

Changements du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) en Italie en relation avec l'augmentation de l'abondance des ongulés sauvages

Ethology Ecology & Evolution 23: 195–210, 2011



Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance

A. MERIGGI^{1,4}, A. BRANGI², L. SCHENONE³, D. SIGNORELLI³
and P. MILANESI¹

¹ *Dipartimento di Biologia Animale, Università di Pavia, Via A. Ferrata 1, 27100 Pavia, Italy*

² *Servizio Naturalistico, Amministrazione Provinciale di Pavia, Via Taramelli 2, 27100 Pavia, Italy*

³ *Provincia di Genova, Staff Sviluppo Ambiti Naturali e Montani, Via G. Maggio 3, 16147 Genova, Italy*

Résumé

Nous avons passé en revue 20 études sur le régime alimentaire des loups en Italie, afin de relier les **changements** dans la **composition** du régime alimentaire à l'**augmentation** de la population d'ongulés sauvages en Italie. Les recherches ont couvert la période de 1976 à 2004 et l'ensemble de l'aire de répartition des loups, du sud des Apennins à l'ouest des Alpes. Nous avons utilisé la fréquence d'occurrence de sept catégories d'aliments et des espèces d'ongulés sauvages présentes dans le régime alimentaire. Les estimations des populations d'ongulés sauvages ont été obtenues à partir de la littérature et nous avons extrapolé leur tendance au cours de la période considérée. Les différences entre les zones géographiques (centre-sud des Apennins, nord des Apennins et ouest des Alpes) ont été testées par une analyse multivariée non paramétrique de la variance, tandis que les tendances de l'utilisation des ongulés sauvages et du bétail et de l'étendue du régime alimentaire ont été analysées par des analyses de régression et d'ajustement des courbes. Nous avons utilisé la même méthode pour étayer les relations entre l'utilisation et la disponibilité des ongulés sauvages. **Les loups s'attaquent davantage aux herbivores sauvages dans le nord des Apennins et dans les Alpes occidentales que dans le sud des Apennins ; c'est le contraire pour le bétail.** Parmi les espèces d'ongulés sauvages, le sanglier, le chevreuil et le cerf rouge sont les principales proies du loup. L'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup a augmenté de 1976 à 2004, parallèlement à une **diminution** du bétail ; l'**augmentation** était principalement due au chevreuil, au cerf élaphe et au chamois. Les résultats de l'analyse des excréments dans la province de Gênes ont montré une augmentation de la présence d'ongulés sauvages entre 1987 et 2005, en particulier de chevreuils et de daims. **Les loups en Italie semblent choisir les ongulés sauvages plutôt que les domestiques lorsque les premiers sont disponibles avec des guildes riches et diversifiées et des populations abondantes.**

INTRODUCTION

La population Italienne de loups se trouve actuellement dans une phase d'expansion qui a conduit à la recolonisation de vastes zones des Apennins et des Alpes, d'où l'espèce avait disparu entre la fin du XIX^{ème} siècle et les premières décennies du XX^{ème} (CAGNOLARO et al. 1974 ; CIUCCI & BOITANI 1991, 1998 ; MERIGGI et al. 1991 ; MASSOLO & MERIGGI 1996, 1998 ; BREITENMOSE 1998). Malgré cette situation apparemment positive, le loup doit encore être considéré comme une espèce menacée tant en Italie qu'en Europe, en raison des conflits avec les activités humaines qui sont déclenchés par son comportement prédateur et qui conduisent à une persécution illégale. Ceci rend instable la colonisation de nouvelles zones, en particulier celles où l'élevage est une activité économique importante (GENOVESI 2002).

Les conflits homme-loup surviennent aussi bien lorsque les loups utilisent des proies domestiques (bétail) que lorsqu'ils s'attaquent à des ongulés sauvages. Dans le premier cas, les loups causent des dommages directs ou indirects à l'élevage qui est souvent la principale activité économique de la population humaine habitant les zones de montagne ; dans le second cas, le conflit survient en raison de la concurrence supposée avec la chasse, pour laquelle, en Italie, les espèces d'ongulés sauvages deviennent de plus en plus importantes (GAZZOLA et al. 2007).

La compréhension des mécanismes qui conduisent aux changements des habitudes alimentaires et de l'impact prédateur des grands carnivores est d'une grande importance pour l'élaboration de stratégies efficaces en vue de leur conservation. L'un des points essentiels de la gestion des conflits entre les activités humaines et les grands prédateurs consiste à comprendre dans quelle mesure la prédation est un facteur régulateur ou limitant agissant sur les populations de proies sauvages, et comment il est possible de réduire l'impact sur les proies domestiques. **En ce qui concerne les relations entre les loups et les ongulés sauvages, la principale question est de savoir si la prédation peut réguler les populations de ces espèces proies.** Habituellement, dans un système proie-prédateur, la régulation se produit lorsque la prédation est dépendante de la densité et qu'elle stabilise les populations de proies à une densité d'équilibre. **Cependant, si la prédation est indépendante de la densité, il y a un effet limitant et si elle est inversement dépendante de la densité, il y a un effet compensatoire.** Dans ces cas, le taux de prédation augmente à mesure que la densité des proies diminue, entraînant un déclin encore plus rapide de la population ; cette situation peut se produire lorsqu'il n'y a pas de changement de prédateurs, qu'il n'y a pas de refuge pour les proies et que les prédateurs disposent d'une source de proies alternative (MESSIER 1991 ; MARSHAL & BOUTIN 1999 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002 ; WITTMER et al. 2005 ; SINCLAIR et al. 2006).

