

Nature génétique des loups de l'Est : Passé, présent et futur

Conservation Genetics (2006)
DOI 10.1007/s10592-006-9130-0

© Springer 2006

Genetic nature of eastern wolves: Past, present and future

C.J. Kyle^{1,2,*}, A.R. Johnson^{2,3}, B.R. Patterson¹, P.J. Wilson², K. Shami², S.K. Grewal² & B.N. White²

¹Wildlife Research and Development Section, Ontario Ministry of Natural Resources, Trent University, Peterborough, ON, K9J 7B8, Canada; ²Natural Resources DNA Profiling and Forensic Centre, Department of Biology, Trent University, Peterborough, ON, K9J 7B8, Canada; ³Department of Biology, McMaster University, Hamilton, ON, K9H 3Y7, Canada (*Corresponding author: Phone: + (705)-755-2293; Fax: + (705)-755-2276; E-mail: chris.kyle@nrdpfc.ca)

Résumé

Les loups de l'Est de l'Amérique du Nord sont depuis longtemps reconnus comme étant morphologiquement distincts des coyotes et des loups gris. Cela a conduit à des questions concernant leurs origines et leur statut taxonomique. Les loups de l'Est sont principalement considérés comme : (1) une petite sous-espèce du loup gris (*Canis lupus lycaon*), potentiellement le résultat d'une hybridation historique entre le loup gris (*C. lupus*) et le loup roux (*C. rufus*), (2) un hybride, résultat d'un croisement entre le loup gris (*C. lupus*) et le coyote (*C. latrans*), ou (3) une espèce distincte, *C. lycaon*, étroitement liée au loup roux (*C. rufus*). Bien que le débat persiste, des études moléculaires récentes suggèrent que le loup oriental n'est pas une sous-espèce du loup gris, ni le résultat d'une hybridation loup gris/coyote. Les loups de l'Est étaient plus probablement une espèce distincte, *C. lycaon*, avant la propagation des coyotes vers l'Est à la fin des années 1800. Cependant, des croisements contemporains existent entre *C. lycaon* et *C. lupus* et *C. latrans* sur une grande partie de son aire de répartition actuelle, ce qui complique sa caractérisation taxonomique actuelle. Si l'hybridation peut réduire le caractère distinctif taxonomique de *C. lycaon*, elle ne doit pas nécessairement être considérée comme une influence négative. L'hybridation peut améliorer le potentiel d'adaptation des loups de l'Est, leur permettant d'exploiter plus efficacement les ressources disponibles dans des environnements qui changent rapidement.

INTRODUCTION

De nombreux auteurs reconnaissent depuis longtemps que les loups de l'Est de l'Amérique du Nord sont moralement distincts des populations occidentales et septentrionales de loups gris (*C. lupus*) et de coyotes (*C. latrans*) (par exemple, Miller 1912 ; Pockock 1935 ; Young et Goldman 1944 ; Hall et Kelson 1959 ; Peterson 1966 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Theberge 1991 ; Brewster et Fritts 1995 ; Nowak 1995, 2002 ; voir Figures 1 et 2). Cette distinction est le plus souvent basée sur les caractéristiques morphologiquement intermédiaires des loups de l'Est à ces autres espèces de *Canis* (Nowak 2002). En fait, les premières descriptions taxonomiques du loup oriental par Schreber en 1775 (dans Nowak 1995) faisait référence à une espèce distincte, *C. lycaon*, présente dans les régions méridionales de l'Ontario et du Québec et s'étendant vers le sud jusqu'à une frontière mal définie. Miller (1912) et Pockock (1935) ont également reconnu le *C. lycaon* comme une espèce distincte de loup dans l'est de l'Amérique du Nord. Cependant, la plupart des études morphologiques soutiennent que le loup de l'Est est une sous-espèce du loup gris, *C. lupus lycaon* (p. ex. Young et Goldman 1944 ; Peterson 1966 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Nowak

1979, 1995, 2002). Dans tous les cas, le loup de l'Est a été considéré comme morphologiquement distinct des loups gris et des coyotes de l'Ouest. Le débat taxonomique autour du loup de l'Est a été ravivé lorsque des marqueurs moléculaires ont été utilisés pour étudier leur composition génétique (par exemple, Lehman et al. 1991, 1992 ; Roy et al. 1994 ; Wilson et al. 2000). Actuellement, il existe **trois hypothèses** principales concernant le statut taxonomique de cet animal :

- (1) Il s'agit d'une **sous-espèce** plus petite du loup gris (*Canis lupus lycaon*), résultant potentiellement d'une hybridation post-pléistocène/pré-Européenne entre le loup gris (*C. lupus*) et le loup roux (*C. rufus*) (voir Nowak 2002),
- (2) C'est un **hybride**, et non une espèce distincte, résultant de l'hybridation entre le loup gris (*C. lupus*) et le coyote (*C. latrans*) (voir Lehman et al. 1991 ; Roy et al. 1994 ; Wayne et Vila 2003),
- (3) Il s'agit d'une **espèce distincte** (*C. lycaon*) étroitement liée aux loups rouges (*C. rufus*) du sud-est des États-Unis (voir Wilson et al. 2000).

Une meilleure compréhension de la nature génétique et du potentiel évolutif des canidés ressemblant à des loups qui existent dans l'est de l'Amérique du Nord est nécessaire pour mettre en perspective les stratégies actuelles de conservation et de gestion de *Canis*. Les implications pourraient inclure (a) la reconnaissance de la présence d'une autre espèce de *Canis* potentiellement menacée, *C. lycaon*, distincte de la région des Grands Lacs ; (b) la classification erronée et la surestimation du nombre de *C. lupus* dans la région des Grands Lacs, une population qui est récemment passée du statut « en danger » au statut « menacé » par le US Fish and Wildlife Service ; et (c) si les loups de l'Est sont des hybrides entre espèces de *Canis*, même si l'un des congénères est une espèce en danger, ils ne bénéficieraient pas d'un niveau de protection juridique en vertu de la loi américaine sur les espèces en danger (<http://www.fws.gov/le/pdffiles/ESA.doc>). Nous tentons ici d'aborder le statut taxonomique historique et contemporain du loup de l'Est en résumant les études et analyses moléculaires qui soutiennent ou réfutent les hypothèses biologiques susmentionnées et spéculent sur la nature du loup qui pourrait habiter cette région dans le futur.

