Utilisation de modèles bayésiens de mélange d'isotopes stables pour estimer le régime alimentaire du loup dans un écosystème à proies multiples

The Journal of Wildlife Management 76(6):1277–1289; 2012; DOI: 10.1002/jwmg.359

Management and Conservation

Using Bayesian Stable Isotope Mixing Models to Estimate Wolf Diet in a Multi-Prey Ecosystem

JONATHAN J. DERBRIDGE,[1,2] *Boone and Crockett Fellow, Wildlife Biology Program, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
PAUL R. KRAUSMAN, *Boone and Crockett Professor of Wildlife Conservation, Wildlife Biology Program, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA*
CHRIS T. DARIMONT, *Environmental Studies Department, University of California, Santa Cruz, CA 95060, USA*

Résumé

L'analyse des isotopes stables (AIS) des tissus du loup (*Canis lupus*) peut être utilisée pour estimer le régime alimentaire et la variabilité du régime alimentaire intra-populationnel lorsque les proies potentielles ont des valeurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ distinctes. Nous avons testé cette technique en utilisant des **poils de garde** prélevés sur 44 loups dans 12 meutes du nord-ouest du Montana, au cours de l'été 2009. Nous avons utilisé des modèles hiérarchiques bayésiens de mélange d'isotopes stables pour déterminer le régime alimentaire et les échelles de variation du régime alimentaire à partir du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{15}N$ des loups et des proies potentielles, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le wapiti (*Cervus canadensis*), l'orignal (*Alces alces*), le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), et d'autres proies. Pour vérifier les résultats de l'AIS, nous avons effectué une analyse séparée du régime alimentaire avec des crottes appariées dans le temps (c.-à-d. collectées en été 2008) provenant de 4 mêmes meutes. Les loups ont été centrés sur les proies ongulées dans l'espace de mélange isotopique. Les deux méthodes ont révélé des différences entre les régimes alimentaires des meutes et que les loups peuvent consommer des orignaux dans des proportions plus importantes que celles prévues par la biomasse disponible. Les résultats de l'analyse des isotopes stables et des excréments n'étaient pas entièrement concordants ; les hypothèses relatives aux tissus utilisés dans l'AIS, à la période de croissance des poils chez les loups et à l'échantillonnage des excréments peuvent avoir contribué à une discordance entre les méthodes. Des valeurs de fractionnement incorrectes, une séparation insuffisante des proies dans l'espace de mélange isotopique, le choix d'informations préalables dans les modèles de mélange bayésiens et des facteurs inexpliqués peuvent avoir faussé les estimations du régime alimentaire. Cependant, la proportion élevée et constante d'orignaux dans le régime alimentaire des meutes suggère qu'une surveillance accrue de la population serait bénéfique pour la gestion des orignaux et des loups. Nos résultats soutiennent également les suggestions d'autres chercheurs selon lesquelles les valeurs de fractionnement spécifiques aux espèces devraient être utilisées chaque fois que cela est possible, et que l'AIS peut parfois fournir des indices d'utilisation uniquement pour des groupes de proies généraux (par exemple, les grands ongulés). © 2012 The Wildlife Society.

INTRODUCTION

Le régime alimentaire des loups (*Canis lupus*) et d'autres grands carnivores est traditionnellement estimé à partir des animaux tués (Burkholder 1959, Boyd et al. 1994, Ballard et al. 1997, Kunkel et al. 1999) et des crottes (Putman 1984, Leopold et Krausman 1986, Merkle et al. 2009) ou par une combinaison de ces méthodes (Potvin et Jolicoeur 1988, Huggard 1993, Arjo et al. 2002).

L'analyse des isotopes stables (AIS) est une technique de plus en plus courante qui peut fournir des informations plus complètes sur le régime alimentaire (Szepanski et al. 1999). L'analyse des isotopes stables détermine les proportions relatives de chaque source de nourriture dans le régime alimentaire des consommateurs en mesurant les changements qui se produisent dans les rapports isotopiques lorsque les tissus sont consommés, métabolisés et réorganisés au cours des étapes trophiques (Peterson et Fry 1987). Les compositions isotopiques des tissus des carnivores reflètent donc celles de leurs proies, et comme tous les nutriments assimilés dans les tissus pendant la croissance peuvent être mesurés, un enregistrement complet du régime alimentaire peut être **dérivé** à partir de preuves directes (DeNiro et Epstein 1978, 1981), contrairement aux enregistrements du régime alimentaire qui doivent être assemblés à partir du contenu des excréments ou des preuves obtenues lors de la prédation.

L'analyse des isotopes stables permet d'estimer ces enregistrements complets du régime alimentaire sur toute une série d'échelles temporelles et sur plusieurs niveaux de population. En fonction des taux de renouvellement des échantillons de tissus disponibles, il est possible de déterminer les régimes alimentaires à court ou à long terme (Peterson et Fry 1987). Par exemple, le sang contient les valeurs isotopiques des sources de nourriture métabolisées au cours des 10-14 jours précédents (Hilderbrand et al. 1996), les poils reflètent le régime alimentaire sur une période de plusieurs mois (Darimont et Reimchen 2002), et le tissu osseux stocke l'historique du régime alimentaire de toute une vie (Tieszen et al. 1983). Comme les échantillons de tissus utilisés pour l'AIS peuvent être attribués à des **individus**, la variabilité du régime alimentaire peut être estimée à plusieurs niveaux de population (Urton et Hobson 2005, Darimont et al. 2008). Ceci pourrait être particulièrement utile pour les études sur le régime alimentaire des loups, qui peut varier entre les individus, les meutes et les régions (Semmens et al. 2009).

Pour toute étude du régime alimentaire qui utilise l'AIS, trois hypothèses fondamentales doivent être respectées. **Premièrement**, la technique nécessite une connaissance préalable de la disponibilité des proies pour les consommateurs, et seule la contribution des proies sélectionnées comme sources potentielles du régime alimentaire peut être mesurée. **Deuxièmement**, la contribution spécifique de chaque source alimentaire ne peut être déterminée que si les sources sont isotopiquement distinctes (Ben-David et al. 1997). La rétention relative de l'isotope le plus lourd (c'est-à-dire l'enrichissement ou l'appauvrissement) au fur et à mesure que les tissus des proies sont métabolisés et assimilés dans les tissus des consommateurs est appelée fractionnement trophique. Lorsque l'AIS est utilisée pour déterminer le régime alimentaire, des valeurs de fractionnement appropriées sont appliquées aux valeurs isotopiques stables des proies avant d'être comparées à la composition isotopique des tissus du consommateur. Il n'existe pas de données

expérimentales pour les loups et la convention de l'AIS est d'utiliser les valeurs de fractionnement disponibles du parent le plus proche du taxon étudié. Les valeurs de fractionnement les plus couramment utilisées dans les études sur le régime alimentaire des loups ont été estimées à partir d'études contrôlées sur l'alimentation des renards roux (*Vulpes vulpes* ; Roth et Hobson 2000).

L'estimation du régime alimentaire des loups à l'aide de la AIS fournirait la première évaluation méthodologique de cette technique dans la partie Américaine des Rocheuses du Nord et pourrait donner un aperçu de l'écologie alimentaire d'un prédateur recolonisant d'un grand intérêt pour la gestion. Le premier groupe de loups se reproduisant a été documenté dans le parc national de Glacier, au Montana, en 1986 (Ream et al. 1989), et la population de loups du nord-ouest du Montana a augmenté de ≥23 en 1995 (Pletscher et al. 1997) à >300 en 2009 (Sime et al. 2010). L'examen du régime alimentaire des loups peut fournir des informations sur la façon dont les loups utilisent les proies communes et rares, et sur la façon dont cette utilisation varie dans l'espace et dans le temps. De nouvelles données sur ce que les loups consomment et sur les échelles auxquelles les variations du régime alimentaire peuvent se produire pourraient être utiles aux gestionnaires de deux façons. **Premièrement**, ils seront en mesure de fournir des informations actualisées au public. **Deuxièmement**, ces données pourraient aider les gestionnaires à fixer des saisons de chasse pour les ongulés et les loups (J. S. Williams, Montana Fish, Wildlife and Parks [MFWP], communication personnelle).

