

Masse corporelle, morphologie du crâne et haplotypes de l'ADN mitochondrial des loups de la région du parc national du Mont-Riding, au Manitoba, Canada

Wolf body mass, skull morphology, and mitochondrial DNA haplotypes in the Riding Mountain National Park region of Manitoba, Canada

Astrid V. Stronen, Graham J. Forbes, Tim Sallows, Gloria Goulet, Marco Musiani, and Paul C. Paquet

Received 30 November 2009. Accepted 24 March 2010. Published on the NRC Research Press Web site at cjz.nrc.ca on 27 April 2010.

A.V. Stronen^{1,2} and G.J. Forbes. Department of Biology, University of New Brunswick, Fredericton, NB E3B 5A3, Canada.

T. Sallows. Riding Mountain National Park, Wasagaming, MB R0J 1N0, Canada.

G. Goulet. Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Winnipeg, MB R3C 4W2, Canada.

M. Musiani and P.C. Paquet. Faculty of Environmental Design, University of Calgary, 2500 University Drive NW, Calgary, AB T2N 1N4, Canada.

¹Corresponding author (e-mail: astrid.vik.stronen@umontreal.ca).

²Present address: Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC H3C 3J7, Canada.

Can. J. Zool. 88: 496–507 (2010)

doi:10.1139/Z10-021

Published by NRC Research Press

Résumé

Deux types de loups, le loup gris (*Canis lupus* L., 1758) et le loup des Grands Lacs (*Canis lupus lycaon* Schreber, 1775 ou *Canis lycaon*), représentant les haplotypes d'ADN mitochondrial (ADNmt) de l'Ancien Monde (OW) et du Nouveau Monde (NW), ont été signalés dans l'est du Canada et dans la région des Grands Lacs. Les deux haplotypes ont été trouvés dans le parc provincial et la forêt de Duck Mountain, au Manitoba. Seuls les haplotypes OW ont été signalés dans le parc national isolé du Mont-Riding (RMNP), à 30 km au sud. Les loups avec les haplotypes NW s'hybrident avec *C. lupus* et les coyotes (*Canis latrans* Say, 1823) et pourraient servir de médiateur au flux génétique entre les canidés. Nous avons examiné les données disponibles sur la masse corporelle, la morphologie du crâne et l'ADNmt des loups de la région de RMNP, ainsi que l'ADNmt du Manitoba et de la Saskatchewan, afin d'évaluer l'occurrence des haplotypes NW chez les loups et l'hybridation possible des canidés. La masse corporelle moyenne des loups femelles ($n = 54$) et mâles ($n = 42$) du RMNP entre 1985 et 1987 était plus élevée que celle des femelles ($n = 12$) et des mâles ($n = 8$) entre 1999 et 2004. Treize mesures de crâne sur 29 crânes de loups n'ont pas suggéré de différences significatives entre les loups du RMNP et ceux de Duck Mountain. Dix-neuf des 20 échantillons du RMNP présentaient des haplotypes OW, tandis qu'un autre se regroupait avec des haplotypes NW.

INTRODUCTION

Le loup gris (*Canis lupus* L., 1758) était historiquement largement distribué à travers l'Eurasie et l'Amérique du Nord avec des taux élevés de flux génétiques (Kurtén et Anderson 1980 ; Vilà et al. 1999) mais a connu une contraction extensive de son aire de répartition, principalement en raison de la chasse, de l'empoisonnement et de la réduction de l'abondance des proies (Paquet et Carbyn 2003 ; Leonard et al. 2005).

Des recherches génétiques récentes indiquent que deux types de loups, le loup gris et le loup de l'Est (*Canis lupus lycaon* Schreber, 1775 ; utilisation de *Canis lycaon* proposée par Wilson et al. 2000) ou loup des Grands Lacs (Leonard et Wayne 2008), sont présents dans le centre-est de l'Amérique du Nord. Les loups gris sont considérés comme ayant évolué en Eurasie (Kurtén et Anderson 1980) et représentent des haplotypes de l'ADN mitochondrial (ADNmt) de l'Ancien Monde (OW). Les loups de l'Est ou des Grands Lacs sont caractérisés par des haplotypes d'ADNmt étroitement liés au coyote (*Canis latrans* Say, 1823), originaire d'Amérique du Nord, et ont été trouvés dans les provinces Canadiennes du Québec, de l'Ontario et du Manitoba (Wilson et al. 2000 ; Grewal et al. 2004) et dans les États des Grands Lacs qui comprennent le Minnesota, le Wisconsin et le Michigan (Koblmuller et al. 2009a ; Fain et al. 2010). Ils s'hybrident avec *C. lupus* et *C. latrans* en Ontario (Grewal 2001 ; Wilson et al. 2009) et dans les États des Grands Lacs (Leonard et Wayne 2008 ; Koblmuller et al. 2009a ; mais voir Fain et al. 2010).

L'histoire de l'évolution et le statut de conservation des loups avec des haplotypes étroitement liés aux coyotes ne sont pas résolus (Wilson et al. 2000, 2009 ; Leonard et Wayne 2008, 2009 ; Cronin et Mech 2009 ; Kays et al. 2009 ; Koblmuller et al. 2009a, 2009b ; Mech 2009, 2010 ; Schwartz et Vucetich 2009 ; Wheeldon et White 2009 ; Fain et al. 2010 ; Rutledge et al. 2010). Cependant, nous nous référons ci-après à ces loups, et aux coyotes, comme représentant les haplotypes du Nouveau Monde (NW). Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a inscrit le loup de l'Est (désigné sous le nom de loup gris de la sous-espèce *C. l. lycaon*) sur la liste des espèces préoccupantes pour lesquelles l'**introgression** de *C. latrans* est considérée comme une menace (COSEPAC 2001). L'**introgression** de *C. latrans* ne semble pas constituer un risque pour *C. lupus* là où les deux espèces se chevauchent dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Pilgrim et al. 1998 ; COSEPAC 2001).

Wilson et al. (2000) ont rapporté un **métissage** d'haplotypes d'ADNmt OW et NW dans le parc provincial et la forêt du mont Duck (ci-après les monts Duck) dans le sud-ouest du Manitoba, tandis que les analyses de microsatellites nucléaires ont placé les loups du parc national du Mont-Riding (PNMR), à environ 30 km au sud, près des populations des Territoires du Nord-Ouest et du parc national de Pukaskwa dans le nord-ouest de l'Ontario. Les loups de Pukaskwa ont été identifiés comme ayant principalement de l'ADNmt OW avec seulement quelques occurrences d'haplotypes NW, bien que ces derniers semblent communs en dehors du parc (Grewal 2001 ; Wilson et al. 2009). D'autres études sur l'ADNmt ont révélé que les loups du PNMR étaient distincts des autres populations nord-américaines (Geffen et al. 2004). Un haplotype d'ADNmt trouvé dans le PNMR a été regroupé avec des loups du nord et de l'ouest de l'Amérique du Nord et des loups Eurasiens et n'a pas été retrouvé ailleurs (Lehman et al. 1991).

