

Origine et génétique des populations de loups dans les montagnes du nord de la Hongrie


Mammalian Biology
<https://doi.org/10.1007/s42991-022-00287-7>



ORIGINAL ARTICLE



The origin and population genetics of wolves in the north Hungarian mountains

Péter Fehér^{1,2} · Krisztián Frank³ · Péter Gombkötő⁴ · Robin Rigg⁵ · Péter Bedő⁵ · Dóra Újváry⁶ · Viktor Stéger¹  · László Szemethy⁷

Résumé

Le loup gris (*Canis lupus*) est l'une des espèces les plus difficiles à conserver dans notre monde moderne et surpeuplé. En raison de divers facteurs, la plupart des populations Européennes de loups sont actuellement en croissance. Bien que la recolonisation spontanée à partir de la Slovaquie soit considérée comme le mécanisme le plus probable par la majorité des experts, certaines parties prenantes affirment que des individus élevés en captivité ont été relâchés. Pour déterminer l'origine des loups dans le nord de la Hongrie, nous avons analysé des échantillons de loups en liberté collectés en Slovaquie et en Hongrie, ainsi que des échantillons de loups dans des enclos privés de la région. Nous avons également inclus des échantillons de référence provenant de chiens domestiques. Tous les échantillons ont été génotypés à 14 loci microsatellites tétranucléotidiques autosomiques canins (STR) et analysés à l'aide de méthodes bayésiennes multivariées. Les échantillons de loups Hongrois ont également été analysés à l'aide de méthodes de parenté. Dans les échantillons de loups vivant en liberté, tous les loci étaient polymorphes avec 3-12 allèles. Les hétérozygosités observées (H_o) et attendues sans biais (uH_E) étaient respectivement de 0,60-0,66 et 0,69-0,71. Des relations parentales et fraternelles ont également été trouvées parmi les individus Hongrois : trois générations d'une meute dans les montagnes de Bükk ont été identifiées. Les échantillons provenant de loups en liberté ont été regroupés séparément de ceux provenant de loups et de chiens en captivité. Toutefois, des similitudes génétiques ont été constatées entre les échantillons de loups Slovaques et Hongrois. Nos analyses indiquent une origine Slovaque des loups Hongrois échantillonnés, et nous n'avons trouvé aucune preuve que des individus originaires de captivité aient joué un rôle dans le processus de recolonisation. Les relations de parenté et la diversité génétique modérée suggèrent qu'il existe un flux génétique permanent à travers la frontière Slovaque-Hongroise.

INTRODUCTION

Les grands carnivores font partie des groupes d'animaux les plus difficiles à protéger dans notre monde moderne et surpeuplé (Chapron et al. 2014). Leur conservation dans la plupart des pays Européens dépend non seulement de conditions écologiques adéquates mais aussi des attitudes et des actions des communautés locales et des parties prenantes, en particulier des éleveurs et des chasseurs (Linnell et al. 1999 ; Berger 2006 ; Boitani et al. 2015). Les grands carnivores jouent un rôle important dans la régulation des écosystèmes (Ripple et al. 2014) mais, en raison de la chasse et de la persécution, ainsi que des changements majeurs d'habitat, les populations de grands carnivores ont décliné dans le monde entier au cours des deux derniers siècles et les aires de répartition de nombreuses espèces se sont contractées et

fragmentées (Ceballos et Ehrlich 2002 ; Laliberte et Ripple 2004). En Europe, cependant, les populations de plusieurs espèces de grands carnivores sont actuellement en augmentation (Deinet et al. 2013), principalement grâce aux programmes de conservation, à la protection juridique, à l'opinion publique favorable, à la restauration de l'habitat et au rétablissement des populations de proies (Chapron et al. 2014 ; Cimatti et al. 2021).

Le loup gris (*Canis lupus*) a été persécuté en Europe pendant des siècles et a été exterminé au vingtième siècle dans la majeure partie de son ancienne aire de répartition. Ses effectifs ont probablement atteint un minimum dans les années 1940-1960 (Chapron et al. 2014). Au cours des 20 dernières années, l'espèce s'est rétablie naturellement et est réapparue dans des zones où elle avait été éradiquée (par exemple dans les pays d'Europe occidentale et en Scandinavie), bien que les densités varient considérablement (Salvatori et Linnell 2005). Les loups ont des capacités de dispersion considérables (Wabakken et al. 2007 ; Ciucci et al. 2009) et sont écologiquement flexibles (Mech et Boitani 2003). Ils peuvent donc survivre dans une large gamme d'habitats, à condition que la nourriture soit suffisante et que la chasse ou la persécution restent dans des limites acceptables. Les principaux facteurs limitants seraient les pressions anthropiques et la présence de sites de reproduction appropriés (Salvatori et Linnell 2005).

