



# Identification génétique et répartition spatiale des grands canidés sauvages au Québec

**Photographies de la page couverture :**

Getty Images

MAINGUY, J., M. HÉNAULT, H. JOLICŒUR et E. DALPÉ-CHARRON (2017). *Identification génétique et répartition spatiale des grands canidés sauvages au Québec*, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de l'expertise sur la faune terrestre, l'herpétofaune et l'avifaune et Direction de la gestion de la faune de Lanaudière et des Laurentides, 82 p.

© Gouvernement du Québec

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Dépôt légal - Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 2017

ISBN (version imprimée) : 978-2-550-80721-6

ISBN (PDF) : 978-2-550-80720-9

## Remerciements

Ce rapport n'aurait pu voir le jour sans la contribution notable de nombreux piégeurs, techniciens de la faune et biologistes des différentes régions du Québec qui ont capturé puis acheminé au ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) des spécimens de grands canidés sauvages dans le cadre de la constitution d'une banque de références pour la prise de mesures morphométriques et la réalisation d'analyses génétiques. Linda Rutledge et Bradley White du Natural Resources DNA Profiling & Forensic Centre (NRDPFC) de l'Université Trent, à Peterborough en Ontario, ont été mandatés pour réaliser en laboratoire les analyses génétiques présentées dans ce rapport et ont participé à des échanges afin de clarifier l'interprétation des résultats obtenus. Nathalie Tessier, de la Direction de la gestion de la faune d'Estrie-Montérégie, a également participé aux premiers échanges entourant l'interprétation de ces résultats. Aïssa Sebbane, de la Direction de l'expertise sur la faune terrestre, l'herpétofaune et l'avifaune (DEFTHA), a produit les figures 8 à 14 ainsi que celle de l'annexe 1. Nous tenons également à remercier Marianne Cheveau de la DEFTHA pour la relecture de la version définitive de ce rapport ainsi que Pierre Sénéchal pour la révision linguistique.

## Résumé

Les connaissances sur les espèces de grands canidés sauvages occupant le nord-est de l'Amérique du Nord ont connu un essor considérable au cours des deux dernières décennies, notamment grâce à l'utilisation d'outils moléculaires qui ont permis de mieux distinguer les espèces entre elles. Au Québec, on reconnaissait jusqu'à tout récemment le loup gris (*Canis lupus*), le coyote (*C. latrans*) ainsi que, possiblement, le loup de l'Est (*C. l. lycaon* ou *C. lycaon*). La présente étude, s'appuyant sur un échantillon de 438 grands canidés provenant de différentes régions du Québec (dont 435 canidés sauvages et 3 chiens domestiques), a permis de déceler 4 regroupements génétiques distincts parmi les canidés sauvages : le loup gris (0,7 %), le loup de l'Est (3,0 %), le loup boréal (*C. lupus* x *C. lycaon*; 27,8 %) et le coyote de l'Est (*C. lycaon* x *C. latrans*; 40,9 %), en plus des hybrides entre ces regroupements, lesquels représentaient plus du quart (27,6 %) de l'échantillon total. Les divers regroupements génétiques de canidés semblent être structurés spatialement selon la végétation dominante. Ainsi, le loup de l'Est, dont la reproduction a été détectée officiellement pour une première fois au Québec, fréquentait spécialement la forêt décidue sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, alors que le loup boréal occupait principalement la forêt boréale, également sur la rive nord du fleuve. Puisque seuls trois individus ont été associés au loup gris, il n'a pas été possible de statuer sur le type de végétation que ces derniers sont les plus susceptibles de fréquenter, bien qu'il semble que ce canidé soit davantage associé aux milieux nordiques (c'est-à-dire à la taïga et à la toundra). Le coyote de l'Est, pour sa part, a surtout été trouvé en forêt décidue au sud du fleuve Saint-Laurent, mais quelques sujets ont été collectés aussi en forêt boréale et dans la taïga. Dans l'échantillon étudié, aucun loup ayant une probabilité d'assignation (Q) supérieure à 0,80 n'a été détecté au sud du fleuve Saint-Laurent, ce qui n'exclut cependant pas la possibilité que des loups puissent occuper ce territoire, puisqu'on y a trouvé un hybride de loup gris et de loup boréal et quelques hybrides de loups et de coyotes. Bien que la taille de l'échantillon utilisé dans le cadre de cette étude fût jugée satisfaisante, la répartition des spécimens analysés n'était cependant pas homogène sur tout le territoire. Certaines régions, telles que l'Outaouais, la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, la Mauricie, le Centre-du-Québec, Lanaudière, la Côte-Nord et le Nord-du-Québec, étaient sous-représentées. Les regroupements génétiques répertoriés et l'hybridation décelée entre ces derniers dans le cadre de la présente étude suggèrent que l'identification d'un individu appartenant au genre *Canis* en milieu naturel sur la base de son apparence pourrait être un exercice plus complexe qu'on ne le pensait auparavant. L'étude comparative des grands canidés sur le plan morphologique (phénotype) à partir de l'identité génétique obtenue à l'aide d'outils moléculaires (génotype) semble être la prochaine étape requise pour mieux départager ces derniers entre eux, idéalement grâce à une clé d'identification.

# Table des matières

|                                                                                                                                            |      |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Remerciements .....                                                                                                                        | iii  |
| Résumé .....                                                                                                                               | IV   |
| Table des matières .....                                                                                                                   | V    |
| Liste des tableaux.....                                                                                                                    | VII  |
| Liste des figures .....                                                                                                                    | VIII |
| 1. Introduction.....                                                                                                                       | 1    |
| 1.1. Classification des grands canidés sauvages selon leur apparence .....                                                                 | 1    |
| 1.2. Recours à la génétique pour élaborer la taxinomie des grands canidés sauvages.....                                                    | 1    |
| 1.3. Différents types de grands canidés vivant au Québec .....                                                                             | 2    |
| 1.4. Nouvelles perspectives .....                                                                                                          | 6    |
| 2. Matériel et méthodes.....                                                                                                               | 7    |
| 2.1. Collecte des échantillons .....                                                                                                       | 7    |
| 2.2. Analyses génétiques et classement.....                                                                                                | 7    |
| 2.3. Extraction de l'ADN.....                                                                                                              | 8    |
| 2.4. Amplification de l'ADN .....                                                                                                          | 8    |
| 2.5. Séquençage de l'ADN <sub>mt</sub> .....                                                                                               | 8    |
| 2.6. Génotypage des marqueurs microsatellites.....                                                                                         | 9    |
| 2.7. Vérification des données.....                                                                                                         | 9    |
| 2.8. Analyses d'assignations dans STRUCTURE .....                                                                                          | 10   |
| 2.9. Classification des hybrides selon les valeurs Q .....                                                                                 | 15   |
| 2.10. Répartition des canidés échantillonnés .....                                                                                         | 17   |
| 3. Résultats .....                                                                                                                         | 18   |
| 3.1. Identification du sexe .....                                                                                                          | 18   |
| 3.2. Séquençage de la région de contrôle de l'ADN <sub>mt</sub> .....                                                                      | 18   |
| 3.3. Haplotypes liés au chromosome Y.....                                                                                                  | 23   |
| 3.4. Assignations inférées par STRUCTURE.....                                                                                              | 26   |
| 3.4.1. Données du Québec seulement.....                                                                                                    | 26   |
| 3.4.2. Données du Québec combinées à celles de l'Ontario : première analyse (K = 4) .....                                                  | 26   |
| 3.4.3. Données du Québec combinées à celles de l'Ontario : deuxième analyse (K = 5) .....                                                  | 26   |
| 3.5. Classification des hybrides selon les valeurs d'assignation Q .....                                                                   | 28   |
| 3.6. Concordance entre les assignations inférées par Structure et les résultats obtenus avec des marqueurs génétiques complémentaires..... | 31   |
| 3.7. Répartition des grands canidés sauvages échantillonnés .....                                                                          | 34   |
| 3.7.1. Répartition générale .....                                                                                                          | 34   |
| 3.7.2. Répartition spatiale des regroupements génétiques en fonction de la végétation.....                                                 | 39   |

|                                                                                                             |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 4. Discussion .....                                                                                         | 47 |
| 4.1. Vérification des données.....                                                                          | 47 |
| 4.2. Séquençage de la région de contrôle de l'ADN <sub>mt</sub> et du chromosome Y.....                     | 47 |
| 4.2.1. Arbre phylogénétique et origine des haplotypes mitochondriaux .....                                  | 47 |
| 4.2.2. Nombre d'haplotypes mitochondriaux .....                                                             | 48 |
| 4.2.3. Répartition des haplotypes mitochondriaux et du chromosome Y.....                                    | 48 |
| 4.2.4. Haplotype et taille des coyotes.....                                                                 | 50 |
| 4.3. Analyses d'assignation faites avec STRUCTURE .....                                                     | 51 |
| 4.3.1. Interprétation des analyses d'assignation .....                                                      | 51 |
| 4.3.2. Classement des grands canidés sauvages du Québec.....                                                | 51 |
| 4.4. Concordance entre les assignations inférées par STRUCTURE et les autres<br>marqueurs moléculaires..... | 52 |
| 4.4.1. Direction de l'introgression génétique .....                                                         | 53 |
| 4.4.2. Le rôle d'intermédiaire du loup de l'Est .....                                                       | 54 |
| 4.5. Nombre et répartition des canidés du Québec en fonction de l'habitat et du fleuve..                    | 54 |
| 4.5.1. Collecte d'échantillons et couverture spatiale .....                                                 | 54 |
| 4.5.2. Nombre de regroupements génétiques de grands canidés identifiés.....                                 | 55 |
| 4.5.3. La répartition générale des grands canidés .....                                                     | 55 |
| 5. Conclusion et recommandations .....                                                                      | 63 |
| Bibliographie.....                                                                                          | 66 |
| Annexe 1. ....                                                                                              | 77 |
| Annexe 2. ....                                                                                              | 79 |
| Annexe 3. ....                                                                                              | 81 |
| Annexe 4. ....                                                                                              | 82 |

## Liste des tableaux

|                                                                                                                                                                                                                                                                                          |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tableau 1. Répartition des haplotypes mitochondriaux selon la longueur de fragment de la région de contrôle séquencée chez les grands canidés échantillonnés au Québec.....                                                                                                              | 19 |
| Tableau 2. Répartition, selon l'origine des marqueurs et les secteurs, des haplotypes mitochondriaux chez les grands canidés échantillonnés au Québec. L'origine et l'identification des haplotypes (selon le fragment court) sont définies selon Rutledge et coll. (2010a).....         | 21 |
| Tableau 3. Répartition, selon l'origine des marqueurs et les secteurs, des haplotypes liés au chromosome Y (selon les deux nomenclatures) chez les grands canidés du Québec.....                                                                                                         | 24 |
| Tableau 4. Classement des grands canidés du Québec en fonction du nombre (K) de regroupements génétiques considérés et de la provenance des groupes de référence (Québec seulement, combinaison des données du Québec et de l'Ontario, ou Québec–Ontario–Territoires-du-Nord-Ouest)..... | 27 |
| Tableau 5. Répartition, selon les secteurs, des hybrides ( $n = 120$ ; $K = 5$ ) selon une classification associant le statut d'hybride ayant une ascendance prédominante (avec : $0,50 \leq Q < 0,80$ ) ou non (sans : $Q < 0,50$ ) remontant à un regroupement génétique donné.....    | 30 |
| Tableau 6. Répartition des marqueurs microsatellites liés aux haplotypes associés à l'ADN <sub>mt</sub> (tous les sexes confondus) et au chromosome Y (mâle seulement) en fonction des assignations inférées par STRUCTURE.....                                                          | 32 |
| Tableau 7. Répartition, selon les régions administratives et les secteurs, des grands canidés sauvages selon le regroupement génétique inféré par STRUCTURE.....                                                                                                                         | 35 |
| Tableau 8. Répartition, selon les sous-zones de végétation et les secteurs, des grands canidés sauvages selon le regroupement génétique inféré par STRUCTURE.....                                                                                                                        | 37 |

# Liste des figures

|            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |    |
|------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1.  | Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de grands canidés du Québec ( $n = 438$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 12 |
| Figure 2.  | Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de grands canidés du Québec et de l'Ontario ( $n = 922$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 12 |
| Figure 3.  | Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de canidés du Québec et de l'Ontario/Territoires du Nord-Ouest ( $n = 781$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 16 |
| Figure 4.  | Arbre phylogénétique établi selon les séquences des fragments longs de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial, présents dans l'échantillon des grands canidés du Québec (adapté de Rutledge et White, 2013). La terminologie utilisée provient de Rutledge et coll. (2010a). Les valeurs associées aux embranchements indiquent le support obtenu par <i>bootstrapping</i> selon 100 réplicats (lorsque la valeur est supérieure ou égale à 50). Les étoiles désignent les haplotypes exclusifs à la rive nord du fleuve Saint-Laurent. ....                                              | 20 |
| Figure 5.  | Répartition, selon l'origine des marqueurs, des différents haplotypes de l'ADN mitochondrial (fragment court) chez les grands canidés sauvages du Québec....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 22 |
| Figure 6.  | Répartition, selon l'origine des marqueurs, des différents haplotypes de microsatellites liés au chromosome Y chez les grands canidés sauvages mâles du Québec. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 25 |
| Figure 7.  | Valeurs d'assignation (Q) pour 433 grands canidés sauvages du Québec et 3 chiens domestiques, classés selon la sous-zone de végétation, au nord et au sud du fleuve saint-laurent, à $K = 5$ . Chaque colonne représente les valeurs Q d'un spécimen. Dans chacune des sous-zones de végétation, les spécimens sont classés dans l'ordre suivant : coyote de l'Est, loup de l'Est, loup boréal, loup gris et hybrides (D = forêt Décidue; M = forêt Mélangée; B = forêt Boréale; T = Taïga; RN = Rive Nord; RS = Rive Sud). Les chiens ne sont pas associés à une sous-zone de végétation. .... | 29 |
| Figure 8.  | Répartition des échantillons de grands canidés sauvages collectés au Québec en fonction des régions administratives (l'effectif et les noms des régions sont indiqués dans le tableau 7). ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 36 |
| Figure 9.  | Répartition des grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les assignations réalisées à l'aide du logiciel STRUCTURE et en fonction des sous-zones de végétation. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 38 |
| Figure 10. | Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup gris chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 40 |
| Figure 11. | Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup de l'Est chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation. Les individus affichant une valeur $Q \geq 0,80$ et qui se superposent sur la carte sont indiqués par un chiffre (5 et 3, $n = 13$ loups de l'Est au total). ....                                                                                                                                                                                                                                                | 41 |

|            |                                                                                                                                                                                                                                                                              |    |
|------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 12. | Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup boréal chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation.....                                                                                             | 43 |
| Figure 13. | Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au coyote de l'Est chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation.....                                                                                         | 44 |
| Figure 14. | Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au chien chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation. Les trois chiens domestiques utilisés dans les analyses génétiques ont été omis de cette figure. .... | 46 |



# 1. Introduction

## 1.1. Classification des grands canidés sauvages selon leur apparence

La présence au Québec d'au moins deux types de loups est connue depuis longtemps. Déjà, au 18<sup>e</sup> siècle, Buffon (1761) reconnaissait que les loups trouvés près de la ville de Québec étaient plus petits que les loups européens. Plus tard, les études effectuées par Goldman (1944), Hall et Kelson (1959) et Nowak (1995), s'appuyant sur des analyses morphométriques, dont notamment la craniométrie, ont soutenu l'existence d'un loup de grande taille au nord, appelé le loup gris du Labrador (*Canis lupus labradorius* ou *C. l. nubilus*; Nowak, 1995) et un plus petit au sud, le loup gris de l'Est (*C. l. lycaon*), fréquentant l'est de l'Ontario. Au Québec, la frontière entre les deux sous-espèces fluctue passablement, variant, selon les différents auteurs, du 48<sup>e</sup> au 56<sup>e</sup> parallèle (Hall et Kelson, 1959; Harper, 1961; Hall, 1981; Nowak, 1995). S'inspirant des travaux de classification des différents types de canidés de l'Ontario (Kolenosky et Stanfield, 1975), des études sur la biologie des loups du Québec (Messier, 1985; Potvin, 1986; Jolicœur, 1998) ainsi que sur la répartition latitudinale de leurs proies, Jolicœur et Hénault (2002) ont classé les loups du Québec en trois écotypes basés sur leurs proies principales : l'écotype toundrique, spécialisé comme prédateur du caribou migrateur (*Rangifer tarandus*), l'écotype boréal, réparti dans les forêts conifériennes ainsi que mélangées et associé à l'orignal (*Alces alces*), et l'écotype algonquin, vivant principalement dans les forêts décidues et prédateur du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Il est intéressant de constater que des recherches récentes sur le loup gris (Musiani et coll., 2007; Schweizer et coll., 2016a, b) évoquent la possibilité que la notion d'écotype puisse avoir un fondement génétique qui se reflèterait également sur le plan du phénotype. Bien que le loup soit une espèce très mobile (annexe 1), cette structure génétique des populations serait associée à une assez grande fidélité aux habitats natals (Schweizer et coll., 2016a).

## 1.2. Recours à la génétique pour élaborer la taxinomie des grands canidés sauvages

Depuis le début des années 1990, le développement de techniques moléculaires a permis de raffiner la compréhension de l'évolution d'espèces très apparentées, l'étude des caractéristiques moléculaires offrant beaucoup d'avantages comparativement aux analyses basées sur la morphologie, la physiologie ou le comportement (Wayne et Vilà, 2003). Si la génétique a jeté un éclairage inattendu sur certaines notions qui faisaient consensus chez les chercheurs, elle laisse également en suspens bien des questionnements et en soulève de nouveaux. En effet, établie sur la base de la génétique, l'identité taxinomique des grands canidés sauvages d'Amérique du Nord et leur origine reposent actuellement sur deux théories (Rutledge et coll., 2015; COSEPAC, 2015). La première, soutenue en bonne partie par les chercheurs du laboratoire de Robert Wayne de l'Université de la Californie (Lehman et coll., 1991; Roy et coll., 1994; vonHoldt et coll., 2011, 2016), stipule que deux espèces distinctes, le loup gris, d'origine eurasiennne (*C.*

*lupus*), et le coyote, d'origine nord-américaine (*C. latrans*), seraient, à la suite de leur hybridation ancienne ou récente, à l'origine de tous les autres types de grands canidés vivant sur le continent (le loup roux [*C. rufus*], le loup boréal ou des Grands Lacs et le loup gris de l'Est). La seconde, plus récente et issue principalement des travaux de Wilson et coll. (2000, 2003, 2009 et 2012) de l'Université Trent en Ontario, s'appuie quant à elle sur l'évolution de lignées divergentes à partir de trois espèces fondatrices, soit le loup gris, le coyote et le loup de l'Est. L'existence du loup de l'Est en tant qu'espèce distincte est au cœur des travaux sur la génétique des grands canidés en Amérique du Nord. Pour les tenants de la première théorie, le loup de l'Est ne serait qu'un hybride entre le loup gris et le coyote, ce qui expliquerait la présence de matériel génétique apparenté au coyote dans leur ADN mitochondrial (ADN<sub>mt</sub>; Lehman et coll., 1991; Roy et coll., 1994). Pour les partisans de la seconde théorie (Wilson et coll., 2000), le loup de l'Est serait, au contraire, une espèce ayant évolué au Nouveau Monde, tout comme le coyote dont il se serait différencié il y a de cela 150 000 à 300 000 ans (Wilson et coll., 2000). Cette divergence évolutive récente avec le coyote expliquerait la présence de matériel génétique commun aux deux espèces. Cette seconde théorie a reçu un nombre imposant d'appuis de la communauté scientifique nord-américaine (Kyle et coll., 2006; Wheeldon, 2009; Wheeldon et White, 2009; Fain et coll., 2010; Rutledge et coll., 2010a, 2012a, 2015; Chambers et coll., 2012; Way et coll., 2010; Wheeldon et Patterson, 2012; Wheeldon et coll., 2010a). Malgré une répartition territoriale parfois sympatrique qui facilite l'hybridation, ces différentes espèces de grands canidés (p. ex., loup de l'Est et coyote) maintiennent des différences génétiques et morphologiques qui sont décelables (Wheeldon et Patterson, 2012; Benson et coll., 2012). Dans le cas des loups de l'Est du parc Algonquin en Ontario, Rutledge et coll. (2010a) suggèrent que des mécanismes liés à la reconnaissance de partenaires sexuels de la même espèce, faisant intervenir des comportements particuliers ainsi que des signaux chimiques ou visuels, pourraient être en cause pour faciliter la rencontre de partenaires de la même espèce et expliquer ainsi le maintien dans le temps des caractéristiques physiques et génétiques propres à chacune d'entre elles. Des mécanismes semblables interviendraient également pour prévenir l'hybridation entre le coyote et le loup roux en Caroline du Nord (Bohling et coll., 2016).

### 1.3. Différents types de grands canidés vivant au Québec

Plusieurs des études citées précédemment incluent des échantillons de grands canidés provenant du Québec, obtenus grâce à la collaboration de chercheurs du Ministère et de l'Université de Montréal (annexes 2 et 3). En tenant compte des connaissances se rapportant précisément à notre territoire ainsi que de celles concernant l'ensemble des grands canidés du nord-est de l'Amérique du Nord (Chambers et coll., 2012; Wilson et coll., 2012; Rutledge et coll., 2015; COSEPAC, 2015), on considère que les espèces et les hybrides décrits ci-après vivent au Québec, ou y vivent vraisemblablement.

- 1) Le **loup gris** est une espèce circumpolaire dont l'ancêtre, originaire du continent nord-américain, aurait migré en Eurasie pour y vivre pendant 1 à 2 millions d'années et où il se serait différencié avant de revenir en Amérique du Nord sous sa forme actuelle, il y a de cela 130 000 ans (Nowak, 2003; Wilson et coll., 2000, 2003). C'est la seule espèce de loup que

l'on trouve à la fois sur deux continents distincts. Il est le plus grand représentant sauvage du genre *Canis* en Amérique du Nord. À partir des échantillons de tissus de loups provenant de communautés inuites du Nord-du-Québec, envoyés aux chercheurs du laboratoire de Robert Wayne (annexes 2 et 3), ceux-ci ont pu établir que les loups du Nord-du-Québec étaient bien des loups gris, comme ceux trouvés dans les Territoires du Nord-Ouest (TNO) (Roy et coll., 1994; vonHoldt et coll., 2011; Schweizer et coll., 2016a, b) et qu'ils étaient différents de ceux capturés au sud du 52<sup>e</sup> parallèle. L'introggression à différents degrés de gènes de coyotes pourrait, selon la première théorie à deux espèces, expliquer cette différenciation entre les loups gris capturés au nord du 52<sup>e</sup> parallèle et les loups trouvés au sud de ce dernier (Lehman et coll., 1991; Roy et coll., 1994).

2) Le **loup de l'Est** serait selon Wilson et coll. (2000) apparenté au coyote et au loup roux, ce qui expliquerait la présence de gènes communs dans leurs génomes respectifs. Le loup de l'Est occupait vraisemblablement, comme son nom l'indique, tout l'est de l'Amérique du Nord avant l'arrivée des premiers Européens, alors que le coyote occupait le centre-ouest du continent. Les programmes de gestion des prédateurs, l'exploitation des espèces de gros gibier par les premiers colons et le déboisement à des fins agricoles sont tous des facteurs qui peuvent expliquer la disparition progressive du loup de l'Est à cette époque, contribuant à réduire son effectif jusqu'à repousser la limite nord de son aire de répartition pour confiner cette dernière à une mince bande située dans le sud du Québec et de l'Ontario ainsi que sur le pourtour des Grands Lacs, dans les secteurs moins propices à l'agriculture. Les études génétiques réalisées à l'Université Trent en Ontario (Rutledge et coll., 2010a) ont dévoilé l'aspect précaire de ce type de loup dont la répartition en Ontario est probablement discontinue et restreinte à la partie sud-est de la province (COSEPAC, 2015). Selon Grewal et coll. (2004), Kyle et coll. (2006) et Wilson et coll. (2009), le loup de l'Est pourrait former une métapopulation s'étendant jusqu'au Québec. Avant la présente étude, un seul loup de l'Est avait été identifié à Sainte-Marguerite-de-Lingwick, en Estrie (Jolicœur 2003; Villemure et Jolicœur, 2004).

3) Le **loup boréal** est l'équivalent québécois du *boreal type* de Kolenosky et Stanfield (1975), de Wilson et coll. (2009), de Rutledge et coll. (2010a) ainsi que du « NEON », soit du loup du Nord-Est de l'Ontario (Rutledge et coll., 2012b; Wheeldon et Patterson, 2012). Il serait également semblable au *Great-Lakes Wolf* vivant dans les États du Michigan, du Wisconsin et du Minnesota (Wheeldon et coll., 2010a), bien que cela ne fasse pas l'unanimité, surtout chez les chercheurs soutenant la théorie d'un système à deux espèces qui considèrent ce loup comme un écotype de loup gris ayant subi une introgression de gènes de coyote (Koblmüller et coll., 2009). Bien répandu au nord des Grands Lacs, ce loup est souvent désigné comme *Great Lakes-Boreal Wolf*. Sinon, selon la théorie d'un système à trois espèces, ce grand canidé serait le résultat d'une hybridation ancestrale entre le loup gris et le loup de l'Est (*C. lupus* x *C. lycaon*) lorsque ces deux espèces sont entrées en contact à la suite de l'arrivée du loup gris en Amérique du Nord (Wheeldon et White, 2009). Considérant l'aire de répartition ontarienne de ce type de loup et la similarité des écosystèmes forestiers

ontarien et québécois, il est probable que ce dernier occupe une aire de répartition au nord de celle du loup de l'Est et au sud de celle du loup gris, à l'instar de ce qui est décrit en Ontario par Wilson et coll. (2009).

4) Le **coyote de l'Est** (*C. latrans* x *C. lycaon*) serait quant à lui issu d'une hybridation plus récente (dite « contemporaine ») entre le loup de l'Est et le coyote provenant de l'ouest de l'Amérique du Nord à la suite d'une expansion relativement récente, mais rapide de ce canidé vers l'est du continent (Leonard et Wayne, 2008; Koblmüller et coll., 2009; Schwartz et Vucetich, 2009; Wheeldon et coll., 2010a; Wilson et coll., 2009; Way et coll., 2010). Rappelons que ce canidé occupait le centre de l'Amérique du Nord depuis au moins 1,5 million d'années, moment présumé de sa différenciation de *Canis lupus* à partir d'un ancêtre commun (Nowak, 2003). L'expansion de ce canidé dans l'est et le nord-est de l'Amérique du Nord au cours du dernier siècle a été favorisée par la fragmentation de l'habitat ainsi que l'extermination du loup (Parker, 1995). Les coyotes de l'Est sont d'ailleurs quelque peu différents des coyotes de l'Ouest sur les plans morphologique et génétique (Way, 2013; Monzón et coll., 2014). Ils seraient en effet généralement plus grands que les coyotes de l'Ouest et plus petits que les loups de l'Est (Way, 2007; Kays et coll., 2010a; Monzón et coll., 2014). Leur plus grande taille serait attribuable en partie à l'introgression de gènes de loup de l'Est dans leur bagage génétique (Kays et coll., 2010a; Way et coll., 2010; Bozarth et coll., 2011; Wilson et coll., 2012). À l'inverse, les gènes de loup seraient absents chez le coyote de l'Ouest (Lehman et coll., 1991; Hailer et Leonard, 2008). Lors de sa progression vers l'est, le coyote de l'Ouest se serait également hybridé avec le chien (*C. l. familiaris*), favorisant ainsi l'introgression de gènes « domestiques » de *C. l. familiaris* dans son génome sauvage (vonHoldt et coll., 2011; Wheeldon et coll., 2013). Le coyote de l'Est du sud du Québec représente un cas typique du phénomène qualifié de « nuage hybride » (*hybrid swarm*; Kays et coll., 2010a; Monzón et coll., 2014; Stronen et coll., 2012), soit la situation selon laquelle les croisements entre hybrides et les rétrocroisements de ces derniers avec les représentants des espèces à l'origine des premiers hybrides engendrent une grande variabilité, tant génotypique que phénotypique, menant ultimement à la difficulté de bien distinguer les espèces à l'origine des hybrides ainsi que les hybrides entre eux.

La progression du coyote au Québec a été bien documentée. Ainsi, sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, la première mention provient de Luskville dans la région de l'Outaouais, en 1944 (Young et Jackson, 1951). Colonisant la rive nord du fleuve, le coyote de l'Est a atteint la partie sud de la région des Laurentides (Basses-Laurentides) vers 1955 et la Côte-Nord, en 1988 (Larivière et Crête, 1992). Sa présence a aussi été confirmée à l'ouest de Fermont ainsi qu'à Happy Valley-Goose Bay au Labrador où le loup gris peut limiter son expansion (Chubbs et Phillips, 2005). Quelques coyotes ont déjà été observés à Blanc-Sablon sur la Basse-Côte-Nord, possiblement en provenance de Terre-Neuve, et sa présence occasionnelle avait été signalée par Jolicœur et Hénault (2002) à proximité de Sept-Îles. Bien que le coyote ne semble pas occuper actuellement le secteur de Sept-Îles (C. Ayotte, comm. pers.), il arrive quand même à l'occasion que des pêcheurs trouvent des coyotes morts sur

les glaces à la dérive à quelques kilomètres de l'île d'Anticosti, dans le golfe du Saint-Laurent. Le coyote aurait gagné le Nord-du-Québec (Matagami) dans les années 1990 (S. Beaudet, comm. pers.).

Les coyotes ayant colonisé la rive sud du Saint-Laurent auraient, quant à eux, traversé le fleuve de l'Ontario vers l'État de New York dans les années 1920 (Fener et coll., 2005) pour ensuite atteindre le Vermont et le Maine en 1936 (Way et coll., 2010), le Nouveau-Brunswick à la fin des années 1950, la Nouvelle-Écosse en 1977 et Terre-Neuve-et-Labrador en 1985 (Parker, 1995). Au Québec, ce n'est qu'en 1952 que la présence du coyote est mentionnée au sud du fleuve Saint-Laurent, en Montérégie (comté d'Huntingdon; Lord, 1961), en provenance probablement des États américains limitrophes. Le coyote a, par la suite, progressé vers l'est pour atteindre la péninsule gaspésienne en 1974 (George, 1976) et les îles de la Madeleine à l'hiver 2001. De forts vents auraient, cette année-là, poussé la banquise formée entre l'Île-du-Prince-Édouard et l'archipel des îles de la Madeleine, créant dans cette direction un véritable pont de glace (A. Assels, comm. pers.). La progression du coyote, qui n'était pas encore terminée lors de la publication du travail de Jolicoeur et Hénault (2002), semble maintenant avoir atteint sa limite, puisqu'il est désormais répertorié et possiblement établi au Labrador, c'est-à-dire à l'extrémité du continent nord-américain (Chubbs et Phillips, 2005).

5) La contribution du **chien** domestique (*C. l. familiaris*) doit aussi être considérée dans les analyses génétiques relativement aux échantillons provenant du Québec, car nous savons que ce dernier peut participer aux échanges de gènes chez les grands canidés sauvages (vonHoldt et coll., 2011; Monzón et coll., 2014; Wheeldon et coll., 2013). L'introgression de gènes de chien chez le coyote serait un phénomène relativement récent, puisqu'il remonterait à environ 30 ans (vonHoldt et coll., 2011) et peut-être même à un peu plus (Wheeldon et coll., 2013), soit au moment où le coyote progressait dans un environnement où les partenaires sexuels de son espèce pouvaient être plus rares (Monzón et coll., 2014).

6) Finalement, il existe diverses formes d'**hybrides** possibles entre les différentes espèces et les divers regroupements génétiques, d'autant plus que des croisements peuvent se produire entre différents hybrides également, engendrant des individus souvent difficilement identifiables. Généralement, les hybrides sont de taille et masse intermédiaires, comparativement à celle de leurs parents (Benson et coll., 2012), mais pas toujours systématiquement.

