

Chevauchement trophique entre les loups et les hybrides loup × chien en liberté dans les Apennins, en Italie

Global Ecology and Conservation 9 (2017) 39–49



ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Global Ecology and Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/gecco



Original research article

Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy

**Elena Bassi^{a,b}, Antonio Canu^{a,b}, Ilaria Firmo^a, Luca Mattioli^c,
Massimo Scandura^{a,*}, Marco Apollonio^a**

^a Department of Science for Nature and Environmental Resources, University of Sassari, Via Muroni 25, I-07100 Sassari, Italy
^b C.I.R.Se.M.A.F. Piazzale delle Cascine 18, I-50144 Firenze, Italy
^c Regione Toscana, Settore Attività Faunistico venatoria, Pesca Dilettantistica, Pesca in Mare, Via Testa 2, I-52100 Arezzo, Italy

 CrossMark

Résumé

L'hybridation entre les loups (*Canis lupus*) et les chiens domestiques (*Canis familiaris*) peut représenter une menace pour les populations sauvages via l'introggression génétique et la compétition écologique. Par conséquent, comprendre le rôle écologique des hybrides peut être crucial pour développer des stratégies de conservation appropriées.

La population Italienne de loups a une composition génétique particulière due à un isolement géographique de longue durée. Aujourd'hui, cependant, son intégrité génétique est menacée par la propagation de gènes canins résultant de l'hybridation avec des chiens errants dans la nature.

L'objectif de la présente étude était de mieux comprendre le rôle écologique des hybrides loup-chien en liberté en étudiant leurs habitudes alimentaires hivernales en comparaison avec celles des loups dans une zone montagneuse d'Italie centrale. Les niveaux d'introggression génétique des chiens ont été évalués dans deux zones adjacentes occupées par jusqu'à cinq meutes différentes en analysant des échantillons non invasifs et des carcasses collectées sur place avec un ensemble de marqueurs moléculaires uniparentaux et biparentaux.

Les résultats obtenus nous ont permis de classer les deux zones en zones « hybrides » et « à loups » en fonction de leur niveau d'introggression génétique.

Les analyses de niche trophique et de similarité/dissimilarité n'ont pas détecté de différence significative dans le régime alimentaire entre les deux zones : dans les deux cas, le sanglier était la principale proie, suivi du chevreuil. En outre, les mêmes classes d'âge/masse corporelle des deux ongulés ont été sélectionnées par les loups et les hybrides. Nos résultats ont confirmé que les hybrides loup-chien sont des concurrents potentiels pour les loups. Des études complémentaires sur d'autres aspects de leur biologie et de leur écologie sont recommandées afin de mieux estimer l'impact de l'hybridation sur les populations naturelles de loups.

1. INTRODUCTION

L'hybridation introgressive est un phénomène en expansion qui compromet l'intégrité génétique des populations indigènes, provoquant l'extinction de nombreux taxons (Allendorf et Luikart, 2007). Elle peut avoir de graves conséquences sur la morphologie, la physiologie, le comportement et la condition physique des individus, mais ses conséquences évolutives à long terme restent largement imprévisibles (voir Rhymer et Simberloff, 1996 ; Allendorf et Luikart, 2007).

Les hybrides peuvent présenter une valeur adaptative inférieure à celle des taxons parentaux (dépression de reproduction) en raison d'une perte d'adaptation locale aux conditions environnementales (Allendorf et Luikart, 2007). **Cependant, dans certains cas, les hybrides peuvent présenter une aptitude égale ou supérieure dans de nouveaux habitats et, parfois, même dans les habitats parentaux** (Seehausen, 2004).

Les canidés ressemblant à des loups (genre *Canis*) ont évolué relativement récemment et ont conservé le potentiel de s'hybrider dans la nature (Wayne et al., 1997), donnant ainsi naissance à de nouveaux taxons qui peuvent s'adapter rapidement aux changements des communautés de proies, du paysage et du climat (Randi et al., 2014). Plusieurs exemples d'hybridation ont été rapportés entre les chiens et les canidés sauvages (par exemple, *C. simensis*, Gottelli et al., 1994 ; *C. aureus*, Galov et al., 2015). En particulier, le processus d'hybridation introgressive entre le loup gris et son homologue domestique est devenu une préoccupation croissante pour les défenseurs de la nature en Europe. En effet, la propagation de gènes canins dans les populations de loups pourrait perturber l'adaptation locale (Vilà et Wayne, 1999), représentant potentiellement une menace sérieuse pour la survie à long terme des populations de loups génétiquement purs dans la nature (Boitani, 2003).

L'hybridation loup-chien est d'origine ancienne (~10 000 ans, Schwartz, 1997). Les croisements intentionnels entre loups et chiens ont été largement employés afin de créer différentes races de chiens-loups (Iljin, 1941). Le risque d'hybridation était souvent considéré comme plus élevé à proximité des établissements humains, où les chiens errants et les chiens propriétaires sont abondants (Boitani, 1983 ; Blanco et al., 1992), et dans les zones où les loups sont présents en faible densité ou fortement persécutés (Randi et al., 2000 ; Anderson et al., 2002). **L'occurrence d'une phase d'expansion de la population de loups a également été rapportée comme un facteur important favorisant l'hybridation** (Lorenzini et al., 2014).

