fixation sont observées dans la population des forêts de la Russie orientale, $0,09 \pm 0,02$; les valeurs maximales, dans les forêts de la région de l'Oural, $0,14 \pm 0,03$.

Le nombre d'allèles privés dans les populations varie de trois dans l'est du Kazakhstan à 12 dans les forêts de Sibérie. Dans le même temps, dans d'autres régions, un nombre presque identique d'allèles privés est observé : six dans les forêts de Russie occidentale et dans les forêts de la région de l'Oural et sept dans l'ouest du Kazakhstan.

On peut donc conclure qu'aucune diminution significative du niveau de variabilité intrapopulationnelle n'est observée dans aucune des zones étudiées.

Tableau 3. Estimations des paramètres génétiques des populations dans les échantillons de loups combinés régionalement pour 18 loci microsatellites

Sample	<i>N</i>	<i>N_A</i>	<i>N_E</i>	<i>I</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>uH_E</i>	<i>F</i>	<i>N_p</i>
EurStRu + Cau	73.11	8.77	4.88	1.73	0.68	0.77	0.78	0.114	6
	0.26	0.63	0.33	0.07	0.02	0.01	0.01	0.02	
ForUr	33.38	8.00	5.29	1.74	0.66	0.78	0.79	0.14	6
	0.44	0.67	0.48	0.08	0.02	0.02	0.02	0.03	
KzW	53.11	9.111	5.467	1.83	0.70	0.80	0.81	0.12	7
	0.51	0.63	0.39	0.07	0.01	0.01	0.01	0.02	
KzE	29.33	7.72	4.66	1.67	0.68	0.76	0.77	0.10	3
	0.25	0.57	0.34	0.07	0.03	0.01	0.01	0.03	
ForSib	60.88	8.94	4.97	1.73	0.69	0.77	0.77	0.09	12
	0.30	0.71	0.43	0.08	0.02	0.02	0.02	0.02	

La ligne supérieure est la moyenne ; la ligne inférieure est l'erreur standard. *N* est la taille de l'échantillon ; *N_A* est le nombre total d'allèles ; *N_E* est le nombre d'allèles effectifs ; *I* est l'indice de Shannon ; *H_O* est l'hétérozygotie observée ; *H_E* est l'hétérozygotie attendue ; *uH_E* est l'hétérozygotie attendue ajustée pour la taille de l'échantillon ; *F* est l'indice de fixation intrapopulation ; *N_p* est le nombre moyen d'allèles privés (spécifiques à la population)

Analyse de la subdivision inter-population

Le degré de subdivision génétique des populations de loups dans la partie étudiée de l'aire de répartition en Russie et au Kazakhstan était faible ($F_{ST} = 0,029$). L'analyse de la matrice des distances génétiques entre les populations géographiques (Fig. 1) a montré une divergence significative des populations de trois régions entre elles (Ouest, Oural forestier et Est). Les populations du Kazakhstan occupent une position intermédiaire entre les échantillons de loups forestiers des régions de l'Oural et de l'Est et sont les plus éloignées des échantillons de la Russie occidentale.

La méthode d'Evanno a révélé le nombre optimal de clusters initiaux $K = 6$. En considérant un K plus petit, trois grands clusters génétiques peuvent être distingués, au sein desquels des populations plus petites se distinguent à des valeurs plus élevées de K (Fig. 2). Ces trois macro-clusters ont la composition suivante :

1. Ouest : steppes et steppes forestières de la partie Européenne de la Russie, y compris le Caucase, ainsi qu'une partie de l'oblast de Tyumen.

2. **Oural** (ce cluster commence à se distinguer dès $K = 2$) : forêts de la région de l'Oural, ainsi que des régions de Turgai, Aktobe, et partiellement Atyrau du Kazakhstan.
3. **Est** : forêts de l'Altai, une partie de l'oblast de Tyoumen, régions du Kazakhstan occidental, de Kostanay et de Karaganda.

