Régimes alimentaires des loups gris à l'échelle mondiale

Mammal Review
Mammal Review ISSN 0305-1838
REVIEW

Food habits of the world's grey wolves

Thomas M. NEWSOME, Luigi BOITANI, Guillaume CHAPRON, Paolo CIUCCI, Christopher R. DICKMAN, Justin A. DELLINGER, José V. LÓPEZ-BAO, Rolf O. PETERSON, Carolyn R. SHORES, Aaron J. WIRSING, William J. RIPPLE.
Vol. 46 (4) : 255-269
DOI: 10.1111/mam.12067

Résumé

1. Les loups gris *Canis lupus* ont fait l'objet d'études approfondies, mais il n'y a pas eu d'examen détaillé de l'écologie alimentaire de l'espèce, malgré un débat grandissant pour conserver les populations de loups tout en limitant leurs impacts sur les espèces d'ongulés sauvages ou domestiques. Ici, nous évaluons dans quelle mesure le régime alimentaire du loup gris varie entre l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie.

2. Nous avons dérivé des données alimentaires à partir de recherches qui ont fait l'objet de publication. Nous avons regroupé les études basées sur leur localisation bio-régionale. Nous avons comparé le Régime Alimentaire (RA) des loups gris en utilisant l'échelle multidimensionnelle non-métrique et l'analyse de la similarité. Nous avons évalué si les impacts humains accrus sont associés à une diminution de la diversité alimentaire des loups gris. Enfin, en utilisant des études du sud de l'Europe, nous avons évalué si l'importance des ongulés sauvages dans l'alimentation du loup gris a augmenté avec le temps, coïncidant avec un déclin des espèces domestiques dans leur alimentation au fil du temps.

3. Nous avons compilé les données alimentaires de 177 études incorporant 94607 crottes et des échantillons d'estomac. Le RA des loups gris était dominé par des grands ongulés sauvages (240-650 kg) et des ongulés sauvages de taille moyenne (23-130 kg), mais la variation des pourcentages d'ongulés sauvages consommés, ainsi que la variation des pourcentages des plus petites proies consommées, ont contribué aux différences alimentaires trouvées entre et au sein des continents.

4. Nous n'avons trouvé aucune preuve que la diversité alimentaire du loup gris varie globalement, bien que les résultats du sud de l'Europe suggèrent que les loups gris peuvent changer leur RA en consommant moins d'espèces domestiques si la disponibilité des ongulés sauvages est plus importante.

5. La diversité des proies consommée par les loups gris montre que l'espèce est capable de survivre à de dramatiques bouleversement anthropique. Cependant, il y a un besoin urgent d'améliorer notre compréhension de l'écologie de la quête du loup gris dans les paysages dominés par l'homme, afin de déterminer si la restauration des populations de proies appauvries, couplé avec des mesures efficaces de prévention des dommages, permettra de réduire les conflits entre hommes et loups.

INTRODUCTION

Avant que l'homme n'émigre d'Afrique il y a quelque 60 000 ans et peuplé le reste du monde, tous les continents étaient habités par une variété de mégafaune (animaux> 44 kg; Hofreiter 2007). Ces espèces comprenaient, par exemple, le chat à dent de sabre *Smilodon populator*, le lion marsupial *Thylacoleo carnifex*, le mammouth laineux *Mammuthus primigenius*, et l'ours à face courte *Arctodus simus*. Cependant, au Pléistocène supérieur et au début de l'Holocène (vers 24 000 à 5000 avant aujourd'hui), les deux tiers environ des genres de grands mammifères disparurent (Hofreiter 2007). Plusieurs hypothèses explicatives pour cet événement d'extinction mondiale ont été proposées, mais la chasse et les changements d'habitats causés par l'homme sont susceptibles d'avoir été les principaux

responsable (Sandom et al., 2014). Les actions humaines continuent de provoquer des extinctions d'espèces à gros corps dans la plupart des continents (Pimm et al., 2014), et les espèces qui ont survécu sont généralement confinés à des plages réduites (Laliberte & Ripple 2004, Ripple et al. 2014). En particulier, les grands mammifères carnivores (≥15 kg) ont connu des déclins massifs de leurs populations et de leur répartition géographique à travers le monde, et 77% des 31 plus grands carnivores existants subissent encore un déclin de leur population (Ripple et al., 2014).

Le loup gris *Canis lupus* est un excellent exemple d'un grand carnivore qui a connu des déclins récents de leur population. En effet, l'espèce a eu l'une des distributions géographiques historiques la plus importante de tout les mammifères, se rencontrant dans tout l'hémisphère nord, au nord de 15-20 ° N (Paquet et Carbyn 2003). Cependant, au cours des 19ème et 20ème siècles (1800-2000), le loup gris a été éliminé par l'homme d'une grande partie de son ancienne aire de répartition (Laliberte & Ripple 2004). En conséquence, dans de nombreux endroits, les loups gris sont restés principalement limités aux régions éloignées et non développées avec des populations humaines clairsemées (Paquet & Carbyn 2003, mais voir Chapron et al. 2014, López-Bao et al. 2015b). Ces dernières décennies, le nombre de loups gris a augmenté dans certaines zones en raison de protections juridiques renforcées, de la recolonisation naturelle, voire de réintroductions (Chapron et al., 2014, Ripple et al., 2014). Pourtant, il y a toujours une hostilité profondément enracinée contre l'espèce en raison de ses impacts perçus sur les vies humaines, de ses moyens de subsistance (Bruskotter & Wilson 2014, Dressel et al. 2015), de diverses traditions et pratiques culturelles, et servant de bouc émissaire politique (Chapron & López-Bao 2014, López-Bao et al. 2015a). Dans toute son aire de répartition, les habitudes prédatrices du loup gris et le régime alimentaire sont à l'origine de son conflit avec les humains (Naughton-Trèves et al. 2003). Plus précisément, les loups gris, en tant que prédateurs, consomment surtout de la viande et sont souvent accusés d'appauvrissement des populations d'ongulés sauvages qui servent de gibier pour les chasseurs, ou d'affecter la rentabilité du bétail lié à l'agriculture (Bergstrom et al., 2009). Pourtant, il y a un intérêt croissant dans la restauration des populations de loups gris, à la fois pour les conserver eux directement mais aussi pour exploiter leurs services écologiques (Ripple et al. 2013, 2014). Pour faciliter une discussion éclairée sur la conservation et la gestion du loup gris, il est essentiel de développer la compréhension claire de son écologie alimentaire dans des milieux avec différents niveaux d'influence humaine. Les loups gris sont en train de recoloniser les régions d'Amérique du Nord et d'Europe pour la première fois depuis plusieurs décennies ou même des siècles, et un aperçu des études alimentaires existantes aidera à prévoir certains de leurs impacts écologiques (Mech 2012) et éviter les surprises écologiques (Lindenmayer et al. 2010) qui pourrait compromettre sa conservation et sa restauration. En effet, une compréhension profonde de la littérature écologique passée a été identifié comme partie importante de la formulation de bonnes hypothèses, de l'encadrement d'opinions alternatives sur les écosystèmes et, à son tour, développer des recherches écologiques (Lindenmayer et al., 2010).

