

Le suivi génétique des loups gris en Lettonie montre les conséquences négatives de la chasse sur la reproduction et la société



biology



Article

Genetic Monitoring of Grey Wolves in Latvia Shows Adverse Reproductive and Social Consequences of Hunting

Agrita Žunna , Dainis Edgars Ruņģis , Jānis Ozoliņš , Alda Stepanova and Gundega DoneLatvian State Forest Research Institute Silava, Rīgas Str. 111, LV-2169 Salaspils, Latvia;
dainis.rungis@silava.lv (D.E.R.)

* Correspondence: agrita.zunna@silava.lv

Biology 2023, 12, 1255. <https://doi.org/10.3390/biology12091255><https://www.mdpi.com/journal/biology>

Résumé

De nos jours, les méthodes de recherche génétique jouent un rôle important dans les études sur les populations animales. Depuis 2009, le matériel génétique des spécimens de loups Lettons obtenus par la chasse a été systématiquement collecté. Cette étude, qui s'étend jusqu'en 2021, examine les conséquences de la chasse au loup réglementée sur les métriques génétiques des populations, la dynamique des liens de parenté et l'organisation sociale. Nous avons utilisé 16 microsatellites autosomiques pour étudier les relations entre les frères et sœurs et les paires parent-descendant. Notre analyse a porté sur l'hétérozygotie attendue et observée, les coefficients de consanguinité, la diversité allélique, la distance et la différenciation génétiques, la parenté moyenne par paire et le nombre de migrants par génération. La population de loups de Lettonie a fait preuve d'une diversité génétique robuste avec une consanguinité minimale, en maintenant une diversité allélique stable et une hétérozygotie élevée au fil du temps, et elle n'est pas fragmentée. Nos résultats révèlent la persistance de structures de meutes de loups conventionnelles et de groupes de parenté durables. Cependant, l'étude souligne également les effets négatifs de l'intensification de la pression de chasse, qui entraîne la perte de reproducteurs, la désorganisation des meutes, le déplacement des territoires et la dispersion prématurée des jeunes loups.

1. INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, l'utilisation des méthodes de génétique moléculaire s'est répandue dans les études sur les espèces animales et dans la résolution des problèmes de conservation [1, 2]. La collecte et l'analyse du matériel génétique sont des procédures standard dans de nombreux programmes de surveillance des grands carnivores. Dans la recherche sur le loup, les méthodes génétiques sont utilisées pour évaluer la distribution des populations, les effectifs, la taille des meutes et leurs territoires [3, 4], pour caractériser les habitudes de dispersion [5-8], pour détecter la reproduction [4, 9], pour reconnaître les individus et déterminer la structure de la parenté [9-13], pour étudier les paramètres génétiques des populations, les questions phylogénétiques et systématiques [10, 14, 15], et pour détecter l'hybridation entre les différentes espèces [16-18]. Le loup gris étant une espèce protégée dans de nombreux pays, le matériel génétique est principalement obtenu de manière non invasive [1, 3, 6, 15, 19, 20], et moins souvent à partir d'animaux chassés légalement ou

illégalement ou tués accidentellement [3, 12, 21-23]. Les informations obtenues à partir des analyses génétiques sont importantes pour les décisions de gestion concernant les populations de petite taille, menacées et isolées, afin d'assurer leur survie [21, 24]. Elles sont également pertinentes pour les populations exploitées, où ces recherches peuvent fournir des informations sur les effets de la chasse sur la structure génétique et sociale des populations [11, 12]. En Lettonie, des échantillons d'ADN de loups chassés ont été utilisés pour des études sur la diversité génétique de la population, les processus phylogénétiques et l'hybridation avec les chiens [17, 18, 25-27].

En Lettonie, le loup est une espèce spécialement protégée dont l'utilisation est limitée. Avant l'adhésion de la Lettonie à l'Union Européenne et la mise en œuvre de la directive Habitats 92/43/CEE du Conseil de l'Europe, les loups étaient chassés sans aucune restriction et, au début des années 2000, le nombre de prédateurs a considérablement diminué. En 2000, le développement du premier plan de conservation des espèces de loups a commencé en Lettonie [28], et depuis 2004, un quota annuel a été fixé et une saison de chasse au loup a été établie. Après l'introduction de restrictions, le nombre de loups dans la population a progressivement augmenté [29, 30]. Le but de la protection et de la gestion de l'espèce en Lettonie, selon le plan de conservation actuel, est de préserver l'état de conservation favorable de la population de loups gris pour une période illimitée et de promouvoir le maintien de cet état [29]. L'un des objectifs de la conservation des espèces est d'assurer la diversité biologique, ce qui inclut également le maintien de paramètres génétiques favorables et de la structure sociale des populations. Selon les critères de l'Union internationale pour la conservation de la nature, la population de loups de Lettonie est considérée comme « moins préoccupante » [31], mais elle est soumise à une pression de chasse relativement élevée [29, 30], et des hybridations périodiques entre loups et chiens ont également été détectées [17, 18]. La pression de chasse exercée sur la population de loups de Lettonie est plus élevée que celle exercée sur les populations de loups d'Estonie et de Lituanie [32, 33], mais un contrôle similaire de la population est mis en œuvre dans le pays voisin, la Biélorussie [34]. **Le prélèvement intensif de loups peut être numériquement durable car les populations de loups peuvent supporter une mortalité par chasse relativement élevée (29-60%) sans diminution du nombre d'animaux [35-38], en particulier si l'impact de la chasse est atténué par l'immigration d'individus provenant de populations voisines et/ou par des conditions d'alimentation abondantes qui favorisent une reproduction élevée [36]. Cependant, une pression de chasse élevée peut encore avoir un impact négatif sur les structures démographiques, sociales et génétiques de la population [11, 12, 39, 40].**

