Structure génétique de la population de loups (*Canis lupus* L.) en Fennoscandie orientale dans des conditions de pression de chasse intensive, d'après l'analyse de l'ADNmt

ISSN 1062-3590, Biology Bulletin, 2023, Vol. 50, No. 5, pp. 1051–1063. © Pleiades Publishing, Inc., 2023.
Russian Text © The Author(s), 2023, published in Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya, 2023, No. 5, pp. 581–594.

ECOLOGY

Population Genetic Structure of the Wolf (*Canis lupus* L.) in Eastern Fennoscandia under Conditions of Intensive Hunting Pressure Based on mtDNA Analysis

K. F. Tirronen[a], *, A. S. Kuznetsova[a], and D. V. Panchenko[a]
[a] *Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*
**e-mail: konstantin.tirronen@gmail.com*
Received November 17, 2022; revised April 8, 2023; accepted April 10, 2023

Résumé
La chasse est une composante importante du facteur anthropogénique qui affecte les populations d'animaux sauvages. Dans ce travail, une analyse génétique de la région de contrôle de l'ADNmt I du loup de la République de Carélie et du territoire expérimental (district de Kondopozhskii) a été réalisée sur un intervalle de temps de **dix ans**. L'analyse des données sur la dynamique de la population du prédateur et de ses proies, les statistiques sur les prises de chasse, les changements dans la structure spatiale et temporelle et les caractéristiques génétiques ont permis de démontrer le degré d'influence humaine sur la population de loups dans l'est de la Fennoscandie. La diversité des haplotypes modernes du loup dans la région est faible (par rapport à la diversité générale typique de l'espèce). Au total, deux haplotypes répandus en Eurasie ont été identifiés ici, ce qui s'explique évidemment par l'histoire de l'espèce (étapes d'un fort déclin des effectifs).

INTRODUCTION

Pendant des siècles, les loups ont été activement exterminés ; en conséquence, ils ont disparu de la plupart des pays Européens. Au cours des dernières décennies, les populations de ces animaux ont commencé à se rétablir rapidement, en grande partie grâce aux changements dans la législation environnementale Européenne et à la perception générale des prédateurs par la société (Boitani et al., 2015). Au contraire, cette espèce n'était menacée par rien dans les vastes régions de Russie, bien que l'histoire soit inégale selon les régions.

Dans cet article, nous discuterons de la population de loups vivant en Fennoscandie orientale, qui a connu des périodes de fort déclin, de passage par le « goulot d'étranglement » et de destruction partielle au cours de son histoire (Aspi et al., 2009), ce qui signifie que la population de loups de Finlande était proche de l'extinction complète et ne s'est rétablie que dans les années 1990, et que les loups du nord-ouest de l'Union Soviétique au milieu du 20ème siècle ont également été exterminés de manière significative (Bibikov et al., 1985 ; Kojola et al., 2014). Les loups vivant en Finlande et dans la République de Carélie (RK) sont généralement considérés comme une seule et même population (Boitani, 2003). La

population de loups de Carélie elle-même (c'est-à-dire la population de l'espèce dans la région) est en fait un lien entre les loups vivant en Finlande et dans le nord-ouest de la Russie (Kojola et al., 2009 ; Jansson et al., 2012). Par conséquent, un lien avec la population de loups de Carélie est d'une importance capitale pour la population régionale de loups Finlandais. En même temps, sur la base d'un certain nombre d'études génétiques, Jansson (2013) affirme que les loups Finlandais et Caréliens ne forment plus actuellement une seule population panmictique et sont génétiquement différenciés. En outre, il convient de noter que la population de loups presque isolée de Scandinavie provient également d'une population autrefois unique de Fennoscandie et que des cas d'échanges **bidirectionnels** d'individus avec la population Finlandaise ont été confirmés génétiquement (Seddon et al., 2006 ; Smeds et al., 2021). Les loups de Carélie et de Finlande ont été étudiés de manière asymétrique. Ils présentent des modèles différents de dynamique de population et leur gestion est basée sur des approches complètement différentes. Selon l'UICN, le statut des loups sur le territoire de la Finlande est « en danger » depuis 2019. Cependant, sur la base du statut légal national (qui est controversé), l'espèce est identifiée comme une « espèce protégée » et une « espèce gibier » (Boitani et al., 2022). En Carélie, le loup est une espèce gibier ; de plus, le chasseur est récompensé pour son élimination.

La chasse au trophée est considérée comme un facteur sélectif, sélectif par rapport au phénotype ou au sexe des animaux ; pour cette raison, elle est devenue l'objet d'études scientifiques (Harris et al., 2002 ; Allendorf et Hard, 2009 ; etc.). Cependant, il n'est guère possible de parler d'une quelconque sélectivité en ce qui concerne le loup. En même temps, un changement dans la structure de la population, une perte de diversité génétique et une évolution résultant de la sélection (par exemple, un changement significatif dans les fréquences des parallèles dans la population, associé à un trait ou un autre, pour lesquels une sélection intensive se produit en raison de la chasse) ont été identifiés parmi les conséquences de la chasse (Harris et al., 2002 ; Allendorf et al., 2008). En ce qui concerne la population Finlandaise, le braconnage et la chasse légale ont été déterminés comme les principaux facteurs qui régulent la dynamique des populations modernes (Kaartinen et al., 2015 ; Suutarinen et Kojola, 2017). En Carélie, la chasse aux loups s'est intensifiée à plusieurs reprises ces dernières années (Danilov et al., 2020*a*).

Parmi les facteurs qui déterminent la dynamique de population d'un prédateur (en particulier dans les communautés naturelles), le rôle principal revient à la diversité, à l'état des populations et au niveau du nombre de ses proies. Dans la majeure partie de l'aire de répartition du loup, les ongulés sont les principales sources de nourriture de cet animal (Danilov et al., 1979 ; Filonov, 1989 ; Mech et Boitani, 2003). L'élan est la principale proie du loup dans le nord-ouest de la Russie et en Finlande (Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000 ; Danilov et al., 2020*a*).