La prédation des loups sur le bétail dépend de l'espèce, de la classe d'âge, des méthodes d'élevage et de la disponibilité des proies sauvages (ROBEL et al. 1981 ; BLANCO et al. 1990 ; MERIGGI et al. 1991 ; BOITANI & CIUCCI 1993 ; MERIGGI & LOVARI 1996 ; KACZENSKY 1999 ; MECH et al. 2000 ; BRADLEY & PLETSCHER 2005 ; GAZZOLA et al. 2008). En particulier, les loups sélectionnent les moutons et les chèvres, ainsi que les veaux de moins de 15 jours (MERIGGI et al. 1991, 1996 ; GAZZOLA et al. 2008). **De plus, les attaques se produisent principalement sur du bétail en liberté et non gardé et les**

dommages sont **concentrés** sur quelques fermes, suggérant que l'environnement est également important pour déterminer la probabilité de prédation (KACZENSKY 1999 ; SCHENONE et al. 2004 ; BRADLEY & PLETSCHER 2005 ; GAZZOLA et al. 2008).

Enfin, une analyse du régime alimentaire des loups dans les régions méditerranéennes a permis d'observer une étroite corrélation négative entre la fréquence du bétail et celle des ongulés sauvages, ce qui pourrait signifier que les loups préfèrent les proies sauvages, lorsqu'elles sont disponibles, aux proies domestiques (MERIGGI & LOVARI 1996).

Il semble que le régime alimentaire des loups en Italie ait nettement changé depuis les premières études réalisées dans les années 1970 dans les Apennins centraux jusqu'aux études récentes réalisées dans les Alpes occidentales ; en particulier, le régime alimentaire des loups a évolué vers une plus grande présence de grands herbivores sauvages, devenant de plus en plus similaire à celui des régions d'Amérique du Nord et du nord-est de l'Europe (MERIGGI & LOVARI 1996).

Les objectifs de cette étude étaient de documenter les changements de régime alimentaire des loups en Italie et d'identifier si ces variations pouvaient être liées à l'utilisation d'espèces d'ongulés sauvages.

MÉTHODES

Nous avons effectué une analyse des articles scientifiques sur les habitudes alimentaires des loups en Italie et nous avons pris en considération les études réalisées à partir de l'analyse des excréments, car elles étaient plus nombreuses que celles qui avaient recours à la prédation. Si une étude résumait les résultats de plus d'un site d'étude, ceux-ci ont été analysés séparément, c'est-à-dire par site. Pour chaque étude, nous avons d'abord considéré le pourcentage absolu d'occurrence (rapport entre le nombre de fois qu'une proie apparaît dans l'échantillon et la taille de l'échantillon) de sept catégories alimentaires (ongulés sauvages, bétail, petits mammifères, autres vertébrés, fruits, autres légumes, déchets) dans lesquelles nous avons regroupé les éléments trouvés dans chaque étude pour les rendre comparables, et ensuite le pourcentage d'occurrence calculé pour chaque espèce d'ongulé sauvage. En outre, nous avons calculé la largeur du régime alimentaire par l'indice B normalisé de Levins sur les catégories d'aliments (FEISINGER et al. 1981). Au niveau local, nous avons pris en compte les données sur le régime alimentaire des loups de la province de Gênes (Apennins du Nord) de 1987 à 2005, en calculant pour chaque année la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages regroupés et de chaque espèce présente dans les excréments.

Nous avons obtenu des estimations de la population des différentes espèces d'ongulés sauvages en Italie de PAVAN & BERRETTA BOERA (1981), PEDROTTI et al. (2001), et APOLLONIO (2004) ; la tendance au niveau national a été obtenue par extrapolation, en supposant une augmentation numérique constante entre les intervalles de temps, obtenant ainsi un taux d'augmentation qui décroît linéairement avec l'augmentation de la population.

Nous avons comparé la composition du régime alimentaire des loups entre les zones géographiques par une analyse de variance non paramétrique et multivariée (NPMANOVA ; ANDERSON 2001 ; HAMMER 2010) avec permutation (10 000 répétitions) et

comparaisons par paire avec la correction de Bonferroni ; en outre, nous avons testé chaque variable avec le test de Kruskal-Wallis. À cette fin, nous avons réparti les études examinées dans les zones géographiques suivantes : Apennins sud-centraux (administrations régionales : Ombrie, Abruzzes, Calabre), Apennins nord (administrations régionales : Piémont, Lombardie, Ligurie, Émilie-Romagne, Toscane) et Alpes occidentales (administration régionale : Piémont) (Fig. 1). Pour montrer les tendances significatives de l'utilisation des ongulés sauvages et du bétail et de la largeur du régime alimentaire, nous avons utilisé des analyses d'ajustement de courbe avec le temps comme variable indépendante ; pour ces analyses, nous avons pris en compte pour chaque étude la dernière année de collecte des données. Le même type d'analyse a été utilisé pour montrer le type de relations entre l'utilisation des proies sauvages et leur abondance.