Répartition des espèces de *Canis* avant la colonisation Européenne

Il est important de replacer les débats taxonomiques actuels dans leur contexte en examinant brièvement la répartition des loups en Amérique du Nord avant la colonisation Européenne. A cette époque, les schémas de distribution des espèces et sous-espèces de *Canis* étaient probablement influencés par la sélection des habitats et des proies (Mech 1970 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Moore et Parker 1992 ; Nowak 1995 ; Geffen et al. 2004). On pense que les loups gris habitaient la majeure partie de l'Amérique du Nord, à l'exception des forêts de feuillus de l'est de l'Amérique du Nord (Nowak 1995), s'attaquant principalement aux grands ongulés (Kolenosky et Standfield 1975 ; Nowak 2002). Historiquement, les coyotes étaient limités aux plaines et aux déserts du centre de l'Amérique du Nord (Bekoff et Wells 1986 ; Moore et Parker 1992), mais ils ont étendu leur aire de répartition à l'est de l'Amérique du Nord au début des années 1900 (Moore et Parker 1992 ; Nowak 2002). De plus, dans l'est de l'Amérique du Nord, un loup morphologiquement distinct est reconnu depuis longtemps (Miller 1912 ; Pockock 1935 ; Young et Goldman 1944 ; Hall et Kelson 1959 ; Peterson 1966 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Theberge 1991 ; Brewster et Fritts 1995 ; Nowak 1983 ; 1995, 2002 ; voir Figures 1 et 2). La répartition du loup de l'Est coïncidait approximativement avec les forêts de feuillus à l'est du Mississippi, depuis la côte du Golfe jusqu'au sud de l'Ontario (Nowak 2002 ; Figure 1), et avec la répartition des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Mech 1970), son espèce proie préférée (Mech et Karns 1977 ; Forbes et Theberge 1995).

Répartition des espèces de *Canis* après la colonisation dans l'est de l'Amérique du Nord

L'arrivée des colons Européens et les pratiques agricoles et de déforestation, les récoltes d'animaux à fourrure et les programmes de contrôle des prédateurs qui en ont découlé ont entraîné un déclin important du nombre de loups et de grands ongulés dans l'Est de l'Amérique du Nord (Young et Goldman 1944 ; Nowak 2002). Les loups ont disparu d'une grande partie de l'Est des États-Unis et du Canada atlantique en 1900 (Young et Goldman 1944 ; Parker 1995). Plus particulièrement, *C. lupus* a disparu du sud-est de l'Ontario et du Québec entre les années 1850 et 1900 (Peterson 1955 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Franzmann et Schwartz 1997). En l'absence de *C. lupus*, on suppose que les loups de l'Est ont étendu leur aire de répartition vers le nord, **car les modifications anthropiques du paysage ont favorisé une extension vers le nord de l'aire de répartition du cerf de Virginie** (Kolenosky et Standfield 1975 ; Nowak 2002, 2003). De même, les programmes de contrôle des loups et les modifications anthropiques du paysage ont conduit à l'expansion des populations de coyotes pour inclure l'ensemble des États-Unis contigus et la plupart du sud et du nord-ouest du Canada (Moore et Parker 1992). Les coyotes étaient rares dans la région des Grands Lacs jusqu'à environ 1890 (Nowak 1979 ; Moore et Parker 1992), atteignant le sud-est de l'Ontario vers 1920 (mais peut-être dès 1905), le Québec en 1945, le Nouveau-Brunswick en 1958 et le Maine en 1970 (Kolenosky et Standfield 1975 ; Moore et Parker 1992).

Il est important de noter qu'il y a peu de preuves d'hybridation entre le coyote et les populations de loups de l'Est entre 10 000 et 100 ans (Graham et Lundelius 1994 ; Nowak 2002). Cependant, l'arrivée des coyotes dans l'est de l'Amérique du Nord, entre le début et le milieu des années 1900, a conduit à une hybridation entre le loup et le coyote (Silver et Silver 1969 ; Kolenosky et Standfield 1975). Par exemple, en Ontario, après l'expansion de *C. latrans*, Kolenosky et Standfield (1975) ont reconnu le « **loup de Tweed** » (également appelé coyote de l'Est ; Parker 1995), un animal qui, selon eux, résulte de l'hybridation du « type algonquin » de loup gris (*C. l. lycaon*) et du *C. latrans*. Contrairement aux observations d'hybridation entre les coyotes et les loups de l'Est dans l'Est de l'Amérique du Nord, aucune hybridation n'a été observée entre les populations occidentales de loups gris et de coyotes (Pilgrim et al. 1998), et il n'y a aucune preuve que les loups gris du Mexique (*C. l. baileyi*) se croisent avec les coyotes là où ils se trouvent en **sympatrie** (Garcia-Moreno et al. 1996 ; Hedrick et al. 1997).

Hypothèses concurrentes sur l'origine et le statut taxonomique des loups de l'Est

Hypothèse de la sous-espèce *C. lupus*

Le phénotype du loup oriental est un continuum de tailles se situant entre celles de *C. lupus* et de *C. latrans*. Cette variation morphologique a été attribuée soit à une hybridation interspécifique entre *C. lupus* et *C. latrans* (Nowak 1979, 1995) **soit à une réponse plastique phénotypique aux changements de taille des proies** (Young et Goldman 1944 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Schmitz et Kolenosky 1985 ; Thurber et Peterson 1991 ; Brewster et Fritts 1995 ; Nowak 1995). Dans les deux cas, le loup oriental a été considéré comme une sous-espèce de *C. lupus*, *C. l. lycaon*, par les auteurs susmentionnés.

Nowak (2002) suggère que l'aire de répartition actuelle du **petit loup de l'Est**, *C. l. lycaon*, était historiquement occupée par un plus grand *C. lupus* qui s'était déplacé de l'Ouest après le retrait des glaciers à la fin du Pléistocène. Nowak (2002, 2003) a alors émis l'hypothèse que *C. rufus*, considéré par cet auteur comme une espèce *Canis* distincte du sud-est des États-Unis, se serait déplacé vers le nord après la glaciation et que ces deux espèces se seraient hybridées à leur **interface** de distribution, donnant naissance au loup oriental (Figure 1). Les mesures crâniennes des fossiles de

loux de l'Est du sud-est de l'Ontario et du sud du Québec ont été trouvées de taille intermédiaire entre *C. rufus* et *C. lupus de l'Ouest* et ces résultats sont considérés comme la preuve d'une hybridation naturelle de ces deux espèces. À ce titre, Nowak (1979, 1992, 1995, 2002, 2003) a considéré que les loups de l'Est étaient une sous-espèce de *C. lupus*.