Les Carpates représentent le plus grand système de hautes montagnes d'Europe centrale et orientale, avec un rôle clé dans la phylogéographie de nombreuses espèces (Schmitt 2009 ; Frank et al. 2017). Cette région abrite l'une des plus grandes populations de loups d'Europe, dont le nombre est estimé à environ 3500-3800 individus, principalement en Roumanie, Slovaquie et Pologne (Linnell et Cretois 2018). Le bassin des Carpates, dans la Hongrie voisine, peut servir de zone d'expansion pour cette population, où les loups qui se dispersent peuvent s'installer.

Les loups ont subi des changements similaires en Hongrie et dans d'autres parties de l'Europe. Leur nombre et leur aire de répartition ont considérablement diminué à la fin du dix-neuvième siècle (Demeter 1984). Des occurrences sporadiques ont été enregistrées au cours du vingtième siècle dans plusieurs parties du pays (Demeter 1984 ; Faragó 1989). Elles étaient concentrées dans la partie nord du pays, près de la frontière Slovaque, où les habitats appropriés forment un corridor continu et facilitent l'expansion au cours des dernières décennies (Köck et al. 2014). Les occurrences de loups sont plus sporadiques dans d'autres régions en raison de diverses barrières qui rendent les déplacements plus difficiles.

En 2005, on estimait qu'il y avait au total 3 à 6 individus isolés dans le nord de la Hongrie, dont on pensait qu'ils appartenaient à la population des Carpates (Salvatori et Linnell 2005). Plus récemment, environ 12-18 loups ont été signalés comme vivant dans le parc national de Bükk et les zones environnantes des montagnes du nord de la Hongrie, sur la base d'observations et de signes individuels (Wallendums 2018). En raison des apparitions soudaines et dispersées d'individus isolés et de petits groupes relativement éloignés de la population source supposée en Slovaquie, certains acteurs et experts locaux - gestionnaires de jeux, chasseurs, forestiers et même certains gardiens de parcs nationaux - ont soupçonné le lâcher de loups élevés en captivité ou d'hybrides loup-chien à partir d'enclos privés et de parcs à gibier comme étant à l'origine des occurrences Hongroises (Kovács 2018 ; Fluck 2020). Bien qu'il n'y ait pas de données empiriques pour étayer cette opinion, elle est de plus

en plus acceptée par les gestionnaires locaux. Cela a des conséquences importantes pour les actions de conservation, car la recolonisation spontanée d'une espèce strictement protégée doit être tolérée et même soutenue par les réglementations actuelles en matière de conservation de la nature, alors que le lâcher d'individus élevés en captivité n'est pas autorisé. Bien que l'origine et le fond génétique des individus élevés en captivité puissent être divers, on s'attend à ce qu'ils commencent à diverger génétiquement de la population autochtone de loups, et si de tels individus sont détectés dans la nature, leur élimination serait autorisée. Par conséquent, la clarification de l'origine des loups actuellement présents dans le nord de la Hongrie est cruciale pour la conservation de l'espèce.

Aujourd'hui, les méthodes génétiques sont largement utilisées pour étudier la dispersion et l'identité génétique des loups à travers l'Europe (e.g. De Groot et al. 2016 ; Hindrikson et al. 2017). Des échantillons non invasifs et de tissus peuvent être utilisés pour évaluer la diversité génétique et la structure des populations, ainsi que pour mesurer le flux génétique entre les sous-populations et identifier les risques potentiels, associés aux changements démographiques et à la consanguinité (Duchamp et al. 2012 ; Shafer et al. 2015). Les études génétiques sur les loups des Carpates se sont principalement concentrées sur les populations du nord de la Pologne et de la Slovaquie (Pilot et al. 2006, 2010 ; Gula et al. 2009 ; Czarnomska et al. 2013 ; Bakan et al. 2014 ; Rigg et al. 2014 ; Hulva et al. 2018) et sur les populations de l'est de la Roumanie et de l'Ukraine (Ericson et al. 2020). La première étude génétique des loups gris en Hongrie a été réalisée en 2004-2006 dans la région d'Aggtelek, ce qui a permis de vérifier la présence de loups résidents dans la zone frontalière Slovaquie-Hongrie (Hausknecht et al. 2010).

L'objectif principal de notre recherche était d'explorer l'origine des loups apparaissant dans les montagnes du nord de la Hongrie. En particulier, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes : (1) les loups du nord de la Hongrie dispersent-ils des individus de la population source en Slovaquie, qui pourrait être le lieu d'origine le plus probable en raison de sa proximité et des conditions écologiques avantageuses, ou les animaux ont-ils été relâchés à partir d'enclos privés locaux ? Le flux génétique peut provenir d'autres populations que la population Slovaque ; par conséquent, si des génotypes différents sont détectés, des échantillons de référence provenant d'autres populations voisines peuvent être inclus dans les analyses futures. (2) Par ailleurs, existe-t-il des preuves de l'existence de génotypes de loups non Carpates ou d'hybrides intraspécifiques ? (3) Enfin, s'il y a des individus reproducteurs dans la région, leur progéniture peut-elle être détectée ?