Les loups et les coyotes sont sympatriques dans tout le PNMR et occupent des niches écologiques différentes sans qu'il y ait de preuve d'hybridation (Carbyn 1982a ; Paquet 1992). La possibilité d'hybridation a néanmoins été notée comme une préoccupation pour cette population isolée (Carbyn 1980). Les loups sont les principaux prédateurs des wapitis (*Cervus elaphus* L., 1758) dans le PNMR et la conservation des processus de prédation est vitale pour l'intégrité écologique du parc (Parcs Canada 2004), qui est situé à la limite ouest de l'aire de répartition actuellement proposée pour les loups ayant des haplotypes NW (Kyle et al. 2006). Comme les loups ayant des haplotypes NW semblent capables d'assurer la médiation du flux génétique entre les types de canidés (Wilson et al. 2009), leur présence potentielle pourrait avoir des conséquences importantes sur

l'échangeabilité génétique et écologique (Templeton 1989) dans le PNMR et les terres agricoles qui entourent maintenant le parc et qui englobent une grande partie de la zone de transition entre les écozones des prairies et de la plaine Boréale (Environnement Canada 1993).

La gestion de la conservation des canidés d'Amérique du Nord nécessite des informations supplémentaires sur l'aire de répartition des loups avec des haplotypes NW et si les loups avec des haplotypes ADNmt divergents, mais vraisemblablement neutres (non sélectifs), sont écologiquement différents. La génétique moléculaire, le comportement, la morphologie, l'aire de répartition et la distribution doivent donc être évalués ensemble lors de l'examen de la taxonomie et de la différenciation entre les populations (Ryder 1986 ; O'Brien et Mayr 1991 ; Frankham et al. 2002). L'évolution contemporaine peut être à la fois **diversifiante et homogénéisante** (voir la revue de Carroll 2008) et les environnements dominés par l'homme semblent parfois favoriser une **sélection homogénéisante chez les canidés** (Kolenosky et Standfield 1975 ; Schmitz et Kolenosky 1985 ; Schmitz et Lavigne 1987 ; Sears et al. 2003). De multiples facteurs pourraient également influencer l'étendue et la direction de l'hybridation des canidés, notamment la présence d'un canidé de taille intermédiaire (Hailer et Leonard 2008). Des résultats récents provenant du Minnesota, où les loups avec des haplotypes OW et NW semblent se rencontrer (Lehman et al. 1991 ; Wilson et al. 2000 ; Leonard et Wayne 2008 ; Fain et al. 2010), indiquent un **cline** dans la masse corporelle du nord-ouest au nord-est (Mech et Paul 2008). Si les coyotes et les loups avec des haplotypes NW sont sympatriques et se croisent dans les Duck Mountains, nous nous attendons à ce que les loups des Duck Mountain soient plus petits que les loups du RMNP, avec des crânes moins massifs et des caractéristiques semblables à celles des coyotes, comme un museau plus étroit (Kolenosky et Stanfield 1975). Cependant, nous nous attendons également à ce que les loups présentant des haplotypes NW se dispersent actuellement dans le parc national du Mont-Riding. Nous examinons les données disponibles sur la masse corporelle des loups et la morphologie de leur crâne dans la région du RMNP, nous rapportons les résultats de l'ADNmt dans la région et au-delà, et nous discutons de ces résultats par rapport à leur signification écologique pour le RMNP et d'autres petites populations de loups dans des paysages dominés par l'homme.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude principale englobe les Duck Mountains (5184 km²) et la réserve de biosphère du Mont Riding (15000 km²), cette dernière comprenant la zone protégée centrale RMNP (2974 km²) et 15 municipalités rurales environnantes. Le PNMR est situé à environ 30 km au sud des monts Duck (Fig. 1). La région fait partie de l'escarpement du Manitoba, une série de hautes terres de l'ouest du Manitoba séparées par de larges vallées qui comprennent de nombreux lacs et étangs ; des forêts de feuillus, boréales et mixtes ; des prairies de fétuque scabre ; et de vastes marais et zones humides (Conservation Manitoba 2004 ; Parcs Canada 2006). Le climat est de type continental intérieur, avec des hivers froids et une épaisseur de neige modérée (Carbyn 1982*b*). La saison de croissance est variable, mais elle dure en moyenne 72 jours (Parcs Canada 2004). Une **fragmentation** considérable du paysage causée par l'homme s'est produite dans la région entourant le PNMR (McNamee 1993). Le couvert forestier était presque continu entre le PNMR et les monts Duck jusque dans les années 1950, mais il n'en restait que 14% en 1991 et le développement agricole intense entre le PNMR et les monts Duck a effectivement séparé le PNMR des autres zones boisées (Walker 2001). L'agriculture est maintenant l'utilisation dominante des terres et occupe environ

58% de la superficie entourant le PNMR (35% de terres cultivées et 23% de pâturages), tandis que les terres publiques habitées (y compris les parcs) représentent 16% (Parcs Canada 2004).

L'orignal (*Alces alces* (L., 1758)), le castor (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) sont abondants dans la région, bien que l'orignal soit rarement signalé dans les terres agricoles entre le PNMR et les monts Duck (Brook 2007). Le cerf mulet endémique (*Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817)) est aujourd'hui rare et a été remplacé par le cerf de Virginie, qui a étendu son aire de répartition au cours du siècle dernier en réponse à la modification du paysage par l'homme. Les autres grands mammifères comprennent le loup, l'ours noir (*Ursus americanus* Pallas, 1780), le coyote, le lynx (*Lynx canadensis* Kerr, 1792), le renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758), le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben, 1777) et plusieurs espèces de mustélidés.

Les loups sont présents dans le sud du Manitoba depuis au moins 5000 ans (Goulet 1993). L'espèce a occupé la région du PNMR jusqu'à ce que la combinaison de la chasse, du piégeage, du défrichage et de l'empoisonnement provoque probablement une disparition locale vers 1900 (Carbyn 1980). Dans les années 1930, les rapports des gardes du parc et des résidents ont confirmé le retour des loups, probablement par dispersion à partir des régions boisées au nord du PNMR (Fritts et Carbyn 1995). Les loups du PNMR ont été suivis dans le cadre de plusieurs études pluriannuelles depuis 1974, sans qu'aucune preuve de dispersion réussie du parc vers les régions environnantes n'ait été apportée (Carbyn 1980 ; Paquet 1992 ; Stronen 2009).

