

Ascension et chute d'une population de loups : diversité et structure génétiques pendant le rétablissement, l'expansion rapide et le déclin drastique

MOLECULAR ECOLOGY

Molecular Ecology (2012) 21, 5178–5193

doi: 10.1111/mec.12010

Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline

E. JANSSON,* M. RUOKONEN,* I. KOJOLA† and J. ASPI*

*Department of Biology, University of Oulu, PO Box 3000, Oulu, FIN-90014, Finland, †Finnish Game and Fisheries Research Institute, Rakentajantie 3, PO Box 413, Oulu, FIN-90014, Finland

Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*) de Finlande ont eu une histoire variée, avec une période d'expansion rapide de la population après le milieu des années 1990, suivie d'un déclin avec une taille actuelle d'environ 140 loups. Pendant le rétablissement initial et avant l'expansion de la population, la diversité génétique était élevée (1995-1997 : $LD-N_e = 67,2$; $H_o = 0,749$; $H_e = 0,709$) malgré une petite taille de recensement et un faible nombre de reproducteurs ($N_c < 100$; $N_b < 10$), reflétant probablement le statut de la population source de Russie. De manière surprenante, l'hétérozygotie observée a diminué de manière significative au cours de la période d'étude ($t = -2,643$, $P = 0,021$) malgré l'expansion de la population, probablement en raison d'une augmentation de la consanguinité ($F_{IS} = 0,108$ en 2007-2009) due à un faible degré de connectivité avec la population de loups Russes adjacente ($m = 0,016-0,090$; $F_{ST} = 0,086$, $P < 0,001$) et à l'effondrement de la population après 2006. **Cependant, la croissance de la population a eu un impact positif temporaire sur N_e et le nombre de lignées familiales.** Cette étude montre que même une forte croissance démographique pourrait ne pas suffire à conserver la diversité génétique, en particulier lorsqu'elle s'accompagne d'un faible flux génétique et d'un déclin de la population.

INTRODUCTION

L'examen des schémas de diversité génétique et de la structure des populations fait désormais partie intégrante des plans de gestion des populations menacées. La taille de la population est le principal déterminant du bien-être de la population et du risque d'extinction (Reed et al. 2003). La stochasticité démographique, génétique et environnementale s'accroît dans les petites populations et peut augmenter le risque d'extinction (Frankham 2005 ; Allendorf & Luikart 2007 ; Palstra & Ruzzante 2008). Par conséquent, le meilleur moyen de garantir la viabilité d'une population et sa capacité d'adaptation à long terme est de lui assurer des populations de taille adéquate et des habitats suffisamment vastes. Il a été démontré que la plupart des espèces de vertébrés peuvent avoir besoin de milliers d'adultes pour prospérer et persister à long terme (Reed et al. 2003 ; Traill et al. 2007, 2010). Par exemple, dans les populations de grands carnivores qui vivent à de faibles densités et nécessitent de vastes habitats (Treves 2009), des populations viables ne peuvent souvent être atteintes que par une

migration suffisante entre les sous-populations (p. ex. Carmichael et al. 2008 ; Hansen et al. 2011).

Lorsqu'une population subit un **goulot d'étranglement** en raison d'un faible nombre de fondateurs dispersés ou réintroduits, les facteurs génétiques sont susceptibles de jouer un rôle important dans le destin de la population. Pendant les périodes critiques où une population a une petite taille effective, on s'attend à ce que de faibles niveaux de diversité génétique et une consanguinité croissante augmentent de manière significative l'apparition de mutations délétères et réduisent le potentiel d'évolution de la population (par exemple, Frankham 2005 ; Allendorf & Luikart 2007). L'ampleur de l'impact dépend non seulement de la gravité du goulot d'étranglement, mais aussi du temps de récupération. Si le goulot d'étranglement est suivi d'une croissance rapide de la population, la perte de diversité génétique diminuera. Toutefois, si le goulot d'étranglement est suffisamment grave et durable, une réduction substantielle de la diversité génétique est inévitable et le potentiel évolutif de la population peut être compromis à l'avenir (p. ex. Weber et al. 2000 ; Hedrick & Fredrickson 2008 ; Adams et al. 2011). La consanguinité, qui découle souvent d'une population de petite taille, peut réduire l'aptitude et l'adaptabilité des populations (O'Grady et al. 2006), car elle a des conséquences néfastes sur tous les aspects de la reproduction et de la survie (Keller & Waller 2002 ; Frankham 2005). **Les faibles densités de population peuvent également réduire la probabilité de trouver des partenaires (non apparentés) et ralentir le taux de recolonisation** (Hurford et al. 2006). En présence d'un flux génétique, la détérioration génétique après un goulot d'étranglement peut être atténuée (par exemple, Vilà et al. 2003 ; Adams et al. 2011) ou la quantité de variation génétique peut même être ramenée au niveau d'avant le goulot d'étranglement.

Les récents changements démographiques dans la population de loups Finlandaise offrent une opportunité exceptionnelle d'examiner les modèles de diversité et de structure génétiques et d'interpréter les processus sous-jacents. La population représente la limite nord-ouest de la grande population Finno-Russe (actuellement ~40 000 loups ; Sastre et al. 2011) qui a été précédemment considérée comme plutôt continue (e.g. Boitani 2003). Les loups ont été presque complètement éradiqués à la fin du 19^{ème} siècle en Finlande, et au cours du 20^{ème} siècle, les loups ne se sont reproduits qu'occasionnellement jusqu'aux années 1990. Après 1995, la population Finlandaise de loups s'est développée rapidement pendant plusieurs années et a atteint ~250 individus dans 25 meutes en 2006 (Fig. 1). Des règlements de chasse plus stricts, qui ont suivi l'adhésion de la Finlande à l'Union Européenne en 1995, ont probablement contribué à la croissance de la population. Le loup est une espèce menacée en Finlande (Rassi et al. 2010), et un permis de tir spécial est toujours requis pour la chasse. Le prélèvement légal annuel est au maximum de ~15% de la taille de recensement de la population (Kojola et al. 2011 ; Fig. 1). **Contrairement à de nombreuses populations de loups rétablies étudiées jusqu'à présent (par exemple Yellowstone ; vonHoldt et al. 2008, 2010 ; Scandinavie ; Wabakken et al. 2001), en Finlande, la croissance de la population a été suivie d'un déclin rapide et drastique.** En 2011, il n'y avait plus qu'environ 140 loups dans huit meutes en Finlande. Comme dans la population de loups de la Scandinavie voisine (Liberg et al. 2012), les facteurs anthropogéniques, et en particulier le braconnage, sont supposés réguler la taille de la population. Cependant, aucune étude formelle sur ce sujet n'a été menée en Finlande.

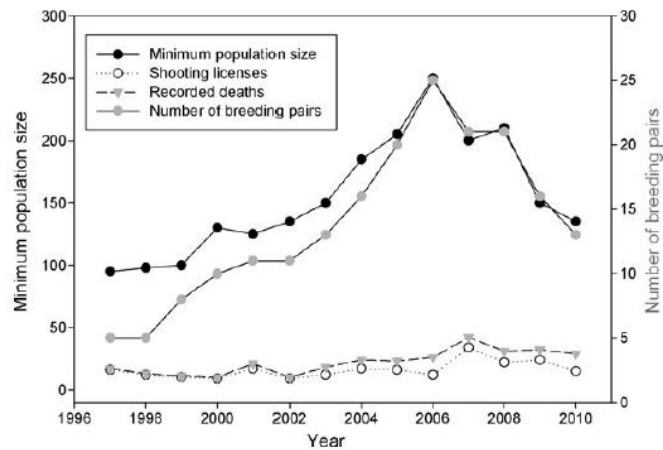


Fig. 1. Estimation de la taille minimale de la population (N_c) et du nombre de couples reproducteurs dans la population de loups Finlandaise 1997-2010. Le nombre de licences de tir et le nombre total de décès enregistrés annuellement sont également indiqués et suivent la même échelle que N_c .