La Liste de la faune vertébrée du Québec (MRNF, 2009) reconnaît actuellement l'existence de deux espèces de canidés sur le territoire québécois, soit le loup gris et le coyote (ainsi que leurs hybrides).

## 1.4. Nouvelles perspectives

Les études effectuées sur les grands canidés au Québec dans le passé ont surtout visé à mieux comprendre leurs effets sur les cervidés. De nombreux travaux ont ainsi été réalisés sur la rive nord du fleuve concernant les interactions du loup avec le cerf de Virginie et l'orignal (Hénault et Jolicœur, 2002) ainsi qu'avec le caribou forestier (Courtois et Ouellet, 2007; Courbin, 2013). D'autres études ont aussi analysé les conséquences sur le loup de l'élargissement d'une route importante (route 175; Lesmerises et coll. 2012, 2013). Sur la rive sud, l'influence du coyote sur le cerf de Virginie et le caribou de la Gaspésie, mais aussi sur d'autres types de proies (p. ex., sur le lièvre d'Amérique), a été un sujet prédominant (Crête et coll., 2001; Thibault et Ouellet, 2005; Boisjoly, 2007). C'est surtout depuis la reconnaissance du statut préoccupant pour le loup de l'Est par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) en 2001, à la suite de la recommandation de Samson (2000), que le besoin d'acquérir des connaissances sur la génétique des grands canidés vivant au Québec s'est précisé. Ce contexte a justifié la constitution d'une importante banque gouvernementale d'échantillons de référence, s'appuyant notamment sur la récolte de crânes et de tissus biologiques. La collecte de ces tissus a ouvert la voie à la réalisation d'analyses génétiques, offrant ainsi de nouvelles possibilités de recherches sur les grands canidés du Québec (Stronen et coll., 2012; Tessier et coll., 2013; présente étude). En utilisant l'ensemble des échantillons disponibles grâce à cette banque de références, la présente étude vise à caractériser et à décrire la répartition géographique des génotypes des grands canidés sauvages répertoriés au Québec. Une attention particulière sera portée au loup de l'Est étant donné que le COSEPAC, à la suite d'une révision des connaissances sur ce canidé, a recommandé un statut d'espèce menacée pour cette population au Canada (COSEPAC, 2015).

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Collecte des échantillons

La base de données sur les grands canidés sauvages du Québec mentionnée précédemment comporte 1 551 observations, dont 1 353 de canidés différents rapportés par des piégeurs ou capturés dans le cadre de projets de recherche. La base a été constituée à la fin des années 1990 à partir des documents d'archives du Ministère, puis maintenue à jour depuis par l'ajout de captures récentes de grands canidés (Jolicœur et coll., en préparation). Cette base couvre six décennies et comprend entre autres des données sur la morphométrie, l'âge, le sexe et le lieu de capture des canidés. La plupart du temps, la collecte des animaux chez les piégeurs se faisait de façon non sélective, sauf dans certaines régions. En effet, à partir de 2002, de multiples appels ont été faits aux piégeurs des régions situées au sud du fleuve Saint-Laurent, principalement de la Chaudière-Appalaches et de l'Estrie, pour qu'ils rapportent au MFFP tout coyote de masse supérieure à 20 kg afin de documenter un éventuel retour du loup dans ce secteur où il a été exterminé vers la fin du 19<sup>e</sup> siècle ou au début du 20<sup>e</sup> siècle (Peterson, 1966; Jolicœur, 2003). De même, une partie de la collecte d'échantillons effectuée en collaboration avec des piégeurs de la région des Laurentides, principalement dans les Hautes-Laurentides, a visé spécialement les canidés aux apparences d'hybrides, les coyotes n'étant pas retenus.

Depuis 2001, des échantillons de tissus ont été prélevés sur les spécimens disponibles afin de réaliser ultérieurement des analyses d'ADN. Les échantillons (p. ex., petit morceau de peau ou de muscle) ont d'abord été congelés après leur prélèvement, puis préservés dans de l'éthanol 95 % avant d'être congelés de nouveau dans l'attente d'être envoyés à un laboratoire de génétique. Aucun double des échantillons de tissu recueillis antérieurement à 2001 et envoyés à des chercheurs américains et ontariens n'ont été conservés et ne peuvent, par conséquent, servir à de futures recherches (annexes 2 et 3).

### 2.2. Analyses génétiques et classement

Afin d'obtenir un classement de nos échantillons comparable à celui issu des travaux du COSEPAC sur le loup de l'Est, l'analyse des échantillons du Québec a été confiée au laboratoire du Natural Resources DNA Profiling & Forensic Centre (NRDPFC) de l'Université Trent à Peterborough, en Ontario. Ce laboratoire est reconnu pour son expertise dans la réalisation d'analyses génétiques permettant d'identifier des grands canidés, particulièrement ceux trouvés dans l'est de l'Amérique du Nord.

En tout, 467 échantillons de tissus ont été soumis au laboratoire du NRDPFC afin que ces derniers soient caractérisés génétiquement à l'aide de marqueurs microsatellites autosomiques (non liés au sexe) et d'autres liés au chromosome Y (pour les individus mâles). L'ensemble des individus a aussi été caractérisé par séquençage d'une région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub>. Les

sections suivantes décrivent les étapes qui ont été réalisées à ce laboratoire (Rutledge et White, 2013, 2014). Afin de faciliter la compréhension de la terminologie associée aux analyses génétiques, l'annexe 4 contient un lexique légèrement modifié de Mainguy et Bernatchez (2007), lequel fournit une définition de termes provenant de l'écologie moléculaire auxquels nous référons.

### 2.3. Extraction de l'ADN

Au laboratoire, environ 50 mg de tissu ont été digérés dans 1 ml d'une solution de lyse (tampon) à laquelle 100 µl de protéinase K ont été ajoutés. L'ADN a ensuite été extrait à l'aide d'un Magnesil Genomix Max-Yield Extraction Kit (Promega®) en se servant d'un système automatisé Perkin Elmer Janus 96-well MDT platform. La quantité d'ADN extraite pour chaque échantillon a été déterminée à l'aide d'un Quant-iT PicoGreen dsDNA Assay Kit (Invitrogen®). Des plaquettes contenant une quantité standardisée d'ADN (0,125 ng/µl et 1,25 ng/µl) ont ensuite été préparées afin de réaliser des réactions de polymérase en chaîne (*Polymerase Chain Reaction* [PCR]).

### 2.4. Amplification de l'ADN

La région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub> a été amplifiée par PCR à partir de 0,5 ng d'ADN à l'aide des amorces ThrL et DLHCan, selon des conditions d'amplification et de séquençage décrites dans Wheeldon et coll. (2010a). Chaque échantillon a été associé à un sexe à l'aide du *zinc finger intron* avec les amorces LGL331/LGL335 (Shaw et coll., 2003). Douze locus microsatellites autosomiques ont également été amplifiés à l'aide de 5 ng d'ADN : ce sont les locus cxx109, cxx123, cxx147, cxx172, cxx200, cxx204, cxx225, cxx250, cxx253, cxx377, cxx410 et cxx442 (Wheeldon et coll., 2010a). Les échantillons identifiés en tant que mâles ont également été amplifiés à quatre microsatellites liés au chromosome Y (MS34a, MS34b, MS41a et MS41b) à partir de 5 ng d'ADN, tel que le décrivent Wheeldon et coll. (2010a).

### 2.5. Séquençage de l'ADN<sub>mt</sub>

La région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub> a été séquencée dans les deux directions (sens avant et arrière) à l'aide d'un ABI 3730 (Applied Biosystems®, soit un appareil permettant d'automatiser une partie des manipulations en laboratoire). Les séquences ont été éditées et alignées à l'aide du logiciel GENEIOUS version 6.1.6 (développé par Biomatters et disponible à l'adresse suivante : <http://www.geneious.com>). Les séquences suscitant un consensus ont ensuite été alignées avec des séquences provenant d'haplotypes connus de la base de données du NRDPFC. Les échantillons pour lesquels le séquençage a échoué lors du premier essai ont été amplifiés une seconde fois afin de fournir un jeu de données plus complet. Après l'alignement des haplotypes, ces derniers ont été associés à une origine de *Canis* en fonction de ceux qui avaient été préalablement identifiés au NRDPFC (Rutledge et coll., 2010a). Cependant, compte tenu du fait que le **loup de l'Est** est originaire de l'Amérique du Nord et aurait coévolué avec le coyote (partageant vraisemblablement un ancêtre commun; Wilson et coll., 2000), certains haplotypes,

autres que C14 et C19 (L. Rutledge; comm. pers.), qui étaient auparavant associés uniquement au coyote, pourraient en réalité provenir également du loup de l'Est, ces haplotypes étant absents chez le coyote de l'Ouest. Afin de tenir compte de cette possibilité, on réfère à ces haplotypes comme provenant du « Nouveau Monde » (*New World* — faisant référence à une provenance de l'Amérique du Nord), comparativement à l'« Ancien Monde » (*Old World* — une origine associée à l'Eurasie pour le loup gris et le chien domestique). Les séquences d'ADN<sub>mt</sub> ont été associées à un nom d'haplotype déterminé selon le fragment long (CRLxxx; environ 420 paires de bases) et aussi à un nom d'haplotype court (Cx; environ 229 paires de bases), selon les ouvrages publiés précédemment (Rutledge et coll., 2010a). Dans certains cas pour lesquels le séquençage n'a pas permis de produire le fragment long, l'assignation à un haplotype a été effectuée en fonction du fragment court seulement. Il y a ainsi plus d'assignations faites pour les fragments courts que pour les fragments longs. Cependant, lorsque le fragment court est séquençé, il est possible de connaître le fragment long qui lui est associé, car il existe une concordance systématique entre ces derniers (p. ex., si C1 est séquençé, alors CRL007 sera trouvé, et vice-versa). Ensuite, selon les haplotypes identifiés par le segment long dans la base de données du Québec, un arbre phylogénétique de type Tamura-Nei a été construit par rééchantillonnage (100 réplicats) à l'aide du logiciel GENEIOUS. À l'exception de cet arbre phylogénétique, tous les résultats de l'ADN<sub>mt</sub> sont exprimés en utilisant la nomenclature de l'ancien système du NRDPFC.

## 2.6. Géotypage des marqueurs microsatellites

Tous les microsatellites autosomiques et ceux liés au chromosome Y ont été analysés à l'aide d'un ABI 3730. Deux personnes ont caractérisé indépendamment les allèles à l'aide de GENEMARKER version 1.9 (Softgenetics®), selon des critères stricts de contrôle de la qualité. Lorsque l'identification des allèles à un locus était incertaine (p. ex., attribuable à des pics de faible amplitude), les échantillons étaient amplifiés de nouveau et les nouvelles données générées étaient comparées. Les inconsistances étaient résolues en croisant les données obtenues lors de multiples essais de géotypage et selon l'identification faite par les deux personnes. Les allèles du chromosome Y étaient associés à un nom d'haplotype, et l'origine a été inférée selon l'approche décrite dans Wheeldon et coll. (2013). Pour faciliter les comparaisons avec les publications scientifiques, nous avons utilisé l'ancienne nomenclature du NRDPFC également pour les haplotypes liés au chromosome Y.

## 2.7. Vérification des données

Sur les 467 échantillons qui ont été soumis au laboratoire du NRDPFC, 12 d'entre eux avaient une concentration *PicoGreen* inférieure à 1,0 ng/µl qui a généré une mauvaise amplification de l'ADN aux locus microsatellites autosomiques. Le mauvais état de conservation de certaines carcasses avant le prélèvement des échantillons pourrait être responsable de l'échec de l'amplification. Ces échantillons ont donc été éliminés, réduisant ainsi la taille du jeu de données à 455 géotypes connus, dont seulement 13 étaient incomplets (4 allèles ou moins manquants), mais tout de même inclus dans les analyses. De plus, pour une raison inexplicée, quatre

canidés n'avaient pas un ensemble de données complètes malgré une amplification adéquate. Ils ont donc été éliminés, ce qui a ramené l'échantillon à  $n = 451$ .

Ensuite, le logiciel GENALEX version 6.501 (Peakall et Smouse, 2012) a été utilisé pour répertorier les échantillons qui existaient potentiellement en double (doublon) dans le jeu de données, ainsi que pour calculer une probabilité d'identité (*Probability of Identity* [POI]) et une probabilité de fraternité (*Probability of Siblings* [POIsibs]). Avec une POI aux 12 locus autosomiques de  $1,1E-13$  et un POIsibs de  $1,6E-05$ , il était facilement possible de ségréguer les individus, ainsi que les frères et les sœurs, respectivement. Cette étape a permis d'identifier 8 paires d'individus ( $n = 16$ ) qui avaient des génotypes identiques aux 12 locus microsatellites autosomiques. Un croisement des données provenant des génotypes issus des différents marqueurs microsatellites et des données associées à l'ADN<sub>mt</sub>, à l'haplotype du chromosome Y (lorsque disponible) et au sexe déterminé sur le terrain a permis de confirmer ces doublons comme étant bel et bien des échantillons provenant d'individus identiques. Par la suite, le logiciel MICRO-CHECKER (Van Oosterhout et coll., 2004) a été utilisé pour déceler les erreurs potentielles dans les génotypes identifiés, et cette étape a permis de corriger un allèle (Rutledge et White, 2013). En conséquence, quelques modifications mineures ont été apportées à la base de données. Lorsque l'origine de chacun des doublons pouvait être identifiable, un seul de ceux-ci a été conservé. Nous avons également retiré de l'échantillon cinq spécimens prélevés en Ontario, à proximité de la frontière du Québec. Finalement, trois chiens domestiques avaient été volontairement ajoutés au jeu de données afin de tester la capacité des analyses génétiques à les identifier parmi les grands canidés sauvages considérés. L'ensemble de ces retraits et ajouts a fourni un échantillon final de 438 génotypes. En omettant les chiens domestiques, les coordonnées géographiques sont disponibles pour 433 des 435 grands canidés sauvages.

## 2.8. Analyses d'assignations dans STRUCTURE

L'ensemble des échantillons soumis au NRDPFC a été analysé à l'aide du logiciel STRUCTURE 2.2 (Falush et coll. 2003) afin de déterminer le nombre ( $K$ ) de regroupements génétiques (*genetic clusters*) le plus vraisemblable. Brièvement, ce logiciel permet d'effectuer des regroupements d'individus selon les fréquences alléliques observées au sein de l'échantillon considéré à l'aide d'un algorithme utilisant une approche bayésienne (Pritchard et coll., 2000). Avant de réaliser ces analyses, il a été déterminé, à l'aide du logiciel GENALEX, que 10 des 12 locus microsatellites déviaient de l'équilibre d'Hardy-Weinberg; un résultat peu surprenant, puisque la base de données contient des individus de différentes espèces provenant de plusieurs régions du Québec. Il est à noter que ce logiciel tient justement compte de ces écarts par rapport à l'équilibre d'Hardy-Weinberg afin d'identifier les regroupements génétiques en présence (Rutledge et White, 2014). Une fois que le nombre de regroupements a été défini par maximum de vraisemblance (pour les détails méthodologiques, voir Pritchard et coll., 2000; Evanno et coll., 2005), le logiciel STRUCTURE génère ensuite une matrice de valeurs d'assignation ( $Q$ ) qui estime, pour chaque individu, la probabilité d'assignation de chacun des regroupements génétiques identifiés pour l'échantillon considéré seulement. Ainsi, il s'agit d'un logiciel offrant la possibilité de déterminer non seulement l'appartenance à un regroupement

génétique donné (lorsqu'une seule valeur  $Q$  pour ce regroupement est élevée), mais aussi d'identifier les hybrides lorsque des valeurs d'assignation intermédiaires sont obtenues pour deux (ou plusieurs) regroupements génétiques considérés. Cinq essais répétés ont été menés pour des valeurs de  $K$  variant de 1 à 8 à l'aide d'un *F-model* et en tenant compte de la corrélation des fréquences alléliques. Le *burn-in* a été établi à 250 000, avec 500 000 itérations subséquentes (voir le guide d'utilisation de STRUCTURE pour de plus amples détails).

Cette analyse a permis d'estimer une valeur de  $K = 2$  (figure 1) pour les échantillons du Québec, soit la présence de deux regroupements génétiques distincts. Ces deux regroupements ont été interprétés comme étant des loups et des coyotes. Le jeu de données a ensuite été analysé à 10 reprises avec les mêmes paramètres à  $K = 2$ , et la moyenne des valeurs  $Q$  des 10 matrices ainsi obtenues a ensuite été utilisée afin d'associer un individu à l'un ou à l'autre des deux regroupements génétiques, ou au statut d'hybride (*admixed*). Le logiciel STRUCTURE génère donc autant de valeurs  $Q$  qu'il existe de regroupements génétiques. Ainsi, dans le cas présent, un individu aura deux valeurs  $Q$  : une pour la probabilité d'assignation au loup et une autre pour la probabilité d'assignation au coyote. Par exemple, un individu ayant une valeur  $Q_{\text{loup}} = 0,87$  (et donc une valeur  $Q_{\text{coyote}} = 0,13$ ; la sommation des valeurs  $Q$  étant toujours égale à 1) serait alors identifié comme étant un loup, en utilisant ici un seuil de valeur  $Q \geq 0,80$  pour l'assignation à un regroupement génétique. Un seuil plus strict de  $Q \geq 0,90$  peut également être utilisé afin d'obtenir des assignations pour lesquelles le niveau de confiance est plus élevé (Vähä et Primmer, 2006), mais, selon le besoin, l'emploi des deux seuils peut être envisageable, comme cela a été le cas dans le cadre de notre étude ainsi que dans une étude réalisée sur l'hybridation du loup roux avec le coyote (Bohling et Waits, 2011).

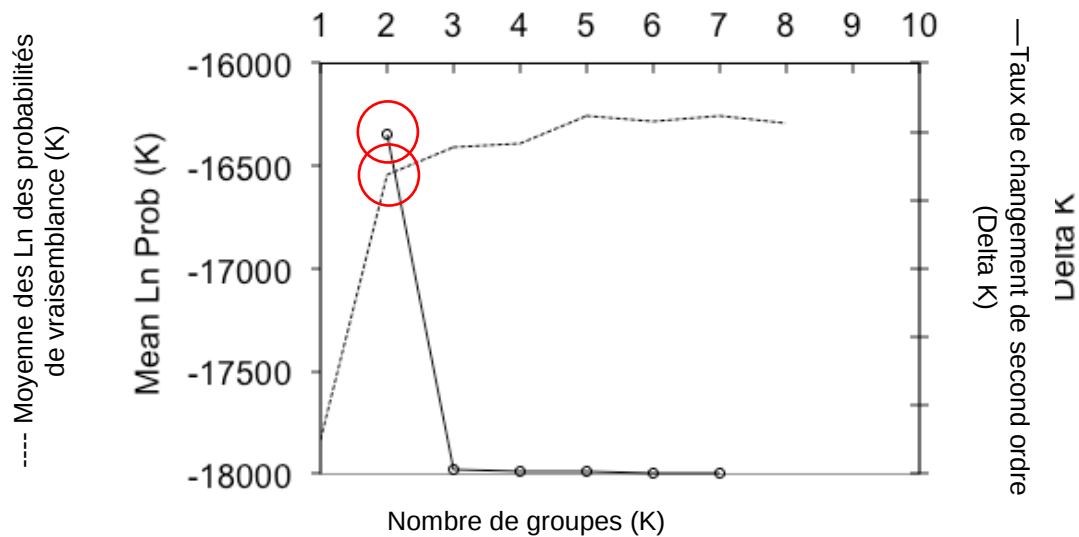


Figure 1. Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de grands canidés du Québec ( $n = 438$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges.

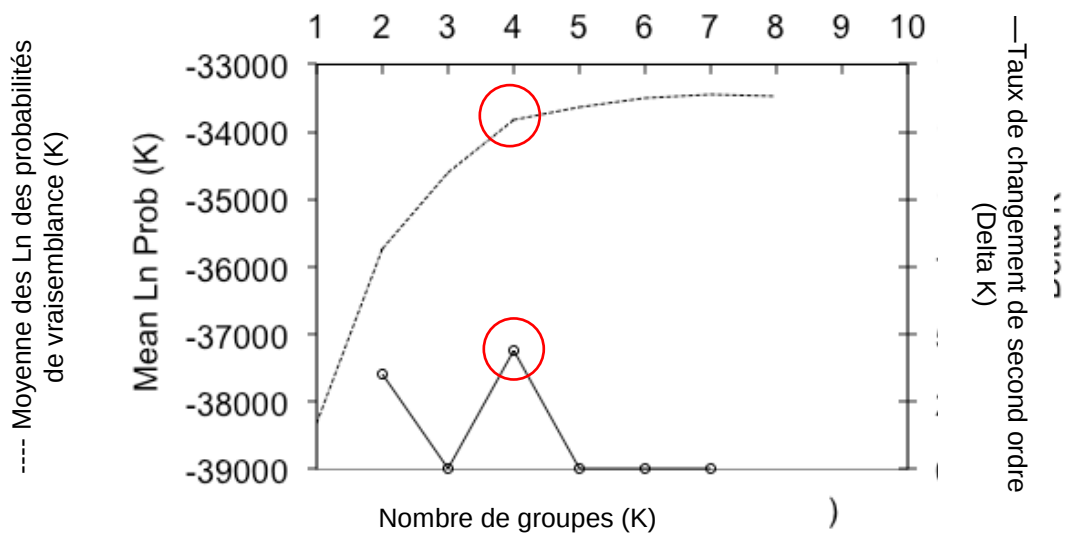


Figure 2. Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de grands canidés du Québec et de l'Ontario ( $n = 922$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges.

Afin de distinguer plus précisément les différents types de grands canidés échantillonnés au Québec, soupçonnant la présence probable de différentes espèces et de divers hybrides de loups (Rutledge et coll., 2015), une deuxième analyse a été réalisée dans STRUCTURE en incluant également des individus provenant de l'Ontario ( $n = 484$ ), lesquels ont été préalablement associés à quatre regroupements génétiques distincts (Wheeldon et coll., 2013; Rutledge et coll., 2015). Au départ, seulement les individus ontariens affichant une valeur  $Q \geq 0,90$  lors d'une analyse préalable ont été sélectionnés, procurant ainsi des regroupements génétiques constitués de représentants dits « purs ». Ce sous-échantillon était composé de 169 loups boréaux (*Great Lakes-Boreal Wolves*, dont 79 provenaient du nord-ouest et 90 du nord-est de cette province), de 78 loups de l'Est provenant du parc Algonquin, de 162 coyotes de l'Est et de 75 chiens. Ce seuil,  $Q \geq 0,90$ , étant jugé trop restrictif pour les assignations (p. ex., un individu affichant une valeur  $Q = 0,86$  sera considéré comme hybride, alors qu'il est tout de même fortement associé à un regroupement génétique donné), a été abaissé à  $Q \geq 0,80$  lors de la seconde analyse menée par le NRDPFC.

Ainsi, la base de données soumise à STRUCTURE consistait en un échantillon de 922 canidés lorsqu'on tenait compte des 438 individus provenant du Québec. Sans tenir compte des assignations faites *a priori* pour les canidés provenant de l'Ontario, le nombre de regroupements génétiques a été déterminé pour l'ensemble des canidés du Québec et de l'Ontario (jeux de données combinés) en suivant la même approche que celle utilisée pour les données du Québec lorsqu'elles étaient uniquement considérées. Cette deuxième analyse a permis d'identifier quatre regroupements génétiques ( $K = 4$ ; figure 2) qui ont été interprétés biologiquement comme étant les mêmes que ceux identifiés préalablement en Ontario. La valeur d'assignation  $Q$  a été calculée à 10 reprises en utilisant  $K = 4$ , et la valeur moyenne obtenue pour chaque individu a ensuite été utilisée pour déterminer l'appartenance à un regroupement génétique donné si l'une des valeurs  $Q$  était  $\geq 0,80$ . Si aucune des quatre valeurs  $Q$  ne dépassait le seuil de 0,80, l'individu en question était alors considéré comme un hybride.

Une deuxième analyse dans STRUCTURE a été réalisée, toujours en combinant les échantillons provenant de l'Ontario à ceux du Québec, mais deux modifications ont été apportées à l'approche pour l'identification génétique des grands canidés sauvages du Québec : 1) un cinquième regroupement représentant des loups gris provenant des Territoires du Nord-Ouest a été incorporé à la base de données; et 2) le seuil d'inclusion de chacun de ces cinq regroupements de l'Ontario et des TNO pour la valeur  $Q$  a été abaissé à 0,80 (au lieu de 0,90) afin de constituer les groupes de référence. Pour cette deuxième analyse (Rutledge et White, 2014), une taille d'échantillon standardisée de 75 spécimens a été utilisée pour les différents regroupements provenant de l'extérieur du Québec, à l'exception du cinquième regroupement (loup gris des TNO) qui était limité à 43 individus, totalisant ainsi, avec les 438 individus du Québec, une taille d'échantillon de 781 canidés. Cette deuxième analyse a permis d'identifier cinq regroupements génétiques (figure 3) qui ont été interprétés biologiquement comme étant les mêmes que ceux identifiés préalablement en Ontario/TNO (loup de l'Est, loup boréal, loup gris, coyote de l'Est et chien). Pour la suite du rapport, les résultats obtenus en utilisant  $K = 5$

sont ceux présentés et discutés, permettant ainsi d'identifier des loups gris au Québec, ce qui n'était pas possible lors de la première assignation à  $K = 4$  (absence de population de référence pour cette espèce). Nous estimons qu'il s'agit ainsi des assignations génétiques les plus précises dont nous disposons.

## 2.9. Classification des hybrides selon les valeurs Q

Afin de faciliter l'interprétation quant à l'ascendance mixte des hybrides détectés par STRUCTURE, les individus affichant une valeur Q de 0,50 à 0,80 pour un regroupement génétique donné ont été identifiés arbitrairement dans un premier temps comme étant des hybrides ayant une ascendance prédominante remontant à ce regroupement. Ainsi, à titre d'exemple, un canidé affichant une valeur  $Q_{\text{loup gris}} = 0,72$  et  $Q_{\text{loup boréal}} = 0,19$  (et donc des valeurs Q plus faibles pour les autres regroupements) serait considéré comme un hybride à ascendance prédominante remontant au loup gris. Cela offre l'avantage de classer les hybrides de façon plus détaillée selon leur ascendance la plus probable établie par la matrice Q. Les hybrides pour lesquels les valeurs Q de la matrice qui leur sont associées sont de moins de 0,50 sont quant à eux simplement considérés comme des hybrides « sans ascendance prédominante ». Même s'il existe des cas d'hybridation complexe entre les regroupements génétiques, la mixité des ascendances obtenues a pu tout de même être interprétée en s'appuyant sur les valeurs d'assignation (Q), puisqu'il existe toujours une, deux ou même trois valeurs plus élevées que les autres. Nous avons simplifié, dans un deuxième temps, le classement des hybrides (sans égard au fait qu'ils aient ou non une ascendance prédominante remontant à un regroupement génétique) en ne considérant que deux grands types de canidés, soit le loup et le coyote. Ce classement simplifié utilise les sommes des valeurs Q associées à chacun de ces deux groupes ( $Q_{\text{loup boréal}} + Q_{\text{loup gris}} + Q_{\text{loup de l'Est}}$ ;  $Q_{\text{coyote de l'Est}} + Q_{\text{chien}}$ , respectivement) pour déterminer la prédominance, les valeurs seuil pour les hybrides étant  $0,20 < Q < 0,80$ . Par exemple, un hybride sera considéré comme loup-loup si la somme des valeurs  $Q_{\text{loups}}$  est égale ou supérieure à 0,80 et loup-coyote si la somme des valeurs  $Q_{\text{loups}}$  est supérieure à 0,50. Le même raisonnement s'applique aux hybrides coyote-chien et coyote-loup. Notons que les valeurs  $Q_{\text{chien}}$  sont associées ici au coyote, considérant le rôle du coyote dans l'introgression de ces marqueurs génétiques chez les canidés sauvages.

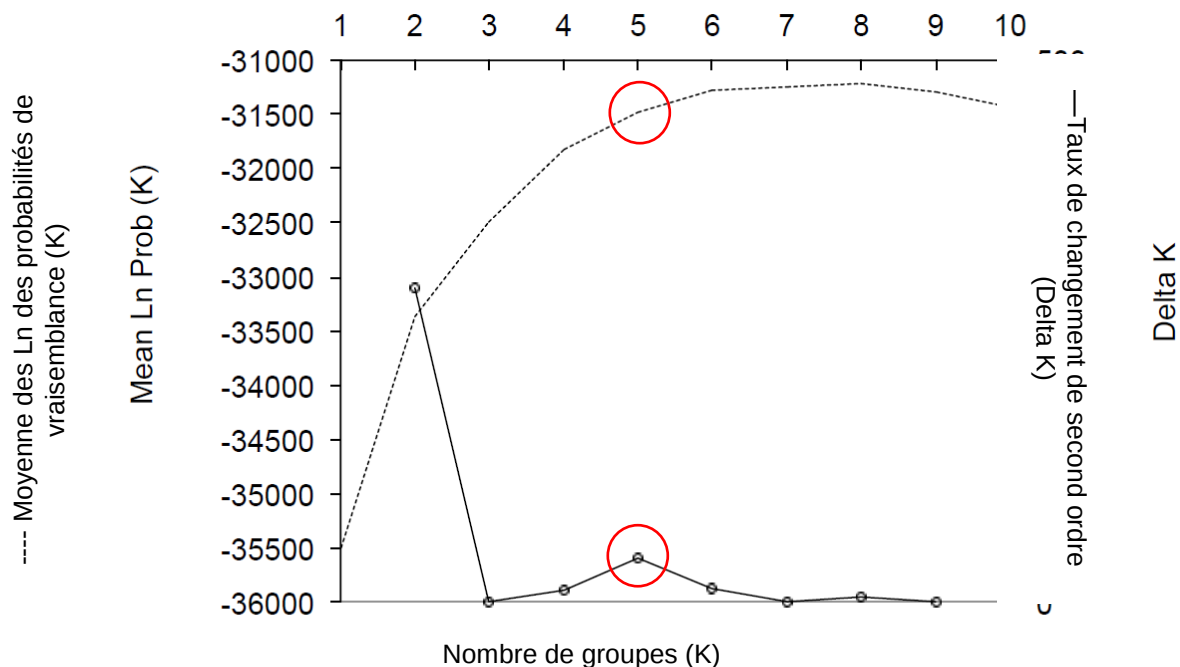


Figure 3. Nombre de regroupements génétiques distincts considérés par STRUCTURE à partir de l'échantillon de canidés du Québec et de l'Ontario/Territoires du Nord-Ouest ( $n = 781$ ). La valeur K retenue est indiquée par des cercles rouges.

## 2.10. Répartition des canidés échantillonnés

Une localisation assez précise de la provenance des spécimens était disponible dans la majorité des cas. Lorsque la localisation était moins précise, le centroïde du territoire associé au canidé échantillonné (p. ex., terrain de piégeage, zone d'exploitation contrôlée [ZEC], pourvoirie) a été utilisé. L'analyse de la répartition des grands canidés sauvages a été réalisée avec le logiciel ArcGIS. L'habitat prédominant à chacun des sites de capture a été décrit en utilisant les sous-zones de végétation du Système hiérarchique de classification écologique (MRN, 2013), soit celles de la forêt décidue, de la forêt mélangée, de la forêt boréale continue (désignée ci-après comme étant la forêt boréale) et celle de la taïga. De plus, étant donné que le fleuve Saint-Laurent et les milieux humides qui le bordent constitueraient une barrière physique pratiquement infranchissable pour les loups de la rive nord (Harrison et Chapin, 1998), les sous-zones de végétation ont été découpées en deux secteurs (rive nord et rive sud du fleuve Saint-Laurent).

