

## La structure génétique des populations de loups gris (*Canis lupus*) dans un archipel marin suggère une différenciation île-continent cohérente avec la niche alimentaire

Stronen et al. *BMC Ecology* 2014, **14**:11  
<http://www.biomedcentral.com/1472-6785/14/11>



RESEARCH ARTICLE

Open Access

### Population genetic structure of gray wolves (*Canis lupus*) in a marine archipelago suggests island-mainland differentiation consistent with dietary niche

Astrid V Stronen<sup>1,2\*\*</sup>, Erin L Navid<sup>3†</sup>, Michael S Quinn<sup>4</sup>, Paul C Paquet<sup>5,6</sup>, Heather M Bryan<sup>5,6,7</sup> and Christopher T Darimont<sup>5,6,7\*</sup>

#### Résumé

**Contexte** : Des preuves émergentes suggèrent que l'hétérogénéité écologique dans l'espace peut influencer la structure génétique des populations, y compris celle des disperseurs à longue distance tels que les grands carnivores. Sur la côte centrale de la Colombie-Britannique, au Canada, la niche alimentaire du loup (*Canis lupus* L., 1758) et les données sur la prévalence des parasites indiquent une forte divergence écologique entre les loups orientés vers la mer qui habitent les îles et les individus de la côte continentale qui interagissent principalement avec des proies terrestres. Les détenteurs locaux de connaissances écologiques traditionnelles, qui distinguent les formes de loups du continent et des îles, ont également étayé notre hypothèse selon laquelle une différenciation génétique pourrait se produire entre les loups de ces environnements adjacents.

**Résultats** : Nous avons utilisé des marqueurs génétiques microsatellites pour examiner les données obtenues à partir d'échantillons fécaux de loups. Nos résultats sur 116 individus suggèrent la présence d'un cline génétique entre les loups du continent et ceux des îles. Ce schéma se produit malgré les observations de terrain qui montrent que les individus traversent facilement la zone d'étude de 30 km de large et nagent jusqu'à 13 km entre les masses terrestres de la région.

**Conclusions** : La dispersion basée sur l'habitat natal (c'est-à-dire la préférence pour la dispersion dans des environnements écologiques familiers) pourrait contribuer à la différenciation génétique. En conséquence, cette hypothèse de travail présente une piste intéressante pour de futures recherches là où des ressources marines ou d'autres composantes de l'hétérogénéité écologique sont présentes.

#### CONTEXTE

Des preuves récentes indiquent que les variations écologiques et environnementales peuvent entraîner une différenciation génétique au sein de nombreux taxons, y compris les espèces très mobiles. Les exemples incluent les tortues de mer (revues dans Bowen et Karl [1]), les espèces de poissons telles que le hareng (*Clupea harengus* L., 1758 ; André et al. [2]) et le merlu (*Merluccius merluccius* L., 1758 ; Milano et al. [3]), et les espèces de mammifères incluant l'orque (*Orcinus orca* L., 1758 ; Hoelzel et al. [4]), le couguar (*Puma concolor* L., 1771 ; McRae et al. [5]), le lynx (*Lynx canadensis* Kerr, 1792 ; Rueness et al. [6]), le coyote (*Canis latrans* Say, 1823 ; Sacks et al. [7]), et le loup (*C.*

*lupus* L., 1758 ; Musiani et al. [8] ; Pilot et al. [9] ; Weckworth et al. [10- 12]). Par exemple, Muñoz-Fuentes et al. [13] ont montré une forte divergence génétique sur des distances inférieures à 500 km entre les loups des régions côtières et intérieures de la Colombie Britannique (BC), Canada. **Ce sont les dimensions écologiques et environnementales telles que le climat et la disponibilité des proies entre les zones, et non la distance, qui expliquent le mieux la structure des populations.**

Ces schémas sont dus au fait que les individus ont plus de chances de survivre et de se reproduire dans leur habitat natal (Davis et Stamps [14], Nosil et al. [15], Edelaar et al. [16]), ce qui, à son tour, peut influencer la structure génétique de la population. Ces travaux permettent de prédire que la divergence génétique peut être détectée même sur de courtes distances géographiques, et pour des animaux très mobiles, en cas de gradient important des conditions environnementales.