L'objectif de cet article est d'analyser la structure de la population de loups en Carélie, qui est liée à la population Finlandaise correspondante, ainsi que dans le système des relations trophiques et sous l'influence du facteur anthropogénique (chasse). Dans cette discussion, nous nous appuierons principalement sur les matériaux collectés dans le territoire expérimental (district de Kondopozhski de RK). Sur la base d'une combinaison d'approches SIG, de données de surveillance des animaux (comptage des itinéraires hivernaux, WRA), de statistiques sur les prises de chasse et des résultats du séquençage de l'ADNmt, le degré de

l'effet de la chasse a été estimé et les conséquences possibles de son intensification pour la population ont été démontrées.

MATERIEL ET METHODES

Les données sur la dynamique du nombre de loups et d'élans sont présentées dans les archives du WRA du Laboratoire de Zoologie, Institut de Biologie, Centre de Recherche de Carélie, Académie des Sciences de Russie, pour la République de Carélie pour la période de 1965 à 2021 et séparément pour le district de Kondopozhski de la République de Carélie pour la période de 2001 à 2021. Les informations sur la proie des loups de 1965 à 2010 proviennent de la même recherche ; celles pour la période 2011-2021 ont été fournies par le Ministère des Ressources Naturelles et de l'Écologie de la République de Carélie (MNRE RK).

Dans le cadre de cette étude, les aspects de l'organisation spatiale des espèces sur ce territoire expérimental ont été pris en compte. L'étude de l'écologie spatiale du loup proprement dite n'entrant pas dans le cadre de cette étude, nous nous sommes limités à compiler une idée générale de la structure territoriale de la population de loups dans le district de Kondopozhskii de la RK. Ce travail a été réalisé pour analyser les changements dans la structure de la population des espèces du groupe territorial étudié sous l'influence de la chasse. Pour fixer les limites des parcelles familiales, nous avons utilisé un certain nombre de sources de données indépendantes : des informations provenant de l'inspecteur d'État du district, des chasseurs, des matériaux primaires de l'ARB et des actes relatifs aux proies animales. L'image globale a été formée à partir d'observations à long terme de meutes et de loups seuls et de leurs traces à différentes saisons de l'année, de réunions de nichées, de lieux de vocalisation de groupe, de l'emplacement des tanières, des itinéraires traditionnels des loups et de l'emplacement de leurs proies. Nous soulignons que nous n'avions pas pour objectif de caractériser l'organisation spatiale des groupes familiaux de loups, mais en même temps il était important de comprendre en général les limites des zones qu'ils occupent.

Au cours de la période d'étude, 111 échantillons (tissus musculaires, peaux) ont été prélevés sur des loups chassés légalement dans le district de Kondopozhskii de la RK entre 2012 et 2022, avec indication du sexe, de l'âge de l'animal, du nombre d'individus dans le groupe, de la méthode de chasse, de la date, des coordonnées géographiques et d'un certain nombre d'autres paramètres additionnels. Les échantillons obtenus ont été mis en corrélation avec les territoires des meutes selon les coordonnées du système GPS. Pour l'analyse génétique ultérieure, 60 échantillons de l'échantillon susmentionné ont été utilisés. En outre, nous avons utilisé 30 échantillons de loups provenant de l'ensemble du territoire de la République de Carélie. 90 échantillons au total ont donc été utilisés pour l'analyse de la région de contrôle I de l'ADNmt.

L'ADN a été isolé à partir du biomatériau à l'aide du kit Qiagene DNeasy Tissue (Qiagen) en suivant les instructions du fabricant.

…

RÉSULTATS

En caractérisant les indices dynamiques de la population de loups depuis le début du nouveau millénaire, on observe une tendance à la diminution de ses effectifs à la fois sur le territoire expérimental dans le district de Kondopozhski et en général dans la sous-zone de taïga moyenne de la Carélie (Fig. 1). Les modèles linéaires construits dans le programme R Studio pour décrire ces processus ont démontré une diminution significative du nombre d'espèces dans les deux territoires (Fig. 2).

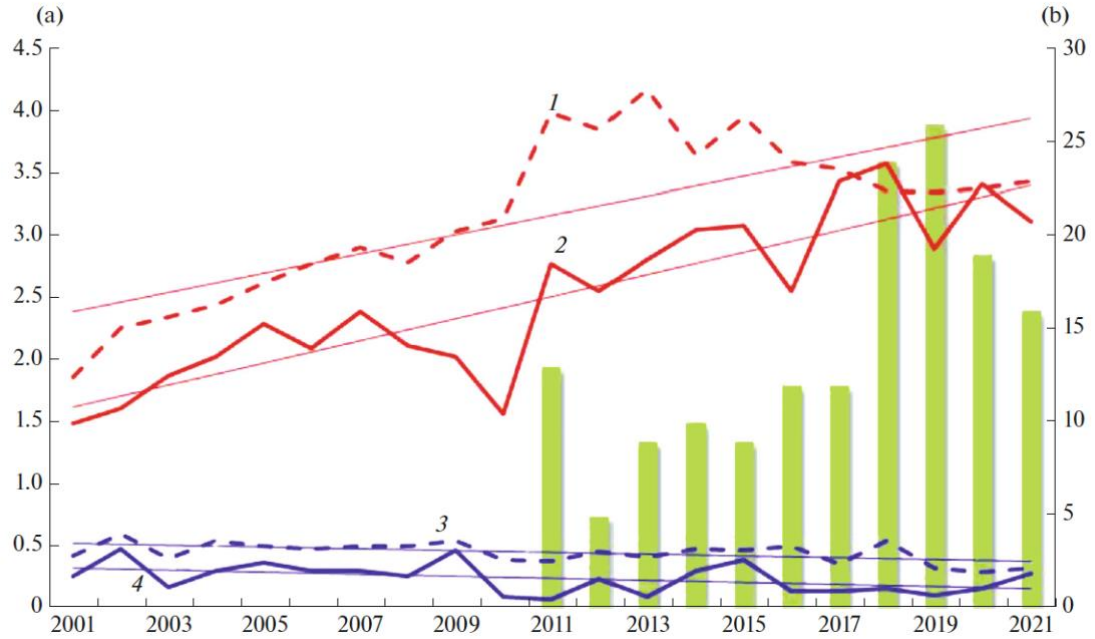

Fig. 1. Dynamique du nombre d'élans dans la sous-zone de la taïga moyenne en Carélie (1), dans le district de Kondopozhskii de RK (2), et du loup pour les mêmes territoires ((3) et (4), respectivement), ainsi que des loups chassés dans le district de Kondopozhskii de RK (colonnes vertes). En abscisse, années. En ordonnée : (**a**) nombre de traces d'élans et de loups par 10 km de route ; (**b**) nombre de loups capturés dans le district de Kondopozhskii de la RK, spécimen.