MATERIELS ET METHODES

Échantillonnage

Des échantillons de tissus et des échantillons non invasifs de loups en liberté dans les Carpates occidentales du nord de la Slovaquie (Basses Tatras, Veľká Fatra, Tatras occidentales ; $n = 15$), du nord de la Hongrie (Börzsöny, montagnes Karancs, collines Heves-Borsod, montagnes Bükk ; $n = 34$) et du nord-est de la Hongrie (Grande Plaine ; $n = 1$) ont été prélevés entre 2016 et 2020 (Fig. 1). Nous avons également utilisé des échantillons de loups captifs de la Foundation for the Preservation of European Wildlife ($n = 9$), collectés entre 2018 et 2019, ainsi que des échantillons de chiens de village et de chiens de race de la région ($n = 14$). Les échantillons non invasifs (excréments et urine) ont été principalement

obtenus lors des traques dans la neige, et des échantillons de tissus ont été prélevés sur des loups et des chiens tués sur la route. Des échantillons de sang et de salive ont été prélevés sur des loups et des chiens captifs. Le pedigree des loups captifs n'était pas connu. Le sang a été prélevé dans des tubes de prélèvement recouverts d'EDTA (Greiner Bio-One GmbH, Autriche) et la salive a été prélevée à l'aide de tampons encreurs (Copan Diagnostics Inc., États-Unis). Les excréments, l'urine, le sang et la salive ont été conservés à -20°C ; les échantillons de tissus ont été conservés dans de l'éthanol à 96% et stockés à -20°C jusqu'à leur traitement.

Préparation de l'ADN et géotypage...

Évaluation de la structure génétique...

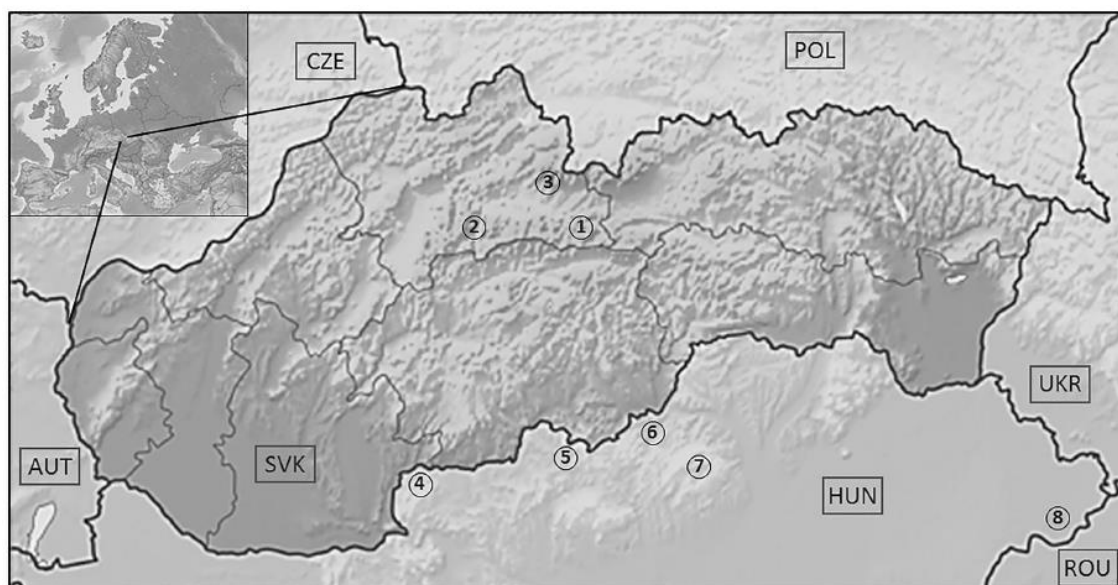


Fig. 1. Emplacement des sites d'échantillonnage et nombre d'échantillons en Hongrie et en Slovaquie. 1-Bas Tatras ($n = 6$), 2-Vel'ká Fatra ($n = 6$), 3-Tatras occidentales ($n = 3$), 4-Montagnes de Börzsöny ($n = 5$), 5-Montagnes de Karancs ($n = 1$), 6-Collines de Heves-Borsod ($n = 4$), 7-Montagnes de Bükk ($n = 24$), 8-Grande Plaine ($n = 1$)

RESULTATS

Diversité génétique

Des allèles nuls ont été détectés à trois loci (FH2309, FH3313, FH3377) dans le groupe de chiens, à trois loci (FH2107, FH2004, FH2010) dans les échantillons de loups Hongrois, à un locus (PEZ02) dans les échantillons de loups Slovaques et à un seul locus dans les échantillons de loups captifs (FH3377). Aucune autre erreur de PCR (erreur de notation, grand abandon d'allèle, faux allèles) n'a été détectée dans l'ensemble des données. Nous avons obtenu un profil génétique complet à 14 loci pour tous les échantillons.

