

Variabilité spatiale et temporelle du régime alimentaire estival des loups gris (*Canis lupus*) dans l'écosystème du Grand Yellowstone

JM
Journal of Mammalogy, XX(X):1–12, 2021
DOI:10.1093/jmammal/gyab060

Spatial and temporal variability in summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in the Greater Yellowstone Ecosystem

HANNA K. LODBERG-HOLM,^{*,†} BONNIE S. TEGLAS,[‡] DANIEL B. TYERS, MICHAEL D. JIMENEZ, AND DOUGLAS W. SMITH

Faculty of Technology, Natural Sciences and Maritime Sciences, Department of Natural Sciences and Environmental Health, University of South-Eastern Norway, P.O. Box 5003, NO-3800 Bø, Norway (HKL-H)
Department of Biology, University of Nevada, Reno, NV 89557, USA (BST)
US Forest Service, Interagency Grizzly Bear Study Team, Northern Rockies Science Center, Bozeman, MT 59715, USA (DBT)
Post Office Box 177, Big Arm, MT 59910, USA (MDJ)
Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA (DWS)

* Correspondent: Hanna.K.Lodberg-Holm@usn.no
† These authors contributed equally.



Résumé

Le rôle de la prédation par les grands carnivores dans la suppression des populations de proies et la structuration des écosystèmes est très discuté, ce qui nécessite une compréhension détaillée du régime alimentaire des carnivores. Les loups (*Canis lupus*) parcourent trois continents et persistent dans des écosystèmes très différents. Leur régime alimentaire est flexible et peut varier dans l'espace et selon les saisons, ce qui nécessite une analyse du régime alimentaire à différentes échelles spatiales et temporelles. Peu d'études ont analysé le régime alimentaire estival des loups, qui est plus variable, se compose de proies plus petites et nécessite des méthodes différentes de celles utilisées pour l'étude du régime alimentaire hivernal. Pour mieux comprendre le régime alimentaire estival des loups, nous avons combiné trois ensembles de données sur les excréments de loups collectés indépendamment dans trois parties distinctes de l'écosystème du Grand Yellowstone : Le parc national de Yellowstone (2009), le parc national de Grand Teton (2003 - 2009) et la réserve sauvage d'Absaroka-Beartooth (2009 - 2010). Ces zones représentent des conditions écologiques et des régimes de gestion différents, qui peuvent avoir un impact sur le régime alimentaire des loups. Nous avons estimé la biomasse relative et comparé l'occurrence des différentes espèces de proies entre les meutes, les années et les trois régions. Au total, nous avons analysé 1 906 excréments de loups et constaté que les cervidés nouveau-nés, les wapitis adultes et les cerfs adultes étaient les espèces de proies les plus importantes dans le régime alimentaire estival des loups. La présence de cervidés nouveau-nés a montré la plus grande variation, et une faible présence de ce type de proie a souvent été associée à un régime alimentaire plus diversifié. Les meutes de loups dans les parcs nationaux avaient une occurrence plus élevée de proies de taille moyenne (~ 50 - 70 kg) et une occurrence plus faible de proies de petite taille (≤ 20 kg) par rapport aux loups dans la zone sauvage d'Absaroka-Beartooth. Ces résultats démontrent la flexibilité du régime alimentaire estival entre les meutes, les années et les régions de l'écosystème du Grand Yellowstone.

INTRODUCTION

La prédation est une fonction écologique importante qui affecte la structure des écosystèmes par des effets directs et indirects (Estes et al. 2011 ; Ripple et al. 2014a). La prédation peut avoir un impact direct sur les populations animales en supprimant les espèces proies et les mésoprédateurs, ce qui peut avoir des **effets en cascade** sur les écosystèmes (Prugh et al. 2009 ; Estes et al. 2011). L'un des exemples les plus célèbres de la complexité de la prédation est l'introduction de loups (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone (1995 - 1997- Fritts et al. 1997 ; Smith et al. 2003), qui a déclenché un débat scientifique controversé sur l'influence des loups sur les populations de proies et leur comportement, ainsi que sur les effets sur l'écosystème environnant (Kauffman et al. 2010 ; Ripple et al. 2014b ; Painter et al. 2015 ; Boyce 2018). Les loups sont aujourd'hui répartis dans l'écosystème du Grand Yellowstone, qui comprend divers sous-systèmes avec différentes compositions d'espèces de proies (Smith et al. 2004). **Le régime alimentaire des loups diffère souvent d'un écosystème à l'autre en fonction de la densité des proies (Nowak et al. 2011), de la vulnérabilité des proies, des schémas de colonisation des loups (Capitani et al. 2004) et de l'accès au bétail (Meriggi et al. 1996).** Des études intensives sur la prédation du loup ont été menées dans le parc national de Yellowstone afin d'explorer les effets directs et indirects de la prédation du loup sur les populations d'ongulés dans le parc, ainsi que les effets plus larges sur l'écosystème (Mech et al. 2001 ; Smith et al. 2004 ; Fortin et al. 2005 ; Vucetich et al. 2005 ; Metz et al. 2011, 2012). Cependant, la majorité des études sur le régime alimentaire des loups ont été réalisées en hiver (Smith et al. 2004 ; Woodruff et Jimenez 2019), alors que les recherches sur le régime alimentaire estival sont plus rares et que les modèles de prédation estivale sont donc moins bien compris (Metz et al. 2012).

De plus, en été, les meutes de loups ont tendance à être moins cohésives, à consommer des proies plus petites (Stahler et al. 2006 ; Jimenez et al. 2007 ; Metz et al. 2011), et à avoir une activité nocturne plus importante qu'en hiver (Peterson et al. 1984). L'été est une saison difficile pour les loups car les herbivores adultes sont moins vulnérables à la prédation. En hiver, les loups peuvent se déplacer plus facilement dans la neige, mais en été, cet avantage disparaît et leurs proies sont généralement en meilleure condition physique (Peterson et Ciucci 2003 ; Metz et al. 2012). De plus, les déplacements des loups en été peuvent être limités car les loups sont attachés à des tanières et à des sites de rendez-vous pendant qu'ils élèvent leurs petits (Mech et Boitani 2003). L'analyse des crottes est un outil précieux pour étudier le régime alimentaire des loups car elle permet d'identifier des espèces de proies plus petites qui peuvent être caractéristiques du régime alimentaire des loups en été. La fréquence d'occurrence et la biomasse relative consommée peuvent être estimées à partir des excréments (Ciucci et al. 1996 ; Klare et al. 2011), et peuvent apporter un éclairage sur l'importance des différentes espèces de proies dans le régime alimentaire estival des loups.

