

Stratégies saisonnières de recherche de nourriture des loups gris d'Alaska (*Canis lupus*) dans un écosystème soutenu par le saumon du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.)



ARTICLE

Seasonal foraging strategies of Alaskan gray wolves (*Canis lupus*) in an ecosystem subsidized by Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.)

Ashley E. Stanek, Nathan Wolf, Grant V. Hilderbrand, Buck Mangipane, Douglas Causey, and Jeffrey M. Welker

Résumé

Malgré de fréquentes observations de loups gris (*Canis lupus* L., 1758) utilisant des proies non ongulées, les variations saisonnières et interannuelles dans l'utilisation et **l'importance relative** des sources de **proies alternatives** dans le régime alimentaire des loups gris n'ont pas été étudiées à l'échelle individuelle. Nous avons utilisé l'analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des poils de garde et des composants sanguins (caillot et sérum) collectés pendant 4 ans pour examiner l'occurrence, l'étendue et la variation temporelle du saumon du Pacifique (genre *Oncorhynchus* Suckley, 1861) comme ressource alimentaire pour les loups individuels et les groupes sociaux dans le parc national et la réserve de Lake Clark dans le sud-ouest de l'Alaska, aux Etats-Unis. **Pendant l'été, le régime alimentaire de cinq loups était composé d'au moins 50% de saumon, tandis que le régime alimentaire de 17 loups était principalement composé de proies terrestres.** Sur une période de trois ans, un groupe de loups a toujours consommé du saumon en été et s'est tourné vers des proies terrestres en hiver. **Les choix de proies étaient généralement similaires au sein des groupes sociaux ; cependant, le degré de consommation de saumon par les individus était très variable.** L'utilisation du saumon par les loups du lac Clark est probablement répandue là où le saumon est abondant et cette découverte, devrait être prise en compte dans la conservation et la gestion des loups et de leurs proies.

INTRODUCTION

La variation intra-populationnelle dans la sélection des proies est reconnue comme un aspect central de l'écologie de la recherche de nourriture des populations animales et est le plus souvent attribuée aux différences alimentaires entre les sexes ou les stades ontogéniques (Polis 1984 ; Bolnick et al. 2003 ; Bryan et al. 2006 ; Kim et al. 2012). Les variations dans l'écologie de la recherche de nourriture au niveau de la population résultant de différences dans les stratégies de recherche de nourriture d'individus connus ont cependant reçu beaucoup moins d'attention (Tinker et al. 2008). D'une manière générale, l'écologie de la recherche de nourriture d'une population peut être décrite par la largeur combinée des niches alimentaires des individus qui la composent. **Une population ayant une large niche alimentaire peut être composée d'individus ayant des stratégies de recherche de nourriture généralistes similaires ou d'individus ayant des stratégies de recherche de nourriture spécialisées différentes** (Newsome et al. 2009 ; Matich et al. 2011). Inversement, une population ayant une niche alimentaire étroite ne peut être composée que d'individus ayant

des stratégies de recherche de nourriture spécialisées similaires. Cette divergence souligne l'importance de la variation des stratégies individuelles de recherche de nourriture en tant que composante primaire déterminant la largeur totale de la niche alimentaire de la population (Van Valen 1965), et par conséquent, l'écologie de la recherche de nourriture d'une population.

Le degré de spécialisation des individus en matière de recherche de nourriture dépend principalement du degré de compétition pour les ressources (Araujo et al. 2011), soit par des changements dans la disponibilité de la nourriture (Tinker et al. 2008), soit par les densités de consommateurs (Bolnick et al. 2010). Le changement de proie par les individus en réponse à des changements temporels ou spatiaux dans la disponibilité des ressources peut entraîner une variabilité du régime alimentaire au niveau de la population (van Baalen et al. 2001) ; ce processus est complexe et reste relativement peu exploré.

Les systèmes de loups gris (*Canis lupus* L., 1758) (ci-après, le loup) et d'ongulés en Alaska, aux Etats-Unis, sont un exemple de **système à proies multiples** où la variation de la sélection des proies parmi les consommateurs individuels peut fortement influencer les interactions prédateur-proie au niveau de la population. Bien que l'écologie de la recherche de nourriture des meutes de loups soit relativement bien comprise, l'écologie de la recherche de nourriture des **membres individuels** de la meute et l'influence que cette variation a sur la largeur de la niche des populations de loups restent relativement peu étudiées (Metz et al. 2011).

Les techniques les plus couramment utilisées pour étudier le régime alimentaire des loups comprennent les analyses de crottes et de sites de prédation, qui utilisent les restes de proies pour évaluer la présence ou l'absence et les contributions relatives des différents types de proies dans le régime alimentaire des loups. Les analyses d'excréments se concentrent sur les restes trouvés dans les matières fécales, tandis que les analyses de sites de prédation examinent les restes de grands animaux tués pour y trouver des signes d'activité des loups. Bien qu'elles soient utiles pour évaluer le régime alimentaire des groupes, des efforts importants sont nécessaires pour attribuer les excréments ou les sites de prédation à des loups individuels. Par conséquent, une hypothèse inhérente aux analyses des sites de prédation et des excréments est que les meutes de loups constituent une unité homogène de recherche de nourriture et que les individus au sein d'une meute ont le même régime alimentaire (ou un régime similaire). Les loups individuels sont d'habiles prédateurs (Thurber et Peterson 1993 ; Mech et Boitani 2003) et, comme d'autres prédateurs (e.g., Newsome et al. 2009 ; Edwards et al. 2011 ; Giroux et al. 2012 ; Kim et al. 2012), ont le potentiel de présenter différentes **stratégies de recherche de nourriture** (Urton et Hobson 2005), même au sein d'une même meute. Cependant, sans efforts considérables de suivi, les analyses des sites de prédation et des excréments ne peuvent pas être utilisées pour attribuer une composante temporelle à l'utilisation des ressources alimentaires **individuelles**. De plus, les mouvements déduits en suivant les loups dans la neige ont entraîné un biais saisonnier des études sur l'écologie de l'alimentation des loups en faveur de l'hiver (Mech et Peterson 2003), et les variations saisonnières de la vulnérabilité à la prédation et de la disponibilité des espèces de proies peuvent jouer un rôle important en influençant l'utilisation de proies spécifiques. Par conséquent, en raison du biais saisonnier parmi les études sur le régime alimentaire des loups, l'utilisation de plusieurs types de proies n'est pas abordée de manière égale à travers les saisons (Jedrzejewski et al. 2002 ; Peterson et Ciucci 2003 ; Metz et al. 2012).