Nous avons utilisé les valeurs des isotopes stables des loups et de leurs proies pour estimer le régime alimentaire estival et la variation du régime alimentaire intra-populationnel des loups de 12 meutes du nord-ouest du Montana. La variation entre les meutes a été rapportée à partir des animaux tués dans le nord-ouest du Montana (Kunkel et al. 2004) et ailleurs à partir des excréments d'été (Van Ballenberghe et al. 1975, Tremblay et al. 2001), et les données d'isotopes stables ont été utilisées pour déterminer la variabilité du régime alimentaire d'été entre les individus (Urton et Hobson 2005). Par conséquent, nous avons **prédit** que la variabilité de la meute et des individus expliquerait la plus grande partie de la variation du régime alimentaire de tous les loups. Pour vérifier les résultats de l'AIS, nous avons effectué une analyse séparée du régime alimentaire sur des excréments appariés dans le temps provenant de 4 des 12 meutes, et nous n'avons pas prédit de différences significatives dans les proportions de biomasse de proies consommées entre les deux séries de données.

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude englobe environ 10 000 km^2 du nord-ouest du Montana, un paysage montagneux en grande partie accidenté, entrecoupé de vallées fortement boisées qui comprennent des parties de la forêt nationale de Kootenai, de la forêt nationale de Flathead et du parc national de Glacier. Les forêts étaient dominées par le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), le pin tordu (*Pinus contorta*), l'épicéa (*Picea* spp.), le mélèze de l'Ouest (*Larix occidentalis*) et le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*). Les autres conifères sont le thuya occidental (*Thuja plicata*), la pruche occidentale (*Tsuga heterophylla*) et le sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*). Le peuplier noir (*Populus trichocarpa*), les saules (*Salix* spp.) et les aulnes (*Alnus* spp.) étaient les espèces riveraines communes (Pfister et al. 1977). Les proies potentielles des loups dans la

zone d'étude comprenaient le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), la chèvre des montagnes (*Oreamnos americanus*), le cerf wapitis (*Cervus canadensis*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), l'orignal (*Alces alces*), le castor (*Castor canadensis*), le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), le lapin de montagne (*Sylvilagus nuttallii*) et les petits mammifères. Les autres prédateurs sont le puma (*Puma concolor*), l'ours noir (*Ursus americanus*), le grizzli (*Ursus arctos*), le lynx (*Lynx canadensis*), le lynx roux (*Lynx rufus*), le coyote (*Canis latrans*), le renard roux et le carcajou (*Gulo gulo*).

L'altitude varie de 568 m à 2 663 m dans la région sauvage des Cabinet Mountains, la chaîne Bitterroot, les Purcell Mountains et les Salish Mountains à l'ouest, et la chaîne Whitefish à l'est (Pfister et al. 1977). Trois grandes rivières traversent la zone d'étude : la Kootenai, la Clark Fork et la North Fork Flathead. Le climat est modéré par l'océan Pacifique et se caractérise par des étés chauds et secs et des hivers frais et humides (Caprio et Nielson 1992). L'utilisation des terres comprend l'exploitation commerciale du bois, le développement des minéraux et de l'énergie, l'attribution de pâturages fédéraux, la chasse, la pêche de loisir et l'utilisation de véhicules tout-terrain.

MÉTHODES

Les loups muent chaque année à partir de la fin du printemps (Mech 1974), la nouvelle croissance se poursuivant jusqu'à la fin de l'automne (Young et Goldman 1944). Les poils de garde complètement développés contiennent donc des enregistrements de l'alimentation estivale de chaque individu à partir de l'année de croissance (Darimont et Reimchen 2002). Comme les échantillons de poils reflètent le régime alimentaire des loups individuels, nous avons prélevé ≥2 échantillons de poils par meute afin d'estimer le régime alimentaire de la meute. Nous avons supposé que les proies communes (c'est-à-dire le cerf de Virginie, le cerf mulet, le wapiti et l'orignal) constitueraient la majorité du régime alimentaire et qu'environ 5% du régime alimentaire pourrait être composé de castor, d'écureuil de Colombie (*Spermophilus columbianus*) et de lièvre des neiges (Boyd et al. 1994, Kunkel et al. 1999, Arjo et al. 2002, Urton et Hobson 2005). En conséquence, nous avons sélectionné ces 7 espèces comme sources alimentaires potentielles dans notre AIS.

Les loups consomment principalement les muscles et les organes internes de leurs proies ; cependant, ces échantillons sont difficiles à obtenir pour les études sur les loups sauvages, et les poils sont généralement utilisés comme source de valeurs isotopiques des espèces proies (Darimont et Reimchen 2002, Urton et Hobson 2005). Nous avons collecté 100 poils entiers/échantillon sur des cerfs de Virginie (n = 31), des cerfs mulets (n = 30), des wapitis (n = 25) et des orignaux (n = 9) abattus à 4 postes de contrôle de chasseurs dans la zone d'étude en novembre et décembre 2008. Nous avons collecté des poils de castors (n = 3) piégés lors d'opérations de contrôle des dégâts en septembre 2009. Nous avons collecté 44 échantillons de poils de loups provenant de 12 meutes ($\bar{x}$ = 3,7 échantillons/meute, intervalle = 2-8), de mai à août 2009. Nous avons prélevé des poils de garde sur des lits de jour individuels (c'est-à-dire des dépressions circulaires de substrat de 1 m^2) sur des sites d'attache (c'est-à-dire des tanières et des sites de rendez-vous [n = 36]) et des animaux tués (n = 3), en supposant que les poils perdus correspondent à la croissance de l'année précédente et qu'ils sont donc représentatifs du régime alimentaire pendant l'été 2008. Comme les lits peuvent contenir des poils de plusieurs loups (Stenglein et al. 2010), nous n'avons échantillonné les

lits >1 m^2 que si nous trouvions suffisamment de poils dans une seule touffe pour obtenir un échantillon complet (c'est-à-dire 30 poils, Darimont et al. 2007). Nous avons également prélevé des poils sur des loups capturés pour le suivi de la population (n = 3) et sur des loups tués sur les routes (n = 2). Nous avons placé tous les échantillons dans des sacs Whirl-Pak1 de 118 ml (Nasco, Fort Atkinson, WI) étiquetés avec la date, la meute et le lieu.

…

Tableau 1. Moyennes et écarts types des valeurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ estimées à partir des poils des loups et des sources d'alimentation dans le nord-ouest du Montana, 2008 et 2009

		$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$	
Species	***n***	$\bar{x}$	**SD**	$\bar{x}$	**SD**
Wolf	44	−22.91	0.32	5.29	0.67
White-tailed deer	31	−25.07	0.8	3.64	0.75
Mule deer	30	−25.15	0.67	2.52	1.63
Elk	25	−25.51	0.41	2.38	0.49
Moose	9	−25.57	0.44	0.56	0.61
Beaver	3	−24.44	0.22	6.24	1.09
Snowshoe hare[a]	207	−26.64	1.15	1.7	1.29
Ground squirrel[a]	16	−25.30	0.56	5.9	2.24

[a] Snowshoe hare and Columbian ground squirrel stable isotope values are from Roth et al. (2007).

Tableau 2. Résultats du test *U* de Mann-Whitney pour les tests de différence entre les valeurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des sources d'alimentation des loups à partir de poils collectés dans le nord-ouest du Montana, en 2008 et 2009

Prey		White-tailed deer	Mule deer	Elk	Moose	Beaver	Snowshoe hare[a]	Ground squirrel[a]
White-tailed deer (n = 31)	$\delta^{13}C$		435	253*	86	24	1,082***	229
	$\delta^{15}N$		166***	64***	0***	0***	535***	75***
Mule deer (n = 30)	$\delta^{13}C$	435		239*	82	13*	1,086***	238
	$\delta^{15}N$	166***		285	7***	6*	2,325***	62***
Elk (n = 25)	$\delta^{13}C$	253*	239*		92	0**	1,251***	122*
	$\delta^{15}N$	64***	285		0***	0**	1,536**	27***
Moose (n = 9)	$\delta^{13}C$	86	82	92		1*	486*	37*
	$\delta^{15}N$	0***	7***	0***		0*	376**	0***
Beaver (n = 3)	$\delta^{13}C$	24	13*	0**	1*		29**	9
	$\delta^{15}N$	0***	6*	0**	0*		0**	18
Snowshoe hare (n = 207)	$\delta^{13}C$	1,082***	1,086***	1,251***	486*	29**		574***
	$\delta^{15}N$	535***	2,325***	1,536**	376**	0**		156***
Ground squirrel (n = 16)	$\delta^{13}C$	229	238	122*	37*	9	574***	
	$\delta^{15}N$	75***	62***	27***	0***	18	156***	

*, **, and *** indicate $\delta^{13}C$ or $\delta^{15}N$ values are statistically different at the 0.05, 0.01, and 0.001 significance levels, respectively.
[a] Snowshoe hare and Columbian ground squirrel stable isotope values are from Roth et al. (2007).

