

Impact relatif du prélèvement humain et de la prédation par le loup sur deux espèces d'ongulés en Italie centrale

Received: 10 June 2019 | Revised: 14 March 2020 | Accepted: 16 March 2020
DOI: 10.1111/1440-1703.12130

ORIGINAL ARTICLE

ECOLOGICAL RESEARCH WILEY

Relative impact of human harvest and wolf predation on two ungulate species in Central Italy

Elena Bassi¹ | Andrea Gazzola² | Paolo Bonghi¹ | Massimo Scandura¹ | Marco Apollonio¹

Résumé

Les données recueillies de 2000 à 2010 sur un système prédateur-proie dans l'est de la Toscane (Italie centrale) ont été utilisées pour étudier l'impact relatif des prélèvements humains et de la prédation naturelle par les loups (*Canis lupus*) sur les populations locales de leurs principales proies : le sanglier (*Sus scrofa*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Nous avons estimé la composition en pourcentage du régime alimentaire des loups à partir de l'analyse des excréments ($n = 2\ 150$) et l'avons convertie en biomasse ingérée et en nombre d'individus tués en quantifiant les besoins énergétiques de la meute de loups résidents sur la base de la formule du taux métabolique de terrain. En outre, nous avons collecté des données sur les prélèvements de chasse et étudié les préférences des loups et des chasseurs en matière de classes d'âge et de poids, afin de comparer leurs impacts sur les deux populations d'ongulés. **Chez les deux espèces de proies, les pertes dues à la chasse se sont avérées huit à neuf fois plus élevées que celles dues à la prédation par les loups.** En termes de nombre d'individus prélevés par an, le sanglier était la principale espèce proie des loups (moyenne \pm ET : 83 ± 23) et la plus prélevée par les chasseurs (moyenne \pm ET : 609 ± 241). Les loups ont ciblé la classe de poids intermédiaire (10-35 kg) chez le sanglier et n'ont montré aucune préférence pour une classe spécifique de chevreuil, tandis que les chasseurs ont ciblé les classes les plus grandes chez les deux espèces. Le prélèvement combiné par les chasseurs et la prédation par les loups n'a pas dépassé le recrutement des deux populations d'ongulés. Nous pouvons donc affirmer qu'une **force descendante** (Top-down) est peu susceptible de contraster la croissance démographique des deux espèces d'ongulés en Italie centrale.

1 | INTRODUCTION

De nos jours, le loup gris (*Canis lupus*) est l'un des carnivores le plus répandu dans le monde et sa population est en train d'étendre son aire de répartition et d'augmenter en nombre. Les loups représentent une espèce clé de voûte qui peut stimuler les écosystèmes dont ils font partie ; comme l'ont souligné Mech et Boitani (2003), les loups « sont probablement les prédateurs les plus importants des grands mammifères ».

Les loups et leurs proies interagissent de multiples façons et à différents niveaux. Mech et Peterson (2003) ont observé que l'effet de la prédation par les loups sur une population de proies est le résultat de la combinaison entre le potentiel de reproduction de la proie (c'est-à-dire son

accroissement annuel) et le potentiel de prédation des proies par les loups (c'est-à-dire les réponses numériques et fonctionnelles des loups aux changements de taille de la population de proies). Les résultats possibles de l'interaction proie-prédateur sont (a) un effet d'assainissement sur la population de proies, (b) un déplacement de la prédation sur des espèces de proies inhabituelles, (c) une stimulation de la productivité des proies, (d) une augmentation de l'offre alimentaire pour les charognards et (e) une régulation ou une limitation du nombre de proies (Mech & Peterson, 2003).

Les ongulés ayant atteint des densités élevées sans précédent dans la plupart des pays d'Europe (Apollonio, Andersen & Putman 2010), l'intérêt des gestionnaires de la faune sauvage pour les facteurs qui peuvent affecter les populations d'ongulés a augmenté au cours des décennies (Jędrzejewska & Jędrzejewski, 2005 ; Melis et al, 2009 ; Melis, Szafranska, Jędrzejewska, & Barton, 2006 ; Nores, Llaneza, & Alvarez, 2008 ; Okarma, 1995). Plusieurs auteurs se sont intéressés aux relations entre prédateurs et proies afin d'évaluer si la prédation peut avoir un effet régulateur ou limitant sur les populations de proies (Boyd, Ream, Pletscher, & Fairchild, 1994 ; Eberhardt & Peterson, 1999 ; Gervasi et al, 2012 ; Jędrzejewski et al., 2000 ; Kojola et al., 2004 ; Mattioli, Capitani, Gazzola, Scandura & Apollonio, 2011 ; Melis et al., 2009 ; Nores et al., 2008 ; Vucetich, Smith & Stahler, 2005). Un certain nombre d'auteurs ont suggéré une **régulation descendante** des espèces-proies (Bergerud & Eliot, 1998 ; Peterson, 1999 ; Ripple & Beschta, 2003), tandis que d'autres ont plutôt observé une **régulation ascendante** -*Bottom-up*- (Mech, 1986 ; Melis et al., 2006 ; Nelson & Mech, 1986 ; Nelson & Mech, 2000 ; Okarma, 1995 ; Peterson, Thomas, Thurber, Vucetich & Waite, 1998). En outre, plusieurs études récentes soutiennent l'idée d'interactions complexes entre les écosystèmes, dans lesquelles les contrôles descendants et ascendants semblent agir simultanément ; des données à long terme provenant de la forêt primaire de Białowieża, en Pologne, suggèrent que les ongulés sont affectés à la fois par la disponibilité de la nourriture liée au climat et par la prédation (Jędrzejewska & Jędrzejewski, 2005), et peuvent agir différemment en fonction de la productivité environnementale (Melis et al., 2009).

Dans un scénario aussi vaste et complexe, les études à grande échelle peuvent révéler les schémas des processus descendants et ascendants, tandis que les études à petite échelle peuvent fournir des informations sur leurs mécanismes (Mech & Peterson, 2003). De plus, l'effet de la prédation des loups sur les populations de proies dépend fortement des différents écosystèmes, chacun étant caractérisé par une composition unique de prédateurs et de proies et par des différences de productivité d'habitat et de climat. Tous les facteurs mentionnés ci-dessus peuvent influencer le degré de limitation d'une proie par la prédation du loup (Mech & Nelson, 2000).