Les loups sont écologiquement flexibles (Mech & Boitani 2003) et ont un fort potentiel de dispersion (e.g. Valière et al. 2003 ; Ciucci et al. 2009). Par conséquent, la cohésion démographique et le flux de gènes sont attendus si les populations sont suffisamment grandes et connectées à des corridors de dispersion appropriés. En Carélie Russe, le loup était auparavant beaucoup plus abondant qu'en Finlande (Linden et al. 2000), et cette région a servi de population source pour l'immigration en Finlande. Cependant, des études génétiques récentes des populations de loups Russes, Caréliens et Finlandais (Aspi et al. 2006, 2009) ont suggéré que le niveau de flux génétique entre ces populations a diminué et que les populations sont quelque peu différenciées sur le plan génétique. Cela pourrait être dû au déclin de la population Russe de Carélie et à la réduction de la pression de migration qui l'accompagne, au manque de couloirs de migration en raison de la saturation des territoires appropriés et même à certains obstacles physiques (Aspi et al. 2009). Outre les signes d'isolement entre les populations Finlandaises et Russes de Carélie, la continuité génétique de la population Russe de loups a récemment été remise en question par Sastre et al. (2011).

Les facteurs anthropiques influencent souvent le niveau du flux génétique dans les populations sauvages. Même pour les espèces à longue durée de vie capables de se disperser sur de grandes distances, la taille effective des sous-populations peut être faible lorsque la migration naturelle entre les sous-populations est faible et que les migrants sont éliminés dans les paysages dominés par l'homme (e.g. Proctor et al. 2005 ; Haag et al. 2010). De plus, chez les espèces à structure sociale complexe (comme les loups ; Mech & Boitani 2003), la perturbation de la dispersion et de la structure sociale par l'élimination des individus qui se reproduisent ou se dispersent peut avoir des effets néfastes sur l'organisation sociale naturelle des meutes basée sur la parenté et sur la structure génétique de la population (Brainerd et al. 2008 ; Rutledge et al. 2010). Par exemple, un prélèvement intense de loups dans des meutes établies peut augmenter l'adoption d'individus non apparentés (Jedrzejewski et al. 2005 ; Rutledge et al. 2010). Lorsqu'elle est perturbée, l'organisation sociale des meutes peut conduire à une structure spatiale locale plutôt stable avec une faible dispersion. Au sein de la population de loups Finlandaise, aucune structure de population à grande échelle n'a été trouvée, mais l'organisation sociale pourrait expliquer les modèles précédemment observés d'isolement par la distance (IBD) et les groupes génétiques constitués de lignées familiales (Aspi et al. 2006). En général, les couples alpha restent sur leur territoire d'origine,

et les jeunes individus qui se dispersent restent généralement près de leur zone natale (Kojola et al. 2006).

Dans cette étude, nous avons examiné les changements temporels de la diversité génétique et de la structure sociale de la population de loups Finlandais au cours d'une période de 15 ans, dans le but d'évaluer les rôles relatifs de la taille de la population et de la migration. Nous supposons que si la diversité génétique et la structure sociale dépendent principalement de la taille de la population, alors le niveau de diversité génétique, la taille effective de la population et le nombre de lignées familiales devraient suivre les changements dans la taille de recensement de la population. En revanche, si le niveau de flux génétique joue un rôle plus important, les changements de la diversité et de la structure sociale devraient suivre les changements de l'importance de la migration entrante.

MATERIEL ET METHODES

Collecte d'échantillons

Un total de 298 échantillons de loups ($N_{\text{femelle}} = 132$; $N_{\text{male}} = 166$) a été collecté entre 1995 et 2009, ce qui représente l'une des plus longues périodes d'étude de 15 ans sur les carnivores à ce jour. La majorité des échantillons (252 échantillons de tissus) ont été collectés à la suite d'une chasse légale ou d'une mort par d'autres moyens (par ex. morts sur la route), tandis que les échantillons restants étaient des poils ($N = 31$) et des échantillons d'écouvillons buccaux ($N = 15$) provenant d'individus piégés vivants. La date et le lieu d'échantillonnage étaient connus pour tous les échantillons étudiés (Fig. 2).

Des échantillons Russes de Carélie ($N = 27$; Aspi et al. 2009) préalablement génotypés ont été utilisés comme référence pour certaines analyses. En outre, 10 échantillons de loups collectés dans la République Russe de Carélie au cours de l'hiver 2009/2010 ont été analysés. Les échantillons Russes ont été utilisés pour déterminer le niveau de différenciation des populations et les taux de migration récents entre les populations Caréliennes et Finlandaises. La localisation des échantillons collectés en Carélie Russe est présentée dans la Figure S1 (informations complémentaires).

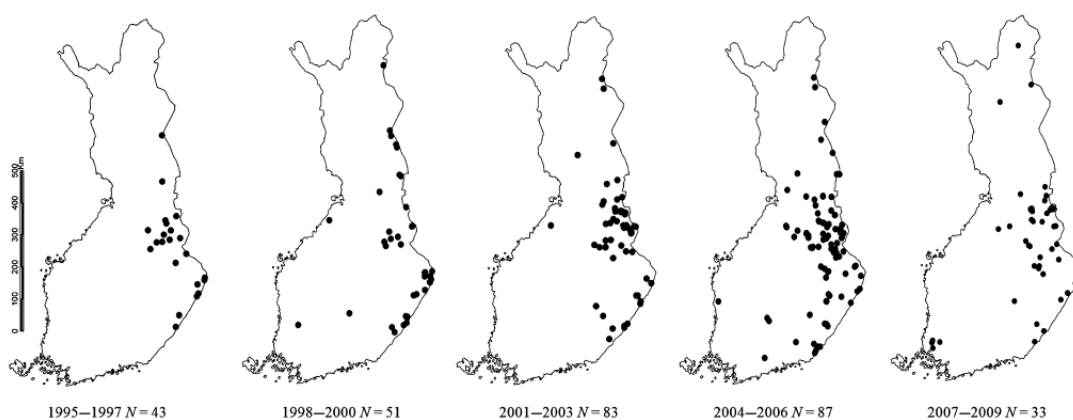


Fig. 2. Sites de collecte des échantillons de loups Finlandais dans chaque échantillon temporel