Dans ce document, nous fournissons un examen complet du RA du loup gris à l'échelle mondiale. Pour dériver nos résultats, nous avons examiné les études de terrain dans lesquelles le RA a été quantifié à partir des résidus (fèces) et de contenu stomacal. Afin d'évaluer à grande échelle les variations spatiales dans le RA, nous avons regroupé des études dans trois continents qui englobent l'aire de répartition de ce carnivore: l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie. Nous avons ensuite regroupé les études en fonction de leur localisation bio-régionale dans chaque continent. Notre objectif principal était de déterminer si le régime alimentaire du loup gris varie entre et dans ces continents. Parce que les loups gris se produisent à travers un gradient de transformation de paysages humains, dans des régions dominées par l'homme dans des zones relativement non perturbées (Paquet & Carbyn 2003, Peterson & Ciucci 2003, Chapron et al. 2014), nous attendons que toute divergence alimentaire provienne d'une utilisation différente d'aliments anthropiques et de proies sauvages.

Notre objectif secondaire était de tester deux prédictions spécifiques. **Premièrement**, nous avons exploré si les impacts humains accrus sur le paysage entraîneraient un changement dans la diversité des proies consommées par les loups gris. Nous nous attendions à ce que la diversité de la diététique

serait plus faible dans les zones fortement humaines parce que l'altération humaine du globe a causé des changements environnementaux et écologiques généralisés, y compris en terme de perte de diversité biologique (Chapin et al., 2000). **Deuxièmement**, comme les populations d'ongulés sauvages ont été restaurés dans le sud de l'Europe au cours des dernières décennies, nous avons testé spécifiquement si il y a des preuves dans la littérature disponible sur le régime alimentaire des loups dans cette région, confirmant que l'importance des ongulés sauvages dans les RA a augmenté au fil du temps. Nous utilisons ces résultats pour déterminer dans quelle mesure les loups gris ont modifié leurs préférences alimentaires dans les écosystèmes modifiés par l'homme et discuter des implications pour la conservation et la gestion.

METHODES

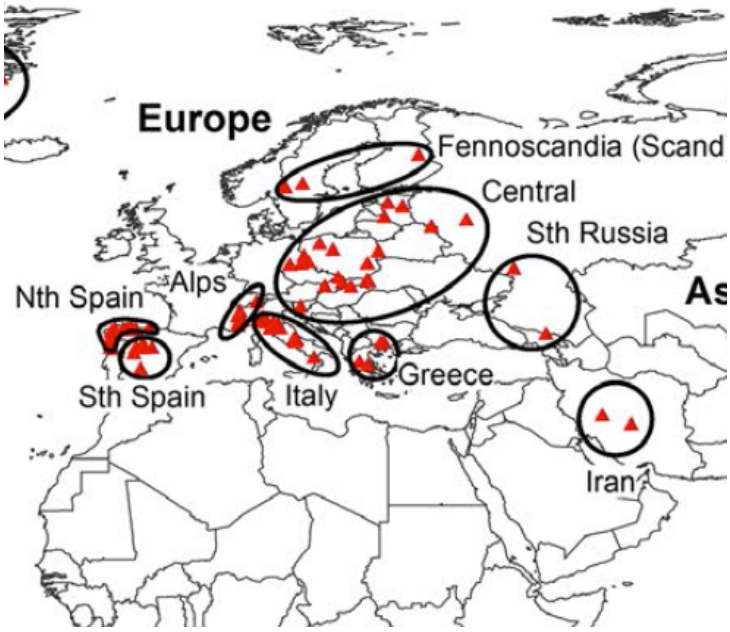
Revue globale du régime alimentaire

Nous avons examiné la littérature et identifié les publications avec un accent clair sur l'alimentation. Cette littérature était compilée à travers des requêtes de Web of Science, JSTOR, Google Scholar et BIOSIS Previews, pour les titres et les résumés et les textes complets avec les termes de recherche « loup » ou « *Canis lupus* » et « régime » sans restrictions sur l'année ou la langue appliquée (Annexe S1) et à travers la bibliographie personnelle d'un des auteurs. Où un grand nombre de retours (> 500) ont été obtenues à partir des recherches de données de base, nous avons trié les résultats par pertinence, une fonctionnalité automatisée de chaque moteur de recherche, pour aider à déterminer quels résultats ne sont pas pertinent en fonction des termes de recherche. Nous avons également vérifié les listes de référence de tous les documents trouvés au cours de la première recherche. Toutes données supplémentaires trouvées via les recherches de listes de référence, y compris des livres, des présentations de conférences, des thèses et rapports publiquement disponibles ont été inclus dans notre critique.