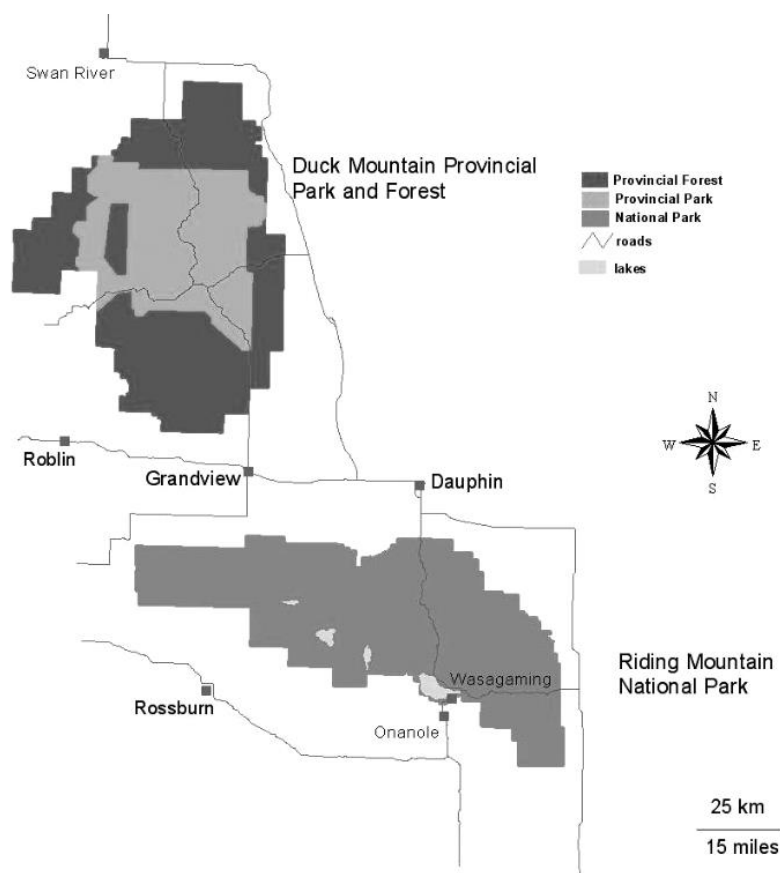


Fig. 1. Zone d'étude dans le sud-ouest du Manitoba, Canada. Le parc national du Mont-Riding est situé à 265 km au nord-ouest de la ville de Winnipeg

Masse corporelle

Nous avons mesuré la masse corporelle de 96 loups adultes >3 ans ($n = 54$ femelles et $n = 42$ mâles) en bonne condition (basée sur la graisse corporelle) tués à l'intérieur ou dans un rayon de 10 km du RMNP entre 1985 et 1987. Les loups âgés de moins de 3 ans ont été séparés des animaux plus âgés sur la base des types (décidés ou permanents), du nombre et du stade d'éruption des dents, ainsi que de l'ossification des sutures du crâne et de la fusion des **épiphyes** sur les os longs. Par la suite, nous avons mesuré la masse corporelle de 20 loups adultes provenant de la même région ($n = 12$ femelles et $n = 8$ mâles) entre 1999 et 2004, dont 6 femelles et 3 mâles ont été capturés vivants et munis de colliers émetteurs dans le cadre d'une étude sur la dispersion dans le RMNP (Stronen 2009). Aucune donnée n'est disponible dans les Duck Mountains, et un peu plus d'une décennie sépare les deux intervalles de mesures dans le RMNP. Cependant, nous comparons ces données disponibles afin d'évaluer si la masse corporelle des loups adultes du RMNP semble inchangée, ou si elle pourrait être en déclin et donc indiquer une hybridation loup-coyote.

Morphologie du crâne

Nous avons effectué 13 mesures morphologiques (Goulet 1993 ; Nowak 1995) sur 29 crânes de loups Manitobains (17 mâles et 12 femelles) du PNMR et des monts Duck disponibles au musée du Manitoba à Winnipeg (Tableau 1) afin d'évaluer si les loups des monts Duck sont plus petits que les loups du PNMR et ont des museaux plus étroits. Nowak (1995) suggère que ces caractères expriment des caractéristiques adaptatives majeures du crâne de loup concernant la taille globale, la protection crânienne, le pouvoir de préhension et la capacité de couper et d'écraser. La mesure de la longueur du crâne a nécessité un plus grand pied à coulisse et nous avons mesuré cette distance au millimètre près ; toutes les autres mesures ont été faites au 0,05 mm près.

Tableau 1. Mesures morphologiques sur les crânes de loups du parc national du Mont-Riding et du parc provincial du Mont-Duck et de la forêt au musée du Manitoba, Winnipeg, Canada, 2005

| Number | Measure | Description |
|--------|------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1* | length | Greatest length of skull |
| 2 | zyg. width | Greatest distance across zygomata |
| 3 | P1–M2 | Alveolar length of maxillary tooth row (P ¹ –M ²) |
| 4 | cheek | Maximum width across upper cheek teeth (carnassials, P ⁴) |
| 5 | p. width | Palatal width at first premolars (P ¹) |
| 6 | fr. shield | Width of frontal shield |
| 7 | M1–orbit | Height from tooth row to orbit |
| 8 | jugal | Depth of jugal |
| 9 | carnas. | Crown length of upper carnassial (P ⁴) |
| 10 | M2 | Crown width of second upper molar (M ²) |
| 11 | a–a | Braincase width at widest point |
| 12 | b–b | Length from second upper molar (M ²) to depression in front of auditory bullae |
| 13 | g–g | Least width across frontals at constriction behind postorbital processes |

Note : Tous les crânes ont été considérés comme ayant atteint leur pleine maturité sur la base (i) de l'éruption complète des canines et (ii) de la fermeture des sutures du crâne. Les mesures 1-10 sont décrites avec des images dans Nowak (1995), tandis que les mesures 11-13 sont décrites dans Goulet (1993). Les mesures ont été enregistrées à 0,05 mm près.

*Calibre plus grand requis ; mesuré au millimètre près.

Analyses de l'ADNmt...

Analyses statistiques...