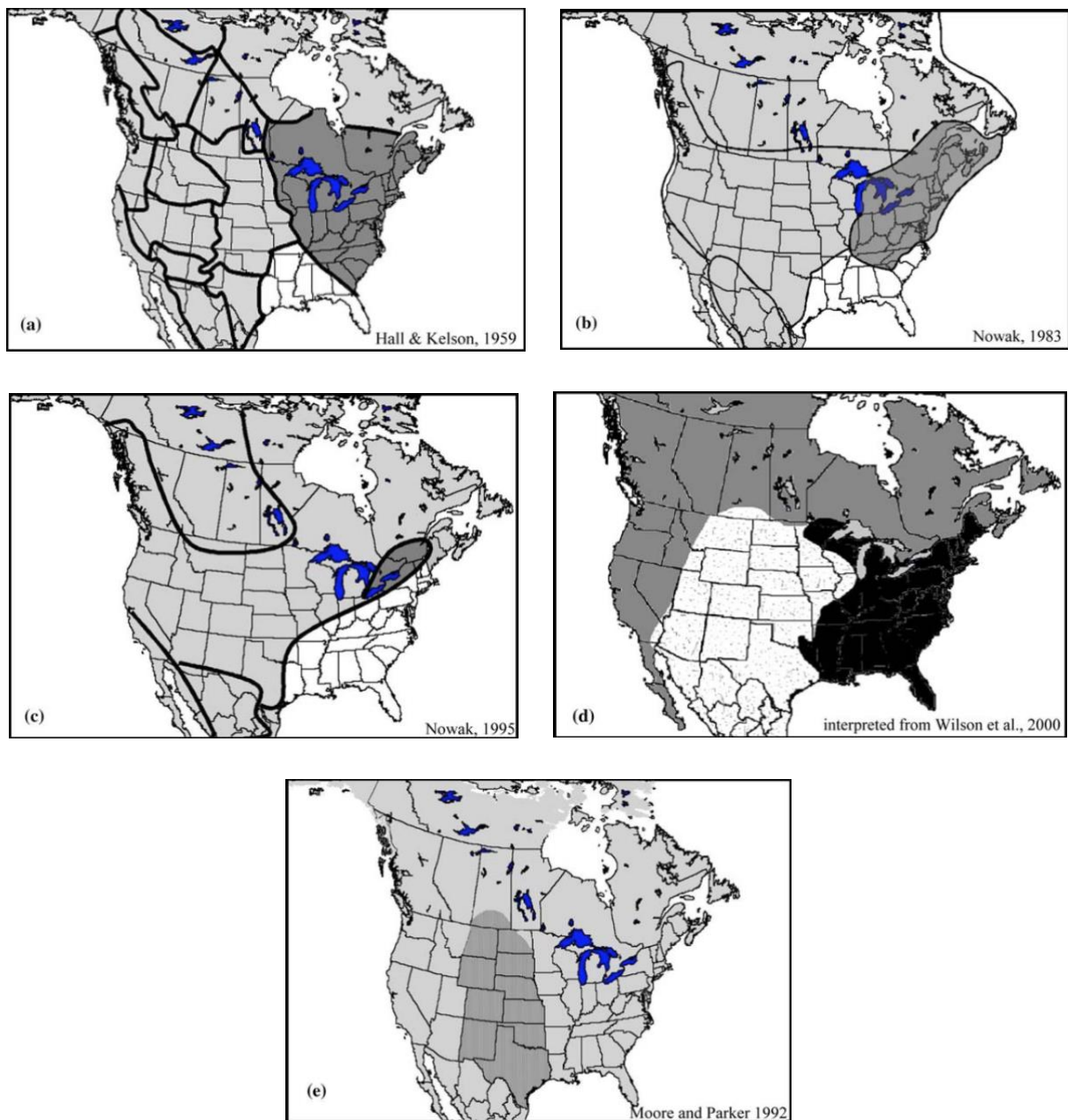


Figure 1. Interprétations par plusieurs auteurs des distributions post-Pléistocène des espèces et sous-espèces de loups en Amérique du Nord : (a) Distribution des loups gris en Amérique du Nord montrant le loup oriental comme une entité distincte (adapté de Hall et Kelson 1959). Les zones gris clair indiquent la présence du loup gris ; la zone gris foncé indique la présence de la sous-espèce du loup gris, *C. l. lycaon* (une distribution similaire de *C. l. lycaon* est rapportée dans Young et Goldman 1944) ; (b) Distribution géographique de deux espèces de loups en Amérique du Nord (adapté de Nowak 1983). Les zones gris clair indiquent la présence du loup gris (*C. lupus*), la zone blanche indique la présence du loup roux (*C. rufus*), la zone gris foncé indique la présence de la sous-espèce du loup gris, *C. l. lycaon*. Nowak (2002) a interprété *C. l. lycaon* comme étant une sous-espèce formée par l'hybridation post-Pléistocène entre les loups gris et les loups roux ; (d) Répartition géographique des loups et des coyotes en Amérique du Nord suivant un modèle d'évolution à trois espèces (selon Wilson et al. 2000 ; Grewal 2001). Les zones gris clair indiquent la présence de loups gris, les zones gris foncé indiquent la présence de loups de l'Est, les zones en pointillés indiquent la présence de coyotes sympatriques avec les loups gris. Il faut également noter que Grewal (2001) suggère que la distribution de *C. lycaon* s'étend également au Manitoba ; (e)

Distribution géographique hypothétique des loups et des coyotes en Amérique du Nord avant la colonisation Européenne, montrant le modèle d'évolution à deux espèces suggérées par Moore et Parker (1992) et maintenu par les auteurs suivants (par exemple, Lehman et al. 1992, Wayne et Lehman 1992). Les zones gris clair indiquent la distribution du loup gris, les zones gris foncé indiquent la distribution du coyote. Lehman et al. (1991) ont interprété le *C. rufus* comme étant un hybride résultant d'une hybridation récente (après la colonisation Européenne) entre le loup gris et le coyote.

Données génétiques relatives à l'hypothèse de la sous-espèce C. lupus

L'hypothèse de la **sous-espèce** *C. lupus* est rejetée par la plupart des données moléculaires récentes (e.g., Lehman et al. 1991 ; Roy et al. 1994, 1996 ; Wilson et al. 2000, 2003 ; Grewal 2001 ; Grewal et al. 2004). Ces études ont toutes trouvé des preuves importantes de la présence d'allèles et d'haplotypes de *C. latrans* ou de *C. rufus* au sein des populations de loups de l'Est, mais une absence générale d'allèles et d'haplotypes de *C. lupus* qui seraient attendus pour que la désignation de la sous-spécificité *C. lupus* soit valide. Il est important de noter que Wilson et al. (2003) ont découvert que deux échantillons historiques de loups de l'Est (avant la présence des coyotes) présentaient des haplotypes d'ADN mitochondrial que l'on ne retrouve pas dans les autres populations de loups gris existantes.

Contrairement à d'autres études moléculaires, les travaux sur les **introns** du chromosome Y menés par Shami (2002) fournissent une distinction moins claire entre les loups de l'Est et les loups gris.

Shami (2002) a élucidé quatre haplotypes de l'intron Y, dont l'un a été interprété comme spécifique de *C. lupus*, et trouvé en haute fréquence dans certaines populations de loups de l'Est existantes. Il n'est pas clair si la présence d'un haplotype spécifique de *C. lupus* dans les populations existantes de loups de l'Est indique un événement historique d'hybridation entre *C. rufus*/*C. lupus* (sensu Nowak 2002) ou si cet haplotype est simplement ancestral aux deux espèces.