De telles transitions écologiques marquées se produisent entre les environnements continentaux et insulaires adjacents de la côte de la Colombie-Britannique. Bien que les distances entre le continent et les îles voisines soient faibles (<1500 m), les environnements présentent des différences géologiques et écologiques frappantes. Le continent est topographiquement accidenté, contient moins de rivages pour une surface donnée et est relativement riche en espèces. En revanche, les îles voisines sont moins montagneuses, ont un littoral plus complexe et abritent moins d'espèces ; les grizzlis (*Ursus arctos horribilis* Ord, 1815), qui sont en compétition avec les loups pour les sources marines, sont notamment absents (Darimont et Paquet [17] ; Paquet et al. [18]). En raison de ces différents environnements, les analyses des fèces et des données d'isotopes stables ont permis d'identifier des niches réalisées distinctes. Les loups des populations insulaires dépendent des ressources marines pour jusqu'à 85% de leur alimentation, alors que les congénères du continent en comprennent rarement plus de 30% (Darimont et al. [19,20]). De plus, le continent côtier abrite des élans (*Alces alces* L., 1758) et des chèvres de montagne (*Oreamnus americanus* Blainville, 1816) qui sont absents ou rares sur les îles côtières. Par conséquent, ces proies majeures sont fréquemment détectées dans le régime alimentaire des loups dans les zones continentales et seulement très rarement sur les îles (Darimont et al. [21]). De plus, reflétant probablement ces niches distinctes d'habitat et d'alimentation, la prévalence des parasites diffère également entre les zones ; il y a une prévalence fécale plus élevée d'infections à *Giardia* sp. sur les îles et une prévalence plus faible de *Diphyllo-bothrium* sp. par rapport aux sites continentaux (Bryan et al. [22]).

Notre objectif était d'examiner les données génétiques des loups de la côte de la Colombie-Britannique sur une zone géographique limitée (~2000 km<sup>2</sup>, avec un axe continent-île généralement est-ouest de <30 km) pour tester l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité écologique peut déterminer la structure génétique de la population d'un animal très mobile dans une petite zone. Nous notons que cette prédiction a également été éclairée par les détenteurs de connaissances écologiques traditionnelles (CET) de la région de la Première nation Heiltsuk, qui font une distinction entre les formes continentales de « loup des bois » et les formes insulaires de « loup côtier ». Compte tenu de ces hypothèses fondées sur les connaissances scientifiques et le savoir écologique traditionnel et des gradients environnementaux marqués sur la côte de la Colombie-Britannique, nous nous attendions à ce que la différenciation génétique entre le continent et l'île reflète les différences écologiques entre les groupes sociaux voisins.

## METHODES

### Zone d'étude

La côte centrale de la Colombie-Britannique est un réseau éloigné d'îles et de masses continentales naturellement fragmentées avec des perturbations anthropiques industrielles limitées (mais en augmentation). La région est caractérisée par un climat humide et tempéré, et les précipitations annuelles dépassent généralement 350 cm (Darimont et Paquet [17]). Une zone centrale (~2000 km<sup>2</sup>) centrée sur Bella Bella (52°10'N, 128°09'W) a servi de lieu pour cette étude (fichier additionnel 1). Ce paysage est entouré par l'océan, qui sépare une masse continentale (823 km<sup>2</sup>) et cinq îles principales dont la taille varie de 150 à 250 km<sup>2</sup>. Les distances entre les îles et le continent vont de 250 m à 1450 m. Les données d'observation et de génétique (Darimont et al. [19] ; Navid [23]) suggèrent que les meutes de loups, définies par l'association pluriannuelle d'individus génétiquement et morphologiquement distincts, ont des domaines vitaux soit insulaires, soit continentaux. Cependant, un groupe (Yeo-Coldwell [YC]) utilise principalement l'habitat insulaire mais aussi une partie du continent adjacent. Les autres unités sont soit des groupes continentaux (Upper Roscoe [UR], Lower Roscoe [LR]), soit des groupes insulaires (Cunningham-Chatfield [CC], Denny-Campbell [DC]). De plus, les loups sont couramment observés nageant entre les masses continentales, et les domaines vitaux des groupes sociaux comprennent souvent plusieurs îles ou masses continentales (par exemple des péninsules ; Paquet et al. [18] ; Darimont [24] ; McAllister et Darimont [25]).