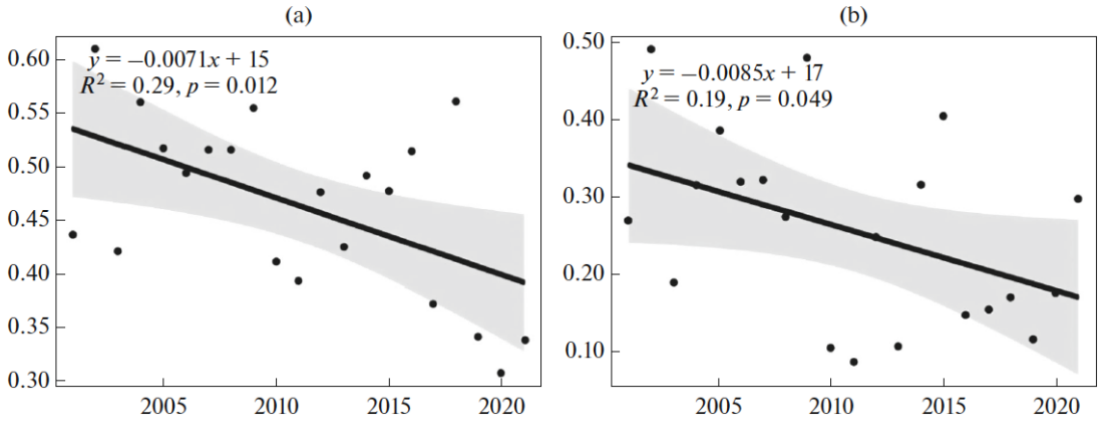

Fig. 2. Modèle décrivant la dynamique des effectifs de loups dans la sous-zone de la taïga moyenne (**a**) et dans le district de Kondopozhskii (**b**) en Carélie. En abscisse, les années. En ordonnée, le nombre de traces de loups par 10 km de route

En analysant la relation dans le système « prédateur-proie » en tenant compte du décalage temporel dans le territoire expérimental depuis les années 2000, aucune relation entre la dynamique du nombre d'espèces n'a été mise en évidence (r = -0,220 ; p = 0,337). Aucune corrélation significative entre l'évolution du nombre de prédateurs et de proies (r = 0,006 ; p = 0,985) ou de proies du loup et la dynamique du loup (r = 0,194 ; p = 0,559) et de l'élan (r = 0,456 ; p = 0,171) n'a été détectée sur le territoire étudié. De même, il n'y a pas de

corrélation significative entre la dynamique du nombre de loups et d'élans dans la sous-zone de taïga moyenne (r = -0,373 ; p = 0,104). Si l'on considère l'évolution de ces paramètres dans une plus large mesure sur le territoire de la région entière (la République de Carélie) et sur une plus longue période de temps, les résultats suivants ont été révélés (Fig. 3) :
(**1**) cohérence dans l'évolution du nombre de loups et d'élans de 1965 à 2000 (r = 0,707 ; p = 0,0001) ;
(**2**) aucune association entre les proies du loup et l'évolution de ses effectifs durant cette période (r = 0,245; p = 0,1727), ainsi que l'élan (r = -0,038 ; p = 0,8302), n'a été détectée ;
(**3**) absence de dépendance des changements dans la dynamique du nombre de prédateurs par rapport à celle des proies pour 2001-2021 (r = -0,286 ; p = 0,200) ;
(**4**) dans le même temps, une augmentation des proies du loup a un effet positif sur la dynamique de la population d'élans (r = 0,733 ; p = 0,001) et, évidemment, un effet négatif sur l'évolution du nombre de prédateurs eux-mêmes (r = -0,566 ; p = 0,011).

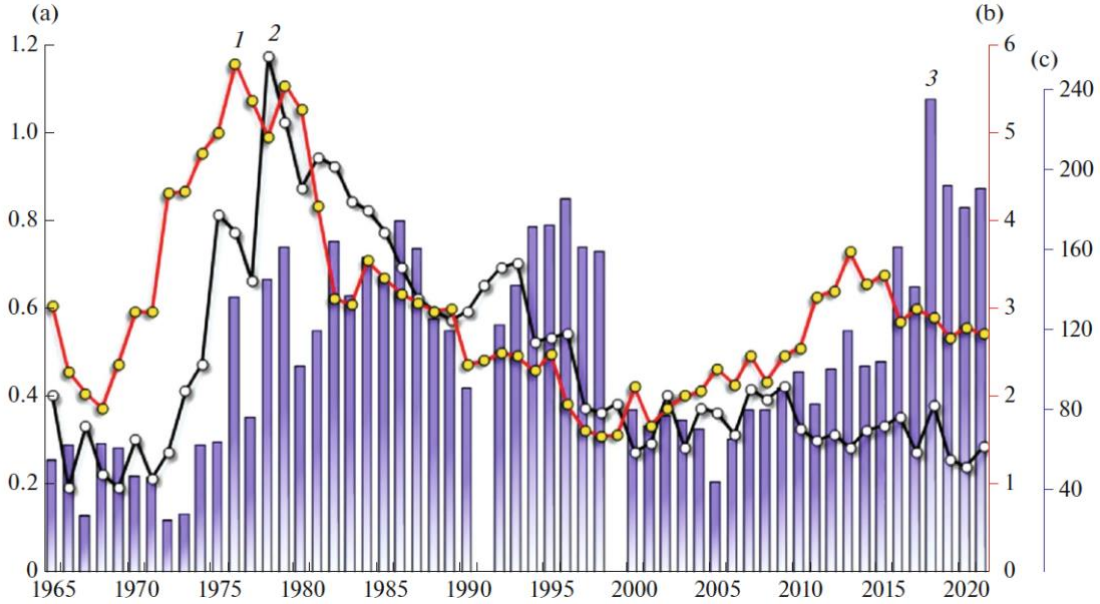

Fig. 3. Dynamique du nombre (1) d'élans et (2) de loups, ainsi que (3) de loups chassés en Carélie. En abscisse, les années ; en ordonnée, le nombre de traces (**a**) de loups et (**b**) d'élans par 10 km de route ; (**c**) le nombre de loups capturés en Carélie, spécimens

Nous avons également inclus les données sur la dynamique du lièvre de montagne en Carélie dans la matrice indiquée ci-dessus pour le calcul des corrélations. On constate que, pour la période 1965-2000, il existe une association significative dans le couple loup-lièvre (r = 0,607 ; p = 0,001), mais que, contrairement au couple loup-élans, elle se poursuit dans le cas du lièvre au cours du nouveau millénaire (r = 0,474 ; p = 0,034).