RÉSULTATS

Les valeurs isotopiques moyennes pour les meutes de loups ont été centrées sur les espèces proies les plus communes dans l'espace de mélange (Fig. 1). D'après les modèles avec des a priori informatifs, l'orignal était la proie la plus courante pour 6 meutes, et le cerf de Virginie et le wapiti étaient les proies les plus courantes pour 3 meutes chacune. Ces trois proies étaient les deuxième et troisième proies les plus courantes pour 10 et 12 meutes, respectivement, le lièvre d'Amérique étant la deuxième proie la plus courante pour les deux autres meutes. D'après les modèles avec a priori non informatifs, l'orignal était la proie la plus courante pour 11 meutes, le castor étant la proie la plus courante pour une meute (c'est-à-dire Ksanka). Le wapiti était la deuxième proie la plus commune pour toutes les meutes, et l'orignal, le castor et le lièvre d'Amérique étaient, selon les cas, la troisième proie la plus commune (Tableau 3).

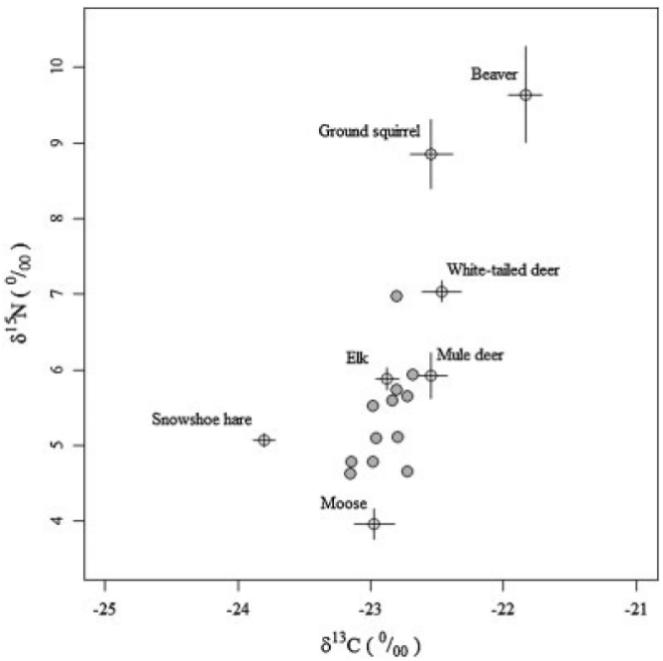

Figure 1. L'espace de mélange avec les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ moyens (+3,4‰ et +2,6‰, respectivement pour le fractionnement) des proies potentielles des loups (± SE), et les valeurs moyennes pour 12 meutes de loups (cercles gris) dans le nord-ouest du Montana, 2008. Les valeurs pour le lièvre des neiges et le spermophile de Colombie sont tirées de Roth et al. (2007)

Tableau 3. Estimations médianes postérieures et intervalles de confiance à 95% des proportions du régime alimentaire de l'été 2008 pour 12 meutes de loups du nord-ouest du Montana, à partir de modèles bayésiens de mélange d'isotopes stables utilisant des antécédents informatifs (*I*) et non informatifs (*N*)

	Median proportion of diet (95% CI) from diet source					
Pack	**White-tailed deer**	**Mule deer**	**Elk**	**Moose**	**Beaver**	**Snowshoe hare**
Fishtrap						
I	0.26 (0.02, 0.56)	0.05 (0.00, 0.34)	0.31 (0.01, 0.86)	0.19 (0.00, 0.47)	0.00 (0.00, 0.11)	0.07 (0.00, 0.33)
N	0.06 (0.00, 0.33)	0.05 (0.00, 0.25)	0.29 (0.04, 0.74)	0.33 (0.09, 0.57)	0.11 (0.01, 0.24)	0.06 (0.00, 0.25)
Bearfite						
I	0.10 (0.01, 0.26)	0.03 (0.00, 0.18)	0.09 (0.00, 0.37)	0.57 (0.31, 0.78)	0.00 (0.00, 0.05)	0.14 (0.00, 0.40)
N	0.03 (0.00, 0.15)	0.03 (0.00, 0.14)	0.14 (0.02, 0.38)	0.63 (0.40, 0.80)	0.04 (0.00, 0.10)	0.07 (0.00, 0.31)
Thirsty						
I	0.12 (0.01, 0.30)	0.03 (0.00, 0.25)	0.09 (0.00, 0.42)	0.59 (0.26, 0.81)	0.00 (0.00, 0.05)	0.07 (0.00, 0.38)
N	0.04 (0.00, 0.17)	0.03 (0.00, 0.18)	0.15 (0.02, 0.42)	0.62 (0.39, 0.81)	0.04 (0.01, 0.12)	0.05 (0.00, 0.26)
Candy Mt.						
I	0.16 (0.01, 0.42)	0.04 (0.00, 0.37)	0.16 (0.01, 0.70)	0.41 (0.03, 0.72)	0.00 (0.00, 0.07)	0.08 (0.00, 0.45)
N	0.05 (0.00, 0.23)	0.04 (0.00, 0.23)	0.22 (0.03, 0.60)	0.50 (0.20, 0.74)	0.06 (0.01, 0.17)	0.06 (0.00, 0.28)
Pulpit Mt.						
I	0.18 (0.02, 0.41)	0.04 (0.00, 0.23)	0.37 (0.03, 0.79)	0.26 (0.03, 0.48)	0.00 (0.00, 0.08)	0.09 (0.00, 0.27)
N	0.06 (0.00, 0.26)	0.04 (0.00, 0.20)	0.33 (0.05, 0.68)	0.36 (0.15, 0.57)	0.08 (0.01, 0.19)	0.07 (0.00, 0.23)
Twilight						
I	0.12 (0.01, 0.29)	0.04 (0.00, 0.27)	0.09 (0.00, 0.39)	0.62 (0.38, 0.83)	0.00 (0.00, 0.05)	0.04 (0.00, 0.23)
N	0.04 (0.00, 0.17)	0.03 (0.00, 0.19)	0.15 (0.02, 0.39)	0.64 (0.44, 0.82)	0.04 (0.01, 0.12)	0.04 (0.00, 0.18)
Kootenai S.						
I	0.28 (0.04, 0.53)	0.06 (0.00, 0.26)	0.37 (0.04, 0.78)	0.16 (0.01, 0.39)	0.00 (0.00, 0.17)	0.05 (0.00, 0.20)
N	0.08 (0.00, 0.33)	0.05 (0.00, 0.21)	0.30 (0.05, 0.63)	0.31 (0.11, 0.50)	0.16 (0.02, 0.27)	0.06 (0.00, 0.18)
Ksanka						
I	0.66 (0.08, 0.95)	0.03 (0.00, 0.47)	0.08 (0.00, 0.45)	0.05 (0.00, 0.22)	0.00 (0.00, 0.29)	0.05 (0.00, 0.29)
N	0.07 (0.00, 0.55)	0.04 (0.00, 0.36)	0.21 (0.03, 0.56)	0.20 (0.04, 0.42)	0.29 (0.03, 0.44)	0.07 (0.00, 0.26)
Lazy Ck.						
I	0.08 (0.01, 0.24)	0.03 (0.00, 0.32)	0.05 (0.00, 0.27)	0.64 (0.07, 0.90)	0.00 (0.00, 0.04)	0.10 (0.00, 0.64)
N	0.03 (0.00, 0.14)	0.02 (0.00, 0.18)	0.10 (0.01, 0.29)	0.70 (0.36, 0.88)	0.04 (0.00, 0.10)	0.05 (0.00, 0.37)
Lydia						
I	0.17 (0.01, 0.44)	0.05 (0.00, 0.40)	0.16 (0.01, 0.71)	0.41 (0.03, 0.71)	0.00 (0.00, 0.07)	0.07 (0.00, 0.43)
N	0.05 (0.00, 0.24)	0.04 (0.00, 0.25)	0.21 (0.03, 0.60)	0.50 (0.20, 0.74)	0.06 (0.01, 0.18)	0.06 (0.00, 0.26)
Murphy Lk.						
I	0.25 (0.01, 0.56)	0.05 (0.00, 0.42)	0.22 (0.01, 0.84)	0.22 (0.01, 0.51)	0.00 (0.00, 0.09)	0.08 (0.00, 0.42)
N	0.05 (0.00, 0.32)	0.04 (0.00, 0.29)	0.26 (0.03, 0.77)	0.36 (0.08, 0.62)	0.09 (0.01, 0.23)	0.07 (0.00, 0.30)
Kintla						
I	0.26 (0.02, 0.06)	0.05 (0.00, 0.40)	0.25 (0.01, 0.84)	0.22 (0.01, 0.52)	0.00 (0.00, 0.11)	0.07 (0.00, 0.37)
N	0.06 (0.00, 0.32)	0.05 (0.00, 0.27)	0.27 (0.03, 0.72)	0.36 (0.10, 0.62)	0.10 (0.01, 0.25)	0.06 (0.00, 0.25)