Il est à noter également que plusieurs captures ont eu lieu au même endroit ou très près les unes des autres. C'est pourquoi il est requis de considérer en ce qui a trait aux cartes qu'un point de localisation peut en réalité en cacher un ou plusieurs autres, les cartes étant présentées à grande échelle seulement. Il y a ainsi 242 coordonnées différentes pour les 433 spécimens, donc 191 individus sont superposés. Pour les espèces pour lesquelles nous avons un nombre appréciable de localisations, cela n'a pas d'incidence majeure sur la compréhension de leur répartition, mais pour ce qui est du loup de l'Est (voir la section « Résultats »), le nombre de points qui se superposent au même endroit a été indiqué compte tenu du statut particulier de ce regroupement génétique et du faible nombre de représentants décelés.

La répartition des haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> et du chromosome Y a été cartographiée par la méthode du polygone minimum convexe à 100 % (PMC; Hawth's Analysis Tools, 2007) pour les haplotypes dont l'effectif est égal ou supérieur à trois, en traitant séparément les localisations de part et d'autre du fleuve. Le coyote provenant des îles de la Madeleine (C19) n'a pas été inclus dans le calcul du polygone afin d'éviter l'inclusion automatique du Nouveau-Brunswick dans l'aire de répartition.

Finalement, les localisations des individus associés à chacun des regroupements génétiques détectés par STRUCTURE sont représentées par classe de valeurs Q afin de mieux illustrer la répartition géographique de la probabilité d'assignation à chacun des regroupements considérés.

### 3. Résultats

#### 3.1. Identification du sexe

Lors de l'envoi de nos échantillons à l'Université Trent, le sexe de 384 canidés était connu (163 femelles et 221 mâles). Après l'analyse de l'ADN, il y a eu des corrections faites pour 12 d'entre eux (3,1 %), et le sexe a été déterminé pour 49 autres canidés sur 53 pour lesquels l'information manquait. Les corrections apportées concernaient surtout des femelles, puisque neuf d'entre elles (5,5 %) ont été confondues avec des mâles, alors que seulement trois mâles ont été mal identifiés comme étant des femelles (1,4 %). En tout, l'échantillon corrigé et augmenté par l'entremise des analyses génétiques comportait 173 femelles, 261 mâles et 4 individus dont le sexe était indéterminé.

#### 3.2. Séquençage de la région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub>

Au total, c'est 10 haplotypes mitochondriaux, dont 8 provenant de canidés sauvages, qui ont été identifiés parmi les grands canidés du Québec (tableau 1). Selon l'arbre phylogénétique, les séquences d'ADN<sub>mt</sub> peuvent être divisées en trois grands groupes (figure 4), soit les séquences de l'Ancien Monde (une au loup gris et deux au chien), les séquences spécifiques du loup de l'Est (deux) et les séquences associées au Nouveau Monde (cinq : loup de l'Est et coyote de l'Est confondus). Les haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> (fragments courts) associés au coyote étaient les plus nombreux (35,2 %, tableau 1), suivis par ceux du Nouveau Monde (25,8 %), c'est-à-dire d'une lignée ancestrale appartenant à la fois au coyote de l'Est et au loup de l'Est. Au troisième rang, les haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> spécifiques du loup gris (ou Ancien Monde) ont été trouvés dans 18,0 % des échantillons. Le quatrième rang est occupé par les haplotypes attribués au loup de l'Est chez 15,1 % des individus et, finalement, par les haplotypes du chien (< 1 %). Pour un certain pourcentage de spécimens (5,3 %), il n'a pas été possible de séquencer la région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub>. Globalement, pour ceux dont l'origine est connue, la représentativité des haplotypes provenant du Nouveau Monde est largement supérieure à celle de l'Ancien Monde (80,2 % contre 19,8 %, respectivement).

Les haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> ne sont pas répartis uniformément de part et d'autre du fleuve Saint-Laurent (tableau 2, figure 5). Sur le plan de la diversité, la rive nord compte huit haplotypes chez les canidés sauvages, dont plusieurs lui sont exclusifs (C3, C13, C14 et C17) ou presque (C22). Au sud du fleuve, les quatre haplotypes sont communs aux deux rives (C1, C9, C19, mais un seul spécimen porte C22; tableau 2, figure 5). La rive sud ne présente d'ailleurs aucun haplotype particulier qui lui serait exclusif. Les haplotypes C3, C13, C14 et C17, trouvés sur la rive nord, sont très près les uns des autres sur le plan phylogénétique (figure 4).

Tableau 1. Répartition des haplotypes mitochondriaux selon la longueur de fragment de la région de contrôle séquencée chez les grands canidés échantillonnés au Québec.

| Origine des marqueurs | Haplotype         |          |                |          |
|-----------------------|-------------------|----------|----------------|----------|
|                       | Fragment long     |          | Fragment court |          |
|                       | Nom               | <i>n</i> | Nom            | <i>n</i> |
| Loup gris             | CRL004            | 67       | C22            | 78       |
|                       | Ind. <sup>1</sup> | 12       | Ind.           | 1        |
|                       | Total             | 79       | Total          | 79       |
| Loup de l'Est         | CRL007            | 60       | C1             | 63       |
|                       | CRL005            | 3        | C3             | 3        |
|                       | Ind.              | 3        | Ind.           | -        |
|                       | Total             | 66       | Total          | 66       |
| Coyote                | CRL002            | 60       | C14            | 64       |
|                       | CRL003            | 85       | C19            | 90       |
|                       | Ind.              | 9        |                | -        |
|                       | Total             | 154      | Total          | 154      |
| Nouveau Monde         | CRL001            | 84       | C9             | 93       |
|                       | CRL027            | 6        | C13            | 6        |
|                       | CRL028            | 13       | C17            | 14       |
|                       | Ind.              | 10       | Ind.           | -        |
|                       | Total             | 113      | Total          | 113      |
| Chien                 | CRL013            | 2        | C100           | 2        |
|                       | CRL012            | 1        | C121           | 1        |
|                       | Total             | 3        | Total          | 3        |
| Inconnue              | Ind.              | 23       | Ind.           | 23       |
| Total sans chien      |                   | 435      |                | 435      |
| Total avec chiens     |                   | 438      |                | 438      |

<sup>1</sup> Ind. : Indéterminé.

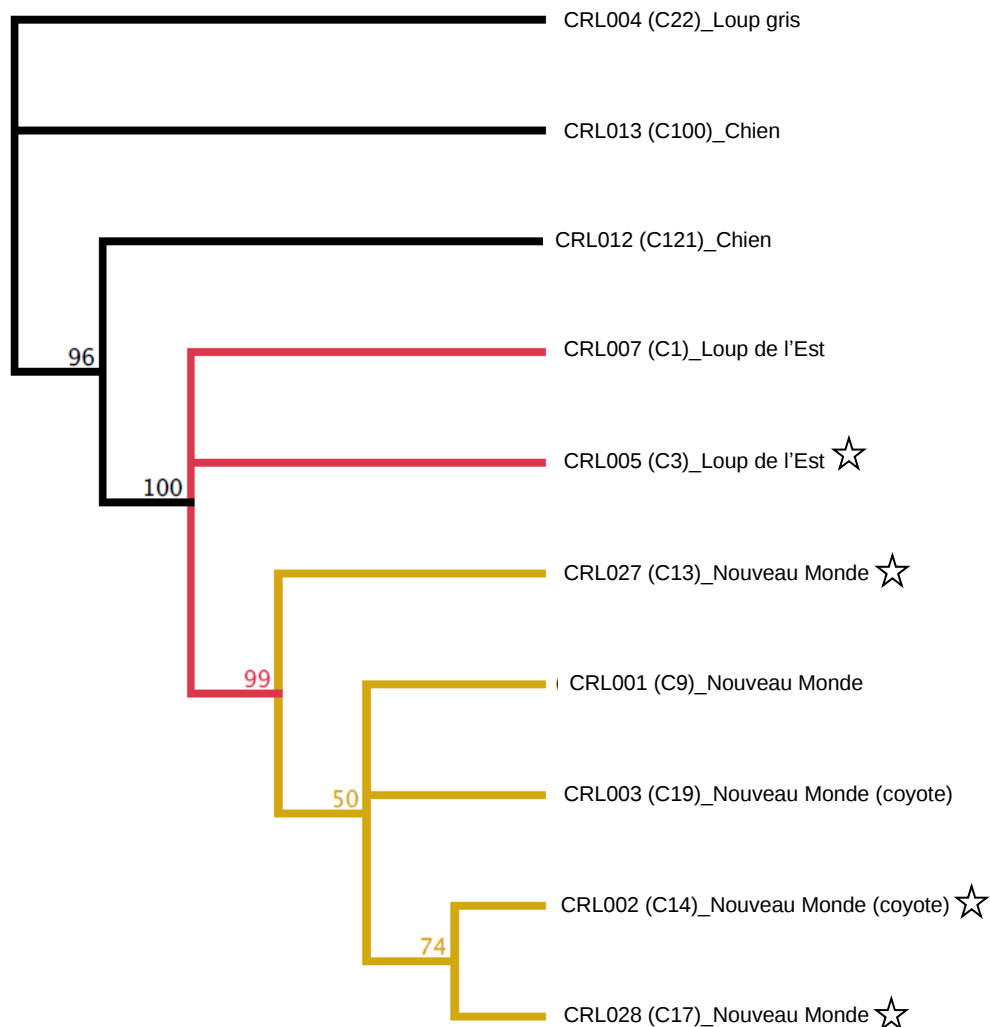


Figure 4. Arbre phylogénétique établi selon les séquences des fragments longs de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial, présents dans l'échantillon des grands canidés du Québec (adapté de Rutledge et White, 2013). La terminologie utilisée provient de Rutledge et coll. (2010a). Les valeurs associées aux embranchements indiquent le support obtenu par *bootstrapping* selon 100 répliquats (lorsque la valeur est supérieure ou égale à 50). Les étoiles désignent les haplotypes exclusifs à la rive nord du fleuve Saint-Laurent.

Tableau 2. Répartition, selon l'origine des marqueurs et les secteurs, des haplotypes mitochondriaux chez les grands canidés échantillonnés au Québec. L'origine et l'identification des haplotypes (selon le fragment court) sont définies selon Rutledge et coll. (2010a).

| Origine des marqueurs     | Haplotype | Secteur   |          |       |
|---------------------------|-----------|-----------|----------|-------|
|                           |           | Rive Nord | Rive Sud | Total |
| Loup gris                 | C22       | 66        | 1        | 67    |
|                           | Ind.      | 12        | -        | 12    |
|                           | Total     | 78        | 1        | 79    |
| Loup de l'Est             | C1        | 21        | 39       | 60    |
|                           | C3        | 3         | -        | 3     |
|                           | Ind.      | 2         | 1        | 3     |
|                           | Total     | 26        | 40       | 66    |
| Coyote                    | C14       | 60        | -        | 60    |
|                           | C19       | 22        | 63       | 85    |
|                           | Total     | 82        | 63       | 145   |
| Nouveau Monde             | C9        | 39        | 45       | 84    |
|                           | C13       | 6         | -        | 6     |
|                           | C17       | 13        | -        | 13    |
|                           | Ind.      | 15        | 4        | 19    |
|                           | Total     | 73        | 49       | 122   |
| Chien                     | C100      | 2         | -        | 2     |
|                           | C121      | -         | 1        | 1     |
|                           | Total     | 2         | 1        | 3     |
| Inconnue                  | Ind.      | 16        | 7        | 23    |
| Total général sans chien  |           | 275       | 160      | 435   |
| Total général avec chiens |           | 277       | 161      | 438   |

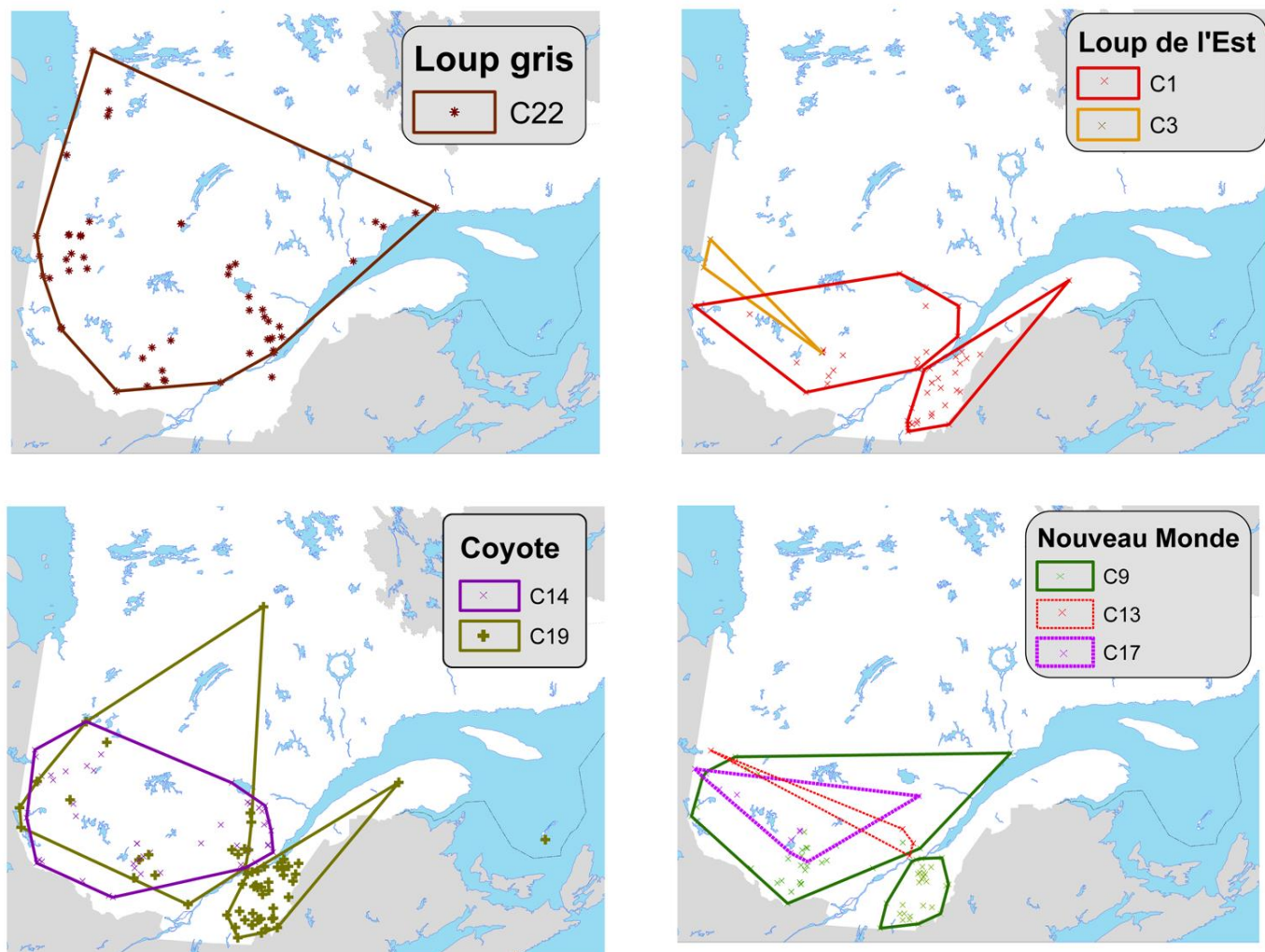


Figure 5. Répartition, selon l'origine des marqueurs, des différents haplotypes de l'ADN mitochondrial (fragment court) chez les grands canidés sauvages du Québec.

### 3.3. Haplotypes liés au chromosome Y

Chez les canidés sauvages mâles, 19 haplotypes associés au loup gris ( $n = 8$ ), au loup de l'Est ( $n = 2$ ), au coyote ( $n = 3$ ), au chien ( $n = 5$ ) et au loup gris/chien ( $n = 1$ ) ont été identifiés (tableau 3). De plus, deux nouveaux haplotypes liés au chromosome Y ont été découverts parmi ces échantillons, ces derniers n'ayant pas été répertoriés à ce jour dans la base de données du NRDPFC.

Parmi les haplotypes identifiés au chromosome Y, la fréquence observée pour le loup gris est la plus notable, soit 38,4 % de tous les individus mâles. Au second rang, la position est partagée dans une proportion semblable par le loup de l'Est, le coyote de l'Est et le chien avec respectivement 50, 49 et 47 spécimens, soit environ 20 % chacun. L'haplotype loup gris/chien est présent quant à lui dans seulement 2,0 % des échantillons.

La distribution de ces haplotypes n'est cependant pas homogène, plusieurs n'étant présents que sur un côté ou l'autre du fleuve (tableau 3). Les huit haplotypes du loup gris sont concentrés uniquement sur la rive nord du fleuve (figure 6) et y comptent pour 63,2 % ( $n = 96$ ) des génotypes sauvages. Les haplotypes associés au chien sont plus diversifiés et fréquents sur la rive sud où ces six haplotypes ont été identifiés chez 44,9 % des canidés sauvages. Deux de ces haplotypes sont également présents sur la rive nord : le premier, à environ 30 km au nord de Québec (FL, figure 6) est aussi bien présent sur la rive sud, alors que le second (HT) est plus rare avec une seule observation de part et d'autre du fleuve, chez un coyote récolté près de Rouyn-Noranda (Abitibi-Témiscamingue) et l'autre, chez un hybride capturé près d'East Angus (Estrie). La grande distance entre ces deux observations suggère que l'haplotype HT est rare, mais qu'il pourrait être répandu dans d'autres régions. Les haplotypes associés respectivement au loup de l'Est et au coyote sont de fréquence inverse selon le côté de la rive : les haplotypes du loup de l'Est sont identifiés chez 26,3 % ( $n = 40$ ) des canidés mâles sauvages de la rive nord, alors que ceux du coyote comptent pour 4,6 % ( $n = 7$ ; tableau 3). Sur la rive sud, les haplotypes du coyote sont présents chez 42,9 % des mâles ( $n = 42$ ), alors que ceux du loup de l'Est ne comptent que pour 10,2 % de ces spécimens ( $n = 10$ ). On notera toutefois que l'haplotype AA associé au loup de l'Est n'est pas répandu partout sur la rive sud et semble concentré dans un secteur plus restreint (figure 6).

À l'instar des haplotypes de loups, la répartition des haplotypes mâles de coyotes n'est pas uniforme de part et d'autre du fleuve, certains n'ayant été observés que sur la rive sud (GP) ou sur la rive nord (CW; tableau 3, figure 6). Ces résultats suggèrent ainsi une nette distinction entre le bagage génétique des canidés mâles selon la rive du fleuve. En résumé, les canidés échantillonnés sur la rive nord descendent majoritairement de loups gris et de loups de l'Est, les coyotes portant des gènes de chien y figurent également. Sur la rive sud, le bagage génétique des mâles se répartit entre celui du chien (44,9 %), du coyote (42,9 %) et du loup de l'Est (10,2 %).

Tableau 3. Répartition, selon l'origine des marqueurs et les secteurs, des haplotypes liés au chromosome Y (selon les deux nomenclatures) chez les grands canidés du Québec.

| Origine des marqueurs | Haplotype |                     | Secteur   |          |       |
|-----------------------|-----------|---------------------|-----------|----------|-------|
|                       |           |                     | Rive Nord | Rive Sud | Total |
| Loup gris             | AF        | Yh051               | 12        | -        | 12    |
|                       | AG        | Yh052               | 7         | -        | 7     |
|                       | CC        | Yh054               | 8         | -        | 8     |
|                       | CE        | Yh055               | 32        | -        | 32    |
|                       | CF        | Yh056               | 6         | -        | 6     |
|                       | CS        | Yh058               | 23        | -        | 23    |
|                       | CT        | Yh059               | 1         | -        | 1     |
|                       | DC        | Yh060               | 7         | -        | 7     |
|                       |           | Total               | 96        | -        | 96    |
| Loup gris/chien       | EF        | Yh072               | -         | 5        | 5     |
| Loup de l'Est         | BB        | Yh044               | 9         | 1        | 10    |
|                       | AA        | Yh047               | 31        | 9        | 40    |
|                       |           | Total               | 40        | 10       | 50    |
| Coyote                | CD        | Yh002               | 6         | 26       | 32    |
|                       | CW        | Yh008               | 1         | -        | 1     |
|                       | GP        | Yh019               | -         | 16       | 16    |
|                       |           | Total               | 7         | 42       | 49    |
| Nouveau Monde         | GB        | Nouvel              | -         | 1        | 1     |
|                       | Nouvel    | Nouvel              | 1         | -        | 1     |
|                       |           | Total               | 1         | 1        | 2     |
| Chien                 | FE        | Yh061 <sup>1</sup>  | -         | 1        | 1     |
|                       | FF        | Yh062               | -         | 10       | 10    |
|                       | FG        | Yh063               | -         | 10       | 10    |
|                       | FL        | Yh064               | 1         | 21       | 22    |
|                       | FT        | Yh066               | -         | 1        | 1     |
|                       | HS        | Yh069 <sup>1</sup>  | 1         | -        | 1     |
|                       | HT        | Yh070               | 1         | 1        | 2     |
|                       |           | Total               | 3         | 44       | 47    |
| Ancien Monde          | Nouvel    | Nouvel <sup>1</sup> | 1         | -        | 1     |
| Inconnue              | Ind.      | Ind.                | 4         | 1        | 5     |
| Total partiel         |           |                     | 152       | 98       | 250   |
| Autres <sup>2</sup>   |           |                     | 129       | 59       | 188   |
| Total général         |           |                     | 281       | 157      | 438   |

<sup>1</sup> Chien volontairement inclus dans l'échantillon.

<sup>2</sup> Incluant majoritairement des femelles, mais aussi 13 mâles et 4 individus non sexés.

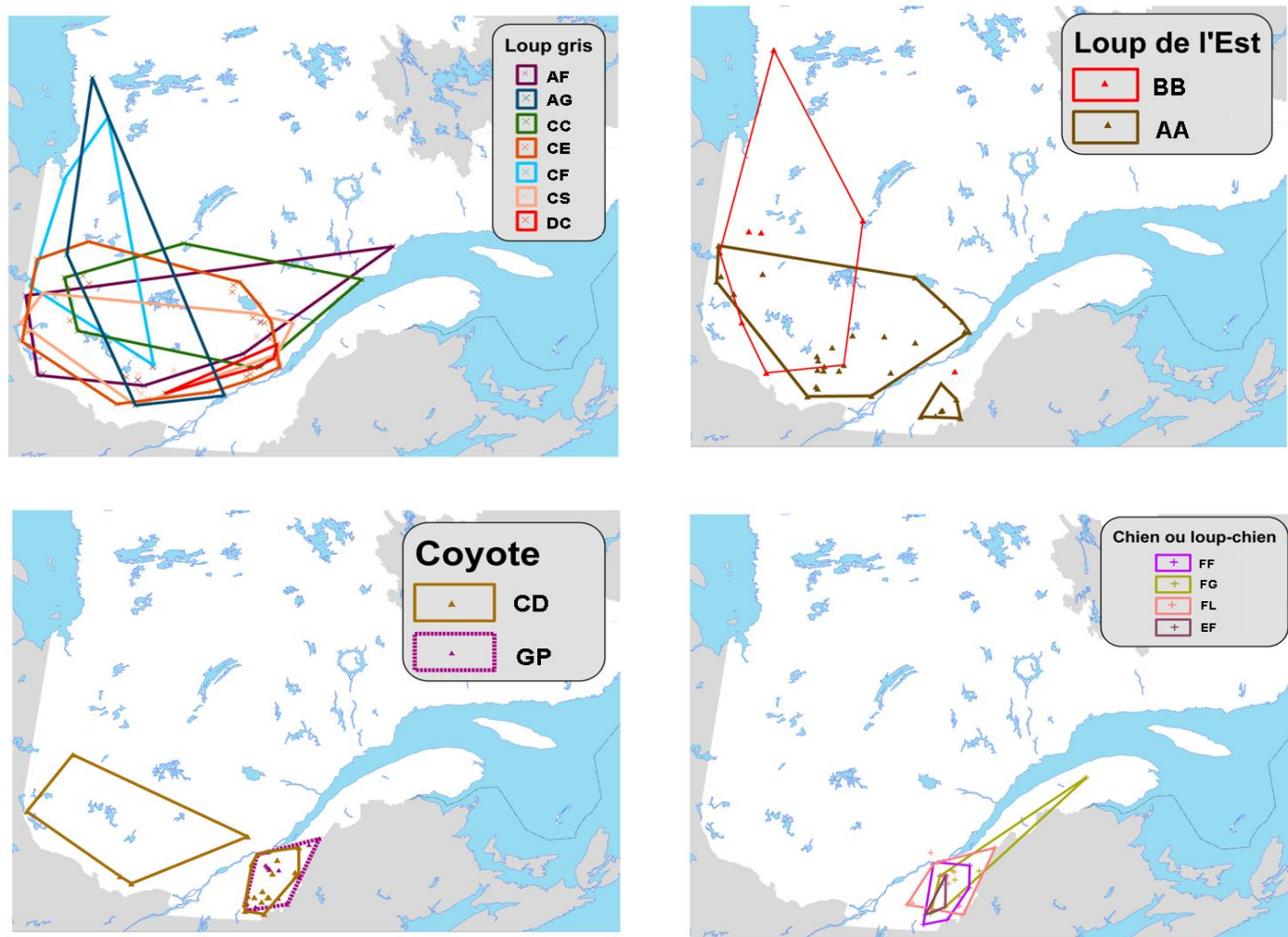


Figure 6. Répartition, selon l'origine des marqueurs, des différents haplotypes de microsatellites liés au chromosome Y chez les grands canidés sauvages mâles du Québec.

### 3.4. Assignations inférées par STRUCTURE

#### 3.4.1. Données du Québec seulement

En traitant uniquement les données du Québec, le logiciel STRUCTURE a permis de distinguer deux regroupements génétiques distincts ( $K = 2$ ) considérés comme étant des loups et des coyotes. Au total, 194 (44,3 %) des 438 échantillons du Québec ont été classés en tant que « loups », alors que 182 (41,6 %) ont été identifiés comme étant des « coyotes » (tableau 4). Les échantillons résiduels (14,1 %;  $n = 62$ ) ont donc été classés comme étant des hybrides (tableau 4).

#### 3.4.2. Données du Québec combinées à celles de l'Ontario : première analyse ( $K = 4$ )

En combinant les données de l'Ontario à celles du Québec, quatre regroupements génétiques ont été identifiés ( $K = 4$ ). Parmi les 438 échantillons de grands canidés du Québec (y compris les 3 chiens) traités avec STRUCTURE lors de la première analyse, 184 (42,0 %) ont été identifiés comme coyotes de l'Est, 131 (29,9 %) en tant que loups boréaux, 11 (2,5 %) en tant que loups de l'Est et 3 spécimens (0,7 %) en tant que chiens (tableau 4). Pour ce qui est des 109 spécimens restants (24,9 %), ils ont été classés comme hybrides.

#### 3.4.3. Données du Québec combinées à celles de l'Ontario : deuxième analyse ( $K = 5$ )

La deuxième analyse a permis de reclasser les 438 grands canidés du Québec (y compris les 3 chiens) en fonction des 5 regroupements ( $K = 5$ ) définis de la façon suivante : 178 (40,6 %) coyotes de l'Est, 121 (27,6 %) loups boréaux, 13 (3,0 %) loups de l'Est, 3 (0,7 %) loups gris, 3 (0,7 %) chiens et 120 (27,4 %) hybrides (tableau 4). Cette deuxième analyse a engendré des changements d'assignation pour 42 (9,5 %) individus de la base de données du Québec par rapport à l'analyse précédente, et ce, de la façon suivante : a) 14 hybrides ont été reclassés en tant que 8 loups boréaux, 5 loups de l'Est et 1 coyote de l'Est; b) 7 coyotes de l'Est ont été reclassés comme hybrides; c) 3 loups de l'Est ont été reclassés comme hybrides; et d) 18 loups boréaux ont été reclassés en tant que 3 loups gris et 15 hybrides.

Sur les 131 canidés classés comme loups boréaux à  $K = 4$ , 113 (86,3 %) ont conservé la même assignation lors de la deuxième analyse à  $K = 5$ . Les 18 autres ont plutôt été reclassés soit comme hybrides (11,4 %;  $n = 15$ ) ou loups gris (2,3 %;  $n = 3$ ). Huit (72,7 %) des onze loups de l'Est ont conservé la même assignation, alors que les trois autres (27,3 %) ont été reclassés comme hybrides. Sur les 184 coyotes de l'Est identifiés dans l'analyse à  $K = 4$ , 177 (96,2 %) sont demeurés associés à ce même regroupement génétique, tandis que 7 d'entre eux (3,8 %) ont plutôt acquis un statut d'hybride.

Tableau 4. Classement des grands canidés du Québec en fonction du nombre (K) de regroupements génétiques considérés et de la provenance des groupes de référence (Québec seulement, combinaison des données du Québec et de l'Ontario, ou Québec–Ontario–Territoires-du-Nord-Ouest).

| Classement<br>selon STRUCTURE | K = 2<br>Québec |             |       | K = 4<br>Québec et Ontario |             |       | K = 5<br>Québec, Ontario et<br>TNO |             |       |
|-------------------------------|-----------------|-------------|-------|----------------------------|-------------|-------|------------------------------------|-------------|-------|
|                               | Rive<br>Nord    | Rive<br>Sud | Total | Rive<br>Nord               | Rive<br>Sud | Total | Rive<br>Nord                       | Rive<br>Sud | Total |
| Loup gris                     |                 |             |       |                            |             |       | 3                                  |             | 3     |
| Loup de l'Est                 |                 |             |       | 11                         |             | 11    | 13                                 |             | 13    |
| Loup boréal                   |                 |             |       | 130                        | 1           | 131   | 121                                |             | 121   |
| Total « loup »                | 193             | 1           | 194   | 141                        | 1           | 142   | 137                                |             | 137   |
| Coyote de l'Est               | 29              | 153         | 182   | 34                         | 153         | 184   | 29                                 | 149         | 178   |
| Hybride                       | 55              | 7           | 62    | 100                        | 10          | 109   | 109                                | 11          | 120   |
| Chien                         |                 |             |       | 2                          | 1           | 3     | 2                                  | 1           | 3     |
| Total général                 | 277             | 161         | 438   | 277                        | 165         | 438   | 277                                | 165         | 438   |

Chez six de ces derniers, la valeur la plus élevée de Q était toujours associée au coyote de l'Est ( $> 0,75$ , moyenne =  $0,78$ ), alors que, dans un cas, elle était associée au loup de l'Est ( $Q = 0,57$ ). Chez les 109 hybrides identifiés à  $K = 4$ , 95 (87,2 %) d'entre eux sont demeurés au sein du même regroupement, 8 (7,3 %) ont été reclassés comme loups boréaux, 5 (4,6 %) en tant que loups de l'Est et un seul (1,0 %) en tant que coyote de l'Est.

Sur les 194 canidés classés comme loups à  $K = 2$ , 130 (67,0 %) ont été de nouveau classés comme loups à  $K = 5$ . Ces derniers se répartissaient ainsi : 119 (61,3 %) en tant que loups boréaux, 8 (4,1 %) en tant que loups de l'Est et 3 (1,5 %) en tant que loups gris. Les autres loups (33,0 %;  $n = 64$ ) ont été reclassés comme hybrides. Chez ces derniers, la valeur d'assignation Q relative au loup était toujours la plus élevée, alors que la valeur Q associée au regroupement génétique du coyote de l'Est était toujours inférieure à 0,29 (valeur Q moyenne =  $0,069$ ) et celle associée au regroupement génétique « chien » était toujours inférieure à 0,14 (moyenne =  $0,011$ ). Cela indique que la valeur Q la plus élevée pour chacun de ces hybrides était toujours associée à un regroupement génétique de l'un des trois regroupements génétiques de loup ( $Q > 0,71$ ). Les 182 coyotes de l'Est sont restés majoritairement dans leur classe (96,2 %;  $n = 175$ ), mais 7 d'entre eux (3,8 %) ont été reclassés comme hybrides. Finalement, en ce qui concerne les individus qui ont été classés comme hybrides ( $n = 62$ ) à  $K = 2$ , 49 (79,0 %) sont demeurés des hybrides, alors que les 13 autres (21,0 %) ont été reclassés comme chiens ( $n = 3$ ), coyotes de l'Est ( $n = 3$ ), loups de l'Est ( $n = 5$ ) ou loups boréaux ( $n = 2$ ). Les changements d'assignation entre la première ( $K = 4$ ) et la deuxième ( $K = 5$ ) analyse ont touché principalement les canidés de la rive nord. Sur la rive sud, un seul individu identifié en tant que loup à  $K = 2$  est devenu un hybride lors de la seconde analyse. La figure 7 illustre les résultats de STRUCTURE selon leur appartenance à un regroupement génétique (valeur Q,  $K = 5$ ) en tenant compte de la sous-zone de végétation de laquelle ils proviennent.