L'analyse des **isotopes stables** présente une méthode potentielle permettant d'étudier la composition et les changements temporels du régime alimentaire de loups **individuels** (Dalerum et Angerbjörn 2005 ; Martínez del Rio et al. 2009*a*, 2009*b* ; Newsome et al. 2012) sans les difficultés liées à l'assignation individuelle et temporelle des apports alimentaires associées aux analyses des excréments et des sites de prédation. En mesurant les valeurs isotopiques stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, respectivement) de plusieurs tissus d'un loup individuel, les changements dans le régime alimentaire d'un animal au cours du temps peuvent être déduits (Dalerum et Angerbjörn 2005). Les tissus métaboliquement inertes, tels que les poils et les griffes, incorporent les isotopes stables alimentaires pendant la croissance et restent isotopiquement inaltérés par la suite (Dalerum et Angerbjörn 2005). **Par exemple, les loups ont une mue annuelle au début de l'été (Young et Goldman 1944), les poils des loups reflètent donc les valeurs isotopiques des proies pendant l'été et l'automne** (Darimont et al. 2003). En revanche, les composants sanguins (tels que le caillot et le sérum) incorporent continuellement les isotopes stables des produits alimentaires au fur et à mesure de leur resynthèse. Ainsi, ces tissus peuvent être utilisés pour estimer le régime alimentaire pendant une période de quelques semaines à quelques mois avant l'échantillonnage (Milakovic et Parker 2011).

Des études antérieures utilisant des isotopes stables pour examiner le régime alimentaire des loups ont montré que le saumon du Pacifique (genre *Oncorhynchus* Suckley, 1861) (ci-après, le saumon) est une proie importante dans les systèmes côtiers (Szepanski et al. 1999 ; Darimont et al. 2003) et intérieurs (Adams et al. 2010) de l'Alaska et de la Colombie Britannique (Canada). Le degré auquel la proportion de saumon consommé par les loups change au cours d'une année n'a cependant pas encore été examiné quantitativement. Bien que ces études présentent une valeur résumée décrivant un groupe d'animaux, calculée à partir de mesures d'individus, elles n'ont pas abordé les modèles de variation entre les individus au sein des groupes. Nous rapportons ici les résultats d'une étude analysant le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ pour développer une estimation quantitative du degré et du temps avec lesquels les loups individuels du parc national et de la réserve de Lake Clark dans le sud-ouest de l'Alaska ont utilisé le saumon comme ressource alimentaire. Notre étude a abordé les **quatre questions** suivantes. (1) Les loups de la région du lac Clark ont-ils une stratégie de recherche de nourriture généraliste ou certains individus se spécialisent-ils sur certaines proies ? (2) Les stratégies de recherche de nourriture sont-elles similaires entre les individus d'un même groupe social ? (3) Existe-t-il des différences dans les stratégies de recherche de nourriture entre les saisons ? (4) La différenciation des stratégies de recherche de nourriture correspond-elle à une utilisation accrue du saumon par les loups ? Nous avons conçu cette étude pour obtenir de nouvelles informations sur l'utilisation intra-annuelle des ressources terrestres et marines par les loups individuels et pour fournir des informations de base sur les habitudes alimentaires d'une population de loups qui n'avait pas été étudiée auparavant.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude

Le parc national et la réserve de Lake Clark (LACL) s'étendent sur 16 309 km² dans le sud-ouest de l'Alaska, à l'intersection des chaînes de montagnes de l'Alaska et des Aléoutiennes (Fig. 1). Les monts Chigmit et la chaîne de montagnes de l'Alaska divisent le LACL en deux régions, l'une côtière (est) et l'autre intérieure (ouest). Cette étude se concentre sur les loups

vivant dans la partie intérieure du parc et de la réserve. La région du lac Clark abrite de nombreuses espèces d'ongulés, dont le caribou (*Rangifer tarandus* (L., 1758)), le mouflon de Dall (*Ovis dalli* Nelson, 1884) et l'orignal (*Alces alces* (L., 1758)), tous à des densités relativement faibles. Le troupeau de caribous de Mulchatna a traditionnellement utilisé des aires d'hivernage et de mise bas près du LACL et était potentiellement une proie importante pour les loups dans la région (Woolington 2011). **Le déclin considérable de la population du troupeau de Mulchatna (d'~200 000 individus en 1996 à ~30 000 individus en 2008) et le déplacement de son aire de répartition loin du LACL (Woolington 2011) ont probablement altéré la disponibilité du caribou en tant que proie pour les loups dans la région.** Par conséquent, si le caribou a toujours été une ressource importante pour les loups, les changements dans la taille de la population et l'aire de répartition du troupeau de Mulchatna peuvent avoir influencé le degré de dépendance des loups à l'égard d'autres proies. En plus des loups gris, les autres prédateurs de la région comprennent les ours bruns (*Ursus arctos* L., 1758), les ours noirs (*Ursus americanus* Pallas, 1780), les lynx (*Lynx canadensis* Kerr, 1792), les coyotes (*Canis latrans* Say, 1823) et les carcajous (*Gulo gulo* (L., 1758)) (Bennett et al. 2006).