Comme le montrent plusieurs études (Gasaway et al., 1992 ; Gervasi et al., 2012 ; Mech & Karns, 1977), l'un des aspects les plus critiques pour évaluer le rôle du loup dans l'écosystème est la présence d'autres prédateurs. En effet, le loup coexiste dans sa très large aire de répartition avec d'autres prédateurs naturels (par exemple, l'ours brun *Ursus arctos*, l'ours polaire *Ursus maritimus*, l'ours noir *Ursus americanus*, le lynx eurasiens *Lynx lynx*, le lynx roux *Lynx rufus*, le lion des montagnes *Felis concolor*) et des chasseurs. Alors que dans plusieurs régions d'Amérique du Nord, l'influence humaine sur les relations prédateurs-proies est relativement limitée, en Europe, la plupart des écosystèmes forestiers ont été gérés de manière drastique par l'homme. À cet égard, plusieurs auteurs s'accordent à définir la chasse comme la principale source de mortalité des ongulés et un facteur limitant plus fort que la prédation, la qualité de l'habitat, les maladies, la rigueur de l'hiver et les accidents (Gazzola, Avanzinelli et al, 2007 ; Gazzola, Ferroglio et al., 2007 ; Jędrzejewska &

Jędrzejewski, 1998 ; Jędrzejewski, Apollonio, Jędrzejewska & Kojola, 2011 ; Keuling et al., 2013 ; Nores et al., 2008 ; Okarma, 1995 ; Wright, Peterson, Smith & Lemke, 2006). **La chasse peut affecter les paramètres démographiques (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994 ; Langvatn & Loison, 1999) ainsi que la reproduction, la structure sociale et le comportement des ongulés dans les populations exploitées** (Apollonio, Ciuti & Lucarini, 2005 ; Ciuti et al., 2012 ; Gehr et al., 2017 ; Milner, Nilsen & Andreassen, 2007 ; Mysterud, 2010). Plusieurs études sur les communautés **multi-prédateurs-proies** ont observé qu'en moyenne, les humains ont tendance à exploiter leurs proies à des taux 1,9 fois plus élevés que tous les autres prédateurs réunis, agissant ainsi comme des super-prédateurs (Darimont, Fox, Bryan, & Reimchen, 2015). Dans certaines situations, l'action conjointe de la chasse et de la prédation par le loup peut conduire au déclin démographique des populations de proies (Eberhardt, Garrot, Smith, White & Peterson, 2003 ; Jędrzejewski et al., 2011).

Étant donné leur rôle prépondérant dans le régime alimentaire des grands carnivores, il est important de comprendre si, dans un écosystème donné, les ongulés sont soumis à des effets **compensatoires** ou **additifs** par la chasse et la prédation. En effet, les taux de prédation combinés de deux prédateurs en compétition pour la même proie peuvent largement dépasser la somme des taux de prédation individuels lorsqu'un seul prédateur à la fois est présent (Sih, Englund & Wooster, 1998). Des conflits entre les prédateurs sauvages et les chasseurs peuvent également survenir (Berger, 2005 ; Jędrzejewski et al., 2011 ; Okarma, 1995), même s'ils ciblent des proies différentes et que leur impact peut affecter la communauté des ongulés dans une mesure différente (Boyd et al., 1994 ; Proffitt, Grigg, Hamlin & Garrott, 2009 ; Wright et al., 2006). Cependant, bien que l'impact de la chasse sur les populations d'ongulés se soit révélé élevé dans les zones dominées par l'homme, les chasseurs perçoivent toujours les prédateurs sauvages comme de puissants concurrents et le conflit qui en découle peut-être fatal à ces derniers (Suutarinen & Kojola, 2018). La concurrence entre les chasseurs et les grands prédateurs dépendra du degré de **mortalité compensatoire** des deux causes de mortalité, c'est-à-dire que si la prédation est compensatoire des autres causes de mortalité (différentes de la récolte) dans une large mesure, la récolte des chasseurs sera moins influencée par les prédateurs que si la prédation comprend une grande composante additive (Ballard, Lutz, Keegan, Carpenter & deVos, 2001). Ainsi, pour maintenir une communauté animale riche, il est fondamental de trouver un équilibre entre l'augmentation des ongulés et leur prélèvement par les prédateurs. À cet égard, les nouvelles conditions écologiques créées en Europe occidentale à la suite des profondes modifications socio-économiques de la société humaine représentent un défi supplémentaire.

Notre zone d'étude, dans les Apennins Italiens, offre l'opportunité d'étudier directement les interactions homme-prédateur-proie dans un système simple avec seulement deux concurrents potentiels : les humains (c'est-à-dire les chasseurs) et les loups. La communauté d'ongulés partagée par les deux prédateurs ne comprend que deux espèces communes, le sanglier (*Sus scrofa*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*), tandis que le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) n'est apparu que récemment et est présent à de faibles densités dans une zone restreinte.

Dans la présente étude, nous avons cherché à quantifier l'utilisation du sanglier et du chevreuil par les chasseurs et les loups, en testant également une éventuelle sélection de classes d'âge et de poids. Enfin, nous discutons de l'impact combiné de la prédation par le loup et de la chasse sur les deux populations d'ongulés.

2 | MÉTHODES

2.1 Zone d'étude

Les relations loup-proie ont été étudiées dans une région montagneuse des Apennins, dans la partie nord-est de la Toscane (Province d'Arezzo, 43°48'N, 11°49'E), en Italie centrale. La zone s'étend sur 120 km², dont une zone protégée de 27 km² appelée Oasi Alpe di Catenaia (OAC), tandis que dans les 93 km² environnants, la chasse est autorisée (Figure 1). L'altitude varie de 300 à 1 414 m. La couverture végétale est principalement composée de forêts mixtes décidues (76% de la superficie totale) dominées par le chêne (*Quercus* spp), le châtaignier (*Castanea sativa*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*). Des forêts de conifères (7%) et des zones ouvertes (16%) sont également présentes. Le climat est tempéré avec des étés chauds et secs et des hivers froids et pluvieux. Des chutes de neige occasionnelles se produisent entre octobre et avril.

La communauté d'ongulés sauvages de la zone d'étude est principalement composée de deux espèces : le chevreuil et le sanglier. Des cerfs élaphe ont été enregistrés occasionnellement dans la zone d'étude depuis 2007. Une meute de loups a vécu dans la zone d'étude pendant toute la période d'étude 2000-2010 (Capitani et al., 2006 ; Scandura et al., 2011). Le renard roux (*Vulpes vulpes*) était également présent et était l'autre carnivore se nourrissant occasionnellement d'ongulés sauvages (pour plus de détails, voir Bassi, Donaggio, Marcon, Scandura & Apollonio, 2012).