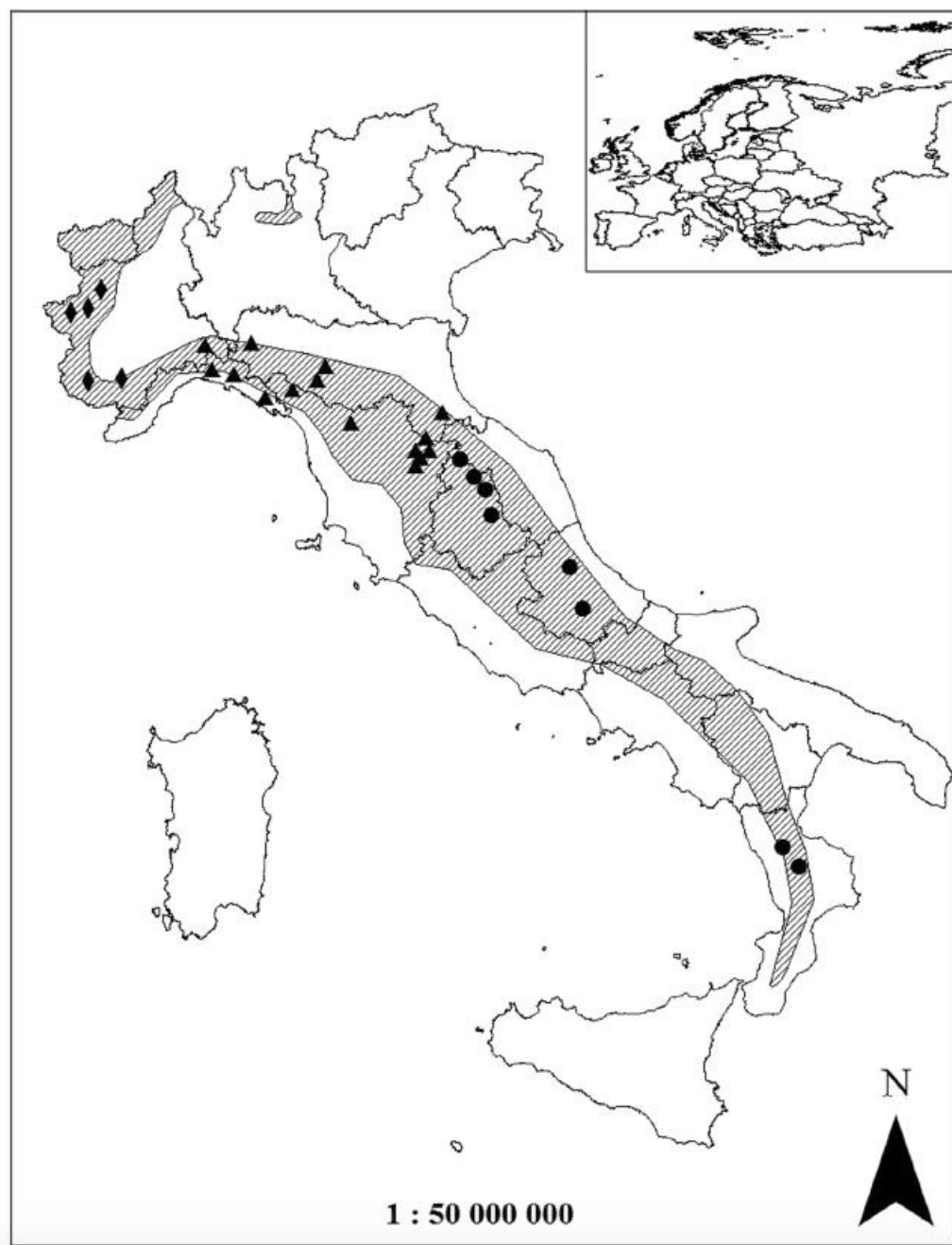


Fig. 1. - Distribution des études analysées sur le régime alimentaire des loups en Italie, réalisées entre 1976 et 2004 (cercles, centre-sud des Apennins ; triangles, nord des Apennins ; diamants, ouest des Alpes ; zone ombrée, aire de répartition des loups)

RÉSULTATS

Différences entre les zones géographiques

Nous avons trouvé 20 études sur le régime alimentaire des loups en Italie pour un total de 28 zones d'étude différentes, 4 d'entre elles ayant été réalisées dans les Alpes occidentales, 9 dans les Apennins septentrionaux et 7 dans les Apennins du centre-sud (Tableau 1). Le régime alimentaire des loups était significativement différent d'une zone géographique à l'autre, à la fois en considérant les catégories de nourriture ($F = 7,16$, $P = 0,0002$) et les espèces d'ongulés sauvages ($F = 7,08$, $P < 0,0001$). En ce qui concerne les catégories alimentaires, les comparaisons par paire ont montré des différences significatives entre le centre-sud et le nord des Apennins ($P = 0,001$) et entre le centre-sud des Apennins et les Alpes occidentales ($P = 0,003$) ; en ce qui concerne les espèces d'ongulés sauvages, des différences significatives ont été constatées pour toutes les comparaisons ($P \leq 0,0005$ dans tous les cas). Inversement, l'étendue du régime alimentaire n'était pas significativement différente entre les zones géographiques ($H = 0,77$, $df = 2$, $P = 0,679$).

Tableau 1 : Fréquence d'occurrence (%) des ongulés sauvages et du bétail et indice B de la largeur du régime alimentaire dans les études sur le régime alimentaire des loups en Italie (les petites lettres entre parenthèses indiquent différentes zones d'étude ou périodes dans la même étude)

Geographic area	<i>n</i>	Wild ungulates	Livestock	Levins' B	Source
Western Alps	290	93.1	4.1	0.15	AVANZINELLI et al. 2003 (a)
	118	87.3	9.3	0.19	AVANZINELLI et al. 2003 (b)
	494	89.7	11.7	0.21	RICCI 2003
	568	66.9	28.3	0.30	MARUCCO 2003
	848	87.2	9.7	0.20	GAZZOLA et al. 2005
Northern Apennines	38	62.5	0.0	0.27	MATTEUCCI 1992
	100	20.0	34.0	0.70	MERIGGI et al. 1991
	229	92.0	7.1	0.18	MATTIOLI et al. 1995
	292	16.1	23.0	0.72	MERIGGI et al. 1996 (a)
	71	35.2	56.0	0.61	MERIGGI et al. 1996 (b)
	156	94.2	4.0	0.20	MERIGGI et al. 1996 (c)
	263	60.8	14.8	0.34	CIUCCI et al. 1996
	537	73.4	9.0	0.37	GILIO 2001
	1862	90.2	4.9	0.17	MATTIOLI et al. 2004 (a)
	?	94.1	1.2	0.15	MATTIOLI et al. 2004 (b)
	?	88.8	7.4	0.17	MATTIOLI et al. 2004 (c)
	?	91.3	1.2	0.17	MATTIOLI et al. 2004 (d)
?	85.4	7.8	0.19	MATTIOLI et al. 2004 (e)	
South-central Apennines	868	74.4	14.6	0.14	REGGIONI 2004
	190	23.7	59.5	0.43	SCHENONE et al. 2004
	220	0.0	49.0	0.42	MACDONALD et al. 1980
	?	0.0	84.0	0.26	RAGNI et al. 1996 (a)
	94	2.0	64.0	0.15	GAMBARO 1984
	131	0.0	71.0	0.14	RAGNI et al. 1985
	294	26.0	51.0	0.26	RAGNI et al. 1996 (b)
	165	39.4	13.0	0.51	PATALANO & LOVARI 1993
	116	16.0	74.5	0.37	BORELLI 1999
	1162	60.4	13.7	0.22	CIUCCI et al. 2004