Nous avons sélectionné des documents (annexe S2) dans lesquels la fréquence d'occurrence, l'occurrence relative, la biomasse ou le volume d'espèces proies consommées par les loups gris à l'aide de crottes ou de contenu stomacal. Nous avons inclus les données alimentaires de toutes les sous-espèces de loups gris, avec exception des chiens domestiques *Canis lupus familiaris* et du Chien chanteur de Nouvelle-Guinée *Canis lupus hallstromi*. Le loup Africain *Canis lupus lupaster* a été exclu en raison de l'ambiguïté taxonomique (Gaubert et al., 2012). Le nom d'espèce pour le dingo (*Canis dingo*, anciennement *Canis lupus dingo*) a été révisé et il n'est plus considéré comme une sous-espèce de loups gris existante (Crowther et al., 2014); il a donc été exclu.

Étude de cas en Europe du Sud

Nous avons utilisé une régression linéaire pour évaluer si l'occurrence d'ongulés sauvages (grands et moyens combiné) et les espèces domestiques dans l'alimentation des loups gris dans le sud de l'Europe a changé au fil du temps et, en particulier, si elle a changé suite à des programmes de restauration d'ongulés sauvages au cours des dernières décennies (Boitani 1992) et suite à la conversion de terres agricoles en zones boisées dans certains endroits. Pour faire ceci, nous avons considéré la présence d'espèces d'ongulés sauvages et domestiques dans le RA contre la date médiane (année) dans laquelle chaque étude a été menée. Les données ont été sélectionnées dans les régions suivantes: Alpes, Grèce, Espagne du Nord, Italie, Espagne du Sud et Russie du Sud (voir Fig. 1).



RÉSULTATS

Revue des études sur le régime alimentaire des loups gris

Nous avons inspecté un total de 1903 retours au cours de recherche de littérature (annexe S1). Après avoir examiné les retours et recoupement, 146 références individuelles ont été considérées comme pertinentes. Dix-sept de ces références ont fourni des données diététiques à partir de plusieurs endroits et, puisque nous les avons considéré comme indépendante, notre ensemble de données finales inclus 177 études : d'Amérique du Nord (n = 77), d'Europe (n = 85) et d'Asie (n = 15, figure 1, appendice S2). L'ensemble des données de RA ont contenu 94607 échantillons de crottes et d'estomac (moyenne par étude = 534). Quatre vingt onze pour cent (91 %) des données alimentaires étaient dérivées de contenu de crottes. Seulement 19 études ont été menées sur une seule saison. La durée moyenne de l'étude était de 3,5 ans, et dans 69 % des études, suffisamment de détails ont été fournis dans les résultats pour calculer le % de Fréquence d'Occurrence (FO). Les études ont duré sur la période de 1939 à 2014, mais la plupart des études (88%) on été conduite après 1970.

Le régime alimentaire a été dominé par les grands et moyen ongulés sauvages en Amérique du Nord (figure 2), en particulier le cerf mulet *Odocoileus hemionus* (pourcentage moyen en régime = 42%, n = 13 études), le cerf wapiti *Cervus canadensis* (41%, n = 20), le cerf à queue blanche *Odocoileus virginianus* (35%, n = 28), l'orignal *Alces alces* (30%, n = 54) et le caribou *Rangifer tarandus* (25%, n = 19). Le cerf à queue noire *Odocoileus hemionus columbianus* avait le pourcentage moyen le plus élevé dans le régime avec 74%, mais ce modèle était basé sur les résultats de seulement deux études. De même, les pourcentages moyens de bisons *Bison bison* (44%) et de déchets (21%) étaient relativement élevés, mais ceux-ci étaient basés sur les résultats de quatre et trois études, respectivement. Les mammifères de taille moyenne tels que le castor *Castor canadensis* (21%) étaient en vedette dans un grand nombre d'études (n = 54). En revanche, les espèces domestiques (y compris le bétail) étaient présentées dans seulement 10 études en Amérique du Nord et comprenait seulement 8% du régime alimentaire dans ces études.

En Europe, le régime des loups gris était dominé par les ongulés sauvages, en particulier le sanglier *Sus scrofa* (24%, n = 76), le chevreuil *Capreolus capreolus* (24%, n = 66), et le chamois *Rupicapra rupicapra* (21%, n = 9). Le pourcentage de l'alimentation composée de grands ongulés sauvages était également élevé, surtout l'orignal (31%, n = 12) et le cerf élaphe *Cervus elaphus* (20%, n = 38).

Cependant, les grands ongulés sauvages figurent dans moins d'études (n = 52) que les ongulés sauvages de taille moyenne (n = 81). Dans l'ensemble, les espèces domestiques étaient plus représentées dans le régime alimentaire des loups gris en Europe (33%, n = 73) qu'en Amérique du Nord (figure 2). Les porcs domestiques *Sus scrofa domesticus* (16%, n = 19), les chèvres *Capra aegagrus hircus* (17%, n = 36), et les chevaux *Equus callabus* (16%, n = 28) représentent un pourcentage global plus élevé dans le RA que le mouton *Ovis aries* (9%, n = 45) et bovins spp. (9%, n = 40), bien qu'il y ait eu une forte variation de l'occurrence des espèces parmi les études. En comparaison avec l'Amérique du Nord, les loups gris en Europe ont consommé moins de mammifères de taille moyenne (7%, n = 28), mais les déchets et les fruits ont représenté trois fois plus dans certaines études (n = 39).

Le régime des loups gris en Asie était dominé par les espèces domestiques (50%, n = 14) et des ongulés sauvages de taille moyenne (36%, n = 10; Fig. 2). Des espèces domestiques, le pourcentage le plus élevé était composée de volailles (38%, n = 2), suivie par les chèvres (21%, n = 10), le yak *Bos grunniens* (21%, n = 2), les chevaux (17%, n = 4), les moutons (15%, n = 13), puis les bovins (12%, n = 9). L'antilope cervicapre *Antilope cervicapra* (53%, n = 4), les moutons sauvages (44%, n = 2) et les gazelles à goitre *Gazella subgutturosa* (31%, n = 1) étaient les plus importants des ongulés sauvages de taille moyenne. Dans certains cas, les rongeurs et les mammifères ont été consommés en pourcentages relativement élevés (Figure 2), en particulier les civettes *Paguma alarvata* (20%, n = 1) et les marmottes *Marmota spp.* (12%, n = 5). De même, le pourcentage de fruits dans l'alimentation du loup gris en Asie (10%, n = 2) était relativement élevé par rapport à celui de l'Amérique du Nord (5%, n = 7).