### Échantillonnage

Mille soixante-quatorze (1074) échantillons fécaux de loups ont été collectés entre l'hiver 2003 et l'hiver 2004. Nous avons recueilli le nombre suivant d'échantillons par saison : printemps :  $n = 416$  été :  $n = 297$  automne :  $n = 292$  hiver :  $n = 69$ . Les zones d'échantillonnage comprenaient des sentiers fauniques, des routes forestières et des droits de passage de l'énergie électrique.

...

### Amplification des microsatellites

Nous avons amplifié un panel de 14 marqueurs microsatellites (13 marqueurs autosomiques et un marqueur du chromosome Y).

...

### Analyses statistiques...

## RESULTATS

Le nombre moyen d'allèles par locus était de 5,8 pour les loups continentaux et de 6,8 pour les loups insulaires (Tableau 1). Pour les loups continentaux, l'hétérozygotie attendue était de 0,632 et cinq loci ont montré des écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg avec des niveaux d'hétérozygotie observés inférieurs à ceux attendus. Les résultats du  $F_{IS}$  étaient positifs pour tous les loci avec une valeur moyenne de 0,264. Pour les loups insulaires, l'hétérozygotie attendue était de 0,690 et sept loci présentaient des écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (quatre d'entre eux étaient cohérents entre les loups continentaux et insulaires). Les résultats du  $F_{IS}$  pour les loups des îles étaient positifs pour tous les loci sauf deux, avec une valeur moyenne de 0,211. Nous avons identifié des allèles nuls et des pics de bégaiement possibles pour l'ensemble de l'échantillon, mais l'abandon de grands allèles n'a pas été détecté (Fichier supplémentaire 3).

**Tableau 1.** Mesures de la diversité génétique des loups (*Canis lupus*) de la côte centrale de la Colombie-Britannique, Canada

Locus	#AllelesMA/IS	H <sub>o</sub> MA	H <sub>e</sub> MA	P-value + S.E. MA	F <sub>IS</sub> MA	H <sub>o</sub> IS	H <sub>e</sub> IS	P-value + S.E. IS	F <sub>IS</sub> IS
FH2054	6/8	0.465	0.595	0.016 + (0.0035)	0.220	0.456	0.720	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.368
FH2001	6/10	0.432	0.715	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.399	0.789	0.811	0.022 + (0.0069)	0.028
FH2096	4/3	0.318	0.334	0.171 + (0.0081)	0.047	0.592	0.502	0.276 + (0.0054)	-0.180
FH2010	3/6	0.211	0.319	0.023 + (0.0018)	0.342	0.355	0.538	<b>0.000 + (0.0004)</b>	0.342
FH2088	5/5	0.614	0.694	0.106 + (0.0050)	0.116	0.761	0.726	0.071 + (0.0054)	-0.049
FH2422	8/7	0.561	0.828	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.325	0.574	0.734	<b>0.000 + (0.0001)</b>	0.220
PEZ06	9/9	0.421	0.811	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.484	0.409	0.831	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.510
PEZ19	3/3	0.371	0.550	0.028 + (0.0021)	0.328	0.362	0.585	<b>0.003 + (0.0005)</b>	0.384
PEZ 15	8/12	0.605	0.796	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.243	0.452	0.755	<b>0.000 + (0.0000)</b>	0.403
FH3725	6/5	0.636	0.683	<b>0.000 + (0.0001)</b>	0.068	0.647	0.702	<b>0.000 + (0.0002)</b>	0.079
MEAN	5.8/6.8	0.463	0.632		0.264	0.539	0.690		0.211

Genetic variation across 10 microsatellite loci for individuals from mainland (MA, n = 44) and island (IS, n = 72) areas. H<sub>e</sub> values are calculated with correction for uneven samples sizes (Nei [32]).

\*Bold font indicates significant p-values.