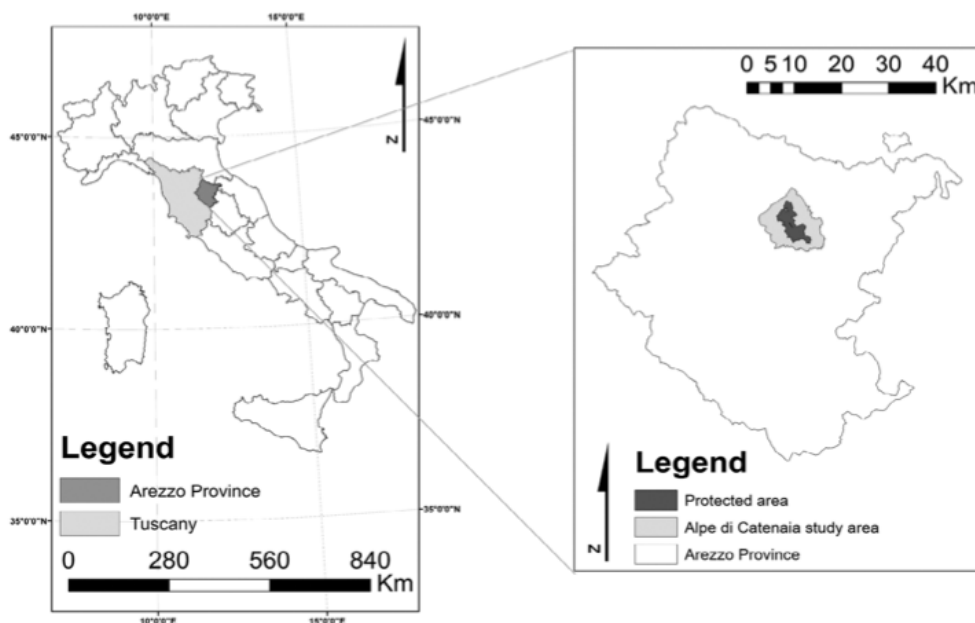


FIGURE 1. Zone d'étude. Sur le côté gauche, les unités administratives, c'est-à-dire la région (gris clair) et la province (gris foncé), sont représentées par rapport à l'Italie. Sur le côté droit, une carte agrandie de la zone d'étude divisée en zones protégées (gris foncé) et zones de chasse (gris clair) est présentée

2.2 Abondance des ongulés et recrutement annuel

Les densités de sangliers et de chevreuils dans la zone d'étude ont été estimées par l'administration provinciale d'Arezzo avec des comptages en battue chaque année en mai (voir Davis et al., 2012 ; Mattioli et al., 2004). Les données du recensement de 2006 n'ont pas été utilisées car incomplètes. Les comptages en voiture ont eu lieu dans les parties protégées et non protégées de la zone d'étude ; entre 9 et 15 blocs forestiers (>80% de bois) ont été échantillonnés chaque année. La densité des ongulés dans chaque bloc étudié a été calculée comme décrit par Mattioli et al. (2004) et Davis et al. (2012). Le recrutement des chevreuils a été calculé en fonction de leur nombre au printemps, du

pourcentage de femelles adultes dans la population et de la fertilité des femelles. Le pourcentage de femelles adultes dans la population a été obtenu à partir d'observations directes lors de recensements en battue, tandis que la fertilité des femelles a été obtenue en comptant les fœtus trouvés dans les femelles abattues par les chasseurs (Plan de chasse de l'administration provinciale d'Arezzo, tableau 1). La structure de la population de sangliers a été dérivée d'observations directes lors de recensements en battue, tandis que le sex-ratio et les paramètres de fertilité ont été obtenus à partir des déclarations de chasse et des traits reproductifs des femelles abattues (Tableau 1).

Les données sur la biomasse des ongulés dans la population ont été exprimées en kg de viande/km².

TABLE 1. Paramètres des populations de sangliers et de chevreuils. En ce qui concerne le chevreuil, le pourcentage de femelles adultes dans la population a été obtenu à partir d'observations directes lors de recensements en battue, tandis que la fertilité des femelles a été obtenue en comptant les fœtus trouvés dans les femelles abattues par les chasseurs. La structure de la population de sangliers a été dérivée d'observations directes lors de recensements en battue, tandis que ses paramètres de sex-ratio et de fertilité ont été obtenus à partir des déclarations de chasse et des traits reproductifs des femelles abattues

	Parameter	Wild boar	Roe deer
Population structure	% Juvenile	62.6	38.7
	% Adult	37.4	61.3
	Sex ratio	1:1	1:1
Population growth	Weight of reproductive female (kg)	≥35	≥19
	% Reproductive female	79.4	83.5
	Average number of fetuses per female	5.02	1.91

2.3 Régime alimentaire et besoins énergétiques des loups

La taille de la meute de loups habitant la zone a été suivie en intégrant les données obtenues chaque année à partir du suivi hivernal de la neige (Jędrzejewski et al., 2000), des hurlements en été (Gazzola, Avanzanelli, Mauri, Scandura & Apollonio, 2002), du suivi génétique (Scandura et al., 2011), et des observations directes de 2000 à 2010 ; conformément à Jędrzejewski et al. (2000), la taille de la meute pour une année donnée a été estimée comme le plus grand nombre de loups enregistrés en association à un moment donné.

La taille du territoire des loups augmente avec la latitude et diminue avec la densité de la biomasse des proies (Jędrzejewski et al., 2011). En Europe du Sud, la taille du territoire des meutes est généralement comprise entre 82 et 197 km² (Kusak, Skrbinsek & Huber, 2005), et ce chiffre a été confirmé pour les Apennins Italiens, où une distance moyenne inter-meutes de 8-16 km a été observée (Caniglia, Fabbri, Galaverni, Milanesi & Randi, 2014 ; Mancinelli, Boitani & Ciucci, 2018 ; Mattioli, Canu, Passilongo, Scandura & Apollonio, 2018). Une enquête génétique non invasive menée dans la zone et ses environs a permis d'établir une distance entre meute d'environ 10 km et de reconstituer la parenté entre les individus de la meute locale (Scandura et al., 2011). Toutes ces informations nous ont permis de supposer que le territoire de la meute locale était bien inclus dans la zone d'étude.

Afin d'évaluer le régime alimentaire de la meute de loups, nous avons parcouru chaque mois sept sentiers standard (longueur totale : 68 732 m ; longueur moyenne : 9 819 m) ; les sentiers ont été choisis au hasard afin de couvrir toute la zone d'étude. Les excréments ont été recueillis entre mai

2000 et avril 2010 ; selon le cycle biologique des loups, les années sont définies comme commençant en mai et se terminant en avril suivant (c'est-à-dire que les excréments recueillis entre mai 2000 et avril 2001 ont été attribués à l'année 2000). Le régime alimentaire des loups a été évalué par l'analyse des excréments, en déterminant le volume relatif des aliments présents dans les excréments. Les excréments ont été lavés dans un tamis de 0,5 mm et les restes de proies (poils et os), les fruits et les herbes trouvés dans chaque excrément ont été séchés à 68°C pendant 24 heures. Les catégories de proies comprenaient le sanglier, le chevreuil, le cerf, le lièvre (*Lepus europaeus*), les petits rongeurs et le bétail (chèvres, moutons et bovins). Les restes de proies ont été identifiés par comparaison avec une collection de référence de poils, d'os et de dents de mammifères. Dans la mesure du possible, nous avons identifié les espèces de proies ainsi que leur classe d'âge et de poids (uniquement pour les ongulés). Cette identification était basée sur les caractéristiques macroscopiques des poils et des os, suivant Mattioli et al. (2004 et 2011). Dans le cas des poils, nous avons examiné la couleur, la longueur et le diamètre, tandis que dans le cas des os, nous nous sommes basés sur le degré de fusion osseuse et la fermeture des épiphyses (qui sont plus grandes chez les individus plus âgés). Les restes de sangliers ont été classés en trois classes de poids : marcassin nouveau-né (<10 kg), bête rousse (10-35 kg) et adulte (>35 kg). Les restes de chevreuil ont été classés en deux classes d'âge : juvénile (<1 an) et adulte (>1 an). Nous avons attribué une valeur de poids au chevreuil en tenant compte du mois de collecte de chaque excrément et d'une courbe de fonction de croissance dérivée d'une régression des poids des chevreuils abattus pendant la saison de chasse ; une procédure similaire a été utilisée pour le sanglier. La capacité des chercheurs à distinguer les échantillons de différentes espèces et classes a été vérifiée au moyen d'un test en aveugle en utilisant des échantillons de crottes artificielles prélevés sur une collection de 200 échantillons de poils et d'os représentant les différentes classes de poids et d'âge des proies potentielles habitant la zone. Chaque chercheur a reçu 50 sacs, choisis au hasard, et a été testé sur sa capacité à identifier correctement la classe et l'espèce de l'échantillon. La capacité à distinguer les différentes classes de poids des sangliers a également été évaluée en utilisant 25 échantillons supplémentaires par chercheur. Seuls les chercheurs ayant correctement identifié tous les échantillons testés ont ensuite analysé les échantillons d'excréments collectés.