Notre objectif est d'améliorer notre compréhension du régime alimentaire des loups en été, car la plupart des recherches sur le régime alimentaire des loups dans le Grand écosystème de Yellowstone ont été entreprises en hiver dans des zones spécifiques des parcs nationaux. **Jusqu'à présent, aucune étude n'a examiné le régime alimentaire des loups dans une zone plus large de l'écosystème du Grand Yellowstone pendant l'été, une période de l'année où les ongulés et d'autres proies sont largement distribués.** Pour mieux répondre à cet objectif, nous avons élargi notre champ d'étude et inclus les terres forestières nationales de l'Absaroka-Beartooth Wilderness situées au nord du parc national de Yellowstone, qui ont un régime de gestion différent de celui des parcs nationaux, mais le moins de données sur les ongulés et

les loups (Rickbeil et al. 2019), ainsi que le parc national de Grand Teton, qui est situé au sud du parc national de Yellowstone.

Nous avons émis **l'hypothèse** que : **1)** les grands ongulés sont moins vulnérables en été dans l'écosystème du Grand Yellowstone, et nous avons prédit une forte présence de petites et moyennes proies dans le régime alimentaire des loups ; **2)** le régime alimentaire des loups en été est très opportuniste et adapté à la disponibilité spatiale et temporelle des proies, ce qui devrait se traduire par une présence différente des proies parmi les meutes de loups et d'une année à l'autre ; et **3)** des différences régionales dans le régime alimentaire des loups dues à des régimes de gestion différents, les loups des parcs nationaux devant utiliser des proies plus grosses que les loups de la zone sauvage d'Absaroka-Beartooth.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude

L'écosystème du Grand Yellowstone (58 026 km²) se compose principalement de terres publiques dans le Montana, le Wyoming et l'Idaho, aux États-Unis (Fig. 1). La région comprend deux parcs nationaux, le parc national de Yellowstone et le parc national de Grand Teton, qui sont protégés contre la chasse, le pâturage et les activités d'extraction des ressources. Le parc national de Grand Teton (1 356 km²) se caractérise par une haute vallée entourée de montagnes dont l'altitude est comprise entre 1 900 et 3 900 m. Le parc national d'Absaroka-Beartooth (3 818 km²) est situé au nord du parc national de Yellowstone, dans le centre-sud du Montana et le nord du Wyoming. Contrairement aux deux parcs, la chasse aux ongulés réglementée par l'État est pratiquée dans la région sauvage d'Absaroka-Beartooth. La région se caractérise par des chaînes de montagnes élevées dont les sommets atteignent 3 600 m, des plateaux de toundra allant de 1 500 à 3 000 m au-dessus du niveau de la mer et des bassins versants boisés descendant à des altitudes plus basses. Le parc national de Yellowstone (8 991 km²) est divisé en deux sous-systèmes écologiques, le Northern Range (1 000 km²) et le reste de la zone du parc. Tous les échantillonnages ont été réalisés dans le Northern Range, où l'altitude varie de 1 500 à 2 500 m. La population de wapitis du Greater Yellowstone Ecosystem (*Cervus canadensis*), l'espèce de proie la plus commune pour les loups dans la région, migre de façon saisonnière vers les limites de l'écosystème, y compris le Northern Range (Smith et al. 2004 ; White et al. 2010). L'écosystème du Grand Yellowstone abrite une variété d'autres espèces proies potentielles pour les loups, telles que le bison (*Bison bison*), l'élan (*Alces alces*), le mouflon (*Ovis canadensis*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le cerf de Virginie (*O. virginianus*), l'antilope pronghorn (*Antilocapra americana*) et le castor (*Castor canadensis* - Smith et al. 2004 ; Stahler et al. 2006). Dans l'ensemble, et bien qu'il s'agisse d'un défi en raison de la grande superficie, la distribution et l'abondance des ongulés dans l'écosystème du Grand Yellowstone sont principalement connues et régulièrement surveillées par les agences étatiques et fédérales en raison de l'importance de la chasse aux ongulés dans la région (Metz et al. 2012 ; Rickbeil et al. 2019 ; Woodruff et Jimenez 2019). La chasse aux grands ongulés est pratiquée dans la zone sauvage d'Absaroka-Beartooth (Ruth et al. 2003), qui n'est pas autorisée dans les deux parcs nationaux, et peut influencer les densités locales d'ongulés. **Pourtant, la disponibilité des proies à l'échelle locale de chaque meute de loups est inconnue.** Les autres grands carnivores présents dans la région comprennent les grizzlis (*Ursus arctos*), les ours noirs (*U. americanus*), les couguars (*Puma concolor*), et les coyotes (*C. latrans* – Yellowstone National Park

2015). Le pâturage de bovins (*Bos taurus*) a eu lieu dans un lotissement du parc national de Grand Teton pendant la période de collecte des données (Trejo 2012). Le pâturage de bovins a également été autorisé dans un lotissement du Forest Service près de l'extrémité sud-est de la zone sauvage d'Absaroka-Beartooth, et le bétail peut s'égarer dans les zones sauvages. Aucun mouton domestique (*O. aries*) n'est présent dans la zone d'étude.

Collection d'excréments...

Identification et quantification des proies...

Analyse statistique...