Antilope cervicapre (Inde), 25-35 kg (Wikipédia)

Gazelles à goitre (Inde), 18-33 kg (Wikipédia)

Différences entre les continents

Il y avait des différences significatives dans la composition diététique parmi les continents (Tableau 1). Le chargement variable des résultats a montré que huit des dix grandes catégories d'aliments ont contribué significativement (P <0,05) à l'axe d'ordination (Appendice S6). En particulier, les différences dans l'importance des grands ongulés sauvages et des mammifères de taille moyenne étaient les

principales caractéristiques des différences alimentaires entre l'Amérique du Nord et les deux autres continents (Fig. 3). Le pourcentage élevé d'espèces domestiques en Asie était la principale caractéristique des différences alimentaires entre l'Asie et les deux autres continents, alors que les ongulés sauvages étaient le plus important dans l'alimentation des loups en Europe (Fig. 3). Les ANOSIMs par paire ont soutenu les positions de groupe déterminées par l'ordination. Par exemple, il y avait plus de chevauchement dans le régime alimentaire des loups gris en Amérique du Nord et l'Europe (R = 0,23; P = 0,001) qu'entre l'alimentation de loups gris en Amérique du Nord et l'Asie (R = 0,56; P = 0,001; Tableau 1).

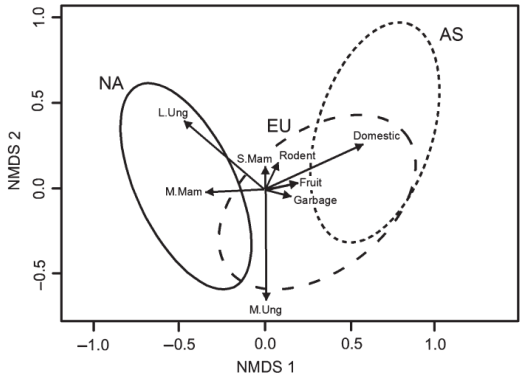


Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling ordination of grey wolf diet by continents. Vectors displayed are significant at $P < 0.07$. The 95% confidence interval ellipses are displayed for North America (NA), Europe (EU) and Asia (AS). M.Mam = medium-sized mammal, S.Mam = small mammal, L.Ung = large wild ungulate, M.Ung = medium-sized wild ungulate.

Différences entre bio-régions au sein des continents

Nous avons détecté des différences significatives dans la composition du régime alimentaire parmi les bio-régions au sein des continents (Tableau 1). En Amérique du Nord, le résultat du chargement variable pour l'ordination a montré que huit des dix grandes catégories d'aliments ont contribué significativement (P <0,05) à l'axe d'ordination (Figure 4a, appendice S7). L'importance de mammifères de taille moyenne, en particulier les castors, dans l'est du Canada (43%, n = 12), était la principale caractéristique des différences alimentaires entre l'Est du Canada et les autres bio-régions nord-américaines (Figure 4a). En revanche, le pourcentage relativement élevé d'ongulés sauvages de taille moyenne (53%, n = 5, principalement des caribous), de gros ongulés sauvages (57%, n = 6, principalement des bœufs musqués), et les rongeurs (13%, n = 7) dans l'Arctique étaient une caractéristique clé des différences alimentaires entre **l'Arctique** et les autres Bio-régions nord-américaines (figure 4a). La bio-région **côtière** a également été séparé sur l'axe d'ordination, et cette séparation était principalement caractérisé par un pourcentage élevé d'ongulés sauvages de taille moyenne (71%, n = 9, principalement le cerf mulet, le cerf à queue noire et les chèvres de montagne *Oreamnos americanus*) et, dans une moindre mesure, d'espèces d'autre catégorie d'aliments (principalement les poissons et autres espèces marines; Appendice S7).

En Europe, le résultats du chargement variable pour l'ordination a montré que cinq des dix grandes catégories d'aliments répondaient significativement (P <0,05) à l'axe d'ordination (Tableau 1, Fig. 4b, appendice S8). En particulier, le pourcentage élevé de grands ongulés sauvages en Scandinavie (65%, n = 3, principalement l'orignal) était une caractéristique clé des différences alimentaires entre la Scandinavie et les autres bio-régions (figure 4b). En revanche, le pourcentage élevé d'ongulés sauvages de taille moyenne a contribué à la séparation des Alpes (64%, n = 6, principalement le chamois) et de l'Italie (60%, n = 19, principalement des sangliers et chevreuils) sur la parcelle d'ordination des autres bio-régions (Figure 4b). Des pourcentages élevés des deux ongulés sauvages de taille moyenne (52%, n = 26, principalement chevreuils et sangliers) et des grands ongulés sauvages (41%, n = 26, principalement les cerfs rouges et l'orignal) ont contribué à séparer la bio-région

d'Europe centrale par des autres (figure 4b). En revanche, des pourcentages élevés d'espèces domestiques ont contribué à la séparation du nord de l'Espagne (66%, n = 17, principalement des bovins, cheval et chèvre) et en Russie du Sud (71%, n = 2, principalement porcs et bovins) des autres bio-régions de l'ordination tracé (figure 4b).

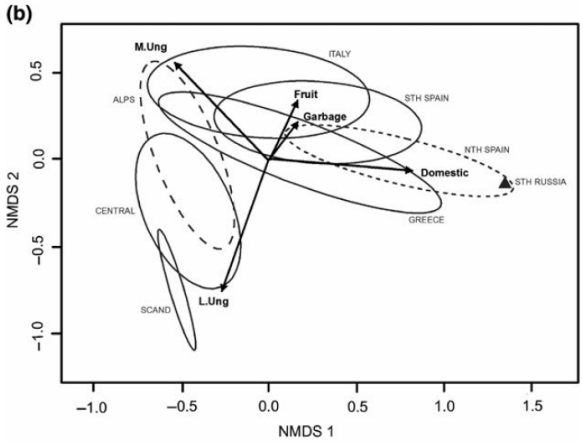


Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling ordinatic
in (a) North America, (b) Europe, and (c) Asia (see Fig.