La biomasse relative des espèces de mammifères dans les excréments a été calculée en utilisant les valeurs de volume relatif. Nous avons appliqué la régression obtenue par Rühle, Buschmann et Wameling (2003) $y = 0,731 + 0,00406x$, dans laquelle y représente la biomasse (kg) des proies pour chaque crotte collectée et x le poids vif des proies. Le sanglier et le chevreuil représentant plus de 90% du régime alimentaire total du loup (Tableau 1), nous avons concentré nos calculs sur ces deux espèces principales. Ce faisant, nous avons considéré les poids des différentes classes (obtenus à partir des données sur les individus chassés) en été comme en hiver. De plus, pour augmenter la précision du calcul de la biomasse, nous avons considéré et calculé le facteur de correction 1 (Cf1) introduit par Wachter et al. (2012).

Une des méthodes d'évaluation de la prédation totale des carnivores sauvages est représentée par une approche théorique basée sur la consommation alimentaire quotidienne (Gazzola, Avanzinelli, et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio et al., 2007 ; Glowacinski & Profus, 1997). Le nombre total de proies tuées par les loups a été défini comme le produit du nombre de loups et de leur taux de prédation par individu. En l'absence de colliers GPS, le taux de prédation dans notre zone d'étude a été indirectement estimé en calculant le taux métabolique de terrain (FMR) des loups de la meute (Gazzola, Avanzinelli, et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio, et al., 2007 ; Glowacinski & Profus, 1997). L'équation, dérivée de la formule de Nagy (1994) pour les mammifères euthériens, est fortement

corrélée au poids corporel individuel : $FMR (kJ/d) = 2,58 W^{0,75}$, dans laquelle W représente le poids corporel en grammes. Ceci a permis d'estimer indirectement la dépense énergétique quotidienne totale d'un loup vivant en liberté.

Pour calculer les besoins énergétiques annuels de la meute, nous avons divisé l'année en une saison chaude (mai-octobre) et une saison froide (novembre-avril), conformément à la biologie des loups. De cette manière, nous avons pu prendre en compte la différence de composition par âge de la meute au cours des deux saisons. Nous avons utilisé les données issues des enquêtes sur les hurlements des loups pour définir la taille moyenne des portées et la taille de la meute pour la saison chaude, tandis que nous avons utilisé les données de suivi de la neige et de génétique comme comptage global pendant la saison froide. Les données disponibles pour l'Italie indiquent un poids corporel moyen de 32,2 kg pour un loup adulte (>12 mois) (Gazzola, Avanzinelli et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio et al., 2007), 18,6 kg pour un juvénile (6-12 mois) et 14,0 kg pour un louveteau (<6 mois, données non publiées). Les calculs basés sur la FMR ont donné une estimation de 2,3 kg de viande par jour pour un loup adulte, 1,3 kg pour un juvénile et 1 kg pour un louveteau. Il a donc été possible de calculer la quantité annuelle de kg de viande nécessaire à la meute et de la répartir entre les différentes classes d'âge et de poids des proies, en fonction de la proportion trouvée dans le régime alimentaire. En outre, à la lumière d'une étude récente menée sur le comportement charognard de différentes espèces, dont le loup, dans la même zone d'étude (Bassi, Battocchio, Marcon, Stahlberg & Apollonio, 2018), nous avons appliqué un facteur de correction supplémentaire sur notre calcul ; sur la base des résultats de cette recherche, nous avons exclu un pourcentage de sangliers et de chevreuils (sur une base saisonnière) qui n'étaient pas activement tués et consommés par la meute (Tableau 2).

TABLE 2. Facteur de correction du régime alimentaire des loups (c'est-à-dire des individus tués par la meute) basé sur l'activité de charognage des loups. Les chiffres sont exprimés en pourcentage d'individus morts consommés par les loups pendant la saison chaude (mai-octobre) et pendant la saison froide (novembre-avril). Le pourcentage se réfère uniquement aux chevreuils adultes et aux sangliers de plus de 35 kg consommés

Season	Wild boar	Roe deer
Warm	30	10
Cold	—	13

2.4 Prélèvements cynégétiques et causes de mortalité des ongulés

Nous avons recueilli des données sur le nombre, le sexe, l'âge et le poids corporel de tous les ongulés abattus chaque année par les chasseurs dans la région pendant la période d'étude. L'âge des chevreuils et des sangliers a été déterminé sur la base de l'éruption et de l'usure des dents (Mattioli et de Marinis 2009). La chasse au chevreuil est autorisée pendant les périodes août-septembre et janvier-mars (5 jours par semaine) ; une zone de chasse et un quota spécifique sont attribués à des chasseurs individuels qui peuvent tirer le chevreuil à la carabine depuis des sièges élevés. Le sanglier est chassé entre mi-septembre et fin janvier (3 jours par semaine) ; une chasse consiste généralement en une battue menée par 30-50 chasseurs avec plusieurs chiens sur une zone spécifique ; aucun quota n'est attribué aux équipes de chasseurs.

Pendant la période d'étude, les chasseurs de chevreuil dans la région étaient en moyenne 158 ± 21 et les chasseurs de sanglier 300 ± 43 . Les plans de tir sont obligatoires pour le chevreuil et précisent le nombre d'individus à abattre ainsi que leur sexe et leur classe d'âge. Dans le cas du sanglier, seul un quota de chasse global est établi pour l'ensemble de la province, sans autre indication quant à leur structure de sexe et d'âge.

Nous avons utilisé les données issues d'une étude parallèle à long terme portant sur 164 sangliers munis de colliers pour obtenir des données sur les causes de mortalités au sein de la population (Merli, Grignolio, Marcon, & Apollonio, 2017).