Les caractéristiques biogéographiques générales de la population de loups en Fennoscandie sont présentées dans la Figure 4a. L'isolement de la population Suédo-Norvégienne, une mosaïque prononcée de la population Finlandaise et une population de loups uniforme dans le sud et en Carélie centrale sont mis en évidence, tandis que le nord (y compris l'oblast de Mourmansk) est au contraire inégalement peuplé par le prédateur, la présence du loup y est irrégulière et ses effectifs sont faibles.

Les données sur les proies des loups, leurs régions familiales et les haplotypes d'ADNmt appartenant à différentes meutes sont indiquées sur la carte du district de Kondopozhskii (Fig. 4b). Sur le territoire du district, nous avons établi les zones de cinq meutes (Fig. 4b), mais cette information n'exclut pas la présence de territoires d'autres familles.

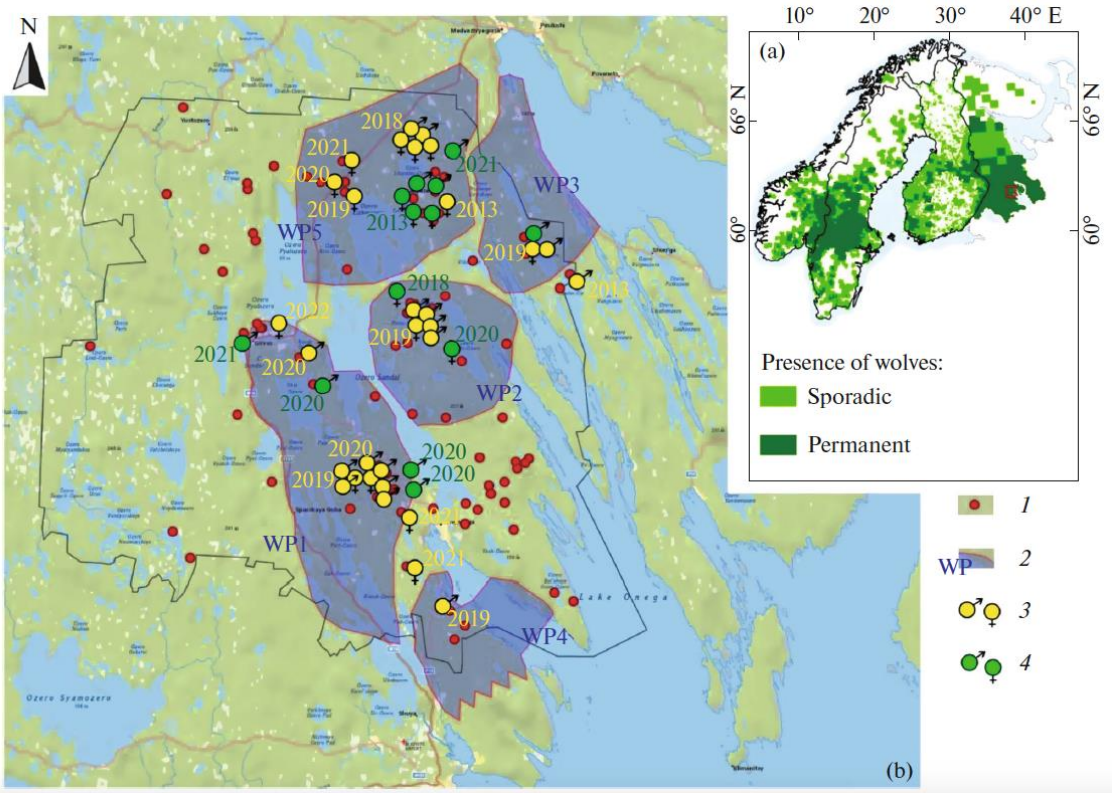

Fig. 4. Localisation de la région d'étude (rectangle rouge) et ici la distribution des loups en Fennoscandie selon Kaczensky et al, 2021, complétée par nos données pour la région de Kola-Karelian (**a**). Lieux de chasse au loup (*1*)*, polygones correspondant aux territoires occupés par différentes meutes (*2*), individus avec indication du sexe, de la date de chasse et de la couleur de l'haplotype ADNmt OP503597 (*3*)** et OP503598 (*4*), sur le territoire du district municipal de Kondopozhskii (**b**). * Le point sur la carte coïncide dans plusieurs cas pour des animaux capturés au même endroit ; ** les individus de la meute sont regroupés

Les résultats de l'estimation de la diversité génétique sont présentés dans le Tableau 1. L'échantillon obtenu est divisé en deux groupes : (**1**) le district de Kondopozhskii de la RK (n = 60) ; (**2**) la République de Carélie (n = 32, y compris deux échantillons du territoire du district de Kondopozhski). Au total, trois haplotypes ont été obtenus : deux appartenaient à des loups et un à un chien. Les séquences nucléotidiques obtenues pour les loups ont été déposées dans la base de données internationale GenBank sous les numéros d'accès OP503597 et OP503598. La comparaison avec les données de GenBank a permis d'établir que **l'haplotype n° 1** (OP503597) a été précédemment observé chez des loups de Russie, en particulier des montagnes de l'Oural, ainsi qu'en Lettonie, en Finlande et en Suède. **L'haplotype n° 2** (OP503598) correspond complètement aux séquences nucléotidiques homologues du segment de la région de contrôle I de l'ADNmt chez les loups de Russie, de Lettonie, d'Estonie, de Pologne, de Biélorussie, d'Ukraine, de Suède, de Norvège et de Finlande (Ellegren et al., 1996 ; Vilà et al., 1999 ; Randi et al., 2000 ; Valière et al., 2003 ; Flagstad et al., 2003 ; Leonard et al., 2005 ; Bjornerfeldt et al., 2006 ; Weckworth et al., 2010 ; Pilot et al., 2010 ; Hindrikson et al., 2012). La part de l'haplotype n° 1 dans l'échantillon étudié est de 67%.