Hypothèse d'hybridation C. lupus/C. latrans

Plusieurs auteurs ont interprété leurs données génétiques comme une preuve d'hybridation entre les loups gris et les coyotes dans la région des Grands Lacs (par exemple, Lehman et al. 1991 ; Wayne et al. 1992 ; Roy et al. 1994, 1996 ; Reich et al. 1999). Ces auteurs suggèrent que l'absence d'allèles et d'haplotypes uniques au sein des loups de l'Est (et des loups rouges du Sud) indique qu'ils sont d'origine hybride, issus du croisement de loups gris et de coyotes, et qu'ils ne devraient donc pas être considérés comme des espèces distinctes. Si ces animaux sont d'origine hybride, il y a des implications importantes en matière de conservation et de gestion, comme le fait que les hybrides ne justifient aucun niveau de protection aux États-Unis (US Endangered Species Act, 2004 : <http://www.fws.gov/le/pdf/ESA.doc>). En revanche, les hybrides seraient protégés en fonction du statut de **l'espèce mère** en Ontario (conformément à la Loi de 1997 sur la protection du poisson et de la faune : <http://www.e-laws.gov.on.ca:81/ISYSquery/IRL18AE.tmp/9/doc> et à la Loi de 2002 sur la chasse et la pêche du patrimoine : <http://www.e-laws.gov.on.ca:81/ISYSquery/IRL18B5.tmp/2/doc>). Cela soulève la question de l'affectation de ressources à la conservation d'un animal qui est le résultat d'une hybridation récente probablement due à des influences anthropiques sur le paysage permettant l'expansion de l'aire de répartition orientale des coyotes. Les principaux partisans de l'hypothèse des origines hybrides concèdent que l'hybridation entre les coyotes et les loups gris a pu se produire avant l'arrivée des Européens et que, de ce fait, le loup oriental contemporain mériterait un certain niveau de conservation. Ces auteurs suggèrent également que leurs résultats reflètent une **introgression** unidirectionnelle des loups gris mâles vers les coyotes femelles ; les hybrides viables seraient capables de se rétrocroiser avec des loups gris, mais pas avec des coyotes (Lehman et al. 1991 ; Wayne et Jenks 1991 ; Roy et

al. 1994, 1996 ; Wayne 1995 ; mais voir Kolenosky 1971 ; Schmitz et Kolenosky 1985). Ils attribuent l'hybridation entre les loups gris et les coyotes dans les populations de l'Est, chose qui n'est pas observée entre les populations occidentales de ces espèces (Pilgrim et al. 1998), aux fortes densités de coyotes et aux faibles densités de loups gris dans l'est. Ils affirment que cela aurait conduit à un *effet Allee* pour les loups gris qui se seraient alors accouplés avec des coyotes.

Données génétiques relatives à l'hypothèse d'hybridation C. lupus/C. latrans

Lehman et al. (1991) ont suggéré qu'une zone d'hybridation entre le loup gris et le coyote existe depuis l'ouest de l'Ontario et le nord du Minnesota jusqu'à la rive nord du Saint-Laurent. Sur la base des données de restriction de l'ADNmt, une proportion significative de loups de ces régions s'est avérée avoir des haplotypes identiques à ceux trouvés dans les populations de coyotes de l'ouest, et en tant que tels, ces loups ont été considérés comme des hybrides. A l'ouest de la région des Grands Lacs, aucune introgression n'a été observée entre les loups gris et les coyotes là où l'agression des loups envers les coyotes a été observée (e.g., Carbyn 1982), similaire aux observations de Mech (1966) sur Isle Royale, au Michigan. Cette **zone hybride** correspond bien aux **morphotypes** de *C. l. lycaon* décrits par Kolenosky et Standfield (1975 ; Figure 2). Lehman et al. (1991) ont suggéré que les loups du nord de l'Ontario, de « **type boréal** », n'auraient aucun matériel génétique de coyote ; les loups du centre de l'Ontario, décrits comme de « **type Algonquin** », représentent un afflux lent mais régulier de gènes de coyote dans les populations de loups, et le troisième type de *C. l. lycaon*, le loup « **Tweed** », également connu sous le nom de coyote de l'Est, serait composé principalement de matériel génétique de coyote de l'Ouest. Lehman et al. (1991) concluent leur étude en déclarant que « les loups peuvent être de plus en plus menacés par l'hybridation avec les coyotes ».

Pour explorer davantage le niveau d'**introgression** des coyotes dans les populations de loups gris, Roy et al. (1994) ont utilisé 10 marqueurs microsatellites autosomiques pour analyser des populations de *C. lupus* et de *C. latrans* d'Amérique du Nord, hybrides ou non (populations hybrides du Minnesota, du Maine et du sud du Québec). Quarante loups d'une population captive de *C. rufus* ont également été analysés dans cette étude. **Aucun allèle n'a été trouvé comme étant unique à C. rufus ou aux populations du Minnesota, du Maine et du sud du Québec, et en tant que tel, ces données ont été considérées comme ne réfutant pas l'hypothèse d'une origine hybride.** Un arbre des distances génétiques entre les populations a suggéré que le loup rouge (population captive) et les loups hybrides du Minnesota et du sud du Québec étaient étroitement liés et intermédiaires aux populations « pures » de *C. lupus* et *C. latrans*. Encore une fois, cela n'a pas été considéré comme réfutant l'hypothèse de l'origine hybride. Roy et al. (1994) ont suggéré que, bien que l'**introgression** des coyotes dans les populations de loups de la région des Grands Lacs soit moins importante que celle observée dans la population de loups rouges en captivité, on s'attend à ce que la poursuite de l'hybridation mine l'intégrité génétique des loups dans cette région, étant donné les changements continus de l'habitat qui favorisent l'augmentation des populations de coyotes.

Pour étudier si l'hybridation des coyotes et des loups gris s'est produite historiquement, Roy et al. (1996) ont étudié le gène cytochrome b de l'ADNmt de 17 loups rouges antérieurs à 1940 (bien qu'il y ait des doutes quant à l'origine des peaux, voir Nowak 2002). **La plupart des haplotypes de loups rouges semblaient être étroitement liés aux haplotypes de coyotes, mais quelques haplotypes de loups rouges uniques ont été observés.** Roy et al. (1996) ont cependant constaté que les **clades** du loup rouge et du coyote étaient intercalés dans l'arbre phylogénétique le plus parcimonieux et n'étaient pas monophylétiques comme on pourrait s'y attendre si le loup rouge était une espèce

distincte. L'absence de groupements uniques d'haplotypes de loups rouges ne réfute donc pas l'hypothèse d'une origine hybride. Cependant, les auteurs soulignent que l'arbre le plus parcimonieux pourrait avoir des haplotypes de coyotes dans un **clade** monophylétique avec une étape de mutation supplémentaire, et des haplotypes de loups rouges dans un **clade** monophylétique avec 9 étapes de mutation supplémentaires. Un problème potentiel de cette étude est que les échantillons provenant des régions des Grands Lacs ont été interprétés comme étant uniquement d'origine coyote ou loup gris, donc les animaux présentant des caractéristiques **intermédiaires** ont été automatiquement considérés comme étant d'origine hybride. Cependant, la similitude entre les loups rouges captifs et ceux d'avant 1940 et les populations de loups du Minnesota et du sud du Québec, qui présentent tous deux des caractéristiques intermédiaires entre coyotes et loups gris, **pourrait tout aussi bien être interprétée comme appartenant à une troisième catégorie de *Canis* au lieu d'indiquer une **introgression** entre coyotes et loups gris.**

Afin de déterminer quand les coyotes et les loups gris ont pu s'hybrider, Reich et al. (1999) ont analysé les données microsatellites de Roy et al. (1994) en utilisant un modèle de mutation par étapes. **Ils ont constaté que les loups rouges étaient le résultat d'une **hybridation** relativement récente** (avec des limites de confiance très larges). Ce travail a ensuite été soutenu par Wang (2003), qui, en utilisant l'ensemble de données de Roy et al. (1994), a trouvé des niveaux similaires d'hybridation avec une méthode de maximum de vraisemblance pour estimer les proportions de **mélange**.