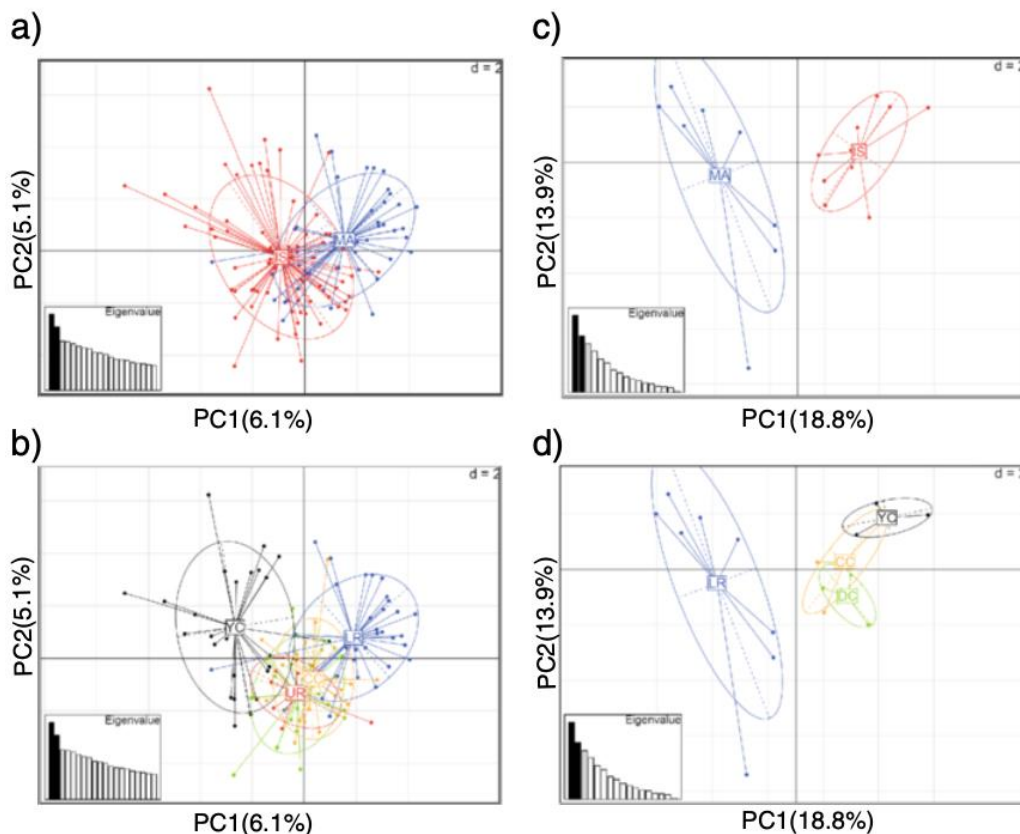
Les résultats de l'ACP ont indiqué la présence d'un **cline** génétique entre les loups des îles et ceux du continent (Figure 1a, c). Bien que le chevauchement soit important, les résultats suggèrent un gradient est-ouest des profils sur < 30 km. L'examen des profils génétiques basés sur les groupes de loups connus dans la région (UR n'était pas représenté dans la deuxième analyse) a suggéré un chevauchement limité entre les loups LR (continent) et YC (île) (Figure 1b, d). Les groupes insulaires CC et DC occupent une position intermédiaire, ainsi que le groupe UR du continent. Les graphiques en couleur (Fichier additionnel 4) montrent les profils génétiques individuels dans l'ensemble de la zone d'étude, et présentent un gradient est/ouest similaire du continent aux îles. Les résultats de l'ACP pour les individus identifiés comme mâles ( $n = 28$ ) étaient cohérents avec la différenciation île-continent (Fichier supplémentaire 5). Pour l'ACPs, une structure globale (et aucune structure locale) était apparente (Fichier additionnel 6). Lorsqu'elle est cartographiée dans l'espace géographique, la structure globale révèle un gradient est-ouest où YC et LR sont les groupes les plus différenciés (Figure 2). Le test de Mantel partiel a donné un coefficient de corrélation de 0,011 (valeur  $p$  de 0,351) entre la distance génétique et les matrices d'habitat. Le test entre la distance géographique et les matrices d'habitat a produit un coefficient de corrélation de 0,568 (valeur  $p$  de 0,001). Les résultats de l'autocorrélation spatiale étaient positifs pour les 17 premiers kilomètres, négatifs à partir d'environ 17-45 km, et positifs par la suite (bien que cela puisse être considéré comme une autocorrélation nulle aux classes de distance les plus grandes avec de larges intervalles de confiance ; Fichier supplémentaire 7).