2.5 | Estimation des incertitudes et impact de la prédation sur l'abondance des ongulés

Conformément à la procédure décrite par Davis et al. (2012), nous avons calculé les intervalles de confiance (IC) à 95% des estimations de la densité des ongulés et de leur utilisation par les loups. Pour calculer les IC, nous avons utilisé la technique de rééchantillonnage bootstrap (Efron, 2000) en effectuant 4 000 répliques pour chaque élément alimentaire pour chaque année. Pour évaluer l'utilisation des ongulés, tous les échantillons d'excréments collectés au cours d'une année donnée ont été rééchantillonnés de manière aléatoire afin de produire une nouvelle estimation de l'utilisation relative. De même, les données des comptages d'entraînement effectués sur différents sites de la zone d'étude ont été rééchantillonnées de manière aléatoire afin d'estimer les valeurs de densité (avec IC) pour les deux espèces d'ongulés (pour plus de détails, voir Davis et al., 2012).

Le test χ^2 a été utilisé pour tester les différences entre l'utilisation relative des classes d'âge et de poids des ongulés sauvages par les deux prédateurs (homme et loup). Nous avons également calculé l'indice de sélectivité de Manly (Manly, Miller, & Cook, 1972) afin de déterminer la préférence des loups et des chasseurs pour les différentes classes d'âge et de poids.

La formule utilisée est la suivante :

$$\alpha_i = r_i/n_i \left(1 / \sum (r_j/n_j) \right)$$

dans laquelle α_i représente l'indice de préférence pour le type de proie i ; r_i et r_j représentent la proportion du type de proie i ou j dans le régime alimentaire (i et $j=1, 2, 3, \dots m$) ; n_i et n_j représentent la proportion du type de proie i ou j dans la zone d'étude et m représente le nombre de types de proies possibles.

Lorsque $\alpha_i = 1/m$, l'alimentation n'était pas sélective. Les espèces proies i étaient préférées lorsque $\alpha_i > 1/m$ et évitées lorsque $\alpha_i < 1/m$. De plus, des limites de confiance bootstrap à 95% ont été générées pour l'indice de sélectivité de Manly. Nous avons simulé 1 000 ensembles pour chaque simulation bootstrap.

Nous avons utilisé l'analyse de régression linéaire pour comparer les données sur la prédation des loups et les déclarations de chasse avec l'abondance des ongulés, exprimée en kg de biomasse disponible/km². Comme pour la meute de loups, nous avons calculé à la fois l'abondance relative et l'utilisation des espèces proies, en suivant la procédure décrite par Davis et al. (2012).

De plus, afin d'étudier les effets additifs de l'impact des chasseurs et des loups sur les densités de proies et ainsi comprendre si la prédation peut diminuer l'abondance des ongulés, nous avons effectué des régressions par moindres carrés pondérés en reliant les données sur l'abondance des proies estimées avec les déclarations de chasse et le nombre de proies tuées par les loups enregistré au cours de l'année précédente (exprimé en nombre d'individus). Toutes les analyses présentées ici ont été réalisées en R 2.15.2 (<http://cran.r-project.org/>).

3 | RÉSULTATS

3.1 Abondance des loups et des ongulés

Entre 2000 et 2010, nous avons documenté la présence d'une seule meute de loups dans la zone d'étude ; la taille de la meute variait de trois à quatre individus (taille moyenne \pm SD : $4,9 \pm 1,5$; Figure 2a).

Le chevreuil s'est avéré être la proie la plus abondante dans la zone d'étude, avec une densité moyenne comprise entre 32,7 et 47,7 individus/km² (densités post natales ; Figure 2b) ; au cours de la période d'étude, la population de chevreuil s'est avérée relativement stable. Au contraire, les sangliers étaient moins abondants et leur population a montré de grandes fluctuations, avec une densité variant entre un minimum de 4,3 et un maximum de 26,0 sangliers/km² (Figure 2b).

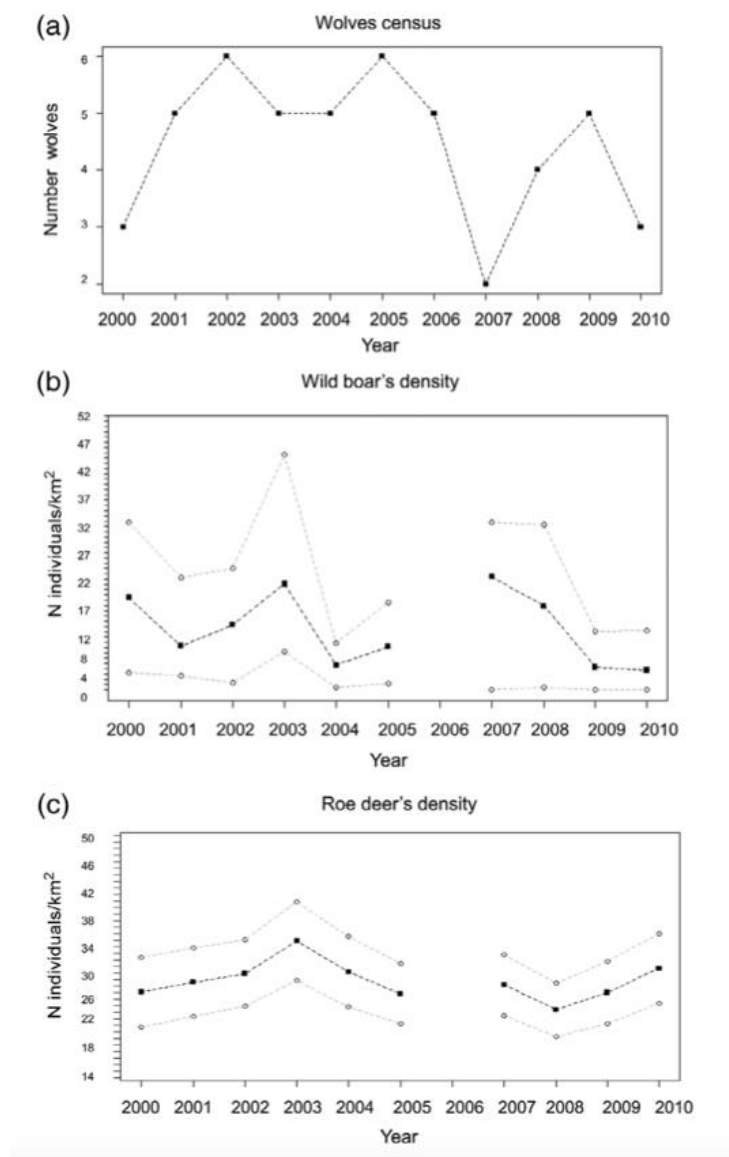


FIGURE 2. Nombre d'individus dans la meute de loups de l'Oasi Alpe di Catenaiia (OAC) (a) et estimations de la densité de sangliers (b) et de chevreuils (c) dans la zone d'étude pendant la période 2000-2010. Pour le sanglier et le chevreuil, les valeurs de densité moyenne (points carrés et ligne pointillée noire), ainsi que les valeurs des intervalles de confiance (IC) inférieurs et supérieurs (points circulaires et lignes pointillées grises) ont été rapportées. Les densités d'ongulés avant la naissance sont prises en compte et signalées avec l'IC à 95 %.