Dans une revue récente de la génétique des canidés, Wayne et Vila (2003) semblent adoucir leur position sur les origines hybrides du loup de l'Est en se basant sur des données moléculaires récentes. Ils affirment que « ***C. lycaon* pourrait avoir été une espèce distincte de type loup rouge qui s'est croisée avec *C. lupus* et qui s'est répandue au Canada après la dernière glaciation** ». Cependant, les auteurs maintiennent que le principal argument contre l'hypothèse d'une espèce distincte est que les haplotypes qui semblent être exclusifs aux loups de l'Est ne sont pas réciproquement monophylétiques (sensu Moritz 1994) pour définir une unité significative d'évolution (ESU). Il faut cependant noter que la monophylie réciproque n'est pas observée pour de nombreuses espèces dont la validité en tant qu'espèce ne fait pas débat (par exemple, Crandall et al. 2000). De plus, la plupart des analyses moléculaires du loup de l'Est effectuées à ce jour n'ont étudié que de petits fragments du génome de l'ADNmt (350 pb ou moins). En étudiant de plus grands fragments d'ADNmt, l'absence de monophylie réciproque peut être partiellement résolue. Il faut également noter qu'étant donné le déclin significatif du nombre de loups entre le milieu des années 1800 et 1900, plusieurs haplotypes intermédiaires peuvent avoir été perdus (voir Leonard et al. 2005). **Par conséquent, l'arbre phylogénétique observé peut ne pas être entièrement représentatif de l'histoire évolutive de cette espèce.**

Enfin, on pourrait s'attendre à ce que si l'hybridation était possible entre les loups gris de l'Ouest et les coyotes lorsque les populations de loups gris sont à des densités très faibles, les régions de l'Ouest avec des populations de loups à faible densité et en voie de recolonisation (par exemple, le Montana et le Wyoming) présenteraient un mécanisme similaire. Des hybrides n'ont pas encore été observés dans ces régions (Pilgrim et al. 1998). Il est intéressant de noter qu'il n'y a pas non plus de preuve d'hybridation entre les loups gris mexicains (*C. l. baileyi*) et les coyotes là où ils sont sympatriques (Garcia-Moreno et al. 1996 ; Hedrick et al. 1997), **ce qui met encore plus à mal l'hypothèse d'une hybridation entre le loup gris et le coyote lorsque les loups sont présents à faible densité.**

Espèce distincte, C. lycaon, hypothèse (sensu Wilson et al. 2000)

On pense que les loups gris occupaient une grande partie de l'Ontario avant la colonisation Européenne (Bates 1958). D'intenses programmes de contrôle des prédateurs ainsi que l'exploitation des fourrures et des forêts dans les années 1800 ont entraîné un déclin du nombre de loups et de grands ongulés dans le sud et l'est de l'Ontario (Peterson 1955 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Franzmann et Schwartz 1997 ; Boitani 2003). Cela a entraîné l'afflux de cerfs de Virginie dans la région mieux adaptée à cet habitat modifié. On a ensuite émis l'hypothèse (par exemple, Wilson et al. 2000 ; Grewal 2001 ; Grewal et al. 2004) que cela a conduit les loups de l'Est, plus petits (considérés comme la même espèce que le loup rouge du sud, *C. rufus*, par ces auteurs), à étendre leur aire de répartition vers le nord au cours des années 1800, alors qu'ils étaient initialement associés aux forêts de feuillus à l'est du Mississippi (Nowak 1995). Cette hypothèse suggère que le loup oriental est une espèce distincte de *Canis*, partageant un ancêtre commun récent avec les coyotes originaires d'Amérique du Nord. La relation étroite entre les loups de l'Est et les coyotes explique la capacité de ces deux espèces à s'hybrider facilement, alors que les loups gris, plus éloignés, ne semblent pas s'hybrider avec les coyotes (Garcia-Moreno et al. 1996 ; Hedrick et al. 1997 ; Pilgrim et al. 1998).

Données génétiques relatives à l'espèce distincte, C. lycaon, hypothèse (sensu Wilson et al. 2000)

Tous les articles moléculaires antérieurs à 1998 suggèrent que l'hybridation explique l'origine du loup rouge et du loup oriental jusqu'à ce que Bertorelle et Excoffier (1998) développent un test pour déduire les proportions de mélange à partir de données moléculaires basées sur une approche **coalescente**. Ils ont appliqué cet estimateur statistique à des populations **métissées** de *Canis* basées sur les informations microsatellites de Roy et al. (1994). Les simulations de trois modèles potentiels de mélange entre ces groupes suggèrent que le processus évolutif qui a conduit à l'espèce du loup rouge était probablement autre chose qu'un simple événement d'hybridation. Leur modèle suggère que les loups rouges et les coyotes ont probablement partagé un ancêtre commun récent. Cela a des implications certaines pour l'origine du loup oriental, étant donné les similitudes observées entre les loups orientaux et les loups rouges dans des études génétiques antérieures (Roy et al. 1994, 1996).

D'autres preuves de cette hypothèse ont été apportées par une étude sur les loups de l'Est réalisée par Wilson et al. (2000). En utilisant à la fois des microsatellites autosomiques et la région de contrôle de l'ADNmt, une similitude génétique a été observée entre les loups rouges et les loups de l'Est sous la forme de fréquences d'allèles microsatellites similaires et d'haplotypes d'ADNmt étroitement liés. De plus, plusieurs haplotypes étaient indépendants de ceux trouvés dans les populations non hybrides de coyotes et de loups gris. Wilson et al. (2000) ont suggéré que les loups rouges et les loups orientaux pourraient être la même espèce partageant un ancêtre commun récent avec les coyotes (150 000 à 300 000 ybp), indépendant de la lignée des loups gris. Compte tenu de leurs résultats, Wilson et al. (2000) ont proposé que le loup oriental conserve sa désignation originale, *C. lycaon* (Schreber 1775 (dans Nowak 2002) ; Miller 1912 ; Pockock 1935).