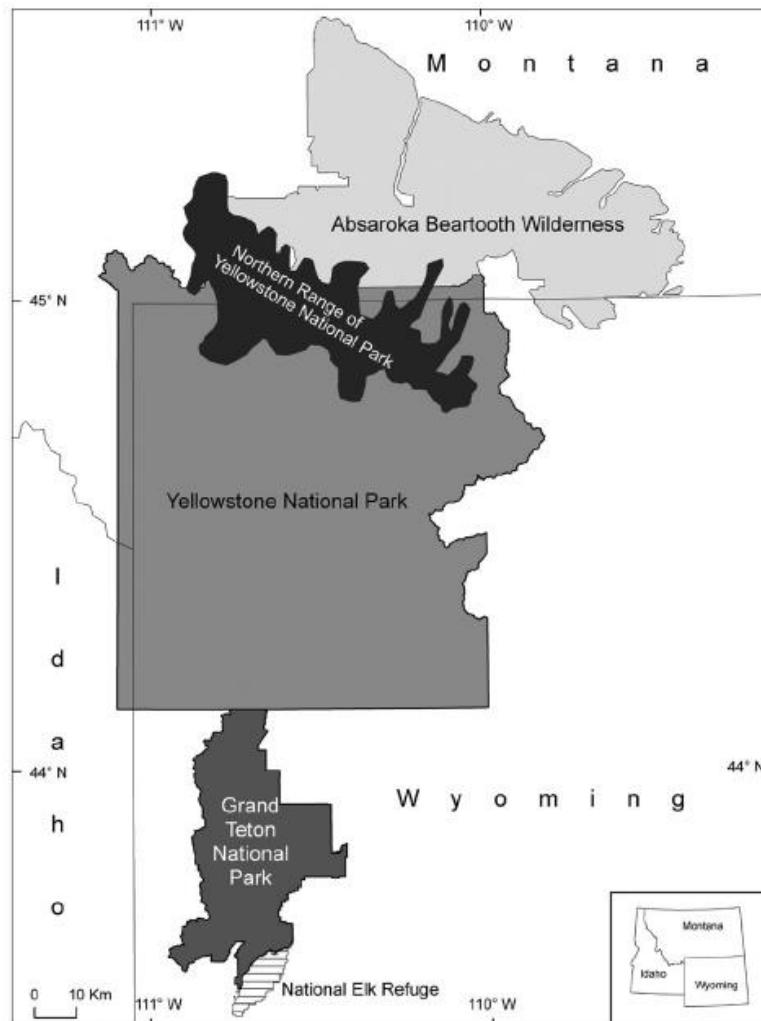


Fig. 1. Carte de la zone d'étude où les crottes de loup (*Canis lupus*) ont été prélevées, comprenant le nord du parc national de Yellowstone, le parc national de Grand Teton et la zone sauvage d'Absaroka-Beartooth

RESULTATS

Fréquence et biomasse des proies

Au total, 1 906 excréments de loups ont été collectés et analysés dans l'écosystème du Grand Yellowstone, la majorité étant collectée à Teton ($n = 1\,307$), suivie de Yellowstone ($n = 453$) et d'Absaroka ($n = 146$; données supplémentaires SD2). Le nombre de proies varie de 1 à 4 dans chaque excrément, mais 90% des excréments ne contiennent qu'une seule proie. Quarante-vingt-seize pour cent des échantillons de poils ont été correctement identifiés lors du test à l'aveugle.

Les **cervidés nouveau-nés** (47%) étaient les proies les plus fréquemment détectées dans les **excréments des loups dans l'écosystème du Grand Yellowstone**, suivis par les wapitis adultes (28% ; Fig. 2). En termes de **biomasse relative**, la tendance était opposée, les wapitis adultes (40%) contribuaient à une biomasse relative plus élevée que les cervidés nouveau-nés (26%). **Les cerfs adultes et les orignaux** représentaient des **proies tertiaires** (9% de biomasse chacun), ainsi que les bisons/bovins (8% de biomasse) et les cervidés non identifiés (6% de biomasse). Des poils de bovins ont été détectés dans seulement 3% des excréments collectés à Absaroka, et n'ont pas été détectés dans les excréments de Yellowstone ou Teton. Les petits rongeurs (4% de la biomasse) étaient les proies non-cervidés les plus fréquemment consommées, tandis que les autres proies (castors, lièvres, canidés et mouflons) étaient consommées en quantités négligeables (< 1% de la biomasse pour chacune d'entre elles ; Fig. 2). Les cervidés nouveau-nés, les wapitis adultes et les cerfs étaient moins dominants dans le régime alimentaire des loups d'Absaroka, où le régime alimentaire était plus varié entre plusieurs proies (Fig. 3). En termes de **fréquence d'occurrence**, les rongeurs font partie des espèces proies les plus communes à Absaroka, avec les cervidés nouveau-nés et les wapitis adultes. Les loups ont consommé de l'orignal à Teton et Absaroka (10% et 16% de la biomasse, respectivement), mais l'orignal n'a pas été détecté dans les fèces de Yellowstone. Le castor a été principalement détecté dans les excréments des loups de Teton.

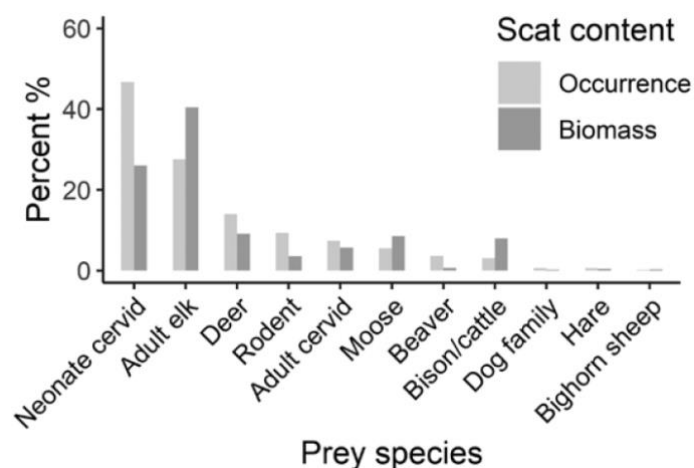


Fig. 2. Fréquence d'occurrence en pourcentage et biomasse relative des proies estivales pour les meutes de loups (*Canis lupus*) dans le Grand écosystème de Yellowstone ($n = 1\ 906$ excréments, meutes = 11, années = 2003-2010)

