

## Sélection des proies et réponse alimentaire des loups dans une communauté d'ongulés multi-espèces à haute densité

Eur J Wildl Res  
DOI 10.1007/s10344-011-0503-4

ORIGINAL PAPER

### Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community

Luca Mattioli • Claudia Capitani • Andrea Gazzola •  
Massimo Scandura • Marco Apollonio

#### Résumé

Les études sur la prédation par le loup (*Canis lupus*) ont souvent rapporté des résultats contradictoires quant au rôle de la densité et de la vulnérabilité des proies sur l'utilisation des proies par les loups. Nous avons étudié la **réponse alimentaire** et la sélection des proies par les loups dans une communauté d'ongulés à haute densité et multi-espèces, en analysant des excréments collectés sur une période de 11 ans dans les forêts de Casentinesi, en Italie. La deuxième espèce la plus abondante, le sanglier (*Sus scrofa*), s'est avérée être la principale proie des loups, et nous n'avons pas observé de réponse alimentaire des loups aux variations de la densité des espèces proies primaires ou secondaires. Les schémas de sélection ont été uniformes tout au long de la période d'étude. Les loups ont fortement sélectionné les carcasses de sangliers, tandis que les faons et les adultes de chevreuils (*Capreolus capreolus*), les adultes de cerfs rouges (*Cervus elaphus*) et les adultes de daims (*Dama dama*) ont été évités. La préférence des loups pour les sangliers dépendait inversement de la densité. Les jeunes individus de taille moyenne du sanglier et du chevreuil étaient des proies optimales, bien qu'avec des schémas de sélection différents liés aux différentes stratégies anti-prédateurs adoptées par chaque espèce de proie. Les résultats de cette étude suggèrent que dans les écosystèmes productifs où la densité et le taux de renouvellement des proies sont élevés, les schémas de sélection par les loups sont déterminés par la **vulnérabilité** des proies, qui est liée à l'âge et à la taille des proies. Les différents schémas d'utilisation des sangliers et des cervidés par les loups à travers l'Europe semblent être liés à leurs abondances relatives, tandis que la forte sélection des sangliers dans les Apennins Italiens par rapport à l'évitement plus fréquent en Europe centrale et orientale s'explique mieux par la productivité plus élevée des carcasses et la taille corporelle plus petite des sangliers adultes dans les forêts méditerranéennes.

#### INTRODUCTION

Le **comportement de recherche de nourriture** est un facteur déterminant de la dynamique prédateur-proie, et sa compréhension est fondamentale pour une bonne gestion et conservation des communautés de grands carnivores et d'ongulés sauvages (Huggard 1993 ; Kunkel et al. 2004 ; Smith et al. 2004). Les prédateurs opportunistes ont tendance à sélectionner les proies les plus abondantes (sélection apostatique, Yearsley 2003), et leurs schémas de sélection sont influencés par les changements dans l'abondance des proies. Lorsqu'un prédateur sélectionne des proies abondantes et évite les proies rares, on dit qu'il présente un comportement de changement de proie (Murdoch 1969) et, en termes de réponse fonctionnelle (Holling 1959), on s'attend à ce qu'il présente une **réponse**

**fonctionnelle** sigmoïdale ou logistique (type III) (Andersson et Edrlinge 1977, Joly et Patterson 2003).

**Inversement**, les prédateurs qui montrent une forte sélection pour un certain type de proie indépendamment de son abondance sont définis comme des spécialistes. Par conséquent, les prédateurs spécialistes peuvent faire preuve de sélection pour des espèces de proies rares ou moins abondantes que d'autres espèces de proies potentielles (sélection antiapostatique ou commutation négative des proies). Enfin, les prédateurs spécialistes devraient présenter une réponse fonctionnelle asymptotique ou hyperbolique (type II).

Les loups sont généralement considérés comme des prédateurs généralistes et opportunistes (Becker et al. 2008), se fiant aux proies vulnérables disponibles sur leur territoire (Mech et Peterson 2003). Cependant, dans les **systèmes de proies multiples**, les loups montrent souvent une sélection claire pour une seule espèce de proie (Huggard 1993 ; Jędrzejewski et al. 2000) même lorsque la proie préférée est moins abondante que les autres (Potvin 1988 ; Dale et al. 1994 ; Kunkel et al. 2004).

Selon la **théorie** du régime alimentaire optimal (Stephens et Krebs 1986), les prédateurs devraient sélectionner les proies les plus rentables, la rentabilité étant le rapport entre le gain d'énergie et le temps de manipulation. Cependant, dans les systèmes loups-ongulés, les proies sont mobiles et possèdent des traits de défense efficaces, tant physiques que comportementaux. De plus, chaque espèce proie est composée d'individus de sexe, d'âge et de taille différents ; chaque catégorie de proies fournit une biomasse différente et nécessite un effort différent pour être tuée. Dans ce contexte, la rentabilité des proies et, par conséquent, leur utilisation et leur sélection, est le résultat de plusieurs facteurs affectant le temps de recherche, le taux de rencontre, le succès de la capture et le risque de blessure.

**L'abondance** des proies influence de manière significative le temps de recherche et le taux de rencontre, et lorsqu'une espèce de proie augmente en abondance, on s'attend à une réponse fonctionnelle de la population de prédateurs.

La **vulnérabilité** des proies, c'est-à-dire les facteurs physiques, comportementaux et environnementaux qui influencent la susceptibilité à la prédation (Becker et al. 2008 ; Lind et Cresswell 2005), est d'une grande importance dans les interactions proies-prédateurs car elle affecte fortement le succès de la capture et, par conséquent, le temps de manipulation. Parmi les facteurs physiques déterminant la vulnérabilité, en particulier dans les écosystèmes à climat tempéré, la classe d'âge et la taille du corps sont les plus importants, les jeunes de l'année et les individus de taille moyenne s'avérant généralement les plus vulnérables (Mech et Peterson 2003). Par conséquent, la structure de la population et le taux de renouvellement des proies peuvent influencer les schémas de sélection des proies. De plus, le comportement spatial des proies (sélection et **prévisibilité** de l'habitat), qui peut être lié à divers facteurs tels que, par exemple, la présence de l'homme, peut être décisif pour influencer la vulnérabilité : dans ce contexte, la densité elle-même peut ne pas être un indice constant pour déterminer le taux de prédation (Theuerkauf et Rouys 2008).

Dans cette étude, nous avons analysé l'effet de la densité, de l'âge et de la taille des proies sur la prédation des loups dans un système loup-ongulé à proies multiples et à taux de

renouvellement élevé dans les forêts de Casentinesi, en Italie. Une communauté riche et diversifiée d'ongulés est présente, composée de quatre espèces : le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le daim (*Dama dama*). Suite à des résultats préliminaires sur le régime alimentaire du loup (Mattioli et al. 1995), nous avons étendu notre analyse des relations prédateurs-proies sur une période de 11 ans. Tout d'abord, nous avons évalué la réponse des loups aux variations de densité des ongulés sauvages, en calculant à la fois la réponse alimentaire (sensu Jędrzejewska et Jędrzejewski 1998) et la force de la sélection. Nous avons ensuite appliqué une analyse de sélection à plusieurs niveaux afin de mieux différencier les effets de la densité, de l'âge et de la taille sur la sélection des proies. Nous avons testé **trois hypothèses** :

1. les loups modifieraient l'utilisation et la sélection des principales espèces de proies en fonction de la variation de la densité des proies ;
2. dans les écosystèmes productifs où les populations de proies ont une densité et un taux de renouvellement élevés, la composition du régime alimentaire et la sélection des proies par les loups sont plus affectées par l'âge et la taille des proies que par leur abondance.
3. au sein des principales espèces de proies, les loups sélectionnent généralement les jeunes de l'année et, parmi eux, les classes de poids intermédiaires sont les plus rentables et font l'objet d'une sélection plus forte.