Les loups vivent le plus souvent en meutes composées **d'animaux apparentés** - un couple d'animaux reproducteurs et leur progéniture [41, 42]. On considère que la vie sociale en famille ou en groupe améliore l'adaptation des individus pour plusieurs espèces animales, en augmentant la chasse, la défense du territoire et le succès de la reproduction, en favorisant la survie de la progéniture, en aidant à résoudre les conflits, et que le **comportement altruiste** est également plus souvent observé chez les individus apparentés [43-45]. **La mortalité causée par l'homme peut entraîner le renouvellement des reproducteurs, la dissolution de la meute, l'abandon du territoire de la meute ou la réduction de sa taille [46-48], ainsi que la consanguinité entre les membres de la meute ou l'hybridation avec d'autres espèces [11, 24, 49]. Une réduction du degré de parenté au sein des meutes est également signalée [50]. Les meutes et leur stabilité sont l'unité de base de la population de loups, et leur conservation**

doit être prise en compte lors de la planification des mesures de gestion de la population de loups. La perturbation des meutes de loups, par exemple par la chasse, affecte à la fois la structure sociale et génétique de la population. Les changements dans la structure sociale des populations de loups peuvent avoir des conséquences négatives sur les paramètres démographiques de la population et conduire à des changements dans le comportement des animaux, les habitudes de chasse, de reproduction et de dispersion, et le flux génétique entre les meutes, ce qui peut ensuite conduire à des changements dans la structure génétique d'une population [3, 12, 24, 37, 47, 51]. Par la suite, les changements dans la structure génétique peuvent contribuer à des changements dans les paramètres de diversité génétique de la population, à une augmentation du degré de consanguinité et à une diminution associée de l'adaptabilité et des adaptations évolutives des individus et de l'ensemble de la population [2, 3, 21, 50, 52]. La consanguinité et une faible diversité génétique peuvent réduire le succès de la reproduction, augmenter la mortalité, favoriser l'expression d'allèles délétères, accroître la sensibilité à divers parasites et agents pathogènes et réduire la capacité d'adaptation de l'espèce à de nouvelles maladies, toxines, conditions environnementales et au changement climatique [2, 21, 40, 53]. Ces effets peuvent sembler mineurs au départ, mais sur une période plus longue, ils peuvent avoir des conséquences graves affectant l'existence durable des populations et la conservation de l'espèce [53]. Chez les espèces vivant en groupes sociaux avec des possibilités de reproduction limitées, la chasse peut avoir des effets complexes sur les structures sociales et génétiques d'une population [49, 54]. La chasse peut réduire la diversité génétique d'une population en réduisant les échanges d'individus entre les populations ou leurs unités ou, dans certains cas, elle peut augmenter la diversité génétique en provoquant une instabilité sociale, des taux de dispersion plus élevés et l'immigration d'individus provenant de populations voisines. Par conséquent, pour assurer la conservation réussie de l'espèce, il est nécessaire d'évaluer l'impact de la chasse sur divers paramètres caractérisant l'état de la population, y compris la structure sociale et génétique des populations [12, 55]. Une connaissance aussi complète que possible de l'état des populations de loups est nécessaire, y compris les processus qui s'y déroulent et l'impact des activités humaines. Les données de suivi génétique devraient être prises en compte dans la gestion des espèces chassées [10, 52, 56], car elles peuvent parfois révéler que l'état de la population n'est pas aussi favorable que les données de recensement et de distribution le suggèrent [57].

L'objectif de cette étude est de décrire plusieurs caractéristiques génétiques et la structure de parenté de la population de loups dont l'exploitation est restreinte en Lettonie et d'évaluer l'effet des pratiques de chasse actuelles sur les paramètres génétiques, la structure sociale et territoriale et les possibilités de conservation durable de la population.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Zone d'étude et prélèvement de loups en Lettonie

Le matériel et les données de cette étude ont été collectés sur l'ensemble du territoire de la Lettonie, qui occupe 64,6 milliers de km² le long de la côte orientale de la mer Baltique. Les loups sont répartis et chassés dans l'ensemble du pays, à l'exception du territoire autour de la capitale Riga. Environ 50% de la région est couverte de forêts boréales mixtes. Une saison de chasse allant du 15 juillet au 31 mars et un quota de chasse annuel ont été introduits en Lettonie en 2004. Le quota est fixé annuellement pour l'ensemble du pays. Il a augmenté depuis 2004 et se situait autour de **270-300 animaux** pour les dix dernières saisons de chasse.