RESULTATS

Masse corporelle et morphologie du crâne

La masse corporelle moyenne était plus faible chez les loups mâles et femelles échantillonnés après 1990 (Tableau 2). Le changement de la masse moyenne, ainsi que de la masse minimale et maximale, était plus important chez les loups mâles, et ces trois mesures ont diminué avec le temps. La masse minimale des femelles est la seule mesure qui a montré une augmentation après 1990. Les mesures moyennes du crâne étaient généralement plus grandes pour les mâles du RMNP que pour ceux de Duck Mountain, alors que la relation inverse était observée chez les femelles (Tableau 3, Figure 2).

Les résultats ne suggéraient pas que les loups de Duck Mountain avaient des museaux plus étroits que ceux des loups du RMNP.

La largeur des joues était légèrement plus petite chez les mâles du mont Duck que chez ceux du mont Riding, mais le contraire était observé chez les femelles. La largeur du palais était similaire chez les mâles des deux régions, alors que les femelles du mont Duck avaient un palais légèrement plus large.

Tableau 2. Masse corporelle des loups adultes (kg ; moyenne et SE) du parc national du Mont-Riding, Manitoba, Canada, 1985-2004

| Period | Females | | | | Males | | | |
|-----------|---------|--------------|---------|---------|-------|--------------|---------|---------|
| | n | Mean (SE) | Minimum | Maximum | n | Mean (SE) | Minimum | Maximum |
| 1985–1987 | 54 | 38.76 (0.64) | 31.0 | 48.0 | 42 | 45.95 (0.80) | 36.0 | 53.0 |
| 1999–2004 | 12 | 35.62 (1.00) | 31.7 | 43.1 | 8 | 39.00 (1.18) | 34.0 | 43.0 |

Note : Les loups ont été recueillis à l'intérieur ou dans un rayon de 10 km du PNMR. Tous les individus, à l'exception d'une femelle en 2004, ont été notés comme étant en bonne ou moyenne condition

Tableau 3. Mesures du crâne de loup (moyenne et SE) au Manitoba, Canada

| Measure | Males | | | Females | | |
|---------------|------------------------------|----------------------|----------------------|------------------------------|---------------------|----------------------|
| | Duck Mountain (SE); n = 7 | RMNP (SE); n = 10 | Mean (SE); n = 17 | Duck Mountain (SE); n = 8 | RMNP (SE); n = 4 | Mean (SE); n = 12 |
| 1. length | 255.43 (3.64) | 261.20 (4.24) | 258.8 (2.92) | 255.50 (4.47) | 243.50 (2.75) | 251.5 (3.48) |
| 2. zyg. width | 137.43 (2.17) | 138.70 (3.05) | 138.2 (1.96) | 138.37 (1.68) | 134.55 (1.40) | 137.1 (1.29) |
| 3. P1–M2 | 85.35 (0.90) | 88.02 (1.11) | 86.9 (0.80) | 84.94 (1.53) | 81.44 (1.54) | 83.7 (1.21) |
| 4. cheek | 79.66 (1.11) | 82.65 (1.31) | 81.4 (0.94) | 80.18 (1.41) | 79.74 (0.88) | 80.0 (0.96) |
| 5. p. width | 32.22 (0.88) | 32.36 (0.79) | 32.3 (0.57) | 32.52 (0.74) | 31.43 (0.68) | 32.2 (0.55) |
| 6. fr. shield | 63.14 (2.93) | 63.04 (2.02) | 63.1 (1.64) | 62.16 (1.43) | 63.89 (1.79) | 62.7 (1.11) |
| 7. M1–orbit | 39.02 (0.68) | 40.56 (0.71) | 39.9 (0.52) | 39.61 (0.79) | 37.09 (0.81) | 38.8 (0.67) |
| 8. jugal | 19.36 (0.56) | 19.16 (0.51) | 19.2 (0.37) | 19.33 (0.49) | 18.06 (0.01) | 18.9 (0.37) |
| 9. carnas. | 25.14 (0.37) | 26.17 (0.38) | 25.7 (0.29) | 24.99 (0.53) | 23.99 (0.30) | 24.7 (0.39) |
| 10. M2 | 13.64 (0.39) | 14.01 (0.15) | 13.9 (0.18) | 13.76 (0.21) | 13.21 (0.14) | 13.6 (0.16) |
| 11. a–a | 66.45 (1.47) | 65.39 (0.64) | 65.8 (0.70) | 66.84 (0.52) | 63.24 (0.96) | 65.6 (0.68) |
| 12. b–b | 68.36 (1.32) | 68.09 (1.42) | 68.2 (0.97) | 67.27 (1.58) | 63.50 (1.40) | 66.0 (1.24) |
| 13. g–g | 41.63 (1.20) | 39.40 (0.82) | 40.3 (0.72) | 40.65 (1.50) | 39.40 (1.08) | 40.2 (1.04) |

Remarque : toutes les mesures sont exprimées en millimètres. Les détails des mesures sont fournis dans la section Matériaux et méthodes

Fréquences des haplotypes d'ADNmt et divergence des séquences

Nous avons trouvé 13 haplotypes dans la zone d'étude primaire et 7 autres provenant d'autres régions du Manitoba et de la Saskatchewan (Tableaux 4, 5). Parmi ceux-ci, quatre variantes du Manitoba et une de la Saskatchewan provenaient de *C. latrans*. Les haplotypes C22 et C23 sont présents dans les deux provinces. Le nord du Manitoba présentait trois haplotypes que l'on ne trouve que dans cette région (13, 14, 15), alors que le PANP en présentait deux (16, 17). Sept haplotypes (5-12) ont été trouvés uniquement dans le PNMR, et C3 et 12 uniquement dans les monts Duck. Les haplotypes du nord et de l'est du Manitoba, du PNMR et du PANP se sont généralement regroupés ensemble et près des haplotypes OW d'Amérique du Nord et d'Europe dans un arbre

de voisinage (Fig. 3). Dans les monts Duck, C3 et 12 se sont regroupés ensemble et près de C1 provenant de la région du parc provincial Algonquin et du sud de l'Ontario.

Dix-neuf des 20 échantillons du PNMR présentait des haplotypes OW. L'haplotype le plus fréquent du PNMR (C23) est commun et partagé avec les monts Duck, mais les autres haplotypes du PNMR n'ont pas été observés en dehors du parc. L'haplotype 5 du PNMR, trouvé dans un échantillon fécal provenant du parc, est situé plus près des haplotypes NW des monts Duck, Algonquin, *C. rufus* et *C. latrans* que des autres variantes du PNMR. Les haplotypes OW et NW forment deux groupes distincts dans la généalogie du TCS, avec des lacunes dans les haplotypes exclus (Fig. 4). Ici, les haplotypes C3 et 12 des monts Duck sont regroupés avec C1 et plus proches des haplotypes OW que l'haplotype 5.