Tableau 1. Paramètres de diversité génétique du fragment de la région de contrôle de l'ADNmt des échantillons de loups étudiés

Location, period	*n*	*H*	Hd	P	S
Karelia, 2011–2022	32	3*	0.546 ± 0.036	0.00719 ± 0.00053	8
Kondopozhskii district of the RK, 2011–2022	60	2	0.440 ± 0.045	0.00564 ± 0.00058	5

n, taille de l'échantillon ; *H*, nombre d'haplotypes ; Hd, diversité des haplotypes ; P, diversité des nucléotides ; S, nombre de sites polymorphes.* Pour une explication, voir la Figure 6

L'analyse phylogénétique a porté sur 31 séquences de la région de contrôle de l'ADNmt d'une longueur de 308 pb ; parmi elles, deux haplotypes ont été obtenus dans le cadre de notre travail, 28 à partir de Gen-Bank, et une séquence nucléotidique de chacal (OL323053) était un « groupe externe » (Rykov et al., 2022) (Fig. 5, Tableau 2).

Les haplotypes que nous avons relevés sont répartis assez uniformément sur le territoire de la Carélie ; toutefois, l'haplotype no. 1 est plus largement réparti et plus au nord (Fig. 6). 1 est plus largement réparti et plus au nord (Fig. 6).

Tableau 2. Haplotypes du fragment de la région de contrôle de l'ADNmt chez le loup (*Canis lupus* L.) utilisés pour construire l'arbre phylogénétique (Fig. 5)

Haplotype	GenBank accession number		Haplotype localization
	Pilot et al., 2010	Randi et al., 2000	
W1	FJ978005	AF115692, AF115693	Poland, Latvia, Estonia, Belarus, Ukraine, Russia, Sweden, Norway, Finland
W2	FJ978007		Poland, Lithuania, Latvia, Belarus, Ukraine, Russia
W3	FJ978009		Poland, Latvia, Belarus, Ukraine, Russia, Bulgaria, Saudi Arabia
W4	FJ978010	AF115690	Belarus, Ukraine, Russia, Sweden, Romania, Bulgaria, Greece
W5	FJ978011	AF115698	Latvia, Russia, Finland, Sweden
W6	FJ978013	AF115701	Poland, Belarus, Ukraine, Russia, Bulgaria, Greece
W7	FJ978015		Belarus, Ukraine, Russia, Saudi Arabia, China
W8	FJ978017		Russia, Sweden, Norway, Finland
W9	FJ978018		Latvia, Russia, Sweden
W10	FJ978019	AF115694, AF115695	Poland, Russia, Croatia, Bulgaria, Greece, Turkey, Spain, Portugal
W11	FJ978021		Belarus, Ukraine, Slovakia, Bulgaria
W12	FJ978022		Belarus, Russia
W13	FJ978023	AF115691	Bulgaria, Greece, Yugoslavia
W14	FJ978025		Poland, Slovakia, Romania, Bulgaria, Greece
W15	FJ978026		Ukraine
W16	FJ978027	AF115687, AF115688	Bulgaria
W17	FJ978029		Bulgaria, Greece
W18	FJ978030		Ukraine
W19	FJ978031		Poland, Bulgaria, Turkey
W20	FJ978033		Turkey
W21	FJ978034		Russia
W22	FJ978035	AF115699	Italy, Switzerland, France
W23		AF115689	Croatia
W24		AF115703	Spain, Portugal
W25		AF115702	Spain
W27		AF115700	Bulgaria
W28		AF115697	Israel
W29		AF115696	Israel

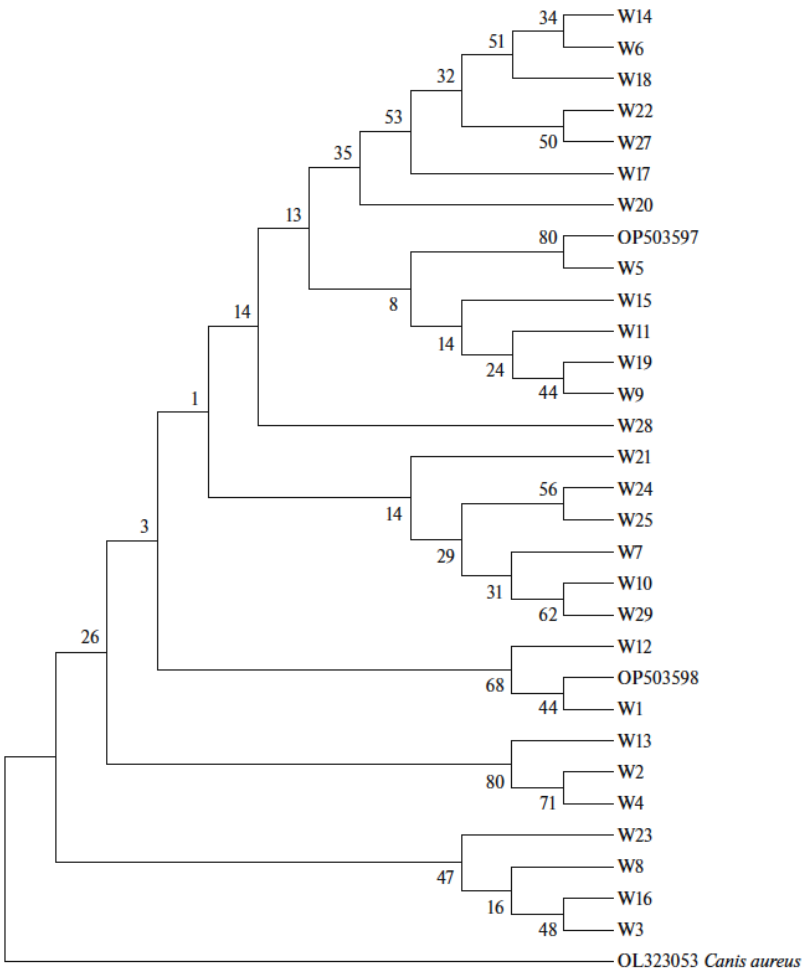

Fig. 5. Arbre phylogénétique de la région de contrôle de l'ADNmt du loup construit par la méthode du plus proche voisin