L'idée que le loup rouge, *C. rufus*, et le loup de l'Est, *C. lycaon*, étaient en fait une troisième espèce distincte de *Canis* en Amérique du Nord a suscité une grande **controverse**. Pour vérifier leur hypothèse, Wilson et al. (2003) ont examiné deux échantillons de loups supposés être antérieurs à la propagation des coyotes vers l'est. Ils ont analysé un échantillon de loups du nord de l'État de New York datant d'environ 1890 et un autre du Maine datant d'environ 1880. Les deux échantillons présentaient des haplotypes qui ressemblaient davantage à ceux des coyotes et qui n'étaient

clairement pas d'origine *C. lupus*. L'échantillon du Maine s'est regroupé avec des séquences d'ADNmt précédemment identifiées de loups de l'Est et de *C. rufus*. L'échantillon de New York s'est regroupé avec les populations modernes de coyotes de l'Ouest. Ils suggèrent que le regroupement des échantillons de New York avec les populations de coyotes pourrait être une preuve soit (1) d'une présence antérieure (de 40 ans) du coyote et d'une introgression dans les loups de l'Est, soit (2) que *C. latrans* et *C. lycaon* partagent un ancêtre commun récent. Selon eux, *C. lupus* et *C. latrans* ne semblent pas s'hybrider dans les populations occidentales d'après les observations de terrain (Thurber et Peterson 1991) et les études génétiques (Lehman et al. 1991 ; Wayne et Lehman 1992 ; Roy et al. 1994 ; Pilgrim et al. 1998 ; Arjo et Pletcher 1999), mais il existe des preuves que les loups de l'Est et les loups gris pourraient le faire (Mech et Federoff 2002 ; Grewal et al. 2004). Par conséquent, le scénario le plus probable est que *C. latrans* et *C. lycaon* partagent un ancêtre commun. Une faiblesse potentielle des études de Wilson et al. (2000, 2003), cependant, est que seuls les *C. lupus* et *C. latrans* de l'Ouest ont été utilisés comme base de référence pour les populations « pures » de coyotes et de loups gris (bien que le *C. latrans* « pur » puisse ne pas exister dans l'est de l'Amérique du Nord, Schmidz et Kolenosky 1985). Le fait de n'utiliser que des populations occidentales pourrait poser un problème car on a constaté que *C. lupus* présente un degré important de structuration génétique (Roy et al. 1994 ; Forbes et Boyd 1997 ; Sharma et al. 2004 ; Leonard et al. 2005), de sorte que les allèles et les haplotypes trouvés dans les populations occidentales peuvent être différents de ceux des populations de *C. lupus* du nord-est.

Hedrick et al. (2002) ont examiné le gène DRB1 du **complexe majeur d'histocompatibilité** (CMH) de classe II à partir d'une population captive de loups rouges et de coyotes du Texas et de Caroline du Nord. Ils n'ont trouvé que quatre allèles parmi les 48 loups rouges captifs, dont deux ont été trouvés dans des populations de coyotes, un provenant d'une étude précédente du CMH du loup gris, et un autre allèle unique aux loups rouges, qui a été trouvé à la plus haute fréquence. L'allèle unique aux loups rouges était très proche de celui trouvé dans les populations de coyotes. Les auteurs en déduisent que les loups rouges sont plus étroitement apparentés aux coyotes qu'aux loups gris, ce qui confirme les travaux de Bertorelle et Excoffier (1998) et de Wilson et al. (2000). Cependant, les gènes du CMH ne sont le plus souvent pas appropriés pour les études phylogénétiques car il peut y avoir plus de variation intraspécifique que de variation interspécifique dans cette région du génome. Les auteurs reconnaissent la possibilité qu'un examen plus approfondi des loups gris puisse révéler d'autres allèles identiques ou plus similaires aux allèles du loup rouge.

Grewal (2001) a étudié l'étendue de la distribution du loup de l'Est en Ontario en analysant 269 animaux à l'aide des séquences de la région de contrôle de l'ADNmt et de huit loci microsatellites autosomiques. Grewal (2001) a constaté que les populations de loups du nord-ouest de l'Ontario jusqu'au nord-est de l'Ontario présentaient pour la plupart des haplotypes propres aux loups de l'Est, mais aussi un certain nombre d'haplotypes également présents dans les populations de *C. lupus* de l'Ouest. Cela a été considéré comme une preuve de l'hybridation contemporaine de *C. lupus*/*C. lycaon* dans ces régions. Dans la partie sud-est de la province, les populations de loups présentaient à nouveau des haplotypes spécifiques au loup de l'Est, mais aussi un nombre important d'haplotypes également présents dans les populations de coyotes de l'Ouest. Cela suggère que les loups de l'Est se sont hybridés avec *C. latrans* dans les parties sud de la province (voir Figures 2 et 3). Une poche résiduelle d'une population de *C. lupus*, exempte de matériel génétique spécifique au loup de l'Est ou au coyote de l'Ouest, a également été découverte près de la partie sud-est du lac Supérieur (parc national Pukaskwa, Figure 3). Il est intéressant de noter que la région du parc

national de Pukaskwa est dominée par les forêts boréales, l'ongulé prédominant étant l'original. La distribution des populations de loups de l'Est, avec des degrés variables d'introggression de *C. lupus* dans le nord et de *C. latrans* dans le sud, correspond très étroitement aux « races » de loups de l'Ontario définies par Kolenosky et Standfield (1975) dans la Figure 2. Une interprétation est que le « **type Ontario** » trouvé dans les forêts boréales serait représenté par la population restante de *C. lupus* dans la région de Pukaskwa ; le « **type Algonquin** » dans les forêts à feuilles caduques serait représentatif de la majorité des populations actuelles dans les régions du nord-est, du nord-ouest et du centre (loup de l'Est avec une certaine introggression de coyote et de loup gris), et le « **loup Tweed** » / coyote de l'Est dans le sud et le sud-est serait représentatif des hybrides loup de l'Est / coyote de l'Ouest que l'on trouve dans les parties sud-est de la province (voir Figure 2). Selon une autre interprétation, le « **type Ontario** » représente le *C. lupus* affecté par le *C. lycaon* qui s'étend d'Est en ouest dans le nord de l'Ontario, tandis que le « **type Algonquin** » représente le loup de l'Est non hybridé dans les régions centrales, et le « **loup Tweed** » ou coyote de l'Est représente un hybride de *C. latrans* (affecté par le *C. lycaon*). Le loup gris originel qui aurait habité la majeure partie de l'Ontario pourrait être représenté par la population résiduelle de *C. lupus* dans la région de Pukaskwa. **Dans tous les cas, le loup de l'Est ne peut pas être considéré comme une sous-espèce de *C. lupus* sur la base de ces données.**



Figure 2. Répartition clonale de quatre « types » de loups trouvés en Ontario dans les années 1970 (adapté de Kolenosky et Standfield 1975), notamment : **loup gris** le long de la baie d'Hudson ; loup de « **type Ontario** » dans la majeure partie de l'Ontario ; loup de « **type Algonquin** » dans le centre de l'Ontario ; et loup de « **type Tweed** » dans le sud de l'Ontario. Une interprétation possible est que le loup de Tweed est un hybride coyote-loup de l'Est, le type Algonquin est un loup de l'Est moins affecté par l'hybridation avec les coyotes, et le type Ontario est un hybride loup de l'Est/loup gris. Les parcs nationaux et provinciaux du Canada sont identifiés par un dégradé de gris