Différences entre les meutes, les années et les régions

La composition des proies dérivée de l'analyse des excréments a été comparée entre les années au sein de la même zone d'étude dans le Teton et entre les meutes au cours de la même année dans le Teton et le Yellowstone. Le régime alimentaire a varié d'une année à l'autre pour les meutes de Teton et de Buffalo (Données supplémentaires SD3). Cinq éléments de proies différaient entre les années pour la meute de Teton, et trois éléments de proies différaient entre les années pour la meute de Buffalo. **L'occurrence de cervidés nouveau-nés et d'orignaux adultes a varié le plus entre ces meutes. L'occurrence des proies a également varié entre les meutes au cours de la même année d'étude, avec la plus grande variabilité en termes d'occurrence des cervidés nouveau-nés, des wapitis adultes et des orignaux adultes** (Données supplémentaires SD4). Les années avec une forte occurrence de cervidés nouveau-nés, le régime alimentaire des loups comprenait une plus faible occurrence

d'autres espèces de proies, mais les années avec une faible occurrence de cervidés nouveaux, les loups présentaient un régime alimentaire plus variable avec une plus grande occurrence d'une plus large gamme d'espèces de proies.

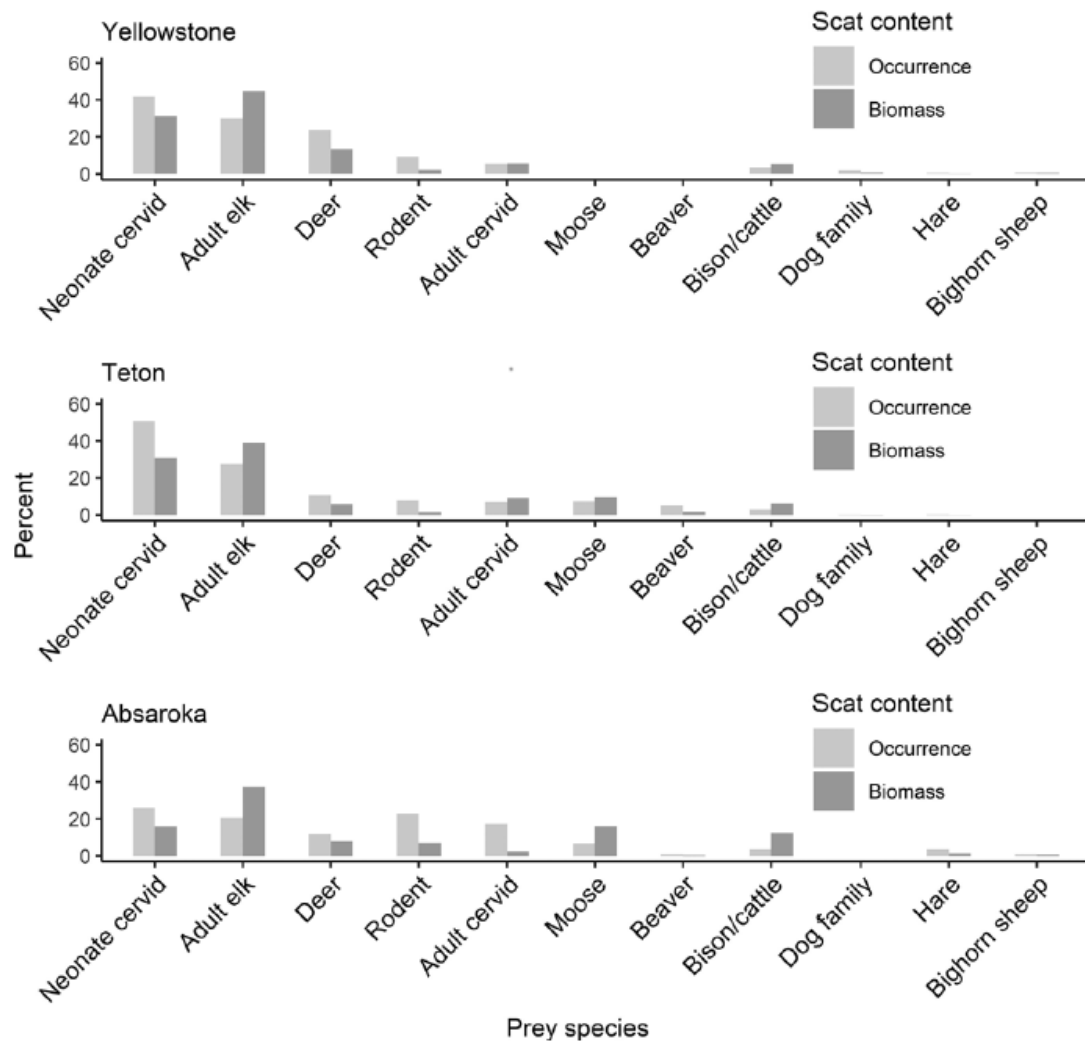


Fig. 3. Fréquence en pourcentage de l'occurrence et biomasse relative des proies dans les excréments d'été des meutes de loups (*Canis lupus*) dans l'écosystème du Grand Yellowstone. Parc national de Grand Teton ($n = 1\ 307$, meutes = 8, années = 2003-2009), parc national de Yellowstone ($n = 453$, meutes = 3, année = 2009) et Absaroka-Beartooth Wilderness ($n = 146$, meutes inconnues, années = 2009-2010)

Tous les modèles contrastant l'occurrence des différentes catégories de masse de proies à Absaroka par rapport aux meutes de loups de Yellowstone et Teton se sont révélés importants par rapport à un modèle nul (grandes proies $\Delta AIC_c : 17,63$, proies moyennes $\Delta AIC_c : 63,37$ et petites proies $\Delta AIC_c : 42,31$; Données complémentaires SD5). En utilisant Absaroka comme niveau de référence, seules deux meutes étaient informatives et différentes en termes d'occurrence de grandes proies (Tableau 1). La meute Blacktail à Yellowstone avait une probabilité plus élevée de grandes proies dans son régime alimentaire, tandis que la meute Druid à Yellowstone avait une probabilité plus faible de grandes proies (Fig. 4). Toutes les meutes étaient informatives lorsque l'occurrence des moyennes et petites proies dans le régime alimentaire des loups des meutes de Teton et de Yellowstone était comparée à celle d'Absaroka. Les loups d'Absaroka avaient une probabilité plus faible de proies moyennes et une probabilité plus élevée de petites proies par rapport à toutes les meutes des parcs nationaux. Le pouvoir prédictif de ces modèles en termes de courbes ROC a varié avec une

CAU allant de 0,60 à 0,72 (données supplémentaires SD5 et SD6). Le modèle prédisant l'occurrence de petites proies entre les meutes des trois zones avait la précision prédictive globale la plus élevée de 0,72.