Les données officielles de recensement de la dernière décennie ont permis d'estimer le nombre de loups en Lettonie à environ **1200 individus**, tandis que les estimations de Virtual Population Analyses concernant l'abondance minimale des loups pour la même période étaient de l'ordre de 700-800 individus. La mortalité due à la chasse a été estimée à environ 37% au cours des deux dernières décennies [30]. Les loups sont chassés à la fois lors de chasses spécialement organisées et lors de chasses à d'autres gibiers, et la chasse au loup en Lettonie peut être considérée comme non sélective. Les principales proies des loups sont les ongulés sauvages, principalement le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*), et la disponibilité des proies au cours de la période étudiée n'a pas été un facteur limitant pour la population [29].



Figure 1. Les échantillons pour les analyses génétiques ont été collectés de 2009 à 2021 sur l'ensemble du territoire de la Lettonie. Des régions occidentale ($n = 506$) et orientale ($n = 763$) ont été définies (la ligne au centre du pays indique la limite de la région)

2.2. Collecte d'échantillons et analyses

Les données et le matériel ont été collectés sur des loups chassés légalement ou tués d'une autre manière (accidents de la route et gale) dans tout le pays dans le cadre d'un programme de suivi des loups en cours. Pour les analyses génétiques, nous avons collecté 1363 échantillons de tissus musculaires entre le 15 juillet 2009 et le 31 mars 2021. Au total, 1269 individus (662 mâles et 607 femelles) ont été génotypés avec succès (Tableau S1), ce qui représente 42,4% de tous les loups prélevés au cours de cette période. Un résumé de la distribution des échantillons par année est présenté dans le Tableau S2. Nous avons prélevé des échantillons de dents sur 985 animaux afin de déterminer l'âge exact par le nombre de lignes de croissance dans le cément dentaire [58]. L'année de naissance a été calculée à partir de l'âge déterminé, et 862 individus dont l'année de naissance était connue ont été inclus dans l'analyse.

La date et le lieu de chasse sont connus pour chaque loup chassé. Depuis 2015, les coordonnées du lieu de chasse ont été marquées, et avant cela, la paroisse où l'individu a été chassé. Nous avons calculé les distances en ligne droite des mouvements des individus apparentés entre les centres des paroisses où les animaux ont été chassés.

...

3. RESULTATS

3.1. Caractéristiques génétiques de la population

Au cours de la période d'étude, de 2009 à 2021, l'hétérozygotie moyenne attendue (H_e) de l'ensemble de la population était de $0,732 \pm 0,018$, l'hétérozygotie observée (H_o) était de $0,713 \pm 0,018$ et le coefficient de consanguinité (F) était de $0,026 \pm 0,006$. Le regroupement des individus en fonction de l'année de naissance a indiqué que les groupes n'étaient pas génétiquement différenciés (F_{st} global = $0,004$, $p = 0,001$), et les paramètres de diversité génétique étaient similaires (Figure S2.1). La diversité allélique était comprise entre 5,81 et 6,39 et n'était pas significativement différente entre les groupes d'années de naissance ($F(13, 210) = 0,24$, $p = 0,997$). Au cours de cette période, l'hétérozygotie observée a eu tendance à augmenter ($F(1, 11) = 23,47$, $p = 0,001$, $R^2 = 0,68$) et le coefficient de consanguinité à diminuer en conséquence ($F(1, 11) = 22,22$, $p = 0,001$, $R^2 = 0,67$) (Figures S2.2 et S2.3).

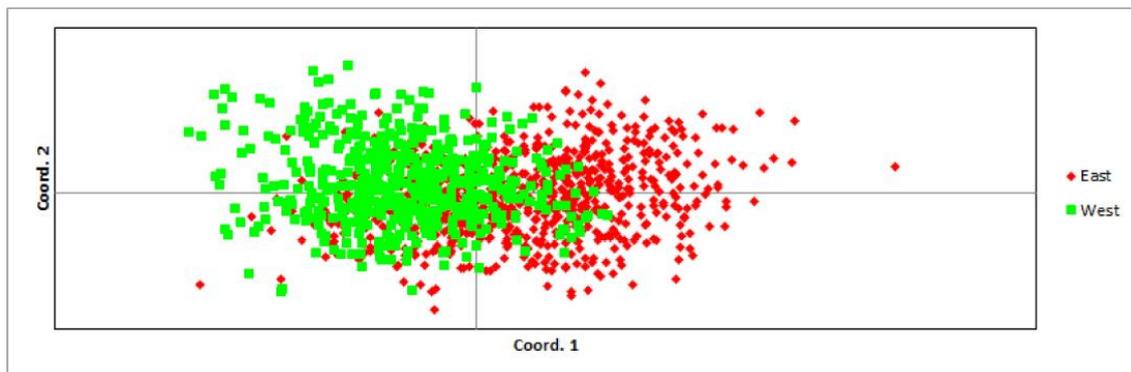


Figure 2. Coordonnées principales (PCoA) basées sur les distances génétiques Nei par paire entre les individus récoltés dans les régions de l'est et de l'ouest ; les données ont été collectées de 2009 à 2021

En comparant les parties est et ouest des populations, l'hétérozygotie moyenne attendue et observée ne diffère pas de manière significative : $0,737 \pm 0,019$ et $0,722 \pm 0,020$ à l'est et $0,706 \pm 0,018$ et $0,700 \pm 0,022$ à l'ouest, respectivement. La diversité allélique n'était pas non plus significativement différente entre les deux parties de la population (à l'est-8,15 et à l'ouest-7,74 ; $t(30) = 0,51$, $p = 0,611$). En comparant la distance génétique entre les individus des deux régions, une certaine différenciation a été observée (Figure 2), mais les parties est et ouest des populations n'étaient pas génétiquement différenciées ($F_{st} = 0,019$, $p = 0,001$). Les coefficients de consanguinité dans les deux parties des populations étaient faibles : $0,020 \pm 0,008$ dans l'est et $0,010 \pm 0,008$ dans l'ouest. Treize migrants par génération ont été estimés entre les régions de l'est et de l'ouest. Des différences significatives dans la parenté moyenne par paire ont été trouvées : dans la région occidentale, elle était plus élevée ($0,048 \pm 0,001$) que dans la région orientale ($-0,001 \pm 0,001$).