Shami (2002) a utilisé les études sur le chromosome Y comme un test indépendant des travaux antérieurs sur l'ADNmt pour élucider les relations phylogénétiques entre les loups de l'Est, les coyotes et les loups gris. Shami (2002) a génotypé 383 animaux en utilisant les régions

microsatellites du chromosome Y et a trouvé 46 haplotypes. Shami (2002) a constaté que, bien que les loups et les coyotes de l'Est contiennent de l'ADNmt de coyote de l'Ouest, ils n'ont pas de chromosomes Y de coyote de l'Ouest. Ceci suggère qu'il y a eu un accouplement asymétrique entre les coyotes occidentaux et les loups orientaux (Lehman et al. 1991). **Les loups de l'Est possèdent deux haplotypes prédominants, dont aucun ne se retrouve chez les loups gris.** Un arbre phylogénétique des haplotypes Y regroupant des animaux du centre de l'Ontario avec d'autres haplotypes de coyotes et de *Canis* de l'Est suggère qu'ils sont plus étroitement liés aux coyotes qu'aux loups gris. **Shami (2002) n'a trouvé aucun chevauchement d'haplotypes entre les loups des Territoires du Nord-Ouest et les populations de coyotes de l'Ouest.** À quelques exceptions près, le nombre d'allèles présents dans chaque région est assez élevé, malgré la faible taille des échantillons de certaines régions. Par conséquent, l'échantillonnage de cette étude n'était probablement pas suffisant pour déterminer la structure génétique de plusieurs des populations échantillonnées et a donné lieu à un nombre élevé d'haplotypes de *Canis* de l'Est non classifiés. Il est nécessaire d'analyser un plus grand nombre de populations de coyotes et de loups gris pour obtenir une indication claire des interrelations entre les haplotypes Y. Cependant, les résultats de cette étude ne réfutent pas l'hypothèse d'une espèce distincte de loup de l'Est, *C. lycaon*, étroitement liée aux coyotes.



Figure 3. Distribution géographique approximative actuelle des loups de l'est de l'Amérique du Nord avec une composition génétique prédominante de *C. lycaon* avec plus de matériel *C. latrans* au sud et à l'est de la distribution et plus de matériel *C. lupus* au nord-ouest (adapté de Grewal 2001). La zone pointillée indique la zone des loups identifiés comme des **hybrides** de coyotes et de loups gris par Lehman et al. (1991). La distribution actuelle présumée du loup de l'Est est représentée par la zone pointillée (Ontario et Québec). Le contour en pointillés montre les régions où le loup de l'Est et le loup gris peuvent être sympatriques (Manitoba, Minnesota, Wisconsin et Michigan). Les emplacements rayés en Caroline du Nord indiquent les distributions actuelles de loups rouges (programme de captivité et Alligator River Refuge). Notez que les loups du parc national de Pukaskwa (PNP) ont été identifiés comme des *C. lupus* avec très peu d'introgression génétique de *C. lycaon* (Grewal 2001)

Shami (2002) a également étudié une région **intron** du chromosome Y (région du chromosome Y qui évolue plus lentement que les microsatellites Y). Dans cette étude, quatre haplotypes de séquence **d'intron** ont été trouvés : un chez les loups gris des Territoires du Nord-Ouest, un chez les coyotes de l'Ouest, un que l'on pense être exclusif aux loups de l'Est, et un **intron** s'est avéré être ancestral aux trois autres. Il faut noter que l'intron Y du loup gris et **l'intron** du loup de l'Est ont été trouvés chez certains canidés de l'Ohio, du Vermont et de New York. Shami (2002) a interprété ces données comme suggérant une présence historique de loups gris dans ces régions étant donné qu'aucun haplotype du chromosome Y de coyote n'a été observé dans les populations occidentales.

CONCLUSIONS

Parmi les trois principales **hypothèses** taxonomiques concernant les loups de l'Est, les données moléculaires rejettent formellement l'hypothèse selon laquelle les loups de l'Est sont une sous-espèce de *C. lupus* en raison de l'absence de gènes de *C. lupus* chez les loups de l'Est et de la présence prédominante de gènes de type coyote dans ces populations (par exemple, Lehman et al. 1991 ; Roy et al. 1994, 1996 ; Wilson et al. 2000, 2003 ; Grewal 2001 ; Shami 2002 ; Grewal et al. 2004). **L'hypothèse selon laquelle les loups de l'Est sont le résultat d'une hybridation *C. lupus*/*C. latrans* ne peut être rejetée par l'ensemble des données moléculaires.** Ces données incluent le fait qu'il n'y a pas d'allèles microsatellites uniques aux loups de l'Est et la présence d'haplotypes du chromosome Y de loups gris présumés dans les populations de loups de l'Est (Shami 2002). Cependant, étant donné l'absence d'haplotypes de *C. lupus* chez les loups de l'Est avant l'expansion des coyotes dans la région entre le milieu et la fin du XIX^{ème} siècle (Wilson et al. 2003), nous sommes amenés à rejeter cette hypothèse. De plus, de nombreux gènes (ADNmt et chromosome Y) trouvés chez les loups de l'Est n'ont été trouvés ni dans les populations de coyotes de l'Ouest ni dans les populations de loups gris du Nord et semblent être exclusifs aux loups de l'Est (Wilson et al. 2000 ; Grewal 2001 ; Shami 2002), ce qui met encore plus à mal l'hypothèse de l'hybridation. **Bien que le débat persiste, l'hypothèse d'espèces distinctes n'est actuellement rejetée par aucune des études moléculaires susmentionnées.** Notre revue soutient la proposition de Wilson et al. 2003 qui suggère que les loups de l'Est étaient probablement une espèce distincte, *C. lycaon*, avant l'expansion orientale des coyotes. Cela découle des observations d'auteurs qui reconnaissent depuis longtemps l'existence d'un loup **morphologiquement distinct**, mangeur de cerfs, dans l'est de l'Amérique du Nord (par exemple, Miller 1912 ; Pockock 1935 ; Young et Goldman 1944 ; Hall et Kelson 1959 ; Peterson 1966 ; Kolenosky et Standfield 1975 ; Theberge 1991 ; Brewster et Fritts 1995 ; Nowak 1983, 1995, 2002, voir Figure 1).

A l'exception de la nomenclature choisie, les cartes de distribution des loups de l'Est présentées par Nowak (1983, 1995, 2002 ; voir Figure 1) ne doivent pas être écartées si les loups de l'Est et les loups rouges sont effectivement une espèce étroitement apparentée (sensu Wilson et al. 2000). Il a été démontré que le loup rouge et le loup de l'Est partagent de nombreuses similitudes (caractéristiques morphologiques, comportementales et moléculaires ; Wilson et al. 2000 ; Nowak 2002). **Sur la base de ces similitudes, et de l'absence de barrières géographiques séparant ces espèces supposées différentes (*C. rufus* et *C. l. lycaon*, sensu Nowak 2002), il semblerait que le loup rouge et le loup de l'Est puissent être considérés comme des vestiges d'un loup évolué dans l'Est de l'Amérique du Nord, sans lien récent avec le loup gris qui a évolué en Eurasie. Par conséquent, les loups de l'Est pourraient représenter les populations naturelles restantes de ce complexe d'espèces autrefois très répandu** (Wilson et al. 2000).