Tableau 1. Estimations, erreur standard, valeur z , valeur P et intervalle de confiance à 95% des termes du modèle pour prédire l'occurrence des catégories de grandes (~267-585 kg), moyennes (~50-70 kg) et petites proies (≤ 20 kg) dans le régime alimentaire estival des loups (*Canis lupus*) dans trois zones de l'écosystème du Grand Yellowstone. Parc national de Grand Teton ($n = 100$, meutes = 1, année = 2009), Parc national de Yellowstone ($n = 453$, meutes = 3, année = 2009), et Absaroka-Beartooth Wilderness ($n = 146$, meutes inconnues, années = 2009-2010)

Large prey variable	Estimate	SE	z-value	P	2.5%	97.5%
Intercept(Absaroka)	-0.82	0.18	-4.54	< 0.001	-1.18	-0.47
PackBlacktail	0.49	0.24	2.05	0.04	0.02	0.96
PackDruid	-1.09	0.36	-3.04	< 0.01	-1.83	-0.41
PackEverts	0.05	0.24	0.19	0.85	-0.42	0.52
PackPinnacle Creek	0.11	0.28	0.40	0.69	-0.44	0.66
Medium prey	Estimate	SE	z-value	P	2.5%	97.5%
Intercept(Absaroka)	-0.48	0.17	-2.81	0.01	-0.82	-0.15
PackBlacktail	0.77	0.23	3.35	< 0.001	0.32	1.22
PackDruid	2.71	0.39	6.95	< 0.001	2.00	3.54
PackEverts	0.93	0.23	4.07	< 0.001	0.48	1.38
PackPinnacle Creek	0.76	0.27	2.88	< 0.01	0.25	1.29
Small prey	Estimate	SE	z-value	P	2.5%	97.5%
Intercept(Absaroka)	-0.99	0.19	-5.28	< 0.001	-1.37	-0.63
PackBlacktail	-0.71	0.28	-2.53	0.01	-1.27	-0.16
PackDruid	-3.53	1.02	-3.45	< 0.001	-6.42	-1.97
PackEverts	-1.38	0.32	-4.29	< 0.001	-2.03	-0.77
PackPinnacle Creek	-1.95	0.50	-3.94	< 0.001	-3.05	-1.07

DISCUSSION

Conformément à notre hypothèse, le régime alimentaire estival des loups comportait une grande part de proies de taille moyenne, notamment des cervidés nouveau-nés et des cerfs adultes, ainsi que quelques espèces de plus petite taille. Les loups d'Absaroka avaient généralement une plus grande variation d'espèces de proies que les loups des parcs nationaux.

La différence entre les meutes et la variation annuelle soutient notre hypothèse concernant le caractère **opportuniste** du régime alimentaire estival des loups. Le régime alimentaire des loups était plus **variable** avec des occurrences plus élevées de plusieurs espèces lorsque les cervidés **nouveau-nés** étaient moins présents dans le régime alimentaire.

Nous avons partiellement confirmé notre **hypothèse** concernant les différences de régime alimentaire en été entre les trois régions. Les loups d'Absaroka avaient une probabilité plus élevée de petites proies dans leur régime alimentaire et une probabilité plus faible de proies de taille moyenne par rapport aux meutes des parcs nationaux. Nous n'avons pas pu confirmer que les meutes de Yellowstone et Teton consommaient plus de grosses proies que celles d'Absaroka.

Plan d'échantillonnage et limites des données

Pour ce type de recherche, un plan d'échantillonnage uniforme est idéal, mais cela n'a pas été possible dans notre étude car les excréments ont été collectés dans le cadre de projets indépendants dans chaque zone. Nous avons regroupé les données de ces trois projets pour faire des déductions sur le régime alimentaire estival global des loups dans l'écosystème du Grand Yellowstone. Il est important de noter que les facteurs de confusion liés aux techniques de collecte des excréments (c.-à-d. sites d'habitation versus échantillonnage opportuniste - Steenweg et al. 2015), à l'année et au mois de la collecte auraient pu fausser les résultats de notre analyse. Nous avons essayé de tenir compte de la dépendance des

données au sein d'une même zone, d'une même année et d'une même meute, mais il peut exister d'autres dépendances, par exemple, entre des excréments échantillonnés dans les mêmes endroits. En outre, les crottes ont été collectées pendant une saison plus longue à Absaroka et Teton qu'à Yellowstone, ce qui peut avoir un impact sur les différences régionales observées.