Tous les loci analysés étaient polymorphes chez les loups en liberté, le nombre d'allèles par locus allant de trois (PEZ19) chez les loups Hongrois et Slovaques à 11 (FH2107, FH3313) chez les loups Hongrois et 12 (FH2107) chez les loups Slovaques, avec une moyenne de 6,29 dans les échantillons Hongrois et de 5,93 dans les échantillons Slovaques. L'hétérozygotie observée moyenne (H_o) était de 0,60-0,66 et l'hétérozygotie attendue non biaisée moyenne

(uH_E) était de 0,69-0,71 dans les deux groupes vivant en liberté. Le nombre moyen d'allèles était de 5,93-6,29 et le nombre d'allèles effectifs de 3,51-3,72 (Tableau 1).

Tableau 1. Polymorphisme de 14 loci microsatellites autosomiques chez des loups en liberté et en captivité ; nombre d'individus (n), nombre d'allèles (N_A), nombre d'allèles effectifs (N_E), richesse allélique (AR), hétérozygosités observées (H_o) et attendues sans biais (uH_E)

Locus	Hungarian wolves ($n=25$)					Slovakian wolves ($n=15$)					Captive wolves ($n=9$)				
	N_A	N_E	AR	H_o	uH_E	N_A	N_E	AR	H_o	uH_E	N_A	N_E	AR	H_o	uH_E
c2001	4	3.18	3.59	0.64	0.70	5	3.75	4.55	0.73	0.76	4	3.45	5.62	1.00	0.75
c2054	6	3.72	4.56	0.92	0.75	5	3.44	4.90	0.80	0.73	4	2.79	6.42	0.89	0.68
FH2538	7	3.48	4.82	0.60	0.73	8	4.50	7.03	0.87	0.80	4	3.60	7.71	1.00	0.76
PEZ3	4	2.96	3.59	0.52	0.68	6	3.46	5.05	0.60	0.74	6	4.26	5.24	0.67	0.81
PEZ8	6	3.67	5.12	0.72	0.74	4	2.17	3.58	0.47	0.56	5	3.24	6.54	0.89	0.73
PEZ19	3	2.08	2.94	0.56	0.53	3	1.40	2.58	0.20	0.30	3	2.42	3.34	0.89	0.62
FH2088	6	3.54	5.25	0.68	0.73	5	3.66	4.58	0.73	0.75	2	1.53	5.80	0.22	0.37
PEZ02	5	3.19	3.95	0.60	0.70	4	2.94	3.84	0.40	0.68	3	2.66	5.78	0.33	0.66
FH3377	6	2.81	5.19	0.68	0.66	5	3.15	4.43	0.80	0.71	4	2.84	7.86	0.11	0.69
FH2010	6	1.95	4.45	0.36	0.50	5	2.76	4.43	0.53	0.66	3	2.57	5.14	0.89	0.65
FH2004	8	3.07	5.03	0.44	0.69	7	4.21	5.78	0.73	0.79	4	3.95	7.69	0.78	0.79
FH2107	11	8.39	8.55	0.72	0.90	12	7.63	9.59	0.80	0.90	4	2.95	9.90	0.89	0.70
FH2309	5	2.07	3.79	0.40	0.53	6	4.09	5.47	0.80	0.78	3	2.95	6.74	1.00	0.70
FH3313	11	5.04	7.33	0.60	0.82	8	4.89	7.07	0.80	0.82	2	1.38	10.11	0.33	0.29
Overall	6.29	3.51		0.60	0.69	5.93	3.72		0.66	0.71	3.64	2.90		0.71	0.66

Nous avons identifié 15 loups en liberté parmi 15 échantillons collectés en Slovaquie et 25 individus parmi 35 échantillons collectés en Hongrie. Plusieurs individus ont été identifiés plusieurs fois : quatre animaux ont été détectés à partir de deux échantillons chacun, un à partir de trois échantillons et un à partir de cinq échantillons. La détermination du sexe a révélé 15 mâles et 10 femelles parmi les loups Hongrois.

Structure génétique

Le programme Colony2 a détecté plusieurs liens de parenté entre frères et sœurs et entre descendants et parents parmi les loups Hongrois échantillonnés. Sur la base du résultat « Best Cluster », trois générations ont été identifiées pour une meute de loups dans les montagnes de Bükk. La détermination du sexe de ces individus a révélé l'existence de quatre mâles et d'une femelle. Les incompatibilités génétiques suggèrent que les mâles désignés par les génotypes 1 et 2 sont des frères et sœurs à part entière, tandis que le mâle de génotype 2 est le père de la femelle de génotype 3. Cette dernière est la mère de deux mâles de génotypes 4 et 5 (Fig. 2). En outre, deux relations de fratrie à trois individus ont été trouvées parmi les échantillons Hongrois, mais elles n'ont pas pu être reliées à d'autres échantillons. Pour réduire le biais causé par l'inclusion de génotypes étroitement liés, les parents de premier ordre ont été exclus des analyses ultérieures.