Nous avons divisé les échantillons Finlandais en cinq échantillons temporels en fonction de leur année de naissance connue ou estimée (Tableau 1) : individus nés avant ou en 1997, 1998-2000, 2001-2003, 2004-2006 et 2007-2009. La différence de 3 ans entre les points

médians des échantillons temporels, correspond étroitement au temps de génération (c'est-à-dire l'âge moyen auquel une femelle donne naissance à sa progéniture, qui est de 3,4 ans dans notre population d'étude ; Aspi et al. 2006). La division des échantillons en ces générations approximatives nous a permis d'étudier la variation temporelle de la diversité génétique (par exemple N_e) et la structure de la population. Cette division de l'échantillon a été utilisée dans toutes les analyses effectuées, sauf indication contraire. L'estimation de l'année de naissance a été basée sur des observations de terrain et/ou sur l'analyse du ciment d'échantillons de dents (e.g. Gipson et al. 2000) par Matson's Laboratory (LLC, Milltown, Montana). Six individus estimés être nés avant 1995 ont été inclus dans le premier échantillon temporel. L'exclusion de ces échantillons n'a pas modifié de manière significative les résultats des analyses effectuées (résultats non présentés), et nous nous référons donc à cet échantillon en tant que génération 1995-1997. La détermination de l'âge n'a pas pu être faite pour 17 individus (~2,3%) dont le crâne était manquant ou dont les échantillons ont été prélevés sur des individus vivants sans âge connu. Ces individus ont été classés dans le groupe temporel le plus probable sur la base de leur histoire individuelle connue (observations sur le terrain), de l'usure des dents (par exemple Gipson et al. 2000) et de la taille au moment de l'échantillonnage (par exemple Mech 2006). L'âge moyen des loups échantillonnés était de 1,3 an (les individus nés avant 1995 ne sont pas inclus). La proportion d'individus génotypés parmi tous les loups nés une année donnée était en moyenne de 0,42 (intervalle 0,12-0,65) en 1998-2008 (il n'existe pas de comptage des louveteaux nés avant cette date). Aucun pedigree détaillé n'est disponible pour les loups Finlandais, mais des informations sur l'appartenance à une meute et/ou d'autres relations sont connues pour ~30% des échantillons et utilisées dans cette étude.

Tableau 1. Nombre d'échantillons (N) et tailles de voisinage estimées (N_b) ainsi que valeurs moyennes des hétérozygosités attendues (H_e) et observées (H_o), coefficients de consanguinité (F_{IS}), nombre d'allèles (A) et richesse allélique (A_R) sur 17 microsatellites dans les cinq échantillons temporels

Temporal sample	N	N_b	H_e	H_o	F_{IS}	A	A_R
1995–1997	43	131.4	0.709	0.749	-0.044*	6.53	5.88
1998–2000	51	49.8	0.684	0.673	0.028	5.88	5.41
2001–2003	83	71.6	0.695	0.686	0.030	6.47	5.79
2004–2006	87	76.3	0.687	0.693	-0.002	6.24	5.55
2007–2009	33	31.5	0.677	0.615	0.108*	6.00	5.73

*Statistically significant deviations of F_{IS} values.

Extraction de l'ADN et typage des microsatellites...

Analyses génétiques...

Diversité génétique, parenté, coefficient de consanguinité et déséquilibre de liaison

Taille effective de la population

Structure de la population et structure sociale

Différenciation génétique et flux de gènes entre les sous-populations Finlandaise et Russe de Carélie

RESULTATS

Diversité génétique, parenté, coefficient de consanguinité et déséquilibre de liaison

La quantité de variation génétique dans la population de loups Finlandaise a diminué au cours de notre période d'étude (Tableau 1), malgré l'augmentation substantielle de la taille de recensement de la population après le rétablissement de la population (Figure 1). Les

hétérozygosités observées et attendues étaient à leur maximum dans la phase de récupération au début de la période d'étude (1995-1997 ; $H_o = 0,749$, $H_e = 0,709$). Immédiatement après, l'hétérozygotie a chuté mais a ensuite légèrement augmenté, parallèlement à l'augmentation de la taille du recensement dans les deux échantillons temporels suivants (Tableau 1). Les hétérozygoties les plus faibles ($H_o = 0,615$, $H_e = 0,677$) ont été observées dans le dernier échantillon temporel (2007-2009). Le test d'échantillons appariés entre le premier et le dernier échantillon temporel a montré une diminution significative du niveau d'hétérozygotie observé ($t = 4,197$, d.f. = 16, $P = 0,001$) mais pas de l'hétérozygotie attendue ($t = 1,636$, d.f. = 16, $P = 0,121$). Cependant, les nombres moyens d'allèles et les richesses alléliques n'étaient pas très différents entre les échantillons (Tableau 1 ; pour les résultats spécifiques à un locus, voir le Tableau S1, informations complémentaires), mais les deux étaient les plus élevés dans le premier échantillon ($A = 6,53$, $A_R = 5,88$). Le test t pour échantillons appariés entre le premier et le dernier échantillon temporel n'a pas montré de différence significative dans la richesse allélique ($t = 1,010$, d.f. = 16, $P = 0,328$).

Les moyennes annuelles estimées de la parenté (ou plus précisément du coefficient de parenté ; Hardy 2003) au sein des échantillons n'ont pas beaucoup varié entre les années d'étude ($r = 0,029-0,026$; Fig. 3). Des biais importants dans les estimations de diversité dus à un excès d'individus apparentés (Jankovic et al. 2010) dans les échantillons temporels sont donc peu probables, bien que des estimations exactes nécessiteraient l'inférence de la parenté à partir des pédigrées (DeGiorgio & Rosenberg 2009). Une estimation significativement négative ($P = 0,006$) de la parenté a été observée au début (1995) et la plus élevée, significativement positive, à la fin (2008) de la période d'étude ($P = 0,023$). Aucune régression significative entre l'année de naissance et la parenté moyenne n'a été observée ($y = 7,178 + 0,001x$; $t = 1,001$; $P = 0,335$). Cependant, les tests de régression entre l'année de naissance et les hétérozygoties (H_e , H_e non biaisé et H_o ; Fig. 3) ont révélé qu'il existait une relation négative statistiquement significative entre l'année de naissance et l'hétérozygotie observée ($y = 17,206 - 0,008x$, $R^2 = 0,368$, $t = 2,643$, $P = 0,021$), mais pas entre les estimations de la diversité génétique et l'année de naissance ($P > 0,05$ dans les deux cas). Aucune régression significative entre la taille du recensement de la population et H_e ou H_o n'a été détectée non plus ($P < 0,05$ dans les deux cas).

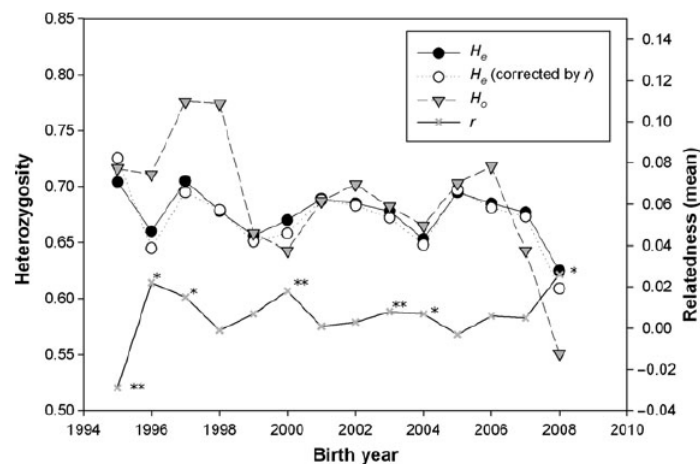


Fig. 3. Hétérozygoties annuelles moyennes attendues (H_e) et observées (H_o) et estimations de la diversité génétique corrigée avec les coefficients de corrélation moyenne (r) entre les paires d'individus. * indique un écart statistiquement significatif ($* < 0,05$, $** < 0,01$) de r sur la base de 1000 permutations. Les échantillons de 2009 n'ont pas été inclus en raison de leur petite taille

Les coefficients de consanguinité ont eu tendance à augmenter au cours de la période d'étude (Tableau 1). Le coefficient de consanguinité était significativement négatif ($F_{IS} = 0,044$; 95% CI 0,108 à 0,008) parmi les individus nés au début de la période d'étude (1995-1997), mais est devenu significativement positif ($F_{IS} = 0,108$; 95% CI 0,036-0,152) à la fin de la période d'étude (2007-2009). La différence des coefficients de consanguinité entre ces échantillons temporels était statistiquement significative ($t = 2,639$, d.f. = 16, $P = 0,018$).