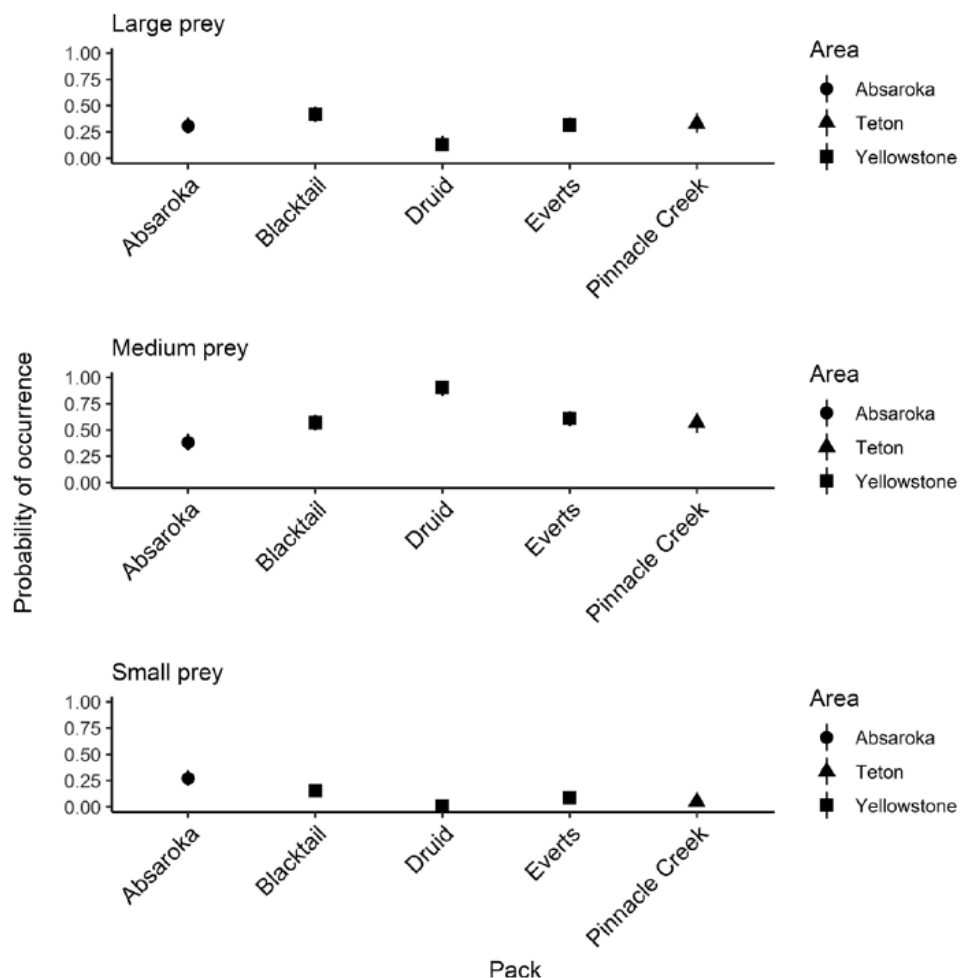


Fig. 4. Probabilité prédite de la présence de grandes (~267-585 kg), moyennes (~50-70 kg) et petites proies (≤ 20 kg) dans le régime alimentaire estival des meutes de loups (*Canis lupus*) entre les trois zones de l'écosystème du Grand Yellowstone. Parc national de Grand Teton ($n = 100$, meutes = 1, année = 2009), Parc national de Yellowstone ($n = 453$, meutes = 3, année = 2009), et Absaroka-Beartooth Wilderness ($n = 146$, meutes inconnues, années = 2009-2010). Les prédictions sont basées sur un modèle linéaire généralisé avec une distribution de Bernoulli. Les intervalles de confiance à 95% autour de chaque estimation sont représentés par les lignes verticales

Diverses méthodologies d'analyse des excréments ont été utilisées dans les études sur le régime alimentaire des carnivores ; chacune a ses limites, ses biais et ses difficultés d'interprétation (Kelly 1991 ; Reynolds et Aebischer 1991 ; Ciucci et al. 1996, Marucco et al. 2008 ; Klare et al. 2011). Dans cette étude, nous avons utilisé à la fois la fréquence d'occurrence et la biomasse relative pour documenter le régime alimentaire des loups. Selon Klare et al. (2011), la technique la plus couramment appliquée dans les études publiées sur le régime alimentaire des carnivores est la **fréquence d'occurrence**, qui est utile pour les comparaisons entre les études et pour détecter les espèces de proies rares. Cependant, les résultats basés sur les seules données de fréquence d'occurrence doivent être interprétés avec prudence, car leur validité est discutable lorsque l'on considère les paramètres écologiques.

Les petites proies ont un rapport surface/volume plus élevé et sont composées de plus de poils et d'os par masse de chair que les proies plus grandes (Weaver 1993). Comme les poils et les os sont les principales façons d'identifier les proies mammaliennes dans les excréments, les petites proies peuvent être surestimées en utilisant des techniques de fréquence parce que la présence de petites proies et de grandes proies est également pondérée dans l'analyse (Klare et al. 2011).

Les modèles de biomasse spécifiques aux prédateurs sont basés sur des essais d'alimentation en captivité et sur la relation entre la biomasse des proies consommées et les excréments collectables produits. Ces modèles ont été développés pour tenir compte des disparités dans la masse corporelle des proies pour plusieurs espèces de carnivores (Klare et al. 2011), y compris les loups (Weaver 1993). Cependant, le piège de l'utilisation des modèles de biomasse est que leur précision est influencée par de multiples variables, y compris les erreurs associées à plus d'une proie par excrément, et la variation du poids moyen de la proie. Dans cette étude, une erreur biologique positive a pu se produire parce que 10% des crottes utilisées dans les calculs de biomasse contenaient plus d'une proie. Bien que les méthodes de calcul de la biomasse aient des limites, elles sont biologiquement plus significatives et fournissent la meilleure approximation de la réalité des carnivores (Ciucci et al. 1996 ; Klare et al. 2011).

La collecte et l'analyse des crottes présentent des avantages par rapport à d'autres méthodes d'étude du régime alimentaire des loups. Alors que les techniques de télémétrie GPS détectent correctement les proies ongulées de grande taille, elles sont moins efficaces pour détecter les proies de taille moyenne et petite (Sand et al. 2005, 2008 ; Webb et al. 2008 ; Knopff et al. 2010 ; Palacios et Mech 2011 ; Trejo 2012). De plus, l'analyse des excréments est peu invasive, peu coûteuse et bien adaptée à l'étude des carnivores menacés ou insaisissables (Ciucci et al. 1996). Les crottes de loup peuvent être collectées de manière **opportuniste**, ce qui permet de collecter des échantillons tout en effectuant d'autres tâches liées à la gestion et à la recherche, ce qui peut faciliter les études à long terme comparant le régime alimentaire des loups à travers les régions et les différents régimes de gestion.