En ce qui concerne les catégories d'aliments, la fréquence de présence des ongulés sauvages et du bétail différait significativement entre les zones géographiques (Tableau 2). En particulier, la fréquence de présence des ongulés sauvages était significativement plus faible dans le centre-sud des Apennins que dans le nord des Apennins et les Alpes occidentales (P

= 0,005 et $P = 0,007$ respectivement), tandis que la fréquence de présence du bétail était significativement plus élevée dans le centre-sud des Apennins que dans le nord des Apennins ($P = 0,004$). Des différences significatives entre les zones géographiques ont été observées pour le sanglier, le chevreuil, le daim, le cerf élaphe et le chamois (Tableau 2). Le sanglier était plus utilisé dans le nord des Apennins que dans le centre-sud ($P = 0,016$) et les Alpes occidentales ($P = 0,004$). La fréquence des chevreuils était plus faible dans le centre-sud des Apennins que dans le nord des Apennins ($P = 0,017$) et dans les Alpes occidentales ($P = 0,004$). Pour le daim, une significativité limite a été obtenue entre le centre-sud et le nord des Apennins ($P = 0,051$). Le chevreuil a montré une plus grande fréquence d'occurrence dans les Alpes occidentales que dans les Apennins sud-centraux et septentrionaux ($P = 0,004$ et $P = 0,009$ respectivement). Enfin, le chamois n'est présent dans le régime alimentaire des loups que dans les zones d'étude alpines, à l'exception d'une étude réalisée dans le parc national des Abruzzes (Italie centrale ; PATALANO & LOVARI 1993) ($P < 0,0001$ pour toutes les comparaisons par paires).

Tableau 2 : Fréquence moyenne d'occurrence (SD) des catégories d'aliments et des espèces d'ongulés sauvages trouvées dans les trois zones géographiques, et signification des différences (test de Kruskal-Wallis)

Categories and species	South-central Apennines	Northern Apennines	Western Alps	<i>H</i>	<i>P</i>
Wild ungulates	18.0 (22.52)	67.2 (29.50)	84.9 (10.34)	12.83	0.002
Livestock	52.5 (26.81)	15.5 (19.46)	12.8 (9.08)	10.76	0.005
Small mammals	2.2 (2.68)	6.2 (8.27)	1.2 (1.24)	0.31	0.859
Other vertebrates	16.6 (22.91)	13.2 (21.34)	4.4 (4.09)	0.77	0.680
Fruits	1.0 (2.67)	9.2 (17.71)	0.0 (0.00)	5.23	0.073
Other vegetables	13.5 (27.26)	7.2 (10.67)	0.9 (0.88)	0.21	0.901
Garbage	3.5 (6.40)	1.2 (2.20)	0.0 (0.00)	2.45	0.293
Wild boar	12.4 (20.20)	39.2 (21.15)	1.6 (2.02)	14.08	0.001
Roe deer	2.0 (3.27)	18.8 (16.53)	32.3 (10.43)	12.28	0.002
Fallow deer	0.0 (0.00)	5.4 (11.75)	0.0 (0.00)	7.59	0.022
Red deer	2.6 (7.28)	2.0 (4.17)	22.6 (19.58)	11.35	0.003
Mouflon	0.0 (0.00)	2.1 (4.29)	0.3 (0.61)	2.96	0.228
Chamois *	0.2 (0.43)	0.0 (0.00)	25.3 (24.67)	26.67	<0.0001

* Alpine and Apennine chamois pooled.

Changements du régime alimentaire des loups dans le temps

La présence d'ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups a montré une tendance à la hausse suivant un modèle logarithmique ($R^2 = 0,439$, $SE = 26,41$, $F = 22,93$, $P < 0,0001$) (Fig. 2). Nous avons enregistré des tendances significatives de la fréquence de présence des sangliers, des chevreuils, des cerfs et des chamois au cours de la période couverte par les études analysées (Fig. 3). La fréquence d'occurrence des sangliers a augmenté jusqu'au milieu de la période d'étude où elle a ensuite diminué selon un modèle polynomial de second ordre ($R^2 = 0,441$, $SE = 18,64$, $F = 10,27$, $P = 0,001$). La fréquence d'apparition des chevreuils a clairement augmenté selon un modèle linéaire ($R^2 = 0,303$, $SE = 14,02$, $F = 11,29$, $P = 0,002$). Le cerf élaphe et le chamois sont apparus dans le régime alimentaire du loup en Italie seulement après le milieu de la période d'étude, atteignant des fréquences d'occurrence élevées ; pour les deux espèces, le meilleur modèle était un modèle polynomial de second ordre (cerf élaphe : $y = 7,7 - 1,4 t + 0,1 t^2$; $R^2 = 0,246$, $SE = 10,79$, $F = 4,07$, $P = 0,030$; chamois : $y = 1,6 - 0,7 t + 0,1 t^2$; $R^2 = 0,230$, $SE = 12,48$, $F = 3,74$, $P = 0,038$).

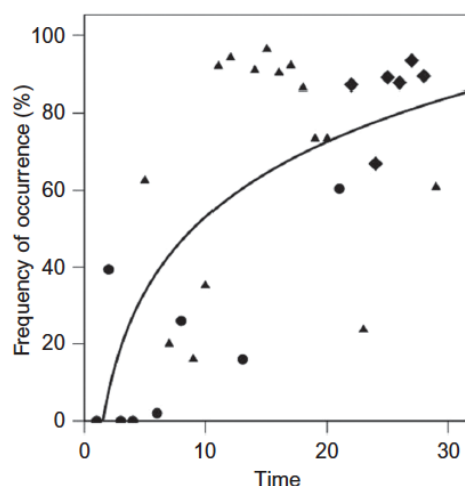


Fig. 2 - Tendence de la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup en Italie de 1976 à 2004 (cercles, centre-sud des Apennins ; triangles, nord des Apennins ; diamants, ouest des Alpes ; $y = - 11,9 + 28,2 \ln(t)$)

Tant pour la fréquence de présence du bétail que pour la largeur du régime alimentaire, des relations négatives et significatives avec la fréquence de présence des ongulés sauvages ont été établies ; en particulier pour le bétail, le meilleur modèle était un modèle linéaire ($R^2 = 0,756$, $SE = 12,88$, $F = 87,93$, $P < 0,0001$), tandis que pour la largeur du régime alimentaire, un modèle polynomial de second ordre a été sélectionné ($R^2 = 0,421$, $SE = 0,13$, $F = 10,83$, $P < 0,0001$). Conformément à ce modèle, l'indice B a augmenté jusqu'à des valeurs intermédiaires de la fréquence de présence des ongulés sauvages et a ensuite diminué (Figures 4-5).