Seul le premier échantillon temporel (1995-1997) était en équilibre de Hardy-Weinberg (méthode de Fisher sur tous les loci : $\chi^2 = 39,30$, d.f. = 34, $P = 0,244$ et pour tous les loci séparément $P > 0,05$). Pour les individus nés en 1998-2000, trois des 17 loci s'écartent de manière statistiquement significative des proportions de HW ($P < 0,05$, et sur l'ensemble des loci $\chi^2 = 55,75$, d.f. = 34, $P = 0,011$), en 2001-2003 huit ($\chi^2 = \infty$, d.f. = 34, $P = 0$), en 2004-2006 trois ($\chi^2 = 64,56$, d.f. = 34, $P = 0,001$) et en 2007-2009, cinq des 17 ($\chi^2 = 88,81$, d.f. = 34, $P = 0$) loci n'étaient pas en équilibre HW. L'équilibre dans le premier échantillon temporel suggère que les marqueurs utilisés sont adaptés aux analyses génétiques et que le déséquilibre détecté ultérieurement reflète très probablement des phénomènes biologiques (par exemple la consanguinité et les changements démographiques dans la population).

Le déséquilibre de liaison entre les paires de locus était le plus faible dans le premier échantillon temporel (25 comparaisons sur 136 significatives avec $P < 0,01$) et a augmenté par la suite (46/136 significatives en 1998-2000, 84/136 en 2001-2003 et 81/136 en 2004-2006, toutes avec $P < 0,01$). Dans le dernier échantillon de population (2007-2009), 40 paires sur 136 n'étaient pas en équilibre de liaison ($P < 0,01$). Aucune paire de locus n'était liée de manière cohérente dans l'ensemble des échantillons, et les 17 loci ont donc été conservés dans les analyses ultérieures.

Estimation de la taille effective de la population

Les deux méthodes d'échantillonnage unique ont révélé un schéma similaire de changements de la taille effective de la population parmi les échantillons temporels Finlandais (Fig. 4). Les estimations suggèrent une augmentation des tailles effectives pendant la phase de croissance de la population (1998-2006 ; Fig. 1), et les estimations ont diminué pendant la chute de la population après 2006. Les amplitudes des N_e s étaient assez similaires au nombre estimé d'individus reproducteurs (Fig. 4). Cependant, les deux méthodes ont donné des estimations de N_e très importantes par rapport aux nombres de recensement pendant la phase de rétablissement (1995-1997), reflétant très probablement la taille de la population source plus importante. Les tests de régression entre les estimations LD- N_e et les hétérozygoties attendues et observées ont révélé une dépendance positive très forte et statistiquement significative pour H_e ($y = 0,668 + 0,01x$; $t = 3,891$, $P = 0,030$) et H_o ($y = 0,585 + 0,02x$; $t = 3,986$, $P = 0,028$), mais pas pour les estimations basées sur la méthode ONESAMP ($P > 0,05$ dans les deux cas).

Le biais lié à la taille de l'échantillon avec la méthode ONESAMP était évident dans nos données. Lorsque nous avons réanalysé tous les échantillons temporels avec des ensembles de données aléatoires plus petits ($N = 30$ pour 1995-2006 et $N = 15$ pour 2007-2009), toutes les estimations N_e obtenues étaient plus petites (deux d'entre elles de manière significative) par rapport aux échantillons de population plus grands correspondants. La différence était la

plus prononcée pour les échantillons 2004-2006 et 2007-2009, pour lesquels les estimations de N_e étaient respectivement de 30,7 (IC à 95% 27,4-38,3) et 17,4 (IC à 95% 15,1-23,2), et les estimations de N_e utilisant les échantillons totaux étaient respectivement de 51,5 (IC à 95% 44,4-78,3) et 30,4 (IC à 95% 25,4-45,4).

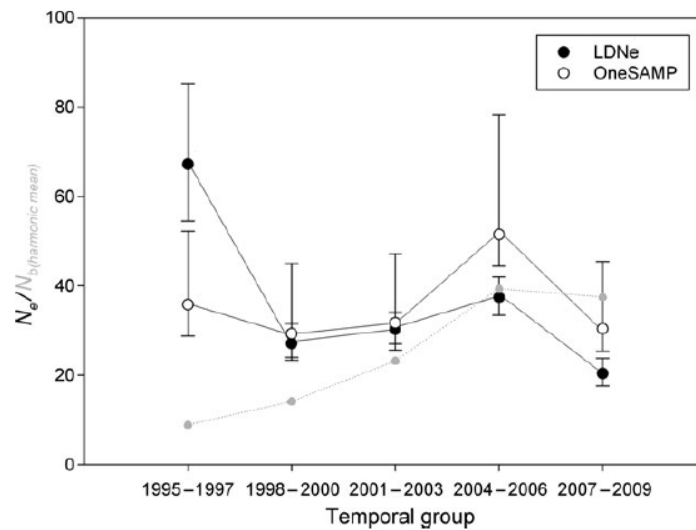


Fig. 4. Estimations de la taille effective dans chaque échantillon temporel (LD- N_e ; Waples & Do 2008 et OneSAMP ; Tallmonet al. 2008). La ligne grise en pointillé montre la moyenne harmonique des individus reproducteurs dans chaque échantillon temporel

Nous avons calculé les rapports entre la taille effective et la taille de recensement (N_e/N_c) pour chaque échantillon temporel en utilisant les estimations LD- N_e . Comme les estimations de N_e pour un seul échantillon fournissent des informations sur la taille effective dans la génération parentale (Waples 2005), les moyennes harmoniques des estimations de la taille de recensement pour chaque comparaison N_e/N_c ont été prises à partir de l'échantillon précédant la période d'échantillonnage (N_{c-1}). Il n'existe pas d'estimation fiable de la taille de la population de recensement avant la découverte de l'espèce, et aucune estimation N_e/N_c n'était donc disponible pour cette période. Les populations parentales nées dans la population Finlandaise établie ont donné des ratios de 0,285 en 1998-2000, 0,282 en 2001-2003, 0,275 en 2004-2006 et 0,097 en 2007-2009.

Les estimations temporelles (quatre comparaisons par paire entre des échantillons temporels successifs) ont révélé un modèle similaire mais plus prononcé de fluctuation de N_e au sein de la population de loups Finlandaise que ceux donnés par les méthodes à échantillon unique (Tableau 2). La méthode MNE, qui prend en compte l'effet de la migration, n'a pas donné d'estimations significativement différentes de N_e par rapport aux autres méthodes, bien que pour la première et la troisième période les estimations aient été plus élevées (bien que de façon non significative) que pour les autres méthodes utilisées (Tableau 2). Les rapports N_e/N_c pour les estimations des méthodes temporelles étaient clairement plus élevés pendant la forte croissance de la population en 2001-2006 (0,714-1,473) que directement après la récupération (0,158-0,330) ou suite à l'effondrement de la population (0,186-0,401) (Tableau 2).