## MATERIELS ET METHODES

### Zone d'étude

L'étude a été réalisée de mai 1988 à avril 2000 dans une zone de 130 km<sup>2</sup> située dans le nord-est des Apennins, en Toscane, en Italie. Il s'agit de la même zone qui a été désignée comme zone d'étude intensive dans les articles précédents sur l'écologie de l'alimentation des loups par Mattioli et al. (1995) et Mattioli et al. (2004), et elle est comprise dans la zone plus large de surveillance des loups (308 km<sup>2</sup>) décrite par Apollonio et al. (2004).

La zone peut être divisée en deux parties le long de la chaîne d'élévation. La partie supérieure (69 km<sup>2</sup>), au-dessus d'environ 700 m, se trouve dans le parc national des forêts de Casentinesi. La chasse y est interdite et l'exploitation forestière y est limitée. En revanche, la partie inférieure (61 km<sup>2</sup>) est exploitée de manière extensive par la chasse et l'exploitation forestière. La **communauté** d'ongulés sauvages comprenait quatre espèces, à savoir le sanglier, le chevreuil, le cerf élaphe et le daim (Tableau 1), qui représentaient une biomasse de 860 kg/km<sup>2</sup> pendant la période d'étude (Apollonio et al. 2004).

Dans cette zone, la présence de la meute de loups de la forêt de Camaldoli a été régulièrement signalée de 1992 à 2000. La taille moyenne de la meute à la fin de l'été était de  $4,9 \pm 0,9$  individus (intervalle, 4-7). **La meute a montré une grande fidélité aux zones d'élevage des louveteaux et une reproduction a été observée chaque année, sauf en 1996** (Apollonio et al. 2004).

D'après les emplacements des sites de rendez-vous obtenus pendant les séances de hurlements provoqués, la distribution spatiale détectée par le suivi de la neige en hiver et les résultats de l'analyse génétique des échantillons d'excréments de loups frais, la zone d'étude a été supposée chevaucher approximativement le territoire estimé de la meute des FC.

**Tableau 1.** Valeurs moyennes de la masse corporelle, de la structure de la population et de la densité des sangliers, des cerfs, des chevreuils et des daims dans la zone des forêts de Casentinesi, de 1989 à 2000

Parameter	Wild boar	Roe deer	Red deer	Fallow deer	Total
Mean body mass adult (kg)	60	24	115	60	
Mean body mass Juv. (kg)					
In summer	3.8	3.4	13.3	7.5	
In winter	28.5	18.3	60	30.8	
Juvenile/Adult ratio					
In summer	1.44	0.65	0.37	0.38	
In winter	0.75	0.35	0.27	0.38	
Mean density (n/km <sup>2</sup> )					
In summer	9.2	20.2	3.7	1.6	34.7
In winter	3.6	12.2	2.7	1.3	19.8

Sources des données : Lovari et al., 2000 ; Orlandi, Gualazzi et Bicchi (rapport non publié pour 1999-2000), Administration provinciale d'Arezzo (rapport annuel non publié pour 1989-1999), pour la densité des ongulés ; Apollonio et al. (2000) pour la structure de la population

### Estimation de l'abondance et de la structure de la population des ongulés sauvages

Les densités de fin d'hiver ont été estimées au moyen de recensements en battue pour le chevreuil et le sanglier, en suivant les protocoles décrits dans Jędrzejewska et al. (1994). Les données ont été collectées chaque année sur 11 zones d'échantillonnage permanentes (39,9 ± 17,9 ha de surface) couvrant un total de 590 ha. La densité moyenne des enquêteurs était de 110/100 ha de la zone échantillonnée. Pour plus de détails sur le calcul de la densité à partir des données de recensement des battues, voir Mattioli et al. (2004). Le nombre de cerfs rouges a été estimé en comptant les mâles en rut chaque année dans l'ensemble de la zone d'étude, divisée en deux secteurs. Des points d'enquête permanents, avec une densité d'un point pour 100 ha, ont été utilisés. Dans chaque secteur, les comptages ont été répétés deux fois pendant la nuit de 21h00 à 24h00, en utilisant simultanément tous les points de chaque secteur. Le nombre de cerfs bramant a été établi en enregistrant le nombre, la direction (donnée par la boussole) et l'heure de tous les cerfs bramants entendus à partir de chaque point d'écoute, et en comparant les données des points adjacents. Le nombre de cerfs bramants a été converti en estimation du nombre total de cerfs rouges en utilisant la formule suivante :

$$\text{Population estimate} = \frac{N \text{ roaring stags}}{\text{percentage of mature stags}} \times 100.$$

Le pourcentage de cerfs matures a été calculé comme la moyenne mobile sur les trois années suivantes.

En raison de la faible densité et de la distribution inégale des daims, et de la grande variabilité qui en résulte dans les estimations des recensements en battue au cours des différentes années, une valeur moyenne de densité pour l'ensemble de la période d'étude a été calculée. Cette valeur a été obtenue en prenant en compte les données de recensement des battues ainsi que les observations effectuées à partir de points d'observation fixes en 1998 et 1999 dans la partie inférieure de la zone d'étude (voir Mattioli et al. 2004). La densité estivale (post-parturition) a été calculée en ajoutant le pourcentage estimé de jeunes à la densité de fin d'hiver (voir Mattioli et al. 2004). La densité annuelle a été calculée comme la moyenne entre chaque densité estivale et la densité de fin d'hiver suivante, pour chaque espèce. Les données sur la structure de la population (classes d'âge et de sexe) ont été collectées de 1992 à 2000

pour chaque espèce par observation le long de 11 transects permanents d'une longueur totale de 71,3 km et de quatre affûts, répartis dans l'ensemble de la zone d'étude et répétés chaque mois. Quatre classes ont été distinguées pour le chevreuil : les mâles adultes (>2 ans), les mâles d'un an, les femelles (>1 an) et les faons. Les cerfs rouges et les daims ont été divisés en cinq classes : mâles adultes (>4 ans), mâles subadultes (2-4 ans), mâles d'un an, femelles (>1 an) et faons. Pour les sangliers, seuls les marcassins (1-12 mois) et les adultes (>1 an) ont été distingués.

### Utilisation des proies

L'utilisation des proies a été étudiée par l'analyse du contenu des excréments. Le choix de la méthode d'analyse du régime alimentaire est crucial lorsque les proies de petite taille sont abondantes. De nombreux auteurs soulignent en effet que l'analyse des cadavres tend à sous-estimer l'importance des petites espèces de proies dans le régime alimentaire des prédateurs, car ces individus sont généralement entièrement consommés et, par conséquent, les restes d'un tel cadavre sont plus rarement trouvés (Olsson et al. 1997 ; Jędrzejewski et al. 2002 ; Nowak et al. 2005 ; Gula 2004 ; Sand et al. 2008). De plus, la recherche de cadavres frais n'est possible que pendant l'hiver et dans les pays où les chutes de neige sont fréquentes. Par conséquent, dans notre étude, nous avons trouvé que l'analyse des excréments était une méthode plus appropriée pour une analyse tout au long de l'année centrée sur les petites proies.

Les échantillons ont été collectés sur 13 transects établis sur des routes forestières non pavées et des chemins sur un total de 53,6 km, allant de 700 à 1500 m d'altitude, effectués chaque mois de 1992 à 2000. La période totale de collecte d'excréments (période A) a été divisée en sections d'un an selon le cycle biologique annuel de la proie principale (sanglier), chaque année commençant en mars et se terminant au mois de février suivant. Les valeurs annuelles ont été calculées de 1989 à 1999. Un sous-échantillon de crottes collectées de 1993 à 1996 (période B) a été utilisé pour des analyses plus détaillées.

Le contenu des crottes a été analysé selon les méthodes décrites dans Mattioli et al. (1995) et Ciucci et al. (1996).