3.2. Structure de la parenté de la population et dynamique des meutes

Au cours de la période d'étude, 223 groupes de loups apparentés ont été déterminés sur la base d'analyses des relations entre frères et sœurs et entre parents et descendants, en tenant compte de l'âge, du sexe et de la date d'abattage des individus. Les groupes les plus petits étaient composés de 2 animaux et les plus grands de 15 animaux. Ces groupes de parenté comprenaient des animaux d'une ou plusieurs meutes de loups et les individus d'un même

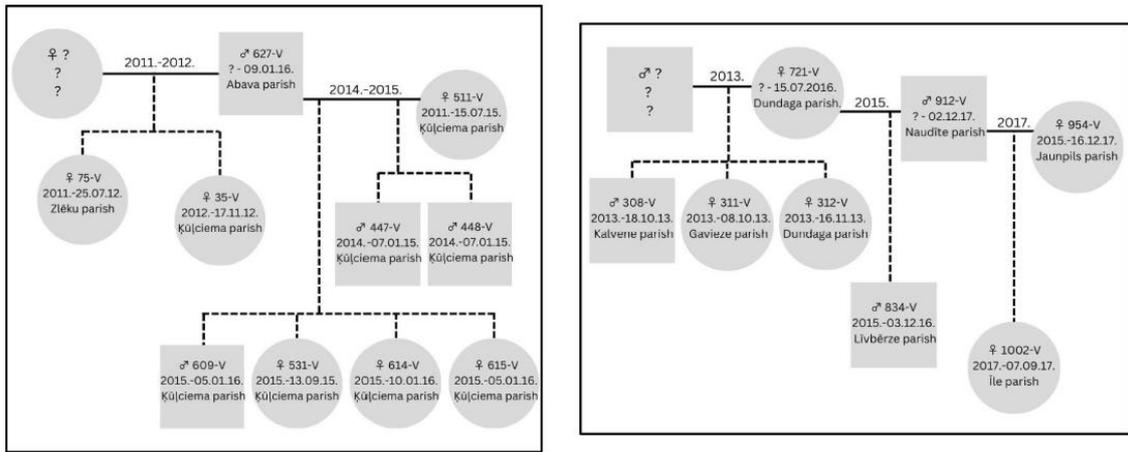
groupe pouvaient être chassés à différentes saisons de chasse. Dans la majorité des groupes, les individus apparentés n'ont été trouvés que pendant une ou deux saisons de chasse (46,1% et 15,6% de tous les groupes, respectivement). Moins d'un tiers des groupes ont existé pendant quatre ans ou plus (29,4%) (Tableau 1). La période la plus longue pendant laquelle des animaux apparentés au sein d'un même groupe de parenté ont été chassés est de 11 ans. La plupart des groupes ayant existé pendant quatre ans ou plus ont été chassés dans les parties occidentale (47,5%) et septentrionale de la Lettonie (26,2%). Ces groupes sont moins nombreux dans le sud-est (14,8%) et le sud (11,5%). Aucun groupe existant depuis sept ans ou plus n'a été trouvé dans la partie orientale de la Lettonie. Nous avons détecté la migration d'individus entre l'est et l'ouest de la Lettonie dans 19 groupes de parenté.

Tableau 1. Longévité des groupes ($n = 180$) de loups apparentés en Lettonie, établie à partir des analyses de parenté des loups prélevés

Group Duration (Years)	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Proportion in the sample of kinship analyses (%)	0.6	1.7	1.7	4.4	2.2	3.9	5.0	10.0	8.9	15.6	46.1

Nous avons détecté la perte d'au moins un reproducteur dans 64,6% des groupes familiaux identifiés. Dans 27,1% des cas, le reproducteur a été abattu alors qu'au moins un ou plusieurs petits étaient encore vivants. Dans 17,5% des cas, l'un des reproducteurs a été abattu alors que les petits étaient âgés de trois à dix mois ($5,6 \pm 2,0$ mois en moyenne). Dans certaines meutes, nous avons pu retracer la perte du reproducteur et le remplacement de l'individu perdu au fil des années ; deux exemples sont présentés dans la Figure 3. Dans quatre meutes, après qu'un des reproducteurs et au moins quelques autres membres de la meute aient été chassés, l'autre reproducteur a été abattu un à deux ans plus tard dans une zone relativement éloignée (distance en ligne droite de 35, 40 (Figure 3, meute A), 45 et 110 km (Figure 3, meute B)), ce qui indique l'abandon du territoire initial de la meute. Dans trois autres familles, l'un des reproducteurs s'est déplacé dans un délai de six mois à cinq ans et a été chassé à 30, 35 et 90 km du territoire de la meute d'origine où ses petits ont été abattu, mais dans ces cas, nous ne savons pas ce qu'il est advenu de l'autre reproducteur.