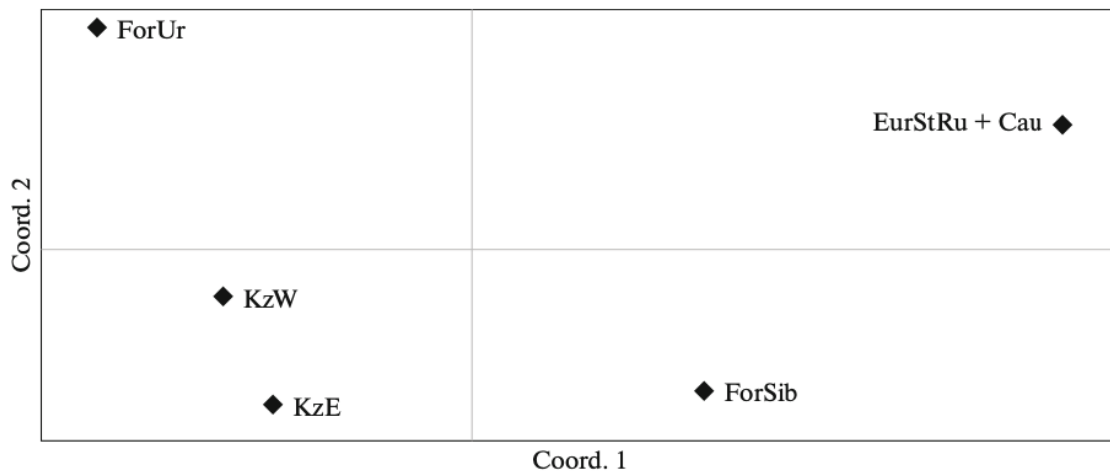


Fig. 1. Les résultats de l'analyse multivariée de la différenciation interpopulation du loup par l'analyse en coordonnées principales en utilisant la matrice des distances génétiques par paire

Il est à noter que les régions steppiques, représentées dans cette étude principalement par le territoire du Kazakhstan, sont indiscernables à $K = 3$. A $K = 4$, un nouveau cluster est identifié, qui est présent principalement dans la région de Turgai au Kazakhstan et dans l'oblast de Tyumen. A $K = 5$, le cluster occidental se divise, et la population de la République de Kalmoukie s'en sépare. A $K = 6$, un nouveau cluster isolé se forme sur le territoire du Kazakhstan, présent principalement dans les régions du Kazakhstan occidental et de Karaganda. A $K > 6$, aucun nouveau cluster isolé n'est identifié ; le cluster associé à la population de Kalmoukie se fragmente en fragments plus petits sans effet significatif sur la structure générale de la population. A partir de $K = 10$, aucun changement visible dans la structure génétique n'est observé avec l'augmentation de K . **Ainsi, nous pouvons dire que $K = 6$ décrit pleinement la variabilité interpopulation dans le cadre de ce travail.**

Si l'on considère $K = 6$ du point de vue des **écotypes**, on peut noter, tout d'abord, l'identité génétique prononcée des régions forestières et des steppes Européennes : trois macro-clusters qui ont émergé à de faibles valeurs de K occupent toujours une position dominante dans la structure de la population. Deux clusters sont associés aux régions steppiques. Le premier, confiné principalement à la région de Turgai, est isolé déjà à $K = 4$. Les individus appartenant à ce groupe sont également présents dans les régions d'Aktobe et d'Atyrau au Kazakhstan et dans les régions de Tyumen, Rostov et Stavropol en Russie. Le deuxième groupe de la steppe, associé principalement aux régions du Kazakhstan occidental et de Karaganda, n'est révélé qu'à $K = 6$, ce qui peut indiquer un niveau inférieur d'isolement génétique. Les individus appartenant à ce cluster sont également présents dans les régions de Kostanay et du Kazakhstan oriental du Kazakhstan, ainsi que dans la République d'Altai et le kraï de Perm.

Il convient de noter la proportion relativement élevée de loups appartenant aux clusters de la forêt dans les échantillons provenant du territoire du Kazakhstan. Ces individus sont

probablement associés aux régions de forêt et de forêt-steppe ou sont les descendants de migrants provenant de paysages de forêt et de montagne-forêt.