Le programme STRUCTURE a détecté les valeurs moyennes de log-vraisemblance les plus élevées pour six groupes génétiques, et le taux de changement de second ordre des valeurs de log-vraisemblance était le plus élevé pour deux groupes génétiques, $K = 2$ (Fig. 3). Dans ce cas, les loups Slovaques et Hongrois en liberté se sont regroupés pour former un groupe, tandis que les chiens et les loups en captivité ont formé l'autre groupe. Les quatre estimateurs supervisés de Puechmaille ont indiqué la présence de quatre groupes pour toutes les valeurs de seuil, $K = 4$ (Fig. 3). Dans ce cas, les chiens et les loups captifs formaient deux groupes

distincts et se séparaient bien des autres échantillons, les loups Slovaques formaient un autre groupe avec certains échantillons Hongrois et le reste des échantillons Hongrois formait le quatrième groupe (Fig. 3).

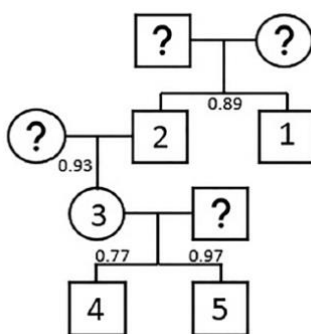


Fig. 2. Pedigree reconstruit de loups vivant en liberté dans les montagnes de Bükk, en Hongrie. Les probabilités de parenté estimées sont indiquées au-dessus des haplotypes détectés (numérotés de 1 à 5)

De même, les chiens et les loups en captivité formaient deux groupes distincts et se séparaient bien des autres échantillons. Les loups en liberté ont formé deux groupes qui correspondent aux échantillons Slovaques et Hongrois, mais là encore, certains échantillons Hongrois ont été regroupés avec des loups Slovaques (Fig. 4). L'analyse des coordonnées principales (PCoA) a confirmé cette image (Fig. 5).

En utilisant la diversité, un mouvement relatif significatif a été trouvé uniquement entre les loups libres Slovaques et Hongrois. Tous les autres taux de migration possibles étaient faibles et non significatifs. La migration entre les loups en liberté semble être unidirectionnelle : de la Slovaquie vers la Hongrie (Fig. 4).

DISCUSSION

Cette étude est la première à étudier l'origine des loups gris en Hongrie à l'aide de loci microsatellites. Les marqueurs microsatellites canins que nous avons utilisés étaient adaptés au loup gris et présentaient suffisamment de **polymorphismes** pour évaluer la diversité et la structure génétiques.

Nous avons trouvé des niveaux modérés de diversité génétique chez les loups Hongrois ($H_o = 0,60$; $uH_E = 0,69$). Des niveaux similaires d'hétérozygotie ont été trouvés en Slovaquie par Rigg et al. (2014) ($H_o = 0,65$, $H_E = 0,64$), Szewczyk et al. (2019) ($H_o = 0,65$, $uH_E = 0,678$) et Hulva et al. (2018) ($H_o = 0,694$, $H_E = 0,733$) et en Serbie, y compris la partie la plus méridionale des Carpates, par Đan et al. (2016) ($H_o = 0,69$; $H_E = 0,75$). Bakan et al. (2014) ont également signalé l'hétérozygotie d'échantillons Slovaques ($H_o = 0,539$; $H_E = 0,707$) et serbes ($H_o = 0,526$; $H_E = 0,637$). Ces résultats sont cohérents avec les études de l'espèce ailleurs en Europe (Hindrikson et al. 2017), sauf en Italie, où l'hétérozygotie s'est avérée plus faible ($H_o = 0,57$; $uH_E = 0,58$) en raison du passage de la population par un goulot d'étranglement génétique sévère (Fabbri et al. 2014).