### 3.5. Classification des hybrides selon les valeurs d'assignation Q

Parmi les 120 hybrides, 96 (80,0 %) ont été identifiés en fonction d'une ascendance prédominante ( $0,50 \leq Q < 0,80$ ) remontant à un regroupement donné (tableau 5). Ce sont majoritairement des hybrides de loups (70,8 %;  $n = 68$ ), soit principalement de loups boréaux (44,8 %;  $n = 43$ ), de loups de l'Est (22,9 %;  $n = 22$ ) et, plus rarement, de loups gris (3,1 %;  $n = 3$ ; tableau 5). Les hybrides à ascendance prédominante de coyote de l'Est constituent pour leur part 29,2 % ( $n = 28$ ) de cette catégorie de canidés. Parmi les hybrides à ascendance prédominante remontant au loup, les combinaisons loup boréal x loup de l'Est ( $n = 20$ ), loup de l'Est x loup boréal ( $n = 18$ ), loup boréal x loup gris ( $n = 6$ ) et loup gris x loup boréal ( $n = 3$ ) regroupent le plus grand nombre d'individus (48,9 %;  $n = 47$ ), suivi de la combinaison interspécifique entre ces loups et le coyote (21,9 %;  $n = 21$ ). Les hybrides à ascendance prédominante remontant au coyote de l'Est partagent, pour leur part, leur bagage génétique avec les trois regroupements de loups ( $n = 25$ ) et le chien domestique (3,1 %;  $n = 3$ ).

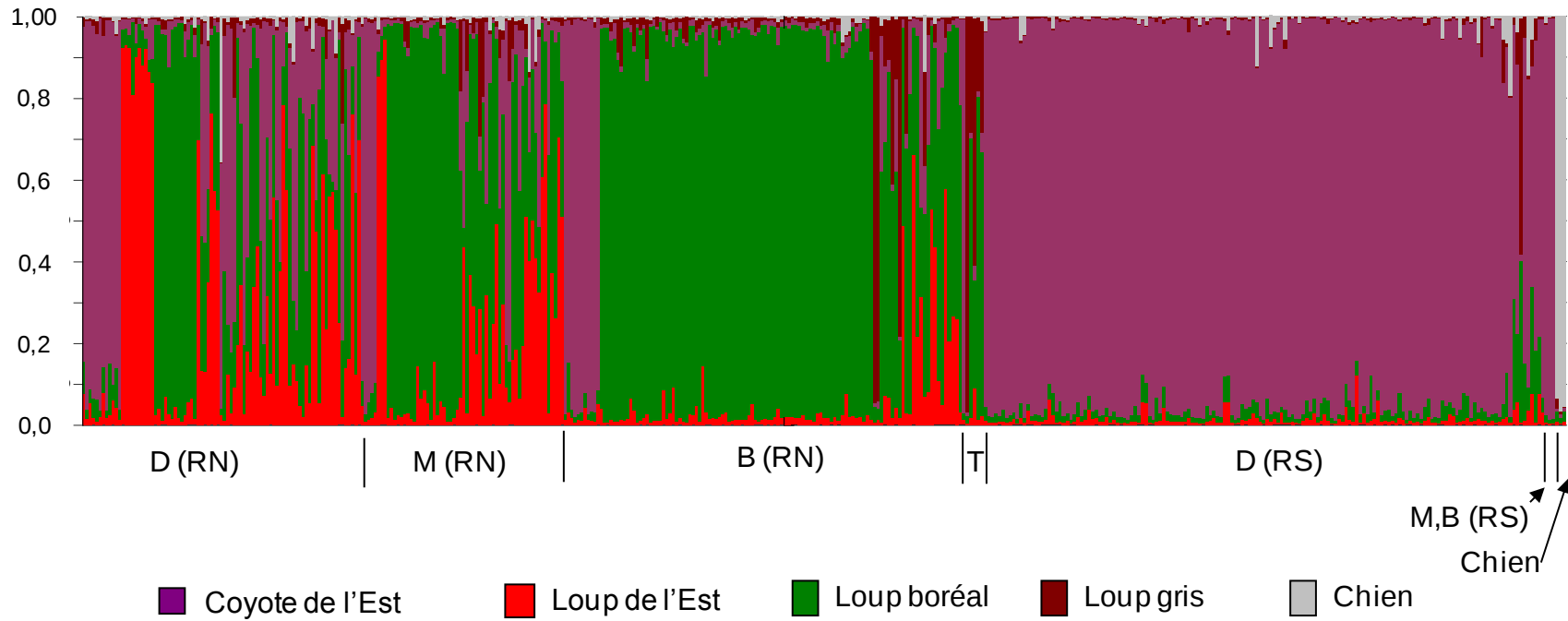


Figure 7. Valeurs d'assignation (Q) pour 433 grands canidés sauvages du Québec et 3 chiens domestiques, classés selon la sous-zone de végétation, au nord et au sud du fleuve Saint-Laurent, à  $K = 5$ . Chaque colonne représente les valeurs Q d'un spécimen. Dans chacune des sous-zones de végétation, les spécimens sont classés dans l'ordre suivant : coyote de l'Est, loup de l'Est, loup boréal, loup gris et hybrides (D = forêt Décidue; M = forêt Mélangée; B = forêt Boréale; T = Taïga; RN = Rive Nord; RS = Rive Sud). Les chiens ne sont pas associés à une sous-zone de végétation.

Tableau 5. Répartition, selon les secteurs, des hybrides ( $n = 120$ ;  $K = 5$ ) selon une classification associant le statut d'hybride ayant une ascendance prédominante (avec :  $0,50 \leq Q < 0,80$ ) ou non (sans :  $Q < 0,50$ ) remontant à un regroupement génétique donné.

| Statut d'hybride | Ascendance des hybrides |   |                 | Secteur   |          |       |
|------------------|-------------------------|---|-----------------|-----------|----------|-------|
|                  | Prédominante            | x | Secondaire      | Rive Nord | Rive Sud | Total |
| Avec             | Loup gris               | x | Loup boréal     | 2         | 1        | 3     |
|                  | Loup de l'Est           | x | Loup boréal     | 18        |          | 18    |
|                  |                         | x | Coyote de l'Est | 4         |          | 4     |
|                  |                         |   | Total           | 22        |          | 22    |
|                  | Loup boréal             | x | Loup de l'Est   | 20        |          | 20    |
|                  |                         | x | Coyote de l'Est | 17        |          | 17    |
|                  |                         | x | Loup gris       | 6         |          | 6     |
|                  |                         |   | Total           | 43        |          | 43    |
|                  | Coyote de l'Est         | x | Loup boréal     | 12        | 7        | 19    |
|                  |                         | x | Loup de l'Est   | 2         |          | 2     |
|                  |                         | x | Chien           | 1         | 2        | 3     |
|                  |                         | x | Loup gris       | 3         | 1        | 4     |
|                  |                         |   | Total           | 18        | 10       | 28    |
|                  | Chien                   |   |                 | 0         | 0        | 0     |
|                  |                         |   | Total partiel   | 85        | 11       | 96    |
| Sans             | Loup                    | x | Coyote de l'Est | 13        |          | 13    |
|                  |                         | x | Chien           | 1         |          | 1     |
|                  |                         | x | Loup            | 4         |          | 4     |
|                  |                         |   | Total           | 18        |          | 18    |
|                  | Coyote de l'Est         | x | Loup            | 6         |          | 6     |
|                  |                         |   | Total partiel   | 24        |          | 24    |
| Total général    |                         |   |                 | 109       | 11       | 120   |

Finalement, aucun canidé hybride examiné à l'état sauvage n'avait des valeurs d'assignation associées au chien domestique se situant au-delà du seuil permettant de référer à une ascendance prédominante.

Pour ce qui est des 24 autres cas d'hybridation sans attribution à une ascendance prédominante (20,0 % des hybrides), une vérification plus approfondie a permis de déterminer que les individus de ce groupe avaient, en général, des ascendances plus marquées remontant plutôt au loup (75,0 %;  $n = 18$ ) qu'au coyote (25,0 %;  $n = 6$ ). Au total, sans tenir compte de l'existence ou non d'une ascendance prédominante, les hybrides de loups (loup x loup) comptent pour 42,5 % des hybrides ( $n = 51$ ), les hybrides loup x coyote pour 54,2 % ( $n = 65$ ), les hybrides coyote x chien pour 2,5 % ( $n = 3$ ) et, finalement, les hybrides loup x chien pour  $< 0,8$  % ( $n = 1$ ).

La presque totalité des hybrides provient de la rive nord du fleuve Saint-Laurent (90,8 %;  $n = 109$ ) ainsi que tous les hybrides liés à une ascendance prédominante remontant au loup boréal et au loup de l'Est (tableau 5). Sur la rive sud, 90 % des hybrides sont principalement d'ascendance prédominante remontant au coyote de l'Est ( $n = 10$ ). Un hybride à ascendance prédominante remontant au loup gris (x loup boréal) a également été découvert sur la rive sud.

### 3.6. Concordance entre les assignations inférées par Structure et les résultats obtenus avec des marqueurs génétiques complémentaires

Chez le loup gris, les deux mâles identifiés ont été associés, du côté paternel, à la fois au loup gris et au loup de l'Est (tableau 6). Du côté maternel, les trois spécimens ont été correctement apparentés au loup gris, offrant ainsi une concordance acceptable, mais non parfaite, entre les marqueurs. Il est à noter que, tant pour le loup gris que pour le loup de l'Est, les marqueurs liés au chromosome Y semblent générer des résultats moins cohérents avec les assignations réalisées à l'aide de STRUCTURE que ceux issus du séquençage de l'ADN<sub>mt</sub>.

En ce qui a trait au loup de l'Est qui aurait vraisemblablement évolué indépendamment du loup gris, l'origine paternelle des mâles chez ce regroupement génétique a été davantage attribuée à celle du loup gris (71,4 %,  $n = 5$ ) plutôt qu'à celle du loup de l'Est (28,6 %,  $n = 2$ ). Par contre, ce patron n'a pas été observé en dépit des marqueurs de l'ADN<sub>mt</sub>, puisque seuls des haplotypes du Nouveau Monde (83,3 %) et du loup de l'Est (16,7 %) y ont été trouvés (tableau 6). Dans le cas du loup de l'Est, il y a donc une concordance partielle entre les différents marqueurs génétiques. Notons toutefois que l'effectif est faible et, en conséquence, les pourcentages indiqués doivent être interprétés avec précaution.

Tableau 6. Répartition des marqueurs microsatellites liés aux haplotypes associés à l'ADN<sub>mt</sub> (tous les sexes confondus) et au chromosome Y (mâle seulement) en fonction des assignations inférées par STRUCTURE.

| Classement<br>selon STRUCTURE | Marqueur          | Origine des marqueurs |                  |                  |           |       |                    |       | Autres <sup>1</sup> | Total<br>général |
|-------------------------------|-------------------|-----------------------|------------------|------------------|-----------|-------|--------------------|-------|---------------------|------------------|
|                               |                   | Coyote                | Loup de<br>l'Est | Nouveau<br>Monde | Loup gris | Chien | Loup<br>gris/chien | Total |                     |                  |
| Loup gris                     | Y                 | -                     | 1                | -                | 1         | -     | -                  | 2     | 1                   | 3                |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | -                     | -                | -                | 3         | -     | -                  | 3     | 0                   | 3                |
| Loup de l'Est                 | Y                 | -                     | 2                | -                | 5         | -     | -                  | 7     | 6                   | 13               |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | 5                     | 2                | 5                | -         | -     | -                  | 12    | 1                   | 13               |
| Loup boréal                   | Y                 | -                     | 12               | -                | 55        | -     | -                  | 67    | 54                  | 121              |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | 40                    | 8                | 13               | 55        | -     | -                  | 116   | 5                   | 121              |
| Coyote de l'Est               | Y                 | 43                    | 11               | -                | -         | 44    | 5                  | 103   | 75 <sup>2</sup>     | 178              |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | 74                    | 39               | 58               | -         | -     | -                  | 171   | 7                   | 178              |
| Chien                         | Y                 | -                     | -                | -                | -         | 2     | -                  | 2     | 1 <sup>3</sup>      | 3                |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | -                     | -                | -                | -         | 3     | -                  | 3     | 0                   | 3                |
| Hybride                       | Y                 | 6                     | 24               | -                | 35        | 1     | -                  | 66    | 54                  | 120              |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | 35                    | 17               | 37               | 21        | -     | -                  | 110   | 10                  | 120              |
| Total                         | Y                 | 49                    | 50               | -                | 96        | 47    | 5                  | 247   | 191                 | (438)            |
|                               | ADN <sub>mt</sub> | 154                   | 66               | 113              | 79        | 3     | -                  | 415   | 23                  | (438)            |

<sup>1</sup> Inclut les femelles dans le cas des marqueurs du chromosome Y et tous les spécimens dont l'origine n'a pu être déterminée.

<sup>2</sup> Inclut deux haplotypes du Nouveau Monde.

<sup>3</sup> Il s'agit d'un haplotype de l'Ancien Monde probablement associé au chien.

Quant au loup boréal, issu d'une hybridation ancestrale entre le loup gris et le loup de l'Est, les mâles associés à ce regroupement génétique avaient une origine paternelle provenant que du loup gris (82,1 %) ou du loup de l'Est (17,9 %, tableau 6). Du côté maternel, l'origine de l'ADN<sub>mt</sub> a été attribuée en majorité au loup gris (47,4 %), suivie de près par un haplotype associé au Nouveau Monde (45,7 %) et au loup de l'Est (6,9 %). La concordance entre les résultats obtenus à l'aide du logiciel STRUCTURE et l'identification provenant des deux autres marqueurs génétiques semble donc cohérente.

En ce qui a trait au coyote de l'Est, descendant d'un croisement évolutif récent (contemporain) entre le loup de l'Est et le coyote provenant du centre-ouest de l'Amérique du Nord principalement, mais impliquant également le chien domestique (Wheeldon et coll., 2013; Monzón et coll., 2014), la signature génétique des mâles échantillonnés était très diversifiée. En effet, celle-ci est attribuée, dans une grande proportion, au chien (42,7 %;  $n = 44$ ) et au coyote (42,7 %;  $n = 43$ ) et, dans une moindre mesure, au loup de l'Est (10,7 %;  $n = 11$ ) et au loup gris/chien (4,9 %;  $n = 5$ ). Un nouvel haplotype attribué au Nouveau Monde a également été identifié chez deux coyotes de l'Est mâles (non inclus dans le calcul des pourcentages). Ainsi, l'information provenant des marqueurs microsatellites associés au chromosome Y indique des origines paternelles très diverses chez les coyotes de l'Est. Sur le plan maternel, les haplotypes de ce regroupement ont été associés majoritairement à une origine du Nouveau Monde (77,8 %;  $n = 132$ ) ainsi qu'à ceux spécifiques du loup de l'Est (22,8 %;  $n = 39$ ). Cela est également cohérent avec les connaissances acquises sur l'origine phylogénétique de cet hybride.

Parmi les trois chiens mâles correctement détectés par le logiciel STRUCTURE, deux ont été associés à l'haplotype paternel du « chien », tandis que le troisième a été associé à un nouvel haplotype de l'Ancien Monde — probablement lié au chien également (non inclus dans le calcul des pourcentages). Du côté maternel, les trois chiens ont été correctement associés à leur haplotype spécifique. La concordance entre les assignations issues de STRUCTURE et les deux marqueurs génétiques a été jugée comme étant plus que satisfaisante pour les chiens domestiques qui ont servi de test dans le cadre des assignations génétiques effectuées.

Finalement, pour les hybrides, les marqueurs d'origine paternelle se partagent à peu près également entre ceux de l'Ancien Monde (54,5 %;  $n = 36$ ) et ceux du Nouveau Monde (45,5 %;  $n = 30$ ), alors que les marqueurs d'origine maternelle proviennent majoritairement des canidés du continent nord-américain (Nouveau Monde, 81,0 %;  $n = 89$ ; tableau 6). Au total, 59,1 % ( $n = 140$ ) des marqueurs d'origine paternelle sont associés aux espèces de l'Ancien Monde (loup gris, chien, loup/chien et nouvel haplotype) contre 40,1 % ( $n = 99$ ) associés aux regroupements génétiques provenant du Nouveau Monde (coyote de l'Est et loup de l'Est; tableau 6), alors que cette tendance est inversée quant à l'ADN<sub>mt</sub>. En effet, les haplotypes associés à l'Ancien Monde sont, pour ce qui est de l'ADN<sub>mt</sub>, représentés dans une proportion de seulement 19,8 % ( $n = 82$ ) contre 80,2 % ( $n = 333$ ) pour ceux du Nouveau Monde.

### 3.7. Répartition des grands canidés sauvages échantillonnés

#### 3.7.1. Répartition générale

À l'exception des régions de Montréal et de Laval, toutes les régions du Québec sont représentées dans notre échantillon, mais le nombre de spécimens collectés par région a beaucoup varié (tableau 7). Cinq régions ont contribué de façon plus notable à l'échantillon global : deux sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent qui ont fourni 36,8 % des échantillons ( $n = 160$ ) et trois sur la rive nord de celui-ci (63,2 %). Il s'agit des régions de la Chaudière-Appalaches (21,6 %;  $n = 94$ ), de l'Abitibi-Témiscamingue (17,2 %;  $n = 75$ ), de l'Estrie (13,3 %;  $n = 58$ ), des Laurentides (12,2 %;  $n = 53$ ) et de la Capitale-Nationale (11,5 %;  $n = 50$ ; figure 8).

La répartition spatiale des échantillons montre que celle-ci n'est pas uniforme sur le territoire ni même au sein d'une même région. Par exemple, les échantillons de l'Abitibi-Témiscamingue proviennent surtout de la partie nord de cette région, soit celle de l'Abitibi, tout comme ceux de la région des Laurentides qui sont issus des Hautes-Laurentides (figure 8). La presque totalité des échantillons provient de territoires où le piégeage est autorisé en vertu de la réglementation provinciale. Il est à noter que seulement cinq spécimens ont été capturés dans une aire protégée (parc national ou réserve écologique) dans le cadre de projets particuliers.

La grande majorité des échantillons ont été collectés au sud du 50<sup>e</sup> parallèle (figure 9), à l'exception de 13 qui ont affiché une origine plus nordique. Ces derniers ont été capturés à raison de cinq entre le 50<sup>e</sup> et le 52<sup>e</sup> parallèle et de huit entre le 52<sup>e</sup> et le 54<sup>e</sup> parallèle. Le plus nordique provenait de la municipalité de Chisasibi (région du Nord-du-Québec). L'aire échantillonnée comprend, au total ou en partie, quatre des cinq grandes zones de végétation du Québec, plus précisément la forêt décidue, la forêt mélangée, la forêt boréale et la taïga. Seule la sous-zone de la toundra forestière n'a pas été échantillonnée lors de cette étude. Les canidés en provenance de la forêt décidue sont les plus nombreux dans l'échantillon (55,7 %;  $n = 241$ ; tableau 8, figure 9), suivis de ceux provenant de la forêt boréale (28,4 %;  $n = 123$ ), puis mélangée (14,5 %;  $n = 63$ ). La taïga est, quant à elle, très peu représentée (1,4 %;  $n = 6$ ). Sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, c'est la forêt boréale qui a fourni le plus de sujets (44,0 %;  $n = 120$ ), alors que, sur la rive sud, c'est la forêt feuillue qui a prédominé quant à la provenance des échantillons (97,5 %;  $n = 156$ ).

Tableau 7. Répartition, selon les régions administratives et les secteurs, des grands canidés sauvages selon le regroupement génétique inféré par STRUCTURE.

| Secteur       | Nº            | Région administrative         | Classement selon STRUCTURE |               |             |                 |          | Total |
|---------------|---------------|-------------------------------|----------------------------|---------------|-------------|-----------------|----------|-------|
|               |               |                               | Loup gris                  | Loup de l'Est | Loup boréal | Coyote de l'Est | Hybrides |       |
| Rive sud      | 01            | Bas-Saint-Laurent             | -                          | -             | -           | 2               | -        | 2     |
|               | 05            | Estrie                        | -                          | -             | -           | 54              | 4        | 58    |
|               | 11            | Gaspésie—Îles-de-la-Madeleine | -                          | -             | -           | 2               | -        | 2     |
|               | 12            | Chaudière-Appalaches          | -                          | -             | -           | 87              | 7        | 94    |
|               | 16            | Montérégie                    | -                          | -             | -           | 2               | -        | 2     |
|               | 17            | Centre-du-Québec              | -                          | -             | -           | 2               | -        | 2     |
|               | Total partiel |                               | -                          | -             | -           | 149             | 11       | 160   |
| Rive nord     | 02            | Saguenay—Lac-Saint-Jean       | -                          | -             | 15          | -               | 7        | 22    |
|               | 03            | Capitale-Nationale            | -                          | 1             | 25          | 5               | 19       | 50    |
|               | 04            | Mauricie                      | -                          | -             | 3           | -               | 4        | 7     |
|               | 07            | Outaouais                     | -                          | 5             | 3           | 5               | 14       | 27    |
|               | 08            | Abitibi-Témiscamingue         | -                          | 2             | 47          | 9               | 17       | 75    |
|               | 09            | Côte-Nord                     | 1                          | -             | 2           | 3               | 2        | 8     |
|               | 10            | Nord-du-Québec                | 2                          | -             | 16          | 3               | 6        | 27    |
|               | 14            | Lanaudière                    | -                          | -             | 2           | -               | 4        | 6     |
|               | 15            | Laurentides                   | -                          | 5             | 8           | 4               | 36       | 53    |
| Total partiel |               | 3                             | 13                         | 121           | 29          | 109             | 275      |       |
| Total général |               |                               | 3                          | 13            | 121         | 178             | 120      | 435   |

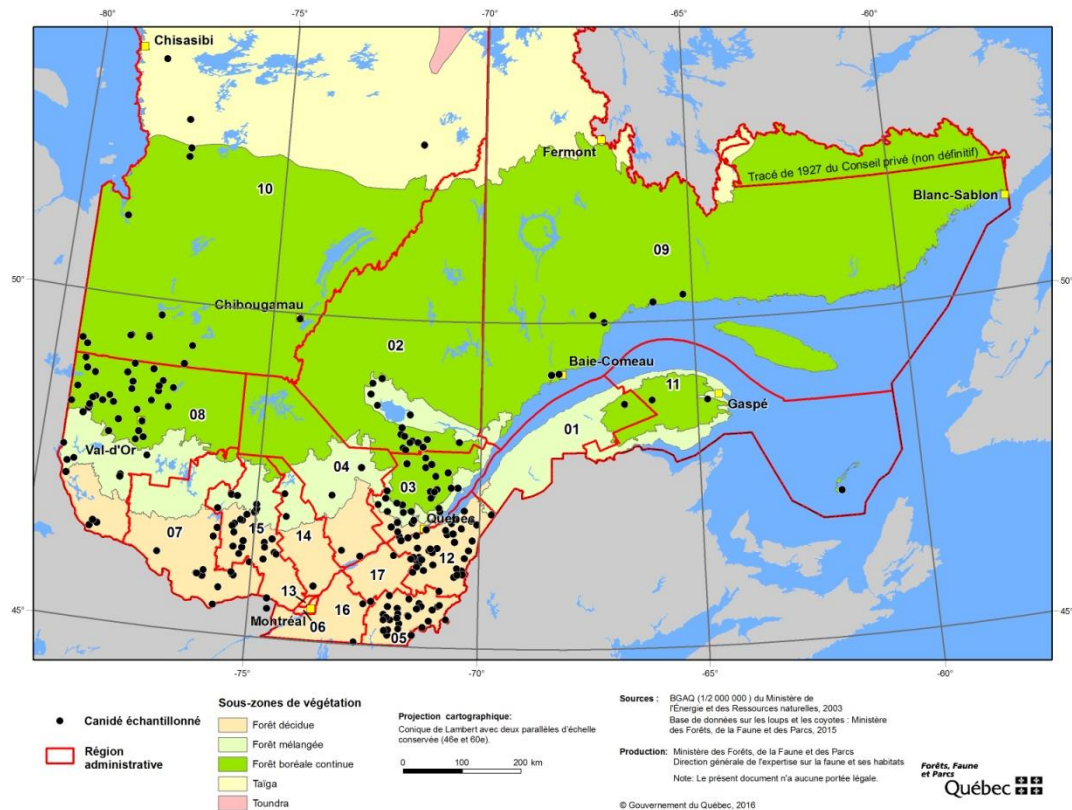


Figure 8. Répartition des échantillons de grands canidés sauvages collectés au Québec en fonction des régions administratives (l'effectif et les noms des régions sont indiqués dans le tableau 7).

Tableau 8. Répartition, selon les sous-zones de végétation et les secteurs, des grands canidés sauvages selon le regroupement génétique inféré par STRUCTURE.

| Secteur et sous-zone de végétation | Classement selon STRUCTURE |               |             |                 |           |             |             |              | Total            |
|------------------------------------|----------------------------|---------------|-------------|-----------------|-----------|-------------|-------------|--------------|------------------|
|                                    | Loup gris                  | Loup de l'Est | Loup boréal | Coyote de l'Est | Hybride   |             |             |              |                  |
|                                    |                            |               |             |                 | loup-loup | loup-coyote | coyote-loup | coyote-chien |                  |
| <u>Rive Nord</u>                   |                            |               |             |                 |           |             |             |              |                  |
| Décidue                            | -                          | 10            | 13          | 12              | 19        | 16          | 14          | 1            | 85               |
| Mélangée                           | -                          | 3             | 22          | 5               | 21        | 7           | 3           | 1            | 62               |
| Boréale                            | 2                          | -             | 84          | 11              | 16        | 7           | -           | 0            | 120              |
| Taïga                              | 1                          | -             | -           | 1               | 4         | -           | -           | -            | 6                |
| Total partiel                      | 3                          | 13            | 119         | 29              | 60        | 30          | 17          | 2            | 273              |
| <u>Rive Sud</u>                    |                            |               |             |                 |           |             |             |              |                  |
| Décidue                            | -                          | -             | -           | 145             | 1         | -           | 5           | 5            | 156              |
| Mélangée                           | -                          | -             | -           | 1               | -         | -           | -           | -            | 1                |
| Boréale                            | -                          | -             | -           | 3               | -         | -           | -           | -            | 3                |
| Total partiel                      | -                          | -             | -           | 149             | 1         | -           | 5           | 5            | 160              |
| Total général                      | 3                          | 13            | 119         | 178             | 61        | 30          | 22          | 7            | 433 <sup>1</sup> |

<sup>1</sup> Ce total exclut les trois chiens domestiques et les deux canidés sauvages pour lesquels les coordonnées géographiques étaient manquantes.

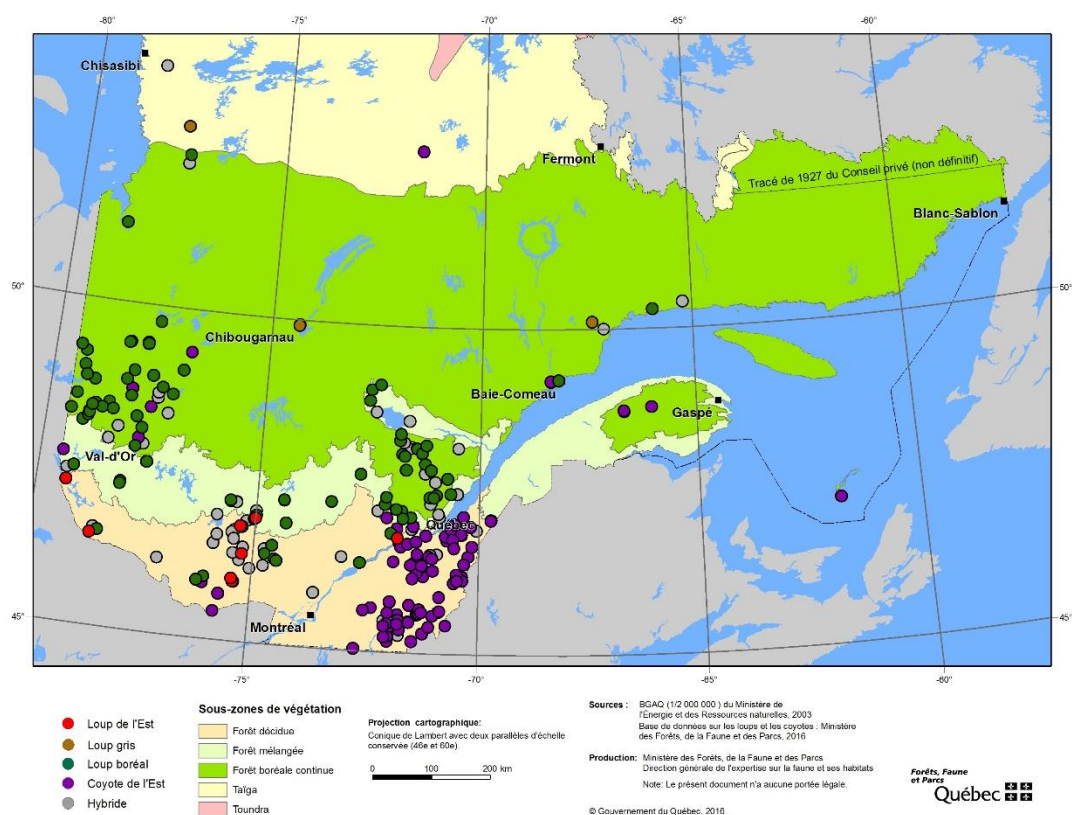


Figure 9. Répartition des grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les assignations réalisées à l'aide du logiciel STRUCTURE et en fonction des sous-zones de végétation.

### 3.7.2. Répartition spatiale des regroupements génétiques en fonction de la végétation

#### *Le loup gris*

Seulement trois loups gris ont été identifiés dans l'échantillon étudié et ces derniers provenaient des régions du Nord-du-Québec et de la Côte-Nord (tableau 7, figures 9 et 10). Les loups gris et les deux hybrides ayant une ascendance prédominante remontant à ce regroupement génétique provenaient de la rive nord du fleuve Saint-Laurent, de la forêt boréale et de la taïga uniquement (tableau 8), à l'exception d'un cas (voir ci-dessous). En fait, tous les spécimens avec une valeur  $Q_{\text{loup gris}} \geq 0,80$  ont été localisés près du 50<sup>e</sup> parallèle ou au nord de celui-ci (figure 10). Cependant, un spécimen capturé sur la rive sud, à Sainte-Marguerite-de-Beauce (Chaudière-Appalaches), pourrait aussi être considéré comme un loup bien qu'il ait été classifié ici comme un hybride loup-loup (tableau 8). En effet, ses valeurs d'assignation sont les plus élevées à la fois par rapport au loup gris ( $Q = 0,58$ , donc un hybride à ascendance prédominante remontant au loup gris) et au loup boréal ( $Q = 0,40$ ). Lors des deux premières analyses à  $K = 2$  et à  $K = 4$ , cet individu avait été classé comme loup et loup boréal, respectivement. À titre de précision, cette observation inusitée ne doit pas être confondue avec celle concernant le loup de Sainte-Marguerite-de-Lingwick en Estrie.