Sur les 39 meutes dans lesquelles la perte d'un ou des deux reproducteurs a été détectée, les juvéniles ont été abattu pendant la saison de chasse en cours dans la même paroisse pour 13 meutes et dans les limites des paroisses voisines pour 17 meutes, et la dispersion des juvéniles au-delà de 30 km a été observée dans 9 meutes. Il faut noter que d'après les données génétiques, dans les cas où l'un des reproducteurs a été perdu, on ne sait pas toujours ce qu'il est advenu de l'autre reproducteur. Il est possible que les jeunes aient quitté le territoire natal avec les membres survivants de la meute, mais il est également possible que les jeunes aient quitté le territoire natal de leur propre chef. Dans six familles, après la perte d'un des parents, les jeunes animaux sont restés avec l'autre parent dans la même paroisse ou dans une paroisse voisine où ils ont été chassés plus tard au cours de la même saison de chasse. Dans neuf familles où la perte d'un reproducteur a été confirmée, les animaux juvéniles ont été chassés plus tard au cours de la même saison de chasse à une distance de 30 à 230 km, ce qui indique que les juvéniles ont quitté leur territoire natal à un âge relativement jeune.



(A)

(B)

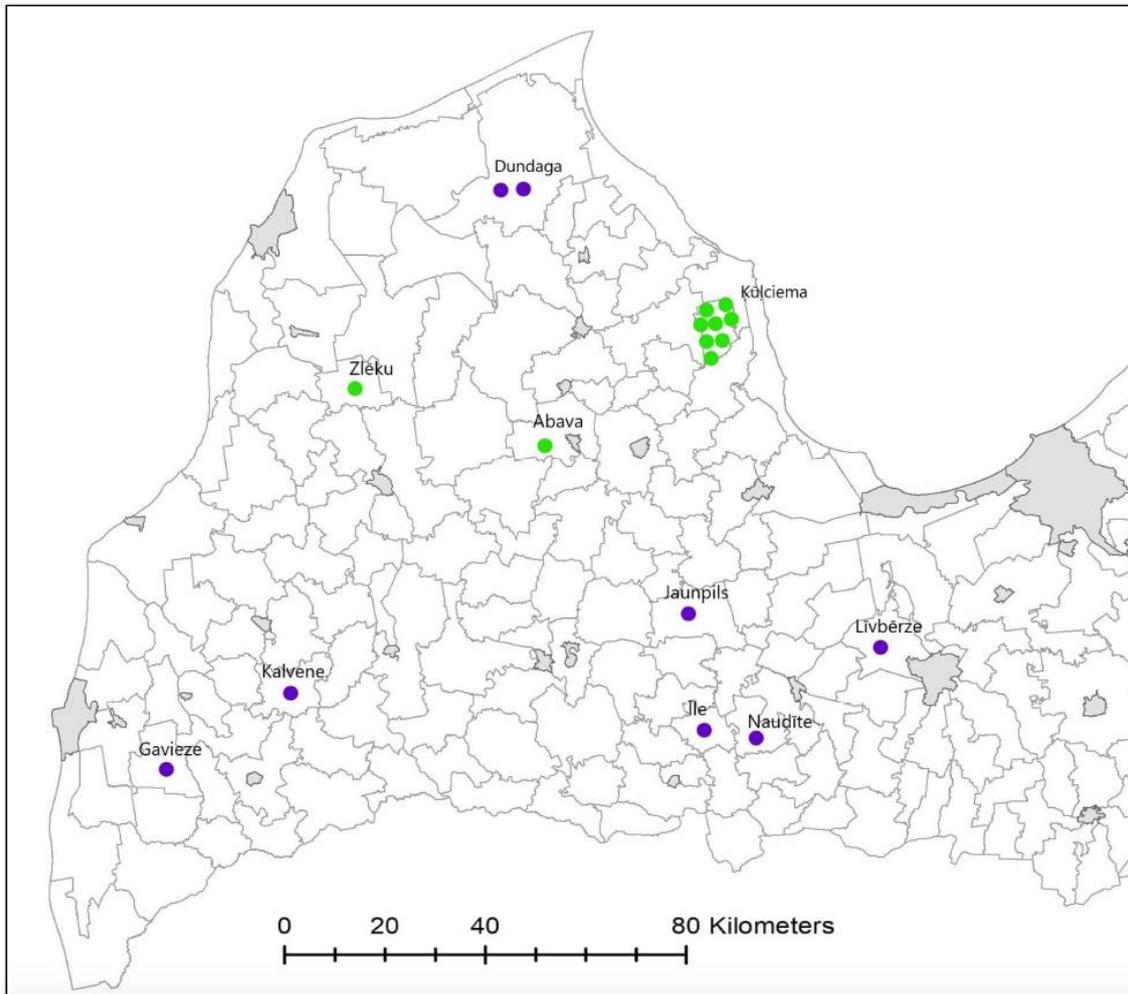


Figure 3. Relations entre deux meutes de loups dans la partie occidentale de la Lettonie et lieux de chasse des individus (meute (A) en vert ; meute (B) en violet). Les lignes continues indiquent les couples reproducteurs ; les années au-dessus de la ligne indiquent la période estimée de la relation entre les couples reproducteurs. Le numéro de l'échantillon, l'année de naissance, la date et le lieu de prélèvement sont indiqués pour chaque loup. Le « ? » marque les individus inconnus qui n'ont pas été échantillonnés ou indique qu'il manque des informations sur les individus échantillonnés