En Europe, l'hybridation loup-chien a été rapportée avec une fréquence relativement faible en Scandinavie (Vilà et al., 2003) et dans la péninsule Ibérique (Godinho et al., 2011), alors qu'elle semble être plus répandue et fréquente en Bulgarie, en Lettonie et en Estonie (Randi et al., 2000 ; Hindrikson et al., 2012).

Les nombreux contacts entre loups et chiens en Italie ont également entraîné une hybridation loup-chien, dont de nombreux auteurs ont trouvé des preuves croissantes (Randi et Lucchini, 2002 ; Verardi et al., 2006 ; Iacolina et al., 2010 ; Caniglia et al., 2013 ; Lorenzini et al., 2014 ; Randi et al., 2014).

En raison des persécutions passées, la population de loups Italiens a souffert d'un grave goulot d'étranglement et d'un isolement prolongé qui ont conduit à une érosion génétique (Lucchini et al.,

2004). Bien que la taille de sa population et son aire de répartition aient augmenté au cours des dernières décennies, le loup Italien est toujours considéré comme vulnérable et l'hybridation loup-chien est reconnue comme un problème majeur dans le plan d'action national pour la conservation du loup (Genovesi, 2002).

Plusieurs études ont été menées sur les loups et les chiens séparément afin de mieux comprendre leur comportement et leur rôle dans les communautés écologiques (Mech et Boitani, 2003 ; Huges et Macdonald, 2013 ; Gompper, 2014 ; Vanak et al., 2014), ainsi que leurs éventuelles interactions (Kojola et al., 2004 ; Lescureux et Linnell, 2014).

Donadio et Buskirk (2006) ont avancé qu'une compétition intense entre le loup et le chien peut exister en cas de sympatrie. Dans les environnements naturels, les loups sont principalement des prédateurs actifs d'ongulés sauvages (Okarma, 1995 ; Mattioli et al., 2011 ; Davis et al., 2012 ; Bassi et al., 2012), tandis que les chiens agissent principalement comme des charognards, mais tous deux peuvent utiliser des ressources alimentaires telles que le bétail et les déchets (Boitani, 1983 ; Ovsyanikov et Poyarkov, 1996 ; Vanak et Gompper, 2009).

Malgré le nombre croissant d'études axées sur les aspects génétiques pour évaluer la quantité d'introgession dans les populations naturelles, Lescureux et Linnell (2014) ont mis en garde contre le manque de données sur le comportement et l'écologie des hybrides loup-chien dans des conditions d'élevage en liberté. En particulier, l'écologie alimentaire des hybrides est encore inconnue.

L'objectif de la présente étude était de fournir des informations préliminaires sur le rôle écologique des hybrides dans des conditions de liberté, en vérifiant également les différences dans les habitudes alimentaires par rapport aux loups sympatriques. Afin d'atteindre cet objectif, nous avons d'abord utilisé des marqueurs moléculaires pour évaluer le degré d'introgession dans des meutes vivant dans deux zones adjacentes des Monts Apennins, dont l'une accueillait des individus présentant des traits morphologiques anormaux.

2. MATERIAUX ET METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude est située dans la province d'Arezzo, en Toscane, en Italie, sur deux massifs mineurs nommés Alpe di Catenaia (AC) et Alpe di Poti (AP) (Fig. 1).

Les deux crêtes couvrent une superficie de 458 km² (AP 234 km² ; AC 224 km²). AC comprend une zone protégée de 27 km² où la chasse est interdite. L'altitude varie de 300 à 1414 m d'altitude en AC et de 200 à 990 m d'altitude en AP. Dans les deux zones, la couverture végétale est principalement composée de feuillus mixtes à feuilles caduques. Le climat est tempéré et saisonnier avec des étés chauds et secs, et des hivers froids et humides.

La province d'Arezzo est habitée par une population de loups qui fait l'objet d'un suivi continu depuis 1998 par des observations directes, des enquêtes sur les loups, le pistage dans la neige, la génétique non invasive (voir Scandura et al., 2011 ; Bassi et al., 2015) et, plus récemment, par le piégeage par caméra. La présence de 1 à 2 meutes de loups résidentes a été enregistrée dans la zone AC depuis lors. A l'inverse, la zone AP n'est habitée par des canidés sauvages (loups et hybrides)

que depuis 2004, étant fréquentée par un maximum de trois meutes. Par conséquent, les données comparatives sur les deux zones de la présente étude se réfèrent à la période 2004-2013.