#### *Le loup de l'Est*

Les loups de l'Est identifiés dans le cadre de la présente étude proviennent principalement de la région de l'Outaouais (38,5 %;  $n = 5$ ), de la partie nord de la région des Laurentides (Hautes-Laurentides; 38,5 %;  $n = 5$ ), mais aussi du sud de la région de l'Abitibi-Témiscamingue (Témiscamingue; 15,4 %;  $n = 2$ ) et de la Capitale-Nationale (7,7 %;  $n = 1$ ; tableau 7, figure 11). Les 13 individus identifiés lors du deuxième classement à  $K = 5$  proviennent de façon prédominante de la forêt décidue, où 10 des 13 spécimens ont été trouvés (tableau 8), ainsi que 13 des 22 hybrides avec ascendance prédominante remontant à ce regroupement génétique (tableau 5). Il est à noter que les trois loups de l'Est identifiés en forêt mélangée ont tous été localisés à moins de 10 km de la forêt décidue. Cette courte distance suggère que ces loups peuvent aussi bien provenir de la forêt décidue que de la forêt mélangée, compte tenu du déplacement moyen quotidien d'un loup (environ 20 km; Mech et Boitani, 2003). La forêt décidue pourrait être fortement liée à l'occurrence du loup de l'Est dans les régions échantillonnées.

La détermination de l'âge de ces loups de l'Est a permis de déceler quatre louveteaux de 3 à 9 mois. Cette constatation peut être interprétée comme un premier signe documenté de reproduction du loup de l'Est au Québec. Les quatre louveteaux provenaient de l'Outaouais (réserve faunique de Papineau-Labelle, 2007), de l'Abitibi-Témiscamingue (Témiscamingue, 2009) et d'une pourvoirie de la région des Laurentides (2011 et 2012).

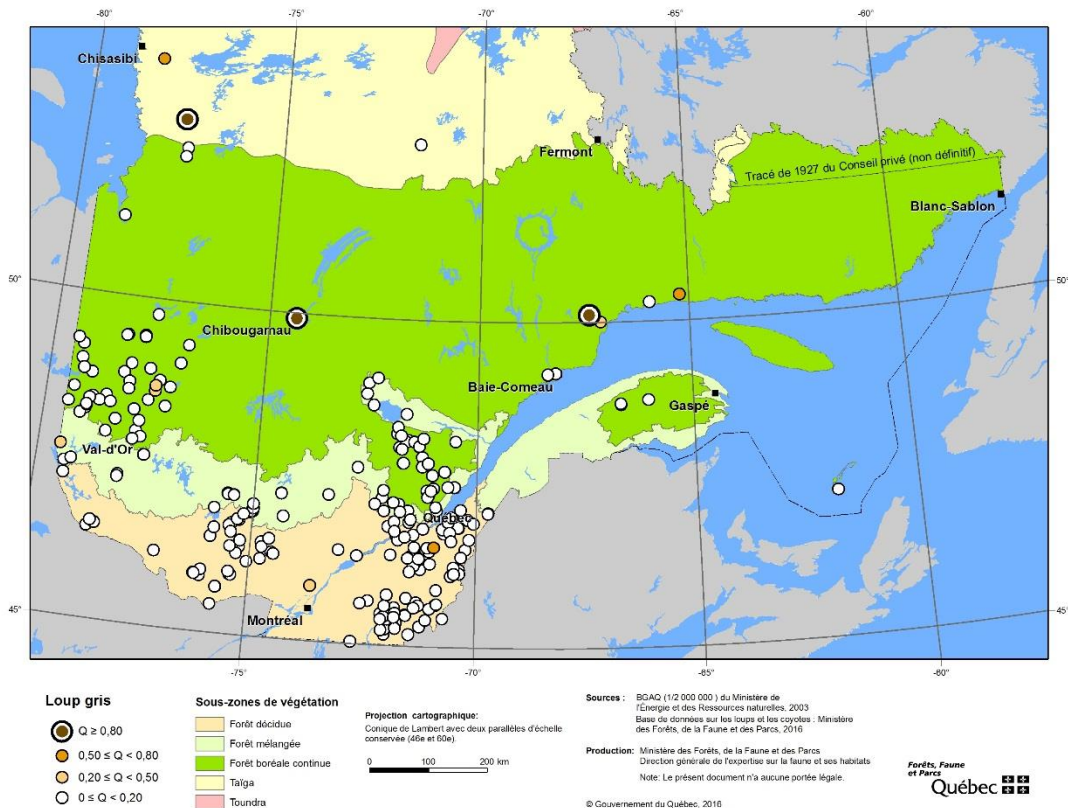


Figure 10. Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup gris chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation.

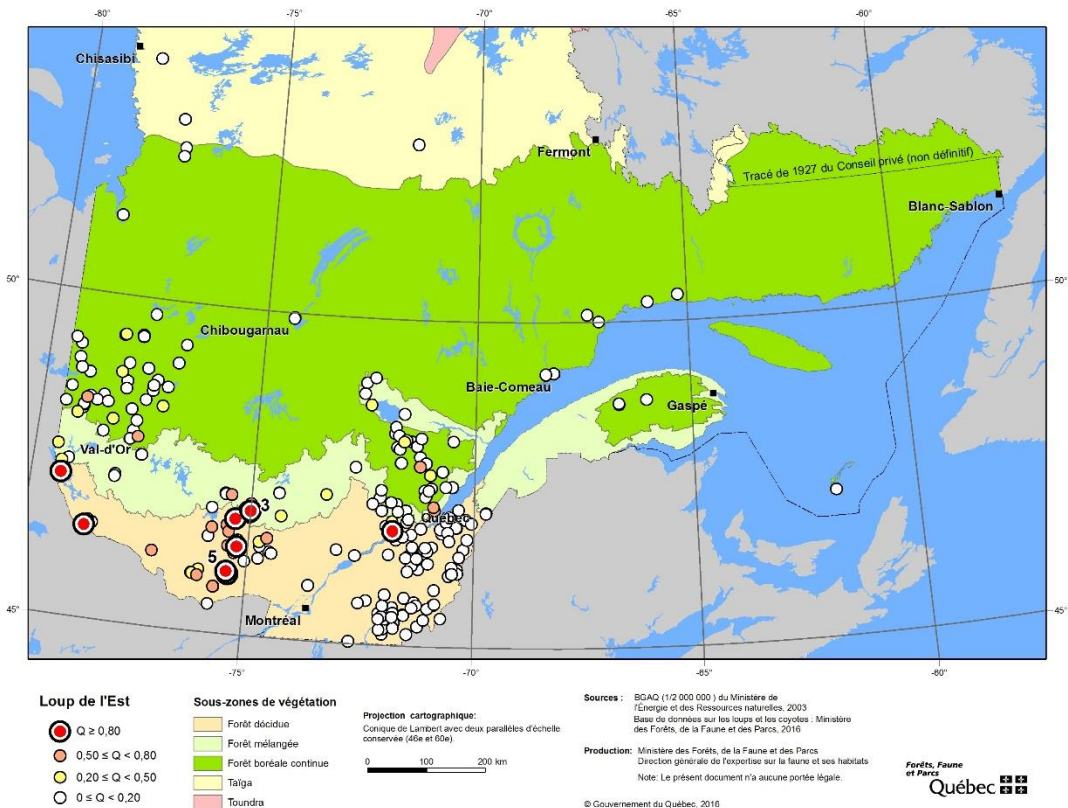


Figure 11. Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup de l'Est chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation. Les individus affichant une valeur  $Q \geq 0,80$  et qui se superposent sur la carte sont indiqués par un chiffre (5 et 3,  $n = 13$  loups de l'Est au total).

### *Le loup boréal*

Le loup boréal est le type de canidé trouvé le plus fréquemment sur la rive nord, représentant 44,0 % ( $n = 121$ ) des génotypes échantillonnés (tableau 7). C'est d'ailleurs dans la forêt boréale où ce loup est le plus abondant, avec 70,6 % ( $n = 84$ ) des captures effectuées dans cette sous-zone de végétation. Plusieurs spécimens ont aussi été collectés plus au sud, dans les forêts mélangée et décidue ( $n = 22$  et  $13$ , respectivement) où ils représentent 35,5 % et 15,3 % de tous les spécimens, respectivement (tableau 8). Les loups boréaux semblent donc être bien établis au sud du 50<sup>e</sup> parallèle (figure 12).

### *Le coyote de l'Est*

Le coyote de l'Est est le regroupement génétique le plus important de notre échantillon (41,1 %) et occupe presque toutes les régions administratives du Québec (tableau 7, figure 13). Cependant, la majorité (83,7 %) des individus associés à ce regroupement génétique provient de la rive sud du fleuve Saint-Laurent, principalement des régions de la Chaudière-Appalaches et de l'Estrie où ils constituent un regroupement presque homogène dans cette portion méridionale de la province. En effet, 93,1 % des spécimens de la rive sud sont des coyotes de l'Est ( $n = 149$ ; tableau 8). Les autres canidés trouvés au sud du fleuve Saint-Laurent sont des hybrides de loups et de coyotes, toutes espèces confondues (90,9 %;  $n = 10$ ), et, dans un cas, un hybride de loups (9,1 %;  $n = 1$ ). Par ailleurs, les valeurs d'assignation ( $Q$ ) attribuées aux regroupements du loup de l'Est, du loup boréal, du loup gris et du chien sont inférieures à 0,10 pour 94 à 99 % des spécimens de la rive sud. Quelques coyotes de l'Est ont aussi été prélevés dans des secteurs en marge de leur aire de répartition reconnue, soit près des localités de Baie-Comeau (Côte-Nord), de Matagami, de Lebel-sur-Quévillon et de Clermont (Nord-du-Québec) ainsi qu'aux îles de la Madeleine (Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine; figure 13). Le coyote de l'Est a ainsi été trouvé dans chacune des sous-zones de végétation considérées, quoique la grande majorité d'entre eux se trouvent dans la forêt décidue sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent (tableau 8).

### *Le chien*

Aucune assignation de chien n'a été attribuée aux spécimens sauvages soumis à l'analyse. La presque totalité des valeurs  $Q_{\text{chien}}$  est inférieure à 0,10, seulement 1,8 % des spécimens ( $n = 8$ ) montrant des valeurs supérieures (figure 14). Trois de ceux-ci proviennent de la rive sud et cinq de la rive nord du fleuve. Parmi ces derniers, on note un spécimen dont la valeur est de 0,36 (près de Québec; figure 14). Les autres spécimens proviennent de l'Abitibi ( $n = 1$ ), de l'Outaouais ( $n = 1$ ) et des Hautes-Laurentides ( $n = 2$ ). La distance étant d'environ 65 km entre ces trois derniers canidés, il est possible que des génotypes s'apparentant au chien soient plus fréquents dans cette partie de la province.

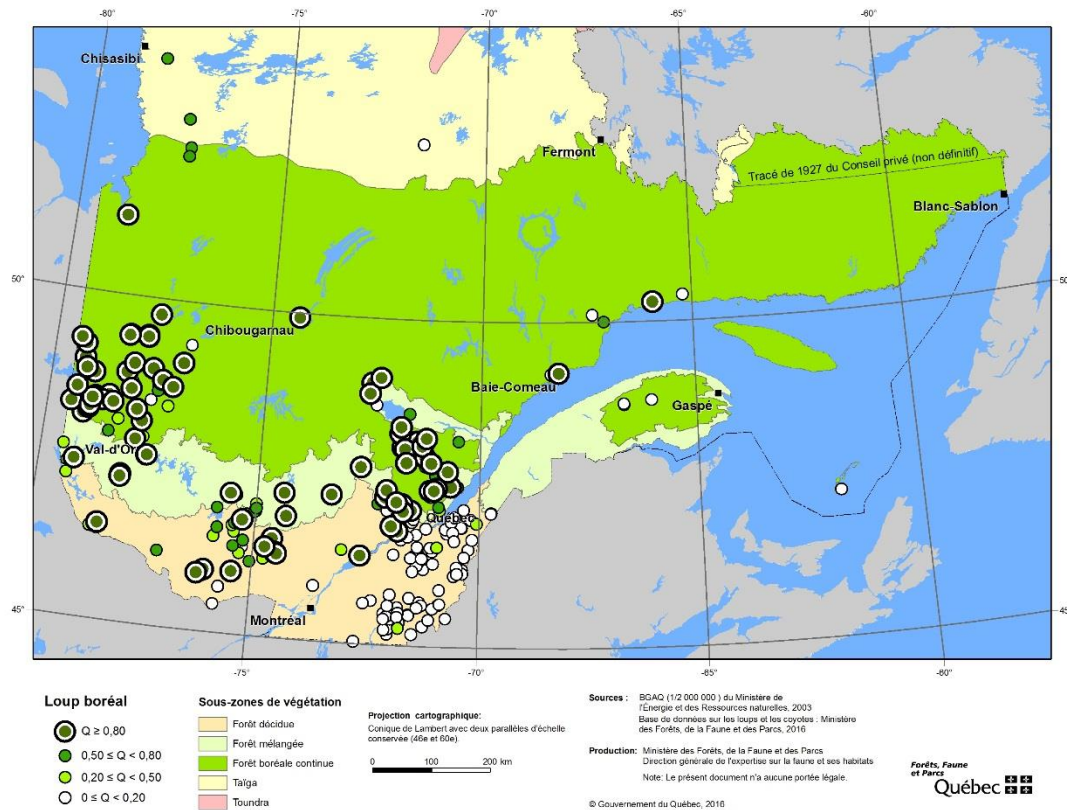


Figure 12. Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au loup boréal chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation.

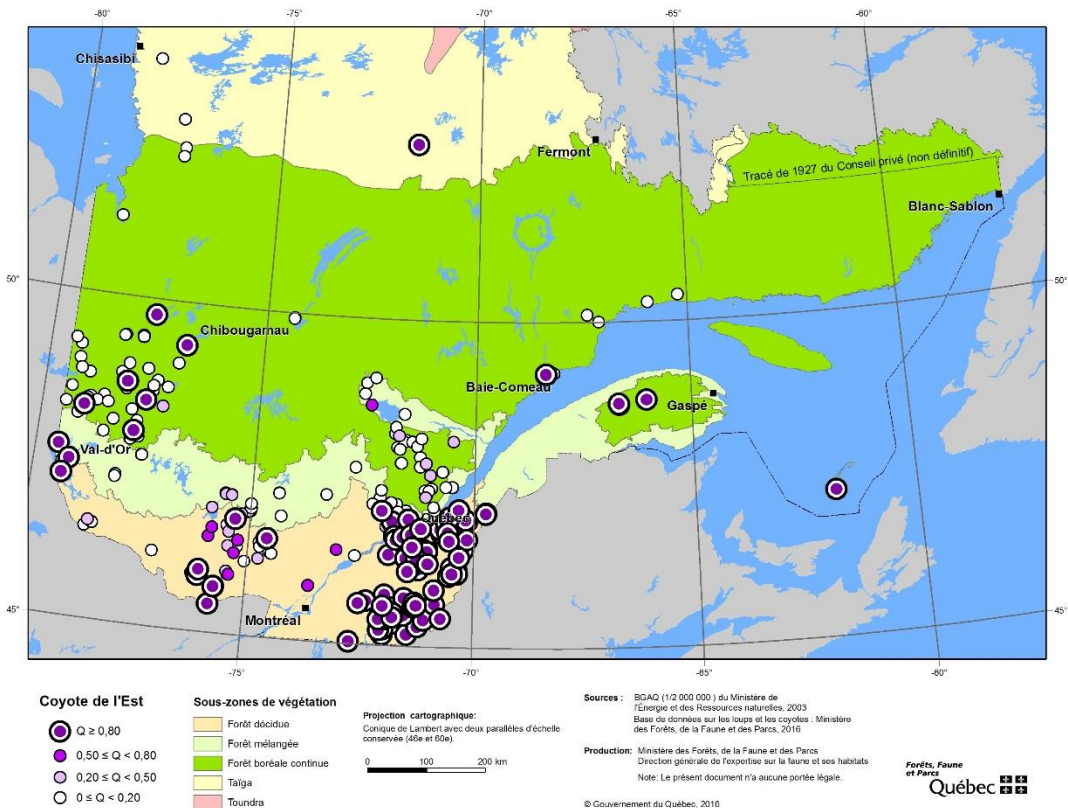


Figure 13. Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au coyote de l'Est chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation.

### *Les hybrides*

Finalement, il y a des hybrides partout dans l'aire de répartition des trois principaux regroupements génétiques de canidés sauvages (coyote de l'Est, loup boréal et loup de l'Est; figure 9), représentant 27,6 % ( $n = 120$ ) de l'échantillon total (tableau 7). Sur la rive nord, les hybrides représentent 39,9 % ( $n = 109$ ) des spécimens; la catégorie d'hybrides la plus fréquente est celle n'impliquant que des loups (22,0 % des spécimens;  $n = 60$ ), ce qui est logique compte tenu de la présence des souches parentales. Leur nombre varie de 4 à 21, selon la sous-zone de végétation considérée. La fréquence et la proportion de ces hybrides paraissent plus élevées dans les sous-zones décidues et mélangées, avec respectivement 19 et 21 hybrides, soit 22,3 et 33,9 % des spécimens analysés dans ces zones. La proportion de ces hybrides entre loups semble également élevée dans la taïga (66,6 %;  $n = 4$ ), mais étant donné la faible taille de l'échantillon provenant de cette zone ( $n = 6$ ; tableau 8), une précaution est de mise en ce qui a trait à l'interprétation de ce résultat. Quant aux hybrides loup-coyote ou coyote-loup, ils comptent pour 17,2 % des spécimens ( $n = 47$ ) de la rive nord, mais leur fréquence diminue rapidement du sud au nord. En effet, ces hybrides représentent 35,2 ( $n = 30$ ), 16,1 ( $n = 10$ ) et 5,8 % ( $n = 7$ ) des grands canidés échantillonnés en forêt décidue, mélangée et boréale, respectivement (tableau 8). La présence d'hybrides impliquant le loup sur la rive sud du fleuve est plus étonnante. Les hybrides coyote-loup représentent 3,1 % des spécimens ( $n = 5$ ) provenant de la rive sud et l'on note la présence d'un hybride entre deux types de loups (tableau 8, figures 10 et 12). Rappelons que les canidés considérés comme hybrides coyote-chien ( $n = 5$ ; tableau 8) sont des hybrides pour lesquels la somme des valeurs  $Q_{\text{coyote}} + Q_{\text{chien}}$  est supérieure au seuil de 0,80.

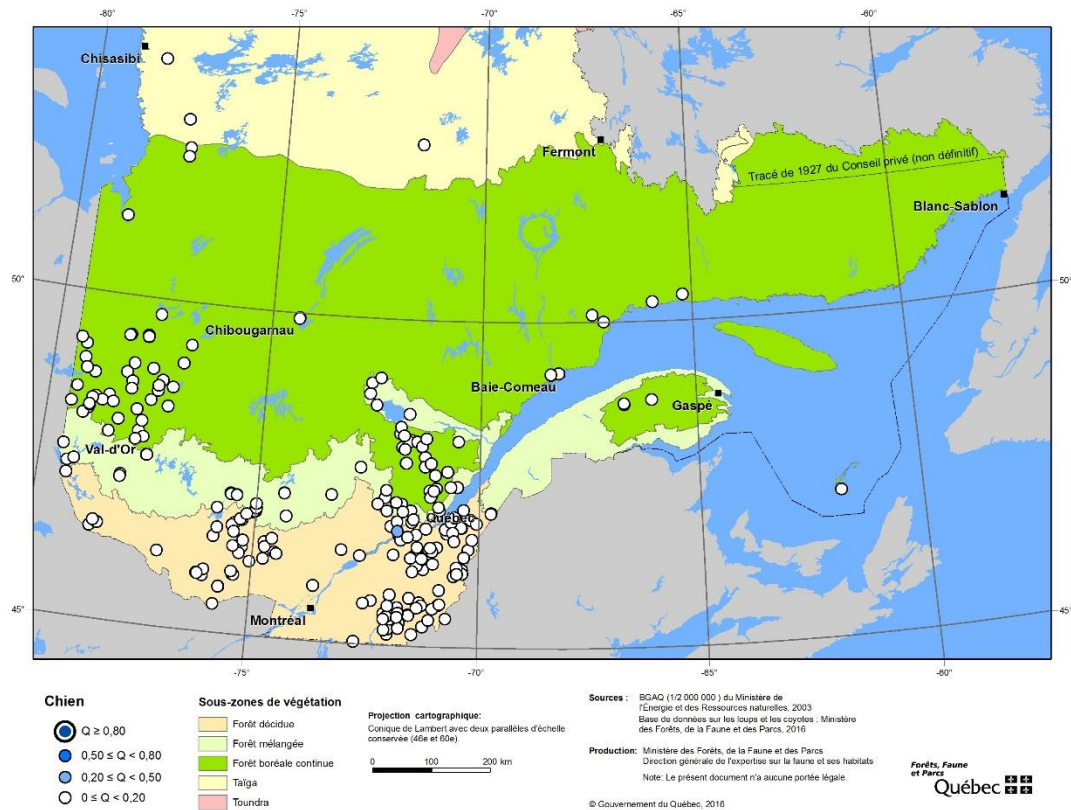


Figure 14. Répartition des valeurs d'assignation (Q, par classe) associées au chien chez les grands canidés sauvages échantillonnés au Québec selon les sous-zones de végétation. Les trois chiens domestiques utilisés dans les analyses génétiques ont été omis de cette figure.

## 4. Discussion

### 4.1. Vérification des données

Lors de la vérification des données, quelques erreurs ont été décelées quant à l'identification du sexe des canidés inscrits dans la banque ou lors de la manipulation (doublons) et du processus de conservation des carcasses avant le prélèvement des échantillons. Ces facteurs demeurent minimes et ont pu être corrigés pour la presque totalité des spécimens. Cette constatation met en lumière la nécessité de maintenir une rigueur et une vigilance soutenues tout au long du processus de collecte des carcasses, du prélèvement des échantillons ou de leur préparation en vue d'analyses en laboratoire, surtout lorsque ce travail se déroule sur de nombreuses années et est effectué par plusieurs intervenants.

### 4.2. Séquençage de la région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub> et du chromosome Y

#### 4.2.1. Arbre phylogénétique et origine des haplotypes mitochondriaux

L'arbre phylogénétique construit pour les fragments longs de l'ADN<sub>mt</sub> (figure 4) s'est avéré semblable à ceux publiés précédemment pour le fragment court de la même région de contrôle de l'ADN<sub>mt</sub> (Wilson et coll. 2003; Rutledge et coll., 2010c). On constate que l'haplotype du loup gris (C22) et ceux du chien domestique (C100 et C121) sont proches les uns des autres et se distinguent rapidement des autres séquences (figure 4). Les haplotypes C1 et C3, typiquement associés au loup de l'Est (Grewal et coll., 2004; Rutledge et coll., 2010a, c), sont regroupés, suivis des haplotypes provenant du Nouveau Monde (C9, C13, C14, C17 et C19). Lors de la présentation des résultats par Rutledge et White (2013, 2014), ces derniers n'ont pas été séparés, car leur origine était incertaine. On sait maintenant que C14 et C19 sont associés au coyote (L. Rutledge, comm. pers.) et, par conséquent, ceux-ci sont désignés comme tels dans ce rapport. Quant aux autres haplotypes classés « Nouveau Monde », soit C9 et C17, ils seraient plutôt associés au loup de l'Est, car ces derniers sont absents chez le coyote (Rutledge et coll., 2010a). Wheeldon et White (2009), quant à eux, ont démontré une origine du loup de l'Est pour l'haplotype C13.

Une plus grande proportion d'haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> du Nouveau Monde dans notre échantillon (80,2 %; tableau 2) est peu surprenante, puisque les coyotes et les loups boréaux, deux regroupements qui contiennent du matériel génétique du Nouveau Monde, ont été les plus nombreux dans notre échantillon. De plus, si l'introgression des gènes se fait directionnellement (Lehman et coll., 1991; Rutledge et coll., 2010a), il est normal que les gènes de coyotes et de loups de l'Est se retrouvent plus souvent dans l'ADN mitochondrial (voir section 4.4.1.).

#### 4.2.2. Nombre d'haplotypes mitochondriaux

Le nombre d'haplotypes mitochondriaux trouvés dans le cadre de notre étude ( $n = 8$ , en excluant les deux haplotypes de chiens) est légèrement inférieur aux 10 ou 11 haplotypes découverts par Grewal et coll. (2004), Rutledge et coll. (2010a) ainsi que par Wheeldon et coll. (2010b) dans l'est et le sud de l'Ontario que le loup gris, le loup de l'Est, le loup boréal et le coyote de l'Est fréquentent. Grewal et coll. (2004) avaient également détecté huit haplotypes dans une partie de leur aire d'étude située au Québec, plus précisément en Abitibi-Témiscamingue et dans la réserve faunique La Vérendrye, située à la limite des régions de l'Outaouais et de l'Abitibi-Témiscamingue. Seul l'haplotype C20, provenant du coyote, et les haplotypes C23 et C95 associés au loup gris, présents dans l'échantillon de Rutledge et coll. (2010a), ainsi que les haplotypes C16 et C36 répertoriés dans l'étude de Grewal et coll. (2004), n'ont pas été retrouvés lors des analyses génétiques de la base de données du Québec.

En ce qui concerne les haplotypes associés au coyote, plusieurs auteurs ont dénoté un appauvrissement du nombre d'haplotypes mitochondriaux chez cette espèce sur le continent nord-américain, et ce, d'ouest en est (Bozarth et coll., 2011) et en particulier dans les régions du nord-est des États-Unis et du sud du Québec (Kays et coll., 2010a; Power et coll., 2015). Seulement six haplotypes, dont trois très fréquents (C9 et C19 provenant du Nouveau Monde et du coyote ainsi que C1 provenant du loup de l'Est), ont été identifiés dans l'échantillon de 453 coyotes en provenance de ces régions (Kays et coll., 2010a). Ce nombre d'haplotypes est faible comparativement aux 26 à 36 haplotypes en provenance des coyotes du Nebraska et du Texas (Hailer et Leonard, 2008), aux 16 trouvés dans une zone intermédiaire entre les États de la Pennsylvanie et de New York, ainsi qu'aux 11 trouvés en Ohio (Bozarth et coll., 2011; Kays et coll., 2010a). Selon Bozarth et coll. (2011), cette diminution du nombre d'haplotypes de l'ouest vers l'est et le nord-est serait le résultat d'un phénomène relativement récent de colonisation du coyote dans l'est ainsi que du faible nombre d'individus qui ont constitué le front de dispersion à son origine. Cette hypothèse a d'ailleurs été appuyée par l'étude de Power et coll. (2015) dans laquelle un appauvrissement des haplotypes a été documenté chez le coyote en progressant vers l'est, dans les provinces maritimes. Le nombre d'haplotypes de coyotes est passé de trois haplotypes au Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Écosse (C1, C9 et C19) à un seul haplotype à l'Île-du-Prince-Édouard (C19) et à Terre-Neuve-et-Labrador (C1).

#### 4.2.3. Répartition des haplotypes mitochondriaux et du chromosome Y

##### *Haplotypes mitochondriaux*

La diversité des haplotypes mitochondriaux présents au nord et au sud du fleuve Saint-Laurent peut s'expliquer par la répartition spatiale des regroupements génétiques identifiés. Sur la rive nord, les quatre regroupements génétiques ont tous été trouvés, tandis que, sur la rive sud, un seul de ceux-ci a été retrouvé, soit le coyote de l'Est et quelques hybrides, engendrant logiquement une diversité beaucoup plus faible.

Chez le coyote de l'Est, seulement 3 haplotypes ont été décelés chez 148 des 161 (91,9 %) spécimens échantillonnés sur la rive sud. Ce nombre plutôt limité d'haplotypes par rapport à ceux trouvés sur la rive nord s'explique probablement en partie par les routes de dispersion que les coyotes de l'Ouest ont utilisé par le passé en allant vers l'est (Kays et coll., 2010a; Wheeldon et coll., 2010b) et par le nombre de migrants. Ainsi, les coyotes de l'Ouest se seraient dispersés vers l'est du continent par trois voies possibles, soit par le nord des Grands Lacs en provenance du Minnesota (Kays et coll., 2010ab) ou par la péninsule inférieure du Michigan (Wheeldon et coll., 2010b), soit également par le sud de ceux-ci (Kays et coll., 2010a). Ce sont les coyotes qui ont emprunté la voie nord, probablement celle passant par la péninsule du Michigan, qui se seraient hybridés en Ontario avec des loups de l'Est. Leur descendance aurait colonisé l'ouest du Québec en poursuivant leur route vers le nord-est de la province. Après avoir occupé la rive nord du fleuve Saint-Laurent et le nord du lac Ontario (Parker, 1995; Wheeldon et coll., 2010b), les coyotes auraient traversé le fleuve Saint-Laurent et poursuivi leur expansion vers les États américains limitrophes (p. ex., New York) et le sud du Québec, puis le nord-est des États-Unis et les provinces maritimes. Puisque les coyotes de la rive nord du fleuve Saint-Laurent étaient en contact avec ceux de l'Ontario de même qu'avec des loups, cette situation y aurait favorisé une diversité génétique plus grande que sur la rive sud. En effet, les analyses indiquent que les haplotypes C3, C13, C14 et C17 sont absents de la rive sud du fleuve Saint-Laurent, alors qu'ils sont présents sur la rive nord (tableau 2). De plus, l'absence de ces haplotypes sur la rive sud suggère que peu d'échanges génétiques ont cours entre les coyotes de part et d'autre des rives du fleuve Saint-Laurent depuis leur colonisation du territoire. Les haplotypes C1, C9 et C19 sont les plus fréquents dans notre échantillon, à l'instar des coyotes du sud-est de l'Ontario (Wheeldon et coll., 2010b), de même que chez les coyotes du Nord-Est américain (Kays et coll., 2010a). Par ailleurs, le coyote capturé aux îles de la Madeleine possédait l'haplotype C19, soit le même que l'unique haplotype identifié chez les coyotes de l'Île-du-Prince-Édouard (Power et coll., 2015).

La nature des haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> provient de la souche maternelle et de la sélection naturelle qui s'exerce sur leur descendance. Bien que ce soit difficile à démontrer, il est possible que le climat puisse avoir un effet sur le nombre et la répartition des haplotypes mitochondriaux, certains haplotypes pouvant procurer un avantage énergétique sous un climat plus froid (Rutledge et coll., 2010c). Cependant, les mécanismes susceptibles d'expliquer la répartition spatiale des divers haplotypes de l'ADN<sub>mt</sub> trouvés chez les grands canidés n'ont cependant pas encore été élucidés (Rutledge et coll., 2010c).

#### *Haplotypes du chromosome Y*

La distribution des haplotypes du chromosome Y offre un profil complémentaire de l'occupation du territoire par le loup et de sa colonisation par le coyote. Les grands canidés mâles de la rive nord sont plus homogènes et descendent majoritairement (90 %) d'une espèce de loup, avec 10 haplotypes identifiés au total, dont deux spécifiques du loup de l'Est (tableau 3). Ces haplotypes sont bien présents ailleurs dans la partie nord de l'Amérique : dans les Territoires du Nord-Ouest (AF, CC, CE, CF, CT, DC), au Manitoba (AF, CE, DC, BB) et en Ontario (AF, CC,

CE, CF, CT, CS, AA, BB; Wilson et coll., 2012). Le chevauchement important de leurs répartitions au Québec (figure 6) suggère une grande capacité de déplacement des mâles, notamment dans la sous-zone de la forêt boréale. Notons que l'haplotype AG n'a pas été répertorié parmi les 364 loups décrits par Wilson et coll. (2012), possiblement parce que la répartition de cet haplotype est plus restreinte que les autres et limitée au nord (figure 6).