Les opérateurs ont été testés sur leur capacité à identifier les espèces de proies, les classes d'âge et le volume relatif en effectuant un test à l'aveugle (voir Mattioli et al. 2004).

Le taux d'utilisation de chaque aliment a été évalué en termes de pourcentage moyen de volume (MPV). Pour chaque crotte, une valeur de volume a été attribuée à chaque aliment, en considérant un volume total par crotte. **Étant donné que dans l'étude précédente (Mattioli et al. 1995), les crottes ne contenaient qu'un seul élément dans 80% des cas**, cinq classes de volume fixes ont été utilisées : Pour les ongulés sauvages et les autres mammifères sauvages tels que le lièvre (*Lepus europaeus*), le blaireau (*Meles meles*), la fouine (*Martes foina*) et le renard (*Vulpes vulpes*), la biomasse relative (BIO) et le nombre de proies (RNP) ont été calculés à l'aide du modèle de biomasse développé par Floyd et al. (1978) :  $Y = 0,38 + 0,02X$ , où  $Y$  représente la biomasse (kg) de proies consommées pour chaque crotte collectable et  $X$  le poids vif des proies. Ce modèle a été choisi parce qu'il a été développé en utilisant des proies de taille comparable à celles disponibles dans notre zone d'étude. Cependant, afin de s'assurer que les estimations de la biomasse n'étaient pas affectées par notre choix de modèle, les

résultats ont également été calculés en utilisant des modèles alternatifs, tels que le modèle de Weaver (1993,  $Y = 0,439 + 0,008X$ ) et le modèle 1 de Ruehe et al. (2003,  $Y = 0,00554 + 0,00457X$ ), et ensuite comparés avec notre modèle préféré. Aucune différence significative n'a été trouvée entre le modèle développé par Floyd et al. (1978) et les modèles alternatifs décrits ci-dessus, tant en ce qui concerne la biomasse relative consommée que le nombre relatif de proies.

Enfin, pour chaque espèce, le poids individuel moyen des proies consommées a été calculé en divisant la biomasse totale consommée par le nombre d'individus consommés, tous deux obtenus à partir du modèle de biomasse.

### **Évaluation des classes d'âge et de poids des proies consommées**

Les classes d'âge et d'espèce de 517 des 1 091 crottes collectées au cours de la période B ont été identifiées. Les restes de cerfs trouvés dans les crottes ont été classés en deux groupes : Les individus âgés de <1 an et les individus âgés de >1 an. Cette distinction a été faite sur la base des caractéristiques de leur fourrure (chevreuil,  $n = 15$  ; cerf,  $n = 31$  ; daim,  $n = 4$ ) et du degré d'ossification des os (chevreuil,  $n = 101$  ; cerf,  $n = 38$  ; daim,  $n = 10$ ) ; les individus de moins de 1 an ont été regroupés en sept classes de poids, en fonction du mois de collecte des excréments et de l'estimation des courbes de croissance corporelle juvénile entre le mois de naissance, fixé en juin, et le mois de mai suivant. Pour chaque espèce, la courbe de croissance corporelle a été dérivée du poids des juvéniles qui ont été tirés dans la zone exploitée entre le 11 août et le 15 mars. En revanche, une seule classe de poids a été retenue pour les adultes de chaque espèce ; elle a été calculée comme le poids moyen de chaque sexe et de chaque classe d'âge multiplié par leur fréquence dans la population. En ce qui concerne les chevreuils et les daims, les individus > et <1 an ont pu être distingués tout au long de l'année. Pour le cerf élaphe, les deux mêmes classes d'âge n'ont pu être distinguées avec une certaine certitude que de mai à octobre, en fonction des caractéristiques différentes de leur fourrure. Pour toutes les espèces, les échantillons qui n'ont pas pu être âgés ont été considérés comme appartenant aux classes adultes et jeunes avec les mêmes proportions relatives que dans les échantillons vieillissants.

Les échantillons de sangliers ( $n = 318$ ) ont été âgés principalement par l'analyse des restes osseux (89,3%) et secondairement par l'analyse des poils (10,7%). Pour les sangliers, les classes de poids des jeunes ne peuvent pas être déterminées sur la base de la date de dépôt des excréments, car les naissances sont dispersées sur une longue période. Pour cette raison, des fonctions de régression distinctes reliant les dimensions des os et le poids corporel ont été calculées pour environ 250 mesures morphologiques obtenues à partir de neuf individus de poids connus. Seules les mesures qui étaient corrélées avec le poids à un niveau de signification de  $p < 0,005$  ont été prises en compte. A partir de ces équations de régression, nous avons calculé les limites des intervalles pour des classes de 5 kg (neuf classes de 1-5 à 30-35 et >40 kg). Les échantillons contenant des restes osseux mesurables ont été regroupés dans l'une de ces neuf classes, tandis que les échantillons se situant au seuil entre deux classes ont été répartis au prorata.

La probabilité de trouver des fragments d'os de sanglier reconnaissables dans les excréments de loups semble être inversement corrélée à la taille des sangliers, ce qui conduit à une légère surestimation des jeunes individus. Pour éviter les difficultés liées à ce biais, toutes les crottes contenant uniquement des poils de sanglier ont également été analysées et trois groupes de

poids ont ensuite été identifiés (<10, 10-35 et >35 kg) qui pouvaient être reconnus sur la base de la taille et de la couleur des poils. Afin de s'assurer de la classification correcte des poils de sanglier dans ces groupes, un test en aveugle a été effectué sur 61 échantillons de poils appartenant à différents sangliers de poids connu. Tous les individus appartenant aux groupes <10 kg ( $n = 5$ ) et >35 kg ( $n = 31$ ) ont été correctement classés, bien que deux individus appartenant en réalité au groupe 11-35 kg ( $n = 25$ ) aient été mal classés comme appartenant au groupe >35 kg. Ainsi, les échantillons appartenant aux groupes <10 ou >35 kg ont été regroupés dans les classes extrêmes (1-5, 6-10 et >35 kg), tandis que les autres ont été assignés aux classes de poids 11-15, 16-20, 21-25, 26-30, 31-35 kg, en fonction de leur occurrence relative parmi les échantillons identifiés par les dimensions osseuses.

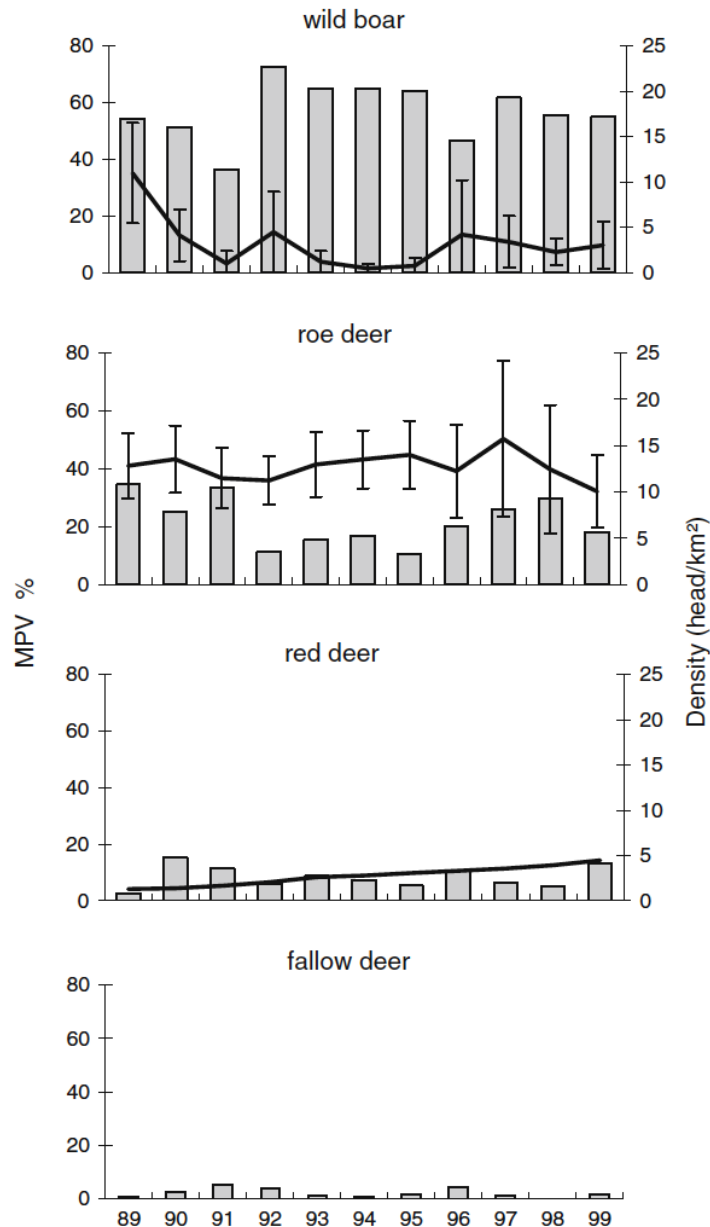
En analysant la fréquence des poids dans un échantillon indépendant de 71 sangliers d'âge et de poids connus, nous avons fixé un seuil de 35 kg pour distinguer les individus de moins ou de plus d'un an. Ainsi, tous les échantillons de crottes attribués à des classes de poids inférieures à 35 kg ont été affectés à la classe d'âge <1 an, alors que ceux attribués à des classes de poids de 35 kg ont été affectés à la classe d'âge adulte.