En Asie, il y avait des différences significatives dans la composition alimentaire des bio-régions (tableau 1), bien que seulement quelques études ont été incluses dans l'analyse (n = 15). Seulement quatre des dix grandes catégories d'aliments ont contribué de manière significative (P <0,05) à l'axe d'ordination (Fig. 4c, Appendice S9). L'Inde a été séparée lors de l'ordination parce que des nombres relativement élevés d'ongulés sauvages de taille moyenne ont été consommés (53% de l'alimentation, n = 4, principalement le daim noir). Dans les autres bio-régions, le régime alimentaire des loups gris était dominé par de petits mammifères, des rongeurs ou des espèces domestiques (figure 4c).

Diversité alimentaire et indice d'empreinte humaine

Il n'y avait aucune preuve que la diversité alimentaire du loup gris ait augmenté ou diminué avec l'indice d'empreinte humaine, basé sur un modèle de régression linéaire (r^2 = 0,002, $F_{1,175}$ = 0,47, P = 0,49; Fig. 5a). Ce résultat est survenu indépendamment des espèces domestiques et les déchets ont été exclus à partir des calculs de diversité alimentaire (r^2 = 0,02, $F_{1,175}$ = 3,65, P = 0,06; Fig. 5b).

Étude de cas en Europe du Sud

Lorsque le régime des loups gris a été évalué dans tout le sud de l'Europe, il y avait des preuves que l'importance des ongulés sauvages dans l'alimentation du loup gris ait augmenté au fil du temps (r^2 = 0,08, $F_{1,50}$ = 4,82, P = 0,03, figure 6a). Cette tendance correspond à un déclin des espèces domestiques dans l'alimentation au fil du temps, bien que la régression linéaire n'était pas significative (r^2 = 0,04, $F_{1,51}$ = 2,16, P = 0,14, figure 6b).

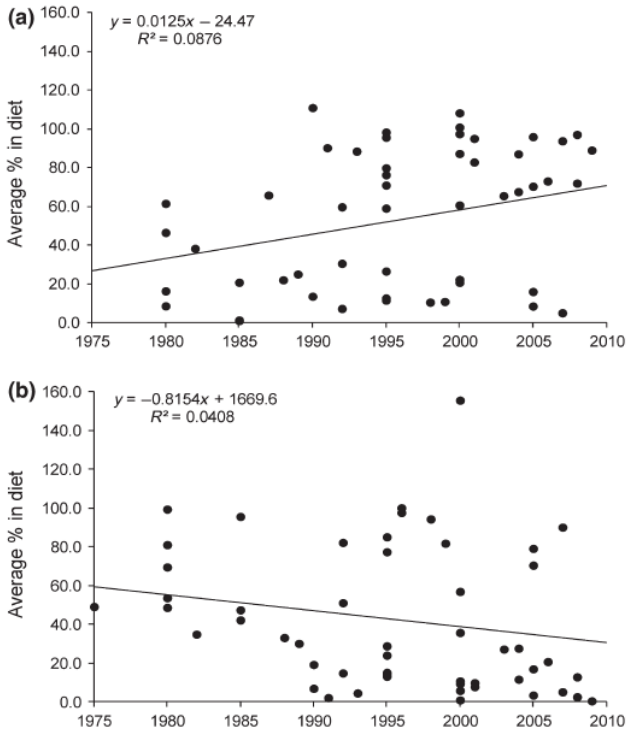


Fig. 6. Average percentages of (a) large and medium-sized wild ungulates and (b) domestic species in grey wolf diet, plotted against the median date (year) in which the studies were conducted. Data were taken from studies conducted in the southern European regions: Alps, Greece, North Spain, Italy, South Spain, and South Russia (see Fig. 1 for locations). The most commonly used method to express the importance of each taxon in the diet was percentage frequency of occurrence per sample (%FO), but data from other methods are also included here. Since each scat or stomach may contain the remains of more than one prey taxon, the percentages as expressed by %FO may add up to >100%.

DISCUSSION

Les humains ont déclenché des vagues d'extinctions animales et la perte de biodiversité a entraînée des baisses qui sont comparables aux événements précédents d'extinction de masse au cours de l'histoire de la Terre (Barnosky et al., 2011, Dirzo et al., 2014, Ceballos et al. 2015). Cependant, la vulnérabilité des espèces à l'extinction est très variable (Isaac & Cowlishaw 2004), et différents traits biologiques, tels que la flexibilité écologique et la résilience, peut fournir un certain degré de protection contre les menaces externes et ainsi permettre aux populations de se rétablir rapidement de l'épuisement (Cardillo et al., 2004). Les populations de loups gris se sont rétablies dans certaines parties de l'Amérique du Nord et d'Europe (Chapron et al., 2014, Ripple et al., 2014), et les espèces ont réussi à persister dans des milieux dominé par l'homme (Chapron et al., 2014). En conséquence, il n'est peut-être pas surprenant que notre examen de 177 études d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie démontrent que les loups gris peuvent survivre sur un large éventail de ressources alimentaires, ou que nous avons trouvé des différences alimentaires claire entre et au sein des continents (Figs 3 et 4). De plus, la découverte inattendue que le loup gris montre une diversité alimentaire, avec et sans considération espèces domestiques ou de déchets, pas plus faible dans les zones fortement modifié par les humains, soutient l'idée que les loups gris ont des **stratégies de recherche de nourriture flexibles** et peuvent vivre dans une gamme de conditions écologiques, y compris les zones à forte densité humaine (figure 5, par exemple> 150 habitants par km^2; Chapron et al. 2014). Néanmoins, notre analyse identifie plusieurs lacunes de connaissances et il y a de nombreux défis à développer un modèle de conservation durable pour les loups gris à travers le monde, en particulier dans les milieux

dominés par les humains. Ci-dessous, nous soulignons plusieurs idées sur les implications des enseignements globaux sur l'écologie alimentaire des loups gris pour la conservation et la gestion.