Dans la province de Gênes, la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups a augmenté de façon linéaire et significative de 1987 à 2005 ($R^2 = 0,444$, $SE = 12,65$, $F = 11,40$, $P = 0,006$) (Fig. 6). Des tendances significatives ont été observées pour le chevreuil ($y = - 0,5 + 0,3 t$, $R^2 = 0,281$, $SE = 3,17$, $F = 6,07$, $P = 0,030$) et pour le daim ($y = - 3,0 + 1,0 t$, $R^2 = 0,254$, $SE = 9,75$, $F = 5,43$, $P = 0,038$), alors qu'aucune tendance n'a été observée pour le sanglier.

Abondance des ongulés sauvages en Italie et leur utilisation par les loups

L'abondance globale des ongulés sauvages en Italie est passée d'environ 188 000 têtes en 1977 à 1 383 000 en 2004 ; cette augmentation est principalement due à une reprise spectaculaire des populations de sangliers (1900-667 000 individus) et de chevreuils (102 000-464 000 individus), alors que les autres espèces, même si elles ont connu des augmentations marquées, ont à peine contribué à la tendance générale, en raison de leur faible nombre et de leurs distributions étroites (Fig. 7).

Une relation positive et significative est apparue entre la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups et leur abondance globale en Italie, en accord avec un modèle logarithmique ($y = - 446,6 + 38,0 \ln(x)$, $R^2 = 0,470$, $SE = 25,73$, $F = 24,96$, $P < 0,0001$). Si l'on considère les différentes espèces d'ongulés sauvages, des relations significatives et positives n'ont été observées que pour les sangliers ($y = - 6,7 + 2,6 x - 2,4 x^2$, $R^2 = 0,247$, $SE = 21,42$, $F = 5,42$, $P = 0,011$) et pour les chevreuils ($y = - 10,2 + 0,0001 x$, $R^2 = 0,371$, $SE = 13,07$, $F = 16,91$, $P < 0,0001$).

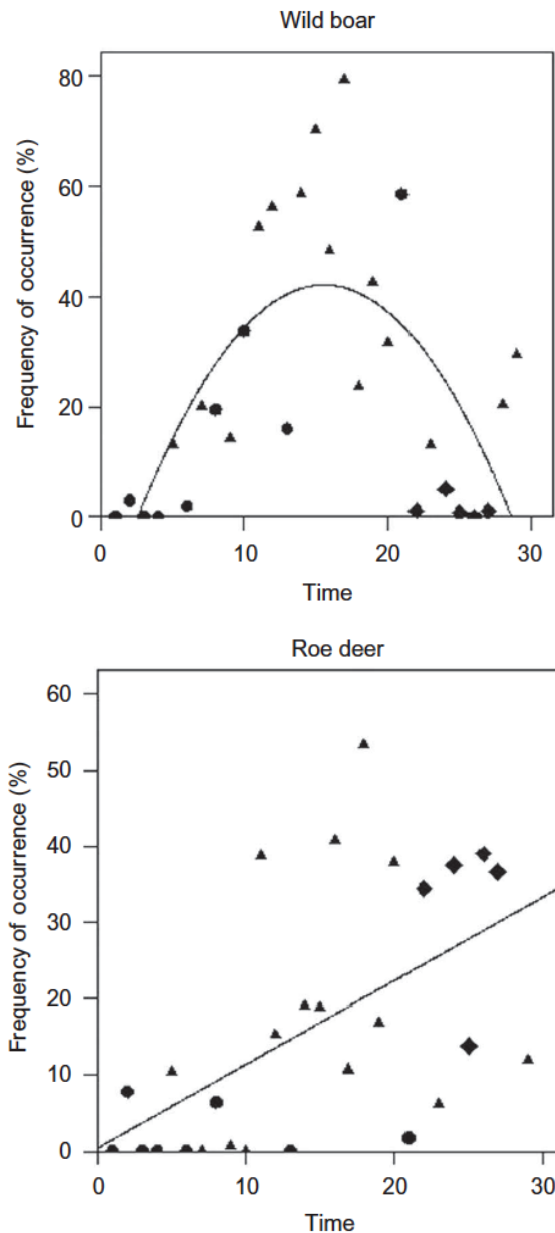


Fig. 3 - Évolution de la fréquence de présence du sanglier et du chevreuil dans le régime alimentaire du loup en Italie de 1976 à 2004 (cercles, centre-sud des Apennins ; triangles, nord des Apennins ; losanges, ouest des Alpes ; sanglier : $y = -18,2 + 7,7 t - 0,3 t^2$; chevreuil : $y = 0,5 + 1,1 t$)

DISCUSSION

Le régime alimentaire des loups est très différent d'une zone géographique à l'autre, en particulier en ce qui concerne les ongulés sauvages et le bétail. Les études menées dans le centre-sud des Apennins ont montré une utilisation importante du bétail, alors que dans le nord des Apennins, la présence d'ongulés sauvages augmente et que dans les Alpes occidentales, l'utilisation du bétail est négligeable et le régime alimentaire est caractérisé par de grands herbivores sauvages. En fait, la richesse et l'abondance des communautés d'ongulés sauvages en Italie suivent un gradient nord-sud, des Alpes au sud des Apennins, où certaines espèces (c'est-à-dire le cerf rouge et le chevreuil) sont localisées et présentent de faibles densités (PEDROTTI et al. 2001 ; APOLLONIO 2004). En outre, l'abondance du bétail et les méthodes d'élevage, ainsi que les proportions des différentes espèces, montrent de grandes différences entre les Alpes et les Apennins et dans les différentes parties de la chaîne

des Apennins, avec des conséquences sur la disponibilité des proies domestiques et, à leur tour, sur les habitudes alimentaires des loups (ISTAT 2003).