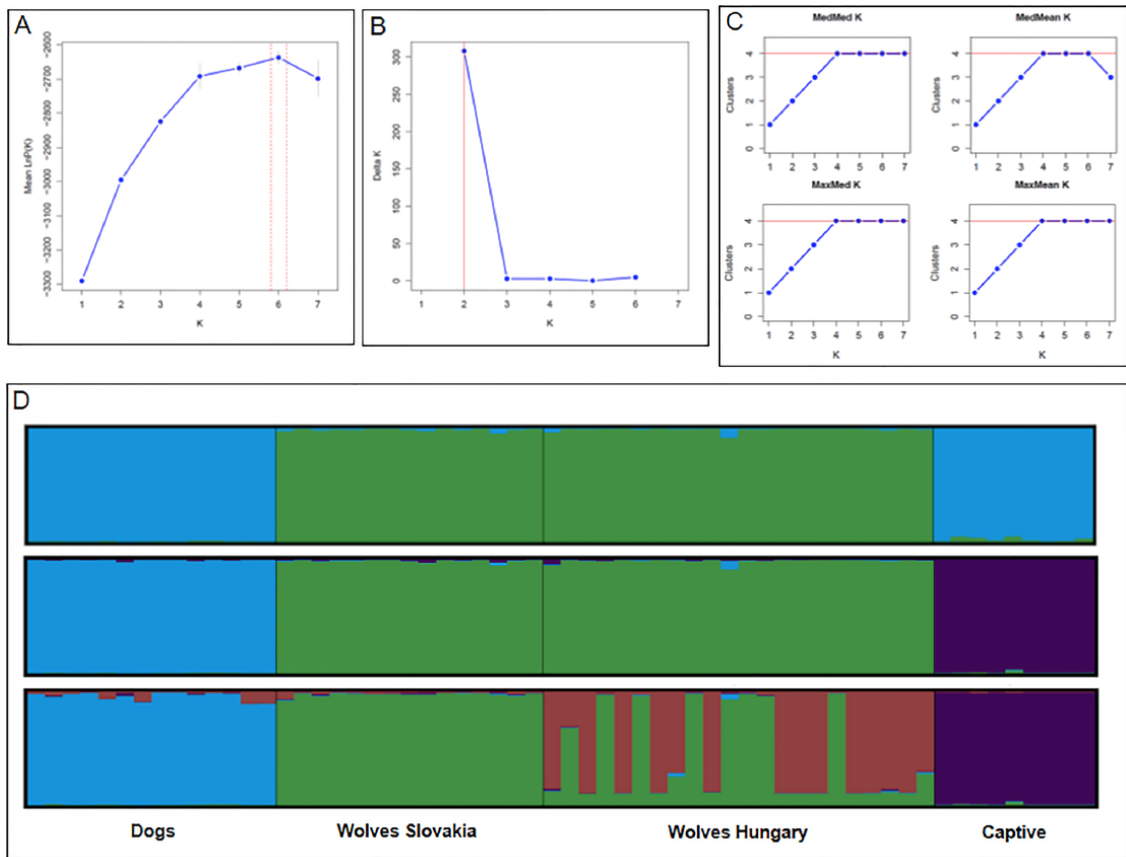


Fig. 3. Résultats de la classification bayésienne des loups en liberté en Slovaquie et en Hongrie, des loups en captivité et des chiens. **A** Valeurs moyennes de log-vraisemblance pour chaque valeur du nombre de grappes (LnP(K)). **B** Probabilité des modèles selon la taille des grappes basée sur le taux de changement de second ordre des valeurs de log-vraisemblance (Delta K). **C** Nombre optimal de grappes basé sur les estimateurs supervisés (MedMed K, MedMean K, MaxMed K, MaxMean K). **D** Diagramme à barres des probabilités d'adhésion de K = 2 à K = 4

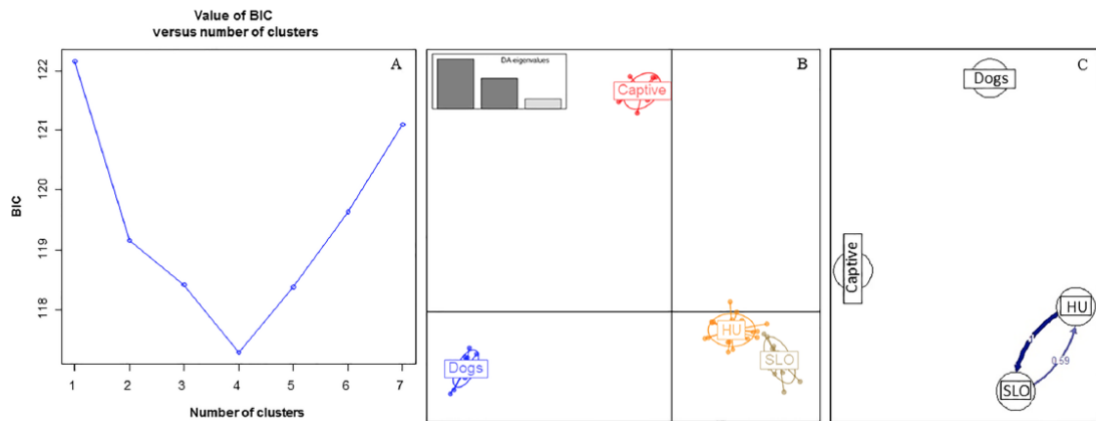


Fig. 4. Analyse discriminante des composantes principales (DAPC) pour identifier les groupes d'individus sans utiliser de modèle génétique de population. Critère d'information bayésien (BIC) en fonction du nombre de grappes dans la DAPC. **A** Nombre de grappes le plus probable est celui pour lequel le BIC est le plus faible. **B** Diagramme de dispersion du DAPC montrant la séparation génétique des loups en liberté (HU, SLO), des chiens et des loups en captivité ; les valeurs propres de DA sont indiquées dans le coin supérieur gauche. **C** L'analyse de la direction de la différenciation à l'aide de l'ensemble diveRsity indique qu'il n'y a de migration significative qu'entre les loups slovaques (groupe 2, SLO) et hongrois (groupe 3, HU) en liberté