En Amérique du Nord, les grands ongulés sauvages et les mammifères de taille moyenne ont dominé le RA des loups gris, alors qu'en Europe et en Asie, le régime alimentaire était dominé par des ongulés sauvages et des espèces domestiques, respectivement (figure 3). Les résultats d'Amérique du Nord et d'Europe soutiennent l'hypothèse que les loups gris sont des carnivores obligatoires dont l'utilisation de proies dépend généralement de la disponibilité des ongulés (Paquet et Carbyn 2003). En Asie, l'abondance des ongulés sauvages est généralement plus faible qu'en Amérique du Nord et qu'en Europe (Ripple et al., 2015), donc la confiance des loups gris sur les espèces domestiques était attendue. Maintenir et restaurer les populations d'ongulés sauvages devraient donc rester une priorité pour la conservation des loups gris (Ripple et al., 2014). Les **clés** des menaces pesant sur les ongulés sauvages, comprennent la chasse humaine pour la viande, la compétition avec le bétail et la perte d'habitat (Ripple et al., 2015). Par conséquent, une série d'initiatives est nécessaire pour conserver les ongulés sauvages de manière adéquate, y compris le changement dans les récoltes de chasse (Jonzén et al., 2013), la protection des habitats favorables pour réduire la quantité de terres converties à l'agriculture (Ripple et al., 2015) et où si nécessaire, la réintroduction d'espèces d'ongulés sauvages localement disparus (Boitani 1992).

Une conséquence possible de l'épuisement des populations d'ongulés sauvages, est que les loups gris consommeront plus d'aliments d'origine humaine, y compris les déchets s'ils sont accessibles, et d'espèces domestiques vulnérables à la prédation. Cette relation est soutenue par la grande quantité de déchets et d'espèces d'animaux domestiques dans le régime alimentaire des loups gris en Asie et dans certaines parties d'Europe (figure 2). Par exemple, dans la province de Yazd dans le centre de l'Iran, où il y a une faible abondance de proies sauvages, les loups gris se nourrissent exclusivement sur les d'élevages de poulets, les chèvres domestiques et les déchets (Tourani et al., 2014). En Grèce centrale, où les chevreuils sont rares, les cochons domestiques, les chèvres et les moutons dominent le régime alimentaire des loups gris (Migli et al., 2005). De même, les poneys en liberté dans les montagnes sont la principale proie des loups en Galice Occidentale (Espagne), où les ongulés sauvages (chevreuils et sangliers) sont absents ou leur densité est faible (López-Bao et al. 2013). Le changement « *switching* » de proie vers des espèces domestiques a également été montré en Biélorussie, où la consommation de bétail a été multipliée par six, lorsque les densités d'ongulés sauvages étaient faibles (Sidorovich et al. 2003). Ces études, entre autres, soulignent que la consommation de proies pourrait être liée à la densité et à la diversité des ongulés sauvages, y compris les espèces menacées. En effet, notre étude de cas dans le sud de l'Europe, montre que la consommation de bétail a diminué au fil du temps, coïncidant avec une augmentation dans leur consommation de grands et moyen ongulés sauvages (Figure 6).

Bien que corrélative, des résultats similaires aux nôtres concernant le sud de l'Europe ont été utilisé pour soutenir l'idée que les loups gris préfèrent les proies sauvages aux espèces domestiques; voir Meriggi et Lovari (1996). Cependant, une certaine prudence est requise pour interpréter le résultat de notre analyse et celle de Meriggi et Lovari (1996). Tout d'abord, la faible valeurs du r-carré dans notre analyse indique une relation relativement faible entre pourcentage d'ongulés sauvages / espèces domestiques dans le régime alimentaire et la date médiane (année) où les études ont été réalisée (figure 6). Une telle variabilité pourrait refléter des différences dans les conditions locales entre les études. Deuxièmement, ni notre analyse, ni celle de Meriggi et Lovari (1996) n'ont mesuré la déprédation du loup gris sur le bétail au cours de la période d'intérêt. Ceci est important de noter, parce que la consommation de proies domestiques révélée par des études diététiques ne reflètent pas nécessairement le niveau de conflit, c'est-à-dire la vrai perte économique perçue. Troisièmement, aucune analyse n'a contrôlée l'accessibilité des proies sauvages ou domestiques, les deux étant influencés par des facteurs indépendants. En effet, les motifs de déprédation du bétail ne peuvent pas être décri seulement en termes de dynamique écologique prédateur-proie, mais doit être analysé en relation avec les techniques d'élevage locales. En l'absence de données sur ces aspects et d'un schéma

d'échantillonnage adéquat pour tester les hypothèses, il n'est pas légitime de conclure fermement sur la relation entre fréquence de proies sauvages et domestiques dans l'alimentation du loup gris.