Fréquence et biomasse des principales proies

En Amérique du Nord, les loups se nourrissent principalement d'ongulés tout au long de l'année (Peterson et Ciucci 2003), les grands et moyens ongulés tels que les cerfs, les wapitis, les orignaux et les caribous (*Rangifer tarandus*) sont les proies les plus communes sur les trois continents où les loups persistent (Newsome et al. 2016). Pendant l'été, les loups ont tendance à s'attaquer davantage aux ongulés **nouveau-nés** (Pimlott et al. 1969 ; Voigt et al. 1976 ; Fritts et Mech 1981), et consomment une plus grande **diversité** de proies qu'en hiver (Ballard et al. 1987 ; Spaulding et al. 1998 ; Stahler et al. 2006). Les loups de l'écosystème du Greater Yellowstone se nourrissent principalement d'ongulés sauvages, en particulier de cervidés nouveau-nés, de wapitis adultes et de cerfs adultes. D'autres proies telles que l'orignal, le bison, les rongeurs, les castors et les lièvres constituent une part plus variable de leur régime alimentaire. La **disponibilité** et la **vulnérabilité** des proies sont des facteurs importants qui influencent la prédation des loups (Mech et Peterson 2003). Une impulsion saisonnière de cervidés nouveau-nés devient disponible pour les loups dans l'écosystème du Grand Yellowstone en mai et juin, et ils sont particulièrement sensibles à la prédation dans les premières semaines suivant la naissance (Barber-Meyer et al. 2008 ; Metz et al. 2012). La

fréquence d'occurrence des espèces de proies dans les excréments peut surestimer l'importance des petites proies, qui peuvent être fréquentes dans le régime alimentaire des loups, mais qui contribuent globalement à une faible biomasse (Weaver 1993). Par exemple, les cervidés nouveau-nés étaient un élément important du régime alimentaire en termes de fréquence d'occurrence, mais la biomasse estimée montre qu'ils sont une source alimentaire moins importante. Bien qu'ils ne contribuent pas à la plus grande biomasse du régime alimentaire des loups, la fréquence élevée d'occurrence des cervidés nouveau-nés dans les excréments des loups pourrait suggérer des taux de prédation élevés qui pourraient avoir un impact sur les populations d'ongulés (Sand et al. 2008 ; Metz et al. 2020a). Cependant, comme nous n'avons pas étudié les sites de prédation des loups, il est impossible de distinguer s'il s'agit de prédation ou de charognage (Metz et al. 2020b). **Les adultes ont contribué le plus à la biomasse consommée, ce qui est soutenu par les études alimentaires précédentes de la région** (Smith et al. 2004 ; Stahler et al. 2006 ; Metz et al. 2020b). Cependant, les proies secondaires (cerfs, orignaux, bisons, rongeurs et lièvres) peuvent constituer un apport important au régime alimentaire des loups à certaines périodes de l'année et peuvent les nourrir entre deux prédatons de wapitis, ce qui peut être particulièrement important lorsque les loups sont attachés à des sites de rendez-vous pour élever leurs petits.

Variation du régime alimentaire des meutes et des années

La composition des proies varie considérablement d'une meute à l'autre dans le Teton et le Yellowstone, en particulier pour les cervidés nouveau-nés, les wapitis et les orignaux, alors que la présence d'autres proies est généralement faible. Les meutes qui avaient une forte occurrence de cervidés nouveau-nés comme proies avaient souvent une occurrence plus faible d'autres espèces, et inversement les meutes avec une faible occurrence de cervidés nouveau-nés avaient un régime alimentaire plus variable avec un plus grand nombre d'autres espèces. **La taille de la meute peut avoir un impact sur la sélection des proies, car les petites meutes peuvent être limitées dans leur capacité à s'attaquer à de grandes espèces** (MacNulty et al. 2014) ; cependant, nous n'avons pas pris en compte l'effet de la taille de la meute en raison de la **faible cohésion** de la meute pendant l'été (Metz et al. 2011). Les différences peuvent également refléter les densités locales variables des espèces de proies (Metz et al. 2020b). **Cependant, des études antérieures ont trouvé que les meutes de loups peuvent avoir des régimes alimentaires très différents, même dans des paysages très homogènes avec un approvisionnement constant en proies** (Derbridge et al. 2012). Des différences alimentaires significatives ont même été trouvées entre les individus d'une même meute (Stanek et al. 2017), ce qui peut être lié à l'âge du loup échantillonné (Gable et al. 2017). Nous n'avons pas pu explorer ces différences individuelles en raison de notre méthode d'échantillonnage, ce qui rend difficile la mise en relation des crottes avec des loups individuels. Les différences observées entre les meutes pourraient donc être liées à des habitudes alimentaires différentes entre les individus ou les meutes ainsi qu'à des conditions environnementales différentes au sein des territoires des meutes de loups (Milakovic et Parker 2011). **Nelson et al. (2012) ont constaté que les loups utilisaient différentes stratégies en été pour faire face à la diminution de la disponibilité des wapitis due aux déplacements migratoires saisonniers.** Certains loups n'ont pas modifié leur distribution et ont utilisé des **proies alternatives** comme le cerf mulet, tandis que d'autres loups ont fait des **incursions extraterritoriales** loin de leurs sites d'origine pour accéder aux aires de répartition des wapitis en été ou ont déplacé l'emplacement des sites de rendez-vous (Nelson et al. 2012).

Nous avons également identifié des **variations annuelles** dans le régime alimentaire estival des loups de Teton, où des excréments ont été prélevés sur la même meute pendant plusieurs années. Cette variation montre que leur régime alimentaire varie non seulement dans l'espace, mais aussi dans le temps. La présence de cervidés nouveau-nés varie le plus d'une année à l'autre, suivie par les wapitis adultes, les orignaux et les bisons. Les années où les cervidés nouveau-nés étaient moins présents dans le régime alimentaire, les loups avaient tendance à consommer plus de wapitis adultes et d'orignaux. Une telle variation annuelle dans le régime alimentaire des loups a également été constatée dans plusieurs autres études, notamment chez les loups Italiens qui passent du sanglier (*Sus scrofa*) au bétail, ce qui reflète des changements potentiels dans l'abondance ou l'accès aux proies (Ciucci et al. 2018). L'analyse des isotopes stables des excréments de loups de la Colombie-Britannique a également révélé une variation du régime alimentaire estival d'une année à l'autre (Milakovic et Parker 2011). Le régime alimentaire des loups peut même varier entre les différentes semaines de la saison estivale (Gable et al. 2018a), ce que nous n'avons pas pu prendre en compte en raison des difficultés liées à la datation des excréments à des semaines spécifiques.