### Sélection des proies

Dans cet article, nous avons utilisé le terme « sélection » dans le même sens que la définition « boîte noire » de Taylor (1984) de la préférence, rapportée par Becker et al. (2008), « lorsqu'un prédateur sélectionne un type de proie de manière disproportionnée par rapport à sa présence dans l'environnement ». Pour chaque catégorie de proie  $i$ , le taux de sélection  $w_i = o_i/\pi_i$ , a été calculé, où  $o_i$  est la proportion d'individus utilisés et  $\pi_i$  la proportion d'individus disponibles dans la communauté d'ongulés (Manly et al. 2002). Lorsque toutes les ressources sont utilisées proportionnellement à leur disponibilité,  $w_i$  est égal à 1, tandis que  $w_i > 1$  suggère une sélection et  $w_i < 1$  un évitement. En outre, comme indicateur de la force de la sélection, le ratio de sélection standardisé a été calculé comme suit (Manly et al. 2002) :

$$\beta = \left( \frac{o_i}{\pi_i} \right) / \left( \sum_{j=1}^n \frac{o_j}{\pi_j} \right)$$

La sélection des proies a été analysée à trois niveaux différents, uniquement en relation avec les espèces d'ongulés sauvages. **Premièrement**, la sélection des espèces de proies a été calculée en utilisant les données annuelles de 1989 à 1999 et en comparant l'utilisation relative des proies, exprimée en pourcentage moyen de volume, avec le pourcentage de proies dans la population calculé par la densité annuelle moyenne. Pour évaluer les effets potentiels des imprécisions dans l'estimation de la densité, une simulation du ratio de sélection a été réalisée en tenant compte des valeurs supérieures et inférieures des intervalles de confiance à 95% des densités de sangliers et de chevreuils à la fin de l'hiver (Fig. 1) et  $w_i$  a été recalculé pour chacune des huit combinaisons possibles entre les différentes estimations de la densité (Annexe). Afin de tester l'influence des variations de la densité des proies sur l'intensité de la sélection, une analyse de régression a été réalisée pour chaque espèce de proie entre le ratio de sélection standardisé,  $\beta$ , et la densité annuelle moyenne.



**Fig. 1.** Densité des ongulés sauvages à la fin de l'hiver (avant la parturition des proies) (lignes en gras avec intervalles de confiance à 95%) et utilisation des proies (barres, pourcentage moyen du volume des excréments) par la meute de loups dans les forêts de Casentinesi, de 1989 à 1999. Les intervalles de confiance ont été calculés uniquement pour les données de recensement des sangliers et des chevreuils. Chaque année s'étend de mars à février. Taille de l'échantillon de fèces : 1989 = 29 ; 1990 = 36 ; 1991 = 77 ; 1992 = 106 ; 1993 = 334 ; 1994 = 309 ; 1995 = 261 ; 1996 = 187 ; 1997 = 93 ; 1998 = 84 ; 1999 = 208

**Deuxièmement**, les schémas de sélection liés à l'âge de toutes les espèces de proies ont été analysés en fonction de la classification de chaque espèce en deux classes d'âge : < 1 an et adultes (Höner et al. 2002). Cette analyse a été réalisée en utilisant uniquement les données de 1993 à 1996 pour lesquelles la taille de l'échantillon annuel était >100 crottes. La proportion d'individus utilisés a été exprimée par PNR.

Enfin, la sélection des jeunes par rapport aux adultes a été analysée séparément pour chaque espèce de proie. Des périodes annuelles différentes ont cependant été identifiées pour chaque espèce en fonction de leur saison de naissance : de mars à février suivant pour le sanglier et de mai à avril suivant pour le chevreuil. Pour le cerf élaphe, seules des périodes de 6 mois (mai-octobre) ont été retenues tandis que pour le daim, une seule analyse utilisant les données



cumulées de toutes les années a été réalisée en raison de la faible taille de l'échantillon disponible. Le PNR a été utilisé comme indice d'utilisation. Pour le sanglier et le daim, les indices de sélection ont également été calculés pour des périodes bimensuelles, en regroupant les données de toutes les années, afin d'évaluer les variations de la force de sélection des jeunes au cours de leur première année en fonction de leur stade de croissance corporelle, qui a été exprimé comme le nombre de périodes bimensuelles qui se sont écoulées depuis leur naissance.

## Statistiques

La sélection a été évaluée en calculant les intervalles de confiance (IC) pour  $m_i$  à l'aide de la formule suivante, y compris la correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples :  $IC = \pm Z\alpha_{/2k} \times SE(m)$  où  $Z$  est la valeur supérieure de la norme normale pour  $\alpha/2k$ ,  $\alpha$  est le seuil de signification, fixé à  $\alpha = 0,01$ ,  $k$  est le nombre de catégories, et SE est l'erreur standard. En outre, les intervalles de confiance ( $\alpha = 0,01$ ) ont été calculés à l'aide de la correction de Bonferroni et utilisés pour tester les différences dans les modèles de biomasse de Weaver (1993), Ruehe et al. (2003) et Floyd et al. (1978). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS 13.0.

## RESULTATS

### Disponibilité des ongulés sauvages

Pendant la période A, la densité moyenne des ongulés sauvages dans la zone d'étude a été estimée à environ 19,9 têtes/km<sup>2</sup> avant la mise-bas et à 34,7 têtes/km<sup>2</sup> après la mise bas (Tableau 1). Le chevreuil était l'espèce la plus abondante tout au long de la période, sauf en 1989 (Fig. 1), et le sanglier était la deuxième espèce la plus abondante. La densité de chevreuils a triplé au cours de la période étudiée, montrant ainsi une tendance positive significative ( $Y = 1,154 + 3,723 \cdot X$ ,  $R^2=0,994$ ,  $F = 1235,7$ ,  $p < 0,0001$ ). Une densité uniforme de 1,4 tête/km<sup>2</sup> a été calculée pour le daim. Les sangliers présentait le ratio juvénile/adulte le plus élevé, les individus de moins d'un an représentant environ 51% de la population moyenne, tandis que 32,8% des chevreuils étaient des faons et 24,1% des cerfs étaient des faons. La taille des groupes observés était plus importante pour les sangliers (moyenne = 6,5 ;  $n = 566$ ) que pour les cerfs (moyenne = 3,1 ;  $n = 846$ ), les daims (moyenne = 3,7 ;  $n = 366$ ) et surtout les chevreuils (moyenne = 2,0 ;  $n = 828$ ). Toutes ces données proviennent d'observations réalisées le long de transects et à partir d'affûts, pour un total de 4 425 sangliers, 5 868 chevreuils et 3 805 cerfs recensés.