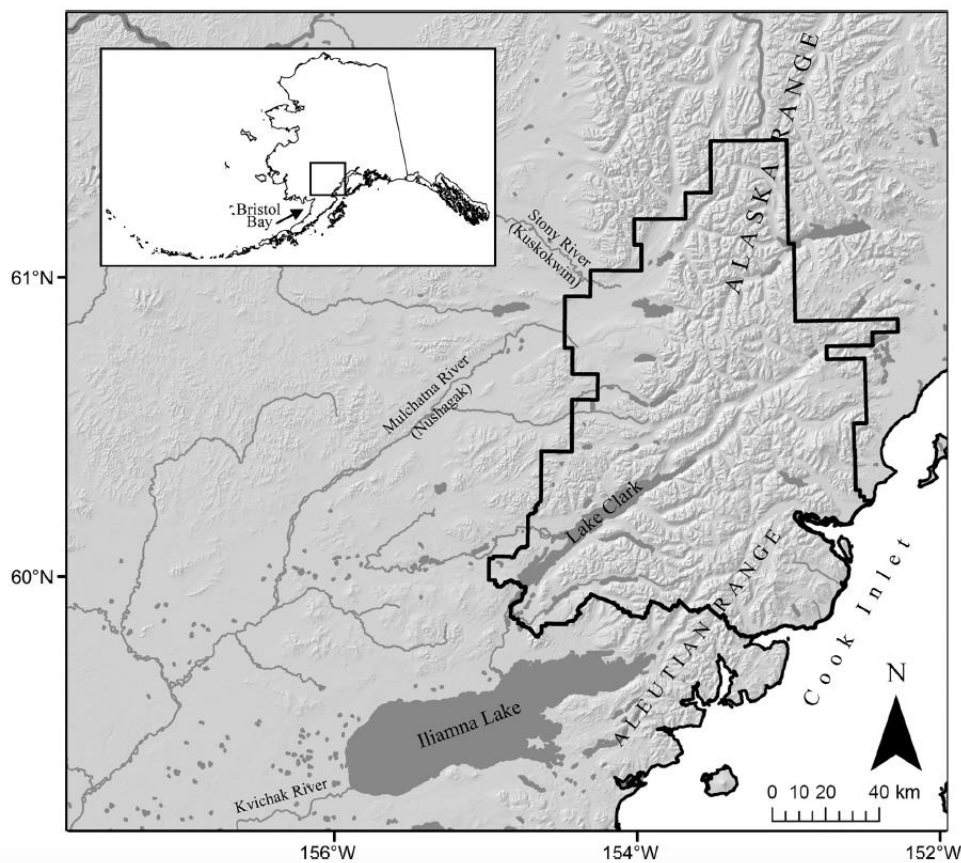


Fig. 1. La région du lac Clark dans le sud-ouest de l'Alaska, États-Unis, avec le parc national et la réserve du lac Clark délimités en noir

Une série de grands lacs bordant la chaîne de montagnes de l'Alaska sert de source à trois grands bassins hydrographiques du sud-ouest de l'Alaska (Kvichak, Nushagak et Kuskokwim) et soutient les pêcheries de saumon rouge de la baie de Bristol (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum in Artedi, 1792)). Ces remontées de saumons constituent une ressource nutritive importante pour la région, à la fois sous forme de poissons vivants et de carcasses, ainsi que sous forme de nutriments décomposés à la base du réseau trophique (Kline et al. 1993).

Collecte d'échantillons

Nous avons prélevé des échantillons de poils de garde, de caillots de sang et de sérum sanguin sur chacun des 22 loups de neuf groupes sociaux au cours de cinq événements de capture répartis sur quatre hivers (2009-2012). Comme nous manquons d'informations détaillées sur la structure sociale de ces groupes, nous utilisons ici le terme plus général de « groupe social » plutôt que celui de « meute ». Les événements de capture ont eu lieu en décembre 2008, février 2009, février 2010, février-mars 2011 et février 2012. Les loups capturés en décembre 2008 et février 2009 ont été considérés comme ayant été capturés au cours de la même saison (hiver 2009). Les loups qui ont été capturés ou observés ensemble ont été considérés comme membres du même groupe social. Les noms de groupes ou les identifiants individuels pertinents sont indiqués dans les résultats. Les protocoles de manipulation des animaux ont été approuvés par l'U.S. Fish and Wildlife Service et l'University of Alaska Anchorage Institution Animal Care and Use committees (protocoles n° 2008023 et 243626-1, respectivement).

Les loups ont été anesthésiés avec du Telazol (500 mg, Tiletamine-Zolazepam ; Fort Dodge Animal Health, Fort Dodge, Iowa, USA) par injection aérienne à partir d'un hélicoptère. Les individus ont été équipés de colliers GPS (Telonics Inc., Mesa, Arizona, USA) programmés pour enregistrer les positions toutes les 11 ou 15 heures. Pour déterminer si la variation des stratégies de recherche de nourriture était potentiellement liée à des changements de localisation, nous avons utilisé les données GPS des individus recapturés pour évaluer les zones générales occupées par les loups individuels.