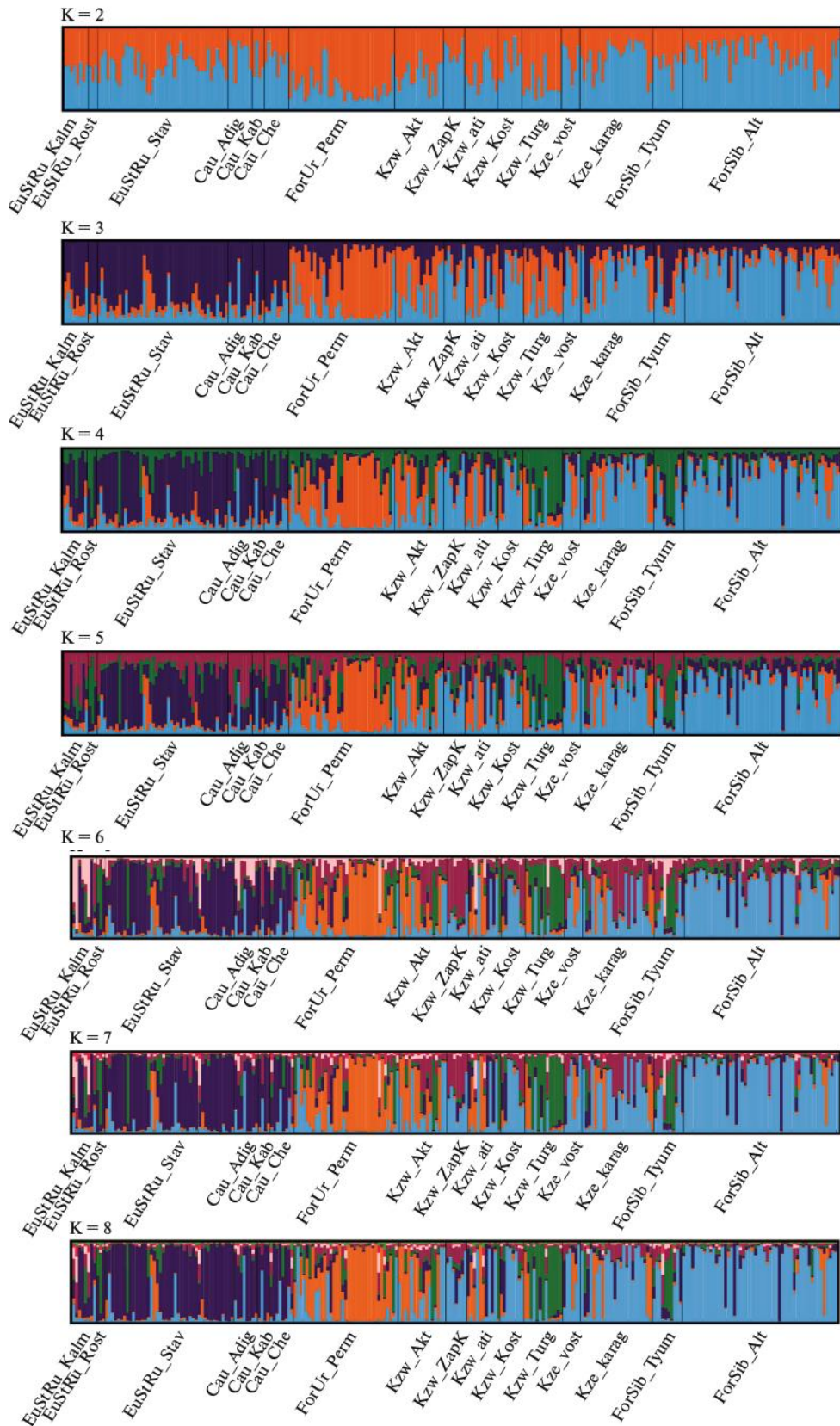


Fig. 2. Les résultats de l'analyse par clustering bayésien des individus loups dans le programme STRUCTURE

DISCUSSION

Les niveaux de diversité génétique intrapopulationnelle des populations de loups des steppes se sont avérés élevés et proches de ceux observés dans les parties voisines de l'aire de répartition et des zones naturelles. Ainsi, nous pouvons conclure que, si la diminution des effectifs a affecté les paramètres de la diversité intrapopulationnelle, ce n'est pas de la manière la plus dramatique, ou que la diversité génétique a été restaurée par la migration depuis les régions voisines, ce qui est également mis en évidence par la présence de clusters initiaux communs de génotypes multilocus chez les loups kazakhs, sud-Russes et Sibériens.

L'analyse de la structure de la population démontre l'influence significative des **régions environnantes** sur les populations de loups au Kazakhstan. Ainsi, dans les régions occidentales, en particulier dans la région d'Aktobe, on trouve un grand nombre d'individus appartenant au cluster de l'Oural. Dans les régions orientales et centrales, on trouve un grand nombre d'individus appartenant au cluster de l'Altaï. Dans les deux cas, on observe des individus qui appartiennent presque entièrement au cluster de l'Oural ou de l'Altaï, ainsi que leurs descendants avec une proportion plus faible d'appartenance au cluster.