Tableau 2. Estimations de la taille effective de la population avec des intervalles de confiance à 95% sur la base de différentes approches temporelles et des rapports N_e/N_c correspondants. Pour la méthode Pseudo-ML, les estimations des taux de migration et leurs intervalles de confiance à 95% sont également indiqués

Time period	Method used			N_e/N_c ratio		
	Moment based(1)	Coalescence MCMC (2)	Pseudo-ML with migration (3)	(1)	(2)	(3)
1995–1997 to 1998–2000	15.0 (8.0–118.0)	32.1 (18.0–74.7)	46.0 (28.9–104.0) $m = 0.079$ (0.032–0.149)	0.158	0.338	0.484
1998–2000 to 2001–2003	17.0 (12.0–30.0)	38.0 (23.7–71.1)	35.5 (25.1–56.3) $m = 0.090$ (0.005–0.145)	0.158	0.353	0.330
2001–2003 to 2004–2006	97.0 (47.0–∞)	159.1 (59.3–∞)	200.2 (70.6–∞) $m = 0.016$ (0.004–0.049)	0.714	1.171	1.473
2004–2006 to 2007–2009	39.0 (23.0–127.0)	84.2 (34.5–∞)	79.7 (39.8–∞) $m = 0.036$ (0.007–0.083)	0.186	0.401	0.379

References to Programs and methods used: (1) TempoFS; Jorde & Ryman (2007), (2) CoNe; Anderson (2005), (3) MNE; Wang (2001), Wang & Whitlock (2003).

Variation temporelle de la population et de la structure sociale

La composition génétique de la population a évolué progressivement et les échantillons temporels étaient génétiquement différents les uns des autres ($\chi^2 = \infty$, d.f.=34, $P < 0,001$). L'analyse AMOVA suggère que la majeure partie de la variation (99%) se trouve à l'intérieur des échantillons temporels. Même si la variation entre les échantillons temporels ne représentait que 1% de la variation totale, elle était encore statistiquement significative ($P < 0,001$; 1023 permutations). Les valeurs de F_{ST} par paire étaient faibles et les différences entre les paires d'échantillons augmentaient avec le temps (Fig. 5; test de Mantel $r = 0,705$, $P = 0,013$). La différenciation génétique la plus faible et statistiquement non significative ($F_{ST} < 0,0001$, $P > 0,05$) a été détectée pendant la période de forte croissance de la population (2001–2003/2004–2006).

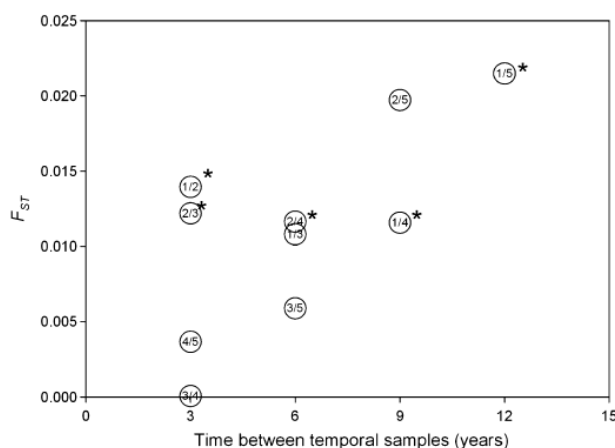


Fig. 5. Distance génétique entre les échantillons temporels. L'axe X indique le temps écoulé entre chaque paire d'échantillons et l'axe y la valeur F_{ST} correspondante. Test de Mantel pour la corrélation des matrices : $r = 0,705$, Z moyen = 0,662 (1000 permutations), $P = 0,013$. Une différenciation génétique significative ($P < 0,05$) entre les paires d'échantillons temporels est indiquée par *. Les échantillons temporels sont indiqués par des nombres ordinaux de 1 à 5

Notre analyse de chaque échantillon temporel a confirmé que la population de loups Finlandais ne forme pas un seul groupe homogène et que le nombre de groupes (K) varie dans le temps (Figs S2-S4, Supporting information). Le nombre de grappes a suivi les changements de taille du recensement de la population : pendant la phase de récupération (1995-1998), le soutien le plus élevé a été obtenu pour $K = 4$ [$LnP(K)$ moyen = 1993,7 ; $P = 1$], pendant la croissance régulière (1998-2000 et 2001-2003), le nombre de grappes a augmenté jusqu'à $K = 6$ [$LnP(K)$ moyen = 1799,7 et 2847,9, respectivement ; $P = 1$ pour les

deux] et pendant la croissance la plus rapide et la taille maximale du recensement (2004-2006), K a atteint sa valeur la plus élevée, à savoir huit [$LMP(K)$ moyen = 3198,0 ; $P = 1$]. L'effondrement de la population après 2006 s'est également reflété dans le nombre de grappes, qui est tombé à trois [$LMP(K)$ moyen = 1344,9 ; $P = 1$].

Un examen plus approfondi des individus assignés (Figure S3, informations complémentaires) a révélé que certaines grappes étaient plutôt uniformes, tandis que dans d'autres, certains individus avaient de fortes probabilités d'appartenir également à d'autres grappes. Dans le premier échantillon temporel, le soutien le plus important a été trouvé pour $K = 4$. Cependant, avec $K = 4$, 26 individus avaient une probabilité à peu près égale d'appartenir à deux groupes différents (Fig. 3, Supporting information), et $K = 3$ semble regrouper plus explicitement les individus dans des groupes différents. La comparaison des individus connus et des histoires familiales a montré que le regroupement reflétait l'existence de différentes « lignées familiales » : par exemple, les descendants connus d'une même paire alpha se regroupaient toujours ensemble (données non montrées). Les lignées familiales temporelles se chevauchaient largement sur le plan géographique, et certaines d'entre elles avaient des aires de répartition géographique très étendues (Figure 4, informations complémentaires). Par conséquent, malgré une certaine sous-structure interne soutenue par la méthode bayésienne, la population de loups Finlandaise ne semble pas avoir de subdivisions géographiques claires ou de barrières au flux génétique.

Dans tous les échantillons temporels, les estimations de parenté par paire étaient significativement plus élevées que les moyennes de la population sur de courtes distances ($P < 0,05$), et les individus plus éloignés étaient moins apparentés qu'en moyenne ($P < 0,05$). La similarité génétique et la distance géographique des paires d'individus étaient fortement corrélées dans tous les échantillons temporels, mais l'intensité de la corrélation variait dans le temps. Au début de la période d'étude (1995-1997), la pente de régression négative était beaucoup plus plate ($b = 0,007$, $P = 0,006$) que par la suite et, en particulier, au cours de la dernière période d'étude, la pente était beaucoup plus raide (2007-2009 ; $b = 0,028$, $P = 0$) que dans les échantillons précédents. Par conséquent, la taille des quartiers était beaucoup plus importante au début de la période d'étude ($N_b = 131,4$) que plus tard (Tableau 1), et au plus bas dans le dernier échantillon temporel ($N_b = 31,5$).