## DISCUSSION

### Variation génétique

La diversité allélique et l'hétérozygotie attendue pour les loups insulaires (6,8, 0,690) et les loups continentaux (5,8, 0,63) étaient relativement élevées et comparables aux valeurs rapportées pour les populations de loups insulaires de la côte pacifique du sud-Est de l'Alaska (5, 0,52 ; Weckworth et al. [10]) et les populations insulaires côtières de l'Arctique Canadien (4,2, 0,61 ; Carmichael et al. [43]). La diversité allélique et l'hétérozygotie attendue étaient un peu plus faibles pour les loups de la partie continentale de notre zone d'étude, bien que cela puisse, au moins en partie, refléter les effets aléatoires de la taille relativement petite de nos échantillons. La comparaison avec les valeurs F<sub>IS</sub> des îles du sud-Est de l'Alaska (0,05) et des îles côtières de l'Arctique Canadien (0,181) **suggère un degré plus élevé d'accouplement entre parents chez les loups du continent (0,264) et des îles (0,211) de la côte de la Colombie-Britannique.** Cependant, Carmichael et al. [43] ont également

observé des valeurs élevées du  $F_{IS}$  sur l'île Victoria (0,427,  $n = 52$ ) et sur les îles de l'Arctique (0,629,  $n = 11$ ). D'après les résultats obtenus sur les loups d'Alaska, les loups continentaux semblent avoir une plus grande diversité génétique. Nous nous attendrions également à une situation similaire pour notre zone d'étude, puisque les loups continentaux ont une zone d'influence plus large d'où ils peuvent recevoir des immigrants. Cependant, il existe des groupes de loups connus sur des îles voisines non incluses dans cette étude et nous ne pouvons pas exclure la possibilité que l'immigration en provenance de ces zones ait pu augmenter la diversité de notre échantillon de loups insulaires.