Lors de l'analyse du matériel sur la chasse aux loups et la diversité des haplotypes de la région de contrôle de l'ADNmt I dans la région étudiée, les particularités de l'organisation de la structure spatiale et temporelle de la population ont été notées. Le territoire de la meute WP5 est illustré dans la Fig. 4. Ici, six loups ont été tués, dont cinq avec l'haplotype n°2 et un avec l'haplotype n°1, pendant un mois en 2013 autour du village de Kyappesel'ga. Ils appartenaient probablement à une même meute, mais nous ne connaissons pas avec certitude le degré de parenté entre ces animaux. En raison de la pression constante de la chasse, la nouvelle meute ne s'est formée qu'en 2018 et a été retirée. Cette famille se composait de six individus (trois mâles et trois femelles) qui présentaient des particularités de couleur (une teinte rougeâtre prononcée). Les animaux étaient semi-synanthropes et se nourrissaient des déchets d'une ferme d'élevage de truites, ce qui explique probablement les particularités de la couleur des animaux. Cinq membres de cette meute présentaient l'haplotype n° 1 ; aucun biomatériau n'a été obtenu d'un individu. Plus tard et jusqu'à présent, des individus isolés présentant des variations des deux haplotypes mentionnés (mais avec une prédominance de l'haplotype n°1) ont été obtenus sur ce territoire. La famille de loups sur le territoire du WP2 a été retirée en 2019, et tous les individus présentaient l'haplotype n°1 ; par la suite, des individus avec l'haplotype n°2 ont été obtenus ici. À l'automne 2019, une meute de huit loups vivait sur le territoire du WP1 ; parmi eux, deux mâles (âge 2+ et 3+) ont été abattus en décembre de la même année. Les six animaux restants se sont rendus dans la réserve naturelle de Kivach, située complètement à l'intérieur du territoire du WP1. Cependant, ces loups ont quitté la réserve naturelle de Kivach en février 2020 et ont été abattus, y compris un mâle mature et

une femelle de cinq ans. Les huit membres de cette meute présentaient l'haplotype n°1. A l'automne 2020, des animaux individuels avec les haplotypes n°1 et n°2 ont déjà commencé à être capturés à la périphérie du territoire du WP1. Le seul groupe mixte de loups noté dans les documents d'accompagnement pour la chasse en tant que meute composée de trois individus avec les haplotypes n°1 (deux individus) et n°2 (un individu) a été capturé sur le territoire de WP3 en 2019. La région de la meute WP4 (Fig. 4) sur le côté sud-est est représentée avec un bord déchiqueté, car nous ne savons pas où le territoire de cette famille se termine. Nous ne nous arrêterons pas à la discussion sur cette meute, car seuls trois loups uniques y ont été capturés au cours de différentes années.

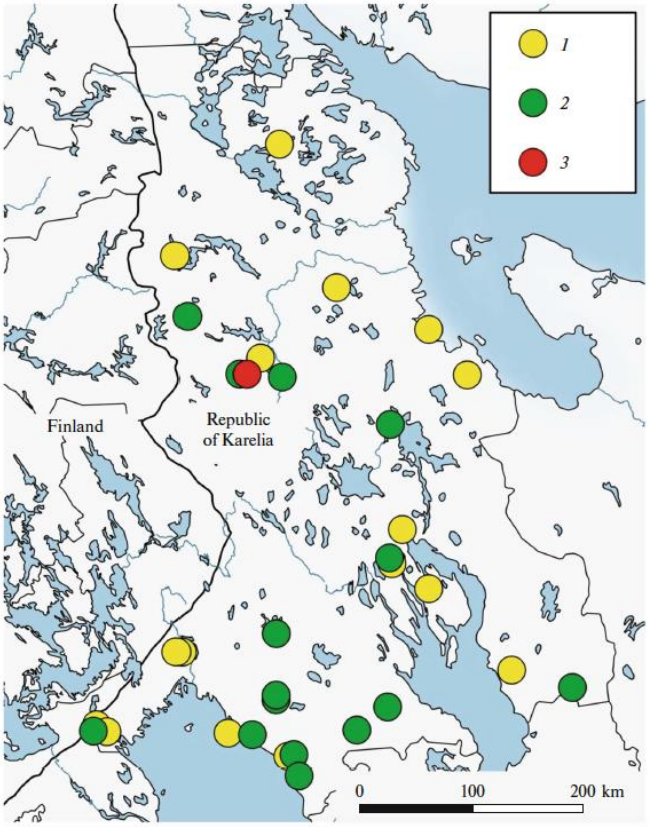

Fig. 6. Distribution des haplotypes de la région de contrôle de l'ADNmt du loup sur le territoire de la Carélie : (**1**) haplotype n°1 OP503597 ; (**2**) haplotype n°2 OP503598 ; (**3**) « hybride », haplotype du chien *Canis familiaris* L.

DISCUSSION

L'histoire des loups de Fennoscandie est un peu différente de tout ce qui s'est passé avec les grands prédateurs en Europe occidentale. En Scandinavie (Suède et Norvège), les loups ont cessé d'exister au milieu du 20ème siècle (Wabakken et al., 2001), et même avant (vers les années 1920), ces prédateurs avaient presque disparu du territoire de la Finlande (Pulliainen, 1980). Dans la première moitié du 20ème siècle, les loups étaient extrêmement rares en Carélie Russe (surtout dans sa partie nord), et l'augmentation ultérieure de sa population a coïncidé avec le développement intensif de la sylviculture dans la république et l'augmentation du nombre d'élans (Danilov et al., 2020*a*). Réapparue au début des années 1980, la population Scandinave de loups reste largement isolée à ce jour (Smeds et al., 2021). En ce qui concerne la population Finlandaise, on considère qu'elle reflète les fluctuations de la population Carélienne (Russe) à tous les stades de son développement jusqu'au début du nouveau millénaire (Aspi et al., 2006).