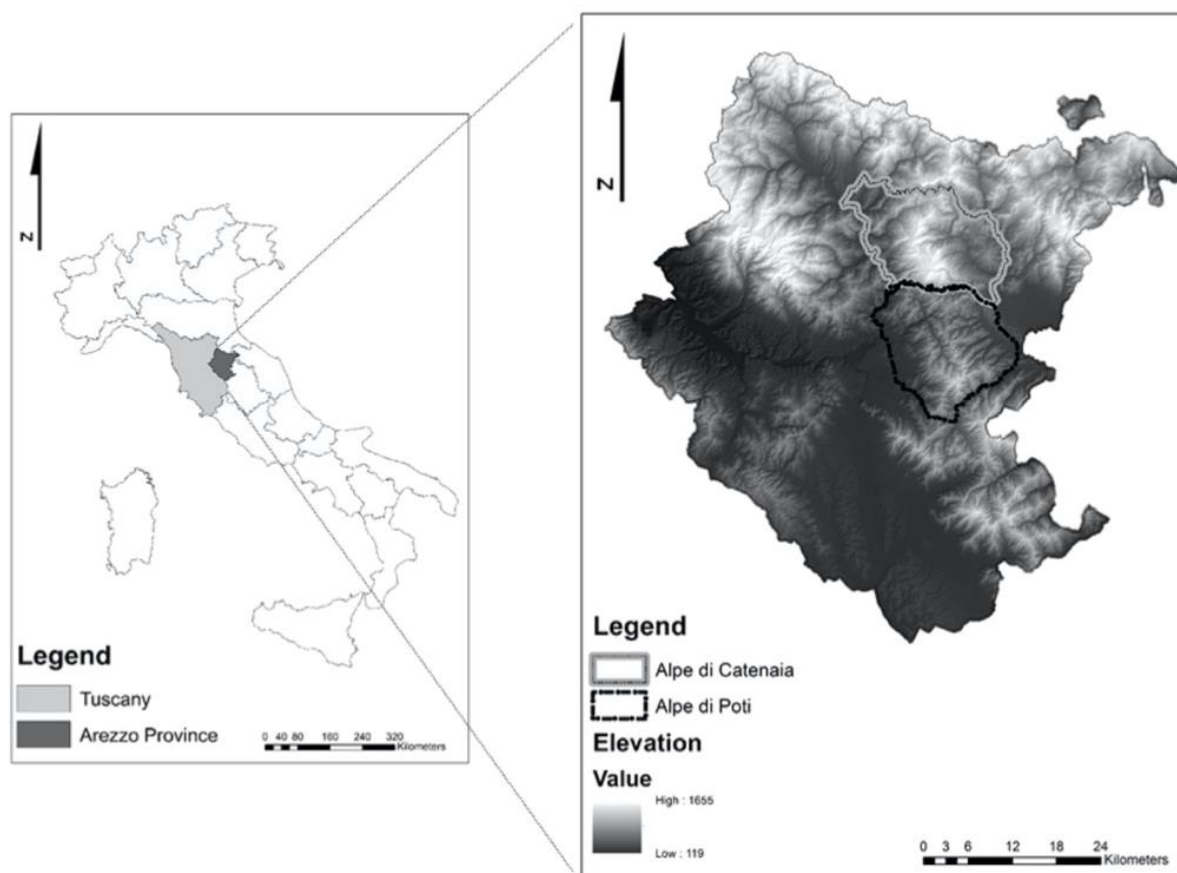


Fig. 1. Zones d'étude Alpe di Catenaiia et Alpe di Poti dans la province d'Arezzo (à droite) et position de cette province en Italie (à gauche)

2.2. Évaluation de l'hybridation

2.2.1. Échantillonnage et génotypage

2.2.2. Analyses de métissage

2.3. Évaluation de l'abondance des proies

Les densités de sangliers et de chevreuils dans la zone d'étude ont été estimées par l'Administration Provinciale d'Arezzo avec des recensements en voiture chaque année au mois de mai (décrit dans Mattioli et al., 2004). Les enquêtes de population ont eu lieu chaque printemps dans les parties protégées et non protégées de la zone d'étude : entre 13 et 19 (AC) et entre 16 et 19 (AP) blocs forestiers ont été échantillonnés chaque année.

La densité des animaux dans chaque bloc forestier étudié a été estimée comme décrit dans Davis et al. (2012). L'abondance post-natale des chevreuils a été estimée sur la base de leur dénombrement 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 estimé par des observations directes lors des recensements en battue, tandis que la fertilité des femelles a été estimée 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, tandis que le sex-ratio dans la population et les paramètres de fertilité ont été obtenus par une analyse des fœtus trouvés dans l'utérus des femelles abattues lors de chasses régulières.

2.4. Évaluation du régime alimentaire et analyse de la niche trophique

De 2004/2005 à 2012/2013, un total de 515 et 339 excréments d'hiver ont été collectés dans AC et AP, respectivement. Afin d'avoir une taille d'échantillon comparable entre les deux zones, nous avons créé au hasard et utilisé un sous-échantillon de 339 excréments d'hiver pour AC.

La composition du régime alimentaire a été déterminée par l'analyse des excréments. Les excréments ont été lavés dans un tamis de 0,5 mm et les restes macroscopiques de proies (par exemple, poils et os), les fruits et les herbes trouvés dans chaque excrément ont été séchés à 68°C pendant 24 h. Les catégories de proies comprenaient le sanglier, le chevreuil, le lièvre, 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. Lorsque cela était possible, nous avons identifié l'espèce de proie et la classe d'âge ou de masse corporelle (uniquement pour les ongulés). Cette identification était basée sur les caractéristiques macroscopiques des poils et des os selon Mattioli et al. (2011). Les restes de sanglier ont été affectés à l'une des trois classes de masse corporelle suivantes : marcassin nouveau-né (<10 kg), bête rousse (10-35 kg) et adulte (>35 kg). Les restes de chevreuil ont été classés en deux classes : juvénile (<12 mois) et adulte (>12 mois) (pour la méthodologie, voir Mattioli et al., 2011). Des tests en aveugle ont été réalisés afin de vérifier les compétences des opérateurs à discriminer entre les espèces et les classes d'âge/sexe : 50 sacs contenant des fourrures et des os d'ongulés différents ont été attribués au hasard à chaque opérateur (avec 25 autres échantillons aléatoires visant spécifiquement à identifier les classes de masse corporelle des sangliers). Seuls les opérateurs ayant correctement identifié tous les échantillons de test ont été sélectionnés pour analyser les échantillons d'excréments collectés.