Le modèle qui incluait la variation de la meute seule avec un terme d'erreur non résiduel était le seul modèle qui recevait un fort soutien (c.-à-d. pour les modèles incluant des priorités

informatives et non informatives). Nous avons trouvé un faible soutien pour le modèle qui incluait la variation de la meute avec le terme d'erreur résiduel (c'est-à-dire des différences de scores DIC de 9,3 et 8,8 entre ce modèle et le modèle supérieur avec des prieurs informatifs et non-informatifs, respectivement). Aucun autre modèle n'a été soutenu, et pour les deux ensembles d'a priori, 3 des 4 modèles qui incluaient la variation individuelle n'ont pas convergé (Tableau 4).

D'après les excréments, les proies ongulées représentaient 96% de la biomasse consommée par les loups. Les cerfs (42%) représentaient la plus grande proportion du régime alimentaire des loups, suivis par les wapitis (36%) et les orignaux (18%). Le cerf était la proie la plus commune pour les meutes de Candy Mountain et Pulpit Mountain, le wapiti la plus commune pour Bearfite, et l'orignal la plus commune pour Twilight (Fig. 2).

Les régimes alimentaires des meutes différaient en fonction de l'analyse des excréments. Bearfite était différent de Candy Mountain (χ^2 = 21,142, P < 0,001) et Pulpit Mountain (χ^2 = 18,61, P < 0,001), mais pas de Twilight (χ^2 = 1,233, P = 0,54). Candy Mountain était différent de Twilight (χ^2 = 30,685, P < 0,001), mais pas de Pulpit Mountain (χ^2 = 4,073, P = 0,13). Pulpit Mountain était différent de Bear fite (χ^2 = 18,61, P < 0,001) et de Twilight (χ^2 = 22,801, P < 0,001).

Tableau 4. Résumé des 8 modèles de mélange d'isotopes stables expliquant la variation du régime alimentaire estival chez 44 loups et 12 meutes dans le nord-ouest du Montana, 2008. Les modèles peuvent inclure la variation entre les meutes, les individus ou l'erreur résiduelle, comme indiqué par Y ou N (c'est-à-dire oui, le modèle inclut cette source de variation, ou non, le modèle ne l'inclut pas), et sont classés en fonction de l'appui des données

	Informative priors[a]				Non-informative priors[b]			
Rank	Pack	Individual	Residual	DIC[c]	Pack	Individual	Residual	DIC
1	Y	N	N	93.8	Y	N	N	76.8
2	Y	N	Y	103.1	Y	N	Y	85.6
3	N	N	Y	136.8	N	N	N	120.7
4	N	Y	N	147.0	N	N	Y	121.4
5	N	N	N	151.1	N	Y	N	141.5
6	Y	Y	N	NA[d]	Y	Y	N	NA
7	Y	Y	Y	NA	Y	Y	Y	NA
8	N	Y	Y	NA	N	Y	Y	NA

[a] We calculated prior information on summer wolf diet by estimating available biomass from Montana Fish, Wildlife and Parks population data for 8 hunting districts in northwestern Montana (http://fwp.mt.gov/hunting/planahunt/) overlapped by the estimated home ranges of sampled wolf packs (Sime et al. 2010), and available biomass of beaver and snowshoe hare from the literature (Fuller and Keith 1980, Murray et al. 2002).
[b] Models with non-informative prior information assumed all diet source contributions were equally likely.
[c] The Deviance Information Criterion is used to evaluate data support. Smaller values indicate greater support for a model.
[d] NA = models did not converge.

Tableau 5. Régime alimentaire estimé à partir des excréments de 4 meutes de loups du nord-ouest du Montana entre juin et août 2008

Prey	Mass (kg)	kg/scat[a]	FO[b]	Weighted FO[c]	% biomass[d]
Deer	60[e]	0.92	136	96.17	0.42
Elk	260[f]	2.52	47	81.72	0.36
Moose	318[g]	2.98	22	40.26	0.18
Other	14[h]	0.55	22	8.85	0.04
Total			227	227.00	1.00

[a] We calculated biomass consumed/scat from regression equations (Floyd et al. 1978, Weaver 1993).
[b] Frequency of occurrence of prey items from all scats.
[c] We calculated mean proportions of biomass consumed by each pack with bootstrapped data from FO of each prey item weighted by values from the regression equation. Weighted FO for each pack was the product of bootstrapped mean values for each species and total FO of all species. This column represents weighted FO totals for each species across all packs.
[d] Percent biomass consumed of each prey item calculated as weighted FO/total FO.
[e] Assumed from Dusek et al. (1989).
[f] From Quimby and Johnson (1951).
[g] From Schladweiler and Stevens (1973).
[h] From Fuller and Keith (1980).

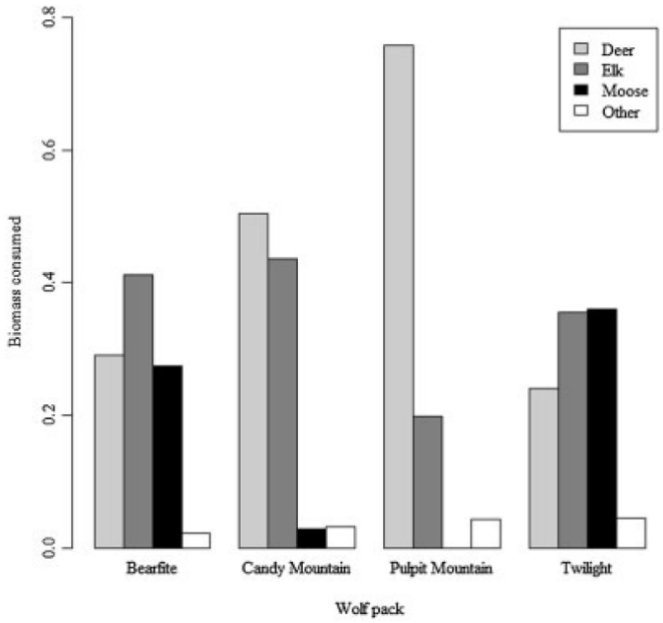

Figure 2. Pourcentage de biomasse consommée de chaque source d'alimentation estimé à partir des excréments de 4 meutes de loups dans le nord-ouest du Montana entre juin et août 2008. Nous avons pondéré les proportions en fonction de la taille de l'échantillon d'excréments pour chaque meute. Nous avons utilisé la fréquence d'occurrence des espèces pondérée par la biomasse consommée/chat pour chaque meute et 5 000 échantillons bootstrapped pour estimer les moyennes et la variance. Nous avons utilisé la masse adulte moyenne des espèces identifiées dans la littérature, et nous avons utilisé le castor comme source d'alimentation représentative pour la catégorie « Autre »

Les intervalles de confiance des différences entre les données AIS et les données sur les excréments n'ont révélé aucune différence dans les comparaisons de la consommation d'orignaux par les meutes Bearfite et Twilight avec le modèle des priorités informatives. Nous n'avons pas trouvé de différences entre les estimations de l'AIS et des excréments dans toutes les comparaisons du groupe de proies « autres », et seulement une différence dans les comparaisons des wapitis consommés (c.-à-d. la meute Bearfite, modèle informatif prioritaire). Toutes les comparaisons de cerfs consommés (c.-à-d. Twilight), à l'exception d'une seule, étaient différentes en utilisant le modèle informatif. Toutes les comparaisons d'orignaux et de cerfs consommés étaient différentes en utilisant le modèle informatif (Tableau 6).