Différenciation génétique et flux de gènes entre les populations Finlandaises et Russes de Carélie

Le niveau de variation génétique dans l'échantillon Russe de Carélie était similaire à celui des échantillons temporels Finlandais (Tableau S1, informations complémentaires). Par rapport à nos résultats antérieurs, nous n'avons pas constaté de changements clairs dans le niveau de différenciation des populations ou dans l'importance du flux génétique entre les populations Finlandaises et Russes. La comparaison entre les loups Russes de Carélie (2009/2010) et l'échantillon temporel le plus récent de Finlande (2007-2009) a donné une estimation légèrement inférieure de $F_{ST} = 0,086$ ($P < 0,001$) à celle observée dans notre étude précédente ($F_{ST} = 0,151$; Aspi et al. 2009). La différenciation génétique entre les loups Finlandais nés en 2007-2009 et les échantillons de Carélie collectés en 2009/2010 était hautement significative ($\chi^2 = 133,73$, d.f. = 32, $P < 0,001$). L'analyse factorielle des correspondances a également indiqué une certaine différenciation entre les populations contemporaines de loups

Finlandais et Russes (Fig. 6). Cependant, un individu échantillonné dans la population Finlandaise a été placé au milieu de l'échantillon Russe, ce qui indique que cet individu, un mâle né en 2007 et abattu en 2008 à environ 40 km de la frontière Russe, pourrait être un immigrant de première génération.

Deux loups Finlandais (deux mâles alpha échantillonnés en 2009) ne semblaient pas se regrouper avec les loups Russes ou Finlandais dans l'analyse FC (Fig. 6). Un examen plus approfondi de leurs génotypes a révélé qu'ils étaient très similaires, qu'ils partageaient certains allèles rares et qu'il est probable qu'ils soient frères (données non montrées). Des analyses plus poussées de ces échantillons avec d'autres loups, des hybrides connus entre loups et chiens et différentes races de chiens ne permettent pas d'affirmer qu'il s'agit d'hybrides entre loups et chiens (J. Aspi et al., en préparation). Par conséquent, ces individus ont été inclus dans toutes les analyses.

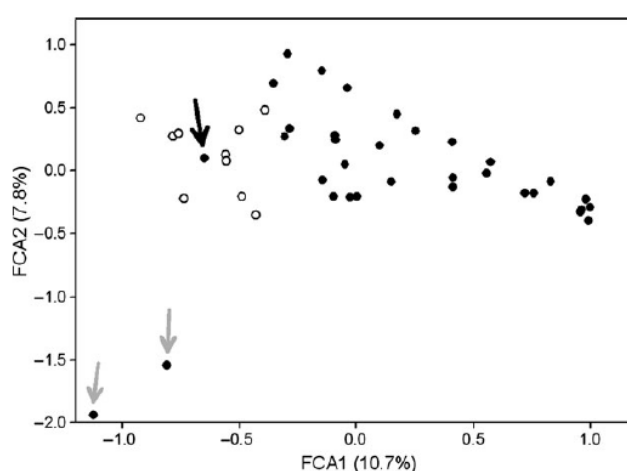


Fig. 6. Analyse factorielle des correspondances pour les échantillons les plus récents de Finlande (2007-2009, cercles noirs) et de Carélie (2009/2010, cercles blancs). Deux alpha males Finlandais avec des génotypes inhabituels sont indiqués par des flèches grises. Un immigrant possible de Carélie dans la population de loups Finlandais est indiqué par une flèche noire

La fréquence moyenne des allèles privés dans les échantillons Finlandais et Russes de Carélie était de 0,030 (en utilisant tous les échantillons des deux populations), et la méthode indirecte basée sur ces allèles a estimé un faible nombre de migrants ($N_m = 1,09$). Parmi les échantillons les plus récents (loups Finlandais nés en 2007-2009 et échantillons Caréliens collectés pendant l'hiver 2009/2010), la fréquence moyenne des allèles privés était de 0,078 et le N_m de 1,2. Ces estimations sont inférieures à celles de notre étude précédente, qui suggérait 3,0 migrants par génération entre la Finlande et la Russie (Aspi et al. 2009). L'estimation simultanée du taux de migration et de la taille effective de la population (Wang & Whitlock 2003) a été réalisée en utilisant l'ensemble de l'échantillon Russe comme source d'immigration pour les populations Finlandaises temporelles (Tableau 2). Cette analyse a également suggéré que le taux de migration était relativement faible pendant toute la période d'étude, variant de 0,090 à 0,016. Les estimations pour la première moitié de la période étudiée étaient nettement inférieures à celles de la seconde moitié, ce qui suggère que la migration entrante dans la population a diminué. Les estimations N_m correspondantes ont également diminué, passant de 3,6 (1995-1997/1998-2000) à 3,2 (1998-2000 à 2004-2006), puis à 2,9 (2004-2006/2007-2009).

DISCUSSION

Diversité génétique et consanguinité

Nos résultats montrent des changements génétiques temporels explicites dans la population de loups Finlandaise naturellement rétablie au cours de la période d'étude de 15 ans. **En général, la diversité génétique était relativement élevée (H_e 0,677-0,709) et comparable à celle de populations de loups non menacées plus importantes** (par exemple vonHoldt et al. 2010 ; Sastre et al. 2011). L'ampleur de la variation génétique était à son maximum lors de la phase de découverte en 1995-1997, reflétant probablement le statut génétique de la grande population source Russe à l'époque. Même si la taille de la population de loups recensée a plus que doublé entre 1995 et 2006 en Finlande, la quantité de variation génétique a étonnamment diminué, et l'hétérozygotie observée a diminué de manière significative. Cependant, dans le même temps, les niveaux d'hétérozygotie observés et attendus ont été fortement associés aux estimations de N_e basées sur le DL. **Ce schéma révèle que la taille effective de la population est en effet un facteur plus important que la taille du recensement pour maintenir la variation génétique dans une population.**

Après le rétablissement de la population Finlandaise de loups, la quantité de migration en provenance de la population Russe voisine a été relativement faible et en diminution (cette étude ; Aspi et al. 2009). Il semble donc que la migration à partir de la population voisine ait été un facteur plus important que la taille de la population dans la modification de la diversité génétique de la population de loups Finlandaise. Un schéma très similaire a également été révélé dans la population isolée de loups de Scandinavie. Malgré une croissance constante de la population, l'hétérozygotie des individus a diminué depuis l'établissement de la population dans les années 1980 (e.g. Bensch et al. 2006) en raison de l'absence de flux génétique en provenance des populations adjacentes.

Outre la perte de diversité génétique, une population de petite taille sans flux génétique adéquat conduit à une accumulation de consanguinité et à un risque accru d'extinction. L'effet de la perte d'hétérozygotie sur la réduction de la condition physique est souvent lent et associé à un stress environnemental, alors que la croissance de la consanguinité et la dépression de consanguinité qui l'accompagne ont un impact immédiat (Frankham 2005). **Dans notre dernier échantillon temporel, le coefficient de consanguinité était considérable ($F_{IS} = 0,108$ en 2007-2009) et similaire à ceux des populations de loups isolées en Europe** (par exemple, Italie $F_{IS} = 0,127$; Verardi et al. 2006 ; Ibérie $F_{IS} = 0,177$; Sastre et al. 2011). La dépression de consanguinité est souvent très difficile à détecter dans la nature (e.g. Allendorf & Luikart 2007), mais ses effets négatifs ont été confirmés chez les loups sauvages sous la forme d'une diminution de la survie hivernale des petits consanguins (en Scandinavie ; Liberg et al. 2005). Une augmentation des malformations osseuses congénitales a également été détectée dans des populations de loups consanguines et isolées (Scandinavie, Isle Royale ; Raikkönen et al. 2006, 2009). Aucun signe de dépression de consanguinité n'a encore été trouvé dans la population Finlandaise. Cependant, le niveau actuel relativement élevé de consanguinité, associé à la faible taille de la population, pourrait entraîner une réduction de la condition physique de la population à l'avenir, en particulier si le taux d'immigration en provenance de la Carélie russe reste faible (voir ci-dessous).