L'influence du cluster Caucasien sur la structure de la population du Kazakhstan s'exprime dans une bien moindre mesure ; il n'est représenté que par des individus isolés. Néanmoins, la diversité dans la proportion d'appartenance au cluster Caucasien est toujours observée, ce qui indique la présence à la fois de migrants récents et de leurs descendants.

Malgré une influence aussi importante de la part des populations Russes, il existe au Kazakhstan **deux clusters génétiques**, associés principalement au territoire de la république, ce qui indique la présence de groupes de population génétiquement isolés sur son territoire. **En même temps, la présence d'individus appartenant à ces clusters en dehors du Kazakhstan sert de preuve d'un échange génétique bidirectionnel entre les populations du Kazakhstan et des territoires adjacents.** Un **flux génétique** actif entre les populations est également mis en évidence par des paramètres génétiques de population élevés, comparables à ceux des populations de la Fédération de Russie.

Le nombre et la densité de la population de loups dans les espaces ouverts, y compris la steppe, sont potentiellement plus élevés que ceux du loup de la taïga (forêt, montagne-forêt), ce qui s'explique par les difficultés qu'il doit surmonter dans des conditions de forte couverture neigeuse en forêt qui entravent à la fois les déplacements et la chasse [51]. Cependant, la plus grande vulnérabilité du loup face à l'homme dans les mêmes biotopes ouverts conduit à un certain équilibre. **Avec l'augmentation de la pression des mesures d'extermination du loup dans le cadre des programmes de régulation de son effectif, la densité moyenne de la population de loups dans la steppe diminue** ; cependant, dans le cas du Kazakhstan, apparemment, les efforts déployés n'ont pas conduit à un goulot d'étranglement ; **c'est-à-dire que l'effet conduisant à un appauvrissement génétique n'a pas été atteint.** Malgré le fait qu'à l'apogée de la campagne anti-loup, en 1953-1955, jusqu'à 13000-21000 individus ont été tués par an, et pendant le déclin, au cours et après la Grande Guerre Patriotique (par exemple, 2000 individus en 1942), 7875 loups ont été tués en 1966, malgré le fait que le tir n'a pas été effectué de manière aussi intensive, il n'y a jamais eu de chute à des valeurs inférieures à 7000 animaux [22]. En 1971-1978 sur le territoire de la RSS du

Kazakhstan, de 7400 à 9900 individus ont été exterminés, et ces estimations étaient inférieures à la valeur calculée de la descendance. A titre de comparaison, dans l'ensemble de la Fédération de Russie, environ 10 000 à 11 000 loups sont actuellement chassés en moyenne par an [52]. Ainsi, des raisons démographiques n'ont pas pu provoquer l'appauvrissement génétique et, très probablement, ne l'ont pas fait.

Outre la reproduction du loup des steppes autochtone, un autre facteur important à prendre en compte pour maintenir et accroître la diversité génétique de la population est **l'immigration** en provenance des régions voisines. Les populations donneuses pour le loup des steppes de la Sibérie méridionale et du Kazakhstan pourraient provenir du nord-ouest - le loup des forêts et des steppes forestières des régions de l'Oural et du Trans-Oural (*C. l. lupus*) ; du nord et du nord-est-le loup de la taïga des montagnes de l'Altaï et de Sayan *C. l. lupus* (ou *C. l. altaicus*) ; du sud-le loup du désert de l'Asie centrale *C. l. desertorum* ; de l'est-la sous-espèce Mongole/Tibétaine *C. l. chanco*. **On peut noter la réelle contribution des clusters nord, Sibériens, à la constitution génétique du loup des steppes.** La représentation dans le loup Sibérien-Kazakh des clusters typiques des populations de loups des steppes du sud de la partie Européenne de la Fédération de Russie est faible. Il n'y avait pas de matériel provenant du loup du désert et du loup Mongol dans notre étude, et il est donc difficile de juger de la relation de ces sous-espèces/écotypes avec celui des steppes. On peut seulement supposer que l'un des groupes autochtones, à savoir celui révélé dans la région de Karaganda, est d'une manière ou d'une autre associé à ces sous-espèces. Quant au substrat génétique du loup des steppes local, nos données indiquent que, malgré l'immigration, il a été préservé et constitue l'un des fondements du pool génétique de la population de loups du Kazakhstan.

D'autres études avec le recrutement des données sur d'autres classes de marqueurs génétiques et l'élargissement de la géographie des échantillons sont nécessaires pour une analyse plus détaillée de la structure génétique de la population du loup des steppes.