4. DISCUSSION

Les paramètres génétiques obtenus dans cette étude indiquent que, dans l'ensemble, la population de loups de Lettonie est dans un état favorable - la consanguinité est faible, la diversité allélique n'a pas diminué au cours des années, et la diversité génétique est élevée et similaire à celle trouvée en Estonie [26], en Pologne [50], en Lituanie [70], et dans certaines

populations d'Amérique du Nord [10-12, 24]. L'hétérozygotie a eu tendance à augmenter, tandis que le coefficient de consanguinité a eu tendance à diminuer au cours de la période étudiée. Bien qu'en général, ces tendances puissent être considérées comme favorables, elles indiquent également un **renouvellement** relativement important des individus dans la population, ce qui se produit en Lettonie en raison de la chasse et de l'arrivée ultérieure d'immigrants provenant d'autres parties de la population du pays ou des pays voisins [50, 71]. La courte durée de plus de la moitié des groupes de parenté établis (Tableau 1) indique également un **renouvellement** important des individus et des meutes entières dans la population, ce qui contribue à l'augmentation observée de l'hétérozygotie.

Il y a quelques années [69], on craignait que la population de loups de Lettonie ne se divise en deux sous-populations, en raison de l'entrave à la migration des animaux dans la partie centrale du pays, due à l'environnement agricole et urbain du territoire. Cependant, les résultats de l'analyse génétique (Figure 2) et de l'analyse de parenté ont montré que la migration des animaux entre les deux parties du pays n'est pas entravée et que les parties occidentale et orientale de la population ne sont pas isolées. La distance génétique, l'hétérozygotie et les taux de consanguinité n'étaient pas significativement différents entre les deux parties de la population. Un nombre suffisant de migrants par génération pour maintenir la diversité génétique [2] a été détecté entre les régions occidentale et orientale. Cependant, l'évaluation des paramètres génétiques peut ne pas fournir des informations complètes sur la migration actuelle entre les parties de la population, car une faible divergence génétique peut également être une conséquence d'une migration historique relativement récente [72]. Par conséquent, nous avons également utilisé des analyses de parenté pour déterminer les migrations des individus dans la partie centrale de la Lettonie, et elles ont confirmé les résultats des analyses des paramètres génétiques en identifiant les migrations d'animaux apparentés de 19 groupes de parenté.

Bien que les parties occidentale et orientale de la population Lettone ne soient pas isolées, nous avons observé une parenté moyenne par paire plus élevée dans la partie occidentale de la population que dans la partie orientale. Cela suggère une **rotation** des individus entre les meutes proches dans l'ouest, assurant ainsi une plus grande parenté entre les meutes, tandis que dans l'est, les animaux non apparentés se dispersant plus loin de leur meute natale ou immigrant des territoires des pays voisins pourraient être acceptés dans les meutes plus souvent [69]. La parenté au sein de la population et la capacité d'auto-entretien de la population peuvent être jugées par la durée d'existence des groupes de parenté. Un remplacement fréquent et rapide des groupes de parents indique des couples reproducteurs perturbés, où les animaux perdus sont remplacés par des individus non apparentés arrivant des territoires voisins [3, 42, 50]. L'instabilité de la structure sociale et le faible degré de parenté entre les meutes, caractéristiques des populations exploitées [10, 51, 73], créent des conditions favorables à l'acceptation d'animaux étrangers dans les meutes. L'acceptation rapide d'étrangers à la place d'individus perdus est bénéfique pour la préservation de la meute, en assurant la reproduction et en réduisant la consanguinité [35]. Les groupes les plus anciens et les plus proches géographiquement ont été trouvés dans les régions du nord du pays, tandis que les groupes les moins anciens ont été trouvés dans les régions de l'est et du centre de la Lettonie. Cela indique que les individus chassés dans ces régions sont rapidement remplacés par des immigrants provenant d'autres régions de la population du pays ou de parties de la population des pays voisins, réduisant ainsi la parenté à la fois au sein des meutes et entre les

meutes et conduisant aux différences de parenté détectées entre les régions orientales et occidentales. Un meilleur succès reproductif chez les loups et une plus grande résistance aux effets de la chasse dans l'ouest de la Lettonie, par rapport aux régions du sud-est et du nord-est, ont également été trouvés dans une étude antérieure [69]. Ces observations peuvent s'expliquer, au moins en partie, par la proximité de la population de loups et la plus grande stabilité de la structure sociale dans la partie occidentale du pays, ce qui améliore les chances d'existence durable de cette partie de la population, alors que le maintien à long terme de la population en s'appuyant sur des immigrants des régions voisines, comme c'est probablement le cas dans une certaine mesure en Lettonie orientale, peut être une stratégie risquée et instable en cas de déclin de la (des) population(s) source(s) ou si certains obstacles apparaissent qui entravent l'immigration animale, tels que les clôtures construites le long des frontières du pays [31].