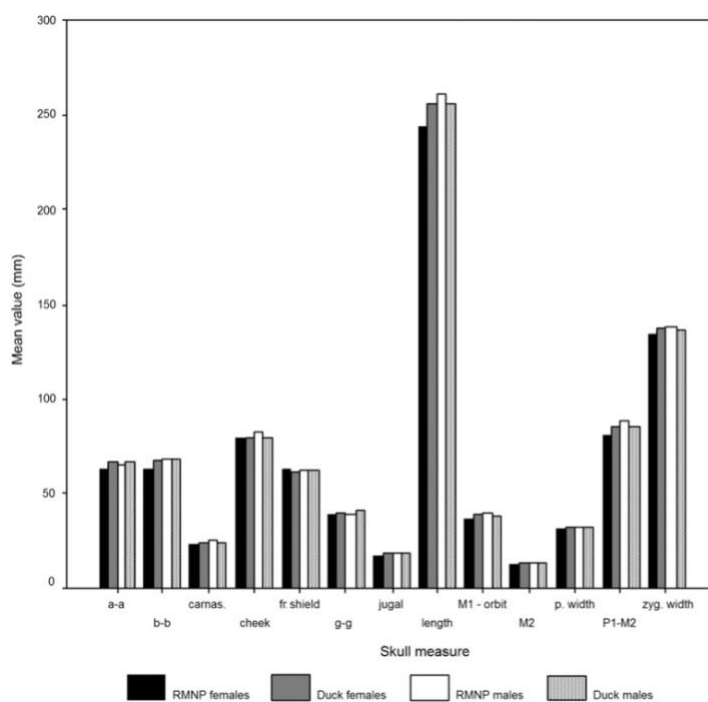


Fig. 2. Valeurs moyennes des mesures du crâne des loups du parc national du Mont-Riding et du parc provincial et de la forêt du Mont-Duck, Manitoba, Canada

DISCUSSION

Masse corporelle et morphologie du crâne

Nous avons constaté un déclin de la masse corporelle moyenne des loups dans le PNMR. Si la présence de canidés de taille intermédiaire avec des haplotypes NW facilite l'hybridation (Hailer et Leonard 2008), les loups du PNMR plus petits pourraient être plus susceptibles de s'hybrider avec d'autres canidés dans et autour du parc. Les résultats obtenus à partir des échantillons de crâne disponibles ne confirment pas une divergence évidente dans la forme ou la taille du crâne entre le PNMR et les monts Duck. Les échantillons de mâles de Duck Mountain présentaient un museau légèrement plus étroit (largeur des dents palatines et des joues) et des secondes molaires supérieures plus étroites par rapport aux échantillons du RMNP. Cependant, la différence est faible et la relation inverse a été observée chez les femelles. Nowak (1995) a trouvé que les loups Algonquins mâles (désignés sous le nom de *C. l. lycaon*) avaient un palais plus étroit que les loups mâles regroupés avec le *C. l. lycaon* de l'ouest de l'Ontario et le *Canis lupus hudsonicus* Goldman, 1941 (incluant le nord du Manitoba), mais les loups Algonquins avaient également des secondes molaires supérieures plus larges.

Tableau 4. Haplotypes d'ADNmt des canidés d'Amérique du Nord par emplacement, avec la taille des échantillons

| Sample code | Sample description | Haplotype with number of samples | Number of samples |
|-------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| NWMan | Northwestern Manitoba | C22 (5), C23 (2), 13 (1), 14 (1), 15 (1) | 10 |
| NEMan | Northeastern Manitoba | C22 (1) | 1 |
| EMan | Eastern Manitoba | C23 (2) | 2 |
| Duck | Duck Mountains, Manitoba | C3 (3), C22 (1), C23 (3), 12 (1) | 8 |
| PANP | Prince Albert National Park, Saskatchewan | C22 (4), 16 (18), 17 (2) | 24 |
| PA latrans | Prince Albert <i>Canis latrans</i> | 4 (1) | 1 |
| RMNP | Riding Mountain National Park, Manitoba | C23 (13), 5 (1), 6 (1), 7 (1), 8 (1) 9 (1), 10 (1), 11 (1) | 20 |
| RM latrans | Riding Mountain <i>Canis latrans</i> | 1 (1), 2 (1), 3 (1) | 3 |
| Montana | Montana, USA | C22 (1) | 1 |
| Rufus | <i>Canis rufus</i> | C2 (9), C19 (3), 18 (1) | 13 |
| Algonquin | Algonquin Provincial Park, Ontario | C1 (7), C9 (1), C14 (3), C17 (1), C19 (1) | 13 |
| NAlgonquin | North of Algonquin Provincial Park, Ontario | C1 (1), C16 (1), C23 (1) | 3 |
| OH latrans | Ohio, USA, <i>Canis latrans</i> | C5 (1) | 1 |
| TX latrans | Texas, USA, <i>Canis latrans</i> | C4 (1), C6 (2), C7 (1), C8 (1), C10 (1), C11 (1), C12 (1), C15 (1), C18 (2), C19 (12), C20 (2), C21 (2) | 27 |
| NWT | Northwest Territories | C23 (1) | 1 |
| N QC | Northern Quebec | C23 (1) | 1 |
| NW ON | Northwest Ontario | C13 (2), C24 (1) | 3 |
| Nbor ON | Northern boreal Ontario | C23 (1) | 1 |
| FF ON | Fort Francis, Ontario | C23 (1) | 1 |
| S ON | Southern Ontario | C1 (1), C9 (1), C14 (2), C19 (4) | 8 |

Note : Les haplotypes avec le préfixe C proviennent de Wilson et al. 2000. C22 a également été identifié dans un échantillon de référence de *C. lupus* du Montana fourni à P. Paquet et 18 dans un échantillon de *C. rufus* fourni par J. Leonard

Fréquences des haplotypes d'ADNmt et divergence des séquences

La majorité des haplotypes du Manitoba et tous ceux de la Saskatchewan prélevés sur des loups se sont regroupés avec les haplotypes OW d'Amérique du Nord et d'Europe. La valeur bootstrap élevée suggère que la division entre les haplotypes OW et NW est distincte. Une large zone de chevauchement géographique est observée, avec l'haplotype C22 trouvé dans tout le Manitoba et les PANP (cette étude) ; en Ontario et au Québec (Wilson et al. 2000 ; Grewal et al. 2004 ; Rutledge et al. 2010) ; au Michigan, au Wisconsin et au Minnesota (Wheeldon 2009 ; Fain et al. 2010), et l'haplotype C3 signalé au Manitoba (Wilson et al. 2000 ; cette étude), en Ontario (Rutledge et al. 2010), dans l'ouest du Québec (Grewal et al. 2004), et au Michigan, au Wisconsin et au Minnesota (Wheeldon 2009 ; Fain et al. 2010). Nos résultats d'haplotypes des monts Duck concordent avec ceux de Wilson et al. (2000). Nous avons trouvé l'haplotype C3 et l'haplotype 12 étroitement lié. Les résultats de RMNP suggèrent que le parc est principalement occupé par *C. lupus*. L'haplotype le plus fréquent du RMNP (C23) est commun et partagé avec les Duck Mountains, mais les autres haplotypes du RMNP n'ont pas été observés en dehors du Parc. Des analyses plus approfondies sont nécessaires pour déterminer si ces haplotypes RMNP sont rares ou uniques.