### Utilisation des proies et réponse alimentaire

L'analyse des 1 862 crottes collectées pendant la période A, a montré que le régime alimentaire de la meute de loups était basé presque exclusivement sur les ongulés sauvages, les ongulés domestiques et d'autres proies représentant environ 10% du volume des crottes (Tableau 2). Le pourcentage d'excréments composés d'un élément (78,9%), de deux éléments (19,3%) ou de trois éléments (1,5%) était très proche de ceux trouvés par Mattioli et al. (1995) (80,0%, 18,3% et 1,3%, respectivement). **Le sanglier s'est avéré être la proie la plus abondante, tandis que le chevreuil et le cerf étaient des proies secondaires.** Au cours de la période 1993-1996 ( $n = 1 091$ ), les sangliers représentaient environ deux tiers du total des espèces de proies sauvages prélevées. Le chevreuil était la deuxième espèce la plus importante en termes de RNP, bien qu'il ait eu la même importance que le cerf rouge en termes d'IOB.

Les daims représentaient une faible proportion du régime alimentaire des loups avec environ 1,6% du RNP. Malgré les variations annuelles de la densité de sangliers (de 1,3 à 12,5 sangliers/km<sup>2</sup>) et de cerfs (qui a triplé, passant de 1,6 à 4,6 cerfs/km<sup>2</sup>), il n'y a pas eu de corrélation entre le VPM et les variations de densité des principales espèces proies (analyse de régression linéaire - sangliers :  $R^2=0,02$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,70$ , chevreuil :  $R^2 = 0,04$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,56$  ; chevreuil :  $R^2 = 0,01$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,81$ ).

**Tableau 2.** Régime alimentaire du loup dans la zone des forêts de Casentinesi

Food items	Period A (1988–2000) $n=1,862$	Period B (1993–1996) $n=1,091$		
	MPV%	MPV%	BIO%	RPN%
Wild boar	58.7	67.9	65.1	66.5
Roe deer	19.1	17.1	14.0	18.9
Red deer	8.7	8.6	13.9	6.0
Fallow deer	1.9	2.0	2.3	1.6
Unidentified Cervidae	2.5	2.9	3.9	2.1
Total Wild Ungulates	90.9	98.5	99.2	95.1
Sheep and Goats	3.3	–	–	–
Cattle or Horse	0.6	–	–	–
Pig	0.5	–	–	–
Dog	0.1	–	–	–
Total livestock	4.5	–	–	–
Carnivora <sup>a</sup>	0.4	0.7	0.4	2.1
Hare	1.2	0.8	0.4	2.7
Small rodents <sup>b</sup>	1.0	–	–	–
Unidentified mammals	0.5	–	–	–
Fruit	0.2	–	–	–
Vegetable	0.5	–	–	–
Unidentified material	0.7	–	–	–
Total	100	100	100	100

<sup>a</sup> Les carnivores comprennent le renard (*Vulpes vulpes*), le blaireau (*Meles meles*) et des mustélidés indéterminés.

<sup>b</sup> Les petits rongeurs comprennent le loir (*Glis glis*) et des souris et campagnols indéterminés.

### Sélection inter-espèces

Au cours de la période A, les sangliers ont été significativement sélectionnés par la meute de loups chaque année, sauf en 1989, année où la densité de sangliers a été la plus forte. L'évitement du cerf rouge ne s'est avéré significatif que 4 années sur 11 (1994, 1995, 1997 et 1998), et l'évitement du chevreuil n'a été significatif qu'en 1993 et 1994. Les autres années, l'utilisation du chevreuil, du cerf élaphe et du daim était proportionnelle à leur disponibilité. Afin de prendre en compte la variabilité de l'estimation des densités de population, nous avons pris en compte l'intervalle de confiance à 95% des estimations de population des deux espèces d'ongulés dominantes, le chevreuil et le sanglier, puis nous avons calculé la sélectivité avec toutes les combinaisons possibles des valeurs extrêmes : aucun changement dans la direction de la sélectivité n'a été enregistré puisque seul le nombre d'années avec des résultats significatifs a changé (annexe).

L'intensité de la sélection, exprimée par l'indice  $\beta$ , s'est avérée inversement dépendante de la densité (Fig. 2) pour le sanglier ( $R^2 = 0,536$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,011$ ), mais pas pour le chevreuil ( $R^2 = 0,079$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,401$ ) et pour le cerf élaphe ( $R^2 = 0,272$ ,  $n = 11$ ,  $p = 0,100$ ).

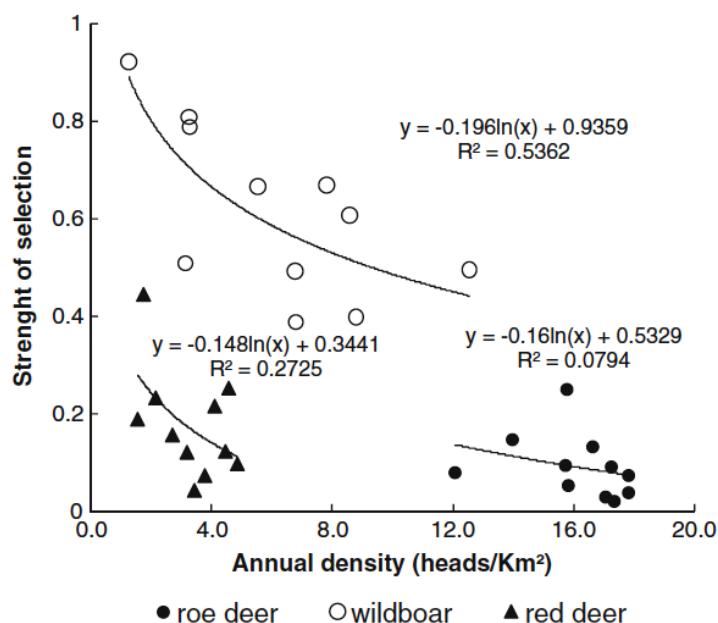


Fig. 2 Force de la sélection par le loup du sanglier, du chevreuil et du cerf, mesurée par l'indice de sélection standardisé ( $\beta$ ) et rapportée à la densité des proies dans la communauté d'ongulés, de 1989 à 1999

### Sélection par classe d'âge de toutes les espèces

La sélection des loups au niveau de l'âge et de l'espèce ne s'est avérée significative que pour les jeunes sangliers, qui ont été fortement sélectionnés par rapport à toute autre catégorie. Les sangliers adultes et les faons de cerfs rouges et de daims ont été prélevés en fonction de leur disponibilité, tandis que tous les cervidés adultes et les faons de chevreuils ont été évités. Ce schéma a été uniforme pendant toutes les années de la période 1993-1996, sauf en 1996 où l'on a observé que l'utilisation des daims adultes et des faons de chevreuil ne différait pas de ce que l'on attendait (Tableau 3). De même, l'utilisation des données cumulées pour la période 1988-1992 a permis d'observer une sélection positive des marcassins de sangliers et une utilisation proportionnelle des autres classes.