Tableau 6. Intervalles de confiance à 95% de la différence entre les estimations des contributions des sources d'alimentation à partir de l'analyse des isotopes stables (AIS) et des données bootstrappées sur les chats. Nous avons estimé des modèles de mélange d'isotopes stables à l'aide d'antécédents informatifs (I) et non informatifs (N). Nous avons collecté des échantillons d'excréments et de poils de loups en 2008 et 2009, respectivement, dans 4 meutes du nord-ouest du Montana

	95% CIs of difference between SIA and scat analysis estimates			
Pack	Deer[a]	Elk	Moose	Other[b]
Bearfite				
I	0.014, 0.358*	0.006, 0.502*	−0.554, 0.007	−0.375, 0.035
N	0.114, 0.390**	−0.005, 0.472	−0.585, −0.086**	−0.244, 0.029
Candy Mt.				
I	0.100, 0.615*	−0.341, 0.437	−0.695, −0.002*	−0.371, 0.063
N	0.281, 0.646**	−0.242, 0.405	−0.712, −0.169**	−0.182, 0.055
Pulpit Mt.				
I	0.285, 0.890***	−0.638, 0.232	−0.484, −0.029***	−0.222, 0.088
N	0.415, 0.940***	−0.552, 0.245	−0.569, −0.152***	−0.177, 0.076
Twilight				
I	−0.061, 0.296	−0.063, 0.437	−0.518, 0.024	−0.170, 0.068
N	0.043, 0.319*	−0.071, 0.410	−0.515, −0.032*	−0.111, 0.059

*, **, and *** indicate statistical differences between diet estimates from SIA and scat data at the 0.05, 0.01, and 0.001 significance levels, respectively.
[a] We combined white-tailed deer and mule deer and used CIs weighted according to SIA results for comparison with the "deer" CIs from scats.
[b] We used weighted CIs combining beaver and snowshoe hare data according to SIA results for comparison with the "other" prey CIs from scats.

Des comparaisons supplémentaires ont permis de détecter des différences entre les estimations de la consommation pour les deux techniques. Dans nos tests non paramétriques, l'orignal a été classé premier par l'AIS à partir de modèles avec les deux types d'antécédents, le cerf et le wapiti ont été classés deuxièmes à partir de modèles avec des antécédents informatifs et non informatifs, respectivement. Les autres proies et le cerf ont été les proies les moins fréquentes avec des antécédents informatifs et non informatifs, respectivement. Les cerfs et les wapitis sont les proies les plus fréquentes dans les excréments, suivis par les orignaux et les autres proies (Fig. 3).

Nos tests ADN ont permis d'identifier les 5 échantillons de poils comme étant des loups. Sur les 9 excréments testés, seuls 3 ont été amplifiés et chacun d'entre eux a été identifié comme étant un loup.

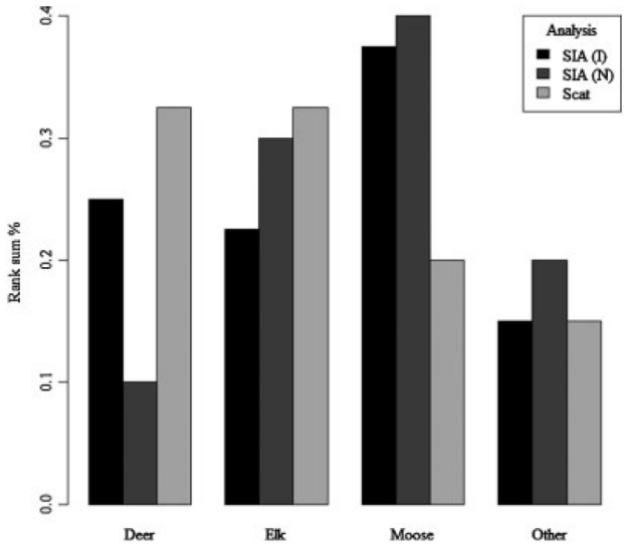

Figure 3. Classements non paramétriques, selon la méthode d'analyse (c.-à-d. analyse des isotopes stables [AIS] avec des a priori informatifs (I) et des a priori non informatifs (N), et analyse des excréments) des proies consommées par les loups à partir d'échantillons appariés d'AIS et d'excréments de 4 meutes dans le nord-ouest du Montana, été 2008. Les barres représentent la position relative sur 4, et non les proportions de proies consommées

DISCUSSION

Nos résultats comprennent un mélange de validation méthodologique et d'incohérence, et comprennent la première indication que l'orignal est une composante importante du régime alimentaire des loups dans le nord-ouest du Montana. Les valeurs isotopiques thématiques pour 12 meutes de loups étaient centrées sur les proies ongulées dans l'espace de mélange (Fig. 1), et les différences de régime alimentaire estival entre les meutes expliquaient la majeure partie de la variation lorsque les modèles étaient estimés avec des a priori informatifs ou non informatifs (Tableau 4). Dans notre vérification à partir des données d'excréments de 4 de ces meutes, les ongulés représentaient une proportion importante du régime alimentaire estival des loups, et les tests du chi carré ont révélé des différences entre les régimes alimentaires des meutes. Dans les comparaisons directes entre les résultats informatifs de l'AIS et les résultats des excréments, 6 sur 16 étaient significativement différents, mais parmi ceux qui correspondaient (c'est-à-dire qui n'étaient pas significativement différents), 2 étaient des comparaisons avec l'orignal (Tableau 6). Le manque de concordance entre les méthodes nécessite une interprétation prudente, mais la

proéminence surprenante de l'orignal dans le régime alimentaire du loup suggère que la gestion de cette espèce bénéficierait d'une surveillance accrue.

Notre hypothèse selon laquelle le cerf de Virginie représenterait la plus grande proportion du régime alimentaire des loups était basée sur sa dominance numérique parmi les cervidés de la zone d'étude, sur le fait que les loups consomment couramment ces proies et sur l'absence de toute information existante sur la préférence des proies. Des estimations fiables de la population de cerfs de Virginie, de cerfs mulets et de wapitis sont générées chaque année par le MFWP à partir des données de récolte et d'enquête des chasseurs, mais il est relativement difficile de déterminer la population d'orignaux parce que très peu d'entre eux sont récoltés (par exemple, au cours des trois saisons de chasse de 2008 à 2010, 160 orignaux ont été récoltés dans 6 des 8 districts de chasse de notre zone d'étude [c.-à-d. ceux pour lesquels des données étaient disponibles] ; http://fwp.mt.gov/hunting/planahunt/harvestReports.html). Sans un suivi plus intensif, nous ne pouvons pas savoir si les estimations de la population d'orignaux sont faibles ou élevées, mais nos résultats suggèrent que le régime alimentaire des loups d'été comprend plus d'orignaux et moins de cerfs que ce que l'on pourrait attendre de la disponibilité de la biomasse des proies ongulés.