Les résultats de nos analyses de la structure génétique suggèrent que la population Slovaque a probablement contribué au pool génétique des loups Hongrois, probablement par dispersion naturelle, mais elle n'est peut-être pas la seule population impliquée dans la

colonisation de la Hongrie. **Nos résultats ne soutiennent pas l'hypothèse selon laquelle la présence de loups en liberté dans le nord de la Hongrie est le résultat de lâchers de zoos ou d'autres installations en captivité** (cf. Kovács 2018 ; Fluck 2020). Cependant, le nombre d'échantillons de loups captifs utilisés était limité, et bien que nous ne puissions pas exclure complètement la possibilité de tels lâchers, cela semble peu probable sur la base de la structure génétique observée. D'autant plus que les loups sont capables de se disperser sur de longues distances (e.g. Wabakken et al. 2007 ; Ciucci et al. 2009 ; Andersen et al. 2015), ainsi des individus provenant de pays voisins comme la Slovaquie, la Roumanie ou la Slovénie, ou par exemple la République Tchèque, la Pologne ou l'Ukraine pourraient atteindre la Hongrie malgré les barrières écologiques et les habitats défavorables. La dispersion peut être facilitée par des habitats appropriés et des corridors écologiques (Köck et al. 2014), de sorte que les animaux originaires de différentes populations peuvent se mélanger et contribuer au pool génétique actuel d'une population donnée, comme cela a été prouvé dans plusieurs régions d'Europe (par exemple Ražen et al. 2016 ; Hulva et al. 2018 ; Szewczyk et al. 2019). Ainsi, les loups Hongrois qui se séparent des individus Slovaques et captifs à $K = 4$ dans l'analyse des mélanges peuvent également être des immigrants d'autres populations ou leurs descendants.

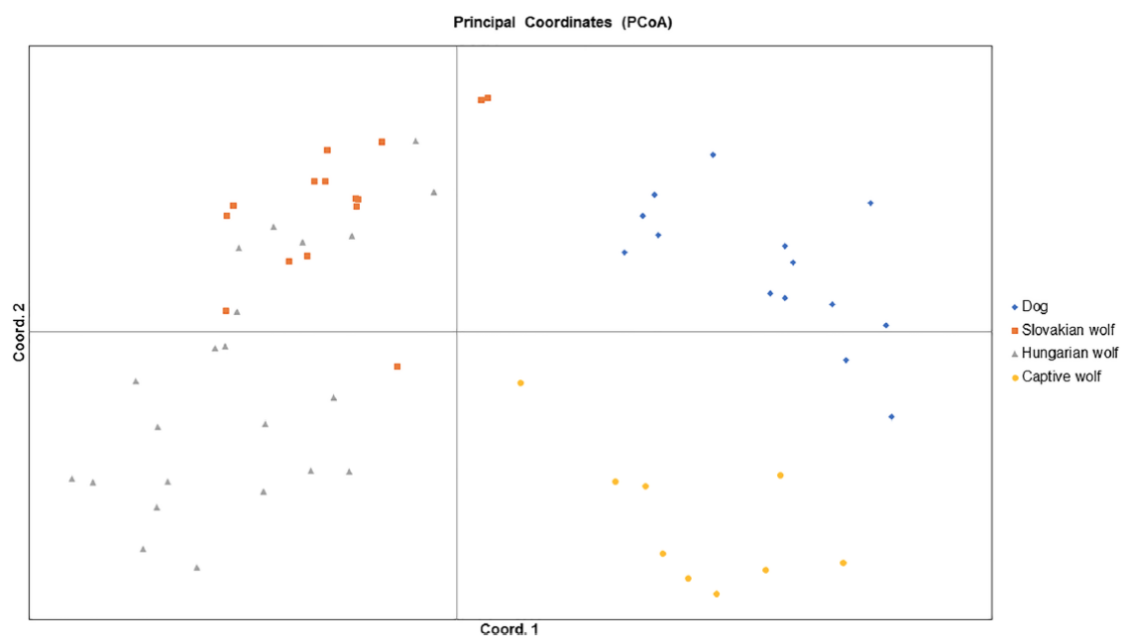


Fig. 5. Analyse des coordonnées principales montrant la différenciation génétique des chiens (diamants bleus), des loups en liberté (triangles gris et carrés bruns) et des loups en captivité (points jaunes)

Les loups peuvent se disperser en Hongrie par des chemins à moindre coût vers des zones centrales dans les montagnes de Börzsöny, Bükk, Mátra et Zemplén, où la plupart des échantillons de cette étude ont été collectés (voir Fig. 1). Un seul individu a été identifié dans la partie nord-est de la grande plaine, près de la frontière Roumaine, où l'espèce possède également une aire centrale. Sur la base du modèle de moindre coût, l'animal pourrait avoir atteint cette région depuis la Slovaquie en passant par les montagnes du nord de la Hongrie ou depuis la Roumanie (Köck et al. 2014). L'origine de cet individu devrait être étudiée plus en profondeur, car les mouvements de courte distance et la dispersion depuis la Slovaquie seraient les plus évidents, mais des voies de dispersion plus longues à partir de populations plus éloignées des Carpates Roumaines, du Dinar ou même de la plaine centrale de l'Europe

pourraient également expliquer sa présence (Fabbri et al. 2014 ; Ražen et al. 2016 ; Hulva et al. 2018 ; Ericson et al. 2020). Cependant, seuls des échantillons Hongrois et Slovaques ont été utilisés dans cette étude, nous ne pouvons donc pas encore déterminer l'origine de cet individu.