Les origines des canidés mâles sur la rive sud sont plus diversifiées. Seulement 10 % des génotypes mâles proviennent du loup de l'Est, 90 % étant partagés entre le coyote et le chien (tableau 3). Les haplotypes de chiens présents au Québec se trouvent ailleurs chez des coyotes de l'Est, et ce, à de nombreux endroits comme dans le sud-ouest de l'Ontario (FL, HT), dans l'État de New York, au Maine et au Nouveau-Brunswick (FF, FG), en Louisiane (FL, HT) et chez des loups roux en captivité (FL, Wilson et coll., 2012). La diversité des haplotypes de chien et leur répartition géographique étendue appuient les conclusions de Wheeldon et coll. (2013) selon lesquelles l'hybridation entre le coyote et le chien a eu lieu au début de leur colonisation du territoire. La diversité observée ici serait ainsi le résultat de plusieurs événements distincts et anciens.

L'introggression de gènes de chien dans les pools génétiques respectifs des grands canidés sauvages de la rive nord a été également détectée par la présente étude, mais semble moins fréquente que sur la rive sud. En effet, la présence de l'haplotype de chien HT a été notée chez un coyote ( $Q_{\text{coyote}} = 0,94$ ) en Abitibi et l'haplotype FL, chez un hybride près de Québec (figure 6), ce qui suggère que ces haplotypes ont vraisemblablement été introduits dans le génome des coyotes au début de la colonisation du territoire (Wheeldon et coll., 2013). La fréquence de ces événements semble rare sur la rive nord, mais la concentration de quelques échantillons à la jonction des régions des Laurentides et de l'Outaouais suggère également que l'apport génétique venant du chien pourrait être plus important dans cette région.

#### 4.2.4. Haplotype et taille des coyotes

La présence chez le coyote de l'haplotype C1 (aussi nommé GL20; Kays et coll., 2010a) qui est associé au loup de l'Est semble être à l'origine de la plus grande taille des coyotes (Kays et coll., 2010a; Bozarth et coll., 2011). Kays et coll. (2010a), qui ont comparé des crânes de coyotes du nord-est des États-Unis et du sud du Québec à ceux de coyotes de l'Ohio, démontrent bien que les coyotes du nord-est possèdent des structures crâniennes proches de celles des loups. De plus, il semble, selon ces auteurs, que l'hybridation avec le loup de l'Est a produit, sur le plan évolutif, un dimorphisme sexuel chez le coyote de l'Est semblable à celui qui est observé chez le loup, ce qui n'existe pas chez le coyote de l'Ouest (Kays et coll., 2010a). Dans les provinces maritimes, Power et coll. (2015) ont eux aussi démontré que les coyotes mâles qui possédaient l'haplotype C1 étaient significativement plus gros que ceux qui avaient les haplotypes des coyotes de l'Ouest (C9 et C19). Par contre, l'haplotype C1 ne semble pas influencer la taille des femelles (Power et coll., 2015). Il est à noter que la fréquence de l'haplotype C1 est plus élevée sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent (66,6 %) que sur la rive nord (33,3 %). L'échantillon de coyotes de grande taille (16,1 %;  $n = 26$ ) rapportés par les piégeurs des régions de la rive sud

n'explique pas cette différence, car la fréquence de cet haplotype sur la rive sud (24,2 %;  $n = 161$ ) ne change pas, même après avoir retiré les coyotes de grande taille de l'échantillon (24,4 %;  $n = 135$ ).

### 4.3. Analyses d'assignation faites avec STRUCTURE

#### 4.3.1. Interprétation des analyses d'assignation

Le choix de l'Université Trent pour la réalisation des analyses génétiques a été pertinent compte tenu des nombreuses bases de références dont cet établissement dispose, en particulier celles sur les loups de l'Est du parc Algonquin et sur les loups gris des TNO. Sans le recours à la base de données de l'Ontario, il n'aurait pas été possible de déceler la présence de loups de l'Est et de loups gris dans la base de données du Québec, car ces derniers étaient sous-représentés dans l'échantillonnage effectué. En effet, le logiciel STRUCTURE aurait classé ces individus en fonction des groupes les plus nombreux ou, tout simplement, comme hybrides. Puisque aucun nouveau regroupement génétique n'a été identifié en combinant les données du Québec à celles de l'Ontario, il est probable que les espèces et les hybrides de grands canidés trouvés de part et d'autre de la frontière soient semblables sur le plan du génotype, particulièrement en raison de leur capacité à se déplacer sur de longues distances, en plus des similarités entre les habitats forestiers et les proies trouvées dans les deux provinces. Des cas de déplacements de loups hors des frontières ont déjà été documentés dans le passé (annexe 1).

L'abaissement du seuil de la valeur  $Q$  de 0,90 à 0,80 et l'inclusion de spécimens de loups gris en provenance des TNO lors de la seconde analyse n'a pas modifié de façon marquée le classement des canidés en général, mais a toutefois permis la détection du loup gris. Le nombre de loups de l'Est répertoriés est aussi passé de 11 à 13 spécimens. D'ailleurs, en combinant les résultats issus des deux classements, le nombre maximal de loups de l'Est différents atteindrait 16 individus, dont certains sont répertoriés en tant que représentants de cette espèce à  $K = 4$  et  $K = 5$ , alors que d'autres sont répertoriés selon l'un ou l'autre de ces classements seulement.

#### 4.3.2. Classement des grands canidés sauvages du Québec

La majorité des grands canidés sauvages analysés étaient des coyotes de l'Est et des loups boréaux, soit deux regroupements génétiques issus d'une hybridation (contemporaine ou ancestrale) faisant intervenir le loup de l'Est. Les loups gris, au même titre que les loups de l'Est, représentaient quant à eux une très faible proportion des grands canidés analysés. Dans le cas des chiens, les trois spécimens utilisés à titre de tests ont tous été bien classés dans les analyses s'appuyant sur des marqueurs microsatellites autosomiques et ceux liés au chromosome Y, ainsi qu'à celui lié à l'ADN mitochondrial, renforçant de ce fait la confiance quant aux résultats obtenus.

Les différentes analyses d'assignation effectuées sur nos données en faisant varier les paramètres et les échantillons considérés ont eu comme conséquence de parfois rattacher des

individus à des regroupements différents. La plupart du temps, les changements observés reclassent un individu classé de prime abord dans un regroupement génétique donné comme hybride ou vice-versa. Très rarement, voire jamais ne voit-on une espèce en devenir une autre. Il importe de souligner ici que l'approche statistique dans le logiciel STRUCTURE permet d'associer chaque individu à un regroupement génétique selon ce qui est le plus vraisemblable en fonction des fréquences alléliques de l'échantillon considéré, du nombre de représentants des différents regroupements génétiques possibles au sein de cet échantillon et du nombre (et du type) de marqueurs moléculaires utilisés (François et Durand, 2010). En d'autres mots, il ne s'agit pas d'un test permettant de déterminer pour chaque individu s'il s'appartient à une espèce donnée ou non de façon certaine, mais plutôt de l'assignation la plus probable en fonction d'un regroupement génétique donné selon le jeu de données disponible. Par conséquent, des variations dans les paramètres de départ (p. ex., nombre d'individus échantillonnés pour chacun des regroupements génétiques considérés) auront une incidence sur les assignations effectuées; un individu pourrait être associé à un regroupement génétique différent ou être plutôt considéré comme hybride, alors qu'il ne l'était pas dans l'analyse précédente.

Rappelons que STRUCTURE peut ne pas déceler un regroupement génétique bien réel (p. ex., une espèce distincte) si le nombre de représentants de ce regroupement dans l'échantillon est trop faible. Dans ce cas, ces quelques individus seront alors associés à ceux qui sont les plus près génétiquement et majoritaires dans le jeu de données, créant ainsi un seul et même regroupement au lieu de deux, ce qui constitue une limite dans la capacité du logiciel à bien identifier les regroupements génétiques réellement en présence. C'est exactement ce qui s'est produit lorsque seules les données du Québec étaient considérées dans les analyses ( $K = 2$ ). Le classement effectué à partir de STRUCTURE à  $K = 5$  est en accord avec nos perceptions sur le classement des canidés du Québec.

#### 4.4. Concordance entre les assignations inférées par STRUCTURE et les autres marqueurs moléculaires

Il est intéressant de constater que, en ce qui a trait aux séquences de l'ADN<sub>mt</sub>, celles-ci concordaient avec les assignations obtenues pour les différents regroupements génétiques décelés par le logiciel STRUCTURE. En revanche, les résultats issus des marqueurs microsatellites liés au chromosome Y ont généré des résultats moins cohérents, dont notamment la présence de gènes paternels du loup gris qui ont été constatés chez des spécimens du loup de l'Est et vice-versa. Cette divergence entre les marqueurs utilisés pourrait suggérer que des événements relativement récents d'hybridation, plutôt que seulement historiques, sont en cause (Schwartz et Vucetich, 2009) et que des échanges géniques ont cours entre les diverses lignées maternelles (Wilson et coll., 2009).

#### 4.4.1. Direction de l'introgression génétique

En examinant le patron des ADN maternel (ADN<sub>mt</sub>) et paternel (Y), plusieurs auteurs ont suggéré que l'introgression de certains gènes se faisait directionnellement, c'est-à-dire que l'ADN maternel aurait tendance à provenir d'une espèce de plus petite taille (p. ex., coyote de l'Est ou loup de l'Est), tandis que l'ADN paternel proviendrait de celle dont le gabarit est le plus imposant (p. ex., loup gris; Lehman et coll., 1991; Rutledge et coll., 2010a; Wheeldon et coll., 2013; Monzón et coll., 2014) ou du chien (Monzón et coll., 2014).

Cette hypothèse basée sur la taille des géniteurs s'appliquerait cependant moins bien à l'hybridation entre le loup de l'Est et le coyote (Rutledge et coll., 2010a) qui semblent se reproduire plus facilement entre eux comme l'a démontré la reproduction réussie d'une femelle loup de l'Est et d'un mâle coyote en captivité (Schmitz et Kolenosky, 1985). Dans le cas de ces deux types, ce serait leur proximité génétique plutôt que la taille qui faciliterait les échanges entre elles (Wilson et coll., 2000; Kyle et coll., 2006; Way et coll., 2010). Hailer et Leonard (2008) croient eux aussi que, dans le cas du coyote, les mâles et les femelles sont tout autant impliqués dans l'hybridation. Dans le cas du loup roux, une espèce proche du loup de l'Est et du coyote, Hailer et Leonard (2008) ainsi que Bohling et Waits (2015) prétendent également que les mâles et les femelles de ces deux espèces peuvent s'accoupler sans égard à leur taille. Wirtz (1999), qui a fait une revue de 80 études portant sur l'ADN<sub>mt</sub> de différentes espèces dans le règne animal propose, quant à lui, une autre explication. Bien que ses travaux de synthèse sur les connaissances soutiennent l'existence d'une possible hybridation directionnelle plutôt que réciproque chez une majorité d'espèces, ses conclusions confirment que le sens de l'hybridation serait généralement dicté par la femelle de l'espèce dont l'effectif est le plus faible. La femelle choisirait ainsi son partenaire sexuel « hétérospécifique » parmi les mâles de l'espèce la plus abondante (le cas échéant, à cause d'une probabilité plus élevée de rencontre) plutôt que par la taille ou un autre mécanisme comportemental.

Des évidences d'introgression directionnelle sont également décelables dans nos résultats. Par exemple, pour le loup boréal, même si l'ADN<sub>mt</sub> se partage également entre les deux regroupements génétiques qui sont à son origine, l'influence du loup gris mâle est plus importante que celle du loup de l'Est (tableau 6). Mais c'est surtout en ce qui a trait à la contribution du chien sur la rive sud que ce phénomène est le plus visible. En effet, 48 % des coyotes mâles de la rive sud portent des haplotypes dont l'origine est le chien, alors que cette dernière espèce domestique est absente de l'ADN<sub>mt</sub> des espèces étudiées. Il est possible que, en raison de la proximité des humains, le coyote de l'Est se trouve plus souvent en position de s'hybrider avec les chiens domestiques et errants. Lorsque l'hybridation avec le chien est en cause, le père est le plus souvent le chien et la femelle est une espèce sauvage, que ce soit une femelle coyote (Wheeldon et coll., 2013; Monzón et coll., 2014) ou une louve (Godinho et coll., 2011). Même si les mâles de certaines races de chiens sont nettement plus gros que les femelles coyotes ou que les louves (Monzón et coll., 2014), le sens de l'hybridation avec des chiens peut être provoqué beaucoup plus par l'accord entre les cycles de reproduction des deux espèces que par la taille (Way et coll., 2010; Wheeldon et coll., 2013). Quoi qu'il en soit, cette

introgression de gènes de chiens dans la population de coyotes est considérée comme historique plutôt que comme contemporaine (Wheeldon et coll., 2013).

#### 4.4.2. Le rôle d'intermédiaire du loup de l'Est

Puisque les hybrides entre le coyote et le loup gris sont rares, sinon inexistants dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Lehman et coll. 1991; Pilgrim et coll., 1998), il a été proposé que le loup de l'Est, dont la taille est intermédiaire quant aux canidés occupant maintenant l'est de l'Amérique du Nord, aurait pu jouer un rôle de « facilitateur » dans les échanges de gènes (Rutledge et coll., 2010a; Wilson et coll., 2012; Stronen et coll., 2012). La contribution du loup de l'Est sur le plan des ADN maternel et paternel à certaines espèces issues de l'hybridation ancienne (loup boréal) ou contemporaine (coyote de l'Est) et aux hybrides, semble appuyer effectivement ce rôle de « pont » entre espèces joué par le loup de l'Est. Un autre exemple est celui du loup roux qui pourrait avoir probablement joué ce rôle également entre le coyote et le loup mexicain au Texas (Hailer et Leonard, 2008).

### 4.5. Nombre et répartition des canidés du Québec en fonction de l'habitat et du fleuve

#### 4.5.1. Collecte d'échantillons et couverture spatiale

La couverture territoriale des échantillons indique des concentrations variables à certains endroits et des lacunes à d'autres. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce patron de répartition : l'accessibilité physique du territoire au piégeage, la proximité d'une région par rapport au laboratoire où étaient entreposés et traités les canidés, la grande superficie des territoires où l'exploitation des animaux à fourrure est interdite (p. ex., parcs nationaux) ou réservée aux autochtones (les réserves de castor), les contacts privilégiés avec des acteurs importants du commerce des fourrures et, finalement, l'implication à divers degrés des bureaux régionaux du MFFP. Néanmoins, en y déployant les efforts suffisants, des régions situées en milieu habité et accessible, telles les régions de l'Outaouais, de Lanaudière, de la Mauricie, du Centre-du-Québec, de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, pourraient être davantage représentées à l'avenir. Par contre, pour les régions nordiques du Nord-du-Québec et de la Côte-Nord, dont les écotypes boréal et toundrique représentent 43 % de l'habitat du loup au Québec et qui supporteraient 42 % des loups du Québec (Jolicœur et Hénault, 2003), il sera toujours difficile d'obtenir une couverture uniforme des échantillons en raison de la superficie de ces régions, de leur inaccessibilité et de leur faible occupation humaine ainsi que de la difficulté d'acheminer au laboratoire des échantillons de qualité. Des 12 échantillons qui ont été rejetés en raison de problèmes d'amplification (Rutledge et White, 2013), 6 provenaient de la Côte-Nord et constituaient 42,9 % des échantillons d'ADN de cette région, acquis au prix d'un grand effort par les responsables régionaux.

Quant aux possibles biais découlant d'une récolte sélective de canidés, nous croyons que ce dernier est peu important dans le cas de la collecte de coyotes sur la rive sud, car seulement

16,1 % ( $n = 161$ ) des coyotes collectés à cet endroit l'ont été en réponse à notre sollicitation. Le reste de l'échantillon a été principalement réuni en fonction de ce que les trappeurs ont été en mesure de nous remettre de leur récolte. Par ailleurs, la collecte de spécimens dans les Hautes-Laurentides visait précisément des canidés ressemblant à des hybrides, ce qui a pu amplifier artificiellement la représentation de ceux-ci dans cette région. Dans ce cas précis, l'interprétation des résultats obtenus dans les Laurentides doit se faire avec précaution.

#### 4.5.2. Nombre de regroupements génétiques de grands canidés identifiés

Globalement, les analyses génétiques effectuées à partir de la base de données ont permis de déceler quatre regroupements génétiques distincts au Québec. L'identification d'un regroupement associé au loup de l'Est et d'un second lié au loup boréal constitue une avancée notable des connaissances sur les loups vivant au Québec. Le regroupement lié au loup boréal s'est avéré très répandu au nord du fleuve Saint-Laurent, reléguant le loup gris à un regroupement distinct et moins nombreux dans l'échantillon étudié, ce dernier occupant apparemment des territoires nordiques dans la taïga et, possiblement, dans la toundra. Finalement, le coyote de l'Est représente quant à lui un regroupement plus hétéroclite sur le plan de ses origines, bien établi sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent. L'identification des quatre grands canidés trouvés sur notre territoire est probablement complète et, ainsi, il semble peu probable que l'on ait omis un autre regroupement. Un fait saillant de cette étude est sans contredit la découverte d'un grand nombre d'hybrides issus de ces quatre regroupements génétiques. Plus du quart des spécimens analysés affichent des origines mixtes, suggérant des échanges de gènes historiques ou relativement fréquents au sein des regroupements identifiés. Les sections suivantes abordent différents aspects touchant les échantillons utilisés et les analyses effectuées afin d'interpréter plus en détail les résultats obtenus.

#### 4.5.3. La répartition générale des grands canidés

Avec près de 2 000 km séparant ses extrémités nord et sud et chevauchant plusieurs domaines bioclimatiques, le territoire du Québec présente une grande diversité d'habitats favorables aux canidés, lesquels s'y sont adaptés et représentent des entités morphologiquement identifiables (Nowak, 1979, 1995). Malgré leur grande capacité de dispersion, les populations de loups semblent maintenant beaucoup plus structurées génétiquement que ce qui était supposé avant l'avènement des nouvelles techniques moléculaires (Geffen et coll., 2004; Leonard, 2014). Sachant que l'habitat et le type de proies sont maintenant considérés comme des facteurs prépondérants qui influencent le comportement et donc la répartition des loups (Carmichael et coll., 2007; Wayne, 2010; Leonard, 2014), il est d'intérêt d'analyser la répartition géographique des canidés non seulement en fonction du découpage régional, mais également en fonction des grandes catégories d'habitats que recèle le Québec.

#### *Le loup en général*

Selon le classement issu de l'analyse à  $K = 5$ , tous les loups proviennent des régions situées au nord du fleuve Saint-Laurent (figure 8) et leur aire de répartition semble n'avoir guère changée

comparativement à ce qui avait été décrit précédemment (Jolicœur et Hénault, 2003). La classification des échantillons à  $K = 2$  et à  $K = 4$  (tableau 5) faisaient ressortir la présence d'un loup (à  $K = 2$ ), et plus précisément d'un loup boréal (à  $K = 4$ ) à Sainte-Marguerite-de-Beauce en Chaudière-Appalaches. Ce loup a cependant été reclassé comme hybride issu principalement d'un croisement entre un loup gris et un loup boréal lors de la dernière classification ( $K = 5$ ). Bien que la provenance de ce canidé demeure mystérieuse, l'analyse de sa composition osseuse et de ses poils suggère que cet animal avait vécu la grande majorité de son existence en captivité (McAlpine et coll., 2015). Les cas du loup de Saint-Marguerite-de-Beauce, faisant partie de notre échantillon, et de celui de Sainte-Marguerite-de-Lingwick, trouvé en 2002, ne sont pas uniques. Plusieurs loups et canidés ayant la stature de ceux-ci ont été rapportés en Nouvelle-Angleterre (Harrison et Chapin, 1998; Glowa et coll., 2009; Kays et coll., 2010a; Way et coll., 2010). En dépit du fait que le loup soit complètement disparu de la rive sud du Saint-Laurent depuis près d'un siècle (Peterson 1966; Jolicœur, 2003), quelques loups peuvent avoir subsisté ou avoir été introduits volontairement par voie d'une garde en captivité illégale. Il est également possible que des individus se soient dispersés en provenance d'États américains dans lesquels des programmes de rétablissement de populations de loups ont eu cours (Caldwell et Pitz, 2016). À l'appui de cette constatation, des hybrides ont été trouvés lors de notre étude en Estrie et dans le Bas-Saint-Laurent, et ces derniers présentaient des valeurs d'assignation  $Q$  allant jusqu'à 0,26 quant au loup boréal, 0,11 quant au loup gris et 0,07 quant au loup de l'Est. Bien que ces valeurs soient somme toute faibles, elles indiquent tout de même un signal génétique de loup sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent. Depuis, d'autres indices nous parviennent de la région de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine et du Nouveau-Brunswick (partie limitrophe du Québec) qui indiquent que, là aussi, il y a des canidés aux tailles hors du commun. À titre d'exemple, un « coyote » d'environ 40 kg a été photographié à Percé en 2012 (Haroun, 2015). La présence d'un hybride loup gris x loup de l'Est de près de 40 kg a été confirmée durant cette même année au Nouveau-Brunswick (McAlpine et coll., 2015). Un canidé hybride d'environ 33 kg a également été capturé en 2015 à Rose Bridge, près du parc national de Forillon en Gaspésie, et analysé au NRDPFC : les valeurs  $Q_{\text{loup gris}} = 0,70$ ,  $Q_{\text{chien}} = 0,26$  et  $Q_{\text{coyote}} = 0,03$ , ainsi que des haplotypes C22 et FL (L. Y. Rutledge, données non publiées; S. Brodeur et J. LeLacheur, comm. pers.) indiquent un signal génétique provenant du loup gris du côté maternel et du chien possiblement introgressé par le coyote du côté paternel. Un autre canidé non analysé d'environ 23 kg a également été capturé dans le même secteur à l'hiver 2016 (S. Brodeur, comm. pers.).

### *Le loup gris*

Les trois loups gris identifiés dans cette étude proviennent des régions administratives du Nord-du-Québec ( $n = 2$ ) et de la Côte-Nord ( $n = 1$ ). Par rapport à nos connaissances antérieures, la limite sud de l'aire de répartition du loup gris semble avoir été repoussée plus au nord. La présence du loup gris dans la partie nord du Québec est en accord avec des études précédentes qui ont documenté l'occupation du loup gris dans les régions plus nordiques (Roy, 1994; Schweitzer et coll., 2016a, b; vonHoldt et coll., 2011; Stronen et coll., 2012). Wilson et coll. (2009) ont également soupçonné la présence du loup gris (*C. l. hudsonicus*) dans le nord de

l'Ontario. Un échantillonnage plus exhaustif du Nord québécois serait souhaitable afin de permettre de mieux délimiter l'aire de répartition du loup gris. À cet effet, il sera pertinent de tenir compte de la répartition des deux écotypes de caribous fréquentant le nord du territoire québécois (forestier et migrateur; Glenn et coll., 2015) afin de mieux comprendre la répartition spatiale des loups gris, puisque ces derniers afficheraient des génotypes et des comportements (prédateur-proie) différents envers ces deux écotypes (Musiani et coll., 2007). Lorsque comparés aux autres loups de l'Arctique, les loups gris québécois forment un écotype distinct des autres, désigné par Schweizer et coll. (2016a, b) comme l'*Atlantic Forest*, bien que les échantillons qu'ils aient utilisés proviennent de la sous-zone de la taïga.

### *Le loup de l'Est*

Dans cette étude, le loup de l'Est n'a été décelé que dans quatre régions situées au nord du fleuve Saint-Laurent : l'Outaouais (réserve faunique de Papineau-Labelle), les Laurentides (Hautes-Laurentides), l'Abitibi-Témiscamingue (Témiscamingue) et la Capitale-Nationale (réserve faunique des Laurentides). À ces régions, on pourrait ajouter celle de l'Estrie si l'on considère le loup de Sainte-Marguerite-de-Lingwick découvert en 2002 (Villemure et Jolicœur, 2004). Malgré un effectif limité ( $n = 13$ ), il est possible de répertorier des sites où le loup de l'Est s'est reproduit au Québec, et ce, sur la base de la présence simultanée de louveteaux et d'adultes au même endroit. En effet, les jeunes ne se dispersant que très exceptionnellement avant l'âge de 11 mois (Mech et Boitani, 2003), la capture de louveteaux et d'adultes au même site suggère que des unités familiales vivaient à ces endroits. Ces sites situés au Témiscamingue et dans les Hautes-Laurentides sont distants d'environ 250 km. Des échanges génétiques pourraient donc être possibles entre les loups qui y vivent de même qu'avec ceux du parc Algonquin en Ontario situé à une distance semblable. Rappelons d'ailleurs que des loups porteurs de colliers télémétriques ou de puces électroniques (*PIT-tags*) ont déjà été observés traversant d'un côté comme de l'autre de la rivière des Outaouais (annexe 1; A. Dumont, comm. pers.). Comme le suggèrent Wilson et coll. (2009), Wheeldon (2009), de même que Grewal et coll. (2004), les loups de l'Est pourraient former une métapopulation au-delà du parc Algonquin où se concentrerait, à ce jour, la population la plus représentative de ce taxon (Wheeldon et Patterson, 2012; Rutledge et coll., 2012a).

La faible présence du loup de l'Est dans notre échantillon peut s'expliquer en partie par la représentation insuffisante des régions les plus susceptibles d'abriter ce canidé, mais il est également possible que le loup de l'Est soit effectivement peu abondant au Québec. Il est aussi envisageable que les efforts soutenus pour la conservation de ce loup, jumelés aux interdictions en vigueur concernant son exploitation en Ontario, puissent avoir favorisé plus récemment la dispersion d'individus vers le Québec. La présence du loup de l'Est au Québec serait toutefois bien antérieure à ces nouvelles modalités, Potvin (1986) ayant déjà suggéré il y a plus de 30 ans la présence de loups de type algonquin dans la réserve faunique de Papineau-Labelle. Bien qu'il semble que minimalement deux « noyaux » de populations de loups de l'Est soient potentiellement présents au Québec, il n'est pas encore possible pour le moment de préciser davantage l'aire de répartition de ce regroupement génétique. D'autres travaux d'inventaire et

d'acquisition de connaissances seront requis pour clarifier la situation démographique de ce loup en territoire québécois.

Si la présence du loup de l'Est sur notre territoire est difficilement décelable, il se pourrait qu'il en ait été autrement avant le début du 20<sup>e</sup> siècle. Selon quelques indices issus de l'examen de crânes historiques gardés en musée, le loup de l'Est occupait le sud du Québec de part et d'autre du fleuve Saint-Laurent. C'est ce que révèlent en effet l'examen et l'identification par Goldman (1944) et Nowak (1979, 1995) de plusieurs spécimens de *C. l. lycaon* provenant de l'Outaouais. Nowak (2009) suggère également que le loup observé aux alentours de Québec et décrit par Buffon (1761) était fort probablement en fait un spécimen de loup roux, soit une espèce aujourd'hui disparue de la province et dont la lignée évolutive serait étroitement liée à celle du loup de l'Est (Wilson et coll., 2000). Plus encore, les travaux de Wilson et coll. (2003) et de Rutledge et coll. (2010d) confirmeraient la présence ancienne du loup de l'Est dans les basses-terres du fleuve Saint-Laurent et dans les Appalaches du Nord-Est américain. Ces conclusions sont tirées des résultats d'une analyse d'ADN mitochondrial effectuée sur deux spécimens historiques de canidés (loups) capturés dans les États du Maine en 1880 et de New York autour de 1890 (Wilson et coll., 2003), soit peu de temps avant l'arrivée du coyote de l'Est au début du 20<sup>e</sup> siècle. De même, Rutledge et coll. (2010d) concluent, à la suite de l'analyse de pièces anatomiques anciennes, que le loup de l'Est fréquentait également le sud de l'Ontario au 16<sup>e</sup> siècle. Aucun gène de loup gris n'a été détecté par Wilson et coll. (2003) ou Rutledge et coll. (2010d), mais ces derniers ont en revanche trouvé des gènes associés à des canidés du Nouveau Monde, proches, mais différents de ceux du coyote.

Le déplacement de loups par les ponts de glace qui reliaient les deux rives du fleuve Saint-Laurent était probablement possible et aisé en hiver à une certaine époque pour des canidés hautement mobiles. Le développement du territoire bordant le fleuve, la construction de la Voie maritime du Saint-Laurent dans les années 1950 et l'entretien d'un chenal pour le maintien d'eau libre en hiver (voie navigable) ont depuis vraisemblablement rendu la traversée de cette masse d'eau plus hasardeuse par endroit, et ce, même si les loups sont aptes à la nage (Harrison et Chapin, 1998). Ces obstacles de taille ont probablement isolé les populations de loups de l'Est au sud du fleuve Saint-Laurent, ce qui a contribué à les rendre vulnérables aux programmes de gestion des prédateurs exercés tant au Québec que dans le Nord-Est américain, ce qui a mené vraisemblablement à leur extinction sur la rive sud du fleuve et dans le nord-est des États-Unis. Par contre, l'immensité des forêts s'étendant au nord du fleuve a pu offrir un refuge à ces populations plus tard, à l'époque des programmes de gestion des prédateurs menés dans les années 1960 et 1970, de sorte que ceux-ci n'ont probablement jamais réussi à nuire substantiellement aux populations de loups de l'Outaouais et des Laurentides (Banville, 1981).

C'est dans la forêt décidue que la présence du loup de l'Est a été la mieux documentée et dans laquelle des signes de reproduction ont été observés. Soulignons que les sites du Témiscamingue, des Hautes-Laurentides et du parc Algonquin sont caractérisés par des habitats similaires, étant tous trois localisés dans la même section forestière décrite par Rowe (1972), soit la section L.4b (Algonquin-Pontiac). Par ailleurs, la presque absence et l'absence

du loup de l'Est, dans les forêts à dominance mélangée et boréale, respectivement, sont notables. En effet, les haplotypes spécifiques du loup de l'Est, tant chez les mâles que chez les femelles, y sont bien répartis (figures 5 et 6). Cette absence dans les forêts à dominance résineuse pourrait être le reflet de sa meilleure adaptation aux forêts décidues et mélangées et aux proies qui y vivent, tel que le suggèrent Thiel et Wydeven (2011). En effet, plusieurs études suggèrent que les loups doivent être considérés comme des spécialistes trophiques liés à l'habitat et aux proies et non comme des généralistes (Wayne, 2010; Leonard, 2014). Les déplacements de loups marqués suggèrent également une plus grande affinité des loups de la forêt feuillue pour ce type d'habitat, tout comme le loup boréal pour les forêts résineuses (annexe 1).

L'aire de répartition de l'écotype « Algonquin » avait été définie par Jolicœur et Hénault (2003) sur la base de la répartition spatiale du cerf de Virginie qui est considéré comme proie principale plausible du loup de l'Est. À la lumière des présents résultats, l'aire de répartition du loup de l'Est serait probablement mieux définie en utilisant les limites d'habitat associées à la sous-zone de la forêt décidue. Par contre, la diversité des canidés est relativement élevée en forêt décidue, trois des quatre regroupements génétiques y étant identifiés (seul le loup gris n'y est pas observé; tableau 8). Il sera donc difficile d'estimer la proportion de loups de l'Est habitant cette sous-zone, considérant qu'il semble rare à l'extérieur de la réserve faunique de Papineau-Labelle où 6 des 13 loups de l'Est ont été trouvés.

### *Le loup boréal*

Bien que le loup boréal ne soit pas réellement une espèce en soi, il constitue néanmoins un regroupement génétique qui est nettement majoritaire parmi les différents types de loups pouvant être observés sur le territoire québécois. Le fait qu'il soit un hybride, ancestral plutôt que contemporain, ne doit pas minimiser pour autant son importance en tant que loup. La distribution du loup boréal au Québec est intimement liée à la sous-zone forestière boréale qui représente une vaste étendue du paysage nord-québécois. Cette sous-zone correspond d'ailleurs à celle décrite en Ontario pour ce regroupement génétique (Wilson et coll., 2009; Wheeldon et Patterson, 2012). La répartition territoriale des loups boréaux de notre échantillon se superpose également assez bien à celle de l'écotype boréal du loup décrite par Jolicœur et Hénault (2003).