Depuis 2005, le nombre de loups tués chaque année a plus que quintuplé, passant de 40 à 236 en 2018 (selon les documents de l'examen environnemental d'État des limites imposées aux animaux chassés par le ministère des ressources naturelles et de l'écologie de la République de Corée). Il n'y a pas de chasse illégale au loup dans la région. Des permis de chasse sont disponibles et une prime est versée pour le loup chassé. En outre, depuis 2018, les chasseurs ont la possibilité d'obtenir un permis supplémentaire pour la chasse à l'élan en vue de l'extermination des loups, ce qui est devenu un autre élément déclencheur de l'intensification de ce processus (Fig. 3). L'intensification de la chasse n'a pas tardé à affecter le nombre de loups. Tout ceci se produit dans le contexte d'une dépression à long terme du nombre de lièvres de montagne, qui a commencé à la fin des années 1980. Selon certains chercheurs (Danilov et al., 1979 ; Rukovsky, 1985 ; etc…), le niveau des effectifs de lièvres peut être critique pour la survie des portées de loups. Progressivement vers le 21ème siècle, les facteurs naturels (en particulier la dynamique de la population) de la principale proie (l'élan) cessent d'être prépondérants et l'activité humaine sous forme de chasse passe au premier plan. Le déclin des effectifs est une conséquence directe de la chasse aux loups. Par la suite, une sorte d'effet en cascade (affectant de nombreux aspects de la structure de la population) est probablement déclenché. L'extermination fréquente des meutes ou la perte régulière de leurs membres entraîne une rupture de la structure sociale, une **rotation** des individus reproducteurs, un changement de l'état physiologique des animaux, une diminution du succès de la reproduction et de la survie des jeunes animaux, la consanguinité et l'hybridation (Ryabov, 1973 ; Jędrzejewska et al., 1996 ; Grewal et al., 2004 ; Brainerd et al., 2008 ; Bryan et al., 2015 ; etc…). Cependant, dans un cas particulier, la chasse active peut contribuer à l'augmentation de la diversité génétique, mais sous la condition d'un afflux intensif d'individus provenant d'autres territoires (Jędrzejewski et al., 2005).Toutefois, la perte de gènes uniques et un appauvrissement général du pool génétique sont le résultat d'un prélèvement excessif d'animaux, comme cela a été démontré avec l'exemple d'une population de loups Scandinaves partiellement isolée (Kardos et al., 2018 ; Smeds et al., 2021).

En l'absence d'indices démographiques, il est difficile de juger de la part des individus abattus ou de leur « poids spécifique » dans la population pendant la chasse ; nous ne pouvons qu'essayer de le faire approximativement. Dans le cas du pronostic le plus « optimiste » pour la population considérée, basé sur les données fournies par P.I. Danilov (2005) pour la Carélie, le prélèvement par la chasse correspondra aux indices de reproduction de la population après la mortalité naturelle des jeunes de moins d'un an au début de la période hivernale, même si le sex-ratio est proche de 1 : 1 et que jusqu'à 70% de toutes les femelles sont impliquées dans la reproduction. Ainsi, la reconstitution n'est possible que par un afflux d'individus de l'extérieur, ce qui (d'après l'évolution des effectifs) ne se produit pas dans des proportions suffisantes (Fig. 2, 3).

Dans le présent travail, nous avons utilisé l'analyse de l'ADNmt, qui est un outil pour diverses constructions phylogénétiques et études phylogéographiques, rarement utilisé pour étudier les événements modernes. Cependant, dans notre raisonnement, nous sommes passés d'une image générale de la diversité haplotypique de la région à la compréhension des mécanismes de sa transformation à travers l'analyse des transformations modernes des populations locales. Au cours de la période d'observation, nous avons pu identifier plusieurs aires familiales de loups sur le territoire étudié et retracer le devenir des meutes qui y vivaient. Notre analyse génétique a démontré qu'en général, le pool d'haplotypes d'ADNmt des loups

de Carélie (Fig. 6) et de la région étudiée (Fig. 4b) n'est pas unique et n'est représenté que par deux variantes communes en Eurasie (Fig. 5). Sur la base de ces conditions, on a supposé que la nature de la dynamique de la diversité des haplotypes résultant de la chasse consistait en un « brassage » de deux variantes disponibles. Pour les trois régions de meutes WP1, WP2 et WP5, les informations étaient les plus détaillées. Trois meutes habitant ces territoires étaient entièrement composées d'individus « porteurs » de l'haplotype n° 1 (Fig. 4b). Cela indique en faveur de la parenté de leurs membres comme résultat du type maternel de l'héritage de l'ADNmt, mais les mâles fondateurs de ces meutes ne différaient pas non plus par leurs haplotypes. Dans le cas d'une structure de population perturbée, des individus d'âge, de statut social et même de relations étroites différents peuvent participer à la reproduction (Danilov et al., 1985 ; Ballard et al., 1987 ; Mech, 1999 ; Fuller et al., 2003 ; Yudin, 2013). Cependant, cette réaction forcée a aussi ses limites biologiquement déterminées ; l'observation des loups sur l'île Royale, lorsqu'une petite population isolée à un certain moment de son existence est incapable de surmonter un complexe de limitations intraspécifiques et de conséquences causées par la dépression de la consanguinité, en est un exemple frappant (Hedrick et al., 2019). Si l'on considère notre exemple, il est possible que la structure observée soit le résultat de la formation de familles par des individus étroitement liés (tous ont un seul haplotype, malgré le fait que deux haplotypes sont communs dans la région) dans des conditions de persécution constante et, par conséquent, de stress animal. Dans ce sens, l'histoire des loups de la famille WP5 est intéressante (Fig. 4b). Au tout début de nos observations en 2013, six animaux ont été abattus ici un par un, dont cinq avec l'haplotype n°2, et un avec l'haplotype n°1 ; nous avons tendance à penser que l'haplotype n°2 est le plus important ; nous avons tendance à penser qu'ils provenaient de la même meute. L'histoire de ce groupe a été interrompue, et par la suite une meute avec l'haplotype n° 1 s'est installée ici, mais elle a également mis fin à son existence en 2018. Ainsi, toutes les lignes génétiques inhérentes à des familles spécifiques ont été complètement effacées, et si cela se produit avant la dispersion des jeunes, alors ces transformations sont déjà irréversibles. L'ampleur de l'intervention dans les processus génétiques naturels du loup en République de Carélie devient évidente dans le contexte du niveau total de chasse actuellement enregistré pour cette espèce (Fig. 3).