Au moment de la capture, nous avons prélevé des poils de garde et des échantillons de sang sur chaque loup. Les poils de garde ont été prélevés à la base de la face dorsale du cou et conservés dans des enveloppes en papier. Les échantillons de sang ont été prélevés dans des tubes à sérum à bouchon rouge (BD Vacutainers ; BDDiagnostics, Franklin Lakes, New Jersey, USA). Immédiatement après le prélèvement, le sang total a été centrifugé pour séparer les composants du sérum et du caillot, qui ont ensuite été conservés séparément à -80°C . Nous avons sélectionné ces tissus parce que leurs caractéristiques isotopiques reflètent l'alimentation sur des périodes différentes. Les poils de garde des loups incorporent des valeurs d'isotopes stables alimentaires au fur et à mesure de leur croissance pendant l'été et l'automne (Young et Goldman 1944 ; Darimont et Reimchen 2002) ; ainsi, les échantillons de poils que nous avons collectés en hiver représentent le régime alimentaire des loups pendant l'été précédent (Dalerum et Angerbjörn 2005). Le caillot sanguin et le sérum incorporent continuellement des valeurs d'isotopes stables alimentaires et représentent le régime alimentaire sur des périodes temporelles spécifiques jusqu'au moment de la collecte (Hobson et Clark 1993). Pour éclairer notre enquête sur le régime alimentaire, nous avons déterminé les temps de résidence moyens (Martínez del Río et Anderson-Sprecher 2008) du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ dans une population de loups captifs nourris avec un régime marin (100% de saumon) et maintenus au zoo d'Alaska (Anchorage, Alaska ; Stanek 2014). Le temps de résidence moyen du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ dans le sérum était de 19,5 jours, ce qui nous a permis d'inférer le régime alimentaire des 3 à 4 semaines précédentes. Le caillot sanguin n'a pas complètement incorporé le régime alimentaire marin au cours de l'étude de 70 jours, de sorte qu'il reflète probablement le régime alimentaire sur au moins les 3-4 mois précédents.

Des échantillons musculaires de proies potentielles du loup ont été prélevés dans la région du lac Clark (caribou : $n = 2$; mouflon de Dall : $n = 3$; orignal : $n = 10$; saumon : $n = 12$) et ont été congelés à -20°C avant d'être analysés. Les échantillons de proies ont été collectés par le personnel du service des parcs nationaux et donnés par des chasseurs locaux.

Les composants sanguins ont été lyophilisés pendant au moins 48 heures et réduits en fine poudre à l'aide d'un batteur à billes (BioSpec Products, Inc., Bartlesville, Oklahoma, USA). Les échantillons de muscles de proies ont également été lyophilisés, puis réduits en poudre fine à l'aide d'un mortier et d'un pilon. Pour éliminer les huiles et les débris de surface, les poils de garde entiers ont été nettoyés dans une solution 2 : 1 de chloroforme : méthanol pendant 24 heures et rincés avec de l'eau Nanopure™ (Darimont et al. 2007). Les poils nettoyés et séchés ont été réduits en poudre fine à l'aide d'un Freezer/Mill® (SPEX SamplePrep, Metuchen, New Jersey, USA).

Environ 1,0 mg de chaque tissu broyé a été pesé dans des coupelles d'étain (Costech Analytical Technologies, Inc., Valencia, California, USA) pour l'analyse. L'analyse a été réalisée à l'aide d'un analyseur élémentaire (Costech Analytical Technologies, Inc., Valencia, California, USA) couplé à un spectromètre isotopique à flux continu Delta Plus XP (Thermo Scientific, Waltham, Massachusetts, USA) au laboratoire des isotopes stables de l'Institut de l'environnement et des ressources naturelles de l'université d'Alaska Anchorage (UAA ENRI). Les valeurs des isotopes stables sont indiquées en notation delta (δ), par rapport à des étalons internationaux (azote atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$ et bélemnite de Vienne pour le $\delta^{13}\text{C}$). Des étalons internes (NIST 1547, fanons de baleine boréale (*Balaena mysticetus* L., 1758), acétanalide et plumes de poulet) ont été utilisés pour déterminer une précision de $\pm 0,1\text{‰}$ pour le carbone et $\pm 0,2\text{‰}$ pour l'azote.

Analyses statistiques...

RESULTATS

Le saumon était nettement enrichi en ^{13}C et ^{15}N par rapport aux proies terrestres. En comparaison, l'orignal était le plus appauvri en carbone, le mouflon de Dall était le plus appauvri en azote, et le caribou était enrichi à la fois en carbone et en azote par rapport à l'orignal et au mouflon de Dall. En raison de la petite taille des échantillons de caribous et de mouflons de Dall, nous n'avons pas pu faire une distinction adéquate entre les proies terrestres ; par conséquent, nous avons regroupé les originaux, les mouflons de Dall et les caribous dans la catégorie des « proies terrestres » pour le reste des résultats et de la discussion. Les valeurs des proies terrestres ($n = 15$) variaient de $-26,77\text{‰}$ à $-22,65\text{‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ ($-25,19\text{‰} \pm 0,95\text{‰}$, moyenne \pm écart-type) et de $0,81\text{‰}$ à $4,46\text{‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$ ($2,10\text{‰} \pm 1,02\text{‰}$, moyenne \pm écart-type). Les saumons ($n = 12$) étaient significativement enrichis en ^{13}C (test t de Welch : $t = 16,54$, $P < 0,001$) et en ^{15}N ($t = 36,56$, $P < 0,001$) par rapport aux proies terrestres. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du saumon variaient de $-21,50\text{‰}$ à $-20,15\text{‰}$ ($-20,67\text{‰} \pm 0,12\text{‰}$, moyenne \pm SD) et celles de $\delta^{15}\text{N}$ de $11,98\text{‰}$ à $13,06\text{‰}$ ($12,43\text{‰} \pm 0,10\text{‰}$, moyenne \pm SD).