### *Le coyote de l'Est*

Dans le cadre d'une revue exhaustive sur le coyote de l'Est, Way et Lynn (2016) ont estimé que ce canidé était un hybride constitué à environ 60 % de coyote (de l'Ouest), 30 % de loup et 10 % de chien domestique. Dans la présente étude, l'origine paternelle des mâles de ce regroupement génétique est plus diversifiée, étant surtout attribuée au chien (42 % — un résultat surprenant), au coyote (41 %), au loup de l'Est (11,1 %) et au loup gris/chien (5 %). Selon les aires d'étude, il semble donc que ce regroupement génétique soit assez hétérogène quant à la contribution génétique de différentes espèces. C'est pourquoi la désignation de « coyloup » (*coywolf*; Way,

2013), d'espèce (*C. oriens*; Way et Lynn, 2016) ou autres (p. ex., *coydog*; Mengel, 1971) sont trop limitatives et ne sont donc vraiment pas appropriées pour ce type de canidé (Monzón et coll., 2014; Kays, 2015).

La diversité génétique des coyotes de l'Est semble avoir été un atout pour cette espèce. Pour le coyote de l'Est, la contribution génétique du chien a certainement facilité son adaptation aux environnements qui ont été perturbés par les humains — elle-même accrue par son accoutumance à la présence de ces derniers (Monzón et coll., 2014). De plus, certaines études ont démontré que, chez le coyote, l'acquisition de certains gènes de chien, tout comme chez le loup de l'Est, lui a permis de modifier sa taille de façon appréciable (Kays et coll., 2010a; Bozarth et coll., 2011; Way et Lynn, 2016), surtout chez les mâles (Power et coll., 2015), permettant ainsi de s'attaquer à des proies de plus grande taille (p. ex., cervidés). Par conséquent, le coyote de l'Est semble plus apte que les autres canidés vivant au Québec à occuper divers types de milieux naturels, y compris ceux où le couvert forestier est clairsemé ou inexistant, comme il en subsiste après des perturbations engendrées par les activités humaines comme au sud du Saint-Laurent, dans les régions de la Montérégie, de l'Estrie et de la Chaudière-Appalaches. Sur la rive nord, les interactions de ce dernier avec les trois autres regroupements génétiques auront probablement eu une incidence sur le succès d'occupation du territoire par le coyote de l'Est. Sa capacité de déplacement sur de grandes distances, son régime alimentaire plus généraliste et des besoins énergétiques moins élevés que ceux du loup lui ont également permis d'atteindre différentes sous-zones de végétation, dont la taïga. Les coyotes de la rive sud du fleuve semblent ainsi former un nuage hybride (*hybrid swarm*), alors que ceux de la rive nord constitueraient plutôt une zone active d'hybridation (Stronen et coll., 2012).

Le coyote est observé de plus en plus fréquemment dans des habitats autrefois considérés comme marginaux pour cette espèce, telles les régions du Nord-du-Québec, de la Côte-Nord et de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine. Il constitue le regroupement génétique le plus abondant parmi ceux décelés au Québec. En effet, la récolte provinciale de coyotes se maintient annuellement autour de 6 000 peaux, suggérant que la population est abondante, alors que la population totale de loups au Québec était quant à elle estimée à 7 000 bêtes (Jolicœur et Hénault, 2002), fournissant une récolte annuelle d'environ 600 fourrures (MFFP, 2017).

### *Le chien*

Le chien domestique, dans une moindre mesure, a également contribué aux échanges de gènes chez les grands canidés sauvages. Il s'agit manifestement d'un phénomène répandu dans l'est de l'Amérique du Nord et également observé au Québec. Cependant, la fréquence des hybrides loup-chien est très faible. Celle-ci compte pour moins de 1 % de l'ensemble des hybrides de notre échantillon. Ailleurs, cependant, dans des milieux fortement modifiés par la présence humaine, cette proportion peut s'avérer plus importante. En effet, selon certaines études réalisées sur le continent européen, la fréquence d'hybrides chien-loup varie de 1 à 5 % au sein des populations de loups de Scandinavie (Vilà et coll., 2003), d'Italie (Verardi et coll., 2006) et d'Espagne (Godinho et coll., 2011). Chez le loup boréal de la région des Grands Lacs, cette

proportion peut atteindre jusqu'à 7 % (Fain et coll., 2010). L'introgression de gènes de chien dans le génome des loups boréaux ne semble pas comporter de bénéfices en matière d'adaptation environnementale ou d'une quelconque meilleure prédisposition à capturer une proie. Par contre, lorsque des populations sont fragilisées, l'introgression de gènes de chiens dans ces dernières peut mener à une modification de leur comportement (p. ex., familiarité) quant à l'humain et susciter, éventuellement, des campagnes d'éradication (Fain et coll., 2010). En effet, puisque ces hybrides dont la génétique est influencée par celle du chien, ils ont généralement tendance à utiliser des habitats marginaux fréquentés par l'humain et ainsi à être plus susceptibles d'engendrer des conflits avec ce dernier (Vilà et coll., 2003).

Selon Monzón et coll. (2014), il n'existerait que peu d'évidences d'hybridations récentes entre le coyote et le chien. La faible proportion d'hybrides coyote-chien dans notre étude (2,5 %) tend à le confirmer. Par contre, l'étude du génome des coyotes révèle que de 2 à 11 % des gènes de coyotes sont attribuables au chien (Wheeldon et coll., 2013; Monzón et coll., 2014; Way et Lynn, 2016; vonHoldt et coll., 2011). Cette hybridation entre le chien et le coyote remonterait à l'époque de la colonisation. Parker (1995) a d'ailleurs rapporté que les occurrences d'hybridation étaient plus fréquentes au début de l'occupation du territoire par le coyote qu'une fois celui-ci a été bien établi sur ce dernier. D'ailleurs, une zone d'hybridation coyote-chien a été décrite au début des années 1940 dans la partie nord de l'État de New York, près du comté d'Huntingdon (Fenner et coll., 2005). Il semble probable qu'une certaine proportion de coyotes ayant colonisé le Québec se soit hybridée avec des chiens lors de leurs déplacements entre l'État de New York et le Québec.

### *Les hybrides*

Les hybrides identifiés semblent répartis dans l'ensemble de l'aire d'étude. Démontrant une capacité à se déplacer sur de longues distances (annexe 1) et parfois directionnellement (Mech et Boitani, 2003), les grands canidés sauvages ont la possibilité d'occuper ou de coloniser différents territoires et ainsi de faciliter davantage les croisements génétiques entre espèces et hybrides. Une constatation générale tirée des analyses génétiques portant sur les grands canidés du Québec indique qu'il existe un degré potentiellement élevé d'hybridation entre les quatre regroupements génétiques identifiés (en omettant les chiens), puisque plus du quart des spécimens échantillonnés étaient des hybrides (27,6 %). Un pourcentage de 25,8 % d'hybrides a déjà été rapporté dans un sous-échantillon de 139 canidés provenant du même échantillon que la présente étude (A. Stronen, données non publiées). Il n'est pas facile d'estimer le taux réel d'hybridation dans une population (Allendorf et coll., 2001), et la comparaison de taux d'hybridation avec les valeurs publiées nécessite une attention particulière, la définition d'hybride variant d'une étude à l'autre selon la valeur Q utilisée et les groupements de référence. Les valeurs observées ici sont semblables à ce qui a été observé ailleurs en Amérique du Nord chez les canidés. Par exemple, Fain et coll. (2010) ont estimé le pourcentage d'hybrides à 38 % dans une population de loup boréal (région des Grands Lacs), près des deux tiers de ces hybrides étaient des hybrides de loups (*C. lupus* et *C. lycaon*) et le tiers des hybrides de loup et de chien et de loup-chien-coyote. Benson et coll. (2012) ont estimé quant à eux à 32,5 % le

pourcentage d'hybrides résidant au parc Algonquin (Ontario), dont plus de la moitié sont des hybrides de loups. Similairement dans la présente étude, la proportion d'hybrides diminue à 11,9 % si l'on ne considère que les hybrides impliquant conjointement le loup et le coyote (loup x coyote ou coyote x loup; tableau 8). Les hybrides de loups représentent donc plus de la moitié des hybrides identifiés, le reste étant constitué d'hybrides impliquant les deux espèces.

Le loup de l'Est pourrait avoir joué un rôle prépondérant dans l'hybridation observée, tant pour la présence du loup boréal (au nord) que du coyote de l'Est (au sud), que pour les cas d'hybridation entre ces derniers, créant ainsi un continuum d'hybridation tant passée que contemporaine entre ces regroupements (Stronen et coll., 2012). Les figures 9 à 14 montrent bien, à l'aide des valeurs Q associées à chacun des regroupements génétiques, la variabilité spatiale dans le degré d'hybridation qui prévaut chez les grands canidés sauvages. Des patrons semblables d'hybridation ont été observés en Ontario, avec une répartition spatiale discernable entre les différents regroupements génétiques (Wilson et coll., 2009). Bien que l'essentiel des échanges génétiques entre le loup de l'Est et le loup gris se soit vraisemblablement déroulé dans le passé, le phénomène d'hybridation semble toujours subsister de nos jours entre ces derniers (Kyle et coll., 2006; Wilson et coll., 2009), ce qui complexifie quelque peu l'identification des regroupements génétiques en présence sur un territoire donné.

Les hybrides impliquant le coyote sont eux aussi répartis dans toute l'aire d'étude, mais ils étaient de moins en moins nombreux selon que la latitude était de plus en plus élevée, ce qui pourrait suggérer une moins bonne adaptation aux milieux nordiques.

## 5. Conclusion et recommandations

La caractérisation génétique des échantillons de grands canidés sauvages réalisée dans le cadre de la présente étude a permis de dresser un profil détaillé des différentes espèces réparties sur le territoire de la province, des hybrides qui leur sont associés ainsi que des sous-zones de végétation qu'ils sont plus susceptibles de fréquenter.

Même si la base de données n'a pas été construite à partir d'un échantillonnage systématique, celles obtenues, à défaut d'être pleinement représentatives, donnent tout de même des résultats cohérents qui confirment la répartition géographique des espèces, établie antérieurement par des moyens indirects (Jolicœur et Hénault, 2003) ou dans des publications antérieures (Lehman et coll., 1991; Roy et coll., 1994; Wilson et coll., 2009). Tous ces recoupements nous permettent de croire qu'il s'agit là d'un profil réaliste, mais également perfectible, du nombre d'espèces de grands canidés vivant au Québec, de leur répartition géographique et de leurs interactions potentielles.

La présente étude fait quatre principales constatations portant sur l'état des connaissances associées aux populations de grands canidés sauvages du Québec. Premièrement et de façon importante, la présence du loup de l'Est a été confirmée par l'identification sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent de 13 représentants de ce regroupement génétique ainsi que de 22 canidés hybrides ayant une ascendance prédominante remontant au loup de l'Est. Deuxièmement, les travaux réalisés ont permis de constater que la répartition du coyote de l'Est s'étend à une vaste partie de la province et que le patrimoine génétique de ce canidé est très diversifié. Troisièmement, les analyses génétiques confirment que l'hybridation semble relativement fréquente entre les grands canidés sauvages du Québec, notamment sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent où toutes les souches parentales sont représentées. Quatrièmement, les loups gris semblent peu nombreux au sud du 52<sup>e</sup> parallèle, semblant être davantage relégués aux milieux plus nordiques.

Au terme des travaux décrits ici et des résultats obtenus, il serait souhaitable d'approfondir les connaissances acquises afin de mieux orienter les efforts de conservation et de mise en valeur à long terme des populations de grands canidés au Québec.

À cet effet, une première recommandation consiste à combler les lacunes de l'échantillonnage afin d'obtenir un tableau plus précis de la répartition spatiale des grands canidés sauvages au Québec, spécialement pour les secteurs dont la couverture spatiale a été déficiente et qui présentent un intérêt particulier, notamment l'Outaouais, le sud de l'Abitibi-Témiscamingue, la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, la Côte-Nord et le Nord-du-Québec. Pour ce faire, il serait souhaitable qu'un échantillonnage systématique de ces territoires soit effectué, idéalement dans un court laps de temps, afin d'obtenir un « profil contemporain » des génotypes présents. Cela représenterait toutefois un défi de taille, car certaines régions sont difficilement accessibles. À ce chapitre, la sollicitation de différents intervenants pour la collecte d'échantillons prélevés dans

le cadre de travaux de groupes de recherche auxquels le MFFP participe serait une avenue intéressante pour réunir des échantillons dans le Nord-du-Québec ainsi que pour favoriser une participation active des Premières Nations qui occupent ce territoire.

Une deuxième recommandation vise la standardisation de la collecte des échantillons de tissus biologiques qui devrait être systématiquement jumelée à la collecte de données morphologiques pour le spécimen considéré. Tenant compte de la plasticité phénotypique des canidés, il est primordial que toute analyse subséquente du génotype d'un spécimen puisse être appuyée par les observations de sa carcasse entière (phénotype), tout en incluant les coordonnées du site de sa capture. Chez les canidés capturés et relâchés vivants, il y aurait lieu également de cibler les mesures morphométriques qui devraient idéalement être notées afin d'aider à départager les espèces entre elles.

Une troisième recommandation a pour objectif de vérifier l'effet du piégeage dans certains secteurs sur la persistance du génotype du loup de l'Est. Cet aspect serait à étudier plus en profondeur compte tenu des conséquences possibles du piégeage sur la dynamique des populations en présence (Rutledge et coll., 2012b; Benson et coll., 2014; COSEPAC, 2015). En effet, quelle que soit l'issue du débat sur l'origine du loup de l'Est (*C. l. lycaon* ou *C. lycaon*) et de sa reconnaissance en tant qu'identité singulière à partir de marqueurs moléculaires (Rutledge et coll., 2015; vonHoldt et coll., 2016; Hohenlohe et coll., 2017) ainsi que de caractéristiques morphométriques (Nowak, 1995, 2002), il n'en demeure pas moins que cette entité mériterait que l'on examine comment on pourrait lui assurer une certaine protection dans un contexte de conservation (Sefc et Koblmüller, 2016). Cette problématique est complexe, tout comme pour le loup roux dans le sud-est des États-Unis (Allendorf et coll., 2001; vonHoldt et coll., 2016). Toutefois, la difficulté de distinguer le loup de l'Est au sein des autres regroupements de canidés sur le territoire, sans une caractérisation plus fine de ses différences morphologiques, complique son identification visuelle sur le terrain ainsi que l'application de mesures adaptées qui pourraient lui être éventuellement propres. Dans ce contexte, la détermination de l'aire de répartition du loup de l'Est la plus probable au Québec devient cruciale pour sa conservation et sa mise en valeur, de même que l'évaluation de la proportion des représentants de ce regroupement génétique trouvés parmi les autres regroupements identifiés de canidés qui occupent le territoire. De plus, le maintien à long terme de populations viables de loups de l'Est dans les secteurs où des spécimens ont été capturés au Québec mérite d'être étudié plus en détail, puisque l'exploitation faunique pourrait influencer la démographie de ce regroupement génétique (Rutledge et coll., 2010b; COSEPAC, 2015). Le recours à une approche génétique non invasive (génotypage des poils et des fèces; Mainguy et Bernatchez, 2007) pourrait être une avenue envisageable afin de mieux documenter la répartition du loup de l'Est au Québec.

Une quatrième recommandation concerne la collecte d'artéfacts de canidés découverts dans certains sites afin de mieux comprendre l'occupation historique du loup de l'Est au Québec, et ce, avant l'époque coloniale. De telles recherches permettraient d'appuyer les travaux de Rutledge et coll. (2010d) et de Wilson et coll. (2003). La collection de pièces anatomiques du Ministère ou d'autres organismes (p. ex., crânes) devrait aussi être mise à la disponibilité de

chercheurs, notamment celles de canidés trouvés en dehors de leur aire de répartition habituelle (McAlpine et coll., 2015).

La cinquième recommandation est d'avoir éventuellement recours à des marqueurs génétiques offrant un pouvoir de résolution plus élevé que les marqueurs microsatellites utilisés dans la présente étude. À ce titre, les polymorphismes nucléotidiques (*single-nucleotide polymorphism* [SNP]) offrent la possibilité de distinguer beaucoup plus finement les regroupements génétiques entre eux, notamment par l'étude de dizaines, voire de centaines de milliers de gènes à la fois. C'est d'ailleurs à l'aide de 127 235 SNP que Rutledge et coll. (2015) ont clarifié les différences entre les espèces et les hybrides de *Canis* observés dans l'est de l'Amérique du Nord, mettant notamment en évidence la contribution du loup de l'Est à la présence du loup boréal et du coyote de l'Est. De plus, cette approche moléculaire permettrait d'évaluer et de suivre la prévalence des génotypes au fil du temps ou selon les différents paysages écologiques d'un territoire. Le développement et la modernisation des techniques d'analyse moléculaire permettront vraisemblablement d'approfondir notre compréhension des processus évolutifs ayant influencé l'occupation du territoire par les divers types de grands canidés au Québec.

Grâce à la constitution d'une banque d'échantillons provinciale, la présente étude a permis de documenter une diversité appréciable de génotypes au sein des différentes sous-zones de végétation. Ces échantillons pourraient également servir dans le cadre d'études à plus grande échelle, canadiennes ou nord-américaines. Par exemple, des projets comme le *Canis Ancestry Project* permettent de mieux comprendre l'évolution des grands canidés sauvages en Amérique du Nord, et le Québec aurait avantage à s'associer à ce type de travaux à grande échelle lorsque possible. En effet, de tels types de programmes de recherche offrent la possibilité de préciser davantage la nature des espèces en présence sur le territoire québécois ainsi que dans les provinces canadiennes ou dans les États américains limitrophes, consolidant par le fait même les connaissances alimentant les efforts de gestion et de conservation des grands canidés sauvages.

## Bibliographie

- ALLENDORF, F. W., R. F. LEARY, P. SPRUELL et J. K. WENBURG (2001). "The problems with hybrids: setting conservation guidelines", *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 613-622.
- BANVILLE, D. (1981). *Le contrôle des prédateurs du gros gibier au Québec de 1905 à 1980*, Québec, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction générale de la faune, Série Faune du Québec, Rapport spécial n° 15, 54 p.
- BENSON, J. F., B. R. PATTERSON et T. J. WHEELDON (2012). "Spatial genetic and morphologic structure of wolves and coyotes in relation to environmental heterogeneity in a *Canis* hybrid zone", *Molecular Ecology*, 21: 5934-5954.
- BENSON, J. F., B. R. PATTERSON et P. J. MAHONEY (2014). "A protected area influences genotype-specific survival and the structure of a *Canis* hybrid zone", *Ecology*, 95: 254-264.
- BOHLING, J. H. et L. P. WAITS (2011). "Assessing the prevalence of hybridization between sympatric *Canis* species surrounding the red wolf (*Canis rufus*) recovery area in North Carolina", *Molecular Ecology*, 20: 2142-2156.
- BOHLING, J. H. et L. P. WAITS (2015). "Factors influencing red wolf-coyote hybridization in eastern North Carolina, USA", *Biological Conservation*, 184: 108-116.
- BOHLING, J. H., J. DELLINGER, J. M. MCVEY, D. T. COBB, C. E. MOORMAN et L. P. WAITS (2016). "Describing a developing hybrid zone between red wolves and coyotes in eastern North Carolina, USA", *Evolutionary applications*, 9(6): 791-804.
- BOISJOLY, D. (2007). *Sélection de l'habitat par le coyote, Canis latrans, dans le contexte de la conservation du caribou de la Gaspésie*, Université du Québec à Rimouski, mémoire de maîtrise, 52 p.
- BOZARTH, C. A., F. HAILER, L. L. ROCKWOOD, C. W. EDWARDS et J. MALDONADO (2011). "Coyote colonization of northern Virginia and admixture with Great Lakes wolves", *Journal of Mammalogy*, 92: 1070-1080.
- BUFFON, G. L. L. (1761). "Description d'un loup noir", *Histoire naturelle, et particulière, avec la description du cabinet du Roy*, Paris, Volume 9, 375 p.
- CALDWELL, C. et C. PITZ (2016). *A return of the wild spirit to the Adirondacks: wolves on the landscape*, St-Lawrence University, New York, 67 pages + Annexes.
- CARMICHAEL, L. E., J. KRIZAN, J. A. NAGY, E. FUGLEI, M. DUMOND, D. JOHNON, A. VEITCH, D. BERTEAUX et C. STROBECK (2007). "Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids", *Molecular Ecology*, 16: 3466-3483.

- CHAMBERS, S. M., S. R. FAIN, B. FAZIO et M. AMARAL (2012). "An account of the taxonomy of North American wolves from morphological and genetic analyses", *North American Fauna*, 77: 1-67.
- CHUBBS, T. E. et F. R. PHILLIPS (2005). "Evidence of range expansion of eastern Coyotes, *Canis latrans*, in Labrador", *Canadian Field-Naturalist*, 119: 381-384.
- COSEPAC (2015). *Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le loup de l'Est (Canis sp. cf. lycaon) au Canada*, Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, xii + 73 p. [www.registrelep-sararegistry.gc.ca/default\_f.cfm)].
- COURBIN, N. (2013). *Interactions entre le loup gris, le caribou forestier et l'orignal en forêt boréale aménagée*, Université Laval, thèse de doctorat, 191 p.
- COURTOIS, R. et J.-P. OUELLET (2007). "Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou", *Alces*, 43: 13-27.
- CRÊTE, M., J. P. OUELLET, J. P. TREMBLAY et R. ARSENAULT (2001). "Suitability of the forest landscape for coyotes in northeastern North America and its implications for coexistence with other carnivores", *Écoscience*, 8: 311-319.
- EVANNO, G., S. REGNAUT et J. GOUDET (2005). "Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study", *Molecular Ecology*, 14: 2611-2620.
- FALUSH, D., M. STEPHENS et J. K. PRITCHARD (2003). "Inference of population structure using multilocus genotype data: linked locus and correlated allele frequencies", *Genetics*, 164: 1567-1587.
- FAIN, S. R., D. J. STRAUGHAN et B. F. TAYLOR (2010). "Genetic outcomes of wolf recovery in the western Great Lakes states", *Conservation Genetics*, 11: 1747-1765.
- FENER, H. M., J. R. GINSBERG, E. W. SANDERSON et M. E. GOMPPER (2005). "Chronology of range expansion of the coyote, *Canis latrans*, in New York", *Canadian Field-Naturalist*, 119: 1-5.
- FRANÇOIS, O. et E. DURAND (2010). "Spatially explicit Bayesian clustering models in population genetics", *Molecular Ecology Resources*, 10: 773-784.
- GEFFEN, E., M. J. ANDERSON et R. K. WAYNE (2004). "Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf", *Molecular Ecology*, 13: 2481-2490.
- GEORGE, S. (1976). "A range extension of the coyote in Quebec", *Canadian Field-Naturalist*, 90: 78-79.
- GLENN, Y., M.-H. ST-LAURENT, J. ORTEGO, J. TAILLON, A. BEAUCHEMIN, L. BERNATCHEZ, C. DUSSAULT et S. CÔTÉ (2015). "Integrating ecological and genetic

structure to define management units for caribou in Eastern Canada”, *Conservation Genetics*, 17: 437-453.

GLOWA, J. M., W. L. PEPPERMAN, C. L. SCHADLER, J. BUTERA et J. G. WAY (2009). *Petition submitted to protect wolves and allow wolf recovery in the northeast*, 17 p. [En ligne] [<http://easterncoyoteresearch.com/downloads/ESApetition2009final.pdf>].

GODINHO, R., L. LLANEZA, J. C. BLANCO, S. LOPES, F. ÁLVARES, E. J. GARCÍA, V. PALACIOS, Y. CORTÉS, J. TALEGÓN et N. FERRAND (2011). “Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula”, *Molecular Ecology*, 20: 5154-5166.

GOLDMAN, E. A. (1944). “Classification of wolves”, Volume 2, p. 389-636 dans Young S. P. et E. A. Goldman, *The wolves of North America*, Dover Publications, The Ronald Press Compagny, New York.

GRAY, M. M., J. M. GRANKA, C. D. BUSTAMANTE, N. B. SUTTER, A. R. BOYKO, L. ZHU, E. A. OSTRANDER et R. K. WAYNE (2009). “Linkage disequilibrium and demographic history of wild and domestic canids”, *Genetics*, 181: 1493-1505.

GREWAL, S. K., P. J. WILSON, T. K. KUNG, K. SHAMI, M. T. THEBERGE, J. B. THEBERGE et B. N. WHITE (2004). “A genetic assessment of the eastern wolf (*Canis lycaon*) in Algonquin Park”, *Journal of Mammalogy*, 85: 625-632.

HAILER, F. et J. A. LEONARD (2008). “Hybridization among three native North American *Canis* species in a region of natural sympatry”, *PLoS One*, 3: e3333.

HALL, E. R. et K. R. KELSON (1959). *The mammals of North America*, Volume II, 1<sup>st</sup> edition.

HALL, E. R. (1981). *The mammals of North America*, Volume II, 2<sup>nd</sup> edition, John Wiley and Sons, New York, 1175 p.

HAROUN, T. (2012). *Les coyotes devenus un problème à Percé?* [<http://www.graffici.ca/dossiers/les-coyotes-devenus-probleme-perce-843/>] [Consulté le 1<sup>er</sup> septembre 2016].

HARPER, F. (1961). *Land and fresh-water mammals of the Ungava Peninsula*, University of Kansas, Lawrence, Kansas, 178 p.

HARRISON, D. J. et T. G. CHAPIN (1998). “Extent and connectivity of habitat for wolves in eastern North America”, *Wildlife Society Bulletin*, 26: 767-775.

HAWTH'S ANALYSIS TOOLS (2007). *Hawth's Analysis Tools for ArcGIS*, version 3.27.

HÉNAULT, M. et H. JOLICŒUR (2003). *Les loups au Québec : Meutes et Mystères*, Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune des Laurentides et Direction du développement de la faune, 129 p. [<ftp://ftp.mern.gouv.qc.ca/Public/Bibliointer/Mono/2011/07/0985267.pdf>].

- HOHENLOHE, P.A., L.Y. RUTLEDGE, L.P. WAITS, K.R. ANDREWS, J.R. ADAMS, J.W. HINTON, R.M. NOWAK, B.R. PATTERSON, A.P. WYDEVEN, P.A. WILSON et B.N. WHITE (2017). Comment on “Whole genome sequence analysis shows two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf”. *Science Advances* 3: e1602250.
- JOLICŒUR, H. (1998). *Le loup du massif du lac Jacques-Cartier, Québec*, ministère de l'Environnement et de la faune, Direction de la faune et des habitats, Direction de la Conservation et du Patrimoine écologique, 132 p.
- JOLICŒUR, H. (2003). « Première mention d'un loup en Estrie depuis 100 ans », *Le Naturaliste canadien*, 127: 40-46.
- JOLICŒUR, H. et M. HÉNAULT (2002). *Répartition géographique du loup et du coyote au sud du 52<sup>e</sup> parallèle et estimation de la population de loups au Québec*, Société de la faune et des parcs, 45 p. [<ftp://ftp.mrnf.gouv.qc.ca/Public/Bibliointer/Mono/2011/07/0985259.pdf>].
- KAYS, R., A. CURTIS et J. J. KIRCHMAN (2010a). “Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves”, *Biology Letters*, 6: 89-93.
- KAYS, R., A. CURTIS et J. J. KIRCHMAN (2010b). “Reply to Wheeldon *et al.* Colonization history and ancestry of northeastern coyotes”, *Biology Letters*, 6: 248-249.
- KAYS, R. (2015). Yes, eastern coyotes are hybrids, but the ‘coywolf’ is not a thing [<http://theconversation.com/yes-eastern-coyotes-are-hybrids-but-the-coywolf-is-not-a-thing-50368>].
- KOBLMÜLLER, S., M. NORD, R. K. WAYNE et J. LEONARD (2009). “Origin and status of the Great Lakes wolf”, *Molecular Ecology*, 18: 2316-2326.
- KOLENOSKY, G. B. et R. O. STANFIELD (1975). “Morphological and ecological variation among gray wolves (*Canis lupus*) of Ontario, Canada”, p. 62-72 dans M. W. Fox (éd.), *The wild canids: their sytematics, behavioral ecology and evolution*, Van Nostrand Reinhold, New York, N. Y., 508 p.
- KYLE, C. J., A. R. JOHNSON, B. R. PATTERSON, P. J. WILSON, K. SHAMI, S. K. GREWAL et B. N. WHITE (2006). “Genetic nature of eastern wolves: past, present and future”, *Conservation Genetics*, 7: 273-287.
- LARIVIÈRE, S. et M. CRÊTE (1992). *Causes et conséquences de la colonisation du Québec par le coyote (Canis latrans)*, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats, 39 p.
- LEHMAN, N., A. EISENHAWER, K. HANSEN, L. D. MECH, R. O. PETERSON, P. J. GOGAN et R. K. WAYNE (1991). “Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations”, *Evolution*, 104-119.

- LEONARD, J. A. (2014). "Ecology drives evolution in grey wolves", *Evolutionary Ecology Research*, 16: 461-473.
- LEONARD, J. A. et R. K WAYNE (2008). "Native Great Lakes wolves were not restored", *Biology Letters*, 4: 95-98.
- LESMERISES, F., C. DUSSAULT et M.-H. ST-LAURENT (2013). "Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf", *Landscape and Urban Planning*, 112: 18-25.
- LESMERISES, F., C. DUSSAULT et M.-H. ST-LAURENT (2012). "Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest", *Forest Ecology and Management*, 276: 125-131.
- LORD, L.-A. (1961). « Un envahisseur importun », *Carnets de Zoologie*, 21: 6-7.
- MAINGUY, J. et L. BERNATCHEZ (2007). « L'analyse de l'ADN sans manipulation des animaux : un outil incontournable pour la gestion et la conservation des espèces rares ou élusives », *Le Naturaliste canadien*, 131: 51-58.
- MARDINI, A. (1984). "Species identification of tissues of selected mammals by agarose gel electrophoresis", *Wildlife Society Bulletin*, 12: 249-251.
- McALPINE, D. F., D. X. SOTO, L. Y. RUTLEDGE, T. J. WHEELDON, B. N. WHITE, J. P. GOLTZ et J. KENNEDY (2015). "Recent occurrences of wild-origin wolves (*Canis* spp.) in Canada south of the St. Lawrence River revealed by stable isotope and genetic analysis", *Canadian Field-Naturalist*, 129: 386-394.
- MECH, L. D. et L. BOITANI (2003). "Wolf social ecology", p. 1-34 dans L. D. Mech et L. Boitani (éds.), *Wolves: behavior, ecology and conservation*, University of Chicago Press, Chicago, 472 p.
- MENGEL, R. M. (1971). "A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in *Canis*", *Journal of Mammalogy*, 52: 316-336.
- MESSIER, F. (1985). "Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density", *Revue canadienne de zoologie*, 63: 1068-1077.
- MFFP (2017). *Statistiques de piégeage au Québec — Faune Québec. Saisons 2000-2001 à 2015-2016. Quantités de fourrures brutes vendues par UGAF et région*, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs [En ligne] [<http://mffp.gouv.qc.ca/faune/statistiques/chasse-piegeage.jsp#piegeage>].
- MRN (2013). *Cartographie numérique des niveaux du système hiérarchique de classification écologique et banque de données descriptives des districts écologiques*, ministère des Ressources Naturelles du Québec, Direction des inventaires forestiers, cartes téléchargées le 25 juillet 2015 à partir de <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/inventaire/inventaire-systeme.jsp>.