Nos échantillons de loups Hongrois étaient légèrement biaisés par les mâles, ce qui pourrait refléter des différences de dispersion entre ces deux sexes. La dispersion des populations naturelles de loups gris est généralement biaisée par les mâles, c'est-à-dire que les mâles semblent avoir une plus grande tendance à se disperser (Stansbury et al. 2016). Néanmoins, les relations de parenté trouvées parmi nos échantillons Hongrois confirment la présence d'au moins une meute qui se reproduit dans les montagnes de Bükk, ce qui est cohérent avec les enregistrements de pièges photographiques de jeunes loups dans la région (Gombkötő, données non publiées), et la reproduction a également été confirmée par des méthodes génétiques dans le parc national d'Aggtelek (Hausknecht et al. 2010).

Les grands carnivores présentent un ensemble particulier de problèmes de conservation car l'une de leurs caractéristiques fondamentales est qu'ils sont présents à des densités de population relativement faibles, que les individus ont tendance à se déplacer sur de grandes zones (Andersen et al. 2015 ; Bartoń et al. 2019), et qu'ils peuvent être présents même dans des zones dominées par l'homme. De nombreuses populations traversent les frontières internationales, et la gestion et la conservation de ces espèces nécessitent donc des plans de gestion transfrontaliers au niveau des populations (Linnell et al. 2008 ; Trouwborst 2010 ; Blanco 2012). Avec le développement technique des méthodes de suivi des animaux (par exemple le piégeage photographique, la télémétrie GPS-satellite, l'analyse isotopique, le suivi génétique), les données sur la dispersion naturelle et les déplacements sur de longues distances sont de plus en plus disponibles, ce qui permet de mieux comprendre ces processus (par exemple Kays et al. 2015). Les méthodes génétiques révèlent de nombreuses informations supplémentaires (par exemple la taille effective de la population, les indices de diversité, la structuration génétique), qui peuvent apporter un soutien précieux à l'élaboration de mesures de gestion et de conservation. Les futurs programmes de recherche et de conservation bénéficieraient de l'adoption et de l'optimisation des méthodes génétiques pour acquérir des paramètres de base de la population et pour permettre la comparaison entre les (sous-)populations (De Groot et al. 2016).

CONCLUSION

Nous avons étudié la diversité génétique et l'origine du loup gris en Hongrie en utilisant 14 loci microsattellites et un marqueur pour la détermination du sexe. Ces marqueurs sont adaptés à l'identification des espèces et des individus, ainsi qu'à l'évaluation des relations de parenté. Nos analyses ont révélé que la population Slovaque a probablement contribué au patrimoine génétique des loups Hongrois par le biais d'une dispersion naturelle. Cependant, pour déterminer si la Slovaquie est la source de la recolonisation de la Hongrie ou si d'autres populations de loups y ont également contribué, des échantillons de référence provenant d'autres populations régionales doivent être inclus dans les analyses futures. En outre, il semble que plusieurs individus aient colonisé la Hongrie, peut-être à plusieurs reprises. Les nouveaux migrants en provenance de Slovaquie ou peut-être d'autres pays semblent préserver un certain niveau de flux génétique, et l'on peut s'attendre à un certain échange

d'individus entre les sous-populations sur la base de l'histoire de vie des loups. De plus, les liens de parenté reconstitués montrent que les loups du nord de la Hongrie ne sont pas seulement des individus qui se dispersent ou qui migrent, mais que des meutes reproductrices s'établissent également dans la région. Comme on ne peut exclure que des populations extérieures à la Slovaquie aient participé à la recolonisation de la Hongrie, il serait nécessaire de comparer davantage les individus Hongrois avec des échantillons de référence provenant de populations voisines. Cependant, nos analyses n'ont trouvé aucune preuve que des individus relâchés de la captivité aient joué un rôle dans la réussite du processus de recolonisation en Hongrie.

Nous recommandons l'utilisation d'une méthodologie génétique standardisée pour permettre la comparaison des résultats à travers l'Europe et, en particulier, dans la région des Carpates. Cela faciliterait grandement le suivi de l'état de la population et de son expansion potentielle, et contribuerait à la conservation transfrontalière et aux programmes de gestion suivant les lignes directrices de l'Union Européenne. Si des mesures appropriées sont mises en œuvre, le rétablissement en cours du loup dans le nord de la Hongrie pourrait permettre à l'espèce de reprendre son rôle écologique de prédateur supérieur dans la biorégion pannonienne.