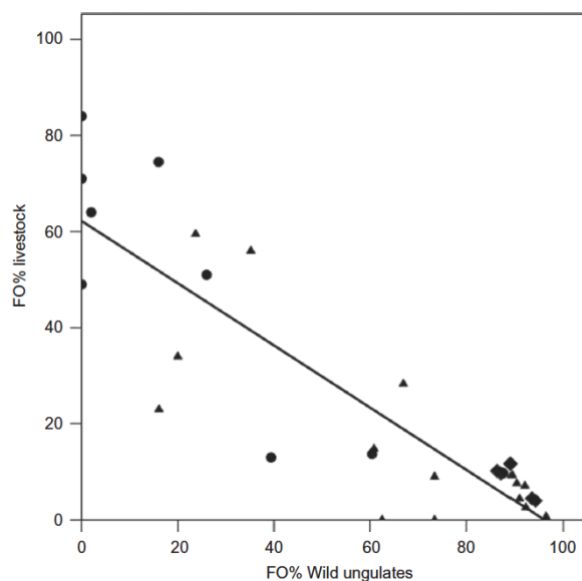


Fig. 4 - Relation entre la fréquence d'occurrence du bétail et des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup en Italie ($y = 62,2 - 0,7 \cdot x$)

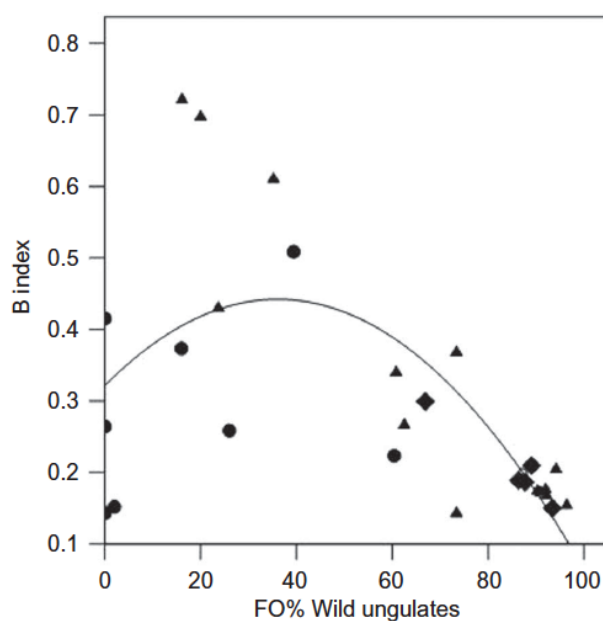


Fig. 5 - Relation entre la largeur du régime alimentaire des loups (indice B de Levins) et la fréquence de présence des ongulés ($y = 0,3 + 0,1 \cdot x - 0,0001 \cdot x^2$)

Le régime alimentaire des loups dans les trois zones géographiques diffère également dans la composition spécifique de la composante ongulés sauvages ; en particulier, des différences ont été enregistrées pour le sanglier, le chevreuil, le cerf élaphe et le chamois. L'utilisation de sangliers a augmenté du centre-sud au nord des Apennins et a diminué de façon marquée dans les Alpes occidentales ; la présence de chevreuils et de cerfs dans le régime alimentaire des loups a augmenté de façon régulière du sud au nord, atteignant un maximum dans les zones d'étude des Alpes occidentales. Enfin, le chamois n'est présent dans le régime alimentaire du loup que dans les Alpes, si l'on exclut une présence limitée de chamois des

Apennins (*Rupicapra pyrenaica ornata*) dans une étude réalisée dans le parc national des Abruzzes (PATALANO & LOVARI 1993) ; ceci est dû à l'absence de population de chamois dans les Apennins, à l'exception de quelques zones dans lesquelles aucune étude n'a été réalisée. L'utilisation des espèces d'ongulés sauvages par les loups semble liée à leur disponibilité au niveau de l'aire de répartition, mais localement, il peut y avoir des exceptions en raison des caractéristiques comportementales et de l'accessibilité des différentes espèces (HUGGARD 1993 ; MERIGGI et al. 1996 ; MERIGGI & LOVARI 1996). En particulier, dans certaines régions, les loups choisissent des espèces qui vivent en grands groupes, qui sont faciles à détecter et sur lesquelles le prédateur peut mener une chasse ciblée, contrairement à d'autres espèces solitaires pour lesquelles les taux de prédation dépendent principalement du taux de rencontre (HUGGARD 1993 ; MERIGGI et al. 1996 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002). En Italie, le sanglier est l'espèce proie la plus importante, contrairement à d'autres régions paléarctiques où le cerf est l'espèce clé pour les loups et où le sanglier est généralement la deuxième espèce (REIG & JEDRZEJEWSKI 1988 ; JEDRZEJEWSKI et al. 1992 ; SMIETANA & KLIMEK 1993 ; JEDRZEJEWSKA et al. 1994 ; OKARMA 1995 ; MERIGGI & LOVARI 1996 ; GULA 2004). La forte utilisation du sanglier en Italie peut s'expliquer comme suit : (i) l'espèce vit en grands groupes facilement détectables par un prédateur, (ii) les naissances ont lieu toute l'année, particulièrement au printemps-été (MERIGGI et al. 1988), et (iii) les sous-adultes quittent les groupes matriarcaux en même temps que les nouvelles naissances, devenant ainsi des proies plus faciles (HECK & RASCHKE 1980 ; MAUGET et al. 1984).