Différences régionales dans la composition du régime alimentaire

L'occurrence des différentes catégories de taille de proies a varié entre les régions avec une probabilité plus faible de proies moyennes et une probabilité plus élevée de petites proies à Absaroka par rapport aux meutes de Yellowstone et de Teton. La durée de l'échantillonnage des excréments diffère entre les trois zones de collecte, ce qui pourrait influencer certaines des différences observées. Les excréments collectés à Yellowstone étaient plus représentatifs de la fin du printemps et de l'été, tandis que les excréments de loups collectés à Teton et Absaroka étaient plus représentatifs de l'été et du début de l'automne. Cependant, cela ne peut pas expliquer pourquoi le régime alimentaire des meutes dans les deux parcs nationaux était différent de celui d'Absaroka. La différence observée peut également être liée à des abondances de proies différentes entre les trois zones d'étude (Metz et al. 2012 ; Rickbeil et al. 2019 ; Woodruff et Jimenez 2019). Dans l'Absaroka, les petites proies étaient plus présentes dans le régime alimentaire des loups que dans les deux autres zones d'étude. Les rongeurs étaient la deuxième proie la plus fréquente dans l'analyse des excréments. La forte présence de petites proies à Absaroka par rapport aux parcs nationaux indique la grande flexibilité du régime alimentaire des loups qui peut leur permettre de persister dans une variété d'écosystèmes en dehors des parcs nationaux de routine, qui peuvent avoir une plus faible densité de grands ongulés. Les rongeurs et les petits mammifères sont également plus fréquents dans le régime alimentaire des loups dans l'Arctique et dans les zones de haute altitude (Newsome et al. 2016), ce qui confirme nos conclusions similaires dans les zones de haute altitude d'Absaroka.

Les proies de taille moyenne telles que les cerfs ont été trouvées en grande quantité dans les excréments dans les trois zones, ce qui suggère qu'elles constituent une partie importante du régime alimentaire estival, comme cela a été noté dans des études antérieures (Metz et al. 2012). Ceci contraste avec les études sur le régime alimentaire hivernal de Yellowstone, où les cerfs n'étaient pas communs (Smith et al. 2004 ; Metz et al. 2012). Les loups de Yellowstone avaient la plus forte occurrence de cerfs dans leur régime alimentaire d'été, ce qui pourrait être une réponse à une plus faible disponibilité de wapitis car certains d'entre eux migrent hors de la Northern Range pendant l'été (White et al. 2010). L'orignal n'était pas présent dans le régime alimentaire des loups de Yellowstone, probablement en raison de la

réduction de la population d'originaux depuis les feux de forêt de 1988 (Tyers 2003, 2006). Cependant, l'original était présent dans le régime alimentaire des loups de Teton et d'Absaroka, mais dans une proportion plus faible (~10% et 16% de la biomasse) par rapport aux études précédentes dans d'autres écosystèmes. Une étude menée dans le nord du Montana a montré que l'original constituait 18% de la biomasse des proies consommées (Derbridge et al. 2012), tandis qu'en Ontario, au Canada, des traces d'original ont été trouvées dans 51,5% de tous les crottes (Found et al. 2018).

Les rencontres entre les loups et les mouflons sont probablement peu fréquentes en raison de la faible population de mouflons dans Yellowstone et du faible chevauchement des habitats avec les mouflons (Smith et al. 2003). Le castor a été détecté dans les excréments des loups de Teton et d'Absaroka, mais pas à Yellowstone où les castors se rétablissent encore après leur réintroduction à Absaroka et leur dispersion progressive à Yellowstone (Smith et al. 2003 ; McColley et al. 2012 ; Scrafford et al. 2018). Plusieurs études sur le régime alimentaire des loups en Amérique du Nord ont montré que le castor est une espèce proie importante pendant l'été (Forbes et Theberge 1996 ; Tremblay et al. 2001 ; Gable et al. 2018*b*), ce qui peut suggérer que les castors pourraient devenir une source de nourriture plus importante si la population augmentait. Dans l'ensemble, les petites espèces proies peuvent constituer une source de nourriture importante pour les loups pendant l'été en raison des besoins énergétiques plus faibles pendant cette période et de l'accès limité à d'autres proies lorsqu'elles sont confinées à la tanière ou aux sites de rendez-vous (Stahler et al. 2006 ; Newsome et al. 2016).

Nous avons illustré comment une collecte à long terme d'excréments de loups dans un écosystème entier peut révéler des variations spatiales et temporelles dans le régime alimentaire estival des loups. **Nous avons identifié une forte occurrence de cervidés nouveaux dans le régime alimentaire des loups, ce qui peut être négligé par d'autres méthodes de recherche qui s'appuient sur la détection des sites de prédation.** L'analyse des excréments à l'aide de différentes méthodes d'échantillonnage doit toujours être interprétée avec prudence et les études futures devraient explorer la mesure dans laquelle les différents régimes d'échantillonnage peuvent influencer l'analyse du régime alimentaire des loups. Les résultats de cette étude indiquent un régime alimentaire estival très variable, avec des différences régionales, annuelles et entre les meutes. Nos résultats illustrent l'importance de prendre en compte les différences entre les meutes et les années lors de l'étude du régime alimentaire des loups, tout en soulevant de nouvelles questions écologiques nécessaires pour expliquer les causes de ces différences. Les études futures devraient explorer les **variables explicatives** potentielles telles que l'abondance des proies locales, le moment de la mise bas des ongulés et la cohésion sociale des meutes de loups.

La grande flexibilité du régime alimentaire estival des loups illustre l'importance d'étudier leur régime alimentaire à la fois dans l'espace et dans le temps pour comprendre la prédation estivale des loups et l'impact plus large sur les proies et l'écosystème.