3.2 Régime alimentaire des loups et prélèvements cynégétiques

Le régime alimentaire des loups a été étudié en analysant un total de 2150 excréments, collectés sur des transects standards, qui ont été parcourus chaque mois. Les ongulés sauvages représentaient $96,3 \pm 3,91$ % du régime alimentaire annuel exprimé en volume relatif, représentant ainsi le principal aliment utilisé par la meute du CAO (tableau 3). Le sanglier était la principale proie et représentait $63,2 \pm 3,90$ % de la biomasse consommée. Le chevreuil, deuxième espèce proie, représentait $32,4 \pm 3,61$ % de la biomasse totale des proies.

TABLE 3. Régime alimentaire des loups évalué par l'analyse des excréments dans CAO de 2000 à 2010. Les données sont exprimées en pourcentage de la biomasse

Category	Year (N)									
	2000 (178)	2001 (242)	2002 (262)	2003 (293)	2004 (232)	2005 (143)	2006 (144)	2007 (208)	2008 (272)	2009 (176)
Wild boar	55.9	48.2	68.5	71.2	48.8	46.1	68.7	76.5	69.6	78.1
Roe deer	42.1	47.6	26.3	26.1	48.2	39.9	29.8	20.1	22.9	20.8
Red deer	0	0	0	0	0	0	0	0.4	6.1	1.1
Hare	0	0	0.6	1.8	1.1	4.5	0.6	1.0	0	0
Rodents	0.4	0.2	0.3	0.4	1.2	0	0	0	0.3	0
Sheep	1.6	3.7	4.3	0.5	0.8	8.5	0	0	0.3	0
Goat	0	0.4	0	0	0	1.0	1.0	0	0	0
Cattle	0	0	0	0	0	0	0	2.0	0.8	0

Note: N represents the number of scats analyzed every year.

Abbreviation: OAC, Oasi Alpe di Catenaiia.

En ce qui concerne les sangliers, nous avons constaté que la meute de loups consommait davantage d'individus de la classe de poids intermédiaire (10-35 kg), suivie de la classe <10 kg et de la classe >35 kg (pourcentage moyen d'utilisation \pm SD : $65,4 \pm 9,7$, $25,9 \pm 12,7$ et $8,6 \pm 4,9$, respectivement). A l'inverse, les deux classes d'âge de chevreuil ont été utilisées de manière plus similaire : en moyenne, $51,3\%$ ($\pm 23,6$) des chevreuils consommés étaient constitués de juvéniles et $48,8\%$ ($\pm 23,4$) d'adultes.

Nous avons estimé la quantité annuelle d'espèces d'ongulés consommées par la meute de loups dans la zone d'étude (120 km²) : de 2000 à 2010, les loups ont consommé entre 62 et 139 sangliers (moyenne \pm SD : 83 ± 23) et entre 20 et 99 chevreuils (moyenne \pm SD : 60 ± 26) par an (tableau 4 a, b).

L'impact estimé de la prédation par le loup sur les espèces proies, exprimé en pourcentage d'individus consommés sur le nombre total d'individus estimés après la naissance, a constitué $8,9 \pm 2,4\%$ pour le sanglier et $1,1 \pm 0,7\%$ pour le chevreuil (tableau 5). Ces chiffres représentent les estimations maximales, en supposant que tous les individus consommés ont été la proie des loups.

Au cours de la même période, les chasseurs ont prélevé 296 à 1 046 sangliers par saison de chasse (moyenne \pm ET : 609 ± 241), tandis que le nombre de chevreuils prélevés variait de 114 à 533 individus par an (moyenne \pm ET : 339 ± 119) (tableau 4a, b). Les prélèvements cynégétiques ont représenté $63,3 \pm 28,0$ % de la densité estimée pour le sanglier. Cette valeur était beaucoup plus élevée que celle du chevreuil ($7,2 \pm 3,0$ %, tableau 5).

Les loups et les chasseurs ont montré une utilisation différente des classes de poids des sangliers (loups *vs* chasseurs $\chi^2 = 1\,022$, $df = 2$, $p < 0,01$) et des classes d'âge des chevreuils (loups *vs* chasseurs

$\chi^2 = 359$, $df = 2$, $p < 0,01$). Les loups préféraient les sangliers entre 10 et 35 kg (régime alimentaire des loups *vs* population, $\chi^2 = 120$, $df = 2$, $p < 0,01$; indice de sélectivité de Manly : $\alpha = 0,83$; limites de confiance à 95 % : 0,80-0,92), alors que les chasseurs ont sélectionné les individus adultes (sac de chasse *vs* population, $\chi^2 = 522$, $df = 2$, $p < 0,01$; α adulte = 0,66 ; limites de confiance à 95% : 0.59-0.79).

De même, comme pour le chevreuil, les loups ont préféré les juvéniles (régime alimentaire des loups *vs* population, $\chi^2 = 44$, $df = 2$, $p < 0,01$; α juvénile = 0,71 ; limites de confiance à 95% : 0,66-0,84), tandis que les chasseurs sélectionnaient positivement les adultes (déclarations de chasse *vs* population, $\chi^2 = 28$, $p < 0,01$; α adulte = 0,65 ; limites de confiance à 95% : 0,66-0,73), en accord avec le plan de tir.

Le nombre de sangliers et de chevreuils prélevés par les loups et leur disponibilité relative ont montré une relation linéaire statistiquement significative ($R^2 = 0,58$, $F = 11,45$, $p = .01$). De plus, nous avons trouvé que les prélèvements de chasse étaient liés à la densité des proies seulement dans le cas du chevreuil (sanglier : $R^2 = .20$, $F = 3.34$, $p = .11$; chevreuil ; $R^2 = .43$, $F = 6.15$, $p = .03$).

De plus, en examinant les régressions par moindres carrés pondérés effectuées à la fois pour le sanglier et le chevreuil, nous avons constaté que le nombre de proies abattues par les chasseurs et tuées par les loups au cours d'une année donnée n'influait pas l'abondance des proies l'année suivante (Figure 3 a, b ; sanglier : $R^2 = .07$, $F = 0.56$, $p = .47$; chevreuil : $R^2 = 0,02$, $F = 0,18$, $p = 0,68$).