L'haplotype 5 du PNMR provient d'un échantillon fécal collecté sur un sentier de randonnée utilisé par des loups, des coyotes et des chiens (*Canis lupus familiaris* L., 1758). Les analyses génétiques des populations de 13 marqueurs microsatellites nucléaires ont placé l'individu dans un groupe avec d'autres loups du PNMR (Stronen 2009), alors qu'un chien ou un coyote aurait probablement été identifié comme un immigrant au PNMR selon notre suite d'allèles microsatellites (Thiessen 2007). Cependant, il est également possible qu'un rejeton issu d'une reproduction entre une femelle coyote et un mâle loup, la voie d'introgession la plus probable (Roy et al. 1994), ait pu se réintroduire dans la population de loups. Wheeldon et White (2009) ont trouvé les haplotypes C1 et C13 de l'ADNmt dans trois échantillons prélevés dans la région des Grands Lacs il y a plus de 100 ans. Ils ont également noté que les trois échantillons étaient regroupés avec des loups gris de l'Est du Manitoba, du Minnesota et du nord-ouest-nord-est de l'Ontario, selon les fréquences des allèles

microsatellites, et que la probabilité d'assignation aux coyotes de l'est et de l'ouest était faible. Les haplotypes C1 et C13 ont également été signalés dans des échantillons de coyotes du Michigan, du Wisconsin, du Minnesota et de l'Ontario (Wheeldon 2009 ; Fain et al. 2010 ; Rutledge et al. 2010). Les deux haplotypes C1 et C13 sont placés relativement près de l'haplotype 5 du PNMR. Leur présence chez les canidés identifiés comme des loups selon les fréquences des allèles microsatellites semble cohérente avec nos résultats. Si l'haplotype 5 représente des loups avec des haplotypes NW, ces canidés semblent néanmoins être rares dans le RMNP.

Tableau 5. Haplotypes d'ADNmt des canidés d'Amérique du Nord par emplacement, avec les tailles d'échantillons et les données listées par haplotype

| Haplotype | Location | Number of samples |
|-----------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| 1 | Riding Mountain National Park (RMNP), Manitoba (1) | 1 |
| 2 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 3 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 4 | Prince Albert National Park (PANP), Saskatchewan (1) | 1 |
| 5 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 6 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 7 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 8 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 9 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 10 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 11 | RMNP, Manitoba (1) | 1 |
| 12 | Duck Mountains, Manitoba (1) | 1 |
| 13 | Northwestern Manitoba (1) | 1 |
| 14 | Northwestern Manitoba (1) | 1 |
| 15 | Northwestern Manitoba (1) | 1 |
| 16 | PANP, Saskatchewan (18) | 18 |
| 17 | PANP, Saskatchewan (2) | 2 |
| 18 | <i>Canis rufus</i> (1) | 1 |
| C1 | Algonquin Provincial Park, Ontario (7); north of Algonquin (1); southern Ontario (1) | 9 |
| C2 | <i>Canis rufus</i> (9) | 9 |
| C3 | Duck Mountains, Manitoba (3) | 3 |
| C4 | Texas (1) | 1 |
| C5 | Ohio (1) | 1 |
| C6 | Texas (2) | 2 |
| C7 | Texas (1) | 1 |
| C8 | Texas (1) | 1 |
| C9 | Algonquin Provincial Park, Ontario (1); southern Ontario (1) | 2 |
| C10 | Texas (1) | 1 |
| C11 | Texas (1) | 1 |
| C12 | Texas (1) | 1 |
| C13 | Northwest Ontario (2), | 2 |
| C14 | Algonquin Provincial Park, Ontario (3); southern Ontario (2), | 5 |
| C15 | Texas (1) | 1 |
| C16 | North of Algonquin, Ontario (1) | 1 |
| C17 | Algonquin Provincial Park, Ontario (1) | 1 |
| C18 | Texas (2) | 2 |
| C19 | Texas (12); <i>Canis rufus</i> (3); Algonquin Provincial Park, Ontario (1); southern Ontario (4) | 20 |
| C20 | Texas (2) | 2 |
| C21 | Texas (2) | 2 |
| C22 | Northwestern Manitoba (5); northeastern Manitoba (1); Duck Mountains, Manitoba (1); PANP (4); Montana (1) | 12 |
| C23 | Northwestern Manitoba (2); eastern Manitoba (2); Duck Mountains, Manitoba (3); RMNP (13); north of Algonquin, Ontario (1); Northwest Territories (1); northern Quebec (1); northern boreal Ontario (1); Fort Francis Ontario (1) | 25 |
| C24 | Northwest Ontario (1) | 1 |

Note : Les haplotypes avec le préfixe C proviennent de Wilson et al. (2000). C22 a également été identifié dans un échantillon de référence de *C. lupus* du Montana fourni à P. Paquet et 18 dans un échantillon de *C. rufus* fourni par J. Leonard. Pour les abréviations des emplacements des échantillons, voir le Tableau 4

Les plus grandes distances génétiques trouvées au sein d'une même espèce tendent à se situer entre des régions supposées avoir servi de **refuges glaciaires** (Hewitt 2000 ; Nichols 2001). Si les loups avec des haplotypes NW représentent un canidé qui a évolué en Amérique du Nord indépendamment de *C. lupus* (Wilson et al. 2000), ces canidés pourraient tendre leur aire de répartition vers l'ouest. Une zone de chevauchement croissante entre les haplotypes NW et OW

pourrait être une conséquence de la dispersion naturelle et du mélange après le retrait des plus récentes couches de glace (Nowak 1983 ; Kyle et al. 2006). Nos résultats n'appuient pas la présence d'haplotypes NW dans le nord du Manitoba ou de la Saskatchewan, mais des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer l'histoire de l'évolution des loups ayant des haplotypes NW, si leur aire de répartition s'étend et le rôle relatif des facteurs biophysiques et humains dans la réduction de leur aire de répartition.