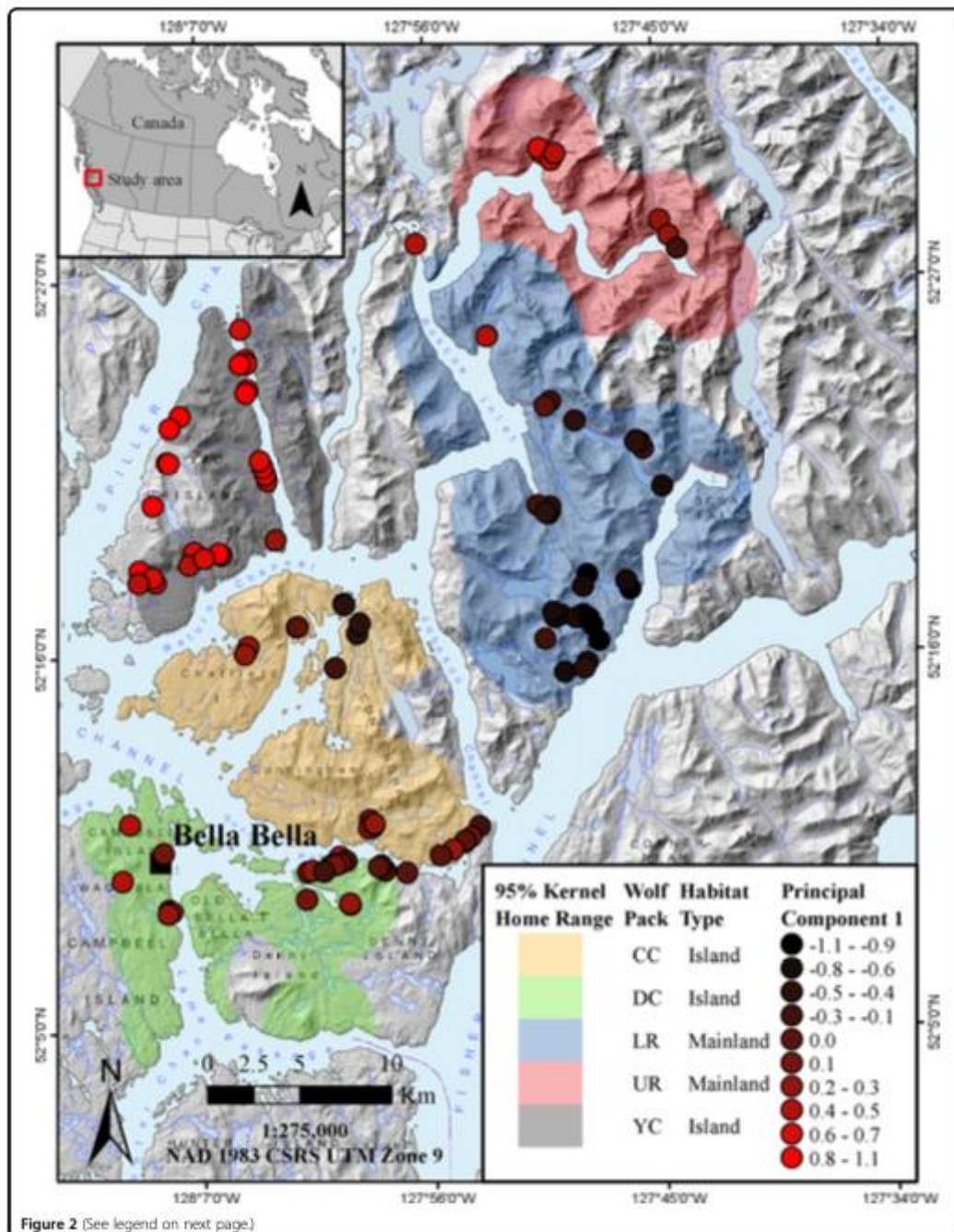
**Figure 1.** Analyses en composantes principales des loups (*Canis lupus*) de la côte centrale de la Colombie-Britannique, Canada, montrant la distribution géographique des individus. **a)** Profils individuels ( $n = 116$ ) basés sur  $\geq 10$  loci microsatellites étiquetés selon les emplacements des échantillons sur le continent (MA) et sur les îles (IS). **b)** Profils individuels ( $n = 116$ ) basés sur  $\geq 10$  loci microsatellites étiquetés selon l'appartenance à cinq groupes familiaux de loups : Upper Roscoe (UR) et Lower Roscoe (LR) sur le continent, et les îles Yeo-Coldwell (YC), Cunningham-Chatfield (CC) et Denny-Campbell (DC). Notez que l'étiquette pour DC (couleur verte) est recouverte par UR (couleur rouge). **c)** Un sous-échantillon de profils individuels ( $n = 18$ ) avec des génotypes dupliqués basés sur  $\geq 5$  loci étiquetés selon les emplacements d'échantillonnage sur le continent et les îles. **d)** Des profils individuels ( $n = 18$ ) avec des génotypes dupliqués basés sur  $\geq 5$  loci étiquetés selon l'appartenance à quatre groupes de familles de loups LR, YC, CC et DC (aucun de UR).

### Échantillonnage non invasif et génotypage

L'abandon d'allèles dans l'échantillonnage non invasif (Santini et al. [44]) pourrait, au moins en partie, expliquer les valeurs plus faibles de l'hétérozygotie observée, le nombre élevé de loci qui ne sont pas en équilibre de Hardy-Weinberg et les valeurs positives du  $F_{IS}$ . Nos résultats pourraient également avoir été influencés par la présence d'allèles nuls. Cependant, lorsque la plupart des loci indiquent des allèles nuls, le programme MICRO-CHECKER prévient qu'il se peut qu'il n'y ait pas d'accouplement aléatoire dans la population (panmixie). Les résultats de l'ACP et de l'ACP de la différenciation île-continent suggèrent l'absence de panmixie dans notre zone d'étude. Nous pensons donc que la structure île-continent a contribué aux rapports fréquents d'allèles nuls. La



zone d'étude est difficile d'accès, et de nombreux échantillons peuvent être vieux de plusieurs semaines et donc affectés par l'exposition au climat humide (Santini et al. [44] ; Navid [23]). Nos résultats sont basés sur des analyses de matériel fécal, où des génotypes dupliqués ont été obtenus pour 15% (18 sur 116) des individus. Les taux d'erreur étaient élevés, mais nous ne nous attendons pas à un biais constant entre les régions. Les résultats des génotypes dupliqués sont en accord avec l'ensemble des données, bien que d'autres échantillonnages et analyses de tubes multiples (par exemple Santini et al. [44]) soient nécessaires pour une identification précise des loups individuels et pour confirmer les événements de dispersion dans notre zone d'étude.