La taille effective de la population et sa relation avec la taille du recensement

Le taux de changement génétique dans une population dépend de la **taille effective** de la population (N_e) plutôt que de la **taille de recensement** (N_c). Cependant, le rôle pratique des estimations de N_e en tant qu'indicateurs de la stochasticité génétique dans les populations dont la conservation est préoccupante peut être ambigu en raison de plusieurs biais associés aux méthodes d'estimation (Palstra & Ruzzante 2008). Les biais possibles dans nos estimations de N_e pourraient être dus au chevauchement des générations, à l'instabilité de la taille des populations et au flux de gènes. Même si nous avons assigné les individus dans des cohortes appropriées en fonction de leur année de naissance, le problème du chevauchement des générations n'est pas totalement résolu et les estimations sont susceptibles d'être biaisées, en particulier avec les méthodes temporelles. Pour les grands mammifères, les estimations sont probablement biaisées à la hausse et pourraient même être ~50% plus grandes que le véritable N_e (Waples & Yokota 2007 ; Luikart et al. 2010). Bien que le biais généré par la taille instable des populations soit mal compris, l'immigration à partir d'une population génétiquement similaire est susceptible de biaiser à la hausse l'estimation de N_e , par exemple, lors de l'estimation de sous-populations locales d'une grande population qui se fragmente (Luikart et al. 2010).

Toutes nos analyses ont révélé des changements relativement importants et rapides dans le N_e et le rapport N_c/N_e de la population au cours de la période d'étude. Les estimations de N_e à partir d'un seul échantillon étaient assez similaires lorsqu'elles étaient comparées au nombre d'individus reproducteurs, mais différaient significativement entre les deux méthodes pendant la phase d'établissement de la population. L'estimation de N_e basée sur le DL était considérablement plus élevée au début de la période d'étude que par la suite et la croissance de la population n'a eu qu'un effet modeste sur N_e . Avec seulement 5 couples reproducteurs en 1995-1997, il est probable que la faible quantité de DL reflète le statut de la population source en Russie. Le DL a ensuite rapidement augmenté lorsque seuls quelques couples reproducteurs ont produit les générations suivantes en Finlande. De même, le dernier accident démographique a augmenté le DL dans la population Finlandaise, ce qui est en accord avec les réductions observées dans le nombre d'individus reproducteurs et de lignées familiales.

Les estimations temporelles ont révélé un modèle de variation de N_e plus prononcé. Cependant, en général, les méthodes temporelles semblent surestimer considérablement la taille effective de la population de loups Finlandaise (par rapport aux valeurs connues de N_e et N_b). L'effet de l'immigration en provenance de Russie sur les estimations n'est pas susceptible d'être important car le niveau de flux génétique semble être faible. De plus, la méthode MNE, qui prend en compte l'effet de la migration, a donné des estimations plus élevées, mais pas sensiblement différentes, par rapport aux autres méthodes. On sait que les méthodes temporelles peuvent ne pas être très précises sur de courtes périodes (par exemple Palstra & Ruzzante 2008 ; Waples 2010), ce qui pourrait également avoir affecté nos estimations. D'autre part, la recommandation d'un intervalle d'échantillonnage plus long (Waples 2010) peut ne pas être réalisable pour les populations dont la conservation est préoccupante. En outre, il a été démontré que si deux échantillons sont séparés par de nombreuses générations, l'estimation de N_e est biaisée vers le haut (Antao et al. 2011).

La cohérence des rapports N_e/N_c dans les populations sauvages faciliterait grandement les décisions de gestion, mais malheureusement on sait relativement peu de choses sur la question de savoir si une telle stabilité existe et quels sont les différents facteurs qui peuvent causer l'instabilité (par ex. Palstra & Ruzzante 2008). L'inférence de N_e à partir de N_c est risquée en particulier pour les espèces/populations avec une grande variance dans le succès reproductif et/ou avec une taille de recensement fluctuante (Luikart et al. 2010). Certaines études publiées sur les loups ont montré des ratios relativement stables d'environ 0,3 (0,34-0,35 dans la population Scandinave ; Hansen et al. 2011 et 0,26-0,33 à Yellowstone ; vonHoldt et al. 2008). Les résultats de cette étude ont cependant montré qu'en fonction de la taille du recensement et du nombre d'individus reproducteurs, le rapport N_e/N_c peut également fluctuer considérablement. Le rapport N_e/N_c basé sur le DL était relativement stable pendant la croissance de la population ($\sim 0,28$) mais nettement plus faible pendant l'effondrement de la population (0,097). Ceci est probablement dû à une réduction des individus reproducteurs et à une proportion relativement élevée d'individus solitaires et non reproducteurs. Cependant, les estimations de N_e basées uniquement sur les marqueurs génétiques (comme dans cette étude) ne sont pas nécessairement aussi précises que les estimations combinant les informations généalogiques aux marqueurs génétiques (e.g. vonHoldt et al. 2008).

L'approche de la méthode temporelle a donné un rapport N_e/N_c nettement plus élevé pendant la forte croissance de la population que directement après le rétablissement ou à la suite de l'effondrement de la population. Ceci est dû au fait que l'ampleur du changement génétique entre les générations de forte croissance était très faible et l'estimation de N_e importante. Nos résultats soulignent la nécessité d'une évaluation génétique régulière de la taille effective de la population (avec plusieurs méthodes) car le rapport N_e/N_c peut varier considérablement dans le temps et ne peut pas être estimé de manière fiable à partir de la taille de la population de recensement dans les situations où la taille de la population fluctue.

Structure démographique et sociale

La structure génétique de toute population est une interaction complexe entre l'écologie et le comportement de l'espèce, les caractéristiques géographiques affectant le flux génétique et les événements historiques qui la façonnent. Dans la présente analyse, la différenciation génétique entre les échantillons temporels de loups Finlandais était faible mais significative, ce qui indique un changement génétique dû au petit nombre de couples reproducteurs, à la dérive génétique et à l'isolement au moins partiel de la population Russe d'origine Carélienne.

Nos résultats ont également montré que la population de loups Finlandais avait une structure sociale composée de plusieurs groupes représentant des lignées familiales. Le nombre de ces lignées familiales a suivi les fluctuations de la taille du recensement de la population au cours de la période étudiée. Ceci est en accord avec le fait que la formation de nouvelles meutes est attendue pendant l'expansion de la population et dans les habitats non saturés (vonHoldt et al. 2008 ; Scandura et al. 2011). Cependant, le nombre de lignées familiales estimé par la méthode bayésienne était plus petit que le nombre connu de meutes existantes, car la plupart des loups Finlandais partagent une ascendance commune à travers un nombre relativement petit de fondateurs. Les groupes familiaux ne semblaient pas non plus se superposer clairement aux territoires connus des meutes de loups et, dans certains cas, ils étaient très

largement distribués, ce qui suggère un flux génétique fréquent entre meutes et l'absence d'une subdivision géographique claire dans la population de loups Finlandaise.