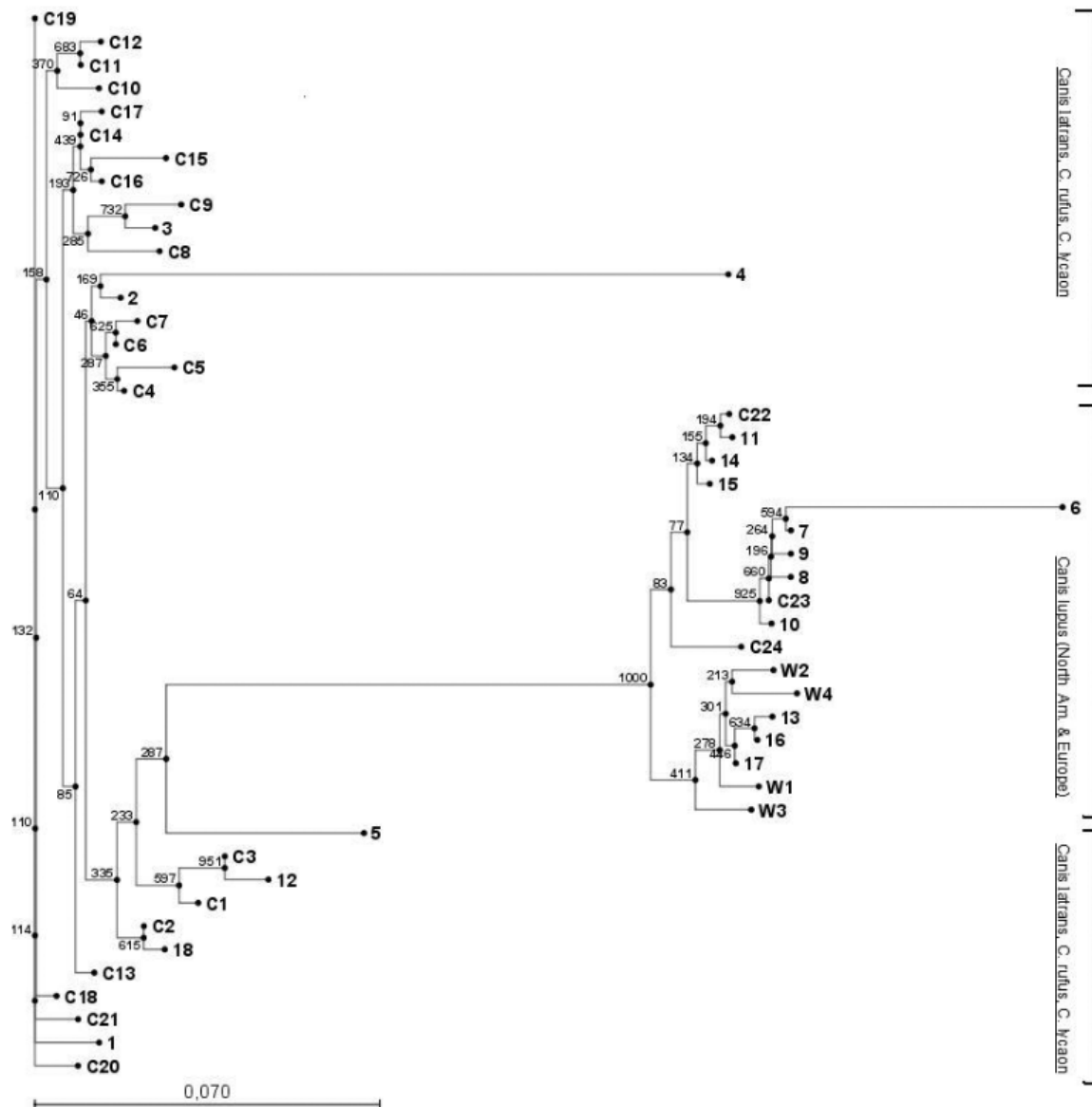


Fig. 3. Arbre de divergence de séquence pour 239 paires de bases de la région de contrôle de l'ADNm pour les haplotypes de canidés. Les valeurs de bootstrap montrent le soutien des nœuds sur la base de 1000 arbres bootstrap (réplicats). Les haplotypes Européens W1-W4 de Ellegren et al. (1996) sont inclus à titre de référence, tandis que les haplotypes avec le préfixe C proviennent de Wilson et al. (2000). Les emplacements des échantillons pour chaque haplotype sont les suivants : 1-3 (RMNP, Manitoba) ; 4 (PANP, Saskatchewan) ; 5-11 (RMNP, Manitoba) ; 12 (Duck Mountains, Manitoba) ; 13-15 (nord-ouest du Manitoba) ; 16-17 (PANP, Saskatchewan) ; 18 (*Canis rufus*) ; C1 (parc provincial Algonquin, nord du parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C2 (*C. rufus*) ; C3 (monts Duck, Manitoba) ; C4 (Texas) ; C5 (Ohio) ; C6-C8 (Texas) ; C9 (parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C10-C12 (Texas) ; C13 (nord-ouest de l'Ontario) ; C14 (parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C15 (Texas) ; C16 (nord du parc provincial Algonquin, Ontario) ; C17 (parc provincial Algonquin, Ontario) ; C18 (Texas) ; C19 (Texas, *C. rufus*, parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario), C20-C21 (Texas) ; C22 (monts Duck, nord-ouest et nord-est du Manitoba ; PANP, Saskatchewan ; Montana) ; C23 (monts Duck, RMNP, nord-ouest et est du Manitoba ; Fort Francis, nord du parc provincial Algonquin et nord de l'Ontario boréal ; nord du Québec ; Territoires du Nord-Ouest) ; et C24 (nord-ouest de l'Ontario)