Clairement, le facteur clé qui influence la déprédation du bétail c'est la disponibilité et la vulnérabilité du bétail lui-même, qui est fortement influencé par les types et techniques d'élevage (bovins, ovins, caprins). Par implication, les éleveurs pourraient promouvoir les populations d'ongulés sauvages en bonne santé, au moins dans certains cas, en mettant en œuvre des techniques d'élevage qui réduisent la disponibilité et la vulnérabilité des bovins et autres animaux d'élevage aux loups gris et autres prédateurs. Des méthodes non mortelles telles que l'utilisation de fladry, de moyen de gardiennage animal (chiens) et électriques, des moyens de dissuasion audio ou visuels ont, par exemple, montrés leur efficacité pour dissuader les loups gris du bétail ou d'autres sources de nourriture (Musiani et al., 2003, Shivik et al., 2003). Les approches qui visent à maintenir ou améliorer les conditions de l'aire de répartition, comme la rotation du bétail, pourrait également bénéficier indirectement aux ongulés sauvages en augmentant la qualité du fourrage. Ces pratiques ont un coût au producteur de bétail, et ont souvent besoin d'incitations et d'investissement dans la sensibilisation du public pour créer un soutien sociopolitique (Chapron et al., 2014). Par exemple, en 1996, le gouvernement Suédois a mis en paiement une stratégie basée sur le nombre de reproductions de carnivores et / ou la présence régulières et occasionnelles de grands carnivores (Zabel & Holm-Müller 2008). Un tel dispositif de paiements doit être suffisamment élevé pour assurer la pleine compensation des pertes de stock, et avoir les moyens de surveillance nécessaire pour limiter les abus du système. Cette initiative pourrait être une solution viable pour le loup et l'élevage dans d'autres parties du monde.

Si la prédation du loup gris sur le bétail change les relations liées à la disponibilité des ongulés sauvages, il peut être nécessaire d'examiner s'il existe des proies adéquates disponibles supplémentaires. Les proies supplémentaires peuvent être définies comme des espèces proies qui comprennent des éléments majeurs de l'alimentation à la fois, mais contribuer minimalement avec d'autres et sont généralement auxiliaires pour agrafer les proies (Newsome et al., 1983). Ce supplément de proies au régime des loup gris pendant les pénuries d'ongulés sauvages (ou les loups gris élèvent et utilisent des sites de rendez-vous) pourraient être les castors, lagomorphes, rongeurs microtinés, oiseaux, poissons et à l'occasion d'autres carnivores (Paquet & Carbyn 2003). L'importance des proies supplémentaires pour les loups gris a été reconnu dans les précédents examens diététiques (par exemple Okarma 1995, Paquet et Carbyn 2003, Peterson et Ciucci 2003, Zlatanova 2014). Notre analyse offre plusieurs perspectives sur l'importance des proies supplémentaires dans l'alimentation du gris loups à travers le monde. Par exemple, dans l'Est du Canada, de taille moyenne des mammifères (principalement les castors) comprenaient 43% de l'alimentation du loup gris en moyenne, et la variation de l'importance relative de ce groupe de proies était la principale caractéristique des différences alimentaires entre les biorégions en Amérique du Nord (Figure 4a). De même, la présence d'espèces d'autres catégories d'aliments (notamment les poissons et autres espèces marines) sont proche (P = 0,07) pour être un contributeur significatif dans les différences entre biorégions d'Amérique du Nord; les loups gris consommaient du poisson et / ou des phoques *Phoca* spp. dans la plupart des études (n = 8) que nous avons inclus de la biorégion côtière. En effet, lorsque les saumons *Oncorhynchus* spp. deviennent disponibles, ils peuvent se produire jusqu'à 70% du régime, ce qui en fait une proie supplémentaire importante, (Darimont et al., 2008). En Europe, les proies plus petites (y compris les mammifères de taille moyenne, les petits mammifères, les rongeurs et les oiseaux) n'ont pas contribué significativement à la variation sur l'axe d'ordination (Fig. 4b, Appendice S8); un résultat qui découle de la relative faible quantité de proies supplémentaires consommées par les loups gris dans toute l'Europe (Fig. 2). En revanche, les loups gris ont consommés une quantité relativement importante de rongeurs en Asie (Figs 2 et 4c), mais ce modèle était accompagné de pourcentages élevés d'espèces domestiques consommées dans cinq des six bio-régions évaluées (figure 2).

L'absence de proies supplémentaires dans certaines régions engendre plusieurs préoccupations pour la conservation du loup gris. Par exemple, les résultats diététiques de la bio-région du loup mexicain en Amérique du Nord et, dans une moindre mesure, au Parc national de Yellowstone, indiquent que

les loups gris dans ces zones consomment rarement de petites espèces de proies (figure 2). Une explication possible est que ces loups sélectionnent les plus grandes proies à la faveur des autres espèces disponibles. Cependant, une explication alternative est que l'abondance de petites proies supplémentaires est faible dans ces systèmes d'étude. À l'appui de cette dernière explication, Brown (2002) a indiqué que même avec des lapins et des lièvres, les loups mexicains *Canis lupus baileyi* ne chassent que les bovins et les wapitis. Les prélèvements de lapin dans l'Arizona et le Colorado ont chuté ces dernières décennies (Ripple et al., 2013) et les densités de lapins extrêmement faibles ont été trouvés récemment dans un sondage en Arizona (Frary & Ingraldi 2011). Le manque de petits et moyens mammifères dans certains États occidentaux (États-Unis) peut être due au moins en partie aux coyotes *Canis latrans* qui s'attaquent à ces animaux, en particulier lorsque l'abondance du coyote est susceptible d'avoir augmenté après l'extirpation du loup gris au début du XXème siècle (par les années 1930; Ripple et al. 2013). En ce qui concerne le poisson comme supplément de proies, il y a eu des déclins généralisés de stocks de saumon indigène au cours du siècle dernier en Californie, en Oregon, en Idaho et Washington en raison de la perte d'habitat, de passages inadéquates pour les flux causés par l'hydroélectricité, l'agriculture, l'exploitation forestière et d'autres développements (Nehlsen et al., 1991).

La conversion de terres agricoles pour le pâturage du bétail a également gravement affecté les communautés végétales et animales; les études indiquent que ces espèces domestiques ont eu de nombreux effets négatifs généralisés sur les écosystèmes de l'ouest des Etats-Unis (Beschta et al., 2013). La restauration d'espèces proies supplémentaires devrait donc constituer une priorité de gestion dans les domaines où les loups se nourrissent d'un spectre très étroit de grands ongulés sauvages afin d'amortir les variations potentielles d'abondance des proies principales (figure 2). Cependant, il peut aussi être nécessaire de prendre en compte d'autres facteurs, y compris les politiques environnementales et agricoles, les tailles de meutes de loups gris, la dynamique sociale et même les préférences de proies de différents loups gris individuels. De tels facteurs pourraient influencer si les loups gris choisissent des proies supplémentaires, même pendant les périodes de déclins d'ongulés sauvages.