Tableau 3. Sélection des proies par le loup en fonction de l'âge et de l'espèce, exprimée par le ratio de sélection standardisé,  $\beta$

1993–1996	Proportion in the population (SD)	Proportion in scats (SD)	Standardized selection ratio (SD)	Type of selection
Wild boar juvenile (3–33 kg)	0.082 (0.06)	0.635 (0.11)	0.610 (0.25)	+
Wild boar adult (>33 kg)	0.065 (0.04)	0.047 (0.01)	0.060 (0.04)	
Roe deer juvenile	0.226 (0.03)	0.139 (0.04)	0.043 (0.03)	–
Roe deer adult	0.435 (0.05)	0.071 (0.02)	0.011 (0.01)	–
Red deer juvenile	0.034 (0.00)	0.058 (0.03)	0.124 (0.10)	
Red deer adult	0.103 (0.01)	0.019 (0.01)	0.012 (0.00)	–
Fallow deer juvenile	0.013 (0.00)	0.021 (0.01)	0.122 (0.12)	
Fallow deer adult	0.042 (0.01)	0.010 (0.01)	0.018 (0.02)	–

La valeur moyenne calculée à partir de 4 années de la période B (1993-1996) et l'écart-type (entre parenthèses) pour chaque paramètre sont donnés dans le tableau. La signification, évaluée en calculant les intervalles de confiance pour  $p = 0,01$  et le type de sélection (signe positif, sélection et signe négatif, évitement) ont été constants tout au long de la période, sauf pour les jeunes chevreuils et les daims adultes en 1996 ( $\alpha$ ).

### Sélection intra-spécifique

Pour le sanglier, les individus de moins d'un an représentaient 89,5% du PMV et 93,2% du PNR. De même, les faons de chevreuil représentent en moyenne 55,2% et 67,9% du PMV et du PNR, respectivement, et une sélection significative des faons est observée chaque année (Tableau 4). De plus, dans l'échantillon de 60 crottes attribuées à la période mai-octobre, les

faons de chevreuil représentaient 76,1% du PMV et 82,9% du PNR. La sélection des faons de cerfs rouges s'est toujours avérée significative, sauf en 1995 où ils ont été pris proportionnellement à leur disponibilité (Tableau 4). Pour les daims également, les individus de moins d'un an constituent la classe la plus représentée : 71,8% du VPM et 78,9% du PNR. En supposant un pourcentage moyen observé de faons d'environ 38% de la population totale, les individus de moins d'un an ont été sélectionnés.

La sélection par les loups des sangliers âgés de moins d'un an a été comparée à celle des sangliers adultes et on a observé qu'elle changeait au cours de leur première année de vie. **En mars-avril, les marcassins étaient significativement évités par les loups, alors qu'en mai-juin, leur utilisation était proportionnelle à leur disponibilité.** Les juvéniles ont ensuite été sélectionnés de juillet-août à janvier-février (Fig. 3). Le schéma de sélection des faons de chevreuils est différent : ils ne sont sélectionnés qu'après avoir atteint quelques mois d'âge, l'intensité relative de la sélection étant maximale de septembre à décembre. De janvier à avril, leur utilisation ne diffère pas significativement de celle des adultes (Fig. 3).

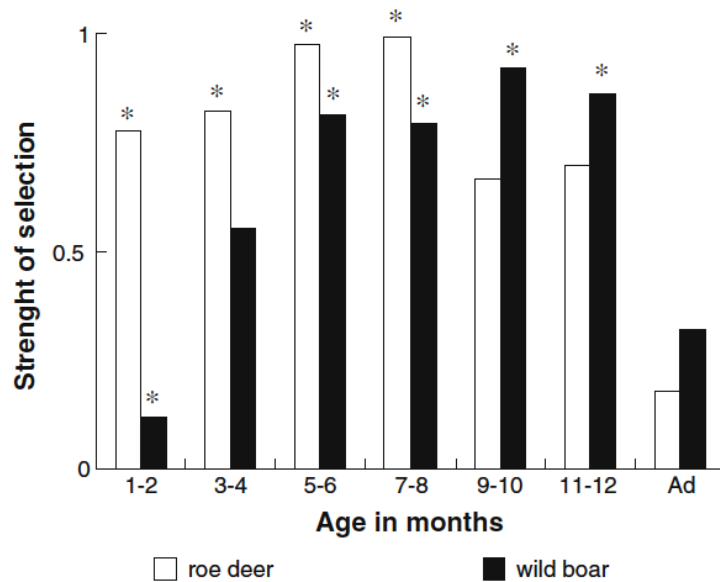
**Tableau 4.** Sélection intraspécifique des individus âgés de moins d'un an par rapport aux adultes pour les trois principales espèces de proies, estimée par le ratio de sélection,  $w$

Years	1988–1992	1993	1994	1995	1996
<b>Wild boar</b>					
juveniles in diet	0.83	0.94	0.92	0.95	0.91
<i>n</i> (scats)	77	98	89	73	32
juveniles in population	0.67	0.57	0.61	0.53	0.61
Type of selection	+	+	+	+	+
<b>Roe deer</b>					
juveniles in diet	0.71	0.68	0.70	0.69	0.64
<i>n</i> (scats)	57	28	36	23	29
juveniles in population	0.35	0.31	0.29	0.30	0.29
Type of selection	+	+	+	+	+
<b>Red deer</b>					
juveniles in diet	0.77	0.91	0.88	0.57	0.91
<i>n</i> (scats)	11	21	11	11	14
juveniles in population	0.25	0.25	0.25	0.24	0.22
Type of selection	+	+	+	+	+

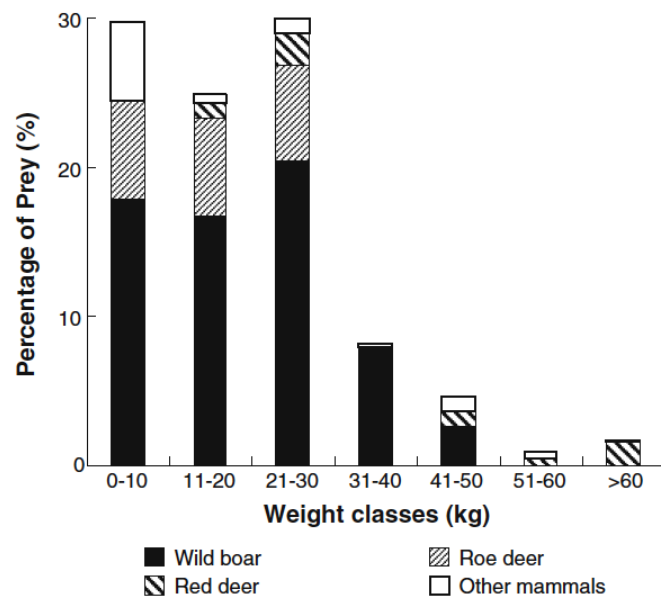
Les données ont été analysées séparément pour chaque année de la période B (1993-1996) et regroupées pour la période 1988-1992. La signification du ratio de sélection ( $w$ ) a été évaluée en calculant les intervalles de confiance pour  $p = 0,01$  (signe positif, sélection et signe négatif, évitement)

### Taille des proies

**Les loups se sont nourris presque exclusivement de proies dont la masse corporelle était inférieure ou égale à la leur (environ 85% du nombre total de proies), alors que les proies de plus de 60 kg ne représentaient que 6% du nombre total de proies** (Fig. 4). Le poids individuel moyen des proies sauvages consommées par les loups était de 20,5 kg et correspondait à un ratio de masse corporelle proie/prédateur de 0,71. Les sangliers utilisés par les loups pendant la période 1993-1996 pesaient 19,5 (SD = 11,70 ;  $N = 292$ ) kg, avec des valeurs minimales enregistrées en juillet-août (12,4 kg) et des valeurs maximales enregistrées en janvier-février (26,6 kg). Le poids moyen des cervidés consommés par les loups au cours de la période 1993-1996 était de 14,6 (SD 8,03 ;  $N = 116$ ) kg pour le chevreuil, 45,6 (SD 32,77 ;  $N = 70$ ) kg pour le cerf, et 29,0 (SD 16,82 ;  $N = 14$ ) kg pour le daim.