Les valeurs des isotopes stables des tissus des loups varient au cours d'une même année et d'une année à l'autre (Fig. 2). Nous avons trouvé des distributions distinctes des valeurs dans

8 des 12 échantillons analysés (3 tissus \times 4 années) (Fig. 2). Les échantillons qui ont montré des écarts significatifs dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ($P < 0,05$) étaient le sérum de 2009, les poils de 2011 et les poils de 2012. Dans ces cas, ce sont les mêmes individus qui ont été enrichis dans les deux isotopes. Cinq échantillons présentaient des écarts significatifs dans les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$. Pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, les échantillons comprenaient les poils de 2009 ($P < 0,05$), le caillot de sang de 2009 ($P < 0,10$) et le caillot de sang de 2012 ($P < 0,10$), tandis que pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, les échantillons comprenaient le sérum de 2010 ($P < 0,05$) et le caillot de sang de 2011 ($P < 0,10$).

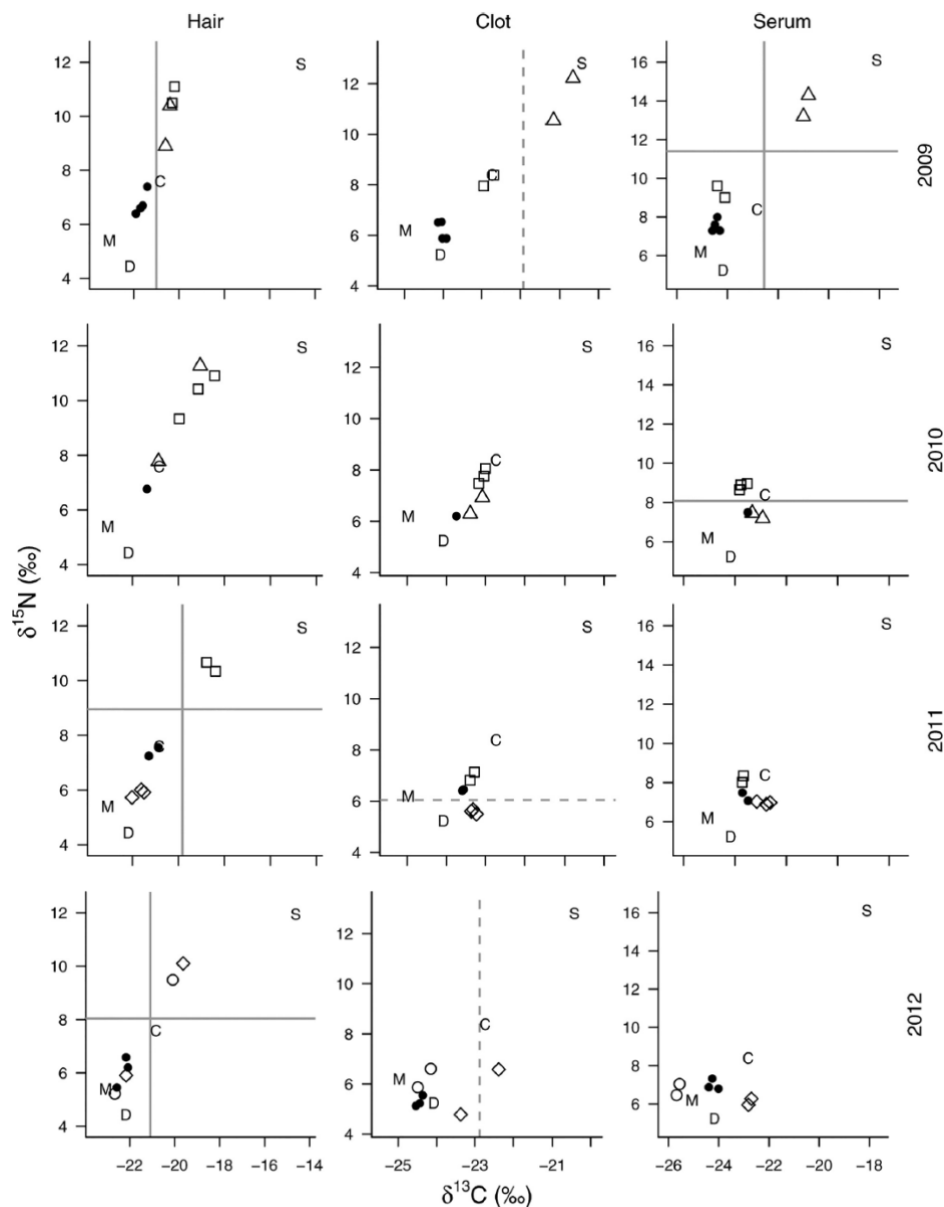


Fig. 2. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des tissus du loup gris (*Canis lupus*), chaque parcelle montrant un seul tissu (colonnes) prélevé au cours de chacun des quatre hivers (lignes). Les valeurs moyennes des proies sont incluses comme points de référence (caribou, *Rangifer tarandus* (C) ; orignal, *Alces alces* (M) ; mouflon de Dall, *Ovis dalli* (D) ; saumon du Pacifique, *Oncorhynchus* spp. (S)) et ont été ajustées pour la discrimination entre le régime alimentaire et les tissus (Tableau 1). Les individus d'un même groupe social portent le même symbole (Chekok □ ; Nikabuna ○ ; Telaquana : △ ; Tela2 : ◇) et les autres individus non associés à ces groupes sociaux sont identifiés par ●. Les lignes grises indiquent les endroits où un écart significatif (en trait plein : $P \leq 0,05$; en trait discontinu : $P \leq 0,10$) en $\delta^{13}\text{C}$ (lignes verticales) ou $\delta^{15}\text{N}$ (lignes horizontales) était présent

Sur les 22 individus échantillonnés tout au long de l'étude, nous nous concentrons sur 11 individus, dont au moins un tissu était significativement enrichi en ^{13}C ou ^{15}N ($P < 0,10$) par rapport au même tissu chez d'autres individus, ce qui a donné lieu à des distributions distinctes des valeurs des isotopes stables pour une combinaison tissu-année particulière (Fig. 2). Ces 11 individus appartenaient à quatre groupes sociaux : Chekok, Nikabuna, Telaquana et Tela2. En 2009, 2010 et 2011, les membres d'un même groupe social étaient répartis de la même manière. En 2012, cependant, deux groupes sociaux (Tela2 et Nikabuna, chacun composé de deux individus) présentaient un profil très différent. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des poils de ces deux groupes sociaux étaient significativement différentes ($P < 0,05$) de celles des membres de leur groupe respectif, et donc d'une distribution différente.