Nos résultats sont cohérents avec des études antérieures sur les loups (e.g. Carmichael et al. 2008 ; vonHoldt et al. 2010 ; Scandura et al. 2011 ; Stronen et al. 2012) montrant que, malgré une capacité de dispersion extrêmement élevée, les populations de loups sont souvent caractérisées par des niveaux relativement faibles de flux de gènes et de courtes distances de dispersion. Cela conduit à une dynamique de type métapopulation avec une sous-structure à l'échelle régionale et une différenciation génétique entre les régions. Nous avons détecté un modèle IBD significatif dans tous les groupes temporels, avec des pentes de régression qui s'accroissent et des tailles de voisinage qui diminuent avec le temps. Comme les territoires des meutes de loups sont assez vastes en Finlande ($1372 \pm 514 \text{ km}^2$; Kaartinen et al. 2005) et que les distances moyennes de dispersion des jeunes loups sont relativement courtes ($\sim 100 \text{ km}$; Aspi et al. 2006 ; Kojola et al. 2006), la détection de l'IBD n'est pas surprenante. Cependant, le schéma de l'IBD s'est renforcé dans le temps, ce qui suggère un raccourcissement récent des distances de dispersion. La saturation des habitats appropriés et l'incapacité des jeunes à quitter leurs meutes natales (Wolff 1997 ; voir aussi vonHoldt et al. 2010 et Scandura et al. 2011) ne peuvent pas expliquer ce schéma, car le nombre de loups a drastiquement diminué alors que la parenté des individus géographiquement proches a augmenté dans le dernier échantillon temporel. Cependant, une perturbation accrue dans les structures de la meute, par exemple en raison de la mort soudaine des loups alpha, pourrait expliquer ce changement observé.

La mortalité induite par l'homme pourrait être un déterminant important de la structure des populations de loups car elle perturbe le dynamisme social des meutes (Brainerd et al. 2008 ; Rutledge et al. 2010). Habituellement, les loups évitent strictement de s'accoupler avec des parents proches (e.g. vonHoldt et al. 2008 ; Rutledge et al. 2010 ; mais voir Stenglein et al. 2011), mais dans les cas où un individu reproducteur est perdu à l'approche de la saison des amours et qu'aucun compagnon non apparenté n'est disponible, une consanguinité étroite peut se produire (Liberg et al. 2005). Il est possible que le **taux de rotation** interne des meutes existantes en Finlande ait augmenté avec le déclin de la population si les jeunes survivants sont restés dans leur territoire natal quand l'un ou les deux loups alpha sont morts. Cela pourrait également augmenter le risque de consanguinité étroite. En effet, dans la population de loups Finlandaise, quelques paires incestueuses ont été rapportées pendant notre période d'étude (Kojola et al. 2006).

Bien qu'il n'ait pas été formellement étudié en Finlande, le déclin de la population de loups est probablement dû à une chasse excessive (Kojola et al. 2011). L'analyse de la viabilité de la population (PVA) de loups Finlandais a montré qu'une pression de chasse annuelle de 16,5 à 17% permettrait de maintenir la stabilité de la taille de la population (Koskela 2008). Le prélèvement légal annuel est de 10-15% de la taille de la population recensée (Fig. 1), et il explique au maximum 50% de la mortalité (Kojola et al. 2011). Selon la PVA, entre 2000 et 2005, environ 20 à 25 décès annuels n'ont pas été rapportés (Koskela 2008). Comme la taille de la population s'est effondrée après cette période, la mortalité non détectée pourrait même avoir augmenté.

Flux de gènes

La connectivité des populations est probablement un facteur plus important que N_e lorsqu'on tente d'évaluer le risque d'extinction (Palstra & Ruzzante 2008). Notre étude suggère que le faible flux génétique observé dans la population Finlandaise à partir de la population Russe a pu avoir un impact important sur la structure et la diversité génétiques de cette population après le rétablissement.

Il est probable que les tailles relatives des populations Finlandaise et Russe aient affecté l'ampleur et la portée de la migration. Au cours de cette étude de 15 ans, les estimations du taux de migration étaient plus élevées au début de la période d'étude lorsque la population Finlandaise était petite, plus faibles pendant la période de forte croissance et à nouveau un peu plus élevées lorsque la population a commencé à décliner. **Globalement, les populations de loups montrent une dispersion récurrente sur de longues distances pendant les cycles d'expansion et de recolonisation, alors que les populations démographiquement stables semblent être caractérisées par un flux génétique très limité** (Randi 2011). Historiquement, la taille de la population Finlandaise de loups a reflété les fluctuations de la grande population de Russes (par exemple Aspi et al. 2006), et l'immigration a été largement dépendante de la densité. **La Finlande a été un puits de population pendant les expansions de la population Russe, beaucoup plus importante.**

Il existe relativement peu de données scientifiques publiées avant Sastre et al. (2011) sur le statut génétique de la population de loups Russes (mais voir Aspi et al. 2009) et aucune estimation fiable de la taille actuelle de la population ni du flux génétique au sein de la population Russe n'est disponible. Dans une étude récente sur le loup (Sastre et al. 2011), des tailles effectives relativement petites ($LD-N_e = 138$; CI 75,9-490,4) pour la grande population Russe pourraient indiquer, cependant, un certain degré de fragmentation contrairement à ce qui a été présumé. **De plus, Aspi et al. (2009) ont estimé que la taille effective de la population en Carélie Russe n'était que de ~40 individus et que le flux génétique entre les populations adjacentes était faible.** Dans cette étude, nous n'avons identifié qu'un seul immigrant récent possible de première génération de la Carélie dans la population de loups Finlandaise. Nos résultats soutiennent l'hypothèse d'une connectivité éventuellement réduite au sein de la population Finno-Russe.

Remarques finales

Cette étude montre que les changements dans la taille du recensement de la population et dans le volume de l'immigration ont un effet conjoint complexe sur la diversité génétique et la structure de la population de loups Finlandaise. Après le rétablissement de la population et pendant la forte croissance démographique, la diversité génétique n'a pas augmenté de façon notable, mais la taille effective a augmenté et le nombre de lignées familiales a augmenté. **La réduction drastique de la taille de la population après 2006, associée à un faible flux génétique effectif en provenance de la population Russe, a conduit à une détérioration génétique.** La population actuelle n'est pas seulement petite en termes de taille de recensement, mais elle est aussi beaucoup plus consanguine qu'auparavant, et les hétérozygoties observées sont beaucoup plus faibles qu'au début de l'étude. En outre, les distances moyennes de dispersion se sont raccourcies et la taille des quartiers a diminué récemment, probablement en raison de l'augmentation de la mortalité et des perturbations dans les structures de la meute.

La population de loups Finlandaise est considérée comme étant en danger (Rassi et al. 2010) en raison de sa petite taille et du faible nombre d'individus reproducteurs. Les liens étroits supposés avec la population Russe de Carélie ont été pris en compte dans cette évaluation et cette population serait sinon considérée comme « en danger critique d'extinction ». Nos résultats soulignent la nécessité d'une évaluation génétique et d'un suivi de la population Finlandaise à l'avenir, car les changements détectés ont été relativement rapides et radicaux. Un flux génétique à partir de la population source en Russie serait hautement souhaitable pour la viabilité à long terme de la population Finlandaise. Une étude génétique plus détaillée sur une plus grande échelle géographique et en particulier au sein de la population Russe de loups donnerait une image beaucoup plus précise de l'état actuel de la population de loups d'Eurasie.