Afin d'estimer la contribution de chaque espèce au régime alimentaire, nous avons calculé le pourcentage de volume moyen (AV%) et la valeur de la biomasse relative pour chaque élément alimentaire. La biomasse relative a été calculée pour chaque espèce en utilisant les valeurs de volume relatif et en appliquant les modèles de biomasse de Weaver (1993) et Ciucci et al. (2001).

L'étendue de la niche trophique et le chevauchement entre les hybrides et les loups ont été évalués en utilisant, respectivement, l'indice de Levins (1968) et l'indice de Pianka (1973) appliqués au volume des catégories d'aliments dans leur régime alimentaire.

De plus, nous avons effectué des tests de Chi-carré pour vérifier toute différence significative dans la composition du régime alimentaire entre les deux zones. Ensuite, nous avons comparé les données de présence-absence pour les catégories de proies en utilisant une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique basée sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis (BC) ; la valeur obtenue à partir de cette analyse allait de 0 (composition du régime identique) à 1 (composition totalement différente). L'analyse a été répétée en utilisant les deux méthodes de quantification du régime alimentaire (AV% et biomasse relative) et en considérant le sanglier et le chevreuil comme des macro-catégories dans un premier temps, et selon leurs classes de masse corporelle/âge dans un second temps.

Par la suite, l'analyse des similarités (ANOSIM) et l'analyse des pourcentages de similarité (SIMPER) ont été réalisées afin de comprendre, respectivement, si l'utilisation des items

alimentaires différait entre les deux zones et quelle catégorie de proies contribuait le plus à la similarité observée (Clarke, 1993).

Enfin, nous avons calculé l'indice de sélectivité de Manly (Manly et al., 1972) afin de déterminer la préférence des loups et des hybrides pour les deux principales espèces de proies (i.e., le sanglier et le chevreuil) pour chaque saison hivernale ($n = 7$; seulement pour les hivers où nous avons >20 excréments pour chaque zone). Pour ce faire, nous avons utilisé les valeurs de densité estimées obtenues par le recensement des conducteurs sur les chevreuils et les sangliers, comme décrit par Davis et al. (2012). Toutes les analyses ont été effectuées en R 3.1.2 (<http://cran.r-project.org/>).

3. RESULTATS

3.1. Analyse génétique

Sur 47 individus différents génotypés dans les deux zones au cours de la période 2004-2013, aucun individu AC n'a été classé comme hybride en utilisant un seuil d'appartenance de 90% au groupe des loups (c'est-à-dire $Q_{WOLF} < 90\%$), alors que pas moins de 14 individus AP sur 23 ont montré une ascendance mixte (Fig. 2). En élevant le seuil à $Q_{WOLF} < 95\%$, ces valeurs sont passées à 1 AC et 16 AP. La Q_{WOLF} était en moyenne de 0,985 chez les AC et de 0,797 chez les AP. La différence entre les valeurs de Q_{WOLF} dans les deux zones était hautement significative (test de la somme des rangs de Wilcoxon : $W = 488$, $p < 0,001$). Les marqueurs uniparentaux n'ont pas révélé de différence frappante entre AC et AP : 100 % des animaux des deux zones étaient porteurs de l'haplotype W14 du loup Italien. Un haplotype du chromosome Y canin (c'est-à-dire H3 selon Iacolina et al., 2010) était présent chez les mâles des deux zones avec une fréquence similaire (0,10 en AC et 0,125 en AP).

Néanmoins, les haplotypes Y canins étaient associés à un $Q_{WOLF} > 0,99$ en AC et à un $Q_{WOLF} < 0,50$ en AP, ce qui pourrait indiquer une introgression passée dans la première zone et une hybridation plus récente dans la seconde.

A la lumière de ces résultats génétiques, et par souci de simplicité, nous nous référerons ci-dessous à AP comme à la zone « hybride » et à AC comme à la zone « loup ».

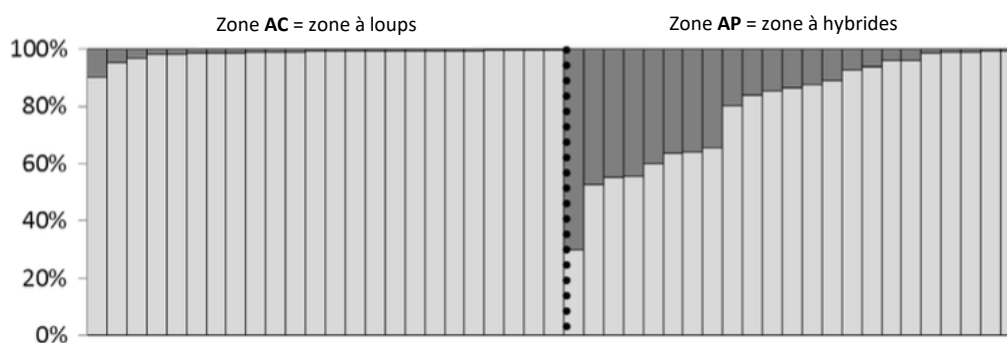


Fig. 2. Proportions estimées d'appartenance aux deux clusters déduits (chien : gris foncé ; loup : gris clair) par l'analyse STRUCTURE, réalisée sur 24 loups putatifs échantillonnés dans l'Alpe di Catenaiia (AC, à gauche de la ligne pointillée) et 23 loups/hybrides dans l'Alpe di Poti (AP, à droite). Chaque individu est représenté par une barre verticale