Toute conclusion pouvant être tirée de cette étude repose sur le fait que ni les données de l'AIS ni les données sur les excréments ne peuvent représenter avec précision le régime alimentaire des meutes échantillonnées. Les **biais** d'échantillonnage autres que ceux hérités des estimations de population du MFWP se sont probablement combinés aux biais d'analyse intrinsèques pour placer nos estimations à des points inconnus du continuum de la réalité, mais nous pouvons évaluer l'impact relatif de chaque biais pour discerner ce que les loups du nord-ouest du Montana consomment probablement, et ce qui aurait pu améliorer cette étude et les études futures. Plusieurs facteurs liés à la collecte de données pourraient avoir entraîné une mauvaise correspondance entre les données sur les isotopes stables et les données sur les excréments. Tout d'abord, en rapportant la biomasse estivale consommée par les loups, nous avons supposé que le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ des poils de proies prélevés sur les animaux récoltés en novembre et décembre seraient similaires à ceux des proies consommées par les loups pendant l'été de cette année-là, et que les valeurs des poils ne différeraient pas de celles des muscles et des organes internes (c'est-à-dire les tissus que les loups consomment). Des différences constantes entre les poils et les tissus réellement consommés parmi les espèces de proies fausseraient probablement les résultats et causeraient un décalage si les données sur les crottes étaient exactes. Cependant, une étude récente sur le régime alimentaire des loups en Colombie Britannique, qui a rapporté les valeurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des poils d'été et des muscles d'hiver des wapitis et des orignaux, suggère que de telles différences sont peu probables chez ces espèces. Le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ de l'orignal et le $\delta^{13}C$ du wapiti se situaient à moins d'un écart-type (c'est-à-dire à partir de nos données pour ces espèces) l'un de l'autre, et la différence entre le $\delta^{15}N$ des poils et du muscle du wapiti se situait bien à l'intérieur de la fourchette de nos valeurs pour les poils (Milakovic et Parker, 2011). Le cerf de Virginie étant un élément du régime alimentaire qui a pu être sous-estimé par l'EIDD dans notre étude, il serait instructif de déterminer s'ils partagent cette similitude de valeurs entre les tissus, mais les données suggèrent qu'il ne s'agit pas d'une source d'erreur importante.

Notre hypothèse sur la période représentée par les poils de loups peut également être remise en question. Nous avons supposé que les poils de garde des loups ne poussent que pendant les six premiers mois de l'année et qu'ils représentent donc le régime alimentaire de cette période. Nous avons cité une référence anecdotique souvent utilisée mais vieillissante (Young et Goldman 1944), mais des rapports récents suggèrent que les loups peuvent continuer à ajouter des poils de garde à leur pelage tout au long des mois d'hiver (K. Loveless, Trent University, données non publiées). Tout poil poussant en hiver échantillonné par inadvertance aurait limité notre capacité à déterminer le régime alimentaire estival et aurait rendu les excréments estivaux inutiles en tant que contrôles. Il est cependant peu probable que de telles erreurs de collecte de données aient joué un rôle dans notre étude, car même lorsque les loups sont connus pour se nourrir d'orignaux, ils consomment proportionnellement moins d'orignaux en hiver lorsque d'autres proies sont disponibles (Fritts et Mech 1981, Potvin et Jolicoeur 1988, Milakovic et Parker 2011), ce qui suggère que le $\delta^{15}N$ de tout poil poussant en hiver aurait placé les loups plus près des wapitis et des cerfs que des orignaux. Jusqu'à ce que des travaux expérimentaux soient menés sur la croissance des poils, nous ne pouvons pas spéculer davantage sur ce biais.

Une autre cause potentielle de discordance entre les ensembles de données pourrait avoir affecté les deux méthodes. Comme la majorité des échantillons de poils (82%) et d'excréments (56%) ont été collectés sur les sites de rendez-vous, la femelle reproductrice de chaque meute avait plus de chances que la moyenne d'être représentée dans les deux ensembles de données par rapport aux autres membres de la meute qui n'étaient pas aussi étroitement liés aux sites de rendez-vous (Ballard et al. 1991, Mech 1999). De même, les échantillons de poils utilisés pour l'EIDD peuvent ne pas contenir d'informations sur le régime alimentaire de la meute si les loups individuels dont ils proviennent chassaient principalement seuls ou en couple avec un autre membre de la meute.

Toutes les autres sources de biais bien décrites, dues à la taille inadéquate des échantillons et à l'interprétation des données, auraient pu affecter notre analyse des excréments (Floyd et al. 1978, Reynolds et Aebischer 1991, Trites et Joy 2005). Nous n'avons collecté des crottes qu'entre juin et août 2008, et les échantillons relativement modestes collectés dans de petites proportions de chaque domaine vital peuvent ne pas avoir été représentatifs. Quelle que soit la taille de l'échantillon d'excréments, les excréments collectés pendant cette période peuvent ne pas représenter le régime alimentaire pendant les mois de mai, septembre et octobre (c'est-à-dire les autres mois de l'enregistrement du régime alimentaire dérivé de l'AIS des poils) parce que les loups peuvent varier leur utilisation des proies tout au long de la période de régime alimentaire de 6 mois que les poils sont supposés représenter (Fritts et Mech 1981, Fuller 1989). Dans les études futures qui utilisent des excréments collectés dans une proportion continue de la période supposée de croissance des poils, les chercheurs pourraient envisager d'utiliser l'AIS de la section de poils qui a poussé pendant cette période, une technique qui a été testée avec succès (Darimont et Reimchen 2002).

Notre intérêt principal était de déterminer le régime alimentaire des loups avec l'AIS, et plusieurs biais intrinsèques à cette méthode peuvent avoir contribué à la teneur étonnamment faible en cerfs et élevée en orignaux rapportée par ces données. Nous avons utilisé les mêmes valeurs de fractionnement dérivées d'essais d'alimentation expérimentale sur des renards roux

qui ont été utilisées dans 5 autres études sur le régime alimentaire des loups, dont aucune n'a commenté les problèmes potentiels de ces valeurs (Urton et Hobson 2005, Darimont et al. 2009, Semmens et al. 2009, Adams et al. 2010, Milakovic et Parker 2011), mais en supposant qu'il n'y ait pas d'autres erreurs, les valeurs pour les renards roux pourraient fonctionner pour certaines études et pas pour d'autres.

En fonction de l'objectif principal de ces études, elles peuvent être divisées en groupes ayant des besoins différents en termes de valeurs de fractionnement précises. Trois de ces études visaient principalement à déterminer la contribution relative du saumon (*Oncorhyncus* spp.) au régime alimentaire des loups par rapport à celle des proies ongulées (Darimont et al. 2009, Semmens et al. 2009, Adams et al. 2010). Pour une telle question, tant que les valeurs de fractionnement placent les proies potentielles des loups approximativement dans la même zone de l'espace de mélange que les loups, toute utilisation significative réelle du saumon ne serait probablement pas détectée parce que leurs valeurs isotopiques sont si distinctes de celles des ongulés. Dans les études visant à déterminer la consommation relative des proies des ongulés sauvages, le besoin de précision est beaucoup plus grand car aucun groupe d'intérêt n'est susceptible d'occuper des zones éloignées de l'espace de mélange (par exemple, Fig. 1). Dans de tels cas, l'inclusion de mesures distinctes du régime alimentaire (par exemple, les excréments) en tant que contrôles peut être particulièrement utile, mais comme la vérité est encore inconnue, elles peuvent être plus utiles pour indiquer des problèmes que pour confirmer l'exactitude (c'est-à-dire qu'il est utile de découvrir une non-concordance, mais qu'une concordance apparente peut donner une fausse confiance). Les deux autres études citées et la nôtre ont utilisé les excréments soit comme guides pour la sélection des proies potentielles pour l'EIDD (Urton et Hobson 2005), soit pour vérifier les résultats de l'EIDD (c'est-à-dire cette étude, et Milakovic et Parker [2011]). Les estimations de wapitis, d'orignaux et de mouflons de Stone (*Ovis dalli*) provenant de l'AIS et des fèces étaient généralement concordantes dans Milakovic et Parker (2011), mais d'après les données d'un été, le caribou (*Rangifer tarandus*) représentait 28% du régime alimentaire des meutes selon les fèces, alors que la moyenne la plus élevée pour le caribou provenant de l'AIS pour la même période était de 6%. Ces résultats et les nôtres illustrent le problème de la connaissance de la vérité et la valeur potentielle de l'utilisation de valeurs de fractionnement spécifiques à l'espèce dans les modèles de mélange.