La distinction morphologique des loups de l'Est par rapport aux loups gris et aux coyotes de l'Ouest, avant la colonisation Européenne, était probablement le résultat de **barrières glaciaires** (Nowak 2002) qui ont été maintenues par la suite par des barrières reproductives attribuables aux spécificités de l'habitat et des proies de ces espèces de *Canis* (Kolenosky et Standfield 1975 ; Moore et Parker 1992 ; Nowak 1995 ; Geffen et al. 2004). Nous suggérons qu'après la colonisation Européenne, les pratiques agricoles et forestières ainsi que les programmes de contrôle des prédateurs ont conduit à la suppression des barrières reproductives entre *C. lupus* et *C. lycaon* dans les parties nord-ouest de l'aire de répartition de *C. lycaon* et *C. latrans* dans la partie sud-est de son aire de répartition. Ainsi, l'hybridation contemporaine entre ces espèces de *Canis* a conduit aux différents **morphotypes** décrits par Kolenosky et Standfield (1975). **Les changements anthropogéniques dans l'est de l'Amérique du Nord qui ont conduit à la disparition de la plupart des populations de loups gris ont favorisé un habitat plus adapté aux cerfs et un afflux de coyotes occidentaux à la fin des années 1800 et au début des années 1900** (Moore et Parker 1992 ; Quinn 2004). L'extension vers le nord des loups de l'Est dans des habitats précédemment dominés par *C. lupus*, suivie de l'arrivée de coyotes de l'Ouest, a entraîné des degrés variables de croisement contemporain entre les loups de l'Est et *C. latrans* et *C. lupus* sur une grande partie de son aire de répartition actuelle. Par conséquent, la distinction taxonomique actuelle des loups de l'Est a été quelque peu obscurcie (Figures 2 et 3).

Des études moléculaires récentes indiquent que la distribution actuelle relativement étroite du loup de l'Est comprend le centre et l'ouest du Québec, le centre et le nord-est de l'Ontario, s'étendant peut-être autour de la région des Grands Lacs, et jusqu'au sud du Manitoba (Lehman et al. 1991 ; Grewal 2001 ; voir Figure 3). Au nord et à l'ouest de cette distribution, on observe des niveaux croissants de matériel génétique de *C. lupus*, alors qu'au sud et à l'est de la distribution, on observe des niveaux croissants de matériel génétique de *C. latrans*. Cependant, une poche résiduelle d'une population de *C. lupus*, avec des preuves minimales de matériel génétique de loup oriental, a été observée au cœur de cette distribution (Figure 3). Un échantillonnage plus important à la périphérie de l'aire de répartition du loup de l'Est doit être effectué pour déterminer clairement où les populations de *C. lycaon* et de *C. lupus* persistent et où *C. latrans* continue d'envahir.

La découverte de l'existence d'une autre espèce de *Canis* en Amérique du Nord a de nombreuses implications en matière de conservation et de gestion. Si *C. lycaon* est reconnu comme une autre espèce de *Canis* dans la région des Grands Lacs, les effectifs actuels de *C. lupus* seraient surestimés, ce qui pourrait influencer son statut de conservation. De plus, dans le sud des États-Unis, des tentatives ont été faites pour identifier et éliminer les individus hybrides de *C. rufus* avec de l'ADN de *C. latrans* et les individus de *C. latrans* dans certaines réserves animales afin de promouvoir un stock génétique pur de *C. rufus* (voir Adams et al. 2003 ; Miller et al. 2003). Un tel programme n'est probablement pas pratique, ni souhaitable pour les loups de l'Est qui constituent aujourd'hui un continuum de **morphotypes** dans la région des Grands Lacs, depuis les plus grands *C. lycaon* avec du matériel génétique *C. lupus* dans le nord-ouest jusqu'aux plus petits *C. lycaon* avec du matériel génétique *C. latrans* dans le sud-est de son aire de répartition actuelle (Grewal 2001 ; Figure 3). **A notre avis, il faut accorder moins d'importance à la préservation du phénotype du loup de l'Est** ; le souci devrait être de conserver le **processus d'évolution** (sensu Moritz 1999, 2002). Ceci peut être accompli en protégeant la diversité génétique des espèces *Canis*, qui, si elle est perdue, ne peut être récupérée, alors que les **phénotypes adaptatifs** peuvent être récupérés par une sélection récurrente (Moritz 2002). **Les espèces de *Canis* sont très vagiles et s'adaptent rapidement.** Cela se reflète dans l'invasion rapide de *C. latrans* dans l'est de l'Amérique du Nord et dans la présence d'hybrides *C.*

latrans/lycaon qui sont bien adaptés aux paysages anthropiquement modifiés du sud de l'Ontario et du Québec où d'autres espèces ne prospéreraient probablement pas. Ainsi, indépendamment des origines taxonomiques du loup de l'Est, l'hybridation actuelle dans les populations de *Canis* de l'Est ne doit pas toujours être considérée comme négative. Par exemple, si l'hybridation s'est produite naturellement entre les loups gris migrants et les loups de l'Est après la dernière glaciation, elle devrait pouvoir se poursuivre. **En fait, des processus similaires sont observés chez de nombreuses espèces végétales où l'hybridation peut être le mécanisme qui protège leur diversité génétique** (Soltis et Gitzendanner 1999). Les politiques de gestion devraient permettre aux loups de l'Est de continuer à s'adapter à leur environnement changeant comme un moyen efficace d'établir une population de *Canis* capable d'exploiter efficacement l'habitat et la base de proies disponibles. Il existe des preuves (voir Grewal 2001 ; Grewal et al. 2004) de barrières reproductives entre les coyotes de l'Est et les loups de l'Est dans le centre de l'Ontario qui ont été associées à l'évolution de la base de proies dans cette région (Quinn 2004). Dans certaines régions du centre de l'Ontario, l'ongulé prédominant est l'orignal, une espèce qui ne constitue pas une proie facile pour les petits hybrides loups de l'Est/coyotes (Forbes et Theberge 1992, 1995 ; Quinn 2004). La sélection naturelle devrait favoriser la présence de plus gros *C. lycaon* ou *C. lycaon/ C. lupus* là où l'orignal prédomine.

Dans l'ensemble, il convient de noter que les études moléculaires des populations de loups de l'Est de l'Amérique du Nord ont permis de mieux comprendre l'écologie, le comportement et les problèmes de conservation de ces espèces. Ces études doivent se poursuivre étant donné qu'un nombre important d'hybridations a eu lieu entre les trois espèces qui habitent actuellement cette région, et que les zones hybrides sont dynamiques, changeant rapidement de taille avec des niveaux variables de conservation et de gestion de l'habitat (Wayne et Vila 2003).