**Fig. 3** Force de sélection intra-espèce des faons de chevreuil et des porcelets de sanglier par rapport à la taille des proies au cours de leur première année de vie, exprimée par le nombre de périodes de 2 mois à partir de leur naissance. Les valeurs moyennes pour les adultes (Ad) sont indiquées à titre de comparaison. La force de la sélection est mesurée par l'indice de sélection standardisé ( $\beta$ ), et la date de naissance est fixée à mai pour le chevreuil et à mars pour le sanglier, selon les données recueillies dans le cadre de cette étude. Les données de la période B (1993-1996) ont été regroupées pour le calcul de l'indice de sélection (astérisque, sélection significative à  $p < 0,01$ )



**Fig. 4.** Présence de chaque classe de poids d'espèces dans le régime alimentaire du loup, exprimée par la proportion de proies. La classe « autres mammifères » comprend le renard (*Vulpes vulpes*), le blaireau (*Meles meles*), le lièvre (*Lepus europaeus*), la martre (*Martes sp.*), le daim et les cervidés indéterminés

## DISCUSSION

### Utilisation des proies et réponse alimentaire

La meute que nous avons étudiée se nourrissait presque exclusivement d'ongulés et de toutes les espèces disponibles, mais la proie principale était le sanglier. En dehors des Apennins Italiens (Mattioli et al. 1995 ; Ciucci et al. 1996 ; Meriggi et al. 1996, Capitani et al. 2004 ; Mattioli et al. 2004), un résultat similaire n'a été trouvé que dans quelques autres endroits

d'Europe de l'Est comme l'Estonie (Kübarssepp et Valdmann 2003), la Russie (Rusakov et Timofeeva 1984 dans Okarma 1995) et le Bélarus (Sidorovich et al. 2003).

La comparaison des résultats sur les **systèmes proies-prédateurs multiples** se réfère à d'autres zones d'étude où le sanglier, le cerf élaphe et le chevreuil sont présents (Alpes occidentales, Capitani et al. 2004 ; Gazzola et al. 2005 ; forêt primitive de Białowieża, Jędrzejewski et al. 1992, 2000, 2002 ; montagnes de Bieszczady, Smietana et Klimek 1993 ; Gula 2004 ; montagnes des Carpates, Nowak et al. 2005 ; Lettonie, Andersone et Ozolins 2004 ; Saxe, Ansorge et al. 2006 ; Russie occidentale, Filonov 1989 in Jędrzejewski et al. 1992), nous avons trouvé que le pourcentage de sangliers dans le régime alimentaire des loups était lié à la fois au pourcentage de sangliers dans la communauté d'ongulés ( $R^2 = 0,515$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0,006$ ) et au rapport entre la densité de sangliers et de cerfs à la fin de l'hiver ( $R^2 = 0,560$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0,003$ ). En ce qui concerne cette image, les forêts de Casentinesi représentent une valeur aberrante, car la densité de sangliers était deux fois supérieure à celle attendue en raison de leur abondance dans la communauté d'ongulés.

Dans un **système proie-prédateur multiple**, nous nous attendions à ce qu'un prédateur opportuniste réagisse aux variations des pré-densités en modifiant son utilisation relative des proies. Cependant, nous n'avons pas observé de réponse alimentaire des loups aux variations de densité de l'espèce principale ou secondaire. En outre, la force de sélection de la proie principale, le sanglier, mesurée par l'indice  $\beta$ , était inversement liée aux variations de la densité de l'espèce. Dans la forêt vierge de Białowieża, dans l'est de la Pologne, Jędrzejewski et al. (2000) ont rapporté la **réponse** alimentaire des loups aux variations de la densité de la proie principale, le cerf rouge, et ont également constaté que la densité du cerf rouge déterminait la proportion d'autres ongulés dans le régime alimentaire des loups. En Amérique du Nord, la **réponse fonctionnelle** a été analysée en termes de taux de prédation par tête plutôt qu'en termes de proportion relative dans le régime alimentaire et certaines études n'ont rapporté des **réponses fonctionnelles** qu'avec de très faibles densités de proies, alors que lorsqu'une gamme plus large de densités a été considérée, aucune relation n'a été rapportée (Dale et al. 1994 ; Eberhardt 1997). **En examinant ces études, Mech et Peterson (2003) ont soutenu que les taux de prédictions d'une espèce de proie spécifique pourraient dépendre davantage de la taille de la meute et de la vulnérabilité de la proie que de la densité de la proie.** De plus, dans le parc national de Yellowstone, Smith et al. (2004) n'ont pas rapporté de **réponse fonctionnelle** aux variations de la densité des wapitis, suggérant ainsi que les loups avaient adopté une stratégie de taux de prédation minimum afin de réduire le risque de blessure lors de la prédation.

En ce qui concerne cette étude, nous suggérons que la forte densité d'ongulés sauvages dans la zone explique principalement l'absence de réponse alimentaire. **Le rapport entre les ongulés sauvages et les prédateurs dans la zone d'étude était en moyenne de 740 têtes/loup en été et de 421 têtes/loup en hiver**, de sorte que les variations de la densité des espèces proies ne pouvaient avoir que peu ou pas d'influence sur les taux de prédation.

**Un autre facteur influençant la réponse alimentaire est la forte sélection du loup pour le sanglier par rapport au chevreuil.** Au cours de la période d'étude, le sanglier s'est avéré être sélectionné chaque année sauf une, ce qui suggère que le sanglier était l'espèce proie la plus rentable, indépendamment de son abondance réelle. Malgré leur rentabilité, l'utilisation

relative annuelle du sanglier n'a pas dépassé 77% et en moyenne 30% du régime alimentaire des loups était composé des trois autres espèces d'ongulés. Nous pensons que cet effet est dû à la disponibilité temporaire de proies plus rentables, telles que les nouveau-nés de cerfs en été, ce qui explique un changement saisonnier dans la sélection des proies (Mattioli et al. 2004) qui était moins évident dans l'analyse annuelle.

### Sélection des proies

Parmi les espèces d'ongulés sauvages, seul le sanglier a fait l'objet d'une **sélection**. La forte sélection des jeunes sangliers par rapport aux autres classes d'âge par les meutes de loups suggère que le nombre élevé d'individus vulnérables dans les populations de sangliers pourrait être le facteur le plus important expliquant la préférence générale pour cette espèce. En effet, dans les populations de sangliers, le pourcentage de jeunes est plus élevé que chez les autres ongulés et les naissances sont dispersées sur une plus longue période. Par conséquent, les loups sont plus susceptibles de rencontrer des individus **vulnérables** de cette espèce et le succès relatif de la capture est susceptible d'augmenter.

L'effet de la taille du groupe et du schéma de distribution des espèces-proies sur le taux de rencontre pourrait avoir renforcé la sélection des sangliers âgés de moins d'un an. Plusieurs études ont rapporté des taux de rencontre plus élevés pour les grands groupes de proies (Hebblewhite et Pletscher 2002 ; Creel et JAJr 2005), probablement en raison de leur plus grande **délectabilité**. Dans les forêts de Casentinesi, les sangliers vivent en groupes plus importants que les autres espèces d'ongulés, en particulier les chevreuils. De plus, dans les Apennins du Nord, les groupes de sangliers semblent présenter des modèles de distribution plus **prévisibles**, qui sont affectés par leur utilisation fréquente et coutumière de sites de repos avec une végétation dense (Bertolotto 2010).

Le modèle de sélection observé dans les forêts de Casentinesi est cohérent avec celui observé dans d'autres zones des Apennins où le sanglier s'est avéré être sélectionné (Meriggi et al. 1996 ; Capitani et al. 2004, Mattioli et al. 2004). En revanche, le cerf élaphe a été généralement sélectionné positivement en Europe centrale et orientale (Okarma 1995 ; Jędrzejewski et al. 2000 ; Andersone et Ozolins 2004 ; Nowak et al. 2005) et dans les Alpes occidentales (Gazzola et al. 2005), tandis que le chevreuil a été sélectionné dans un petit nombre d'endroits en Suède (Olsson et al. 1997), en Saxe (Ansorge et al. 2006), en Russie et en Biélorussie (Okarma 1995). En dehors de l'Italie, le sanglier a été sélectionné comme proie secondaire dans les Monts Bieszczady, en Pologne, pendant l'hiver (Smietana et Klimek 1993 ; Gula 2004), dans deux endroits de la Russie centrale et du Caucase (Okarma 1995), et comme proie principale seulement en Estonie (Valdmann et al. 1998).