Dans les groupes où un nombre suffisant d'échantillons génétiques a été collecté, nous avons observé la structure typique des meutes de loups - un couple reproducteur et leur progéniture de deux ans [41, 42]. La perte d'un reproducteur a souvent été détectée (64,6%) et, dans certains cas, il a été possible de retracer le remplacement d'un partenaire au sein d'une meute (Figure 3). **Un effet négatif de la chasse sur la structure sociale de la population de loups a été observé. Un nombre important de meutes ont perdu un ou même les deux reproducteurs au cours d'une saison de chasse, ce qui peut affecter les chances de survie des petits.** L'âge moyen auquel les petits ont perdu au moins un de leurs parents était de 5,6 mois. Bien que les petits soient capables d'accompagner les animaux adultes à la chasse pour apprendre les techniques de chasse dès l'âge de quatre mois [74] et qu'ils commencent à attraper de petits animaux à un âge relativement jeune, ils dépendent toujours de l'aide et de l'entraînement des membres adultes de la meute jusqu'à l'âge de neuf à dix mois [41, 74]. Au moins quelques petits de la portée peuvent survivre à la perte précoce d'un parent grâce aux autres membres adultes de la meute qui continuent à subvenir à leurs besoins ; cependant, la perte d'un seul parent peut rendre difficile la prise en charge des petits et peut affecter la structure sociale et spatiale de la meute. **La rupture de la meute peut entraîner des déprédations sur le bétail par de jeunes animaux inexpérimentés qui ont perdu leurs parents ou se sont dispersés de leur meute natale à un âge précoce** [47, 49, 51, 75]. Afin de réduire cet impact négatif sur la composition des meutes de loups et des jeunes animaux, il est recommandé de ne commencer la chasse au loup que lorsque les jeunes ont atteint l'âge de six mois au moins [47]. Dans le cas de la Lettonie, cela signifierait raccourcir la saison de chasse et ne commencer la chasse qu'en octobre-novembre. Actuellement, la Lettonie a la plus longue saison de chasse au loup des États Baltes (15 juillet-31 mars), tandis qu'en Estonie, la saison de chasse au loup dure du 1^{er} novembre à la fin février [33], et en Lituanie, du 15 octobre au 1^{er} avril [76].

La perte d'un reproducteur affecte également la persistance de la meute et le maintien de son territoire. Le fait que dans quatre meutes, après la perte d'un partenaire, l'autre reproducteur ait été chassé à un endroit relativement éloigné dans un délai d'un à deux ans suggère qu'en raison des perturbations dues à la chasse, le reproducteur survivant a quitté le territoire précédent et s'est mis à la recherche d'un nouveau partenaire et d'un nouveau territoire. Nous avons également détecté la dispersion des animaux subordonnés après la perte des reproducteurs. Les territoires des meutes de loups sont assez stables, et tant que l'un des reproducteurs et quelques autres animaux de la meute ont pu survivre, la meute conserve généralement son territoire [3]. Dans les populations **saturées**, les animaux subordonnés

restent généralement dans la meute natale même après la perte et le remplacement du reproducteur car leurs propres options de reproduction sont limitées en raison du manque de postes de reproduction vacants [42]. La densité et le nombre de loups en Lettonie sont actuellement élevés [30] ; par conséquent, la perturbation de la meute, la dispersion des jeunes animaux et l'abandon du territoire par les reproducteurs indiquent l'impact négatif d'une perturbation suffisamment importante sur la **stabilité** de la structure sociale de la population. Les individus subordonnés se dispersent lorsque les opportunités de reproduction sont faciles à trouver, comme cela s'est produit dans une population affectée par une forte mortalité due à la récolte [48]. Bien que les cas pour lesquels des informations sur les processus ultérieurs au sein de la meute étaient disponibles aient été numériquement peu nombreux dans cette étude, ils montrent que la perturbation des meutes, la perte de leurs territoires et la dispersion précoce des jeunes qui en découle se produisent dans les populations soumises à une forte pression de récolte. D'autres études ont rapporté que les jeunes animaux quittaient leur meute natale dès l'âge de cinq mois ; cependant, la dispersion se produit généralement à l'âge de 11 à 24 mois [41, 42]. La dispersion est motivée à la fois par la compétition sociale et alimentaire, mais peut également être causée par la perturbation de la structure sociale d'une meute [35, 42, 77, 78]. Actuellement, en Lettonie, le manque de ressources alimentaires ne devrait pas être la raison de la compétition dans les meutes, et avant d'atteindre la maturité sexuelle, les jeunes animaux ne créent pas de compétition sociale dans les meutes. Par conséquent, la dispersion précoce des meutes est probablement causée par la perturbation des structures sociales et territoriales due à la chasse. La dispersion précoce et la disponibilité relativement facile d'opportunités de reproduction, en raison des reproducteurs perdus et des territoires de meutes vacants, créent à la fois l'opportunité et la nécessité pour les jeunes animaux de commencer à se reproduire à un âge précoce afin de compenser le nombre d'individus perdus en raison de la chasse. En outre, la majorité des femelles actives sur le plan de la reproduction étaient des animaux âgés de deux ou trois ans, et l'on a constaté que la taille moyenne des portées était relativement importante et qu'une proportion élevée de femelles participait à la reproduction [30]. Cela indique une activité reproductive accrue dans la population. Comme les jeunes reproducteurs peuvent manquer d'expérience et de connaissances pour assurer un succès reproductif élevé, et que les jeunes femelles ont tendance à avoir des portées plus petites [74, 79, 80], ces conséquences démographiques possibles de l'instabilité sociale ne doivent pas être négligées, compte tenu des effets à long terme que la chasse pourrait avoir sur la conservation de la population.