TABLE 4. Estimation du nombre de sangliers (a) et de chevreuils (b) prélevés par la meute de loups et les chasseurs dans la zone d'étude entre 2000 et 2010. Le nombre d'individus prélevés est rapporté pour les différentes classes de poids (sanglier) et d'âge (chevreuil). Le nombre d'individus prélevés est rapporté pour les différentes classes de poids (sanglier) et d'âge (chevreuil)

(a)											
	Weight class	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Wolves	<10 kg	31	26	22	9	24	36	36	11	13	71
	10-35 kg	28	31	67	65	47	44	50	45	59	63
	>35 kg	5	4	5	5	1	3	1	6	11	5
Hunters	<10 kg	15	20	7	36	4	2	19	9	24	17
	10-35 kg	149	197	204	352	109	159	185	384	421	243
	>35 kg	233	309	341	443	183	260	312	505	601	345
(b)											
	Age	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Wolves	Adult	13	15	16	16	24	36	20	14	27	21
	Juvenile	46	83	39	38	75	47	27	6	29	11
Hunters	Adult	135	75	195	138	209	141	215	212	230	297
	Juvenile	142	39	180	119	149	98	193	214	176	236

TABLE 5. Pourcentage moyen (\pm SD) de sangliers (a) et de chevreuils (b) éliminés par les loups et les chasseurs. Les pourcentages de prélèvement ont été calculés pour les comptages estimés au printemps et les valeurs inférieures (chevreuil uniquement) et supérieures de la densité dérivée du calcul des intervalles de confiance à 95%

(a)		
Wild boar density	Wolves	Hunters
Estimated	8.9 \pm 2.4	63.3 \pm 28.0
Upper	3.0 \pm 2.3	19.9 \pm 9.8
(b)		
Roe deer density	Wolves	Hunters
Lower	2.2 \pm 1.1	10.8 \pm 4.4
Estimated	1.1 \pm 0.7	7.3 \pm 2.7
Upper	0.7 \pm 0.3	5.4 \pm 2.3

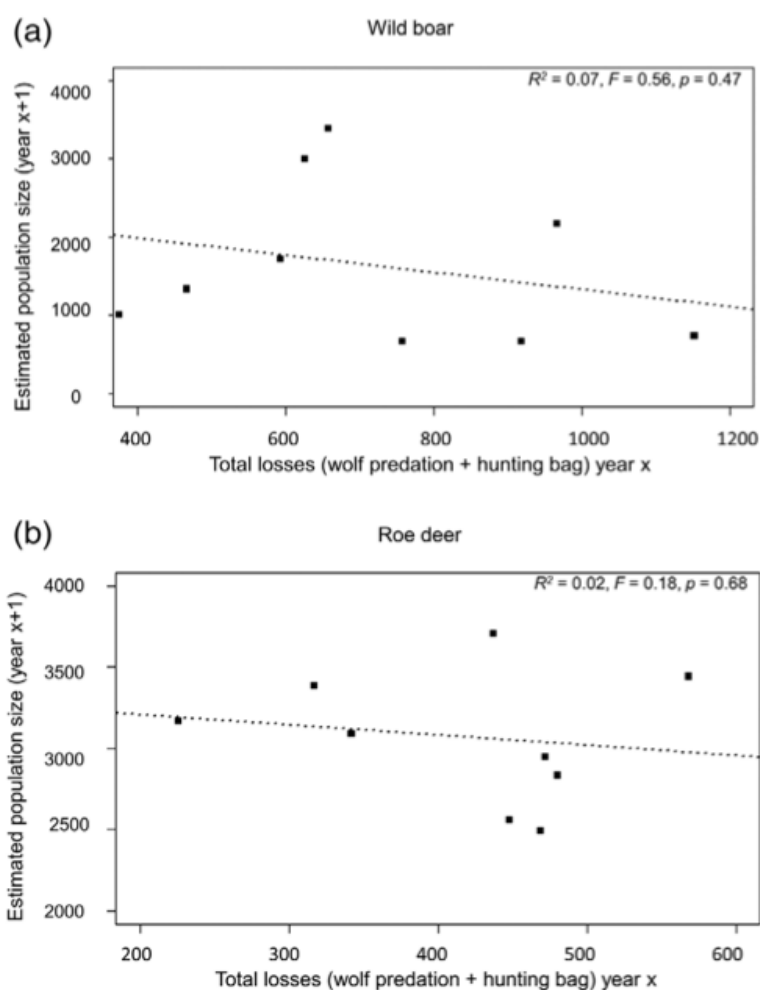


FIGURE 3. Relation entre la prédation globale par les loups et les chasseurs au cours d'une année (x) et la taille estimée de la population de sangliers (a) et de chevreuils (b) l'année suivante (x + 1). Les données sont exprimées en nombre d'individus

4 | DISCUSSION

Dans notre zone d'étude, un système prédateur-proie simple, caractérisé par la présence de seulement deux prédateurs principaux (chasseurs et loups) et de deux espèces-proies principales (chevreuil et sanglier), a permis de comparer l'impact des chasseurs et des loups sur leurs proies.

Bien que les deux prédateurs partagent les mêmes espèces de proies, ils diffèrent en termes de nombre, de moment de la prédation, de classes d'âge/de poids préférées et de nombre total d'individus éliminés. Cela a produit un impact très différent sur les populations de proies.

L'utilisation des mêmes espèces de proies ongulées par les chasseurs et les loups a déjà été démontrée par Bassi et al. (2012) et Davis et al. (2012), qui ont constaté que le régime alimentaire de la meute résidente était principalement composé d'ongulés sauvages, le sanglier étant la nourriture la plus abondante. De même, les chasseurs ont tué plus de sangliers que de chevreuils.

Dans notre zone d'étude, la prévalence numérique des chasseurs est évidente (environ 450 chasseurs contre une meute de loups dont la taille moyenne est de 4,9 individus). Cependant, la chasse par l'homme est autorisée pendant une période limitée de l'année, qui varie selon l'espèce de gibier mais n'excède pas 5 mois, alors que les loups sont actifs toute l'année, avec toutefois de possibles changements saisonniers opportunistes dans leurs habitudes alimentaires (Peterson & Ciucci 2003). Sans surprise, les loups n'ont pas pu compenser leurs effectifs limités par le temps de chasse disproportionné dont ils disposaient par rapport aux chasseurs.

Pourtant, la sélection des proies était tout autre : conformément à la théorie de la recherche optimale de nourriture (Stephens & Krebs, 1986), les prédateurs sauvages **ciblaient** les segments les **plus vulnérables** de la population, tels que les jeunes (Sand et al., 2008 ; Smith, Drummer, Murphy, Guernsey & Evans, 2004). De manière cohérente, les loups de l'Alpe di Catenaiia se sont concentrés sur la classe de poids intermédiaire des sangliers (10-35 kg) et des jeunes chevreuils. En effet, comme le montrent plusieurs études (Jędrzejewski et al., 2002 ; Jędrzejewski, Jędrzejewska, Okarma, & Ruprecht, 1992 ; Mattioli et al., 2004 ; Mattioli et al., 2011 ; Okarma, 1995 ; Salvador & Abad, 1987), les jeunes ongulés sont généralement préférés par les loups car ils sont plus lents, moins dangereux et moins expérimentés avec les prédateurs que les adultes (Mech, 1970). Si les loups ont tendance à s'attaquer aux jeunes individus, quelle que soit leur condition physique, leur prédation est susceptible de représenter une cause supplémentaire de mortalité par rapport à la mortalité naturelle (i.e., famine, maladies etc.), comme cela a été observé dans d'autres études (Fritts & Mech, 1981 ; Gazzola, Avanzinelli et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio, et al., 2007 ; Mech & Frenzel, 1971). Malheureusement, la taille de notre échantillon de carcasses de proies récupérées (Merli et al., 2017) était trop petite pour tester cette hypothèse, en vérifiant l'état corporel des sangliers et des chevreuils tués par les loups.