3.2. Abondance des proies

Aucune différence significative dans la densité des deux principales espèces de proies n'a été observée entre les deux zones (Fig. 3). Le chevreuil était l'espèce de proie la plus abondante dans les deux zones, avec une densité moyenne de 30,9 individus/km² en AC et 30,6 individus/km² en AP (gamme de densités post-reproductives : AC = 27,1-33,7 ; AP = 22,9-37,9 chevreuils/km²).

Pendant la période d'étude, la population de chevreuils s'est avérée relativement stable dans les zones d'étude. Inversement, le sanglier était l'espèce proie la moins abondante et sa population a montré de grandes fluctuations, avec des densités moyennes de 8,4 et 7,2 sangliers/km² dans AC et AP, respectivement (gamme : AC = 2,7-17,5 sangliers/km² ; AP = 4,2-12,7 sangliers/km²).

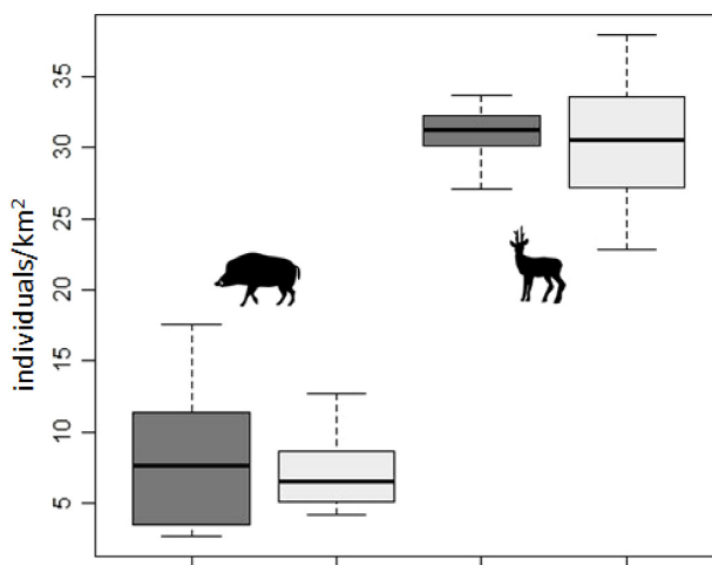


Fig. 3. Boxplot des densités d'ongulés estimées entre 2004 et 2013. Le nombre de sangliers (à gauche) et de chevreuils (à droite) par km² est reporté sur l'axe des ordonnées. Les valeurs de densité des individus de l'Alpe di Catenaia (AC, zone de loup) et de l'Alpe di Poti (AP, zone hybride) sont représentées par des cases gris foncé et gris clair, respectivement

3.3. Analyse du régime alimentaire

Nous avons identifié 8 catégories alimentaires pour la zone AP et 11 pour la zone AC (Tableau 1). Les loups et les hybrides loup-chien des deux zones voisines avaient une composition alimentaire très similaire. Les ongulés sauvages étaient la principale catégorie consommée dans les deux zones (au total AV% = 95,00% et biomasse% = 98,73% dans la zone AP et AV% = 92,23% et biomasse% = 94,41% dans la zone AC) ; parmi eux, le sanglier représentait le principal élément, suivi du chevreuil. Le lièvre, les petits mammifères, le bétail et les végétaux peuvent être considérés comme des aliments accessoires, représentant au total 5,00% (AV%) pour la zone AP et 7,77% (AV%) pour la zone AC. L'indice de Levins indique une spécialisation sur un maximum de deux aliments principaux dans les deux zones, à savoir le sanglier et le chevreuil (indice de Levins : AP = 2,24, AC = 2,08 (AV%) ; AP = 2,06, AC = 1,96 (biomasse%)). L'indice de Pianka a révélé un chevauchement presque complet pour les deux méthodes de quantification du régime alimentaire (OAV% = 0,94, Obiom% = 0,97). Les tests du chi carré ont confirmé qu'il n'y avait pas de différence significative dans la composition du régime alimentaire entre AC et AP ($\chi^2_{AV\%} = 11,54$, $p > 0,05$ et $\chi^2_{biom\%} = 7,8$, $p > 0,05$).