L'adéquation des valeurs de fractionnement du renard roux est peut-être une question de coïncidence, surtout si le fractionnement chez les loups varie d'une région à l'autre. Dans une étude sur les loups de l'Isle Royale, Minnesota, où les conditions d'alimentation contrôlées étaient approximatives (c'est-à-dire parce que l'orignal était la seule proie ongulée disponible), le fractionnement $\delta^{15}N$ de 4,6% a été estimé à partir de l'analyse AIS du collagène des loups. Les auteurs ont noté que cette valeur était plus élevée que celles estimées pour d'autres carnivores, et plus élevée que celle estimée pour les renards roux plus omnivores dans Roth et Hobson (2000), et ils ont suggéré que la différence était due au régime alimentaire riche en protéines des loups sauvages (Fox-Dobbs et al. 2007). Le remplacement de ce fractionnement par le fractionnement $\delta^{15}N$ du renard roux de 3,4% pourrait avoir des effets substantiels sur les résultats de toute étude où plus d'une espèce proie potentielle est placée à proximité relative dans l'espace de mélange isotopique. Il est intéressant de noter que l'effet relatif du niveau de protéines du régime alimentaire sur le fractionnement $\delta^{15}N$ fait l'objet

d'un désaccord dans la littérature, d'autres auteurs suggérant qu'un niveau élevé de protéines conduit probablement à un fractionnement $\delta^{15}N$ plus faible (Robbins et al. 2010). Dans tous les cas, l'alimentation commerciale utilisée pour les renards roux dans Roth et Hobson (2000) était relativement pauvre en protéines par rapport à l'alimentation des loups, et le fractionnement du $\delta^{15}N$ des loups est probablement différent.

La plausibilité des résultats d'autres études ne garantit pas qu'ils reflètent fidèlement la réalité, et le choix des valeurs d'abstraction a été bien documenté comme étant un élément critique de l'AIS (Ben-David et Schell 2001, Phillips et Gregg 2001). Au fur et à mesure que les coûts de l'AIS diminuent et que les méthodes statistiques permettant d'intégrer l'incertitude dans les données sur les isotopes stables deviennent plus fiables, l'utilisation de cette technique augmentera probablement, mais la diminution des coûts et l'amélioration des statistiques ne conduiront qu'à un plus grand nombre d'études avec des résultats inexacts si les ingrédients de base de l'AIS sont mal choisis. Une revue complète de la littérature sur les AIS a récemment conclu qu'en plus d'être spécifiques aux taxons et aux tissus, les valeurs de fractionnement dépendent des rapports entre les isotopes du régime alimentaire (c'est-à-dire qu'il existe une relation négative entre le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ des éléments du régime alimentaire et les valeurs de fractionnement entre le régime alimentaire et les tissus), et qu'étant donné que la plupart des études utilisent des valeurs uniques non spécifiques aux taxons pour chaque isotope, sans tenir compte des différences entre les éléments du régime alimentaire, de nombreuses études peuvent avoir rapporté des résultats dénués de sens (Caut et al. 2009).

Même avec des valeurs de fractionnement précises, si les proies des ongulés sont indiscernables d'un point de vue isotopique, il peut être impossible de déterminer les proportions relatives de chaque contribution, et les chercheurs peuvent devoir se contenter de confirmer que les loups consomment des ongulés, mais pas un autre groupe de proies qui occupe un coin éloigné de l'espace de mélange. Par exemple, dans notre analyse, nous avons utilisé le castor comme marqueur isotopique pour un groupe de proies plus petites qui ne devraient pas être des composants majeurs du régime alimentaire des loups. Les résultats du modèle à antécédents non informatifs ont classé le castor comme la principale source de proies pour la meute de Ksanka (Tableau 3), mais si ce résultat était vrai, il signifierait en réalité que 28% du régime alimentaire de cette meute est constitué de castors et de toute autre proie potentielle dans cette zone de l'espace de mélange. Comme les résultats du modèle non informatif sont généralement moins plausibles que ceux du modèle informatif, nous ne considérons pas ce résultat comme significatif, mais la décision d'inclure ce groupe combiné est le type de choix qui peut avoir un impact sur les résultats globaux pour les proies primaires parce que les modèles de mélange répartissent les contributions des proies dont la somme est égale à l'unité entre les sources totales spécifiées. Cette bizarrerie des modèles de mélange signifie que même les proies qui, en réalité, ne contribuent en rien au régime alimentaire d'un consommateur seront présentes en tant que proportion du régime alimentaire dans les résultats, et l'inclusion d'une espèce rare peut conduire à une sous-estimation d'une espèce commune (Ben-David et al. 1997). Bien que nous n'ayons trouvé aucune preuve dans les fèces, nous avons inclus le lièvre d'Amérique comme source potentielle de régime alimentaire dans notre EIDD car il était commun dans notre zone d'étude, et les loups sont connus pour les consommer. Cependant, la fourchette des proportions médianes de lièvres d'Amérique dans le régime alimentaire était de 4-14% pour les 12 meutes du modèle avec des a priori

informatifs, ce qui dépasse largement les estimations de l'analyse des excréments d'autres études (Messier et Crête 1985, Fuller 1989, Thurber et Peterson 1993, Arjo et al. 2002). Cette approche est valable si toute contribution réelle de la source éliminée peut être absorbée par une source alimentaire voisine dans l'espace de mélange sans contribuer à une autre surestimation. Dans notre analyse, l'élimination du lièvre d'Amérique aurait probablement conduit à une plus grande exagération de la contribution de l'orignal. Comme aucune autre source probable de l'alimentation du loup ne se trouve dans cette région inférieure gauche de l'espace de mélange (Fig. 1), un fractionnement incorrect, au moins pour $\delta^{15}N$, semble être une explication plus plausible pour la surestimation de l'orignal dans notre analyse. Dans notre cas, un fractionnement plus faible du $\delta^{15}N$ aurait placé l'orignal plus loin et le cerf de Virginie plus près des loups dans l'espace de mélange.

Un autre facteur qui a pu contribuer à des estimations faibles pour le cerf et élevées pour l'orignal est notre choix d'informations préalables dans les modèles de mélange bayésien. La seule affirmation fiable sur les préférences des loups en matière de proies, soutenue par la littérature, est que les loups peuvent tuer toute proie vulnérable qu'ils rencontrent (Mech et Peterson 2003). Les gestionnaires de la faune sauvage du nord-ouest du Montana soutiennent implicitement cette hypothèse en pensant que le cerf de Virginie est la proie principale des loups (J. S. Williams, communication personnelle). En l'absence de preuve du contraire pour notre zone d'étude, nous avons supposé que le régime alimentaire des loups pouvait suivre la disponibilité de la biomasse et nous avons utilisé les données sur la population d'ongulés du MFWP dans notre estimation de la distribution préalable de Dirichlet des valeurs alpha utilisées dans les modèles de mixage. Nous avons étendu cette hypothèse au calcul des composantes castor et lièvre de cette distribution, que nous avons effectué en utilisant les estimations de population de ces taxons tirées de la littérature et en procédant à quelques ajustements appropriés. Étant donné que le calcul de l'antériorité de cette façon comprenait une estimation de la biomasse totale disponible de >12% pour le lièvre d'Amérique, cette composante de notre distribution antérieure peut avoir affecté les résultats en biaisant les estimations vers cette zone de l'espace de mélange (c.-à-d. plus proche du lièvre d'Amérique et de l'orignal, et plus éloignée du cerf de Virginie).

Cependant, nos priors ont plus probablement eu pour effet de maintenir nos résultats plus en ligne avec la réalité car une comparaison des résultats des modèles de priors informatifs et non-informatifs a révélé une grande sensibilité au choix des priors. Indépendamment des priorités, les valeurs du loup étaient regroupées entre le wapiti et l'élan sur l'axe $\delta^{15}N$ de l'espace de mélange, et en l'absence d'autres proies potentielles à proximité immédiate, l'élan a probablement été contraint par le modèle de mélange à constituer une composante importante de l'alimentation.

Chacun de ces facteurs aurait pu fausser nos résultats, et il est difficile d'évaluer, sans tests indépendants, lequel d'entre eux a été le plus influent dans notre étude. Des facteurs inexpliqués ont également pu affecter notre analyse. Trois de nos principales espèces proies (c.-à-d. le cerf et le wapiti) ont pu être trop rapprochées dans l'espace de mélange isotopique pour être considérées comme des points finaux alimentaires distincts par le modèle de mélange. Dans ce cas et dans d'autres cas similaires, nous nous faisons l'écho de l'avertissement de chercheurs antérieurs dans ce domaine selon lequel les résultats de l'AIS

doivent être considérés comme des indices de l'utilisation des proies plutôt que comme des estimations précises du régime alimentaire (Ben-David et Schell 2001).