Bien que nos analyses ne permettent pas d'évaluer pleinement et précisément pourquoi le régime alimentaire varie entre et dans les continents, nos résultats peuvent être interprétés en toute confiance pour plusieurs raisons. Premièrement, notre taille d'échantillon était grande (n = 177 études) par rapport à celle de régime alimentaire similaire de taille critique (par exemple Bojarska & Selva 2012). Deuxièmement, les études que nous avons examiné ont été menées sous de nombreuses conditions écologiques différentes (figures 1 et 5). Enfin, notre approche analytique a veillé à ce que nos résultats ne soient pas biaisés par la durée de l'échantillonnage, la saison d'étude, la source de matériel diététique, la méthode analytique, ou la taille de l'échantillon (Annexes S4 et S5). Cependant, nous reconnaissons que des tentatives rigoureuses pour déterminer la préférence des loups pour tout type de proie peut être lourde avec des problèmes méthodologique (Peterson & Ciucci 2003), notamment parce que les crottes et le contenu de l'estomac ne reflètent pas nécessairement la prédation; en effet, les crottes et le contenu de l'estomac peuvent également refléter la consommation de carcasses de proies sauvages et surtout domestiques (Cuesta et al., 1991, Ciucci et al., 1996). Ainsi, si la prédation est évaluée uniquement par les habitudes alimentaires, il pourrait fausser les taux réels de prédation (Wilson et Wolkovich 2011). En outre, dans la plupart des études que nous avons examiné (69%), le % FO a été utilisé, une mesure qui a des inconvénients sur la technique analytique (Klare et al., 2011). Par exemple, le % FO peut **surreprésenter** les petites proies, alors que **le volume et les calculs de la biomasse** peuvent être influencés par la variation de la taille des proies (Klare et al., 2011). La digestion différentielle des parties du corps peut introduire également une erreur dans l'estimation des proies consommées, bien que le % FO soit utile pour documenter les proies rares (Klare et al., 2011). Finalement, il nous était impossible de sélectionner les emplacements des sites au hasard dans chaque continent, pour ajouter un niveau d'impartialité.

Malgré ces lacunes potentielles, il est très clair de nos résultats indiquent que les loups gris ont des capacités de recherche de nourriture extrêmement flexible, et qu'ils mangent un large éventail de proies si les humains sont ou non autour. Cela donne potentiellement aux loups gris un avantage de survie avec le changement global (Clavel et al. 2011). Cependant, nos résultats ont des implications plus larges en considérant les relations écologiques entre les loups et leur environnement. Des études récentes, par exemple, suggèrent que les loups gris peuvent exercer une forte approche descendante (top-down effect) impliquant des effets sur les écosystèmes en supprimant leur proie principale et leurs prédateurs concurrents (Ripple et al., 2014). Il y a une préoccupation croissance, cependant, que les humains modifient l'écologie du rôle des prédateurs, en particulier lorsque les humains fournissent des aliments, y compris les déchets, le bétail, les carcasses, et les cultures (Newsome et al., 2015). La plupart des études évaluant le rôle écologique des loups gris a été mené dans les Parcs nationaux ou les zones de nature sauvage, où les loups gris se nourrissent principalement sur les grands ongulés sauvages. On en sait beaucoup moins sur le rôle écologique des loups gris, quand ils se nourrissent d'autres sortes d'aliments.

Il est possible que la disponibilité de l'homme à fournir les aliments pourrait modifier subtilement les relations écologiques du loup gris, à la fois intra-spécifique (par exemple la taille de la meute, la dispersion, la densité) et inter-spécifique. Par exemple, la fourniture de ressources alimentaires d'origine humaines influence les mouvements, l'activité, les préférences alimentaires, la taille des groupes et la dynamique de population des populations de dingo en Australie (Newsome et al., 2013a, b, c, 2014). Les loups gris apparaissent aussi communément tirer parti de la nourriture fournie par l'homme ; le bétail et / ou les déchets sont présents dans l'alimentation des loups gris dans 66% des études de cette revue. Par conséquent, la conservation des loups gris dans les endroits où les ressources anthropiques sont fortement utilisé (par exemple, en Europe et en Asie) ne peuvent entraîner les services écologiques attendus que les loups gris peuvent fournir. Bien que cela nécessite une enquête plus approfondie (Wilson et Wolkovich 2011, López-Bao et al. 2015b, Newsome & Ripple 2015), minimiser l'accessibilité des proies humaines, devrait être intégrée dans les stratégies de gestion qui vise à éviter les conflits et à empêcher l'altération des processus écologiques et évolutifs (voir aussi Wilmers et al. 2003).

CONCLUSION

L'un des plus grands obstacles à la récupération des loups gris est la préoccupation concernant les impacts du loup sur le bétail et les persécutions qui en découlent. Nos résultats montrent que les besoins futurs de recherche se concentrent sur la détermination du maintien de la santé des populations des proies sauvages, petites et grandes, pour aider la conservation des populations de loups gris, tout en réduisant leurs impacts sur le bétail. Cependant, la capacité des loups gris à survivre avec des régimes comprenant des rongeurs, des oiseaux, des petits mammifères et des ordures ne suggèrent qu'un autre obstacle à leur rétablissement, et peut ne pas être le manque d'habitat ou de proies, mais l'acceptation sociétale (Dressel et al., 2015). Il est donc crucial que nous augmentions notre compréhension de l'écologie alimentaire du loup gris dans une plus large gamme d'habitats, de sorte que les attitudes humaines et les décisions de gestion puissent être fondées sur les connaissances scientifiques. Sans ces connaissances, les stratégies de gestion peuvent continuer à être ciblées sur la réduction des risques perçus pour les humains et leurs activités, plutôt que d'incorporer également les avantages des loups gris à la société humaine et à l'environnement (sensu Bruskotter & Wilson 2014).