La densité des populations de sangliers en Europe varie en fonction des conditions écologiques. Melis et al. (2006) ont constaté que la densité des sangliers à l'échelle continentale était fortement affectée par la température hivernale, la végétation et, par conséquent, la productivité des glands, avec une diminution de 1000 fois dans leur aire de répartition nord-est par rapport à leur aire de répartition sud-ouest de l'Eurasie. La densité des sangliers à l'échelle locale dépend également de la chasse et de l'exploitation forestière (voir par exemple Theuerkauf et Rouys 2008). Ce schéma explique probablement la variabilité de l'utilisation du sanglier par les loups dans différentes régions d'Europe. Néanmoins, l'utilisation élevée et la forte sélection des sangliers par les loups dans les forêts

de Casentinesi peuvent être liées à des facteurs autres que la densité, tels que la productivité élevée des sangliers dans notre zone d'étude. Nous avons observé un ratio de 1,4 marcassins/sanglier adulte et un ratio de 5,5 marcassins/faon de cerf rouge qui diffèrent du ratio de 0,8 marcassins/adulte et du ratio de 1,2 marcassins/faons rapportés par Jędrzejewski et al. (2000) dans la forêt vierge de Białowieża. En outre, les différences dans le rapport de poids entre les proies et les prédateurs peuvent également jouer un rôle important. Dans les forêts de Casentinesi, le rapport de poids sanglier/loup pour les adultes est la moitié de celui du cerf élaphe (1,9 contre 3,7), tandis que dans la forêt de Białowieża, le rapport est similaire, 2,2 et 2,7, respectivement (Jędrzejewska et al. 1996 ; Jędrzejewska et Jędrzejewski 1998). Ainsi, la plus grande taille des sangliers adultes, et par conséquent la plus grande possibilité de défendre avec succès la progéniture contre la prédation, pourrait être une autre raison pour laquelle les sangliers ne sont pas souvent sélectionnés dans les régions septentrionales.

Dans la présente étude, les loups ont clairement sélectionné des individus de moins d'un an de chaque espèce d'ongulés pour chaque année d'analyse. Dans les études Européennes, on a observé que les loups sélectionnaient les jeunes sangliers (c'est-à-dire <1 an) dans de nombreuses zones d'étude (voir Okarma 1995 pour une revue ; Gula 2004 ; Jędrzejewski et al. 2000) et en particulier les individus entre 10 et 35 kg (Meriggi et al. 1996 ; Capitani et al. 2004). De même, les faons de cerfs rouges ont généralement été sélectionnés (Jędrzejewski et al. 2000 ; Gazzola et al. 2005 ; Nowak et al. 2005 ; Smietana 2005). Pour le chevreuil, différentes études ont produit des résultats différents. Olsson et al. (1997) et Jędrzejewski et al. (2002) n'ont pas constaté de sélection des faons, ce qui contredit ce qui a été observé dans la FC et dans les zones montagneuses adjacentes (Mattioli et al. 2004). Nowak et al. (2005) ont trouvé une sélection des faons de chevreuils dans les échantillons d'excréments mais pas dans les animaux tués. Cependant, ces différences peuvent être apparentes en raison des différentes méthodologies d'analyse du régime alimentaire et de la tendance de l'analyse des animaux tués à sous-estimer l'importance des petites proies dans le régime alimentaire des prédateurs. En outre, la plupart des données sur les animaux tués sont collectées en hiver et, par conséquent, les résultats pourraient être biaisés par les différences entre les modèles de sélection saisonniers (Sand et al. 2008).

Dans cette étude, la sélection des jeunes des deux principales espèces de proies, le sanglier et le chevreuil, a varié de manière prévisible en fonction de l'augmentation de leur masse corporelle. La sélection positive maximale a été constatée pour les jeunes chevreuils de 5 à 8 mois et les jeunes sangliers de 9 à 12 mois. A ces âges, selon les courbes de croissance spécifiques (voir méthodes), les faons de chevreuil pesaient 12,5 kg et les marcassins de sanglier 29,4 kg, ce qui correspond à 52% et 49% de la masse corporelle moyenne des adultes, respectivement (Tableau 1). Par conséquent, les jeunes au milieu de leur croissance corporelle semblent être la proie optimale pour la meute de loups. Cependant, les schémas de sélection diffèrent significativement entre les deux espèces de proies. En effet, les marcassins ne sont devenus rentables et n'ont été sélectionnés qu'à partir de l'âge de 5 mois, alors que la sélection des faons de chevreuil s'est faite dès la naissance. Les stratégies anti-prédatrices différentes adoptées par les deux espèces pourraient expliquer ce résultat : les marcassins sont activement défendus par les femelles ; les avantages liés à leur plus petite taille ne compenseraient donc pas les coûts et les risques de la prédation. Au contraire, les faons de chevreuil présentent une défense passive, principalement par un comportement de dissimulation, devenant ainsi des proies plus rentables lorsqu'ils sont abondants.



### Rapport entre la masse corporelle des proies et celle des prédateurs

La forte préférence des loups pour les juvéniles d'ongulés dans notre zone d'étude a eu pour conséquence qu'ils se sont nourris de proies dont le poids était inférieur à celui des prédateurs eux-mêmes. Bien que le poids moyen des chevreuils adultes corresponde au poids moyen estimé des proies pour la meute de loups, cette classe de proies a été significativement évitée par les loups, suggérant que les chevreuils adultes sont une proie difficile pour ce prédateur particulier (Jędrzejewski et al. 2000 ; Mattioli et al. 2004). Le rapport estimé entre le poids des proies et celui des loups dans cette étude était inférieur à celui observé dans d'autres zones d'étude (Jędrzejewski et al. 2002) ou pour d'autres prédateurs de chasse, tels que le chien sauvage africain (*Lycan pictus*) en Afrique du Sud (Radloff et Du Toit 2004). En outre, le ratio était plus faible que prévu selon les relations générales entre la masse des proies et celle des prédateurs, rapportées par Jędrzejewska et Jędrzejewski (1998), et Carbone et al. (1999).

### CONCLUSIONS

Les résultats de cette étude confirment que le sanglier est une proie importante pour le loup en Italie. Compte tenu de la large distribution et du taux actuel d'augmentation de cet ongulé dans de nombreux pays Européens (Apollonio et al. 2010), nous pouvons nous attendre à ce que cette espèce puisse contribuer au processus de rétablissement et de conservation du loup, en particulier dans les écosystèmes tempérés méditerranéens. Dans les systèmes d'ongulés à haute densité et à espèces multiples, les schémas d'utilisation et de sélection par le loup ne sont pas tant déterminés par l'abondance des proies que par leur vulnérabilité, comme le confirme la sélection de jeunes individus de taille moyenne plus rentables. Une communauté complexe de proies peut également contribuer à amortir toute réponse alimentaire aux changements dans l'abondance des proies principales, par le biais du changement saisonnier dans la préférence des proies. Les différences réelles dans les schémas de sélection des sangliers par les loups à travers l'Europe doivent faire l'objet d'une étude plus approfondie afin de mieux comprendre l'importance des facteurs démographiques par rapport aux facteurs comportementaux. Compte tenu de la grande quantité d'ongulés juvéniles dans le régime alimentaire des loups, l'étude sur la sélection des proies par les loups devrait être réalisée tout au long de l'année en intégrant différentes méthodes telles que l'analyse des excréments et la recherche des animaux tués afin d'optimiser les différentes informations fournies par chaque méthode.