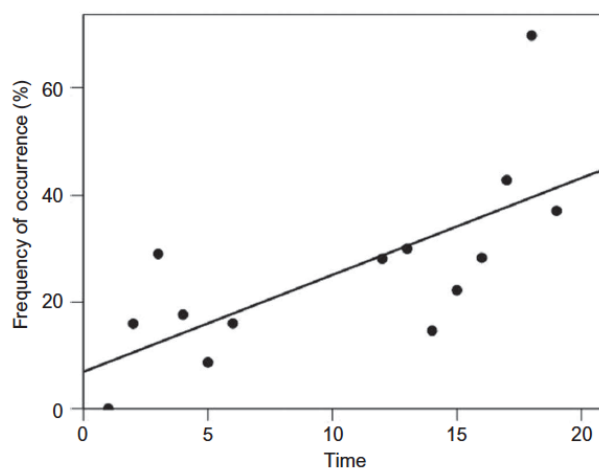


Fig. 6 - Évolution de la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup dans la province de Gênes de 1987 à 2005 ($y = 6,9 + 1,8 t$)

La **deuxième espèce** en termes d'importance dans le régime alimentaire des loups en Italie était le **chevreuil** qui est répandu et abondant en particulier dans le nord des Apennins et dans les Alpes ; le chevreuil, lorsqu'il est présent en haute densité, peut être une proie rentable pour les loups en raison du **taux élevé de rencontre** et du faible temps de manipulation (CURIO 1976 ; HUGGARD 1993 ; MERIGGI et al. 1996 ; MERIGGI & LOVARI 1996 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002). De plus, des études nord-Américaines et Européennes ont montré que la taille des proies des loups est liée à la taille de la meute (THURBER & PETERSON 1993 ; SCHMIDT & MECH 1997 ; HAYES et al. 2000 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002) ; en Europe et particulièrement dans la région méditerranéenne, les meutes de loups sont des groupes familiaux de peu d'individus, généralement de deux à quatre, et dépassent

rarement six membres (BOITANI 1992 ; BOITANI & CIUCCI 1993 ; MERIGGI et al. 1996 ; SCHENONE et al. 2004). Par conséquent, la prédation sur les chevreuils peut satisfaire les besoins alimentaires des petites meutes, permettant également une consommation complète des proies en peu de temps (JEDRZEJEWSKI et al. 2002).

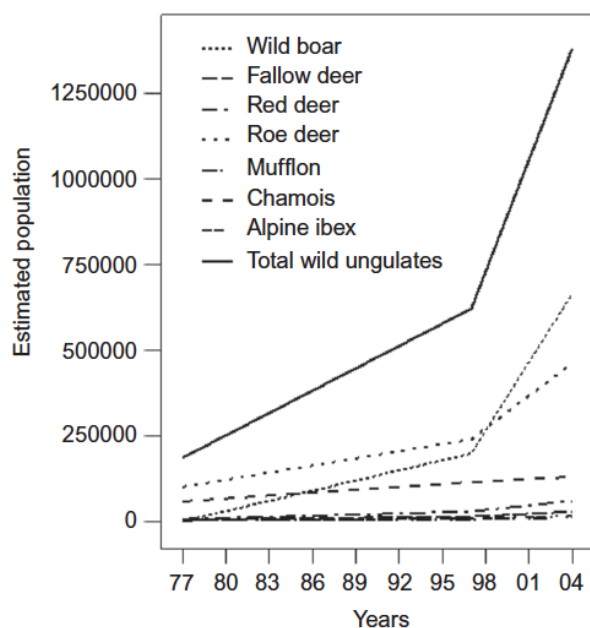


Fig. 7 - Évolution de la population d'ongulés sauvages en Italie de 1977 à 2004

Le **cerf** rouge était la **troisième espèce** par ordre d'importance dans le régime alimentaire du loup et la quatrième après le daim dans le nord des Apennins. Dans les Alpes occidentales, où 37,4% de la population Italienne de cerfs est présente et où le sanglier est limité à de petites populations fragmentées, le cerf est la troisième espèce la plus utilisée après le chevreuil et le chamois. **Dans les Alpes occidentales, le chamois est l'ongulé le plus abondant ; néanmoins, il représente la deuxième espèce dans le régime alimentaire des loups.** Cela peut être dû à une meilleure adaptation aux conditions d'enneigement et à la topographie plus abrupte des vallées Alpines, ce qui entraîne une faible rentabilité de cette espèce de proie. De plus, la présence de pâturages entrecoupés de forêts de conifères à basse altitude dans les Alpes occidentales pourrait contribuer à une approche facile par les loups de leurs principales proies (chevreuils et cerfs) pendant la saison hivernale (GAZZOLA et al. 2007).

En Italie, les **communautés d'ongulés** sauvages ont plus d'espèces avec des densités de population plus élevées que dans d'autres situations d'Europe du Nord et d'Amérique du Nord ; cela conduit à une plus grande **flexibilité** dans le choix des proies par les loups pour satisfaire les besoins alimentaires des membres de la meute au cours des différentes saisons (OKARMA 1995 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002 ; PETERSON & CIUCCI 2003 ; MELIS et al. 2006, 2009).

Notre analyse a mis en évidence une tendance à l'augmentation de l'utilisation des ongulés sauvages par les loups non seulement au niveau national, mais aussi au niveau régional et local. Si la tendance n'avait été détectée qu'au niveau national, il se pourrait qu'elle ait été influencée par l'augmentation des informations sur l'écologie alimentaire des loups dans les zones récemment recolonisées par l'espèce (c'est-à-dire le nord des Apennins et l'ouest des