**Figure 2.** Analyse en composantes principales spatiales des loups (*Canis lupus*) de la côte centrale de la Colombie-Britannique, Canada, montrant la première structure globale cartographiée à travers la zone d'étude. Les profils individuels ( $n = 116$ ) sont basés sur  $\geq 10$  loci microsatellites et proviennent de cinq groupes familiaux de loups : Upper Roscoe (UR) et Lower Roscoe (LR) sur le continent, et les îles Yeo-Coldwell (YC), Cunningham-Chatfield (CC) et Denny-Campbell (DC)

## Écologie évolutive et différenciation génétique entre les loups continentaux et insulaires

Le test de Mantel partiel n'a montré aucune relation significative entre la distance génétique et le type d'habitat île-continent lorsqu'on tient compte de la distance géographique. Cependant, il existe une corrélation significative entre la distance géographique et le type d'habitat île-continent, ce qui suggère que les deux matrices sont colinéaires et que leurs effets ne peuvent être différenciés. L'autocorrélation spatiale a indiqué une autocorrélation négative d'environ 17-45 km. Ces résultats semblent contraster avec ceux de Muñoz-Fuentes et al. [13] qui ont signalé que la distance géographique était peu susceptible d'expliquer la structure spatiale des haplotypes d'ADNmt des loups dans une étude plus large de la côte et du centre de la Colombie-Britannique. Les loups sont des disperseurs capables de voyager > 70 km/jour (Mech et Boitani [45]), et il semble peu probable que la distance géographique puisse expliquer à elle seule la structure île-continent suggérée par l'ACPs. Dans une telle situation, nous nous attendrions à ce que les résultats de l'autocorrélation spatiale montrent des valeurs de parenté négatives cohérentes (et croissantes) avec la distance géographique. En revanche, la classe de distance 45-50 qui représente les loups dans les parties les plus au nord et les plus au sud de notre étude, qui sont les plus éloignées en termes de distance géographique, a montré des valeurs positives (ou, plus probablement, aucune autocorrélation). De multiples facteurs d'interaction, dont la distance, l'eau, la rugosité du terrain, etc., peuvent affecter la structure génétique dans notre zone d'étude. Bien qu'il soit essentiel d'évaluer l'influence éventuelle de la physiographie sur les différences observées entre les loups insulaires et continentaux, la corrélation observée entre la distance géographique et le type d'habitat, combinée à la complexité physique du paysage, rend problématique et potentiellement trompeuse l'utilisation des distances linéaires pour estimer les déplacements des loups.

Les barrières d'eau entre le continent et les îles peuvent restreindre la dispersion et le flux génétique. Par exemple, les loups captifs relâchés sur l'île Coronation en Alaska n'ont pas nagé 900 m jusqu'à un habitat proche où la nourriture est abondante (Klein [46]). Dans notre étude, nous rejetons cette hypothèse car nous observons couramment des loups nageant entre les masses terrestres et les distances entre les îles (y compris les multiples masses terrestres utilisées par certains groupes) sont souvent plus grandes que les distances entre les îles et le continent (Darimont et al., données non publiées). Les immigrants provenant de l'extérieur de la zone d'étude pourraient également influencer le gradient est-ouest observé dans les profils génétiques. La différenciation observée dans les profils YC, par exemple, peut s'expliquer par le flux génétique provenant de loups non échantillonnés sur les îles extérieures, père ouest. De même, les profils du groupe UR, qui présentent un chevauchement considérable avec les loups des îles, pourraient résulter de l'immigration d'un ou plusieurs loups des îles ayant un succès reproductif élevé. De plus, la présence de profils intermédiaires au nord et au sud de notre zone d'étude implique un gradient île-continent. Une dichotomie stricte île-continent peut donc être simpliste et devrait être évaluée sur une échelle géographique plus large. Cependant, sans données génétiques provenant d'une plus grande étendue spatiale, nous ne pouvons pas évaluer ces hypothèses.