- MRNF (2009). *Liste de la faune vertébrée du Québec*, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Faune Québec, mise à jour de septembre 2009 [En ligne] [<http://www3.mffp.gouv.qc.ca/faune/verteebree>]
- MNRO (2000). *The Wolves of Algonquin Provincial Park*, rapport préparé par l'Algonquin Wolf Advisory Group pour l'honorable John C. Snobelen, ministère des Ressources naturelles de l'Ontario, 29 p.
- MONZÓN, J., R. KAYS et D. E. DYKHUIZEN (2014). "Assessment of coyote-wolf-dog admixture using ancestry-informative diagnostic SNPs", *Molecular Ecology*, 23: 182-197.
- MUSIANI, M., J. A. LEONARD, H. CLUFF, H., C. GATES, S. MARIANI, P. PAQUET, C. VILA et R. K. WAYNE (2007). "Differentiation of tundra/taiga and boreal coniferous forest wolves: genetics, coat colour and association with migratory caribou", *Molecular Ecology*, 16: 4149-4170.
- NOWAK, R. M. (1979). *North American quaternary Canis*, Museum of Natural History, University of Kansas.
- NOWAK, R. M. (1995). "Another look at wolf taxonomy", p. 375-397 dans L. N. Carbyn, S. H. Fritts et D. R. Seip (eds.), *Ecology and conservation of wolves in a changing world*, Canadian Circumpolar Institute, Occasional Publication no. 35, 642 p.
- NOWAK, R. M. (2002). "The original status of wolves in eastern North America", *Southeastern Naturalist*, 1: 95-130.
- NOWAK, R. M. (2003). "Wolf evolution and taxonomy", p. 239-258 dans L. D. Mech et L. Boitani (éds.), *Wolves: behavior, ecology and conservation*, University of Chicago Press, Chicago, 472 p.
- NOWAK, R. M. (2009). "Taxonomy, morphology, and genetics of wolves in the Great Lakes region", p. 233-250 dans A.P. Wydeven, T. R. Van Deelen et E. Heske (éds.), *Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States: an endangered species success story*, Springer, New York, 356 p.
- PARKER, G. R. (1995). *Eastern coyote: the story of its success*, Halifax, Nova Scotia, Nimbus Publishing, 264 p.
- PEAKALL, R. et P. E. SMOUSE (2012). "GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update", *Bioinformatics*, 28: 2537-2539.
- PETERSON, R. L. (1966). *The mammals of Eastern Canada*, Oxford University Press, Toronto, 465 p.
- PILGRIM, K. L., D. K. BOYD et S. H. FORBES (1998). "Testing for wolf-coyote hybridization in the Rocky Mountains using mitochondrial DNA", *Journal of Wildlife Management*, 62 : 683-689.

- POTVIN, F. (1986). *Écologie du loup dans la réserve de Papineau-Labelle, Québec*, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction générale de la faune, 103 p.
- POWER, J. W. B., N. LEBLANC, S. BONDRUP-NIELSON, M. J. BOUDREAU, M. S. O'BRIEN et D. T. STEWART (2015). "Spatial genetic and body-size trends in Atlantic Canada *Canis latrans* (coyote) populations", *Northeastern Naturalist*, 22: 598-612.
- PRITCHARD, J. K., M. STEPHENS et P. DONNELLY (2000). "Inference of population structure using multilocus genotype data", *Genetics*, 155: 945-959.
- ROWE, J. S. (1972). *Les régions forestières du Canada*, ministère de l'Environnement du Canada, Service canadien des forêts, Publication 1300F, 172 p.
- ROY, M. S., E. GEFFEN, D. SMITH, E. A. OSTRANDER et R. K. WAYNE (1994). "Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids revealed by analysis of microsatellite locus", *Molecular Biology and Evolution*, 11: 553-570.
- RUTLEDGE, L. Y., C. J. GARROWAY, K. M. LOVELESS et B. R. PATTERSON (2010a). "Genetic differentiation of eastern wolves in Algonquin Park despite bridging gene flow between coyotes and grey wolves", *Heredity*, 105: 520-531.
- RUTLEDGE, L. Y., B. R. PATTERSON, K. J. MILLS, K. LOVELESS, D. MURRAY et B. N. WHITE (2010b). "Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs", *Biological Conservation*, 143: 332-339.
- RUTLEDGE, L. Y., B. R. PATTERSON et B. N. WHITE (2010c). "Analysis of *Canis* mitochondrial DNA demonstrates high concordance between the control region and ATPase genes", *BMC Evolutionary Biology*, 10: 215.
- RUTLEDGE, L. Y., K. I. BOS, R. J. PEARCE et B. N. WHITE (2010d). "Genetic and morphometric analysis of sixteenth century *Canis* skull fragments: implications for historic eastern and gray wolf distribution in North America", *Conservation Genetics*, 11: 1273-1281.
- RUTLEDGE, L. Y., P. J. WILSON, C. F. C. KLÜTSCH, B. R. PATTERSON et B. N. WHITE (2012a). "Conservation genomics in perspective: A holistic approach to understanding *Canis* evolution in North America", *Biological Conservation*, 155: 186-192.
- RUTLEDGE, L. Y., B. N. WHITE, J. R. ROW et B. R. PATTERSON (2012b). "Intense harvesting of eastern wolves facilitated hybridization with coyotes", *Ecology and Evolution*, 2: 19-33.
- RUTLEDGE, L. Y. et B. N. WHITE (2013). *Genetic characterization of Canis in Quebec*, contrat de service abrégé No. 11172000, Final report, August 22, 2013, 10 p.
- RUTLEDGE, L. Y. et B. N. WHITE (2014). *Genetic characterization of Canis in Quebec*, contrat de service abrégé 11172000, Final report, Addendum, February 11, 2014, 14 p.

- RUTLEDGE, L. Y., S. DEVILLARD, J. Q. BOONE, P. A. HOHENLOHE et B. N. WHITE (2015). "RAD sequencing and genomic simulations resolve hybrid origins within North American *Canis*", *Biology Letters*, 11: 20150303.
- SAMSON, C. (2000). *COSEWIC status report on eastern grey wolf (Canis lupus lycaon)*, Report to the Committee on the status of endangered wildlife in Canada (COSEWIC), Canadian Wildlife Service, Ottawa 34 p.
- SHAW, C. N., P. J. WILSON et B. N. WHITE (2003). "A reliable molecular method of gender determination for mammals", *Journal of Mammalogy*, 84: 123-128.
- SCHMITZ, O. J. et G. B. KOLENOSKY (1985). "Hybridization between wolf and coyote in captivity", *Journal of Mammalogy*, 66: 402-405.
- SCHWARTZ, M. K. et J. A. VUCETICH (2009). "Molecules and beyond: assessing the distinctness of the Great Lakes wolf", *Molecular Ecology*, 18: 2307-2309.
- SCHWEIZER, R. M., B. M. VONHOLDT, R. HARRIGAN, J. C. KNOWLES, M. MUSIANI, D. COLTMAN, J. NOVEMBRE et R. K. WAYNE (2016a). "Genetic subdivision and candidate genes under selection in North American grey wolves", *Molecular Ecology*, 25: 380-402.
- SCHWEIZER, R. M., J. ROBINSON, R. HARRIGAN, R. SILVA, P. GALVERNI, M. MUSIANI, R. E. GREEN, J. NOVEMBRE et R. K. WAYNE (2016b). "Targeted capture and resequencing of 1040 genes reveal environmentally driven functional variation in grey wolves", *Molecular Ecology*, 25: 357-379.
- SEFC, K. M. et S. KOBLMÜLLER (2016). "Ancient hybrid origin of the eastern wolf not yet off the table: a comment on Rutledge et al. (2015)", *Biology Letters*, 12: 20150834.
- STRONEN, A. V., N. TESSIER, H. JOLICŒUR, P. C. PAQUET, M. HÉNAULT, M. VILLEMURE, B. R. PATTERSON, T. SALLOWS, G. GOULET et F.-J. LAPOINTE (2012). "Canid hybridization: contemporary evolution in human-modified landscapes", *Ecology and Evolution*, 2: 2128-2140.
- TESSIER, N., A. V. STRONEN et J. F. LAPOINTE (2013). "A technique to discriminate *Canis* mitochondrial DNA of new world and old world origins using specific primers", *Wildlife Society Bulletin*, 37: 216-219.
- THIBAUT, I. et J.-P. OUELLET (2005). "Hunting behavior of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution", *Écoscience*, 12: 466-475.
- THIEL, R. P. et A. P. WYDEVEN (2011). *Eastern Wolf (Canis lycaon) Status Assessment Report Covering East-Central North America*, 81 p.
- VÄHÄ, J.-P. et C. R. PRIMMER (2006). "Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of locus", *Molecular Ecology*, 15: 63-72.

- VAN OOSTERHOUT, C., W. F. HUTCHINSON, D. P. M. WILLS et P. SHIPLEY (2004). "MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data", *Molecular Ecology Notes*, 4: 535-538.
- VERARDI, A., V. LUCCHINI et E. RANDI (2006). "Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis", *Molecular Ecology*, 15: 2845-2855.
- VILÀ, C., C. WALKER, A.-K. SUNDQUIST, Ø. FLAGSTAD, Z. ANDERSONE, A. CASULLI, I. KOJOTA, H. VALDMANN, J. HALVERSON et H. ELLEGREN (2003). "Combined use of maternal, paternal, and bi-parental genetic markers for the identification of wold-dog hybrids", *Heredity*, 90: 17-24.
- VILLEMURE, M. et H. JOLICŒUR (2004). "First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St. Lawrence River in over 100 years", *Canadian Field-Naturalist*, 118: 608-610.
- vonHOLDT, B. M., J. P. POLLINGER, D. A. EARL, J. C. KNOWLES, A. R. BOYKO, H. PARKER, E. GEFFEN, M. PILOT, W. JEDRZEJEWSKI, B. JEDRZEJEWSKA, V. SIDOROVICH, C. GRECO, E. RANDI, M. MUSIANI, R. KAYS, C. D. BUSTAMANTE, E. A. OSTRANDER, J. NOVEMBRE et R. K. WAYNE (2011). "A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids", *Genome Research*, 21: 1294-1305.
- vonHOLDT, B. M., J. A. CAHILL, Z. FAN, I. GRONAU, J. ROBINSON, J. P. POLLINGER, B. SHAPIRO, J. WALL et R. K. WAYNE (2016). "Whole-genome sequence analysis shows that two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf", *Science Advances*, 2: e1501714.
- WAY, J. G. (2007). "A comparison of body mass of *Canis latrans* (Coyotes) between eastern and western North America", *Northeastern Naturalist*, 14: 111-124.
- WAY, J. G. (2013). "Taxonomic implications of morphological and genetic differences in northeastern coyotes (coy wolves) (*Canis latrans* x *C. lycaon*), western coyotes (*C. latrans*), and eastern wolves (*C. lycaon* or *C. lupus lycaon*)", *Canadian Field-Naturalist*, 127: 1-16.
- WAY, J. G. et W. S. LYNN (2016). "Northeastern coyote/coywolf taxonomy and admixture: a meta-analysis", *Canid Biology & Conservation*, 19: 1-7.
- WAY, J. G., L. RUTHLEDGE, T. WHEELDON et B. N. WHITE (2010). "Genetic characterization of eastern coyotes in Eastern Massachussetts", *Northeastern Naturalist*, 17: 189-204.
- WAYNE, R. K. (2010). "Recent advances in the population genetics of wolf-like canids", p. 15-38 dans M. Musiani, L. Boitani et P.C. Paquet (eds.), *The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour, and management*, University of Calgary Press, Calgary, Canada, 398 p.
- WAYNE, R. K. et C. VILA (2003). "Molecular genetic studies of wolves", p. 218-238 dans L. D. Mech et L. Boitani (éds), *Wolves: behavior, ecology and conservation*, University of Chicago Press, Chicago, 472 p.

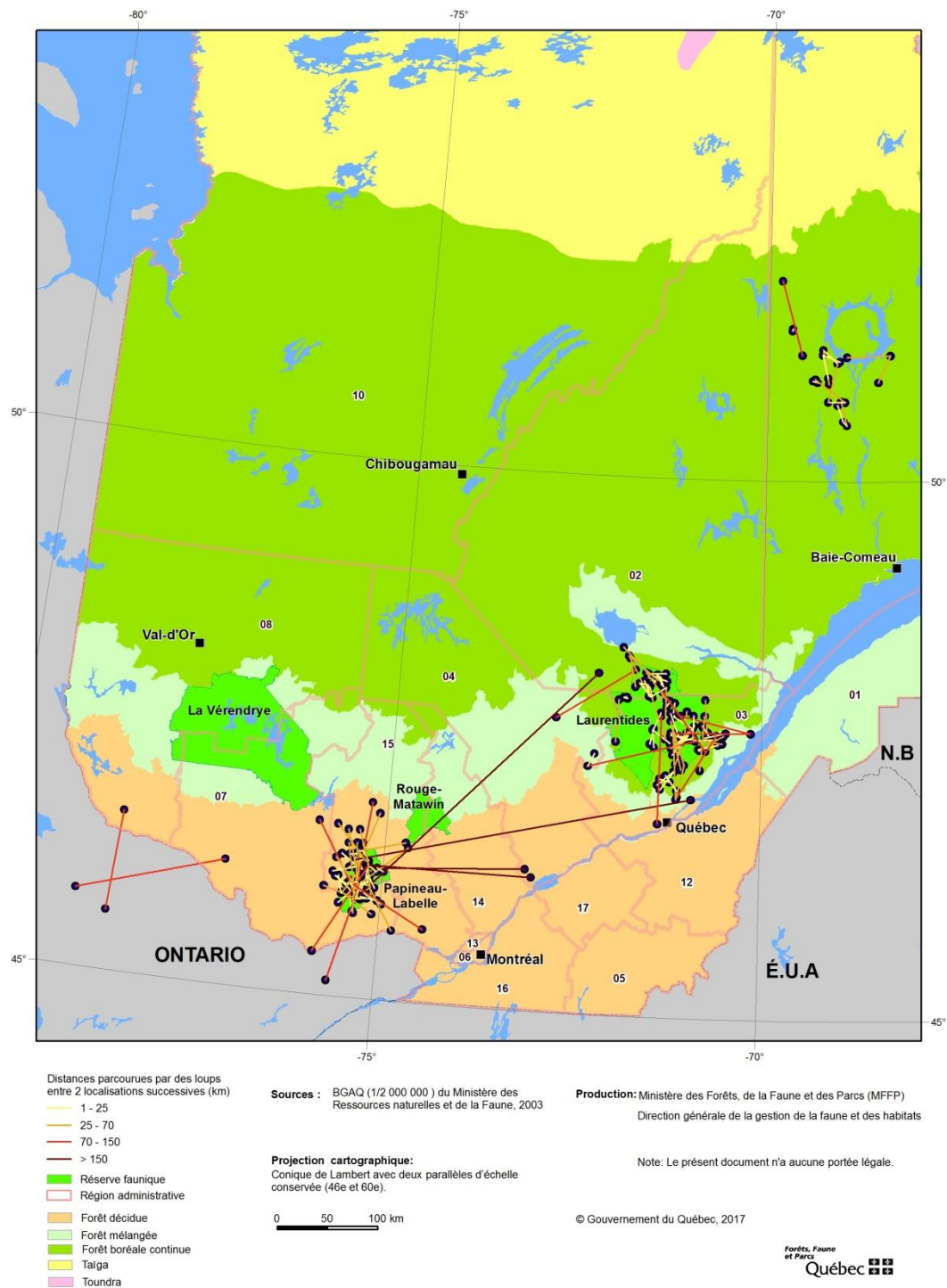
- WAYNE R. K., N. LEHMAN, D. GIRMAN, P. J. P. GOGAN, D. A. GILBERT, K. HANSEN, R. O. PETERSON, U. S. SEAL, A. EISENHAWER, L. D. MECH et R. J. KRUMENAKER (1991). "Conservation genetics of the endangered Isle Royale gray wolf", *Conservation Biology*, 5: 41-51.
- WAYNE, R. K., M. W. ALLARD et R. L. HONEYCUTT (1992). "Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation", *Conservation Biology*, 6: 559-569.
- WHEELDON, T. J. (2009). *Genetic characterization of canis populations in the western Great lakes region*, master thesis, Trent University, Peterborough, Ontario, Canada, 120 p.
- WHEELDON, T. J. et B. N. WHITE (2009). "Genetic analysis of historic western Great Lakes region wolf samples reveals early *Canis lupus/lycaon* hybridization", *Biology Letters*, 5: 101-104.
- WHEELDON, T. J., B. R. PATTERSON et B. N. WHITE (2010a). "Sympatric wolf and coyote populations of the western Great Lakes region are reproductively isolated", *Molecular Ecology*, 19: 4428-4440.
- WHEELDON, T. J., B. R. PATTERSON et B. N. WHITE (2010b). "Colonization history and ancestry of northeastern coyotes. Comment", *Biology Letters*, 6: 246-247.
- WHEELDON, T. J. et B. R. PATTERSON (2012). "Genetic and morphological differentiation of wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*Canis latrans*) in northeastern Ontario", *Revue canadienne de zoologie*, 90: 1221-1230.
- WHEELDON, T. J., L. Y. RUTLEDGE, B. R. PATTERSON, B. N. WHITE et P. J. WILSON (2013). "Y-chromosome evidence supports asymmetric dog introgression into eastern coyotes", *Ecology and Evolution*, 3: 3005-3020.
- WILSON, P. J., S. GREWAL, I. D. LAWFORD, J. N. M. HEAL, A. G. GRANACKI, D. PENNOCK, J. B. THEBERGE, M. T. THEBERGE, D. R. VOIGT, W. WADDELL, R. E. CHAMBERS, P. C. PAQUET, G. GOULET, D. CLUFF et B. N. WHITE (2000). "DNA profiles of the eastern Canadian wolf and the red wolf provide evidence for a common evolutionary history independent of the gray wolf", *Revue canadienne de zoologie*, 78: 2156-2166.
- WILSON, P. J., S. GREWAL, T. MCFADDEN, R. C. CHAMBERS et B. N. WHITE (2003). "Mitochondrial DNA extracted from eastern North American wolves killed in the 1800s is not of gray wolf origin", *Revue canadienne de zoologie*, 81: 936-940.
- WILSON, P. J., S. K GREWAL, F. F. MALLORY et B. N. WHITE (2009) "Genetic characterization of hybrid wolves across Ontario", *Journal of Heredity*, 100: S80-S89.
- WILSON, P. J., L. Y. RUTLEDGE, T. J. WHEELDON, B. R. PATTERSON et B. N. WHITE (2012). "Y-chromosome evidence supports widespread signatures of three-species canis hybridization in eastern North America", *Ecology and Evolution*, 2: 2325-2332.

WIRTZ, P. (1999). "Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice", *Animal Behaviour*, 58: 1-12.

YOUNG, S. P. et H. T. JACKSON (1951). *The clever coyote*, University of Nebraska Press, Lincoln, Stackpole Company, Harrisburg, Pa. et Wildlife Management Institute, Washington.

## Annexe 1.

La banque de données recueillies au cours des projets gouvernementaux d'étude sur les loups a été analysée afin d'en dégager des données inédites qui montrent les distances linéaires parcourues par 146 loups (103 adultes et 43 louveteaux), munis de colliers émetteurs ou d'étiquettes d'oreilles, entre le moment de leur capture et le moment de leur dernière localisation (mort ou recapture; voir la carte à la page suivante). La moyenne de ces déplacements est de 31,7 km (min. = 0,5 km; max. = 341 km). Il est à noter que ces tracés ne sont pas pondérés pour tenir compte du temps écoulé entre les deux points de localisation ni de l'âge des loups et ne révèlent pas tout le potentiel des déplacements des loups. Par exemple, de nombreux louveteaux marqués à la fin de l'été dans les réserves fauniques de Papineau-Labelle et des Laurentides ont été capturés par piégeage en marge de ces territoires dès leur premier automne. Cette carte permet cependant de visualiser l'envergure de certains déplacements importants (17 déplacements de plus de 70 km). La presque totalité des déplacements des loups marqués en forêt feuillue est restreinte à cette sous-zone, y compris des déplacements vers l'Ontario. De même, les loups marqués dans la réserve faunique des Laurentides en forêt boréale ne se sont déplacés majoritairement que dans cette sous-zone. L'absence de déplacements vers la rive sud suggère que le fleuve et l'habitat qui le borde sont un obstacle majeur aux déplacements des loups.



## Annexe 2.

Nombre et provenance des échantillons de tissus de loups et de coyotes collectés au Québec de 1989 à 2009 par le personnel des ministères successifs responsables de la faune au Québec et expédiés à titre gracieux à des chercheurs américains ou ontariens.

| Espèce | Destinataire                                       | Année d'envoi | Nombre          | Provenance par région et territoire                                                                  | Responsable de l'envoi | Échant. préservé | Inscrits dans la base | Publications associées à ces échantillons <sup>1</sup>                                                                                                |
|--------|----------------------------------------------------|---------------|-----------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|------------------|-----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Loup   | R. Wayne <sup>2</sup>                              | 1989          | 14 <sup>a</sup> | R07 = 10 (dont 9 dans rés. Papineau-Labelle et 1 dans rés. La Vérendrye); R03 = 4 (rés. Laurentides) | F. Potvin              | non              | oui, ceux de R07      | Wayne et coll., 1991, 1992; Lehman et coll., 1991; Roy et coll., 1994; Wilson et coll., 2000; Leonard et Wayne, 2008; Koblmüller et coll., 2009       |
|        |                                                    |               | 19 <sup>a</sup> | R07 = 10; R10 = 13 (Kuuujuaq)                                                                        | F. Potvin et M. Crête  | non              | oui, ceux de R07      | Roy et coll., 1994; Wilson et coll., 2000; Gray et coll., 2009.                                                                                       |
|        | R. Wayne                                           | 1993          | 68 <sup>a</sup> | R10 = 68 (Kuuujuaq = 32; Inukjuaq = 11; Umiujuaq = 25)                                               | M. Crête et D. Vandal  | non              | non                   | Carmichael et coll., 2007; Schweizer et coll., 2016a, b; vonHoldt et coll., 2016 <sup>6</sup>                                                         |
|        |                                                    |               | 13 <sup>a</sup> | R02 = 7; R09 = 6                                                                                     | M. Crête               | non              | non                   |                                                                                                                                                       |
|        | P. Wilson <sup>3</sup> /<br>S. Grewal <sup>4</sup> | 1999          | 38 <sup>a</sup> | R03 = 15; R15 = 11; R02 = 9; R04 = 1; R07 = 1; R08 = 1                                               | R. Lemieux             | non              | oui                   | Wilson et coll., 2004, 2012; Way et coll., 2010; et <a href="http://wolf.nrdpfc.ca/distributionmap.htm">http://wolf.nrdpfc.ca/distributionmap.htm</a> |
|        | P. Wilson                                          | 2000          | 35 <sup>a</sup> | R08 = 32; R03 = 2; R10 = 1                                                                           | H. Jolicœur            | non              | oui                   | Grewal et coll., 2004; Wheeldon, 2009; Way et coll., 2010; Wheeldon et Patterson, 2012; Wilson et coll., 2012                                         |

## Annexe 2. (suite)

Nombre et provenance des échantillons de tissus de loups et de coyotes collectés au Québec de 1989 à 2009 par le personnel des ministères successifs responsables de la faune au Québec et expédiés à titre gracieux à des chercheurs américains ou ontariens.

| Espèce | Destinataire          | Année d'envoi | Nombre           | Provenance par région et territoire | Responsable de l'envoi | Échant. préservé | Inscrits dans la base | Publications associées à ces échantillons <sup>1</sup> |
|--------|-----------------------|---------------|------------------|-------------------------------------|------------------------|------------------|-----------------------|--------------------------------------------------------|
| Coyote | R. Wayne <sup>2</sup> | 1992          | 7 <sup>b</sup>   | R11                                 | M. Crête               | non              | non                   | Leonard et Wayne, 2008; Bozarth et coll., 2011         |
|        |                       | 1993          | 156 <sup>b</sup> | R11 = 71; R05 = 54; R03 = 31        | M. Crête               | non              | non                   | Gray et coll., 2009; vonHoldt et coll., 2011, 2016     |
|        | R. Kays <sup>5</sup>  | 2007          | 50 <sup>c</sup>  | R12 = 42; R05 = 5; R09 = 2; R10 = 1 | H. Jolicœur            | oui              | oui                   | Kays et coll., 2010a; Monzón et coll., 2014            |
|        |                       | 2009          | 32 <sup>c</sup>  | R05 = 17; R08 = 6; R12 = 6; R03 = 1 | H. Jolicœur            | oui              | oui                   | Kays et coll., 2010a; Monzón et coll., 2014            |

<sup>a</sup> Muscle; <sup>b</sup> langue; <sup>c</sup> carcasse.

<sup>1</sup> Il n'est pas toujours aisé de faire la relation entre nos échantillons et ceux utilisés par les auteurs. Au début des années 1990, le nom de l'expéditeur ou le lieu d'origine de l'échantillon ou le nombre d'échantillons utilisés par les chercheurs américains étaient plus clairement mentionnés dans la méthodologie. Avec le temps, ces renseignements sont devenus plus diffus ou ont été mentionnés seulement dans le matériel supplémentaire disponible en format électronique. Certains auteurs ont repris également les résultats bruts non publiés provenant d'autres auteurs affiliés au même laboratoire pour leur propre publication. Dans certaines publications, le lieu de provenance des échantillons du Québec est schématisé par un point central ou général qui n'a rien à voir avec la localisation réelle. Malgré ces difficultés, nous sommes certains d'avoir pu suivre avec exactitude le parcours des échantillons transmis par le Ministère au cours des 30 dernières années.

Noms et affiliation des chercheurs au moment des envois :

<sup>2</sup> Robert Wayne, Université de Californie, Los Angeles;

<sup>3</sup> Paul Wilson et <sup>4</sup> Sonya Grewal, Université Trent, Peterborough, Ontario;

<sup>5</sup> Roland Kays, Musée d'histoire naturelle de New York, Albany, New York, É.-U.;

<sup>6</sup> Nathalie Tessier, de l'Université de Montréal, a également fait parvenir au laboratoire de Robert Wayne des échantillons du Québec, de sa collection personnelle ou en provenance des villages de Radisson ( $n = 10$ ) et de Tasiujaq. Ces échantillons ont été utilisés avec ceux expédiés précédemment par Michel Crête et Denis Vandal dans les publications de Schweizer et coll. (2016a, b), vonHoldt et coll. (2011) et Monzón et coll. (2014).

## Annexe 3.

Nombre et provenance des échantillons de tissus de canidés (loups, coyotes, chiens et hybrides) recueillis au Québec de 1981 à 2012 par le personnel des ministères successifs responsables de la faune et soumis à des chercheurs québécois ou ontariens après ententes contractuelles, en échange d'autres échantillons ou de services ou pour toutes autres considérations.

| Destinataire                                              | Année d'envoi | Nombre              | Provenance par région et territoire                                                          | Responsable de l'envoi    | Échant. préservé | Inscrits dans la base | Publications associées                         |
|-----------------------------------------------------------|---------------|---------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|------------------|-----------------------|------------------------------------------------|
| A. Mardini <sup>1</sup>                                   | 1981 à 1983   | 68 <sup>a</sup>     | R07 = 43; R05 = 25                                                                           | F. Potvin                 | non <sup>8</sup> | certaines de R07      | Mardini, 1984                                  |
| P. Wilson <sup>2, 4</sup>                                 | 2002          | 7 <sup>a</sup>      | R02 = 1; R05 = 1; R16 = 1; R08 = 1; R10 = 3                                                  | H. Jolicœur               | oui              | oui                   | -                                              |
| N. Tessier <sup>3, 4/</sup><br>A. Stronen <sup>3, 5</sup> | 2005          | 143 <sup>a, 7</sup> | R02 = 4; R03 = 13; R05 = 12; R08 = 38; R10 = 16; R12 = 22; R15 = 18 et 8 autres régions = 20 | H. Jolicœur               | oui              | oui                   | Stronen et coll., 2012; Tessier et coll., 2013 |
| L. Rutledge <sup>2, 6</sup>                               | 2010          | 52 <sup>a</sup>     | R03 = 1; R07 = 6; R08 = 3; R14 = 3; R15 = 39                                                 | A. Stronen/<br>N. Tessier | oui              | oui                   | -                                              |
| L. Rutledge <sup>2</sup>                                  | 2012          | 467 <sup>a</sup>    | Voir Jolicœur et coll. en prép.                                                              | E. Dalpé-Charron          | oui              | oui                   | Jolicœur et coll. en prép.; présente étude     |

<sup>a</sup> Tous les échantillons de ce tableau sont parvenus aux chercheurs sous forme de morceaux de muscles.

Noms et affiliation des chercheurs au moment des envois :

<sup>1</sup> Abdallah Mardini, Laboratoire d'expertise biolégale, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche;

<sup>2</sup> Paul Wilson et Linda Rutledge, Université Trent, Peterborough, Ontario;

<sup>3</sup> Nathalie Tessier et Astrid Vik Stronen, Université de Montréal;

<sup>4</sup> Contrat de service;

<sup>5</sup> Études postdoctorales;

<sup>6</sup> Échanges entre chercheurs. En échange des 52 échantillons de loups du Québec (dont plusieurs se sont révélés des coyotes et des hybrides), Astrid V. Stronen a reçu des échantillons de sang de loups en provenance de différentes régions de l'Ontario, y compris le parc Algonquin;

<sup>7</sup> En tout, 386 échantillons de tissus de canidés recueillis par le Ministère ont été envoyés à l'Université de Montréal, mais seulement 143 et 31 d'entre eux ont été utilisés respectivement par Astrid V. Stronen et Nathalie Tessier pour leurs articles. Tous les échantillons de tissu en provenance du Ministère lui ont été retournés à la fin du contrat et demeurent la propriété exclusive du Ministère;

<sup>8</sup> Après vérification auprès de Vicky Albert, de ce laboratoire, ces échantillons de tissus de loups et de coyotes n'existent plus.

## Annexe 4.

Lexique de quelques termes propres à l'écologie moléculaire utilisés dans le présent rapport (adapté de Mainguy et Bernatchez, 2007).

**ADN microsatellite** : Séquences de deux à cinq nucléotides répétés en tandem (p. ex.  $[GT]_n$ ) et trouvés dans l'ensemble du génome (ADN nucléaire). Les allèles à un locus microsatellite diffèrent en longueur selon le nombre de répétitions. Par exemple, l'allèle « 100 » peut être composé de 50 répétitions du dinucléotide (GT) et l'allèle « 102 » d'une répétition supplémentaire.

**ADN mitochondrial (ADN<sub>mt</sub>)** : ADN trouvé dans les mitochondries (organites cellulaires, hors du noyau de la cellule), présent en plusieurs centaines ou milliers de copies identiques dans chaque cellule et transmis uniquement par la mère (haploïde, un seul type par individu), par opposition à l'ADN nucléaire (qui est trouvé dans le noyau de la cellule et transmis par les deux parents [diploïde]).

**Allèle** : Une des formes possibles d'un segment d'ADN à un locus donné. Chez les organismes diploïdes tels que les mammifères, deux allèles sont présents à un locus, soit un allèle par chromosome homologue (c.-à-d. un provenant de la mère et l'autre du père).

**Génome** : Ensemble du matériel génétique d'un individu.

**Génotypage** : Caractérisation génétique des allèles trouvés à un ou plusieurs locus (multilocus) chez un individu, décrivant ainsi son génotype (empreinte génétique).

**Haplotype** : Ensemble de gènes qui sont hérités en un tout et qui proviennent d'un seul parent, comme dans le cas de l'ADN mitochondrial qui est hérité uniquement de la mère.

**Introgression** : Transfert de gènes d'une espèce vers une autre par l'entremise de l'hybridation. L'apport des gènes d'une autre espèce chez l'espèce hôte fera que cette dernière ressemblera, progressivement, à celle dont elle reçoit des gènes dans son pool génétique.

**Locus** : Emplacement d'un segment d'ADN sur un chromosome.

**Marqueur génétique** : Type d'ADN (p. ex., microsatellite, mitochondrial) utilisé pour la caractérisation génétique individuelle.



**Forêts, Faune  
et Parcs**

**Québec**