Alpes), où les populations d'ongulés sauvages sont plus abondantes et les communautés plus riches (APOLLONIO 2004 ; GAZZOLA et al. 2007). En outre, l'utilisation d'ongulés sauvages pourrait être influencée par les différences de disponibilité du bétail et de méthodes d'élevage entre les zones géographiques. Cependant, l'augmentation de l'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups que nous avons enregistrée dans la même région ou dans les zones d'étude par la suite dépend peut-être de l'augmentation des populations de proies (RAGNI et al. 1985, 1996 ; MERIGGI et al. 1991, 1996 ; GILIO 2001 ; SCHENONE et al. 2004 ; MERIGGI & SCHENONE 2007). En particulier, dans la zone d'étude de la province de Gênes, l'occurrence des ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups a varié de 0% en 1987 à 70% en 2004 ; au cours de la même période, les prélèvements de chasse de sangliers dans la zone occupée par les loups ont augmenté de 606 à 2067 têtes et les comptages de chevreuils et de daims ont montré des augmentations marquées des densités de population (chevreuils : de 21 par km² en 1997 à 53,4 par km² en 2005 ; daims : de 0,7 par km² en 1994 à 20,2 par km² en 2005 ; GENOA PROVINCE WILDLIFE SERVICE données non publiées). De même, dans le parc national du Pollino (sud de l'Italie), une première étude sur le régime alimentaire des loups a révélé une présence d'ongulés sauvages de 16% (BORELLI 1999), alors que par la suite les ongulés sauvages ont augmenté jusqu'à 60,4% (CIUCCI et al. 2004). Dans la région de l'Ombrie (Italie centrale), la fréquence d'occurrence des ongulés sauvages a également augmenté sur une période de 10 ans, passant de 0% à 26% (RAGNI et al. 1985, 1996).

Les espèces d'ongulés sauvages pour lesquelles nous avons trouvé des tendances significatives sont le sanglier, le chevreuil, le cerf élaphe et le chamois. L'utilisation du sanglier par les loups a augmenté jusqu'au milieu des années 90, après quoi elle a diminué ; cette tendance pourrait être due d'une part au déplacement des études sur le régime alimentaire dans les zones récemment colonisées des Alpes occidentales où les densités de population de sangliers sont plus faibles que dans les Apennins (PEDROTTI et al. 2001 ; APOLLONIO 2004), et d'autre part à l'augmentation de l'utilisation d'autres espèces d'ongulés sauvages telles que le chevreuil. La présence du chevreuil a augmenté de façon linéaire dans le régime alimentaire des loups, ce qui montre que cette espèce pourrait être une proie très rentable pour les loups. Comme pour le chevreuil et le chamois, l'augmentation marquée du régime alimentaire du loup au cours des dernières années est principalement due à la contribution des études réalisées dans les zones Alpines.

L'augmentation des ongulés sauvages s'accompagne d'une réduction significative du bétail dans le régime alimentaire des loups ; la relation négative et hautement significative entre les deux fréquences d'apparition suggère que lorsque les loups peuvent choisir entre les deux catégories de proies, ils préfèrent les proies sauvages. Ce résultat est en accord avec les conclusions de MERIGGI & LOVARI (1996) pour la région méditerranéenne et semble être une constante du comportement prédateur des loups en Europe, même si des changements par rapport à ce modèle peuvent être observés à l'échelle locale (OKARMA 1995 ; COZZA et al. 1996 ; POULLE et al. 1997). Selon la théorie de la recherche optimale de nourriture (STEPHEN & KREBS 1986 ; HUGHES 1993), les loups préféreraient les herbivores domestiques aux sauvages en raison (i) de leur distribution très dense dans des pâturages nouveaux et connus (réduction du temps de recherche et plus grande possibilité de choix des proies), (ii) de leur faible capacité à détecter et à éviter les prédateurs en raison de la domestication (plus grande probabilité d'attaquer avec succès la proie), et (iii) de leur

comportement de fuite peu efficace (réduction des échecs de l'attaque). Cependant, les perturbations causées par l'homme peuvent rendre les proies domestiques moins rentables que les proies sauvages ; en particulier, les loups risquent d'être tués et il est fort probable qu'ils n'exploitent pas pleinement les carcasses (MERIGGI et al. 1996).

Comme pour la fréquence de présence du bétail, la largeur du régime alimentaire est aussi négativement et significativement liée à la présence d'ongulés sauvages ; cependant, cette relation montre une augmentation de la largeur du régime alimentaire jusqu'à des valeurs moyennes de présence d'ongulés sauvages (40-50%), après quoi elle diminue. Ce résultat suggère que lorsque les herbivores sauvages sont rares, les loups sont obligés d'utiliser d'autres sources de nourriture (par exemple des petits mammifères, des lagomorphes, des fruits et des déchets). Dans le sud de l'Europe, les loups ont tendance à s'attaquer aux ongulés sauvages, mais localement ils peuvent adopter un régime alimentaire moins spécialisé, afin de survivre dans des zones où la disponibilité de grands herbivores sauvages et domestiques est faible (OKARMA 1995 ; MERIGGI et al. 1996 ; MERIGGI & LOVARI 1996 ; PETERSON & CIUCCI 2003).

De nos analyses, il ressort qu'en Italie les loups utilisent de plus en plus d'ongulés sauvages, alors que parallèlement la présence du bétail diminue, en particulier dans les Alpes. Ceci est certainement positif en ce qui concerne une solution aux problèmes de l'attitude humaine envers le loup dans les zones de nouvelle colonisation, même si les effets sur les populations d'ongulés sauvages devraient être étudiés en profondeur. En Europe, il semble que les loups puissent avoir un effet limitant uniquement sur le cerf élaphe, pour lequel la prédation représente jusqu'à 40% de la mortalité totale (32% dans les Alpes occidentales ; GAZZOLA et al. 2007), alors que pour les autres espèces d'ongulés sauvages, les principaux facteurs limitants sont l'habitat, l'approvisionnement en nourriture, le climat, la chasse et les accidents de la circulation (OKARMA 1995 ; JEDRZEJEWSKI et al. 2002 ; MELIS et al. 2006, 2009 ; GAZZOLA et al. 2007). En Italie, compte tenu des densités actuelles et potentielles des populations d'ongulés sauvages et de la richesse spécifique des guildes, il n'est pas plausible que la prédation par les loups puisse être un effet limitant. En fait, en Italie, le climat doux et les habitats très productifs peuvent réduire l'impact relatif de la prédation, peut-être en raison d'une meilleure capacité des espèces d'ongulés à compenser les pertes dues à la prédation par un taux de production plus élevé (JEDRZEJEWSKA & JEDRZEJEWSKI 2005 ; MELIS et al. 2009).