L'hybridation interspécifique est le mécanisme suivant qui est activé dans des conditions de pénurie sévère d'individus de leur propre espèce. Au moins un des échantillons que nous avons étudiés dans l'échantillon relativement petit du territoire de la Carélie (n = 32) appartenait à un hybride loup-chien (Fig. 6). Le type maternel de l'héritage de l'ADNmt suggère que le chien était une (pro)mère de l'hybride. L'asymétrie sexuelle est typique de l'hybridation entre les loups et les chiens, et la variante décrite de croisement interspécifique est rare ; la louve, laissée seule, prend plus souvent un chien pour elle en tant que couple (Hindrikson et al., 2012). Cet échantillon a été prélevé dans le nord de la Carélie, où la densité de population est plus faible et la distribution des meutes de loups est mosaïque (Danilov, 2005). La combinaison des conditions d'une population très clairsemée de l'espèce et d'une chasse intensive était apparemment suffisante pour l'apparition d'un hybride d'origine rare. En conséquence, la chasse aléatoire entraîne une « contamination » du génome de l'espèce sauvage, ce qui soulève des questions juridiques sur l'état de la population et les perspectives de son existence « légale » ultérieure. Ces questions font l'objet d'un large débat en Europe ; en pratique, il existe une règle d'abattage immédiat d'un hybride dans la nature en

Scandinavie, qui soutient la « pureté » génétique de la population malgré une consanguinité intense (Liberg et al., 2012 ; Smeds et al., 2021).

D'un point de vue **biogéographique**, la faune des mammifères de Carélie appartient à la Fennoscandie orientale et relie fonctionnellement la Fennoscandie à l'Europe au nord de la Russie et plus à l'est ; en outre, elle est réalisée dans une certaine mesure par l'exploitation de trois corridors écologiques (Linden et al., 2000 ; Kurkhinen et al., 2006). Un certain nombre d'espèces animales sauvages de Finlande se sont rétablies et existent grâce au « don » de populations du territoire de la Carélie. Cette affirmation est vraie pour des animaux tels que le renne sauvage des forêts (Danilov et al., 2020*b*), le carcajou (Danilov et Tirronen, 2010) ou le loup (Pulliainen, 1980). De son côté, la population de loups de Scandinavie se caractérise par une origine commune avec la population Finno-Russe qui, d'après les résultats du séquençage du génome entier, est combinée en un seul groupe (Smeds et al., 2021). En même temps, des stratégies de gestion complètement différentes sont réalisées en relation avec deux sous-unités territoriales d'une population géographiquement et génétiquement unifiée de loups Finno-Karéliens. La chasse au loup en Finlande et en Scandinavie est un processus complexe de négociation et de recherche d'un compromis entre de nombreuses parties intéressées et les directives Européennes relatives aux grands prédateurs. En général, la chasse est limitée et la gestion est plus orientée vers la protection, bien que le braconnage sous forme de protestation sociale soit alarmé (Suutarinen et Kojola, 2018 ; Liberg et al., 2020). Les différences fondamentales dans les approches de la gestion des populations de loups dans les deux pays affectent les tendances du nombre d'espèces. Dans le nouveau millénaire, elles s'opposent (Aspi et al., 2009 ; Suutarinen et Kojola, 2017). En outre, il existe également des différences dans la structure génétique de la population de loups dans deux pays. Par exemple, Jansson et al. (2012) indiquent une diminution du flux génétique de la Russie vers la Finlande alors que le nombre d'espèces augmente dans ce dernier pays. Cela peut s'expliquer par la « saturation » et la stabilisation de la structure familiale de la population de loups sur ce territoire. E. Randi note qu'un flux génétique très limité est probablement typique des populations démographiquement stables (Randi, 2011). Il est évident que les processus typiques d'une population naturelle se produisent dans un tel système en dehors de la période **d'expansion**. En outre, une estimation de la direction des flux migratoires récents a montré qu'ils vont de la Finlande vers la Russie dans une plus large mesure que l'inverse (Aspi et al., 2009). En l'absence d'autres sources d'échange de matériel génétique, les populations Finlandaises et Scandinaves sont vulnérables et ont cruellement besoin d'un lien avec une population « mère » (Russe) et d'un échange intensif de migrants pour maintenir leur viabilité et atténuer les effets de l'isolement (Jansson, 2013 ; Laikre et al., 2016). Cependant, la situation s'est inversée au stade actuel (la population de loups Finlandaise joue désormais le rôle de donneur).

La diversité des haplotypes de la région de contrôle de l'ADNmt chez les loups Finlandais est présentée dans l'article d'E. Randi et al. (2000), et les séquences qu'ils ont découvertes ont été téléchargées dans GenBank (AF115692, AF115693, AF115698). Après l'alignement des fragments par longueur, ils coïncident complètement avec deux haplotypes obtenus dans notre travail (OP503597, OP503598). Une analyse rétrospective de la dynamique du polymorphisme des haplotypes de l'ADNmt chez les loups au cours du siècle dernier en Finlande a démontré qu'il y avait huit haplotypes au total, dont cinq ont déjà été perdus dans la population moderne (Jansson, 2013). A ce jour, 57 haplotypes ont été relevés pour le loup

d'Eurasie, dont 41 sont uniques pour le territoire de la Russie (Nechaeva et al., 2022). Les auteurs de cette étude suggèrent que les loups des forêts et des zones forestières et steppiques de Russie constituent un noyau du pool génétique de l'espèce dans le Paléarctique. Ainsi, la structure génétique de l'ADNmt du loup dans la région étudiée semble appauvrie dans le contexte d'une diversité prononcée (nous notons que cette étude ne couvre pas l'ensemble de la région). L'explication la plus évidente est l'histoire de l'espèce, les étapes d'un fort déclin des effectifs et l'effet « goulot d'étranglement ».