A l'inverse, les chasseurs se sont davantage concentrés sur les individus plus gros et plus âgés, généralement en âge de se reproduire, tant dans le cas du sanglier que du chevreuil (tableau 4 a, b). Néanmoins, dans le cas du chevreuil, les chasseurs doivent respecter le plan de chasse et donc tuer des individus appartenant à différentes classes d'âge en fonction de leur **fréquence relative** dans la population ; cependant, pendant la période d'étude, même lorsque les chasseurs n'ont pas atteint les quotas de chasse, ils ont toujours respecté l'abattage des mâles adultes, modifiant la structure de la population prévue après l'abattage. Dans le cas du sanglier, le plan de chasse était simplement quantitatif, et le tableau de chasse en fin de saison montrait une préférence ouverte pour les individus adultes.

De plus, la différence dans le schéma de prédation des deux prédateurs n'est pas seulement **qualitative** mais aussi **quantitative** ; en effet, dans notre zone d'étude, la chasse a prélevé sur les populations d'ongulés un tribut beaucoup plus important que la prédation par le loup. En moyenne, chaque année, les chasseurs ont prélevé 65,8% ($\pm 20,9$) de la population de sangliers et 7,3% ($\pm 2,7$) de la population de chevreuils, tandis que la meute de loups a prélevé respectivement 8,9% ($\pm 2,4$) et 1,1% ($\pm 0,7$). Le rapport de la part entre les loups et les chasseurs (c'est-à-dire le nombre

d'individus tués par les loups/le nombre d'individus abattus par les chasseurs) variait entre 1 : 5 et 1 : 5,9 pour la population de sangliers et entre 1 : 5,9 et 1 : 5,6 pour la population de chevreuils.

La chasse humaine s'est avérée la principale source de mortalité des ongulés, comme cela a été observé dans plusieurs pays Européens (Gazzola, Avanzinelli, et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio, et al., 2007 ; Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998 ; Krofel et al., 2014 ; Nores et al., 2008 ; Okarma, 1995 ; Wright et al., 2006). Son effet peut agir comme une cause additive de mortalité par rapport à la prédation naturelle (Aanes & Andersen, 1996 ; Melis et al., 2010). La chasse peut différer considérablement de la mortalité naturelle et les différents schémas de prédation par les loups et les chasseurs peuvent entraîner une gamme variable d'effets sur la dynamique des populations d'ongulés sauvages. **En effet, les différences entre les classes d'âge/de taille ciblées peuvent affecter le taux de croissance annuel des populations de proies de différentes manières en raison de leurs différents rendements reproductifs** (Gaillard, Festa-Bianchet, Yoccoz, Loison, & Toigo, 2000). De plus, les chasseurs peuvent avoir plusieurs effets secondaires négatifs sur les populations d'ongulés, tels qu'un rapport de masculinité biaisé, une réduction de la taille du corps et des cornes, **une altération des liens sociaux et une réduction de la synchronisation des naissances, ce qui peut finalement conduire à une baisse du recrutement** (Apollonio, Putman, Grignolio & Bartoš, 2011 ; Coltman et al. 2003 ; Canu et al., 2015 ; Iacolina, Scandura, Bongi & Apollonio, 2009 ; Mysterud, Coulson, & Stenseth, 2002).

Dans notre étude, les loups se concentraient principalement sur les jeunes proies et donc leur effet le plus fort sur la démographie des populations d'ongulés peut dépendre de l'augmentation de la mortalité juvénile (Mech, 1970 ; Pimlott, 1967 ; Sand, Wikenros, Ahlqvist, Strømseth, & Wabakken, 2012). D'autre part, les chasseurs se concentraient sur les individus plus âgés et la chasse représentait donc un facteur de mortalité influent pour les individus à forte valeur reproductive (Gaillard et al. 1998).

Nos résultats semblent suggérer que le prélèvement par les loups et les chasseurs n'a pas dépassé l'augmentation annuelle des deux populations d'ongulés dans notre zone d'étude ; cela pourrait impliquer que les deux facteurs de mortalité combinés peuvent compenser les autres causes de décès **et il semble donc que la force descendante n'ait pas été capable de contraster la croissance de la population.**

Cependant, comme le montre la figure 2b, dans notre zone d'étude, la densité de sangliers a montré de grandes fluctuations. D'autres **forces** étaient donc responsables de ces fluctuations. Melis et al. (2006) ont en effet démontré que la prédation par le loup avait un effet non significatif sur l'abondance des sangliers à l'échelle biogéographique. De nombreux facteurs pourraient jouer un rôle dans la dynamique des populations d'ongulés, comme par exemple la production primaire, la famine, les maladies ou les conditions hivernales (par exemple l'épaisseur de la neige, Jonas, Geiger, & Jenny, 2008 ; Okarma, 1995). **En outre, il semble que la productivité des graines soit le facteur le plus important expliquant les fluctuations de la dynamique des populations de sangliers** (Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998 ; Okarma, 1995). Cette **régulation ascendante** semblait également avoir lieu dans notre zone d'étude, où Cutini et al. (2013) ont montré que la dynamique des populations de sangliers était fortement liée à la productivité des bois.

Nous reconnaissons un certain nombre de limitations dans cette étude qui pourraient affecter nos déductions. L'indisponibilité de loups munis de colliers GPS, par exemple, nous a contraints à

estimer indirectement la prédation totale par le loup sur la base du RPM. Même s'il s'agit d'une procédure bien connue, il a été observé que l'analyse des excréments peut conduire à des occurrences différentes des proies si leur taille varie considérablement. Cependant, dans notre cas, les deux principales espèces proies étaient des ongulés de taille similaire et, dans ces circonstances, les deux procédures devraient estimer une biomasse consommée presque identique (Bacon, Beic, Epp, & Boyce, 2011). De plus, Zimmerman, Sand, Wabakken, Liberg et Andrassen (2015) ont observé que les petites meutes peuvent acquérir plus de trois fois la biomasse nécessaire pour maintenir leur RFA et cela peut conduire à une sous-estimation du taux de prédation réel. Néanmoins, les données que nous avons obtenues sur le nombre d'individus tués chaque année par la meute et le pourcentage de prélèvement sont cohérents avec les résultats d'autres études (Gazzola, Avanzinelli, et al., 2007 ; Gazzola, Ferroglio, et al., 2007 ; Jędrzejewski et al., 2002 ; Nores et al., 2008 ; Sand, Zimmerman, Wabakken, Andren & Pedersen, 2005).

Enfin, nous pensons que des exercices similaires sont utiles, car les environnements où les humains et les grands prédateurs cohabitent sont de plus en plus fréquents en Europe (Chapron et al., 2014) et la compréhension de leur rôle relatif dans la dynamique des populations d'ongulés est pertinente d'un point de vue biologique et sociologique. Ce dernier aspect, en particulier, est de la plus haute importance au regard de l'augmentation des conflits qui conduisent à l'intolérance sociale et à la persécution envers les espèces de prédateurs en expansion (Kojola, Hallikainen, Helle & Swenson, 2018).