Un facteur qui pourrait être testé à l'avenir est la pertinence des valeurs de fractionnement du renard roux pour les études sur le régime alimentaire du loup. Les valeurs de fractionnement spécifiques à l'espèce sont rarement disponibles pour les études sur la faune car peu d'études expérimentales ont été menées pour les dériver. Dans certains cas, des valeurs non spécifiques peuvent être adéquates (par exemple, lorsque l'AIS est utilisée pour distinguer deux groupes de proies généraux centrés dans des zones distinctes de l'espace de mélange), mais lorsque les gestionnaires sont intéressés par l'examen de l'utilisation d'une espèce de proie particulière par un consommateur, la précision de l'AIS serait probablement améliorée si les valeurs de fractionnement réelles du consommateur sont suffisamment différentes des valeurs non spécifiques utilisées précédemment. Dans notre zone d'étude, des résultats précis de l'AIS pourraient fournir des informations plus utiles aux gestionnaires sur le niveau et la variation de l'utilisation des proies des grands ongulés par les loups dans leurs régions. Dans le nord-ouest du Montana, où l'orignal est une espèce de gibier relativement rare mais populaire, les gestionnaires pourraient utiliser une combinaison de données précises provenant de l'AIS sur le régime alimentaire des loups et de données de suivi sur les orignaux pour informer les décisions sur l'ajustement des quotas de récolte d'orignaux et de loups afin de maintenir les populations.

Malgré les différences entre les résultats de chaque technique, la conclusion selon laquelle le régime alimentaire des loups en été vari d'une meute à l'autre a été confirmée. Le régime alimentaire estival des loups a déjà été étudié au niveau régional, au niveau de la meute, au niveau individuel et à des combinaisons de ces échelles. La plupart des études ont examiné le régime alimentaire des loups par l'analyse des excréments dans des paysages relativement homogènes (Fritts et Mech 1981, Peterson et al. 1984, Huggard 1993). Des études plus récentes ont utilisé des isotopes stables pour examiner la variation du régime alimentaire dans des paysages hétérogènes où la disponibilité des proies peut varier selon les saisons (par exemple, lorsque les loups ont un accès différentiel aux saumons du Pacifique en période de frai ; Darimont et Reimchen 2002, Darimont et al. 2009, Adams et al. 2010). Nous avons examiné le régime alimentaire des loups en utilisant les deux techniques dans un paysage relativement homogène où la disponibilité des proies est relativement constante (c'est-à-dire que les mêmes proies sont disponibles pour les loups tout au long de l'année), et nos résultats soulignent la meute comme une unité d'intérêt pour le régime alimentaire des loups, et l'importance de prendre en compte la structure sociale des loups dans les décisions de gestion (Hebblewhite et Merrill 2008).

Peu d'études sur le régime alimentaire estival ont été menées dans des écosystèmes présentant une diversité de proies potentielles similaire à notre zone d'étude. Dans le parc national de Banff, Alberta, Canada, où 6 espèces de granulés sauvages étaient disponibles pour les loups, le régime alimentaire de 2 meutes de loups était composé à 70% de wapitis (Huggard 1993). Une étude menée dans la partie est de notre zone d'étude a rapporté que le régime alimentaire issu des prédations hivernales variait selon les meutes avec des quantités différentes de cerfs et de wapitis consommés (Kunkel et al. 2004), et la seule étude sur le régime alimentaire estival dans notre zone n'a pas rapporté le régime alimentaire des meutes (Arjo et al. 2002). Nous nous sommes concentrés sur une zone du nord-ouest du Montana où nous avons

supposé que les cerfs constituaient la majeure partie de la biomasse disponible pour les loups, mais que les wapitis et les orignaux étaient également présents et devaient représenter une certaine proportion du régime alimentaire des loups. En supposant que les estimations du modèle informatif étaient plus proches de la réalité, nos résultats ont confirmé que les cerfs, les wapitis et les orignaux constituaient la majeure partie du régime alimentaire, mais ils ont également suggéré que les informations sur ce que les loups mangent pourraient être fortement affectées par les meutes et le nombre de meutes sélectionnées pour l'étude, ainsi que par la technique d'analyse du régime alimentaire qui est utilisée.

Lorsque les proies d'intérêt peuvent être séparées dans l'espace de mélange, les résultats de l'AIS pourraient fournir des indices utiles aux gestionnaires préoccupés par les effets des grands carnivores sur les populations d'ongulés. Les échantillons de poils peuvent être plus facilement obtenus que les excréments (par exemple, pour un effort de terrain similaire, nous avons collecté des échantillons de poils de 12 meutes et des échantillons d'excréments de 4 meutes), et dans certains cas, les sources existantes de poils de loups pourraient être exploitées pour des heures ou des coûts supplémentaires négligeables sur le terrain. Dans le Montana, par exemple, les poils peuvent être collectés par les spécialistes de la gestion des loups du MFWP lors de la capture annuelle et du radiocollage des loups pour le suivi de la population (n = 17 en 2009), sur les loups tués ou radiocollés lors d'actions de contrôle par les agents des services de la faune du Département de l'Agriculture des Etats-Unis (n = 158 en 2009), et sur les loups capturés par les chasseurs pendant la saison de chasse réglementée (n = 72 en 2009 ; Sime et al. 2010). Comme les échantillons de poils pour l'AIS ne nécessitent pas de stockage particulier et prennent peu de place, les gestionnaires peuvent stocker les poils indéfiniment et effectuer l'AIS à tout moment. Nous avons effectué environ 200 heures de travail de laboratoire pour notre étude, mais 50% de ce temps a été consacré à la préparation des poils des espèces de proies, et il ne sera pas nécessaire de répéter cette opération pour le nord-ouest du Montana, car il est peu probable que les valeurs isotopiques des proies de la région changent. Le temps de laboratoire doit être budgétisé, mais certaines installations de production d'isotopes stables (par exemple, l'installation de production d'isotopes stables de l'Université de Californie à Davis, Davis, CA) offrent des services de préparation des spécimens. Les gestionnaires intéressés par l'obtention de données isotopiques devront encore consacrer du temps à l'étiquetage des échantillons, à l'enregistrement des données et à l'analyse statistique, mais le travail exploratoire détaillé ici et dans les études précédentes fournit des instructions étape par étape sur la façon d'utiliser les modèles de mélange d'isotopes stables pour interpréter les données sur le régime alimentaire (Moore et Semmens 2008, Semmens et al. 2009).

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Bien que des problèmes méthodologiques aient pu produire des résultats sur le régime alimentaire des loups qui sur- ou sous-représentent la contribution réelle de l'orignal et du cerf de Virginie, respectivement, cette étude a fourni des preuves que l'orignal nécessite une attention plus étroite de la part de la direction de l'entreprise. Dans le nord-ouest du Montana, les estimations de la population d'orignaux du MFWP sont imprécises, et si certaines meutes de loups consomment des proportions d'orignaux plus importantes que prévu, les gestionnaires devront peut-être surveiller de plus près la population d'orignaux et ajuster les quotas de chasse au loup et à l'orignal en conséquence. De telles recommandations

s'appliqueraient à toute population d'ongulés vulnérable à la prédation par les loups, et nos résultats suggèrent qu'il serait très difficile de prédire les effets à l'échelle régionale car les meutes de loups peuvent avoir des régimes alimentaires différents.

L'analyse des isotopes stables est une méthode relativement peu coûteuse pour obtenir un indice de ce que les loups mangent dans une zone donnée, mais une image plus claire peut émerger si des valeurs de fractionnement spécifiques aux loups sont disponibles. Lorsque des meutes spécifiques intéressent les gestionnaires, que les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des proies potentielles peuvent être distingués et que plusieurs échantillons d'une meute peuvent être obtenus, l'AIS a le potentiel de fournir aux gestionnaires un registre complet de la façon dont les loups utilisent les proies. Cela peut s'avérer particulièrement utile pour comprendre la quantité de bétail consommée par une meute de loups. Le bétail domestique est isotopiquement différent des ongulés sauvages (Stewart et al. 2003, Derbridge et Krausman, Université du Montana, données non publiées), et différents niveaux de dépendance au bétail pourraient être déterminés selon que l'on examine des poils (c'est-à-dire un enregistrement du régime alimentaire sur 6 mois) ou des os (c'est-à-dire un enregistrement du régime alimentaire sur toute une vie) (Tieszen et al. 1983, Peterson et Fry 1987, Darimont et Reimchen 2002).