Les résultats de SIARSolo (Fig. 3) indiquent que la proportion la plus probable (mode) de saumon consommé varie (1%-89%) entre les loups individuels et les périodes reflétées par les différents tissus. La proportion de saumon dans le régime alimentaire des individus au cours de chaque été variait constamment de 1% à plus de 50% (Fig. 3), comme estimé à partir des valeurs d'isotopes stables des poils. Au cours des hivers 2010, 2011 et 2012, le saumon représentait une plus petite composante du régime alimentaire (moins de 40%) qu'au cours des étés. Les estimations de l'hiver 2009 indiquent cependant que le régime alimentaire des loups de Telaquana (LC0801 et LC0802) était principalement composé de saumon. La proportion de saumon variait de 64% à 89% en utilisant les valeurs du caillot sanguin et du sérum des deux individus.

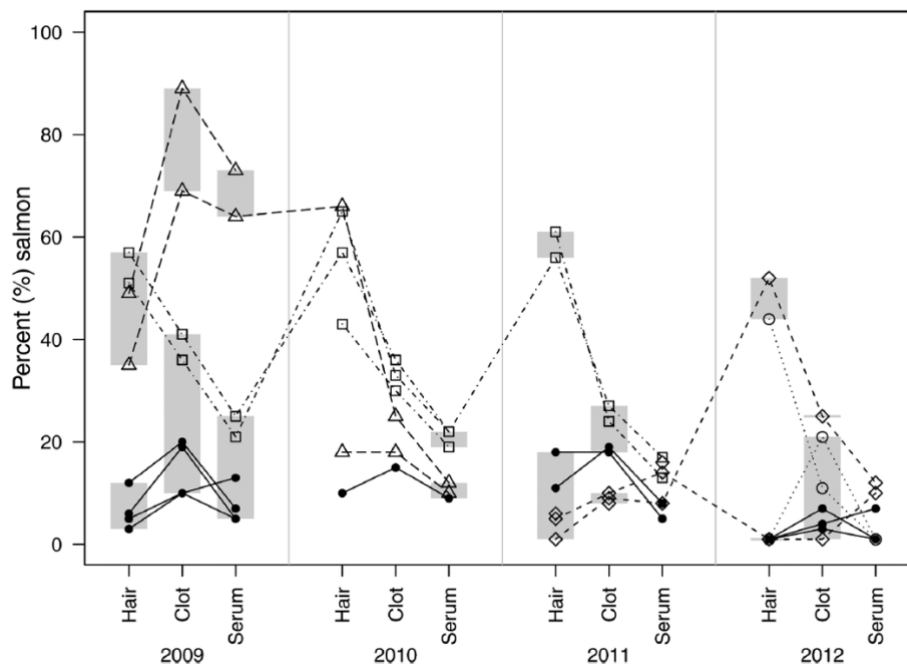


Fig. 3. Estimations (mode) de la proportion de saumon du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.) dans le régime alimentaire des loups du lac Clark (*Canis lupus*) à partir de trois tissus prélevés au cours de chacun des quatre hivers. Les valeurs d'un individu sont reliées par des lignes, et les individus d'un même groupe social ont le même symbole et le même motif de ligne (Chekok : □ avec des lignes pointillées ; Nikabuna : ○ avec des lignes pointillées ; Telaquana : △ avec des lignes pointillées longues ; Tela2 : ◇ avec des lignes pointillées courtes). Les autres individus non associés à ces groupes sociaux sont identifiés par ● et des lignes continues. Les barres grises indiquent un écart significatif ($P \leq 0,10$) en $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 2). Il est à noter que les poils collectés en hiver reflètent le régime alimentaire consommé au cours de l'été précédent (par exemple, les poils de 2010 reflètent le régime alimentaire de l'été 2009). Les composants sanguins représentent des périodes temporelles plus courtes jusqu'au moment du prélèvement (par exemple, le caillot reflète le régime alimentaire des 3-4 mois précédant le prélèvement et le sérum reflète le régime alimentaire des 3-4 semaines précédant le prélèvement)

Nous avons observé des modèles globaux différents dans les constituants du régime alimentaire, lorsque des distributions multiples se produisaient dans les deux isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$), plutôt que lorsque les distributions d'un seul isotope ($\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$) étaient distinctes. La différence entre les fourchettes de pourcentages de saumons consommés par les loups dans les groupes enrichis et appauvris était plus importante lorsque les valeurs de carbone et d'azote indiquaient toutes deux des distributions multiples (c'est-à-dire qu'il y avait un écart significatif entre les valeurs des deux isotopes pour le sérum de 2009, les poils de 2011 et les poils de 2012) que lorsqu'un seul isotope indiquait des distributions multiples. Par exemple, le plus petit écart entre les distributions qui s'est produit dans les deux isotopes (poils de 2011) reflétait la différence entre la consommation de 18% de saumon et de 56% de saumon (Fig. 3). Les poils et les caillots de sang de 2009 n'étaient enrichis qu'en ^{13}C et indiquaient également que le saumon était une composante importante du régime alimentaire de certains individus. La différence de composition du régime alimentaire entre les distributions enrichies et appauvries n'était cependant pas aussi importante (poils : 12% de saumon contre 35% de saumon ; caillots : 41% de saumon contre 69% de saumon) par rapport aux échantillons dont les valeurs aberrantes étaient enrichies dans les deux isotopes.