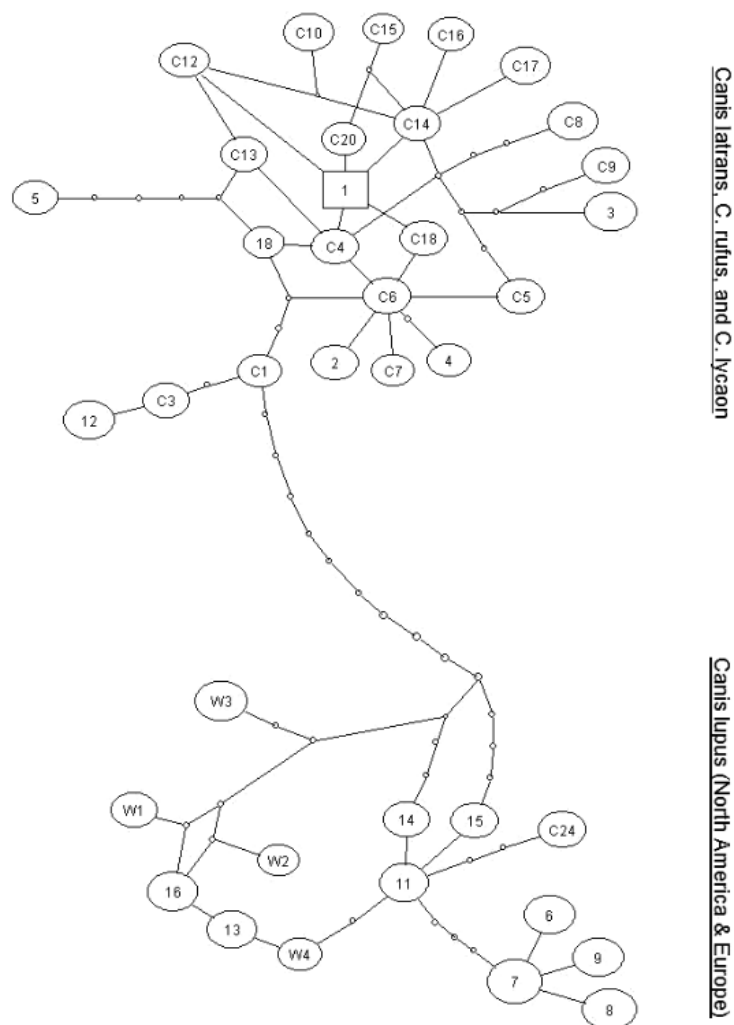


Fig. 4. Généalogie des gènes pour 239 paires de bases de la région de contrôle de l'ADNmt pour les haplotypes de canidés. Nous avons exclu les lacunes dans les haplotypes pour cette analyse. Certains haplotypes sont donc devenus identiques : 7 = 10 = C23 ; 11 = C22 ; 16 = 17 ; 1 = C19 = C21 ; 18 = C2 ; et C12 = C11. Les haplotypes Européens W1-W4 de Ellegren et al. (1996) sont inclus à titre de référence, tandis que les haplotypes avec le préfixe C proviennent de Wilson et al. (2000). Les emplacements des échantillons pour chaque haplotype sont les suivants : 1-3 (RMNP, Manitoba) ; 4 (PANP, Saskatchewan) ; 5-11 (RMNP, Manitoba) ; 12 (Duck Mountains, Manitoba) ; 13-15 (nord-ouest du Manitoba) ; 16-17 (PANP, Saskatchewan) ; 18 (*C. rufus*) ; C1 (parc provincial Algonquin, nord du parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C2 (*C. rufus*) ; C3 (monts Duck, Manitoba) ; C4 (Texas) ; C5 (Ohio) ; C6-C8 (Texas) ; C9 (parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C10-C12 (Texas) ; C13 (nord-ouest de l'Ontario) ; C14 (parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario) ; C15 (Texas) ; C16 (nord du parc provincial Algonquin, Ontario) ; C17 (parc provincial Algonquin, Ontario) ; C18 (Texas) ; C19 (Texas ; *C. rufus* ; parc provincial Algonquin et sud de l'Ontario), C20-C21 (Texas) ; C22 (monts Duck, nord-ouest et nord-est du Manitoba ; PANP, Saskatchewan ; Montana) ; C23 (monts Duck, RMNP, nord-ouest et Est du Manitoba ; Fort Francis, nord du parc provincial Algonquin, et nord de l'Ontario boréal ; nord du Québec ; Territoires du Nord-Ouest) ; et C24 (nord-ouest de l'Ontario)

ÉVALUATION GLOBALE

Bien que nous ayons trouvé principalement des haplotypes OW dans le PNMR, nous avons constaté un déclin de la masse corporelle des loups dans le parc. Peu de données étaient disponibles après 1990 et nous ne pouvons pas exclure la possibilité que nos résultats soient le fruit du hasard ou que la population connaisse un déclin de sa masse corporelle en raison de facteurs inconnus. Des données préliminaires suggèrent que la consanguinité pourrait conduire à une réduction de la taille des loups (Fredrickson et Hedrick 2002), et un isolement supplémentaire du RMNP et une consanguinité subséquente pourraient donc éventuellement conduire à des loups plus petits. La mesure dans laquelle les loups avec des haplotypes NW ont des caractéristiques crâniennes et une masse corporelle plus petites, ainsi qu'une niche écologique différente, des loups avec un ADNmt

OW n'a pas été résolue. Le loup trouvé dans le parc Algonquin pèse environ 29 kg (mâle adulte) et Forbes et Theberge (1996) ont constaté que ces loups tuaient rarement des orignaux. Cependant, des travaux récents de Loveless (2010) suggèrent que la prédation d'orignaux est maintenant courante. Les loups du nord du Minnesota s'attaquent également aux orignaux, et la masse moyenne des mâles serait ici comprise entre 30,6 et 35,9 kg (Mech et Paul 2008). Les loups du parc national de la Mauricie, au Québec, sont considérés comme des loups de l'Est et s'attaquent principalement aux orignaux, et la masse moyenne de trois mâles munis d'un collier était de 44,5 kg (Villemure 2003). Des canidés similaires pourraient se trouver dans l'aire de répartition occidentale des loups ayant des haplotypes NW.

Bien que les Grandes Plaines soient aujourd'hui un paysage intensivement géré par l'homme (Guertin et al. 1997), la région du RMNP ne présente pas de barrières physiques aux mouvements des loups et constitue un paysage historiquement bien connecté (Walker 2001) avec une forte probabilité de flux génétique. Si les loups présentant des haplotypes NW s'étendent désormais autour des Grands Lacs et résident dans la région depuis plus de 100 ans (Leonard et Wayne 2008 ; Koblmuller et al. 2009a ; Wheeldon et White 2009), leur rareté apparente à Pukaskwa et au RMNP mérite d'être soulignée. Des recherches supplémentaires devraient examiner s'il existe des différences génétiques adaptatives entre les loups ayant des haplotypes d'ADNmt OW et NW. Nous avons également besoin de plus d'informations sur les raisons pour lesquelles les croisements entre les loups avec les haplotypes NW et *C. latrans* semblent être plus fréquents dans certaines régions. En particulier, il est important de comprendre si le changement de paysage induit par l'homme, et la perte ou le déclin des grandes espèces de proies qui s'ensuit souvent, est un **prédicteur** important de l'endroit où l'hybridation loup-coyote se produit ou est susceptible de se produire dans le futur.