En ce qui concerne le contenu fécal représenté par les ongulés sauvages uniquement (Fig. 4(a) et (b)), la masse corporelle et les classes d'âge des sangliers et des chevreuils semblent être utilisées dans des proportions similaires dans les deux zones. En ce qui concerne le sanglier, la classe la plus utilisée est celle des bêtes rousses (AV% = 41,49% en AP et AV% = 51,56% en AC), suivie des adultes (AV% = 3,11% en AP et AV% = 6,03% en AC) et des marcassins nouveau-nés (AV% = 2,63% en AP et AV% = 5,17% en AC). En ce qui concerne le chevreuil, la classe d'âge la plus utilisée est représentée par les jeunes (AV% = 25,96% en AP et AV% = 14,67% en AC), suivie par

les adultes (AV% = 21,12% en AP et AV% = 14,57% en AC). Même dans ce cas, nous n'avons pas détecté de différence significative entre les deux zones ni dans l'utilisation du sanglier ($\chi^2_{AV\%} = 0,66, p > 0,05$, et $\chi^2_{biom\%} = 3,04, p > 0,05$) ni dans l'utilisation du chevreuil ($\chi^2_{AV\%} = 0,17, p > 0,05$, et $\chi^2_{biom\%} = 0,17, p > 0,05$).

Tableau 1. Composition du régime alimentaire pour les deux zones (AP : Alpe di Poti ; AC : Alpe di Catenaiia). Les résultats sont indiqués en pourcentage de volume moyen (AV%) et en pourcentage de biomasse pour les deux zones

Food item	AP (hybrid)		AC (wolf)	
	AV%	Biomass %	AV%	Biomass %
Wild boar	47.23	55.09	62.76	65.34
Roe deer	47.08	42.49	29.24	28.65
Cervids	0.68	1.15	0.23	0.42
Wild ungulates total	95.00	98.73	92.23	94.41
Hare	0.00	0.00	1.77	1.34
Small mammals	0.15	0.10	0.46	0.33
Sheep	0.15	0.22	1.23	1.95
Goat	0.00	0.00	0.31	0.40
Cow	0.00	0.00	0.31	0.66
Livestock	0.61	0.94	0.54	0.90
Vegetables	3.56	-	2.31	-
Other	0.53	-	0.85	-
Other categories total	5.00	1.27	7.77	5.59

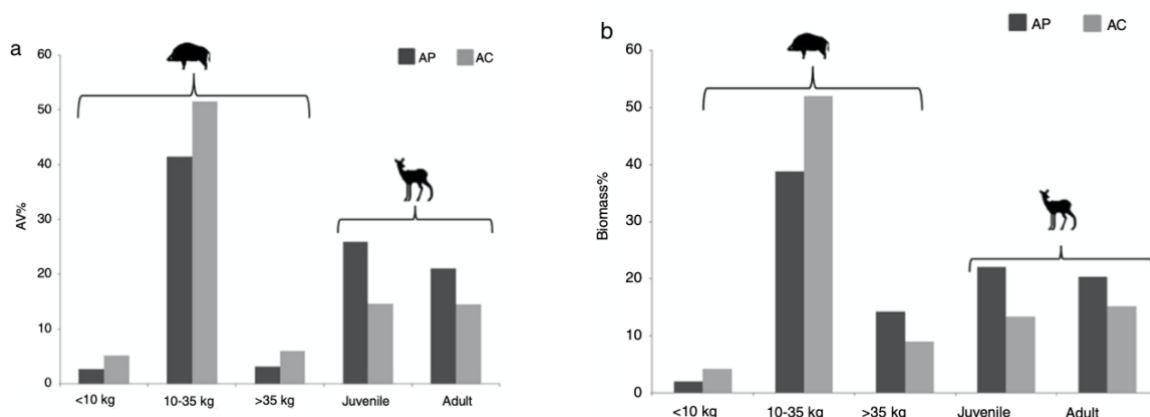


Fig. 4. Utilisation des différentes classes de masse corporelle et d'âge des deux principales espèces de proies par les meutes dans les deux zones (AC, Alpe di Catenaiia, zone du loup ; AP, Alpe di Poti, zone des hybrides), rapportée en termes de AV% (a) ou de biomasse relative (b). Les sangliers sont divisés en trois classes de masse corporelle (<10 kg, 10-35 kg et >35 kg), et les chevreuils en deux classes d'âge (juvénile et adulte)

Les résultats de la matrice de dissimilarité BC indiquent une très faible dissimilarité entre les deux zones : les valeurs BC obtenues sont de 0,20 (AV%) et 0,14 (biomasse%) lorsque les deux principales espèces de proies sont utilisées comme catégories, et restent faibles lorsqu'elles sont divisées en classes de masse corporelle/âge : 0,20 (AV%) et 0,19 (biomasse%).

L'analyse de la similarité n'a montré aucune différence dans l'utilisation du sanglier et du chevreuil dans les deux zones ($p > 0,1$), alors qu'une différence dans l'utilisation d'articles accessoires ($R = 1, p = 0,01$) a été détectée, probablement en raison d'une plus grande utilisation du bétail en AC (AV% cumulé : = 0,76% en AP et 2,38% en AC). La similarité observée semble s'expliquer principalement par une utilisation similaire du sanglier (résultats SIMPER : 0,58 % de la similarité globale, $p = 0,01$), tandis que l'utilisation du chevreuil ne peut en rendre compte ($p > 0,1$).

L'indice de sélectivité de Manly, calculé pour chaque saison hivernale, a mis en évidence une forte sélection positive pour le sanglier dans les deux zones, avec des valeurs de α comprises entre 0,89 (année 2005/2006) et 0,96 (2010/2011) pour AC et entre 0,78 (2005/2006) et 0,92 (2006/2007) pour AP.