D'autres différences dans les stratégies de recherche de nourriture, représentées par des écarts significatifs dans les valeurs (comme dans le sérum de 2010, le caillot de 2011 et le caillot de 2012), ne semblent pas liées à la consommation de saumon. Les différences de valeurs isotopiques dans ces échantillons représentent des différences minimales dans la proportion de saumon consommée (par exemple, 10% de saumon contre 18% de saumon).

DISCUSSION

La gamme des valeurs d'isotopes stables parmi les échantillons de tissus individuels a révélé une hétérogénéité substantielle dans la composition du régime alimentaire à l'intérieur et entre les loups dans la région du lac Clark. La distribution des valeurs d'isotopes stables de chaque tissu pour chaque année (Fig. 2) implique que tous les loups ne consomment pas le même mélange de proies au cours d'une saison ou d'une année. Bien que le régime alimentaire de certains loups soit riche en saumon, il varie d'une saison et d'une année à l'autre (Fig. 3). Ces schémas alimentaires sont probablement fonction de la dynamique saisonnière de la disponibilité des proies, y compris le saumon, et peuvent également être fonction des interactions sociales.

Variation des stratégies de recherche de nourriture au sein des groupes sociaux

Lorsque nous avons détecté des stratégies de recherche de nourriture multiples (reflétées par des distributions multiples des valeurs d'isotopes stables) en 2009 (poils, caillots et sérum), 2010 (poils) et 2011 (poils et caillots) (Fig. 2), les individus d'un même groupe social se trouvaient également dans la même distribution des valeurs d'isotopes (groupe enrichi ou appauvri ensemble), ce que nous avons déduit comme reflétant des stratégies de recherche de nourriture partagées au sein des groupes au cours des 3 premières années de l'étude. En 2012, cependant, les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des individus des groupes sociaux Tela2 et Nikabuna ont suggéré que des stratégies de recherche de nourriture différentes étaient utilisées au sein de ces groupes sociaux. Dans ces deux groupes sociaux, les valeurs isotopiques stables des poils ont révélé qu'un individu utilisait considérablement le saumon pendant l'été, tandis que l'autre individu consommait principalement des proies terrestres

(Tela2 : 52% de saumon contre 1% de saumon ; Nikabuna : 44% de saumon contre 1% de saumon). Les valeurs isotopiques des tissus prélevés l'année précédente (hiver 2011) sur les loups de Tela2 indiquent qu'ils ont un régime alimentaire similaire, principalement terrestre.

Au cours de l'été 2011 (avril 2011 à octobre 2011), les données de localisation ont montré qu'une séparation géographique s'est produite entre les deux individus du groupe social Tela2, et cette séparation géographique a coïncidé avec une séparation dans les valeurs d'isotopes stables des poils collectés en 2012. Après cette séparation, les deux loups ont commencé à voyager ensemble pendant l'automne et l'hiver (octobre 2011 à février 2012). Les valeurs d'isotopes stables correspondant à cette dernière période (caillot de sang et sérum prélevés en 2012) indiquent que leur régime alimentaire est devenu de plus en plus similaire au cours de l'automne et de l'hiver. Les valeurs des poils du loup LC1119 étaient significativement enrichies par rapport à celles du loup LC1118 à l'IC de 95%, celles du caillot sanguin à 90%, tandis que les valeurs du sérum n'étaient pas différentes les unes des autres (Fig. 2). Par conséquent, leurs valeurs isotopiques impliquent que lorsque ces loups étaient ensemble, ils consommaient des proies similaires et que lorsqu'ils étaient séparés, ils utilisaient des stratégies de recherche de nourriture différentes. Les valeurs isotopiques des loups de Nikabuna suggèrent un modèle de comportement similaire. La cohésion avec laquelle les groupes sociaux de loups se nourrissent peut varier entre les saisons, en fonction de la structure d'âge du groupe et parfois en fonction de la taille des proies disponibles (Metz et al. 2012).

Malgré l'importance des stratégies individuelles de recherche de nourriture pour l'écologie de la recherche de nourriture au niveau de la population, la variation de la sélection des proies entre les individus au sein des groupes est rarement abordée et est généralement considérée comme faible. Nos données isotopiques provenant d'individus au sein de groupes sociaux au cours des trois premières années de notre étude confirment cette idée. Les différences dans le régime alimentaire estival des loups des groupes Tela2 et Nikabuna suggèrent cependant que les variations à l'intérieur des groupes peuvent être significatives. Ces différences dans le comportement de recherche de nourriture n'auraient peut-être pas été détectées ou intégrées dans notre évaluation des schémas de prédation si nous avons seulement évalué le régime alimentaire en utilisant les techniques traditionnelles.

Modèles saisonniers de stratégies de recherche de nourriture

Les ongulés sont beaucoup moins susceptibles d'être prédatés par les loups entre le milieu et la fin de l'été, et les loups peuvent avoir besoin d'augmenter leur utilisation de proies non ongulées à cette période (Spaulding et al. 1998). Dans cette étude, nous avons trouvé des différences notables dans l'utilisation des ressources marines par rapport aux ressources terrestres, en particulier au cours de l'été. Les valeurs des isotopes stables des poils cultivés pendant l'été étaient relativement élevées, ce qui indique que le saumon était une ressource importante pour plusieurs individus à cette époque (Fig. 2). Par exemple, en moyenne, plus de la moitié (55%) du régime alimentaire des loups du groupe Chekok était composé de saumon au cours de chacun des trois étés. En revanche, les valeurs des caillots sanguins et du sérum indiquent qu'ils consomment principalement des aliments terrestres pendant l'hiver (26% de saumon). Au sein de ce groupe social, le loup LC0906 a été capturé au cours de 3 années (2009, 2010 et 2011). La constance des valeurs isotopiques instables de chaque tissu entre les années implique un régime alimentaire constant au cours de chaque saison.