La structure des groupes familiaux pourrait également avoir influencé nos résultats, en particulier pour les animaux à longue durée de vie pour lesquels l'influence génétique d'un reproducteur réussi peut être détectée sur plusieurs générations. Les difficultés d'amplification du gène MS41B ont probablement réduit notre capacité à identifier les loups mâles. Une éventuelle prévalence plus élevée de femelles dans l'échantillon pourrait néanmoins exacerber la structuration génétique chez les espèces où les mâles sont plus susceptibles de se disperser. Cependant, les profils des loups mâles que nous avons évalués ont montré un gradient île-continent similaire. Les données

d'observation et de suivi suggèrent que la taille des groupes de loups dans la zone d'étude était  $\leq 10$  individus (Darimont [24]), et il semble peu probable que le gradient observé dans les profils génétiques puisse être expliqué par la seule structure sociale (c'est-à-dire l'appartenance à une meute). L'identification de 116 individus dans la zone d'étude semble raisonnable pour une période d'échantillonnage incluant 2 portées, une mortalité hivernale des petits pouvant dépasser 50%, et la probabilité que 20% des individus soient des disperseurs solitaires ou extraterritoriaux (Mech et Boitani [47]).

Malgré les incertitudes mentionnées ci-dessus, nous proposons l'hypothèse de travail que le gradient écologique marqué entre les îles et le continent, tel que révélé par les caractéristiques du paysage et les données alimentaires et parasitaires des loups de notre zone d'étude, peut influencer la structure génétique de la population. Bien que notre étude doive être interprétée avec prudence et qu'elle doive être répétée avec des profils génétiques de meilleure qualité, les résultats semblent cohérents avec un nombre croissant de publications faisant état d'une différenciation génétique chez les loups et d'autres espèces très mobiles (voir Introduction) influencée par des facteurs écologiques et environnementaux. Les taux de dispersion et les flux génétiques peuvent différer considérablement entre les sous-populations insulaires et continentales, et la mesure dans laquelle les populations sont démographiquement indépendantes pourrait aider à définir les unités de gestion (Palsbøll et al. [48]) le long de la côte Pacifique.

Des caractéristiques morphologiques associées ou d'autres caractéristiques obtenues au fil du temps auraient pu permettre aux détenteurs de connaissances TEK de reconnaître ces formes de loups dissemblables. Une telle nomenclature intraspécifique est courante chez les détenteurs de connaissances indigènes (Turner et al. [49]). En effet, dans le sud-Est de l'Alaska adjacent, la fréquence de la phase de couleur noire chez les loups tués par les trappeurs est d' $\sim 50\%$  sur le continent et seulement d' $\sim 20\%$  sur les îles (Person et al. [50]). D'autres différences morphologiques entre les loups de la côte de la Colombie Britannique pourraient avoir conduit à une classification continent-île par les populations locales.

L'influence évolutive des ressources marines, qui sont prononcées sur les îles de notre zone d'étude, peut être dramatique pour la faune terrestre. Par exemple, on pense que les ours polaires (*U. maritimus* Phipps, 1774) ont évolué à partir des grizzlis dans les zones périphériques où les sources marines étaient abondantes (Shields et al. [51]). De plus, on pense que les loups de la côte de la Colombie-Britannique (populations continentales et insulaires) ont divergé des populations intérieures en partie à cause de la disponibilité des ressources marines dans les zones côtières (Muñoz-Fuentes et al. [13]). Les individus nés dans cet environnement distinct sont probablement plus aptes à survivre et à se reproduire dans ces conditions qu'au-delà.

## CONCLUSIONS

Nos résultats indiquent la présence d'un **cline** génétique entre les loups des îles et du continent. Bien que le chevauchement soit important, les résultats suggèrent un gradient est-ouest dans les profils sur  $< 30$  km. Nous supposons que les réponses adaptatives à l'hétérogénéité des ressources alimentaires peuvent influencer la différenciation génétique. En conséquence, cette ligne d'enquête présente une avenue passionnante pour les recherches futures où les ressources marines ou d'autres composants de l'hétérogénéité écologique sont présents.