4. DISCUSSION

Dans une revue récente sur les interactions entre loups et chiens, Lescureux et Linnell (2014) ont attiré l'attention sur le manque de données sur le comportement et l'écologie des hybrides loup-chien dans des conditions d'élevage en liberté, ce qui mine toute discussion sur l'impact écologique de l'hybridation. Ceci représente une grande limitation dans des régions comme l'Italie, où le nombre croissant d'hybrides diagnostiqués est vu avec une inquiétude croissante (Lorenzini et al., 2014 ; Randi et al., 2014). Par conséquent, dans la présente étude, nous avons détecté des signes évidents d'introggression du chien chez les loups résidents d'une zone montagneuse d'Italie centrale. Au cours de la période d'étude, nous avons détecté des niveaux d'introggression remarquablement différents dans deux zones adjacentes : les individus échantillonnés dans la zone AP étaient fortement introgressés à la suite d'événements d'hybridation vraisemblablement récents, tandis que ceux habitant la zone AC ne montraient que peu de signes d'une introgression apparemment passée. Comme prévu compte tenu de l'asymétrie connue dans le processus d'hybridation (chien mâle \times loup femelle, Hindrikson et al., 2012), l'introggression du chien dans la population locale de loups est apparue uniquement dans les marqueurs moléculaires autosomiques et patrilinéaires.

Nos résultats ont montré que, dans des conditions écologiques similaires, les hybrides loup-chien ont les mêmes préférences alimentaires que les loups, avec une tendance à se nourrir principalement d'ongulés sauvages. Comme le suggèrent toutes nos analyses statistiques sur les données du contenu des excréments, indépendamment du degré d'introggression canine, les meutes habitant les zones AC et AP ont consommé les mêmes proies, en s'appuyant de manière similaire sur les différentes classes d'âge et de masse corporelle.

Dans les deux zones, loup et hybride, les individus ont choisi le sanglier comme espèce proie, préférant les bêtes rousses entre 10 et 35 kg ; bien que le chevreuil soit l'espèce la plus abondante et la plus disponible, il représente un second choix, les juvéniles étant la classe sélectionnée.

Ce comportement trophique est-il transmis par la lignée parentale des loups ? Plusieurs études ont été menées sur les habitudes alimentaires des chiens et des loups, séparément.

Même si certaines études ont montré la capacité des chiens en liberté à tuer et à se nourrir d'animaux sauvages (Kuuk et Snell, 1981 ; Campos et al, 2007) et leur capacité à s'attaquer à des mammifères de grande taille (Boitani, 1995 ; Butler et du Toit, 2002), la majorité des recherches ont mis en évidence la tendance des chiens à se nourrir principalement d'aliments d'origine anthropique tels que le bétail et les déchets (Butler et du Toit, 2002 ; Butler et al., 2004 ; Vanak et Gompper, 2009 ; Echegaray et Vilà, 2010).

Les loups se nourrissent principalement d'ongulés sauvages, avec un faible pourcentage de leur régime alimentaire composé d'éléments accessoires en fonction de leur comportement opportuniste (Okarma, 1995 ; Gazzola et al., 2005 ; Lanski et al., 2011 ; Nowak et al., 2011 ; Davis et al., 2012 ; Bassi et al., 2012). Les espèces de proies utilisées et leur taille varient d'un endroit à

l'autre en fonction de nombreux facteurs : les caractéristiques environnementales (par exemple, le climat et le terrain), les proies (par exemple, les espèces, la disponibilité, la vulnérabilité, la densité, le comportement social) et les prédateurs (par exemple, l'expérience, la taille de la meute, la tradition, la préférence individuelle) (Huggard, 1993 ; Mech et Peterson, 2003). Tous ces facteurs ont rendu les loups capables de se spécialiser sur certaines espèces de proies (généralement 1-2) dans différentes régions (Jędrzejewski et al., 2012). En Europe du Sud, lorsqu'ils sont présents à des densités suffisantes, les ongulés sauvages peuvent représenter les principales ressources trophiques (Meriggi et Lovari, 1996 ; Barja, 2009). Dans la péninsule Italienne, une spécialisation du loup sur les ongulés sauvages a été observée, le sanglier et le chevreuil représentant généralement les principaux éléments du régime alimentaire (Meriggi et al., 1996, 2011 ; Capitani et al., 2004 ; Marucco et al., 2008 ; Mattioli et al., 2004, 2011 ; Milanesi et al., 2012).

Très peu d'études se sont concentrées sur la compétition entre le loup et les chiens et, en fait, elles ont montré des modèles contrastés. Jhala (1993) a observé une compétition entre les chiens et les loups Indiens (*Canis lupus pallipes*) pour les faons de l'antilope cervicapre (*Antilope cervicapra*), tandis que Echegaray et Vilà (2010) ont observé une consommation de bétail plus élevée par les chiens en liberté que par les loups dans le nord de l'Espagne. Quoi qu'il en soit, toutes les études menées sur les habitudes alimentaires des loups et des chiens soulignent que les deux prédateurs ont un comportement alimentaire opportuniste (Meriggi et Lovari, 1996 ; Capitani et al., 2004 ; Campos et al., 2007 ; Vanak et Gompper, 2009).

D'après nos résultats, les hybrides partagent clairement les mêmes habitudes alimentaires que les loups locaux.