Cependant, entre les saisons, cet individu est passé d'un régime riche en saumon pendant l'été à un régime principalement terrestre pendant l'hiver. Cette constance dans le régime alimentaire global est reflétée par une constance dans les emplacements au cours de chaque année.

Les changements saisonniers de régime alimentaire peuvent résulter de changements saisonniers dans la disponibilité des ressources. En hiver 2009, nous avons détecté l'utilisation du saumon par les loups du groupe Telaquana (jusqu'à 89% du régime alimentaire d'un individu ; Fig. 3). Nous n'avons pas détecté cette forte utilisation du saumon les années suivantes par les individus du groupe social Telaquana. Il faut cependant noter que les échantillons de tissus ont été prélevés sur les loups de Telaquana en décembre (2008), alors que ceux des autres groupes ont été prélevés plus tard dans l'hiver (février et (ou) mars) pour toutes les années. Par conséquent, les valeurs des caillots sanguins et du sérum des loups de Telaquana représentaient le régime alimentaire sur des périodes, plus tôt dans l'automne et l'hiver par rapport aux tissus collectés plus tard dans l'hiver et donc des différences potentielles dans l'utilisation des proies au cours d'un hiver. La profondeur de neige augmentant tout au long de l'hiver, les ongulés deviennent plus vulnérables à la prédation, tandis que le saumon peut devenir moins disponible au fur et à mesure que l'hiver avance. Après le frai, certaines carcasses peuvent rester sur les rives des lacs tout au long de l'automne et de l'hiver. Les loups peuvent continuer à consommer des saumons longtemps après la fin du frai si les carcasses restent disponibles, même pendant l'hiver, en particulier les années où les chutes de neige sont faibles ou dans les zones où les lacs et les rivières restent libres de glace. Dans la région du lac Clark, il n'y a pas de remontée hivernale de saumons, mais les loups de Telaquana ont été observés en train de se nourrir de carcasses de saumons gelées sur les rives du lac tout au long de l'automne et au moment de leur capture en décembre.

Le saumon comme ressource alimentaire

La contribution du saumon au régime alimentaire des loups individuels a été très variable au cours des saisons représentées par chaque échantillon. Au cours de certaines saisons, le saumon a contribué de façon minimale (1%) au régime alimentaire de certains individus et de façon substantielle (89%) pour d'autres (Fig. 3). Les loups ont utilisé des stratégies de recherche de nourriture marines et terrestres distinctes au cours de l'hiver 2009 et des étés 2010 et 2011 (comme le reflètent le caillot sanguin et le sérum de 2009, les poils de 2011 et les poils de 2012, respectivement).

Dans des études antérieures menées sur la côte de la Colombie-Britannique (Darimont et al. 2008, 2009), dans le sud-est de l'Alaska (Szepanski et al. 1999) et dans l'intérieur de l'Alaska (Adams et al. 2010), l'utilisation relative du saumon a été partiellement attribuée à des différences géographiques dans la disponibilité des ongulés et (ou) du saumon. Compte tenu de la grande disponibilité du saumon dans les cours d'eau intérieurs de la région du LACL, nous avons supposé que tous les loups vivant dans la région du lac Clark avaient accès au saumon, mais les données sont incomplètes. Les groupes sociaux qui sont restés dans la zone d'étude avec des colliers actifs (Chekok, Telaquana et Tela2), et dont les territoires généraux ont pu être évalués, semblent utiliser davantage le saumon que ceux qui ne sont pas restés dans la zone d'étude. L'étendue de la contribution relative du saumon au régime alimentaire des loups du lac Clark semble plus importante que ce qui a été rapporté pour d'autres régions (Szepanski et al. 1999 ; Darimont et al. 2009 ; Adams et al. 2010), mais cela peut refléter les

périodes relativement courtes pour lesquelles nous avons estimé le régime alimentaire. Sur une base annuelle, le saumon peut être moins important que les proies terrestres. Nos résultats, cependant, indiquent que le saumon était probablement une ressource importante ou critique sur de courtes périodes de temps ou à des moments où la disponibilité des ongulés était potentiellement faible.

En plus d'être prévisible et abondant, le saumon peut aussi être une source importante de lipides pour les jeunes loups, ce qui peut augmenter leur survie (Robbins 1993). Bryan et al. (2006) a noté ce schéma dans un cas analogue où les phoques communs (*Phoca vitulina* L., 1758) constituaient une part plus importante du régime alimentaire des jeunes loups (45,7%) que de celui des loups adultes (23,9%). Lorsque les proies à forte teneur en graisse comme les phoques communs sont abondantes, les adultes peuvent sélectivement fournir aux jeunes des proies à plus forte teneur en graisse (Bryan et al. 2006). Le saumon ayant une teneur en lipides relativement élevée par rapport aux sources de proies terrestres, les groupes sociaux de loups qui nourrissent les jeunes pourraient être plus enclins à rechercher un régime riche en saumon. Notre étude indique que le changement de régime alimentaire chez les loups pourrait être plus répandu qu'on ne le pensait. Étant donné l'omniprésence du saumon dans la majeure partie de l'Alaska, les loups de tout l'État peuvent utiliser des ressources non ongulées, telles que le saumon, comme **alternatives prévisibles**, ou même comme source de nourriture principale dans certaines régions. Un examen plus approfondi de l'influence du saumon sur les systèmes prédateurs-proies terrestres est justifié.