Un **renouvellement** des individus a également été constaté dans certaines populations naturellement régulées, non exploitées et soumises à une faible pression de chasse [3, 11, 47, 48]. Cependant, il affecte généralement la structure sociale de la population à une plus petite échelle et de manière moins perturbatrice que l'impact causé par les niveaux plus élevés d'exploitation humaine. Dans les cas de perte de reproducteurs due à la mortalité naturelle, la **persistance** de la meute était plus élevée que lorsque la perte de reproducteurs était due à la mortalité anthropogénique [81]. Dans les populations où l'intensité de l'exploitation est plus faible, les meutes conservent généralement leurs territoires, bien qu'elles connaissent une certaine **rotation** des individus [3, 56], tandis que dans les populations non exploitées, la **rotation** des individus et l'acceptation d'animaux non apparentés dans les meutes sont très faibles et les liens de parenté au sein des meutes sont élevés, ce qui indique une structure sociale stable et naturelle [11].

Afin de réduire l'impact négatif de la chasse sur la stabilité de la structure sociale de la population et les éventuelles conséquences négatives à long terme, il convient de prendre en compte non seulement la taille et la distribution de la population lors de l'évaluation de la limite annuelle de chasse. L'impact de la chasse sur la structure démographique et sociale de la population, ainsi que les ressources alimentaires disponibles pour les prédateurs et l'impact potentiel futur de tout obstacle à la migration des animaux, par exemple les clôtures construites aux frontières des pays, doivent également être pris en compte. En outre, lors de l'évaluation de la durée de la saison de chasse, l'impact de la chasse sur la stabilité sociale et territoriale de la population et les possibilités de préserver des meutes de loups fonctionnelles doivent être pris en compte.

Pour améliorer les connaissances sur les processus sociaux dans la population de loups de Lettonie et sa structure de parenté, nous recommandons d'obtenir du matériel génétique des pays voisins afin de clarifier la parenté et la structure sociale des loups dans les zones frontalières et l'importance des immigrants dans le maintien de la population locale. En outre, l'introduction d'un suivi génétique non invasif est conseillée pour obtenir des informations plus complètes sur les processus en cours au sein et entre les meutes de loups et pour fournir un aperçu plus détaillé de la dynamique sociale de la population et des habitudes de dispersion des individus. Les effets probables de l'instabilité sociale sur la structure démographique et les processus de reproduction de la population ainsi que sur l'augmentation des cas de prédation devraient faire l'objet d'études ultérieures.

5. CONCLUSIONS

Au moment de cette étude, la pression de chasse n'avait pas réduit le nombre et la distribution des individus dans la population de loups de Lettonie [30], des changements négatifs n'avaient pas été observés dans les paramètres génétiques et elle n'avait pas contribué à la fragmentation de la population. Les pratiques de chasse actuelles peuvent être considérées comme durables en ce qui concerne l'abondance et la distribution des animaux et leur capacité à compenser les individus prélevés. Cependant, il faut tenir compte du fait que les populations de toute espèce ne sont pas seulement une ressource naturelle qui peut être mesurée par un certain nombre d'animaux capables de se reproduire avec succès sur une longue période de temps. **Les effets des activités humaines sur la qualité de vie des animaux et les relations sociales entre les individus doivent être pris en compte, en particulier pour les animaux qui vivent en groupes familiaux et pour lesquels une structure sociale stable est importante pour la préservation à long terme de l'espèce.** Nous avons observé un impact négatif de la chasse sur la **stabilité** de la structure territoriale et sociale de la population de loups de Lettonie dans la perte de reproducteurs, les ruptures de meutes, les abandons de territoires de meutes, la dispersion précoce d'animaux jeunes et **inexpérimentés**, la **rotation** fréquente des individus dans les meutes, les groupes familiaux de courte durée et les niveaux de parenté inférieurs observés dans certaines parties de la population, ce qui peut indiquer qu'au moins une partie de la population dépend des immigrants pour sa durabilité.

On ne s'attend pas à ce que la durée de la saison de chasse au loup en Lettonie soit modifiée ou que les limites soient réduites dans un avenir proche, étant donné que le nombre de loups a augmenté au cours de la dernière décennie [30], que la société est généralement satisfaite du système de gestion existant [82], et que la chasse est considérée comme un moyen

nécessaire pour réduire la déprédation, même si son efficacité pour atténuer ce conflit reste incertaine [83]. Ainsi, les résultats de cette étude peuvent servir d'évaluation de la structure sociale et des caractéristiques génétiques de la population de loups exploitée et d'évaluation initiale de l'impact négatif de la chasse sur ces paramètres. Ces résultats devraient être pris en compte dans les études futures sur la durabilité de la population et la mise en œuvre de mesures de conservation.