Ce résultat peut être facilement interprété. La majorité des études ont rapporté des hybridations entre loups femelles et chiens mâles, alors que les croisements entre chiens femelles et loups mâles sont très rares (par exemple, Hindrikson et al., 2012). Cette asymétrie sexuelle dans l'hybridation a été confirmée par plusieurs études génétiques (Randi et al., 2000 ; Vilà et al., 2003 ; Verardi et al., 2006 ; Randi, 2008). En général, un mâle n'aide pas la femelle à élever et à soigner ses petits (Boitani, 1995 ; Vilà et Wayne, 1999) et ne forme pas de liens durables avec elle ; par conséquent, en cas d'accouplement entre un mâle et une louve, les petits sont susceptibles d'être élevés uniquement par la mère, qui leur transmet ensuite ses habitudes.

Il a été observé que l'apprentissage, les traditions et les préférences individuelles interviennent dans la détermination des préférences en matière d'espèces de proies, et les meutes dans un environnement naturel maintiennent généralement de longues traditions en matière d'itinéraires et d'habitudes de chasse (Haber, 1996). En raison de leur socialité, les loups présentent un potentiel considérable de transmission culturelle (Boitani, 2003), ce qui leur permet d'acquérir une connaissance approfondie des proies présentes sur leur territoire ainsi que de développer des habitudes qui augmentent leur efficacité de chasse (Mech et Peterson, 2003) [p]. Ceci peut expliquer pourquoi les hybrides loup-chien dans notre zone d'étude ont montré un comportement semblable à celui des loups. La progéniture hybride peut apprendre de la mère loup les habitudes alimentaires qui sont plus susceptibles d'être avantageuses dans l'environnement local.

La taille du corps pourrait également jouer un rôle dans la sélection des proies et les habitudes alimentaires. Mais aucune différence de taille n'a été suggérée par l'inspection des carcasses fraîches récupérées dans les deux zones d'étude (données non montrées).

Compte tenu du chevauchement trophique apparemment élevé, la présence d'hybrides pourrait à long terme représenter une menace écologique (et pas seulement génétique) pour la population locale de loups.

En effet, le comportement trophique des hybrides, semblable à celui des loups, peut représenter l'un des facteurs facilitant la propagation des individus introgressés au sein de la population Italienne de loups. En se comportant comme des loups, en effet, les hybrides peuvent parfaitement s'adapter à l'environnement naturel, trouver des partenaires loups et former de nouvelles meutes introgressées (cela semble être le cas pour les meutes AP, données non montrées). Cela pourrait également expliquer la fréquence élevée de rétrocroisements parmi les hybrides identifiés en Italie (Randi et al., 2014) et est confirmé même par nos résultats génétiques, qui montrent des signatures d'événements d'hybridation passés. Pourtant, diluée par les rétrocroisements, la fréquence des gènes canins dans la population de loups pourrait être maintenue par des taux élevés d'hybridation en cours ou par des accouplements hybrides-hybrides, qui sont plus susceptibles de se produire si le phénomène est répandu (comme il semble l'être dans certaines zones de l'Italie centrale).

Plusieurs études ont démontré que la prédation naturelle peut réguler l'abondance des herbivores (par exemple, Hairston et Hairston, 1993 ; Eberhardt, 1997). Les loups et les hybrides se sont avérés dépendre principalement des ongulés sauvages, contribuant probablement à réguler leurs populations dans notre zone d'étude.

Étant donné que les changements de comportement du chien par rapport à son ancêtre sauvage ont une base génétique (Saetre et al., 2006), une conséquence possible de l'hybridation est un comportement moins insaisissable, conduisant à une plus grande fréquentation des paysages modifiés par l'homme et à un impact plus important sur le bétail. **Il est intéressant de noter que nos données n'ont pas mis en évidence une plus grande présence de bétail dans le contenu fécal des hybrides.** Cela peut également être dû à une consommation très limitée de cet aliment dans l'ensemble, en raison de l'adoption commune de mesures de prévention (regroupement nocturne et chiens de garde) tout au long de l'année. Ceci est confirmé par les données alimentaires publiées pour des zones très proches, où la présence de bétail dans le régime alimentaire des loups était très limitée (Capitani et al. 2004 ; Mattioli et al., 2004, 2011). Malheureusement, nos données ne couvrent que la moitié de l'année (novembre-avril) et nous ne pouvons pas savoir si les mêmes préférences sont maintenues également pendant la saison chaude. Cependant, les études susmentionnées n'ont pas montré de différence appréciable dans l'utilisation du bétail entre les périodes hivernales et estivales.

À ce jour, aucune étude n'a encore examiné la concurrence réelle entre les loups et les hybrides loup-chien. Bien que basée sur un nombre limité de meutes (en raison de la faible fréquence des meutes hybrides dans la population), la présente étude représente la première contribution sur l'écologie alimentaire des hybrides en liberté, suggérant qu'ils sont des concurrents potentiels pour les loups. D'autres études sur d'autres aspects de l'écologie et de la sociobiologie des hybrides loup-chien (par exemple, le comportement reproducteur, la socialité, la territorialité) sont nécessaires afin de mieux évaluer l'impact de l'hybridation sur les populations naturelles de loups. Une meilleure connaissance des hybrides loup-chien pourrait être cruciale pour la conservation de la population Italienne de loups.