

Habitudes alimentaires et chevauchement des niches trophiques du loup *canis lupus*, L. 1758 et du renard roux *vulpes vulpes* (L. 1758) dans une zone de montagne méditerranéenne

FOOD HABITS AND TROPHIC NICHE OVERLAP OF THE WOLF *CANIS LUPUS*, L. 1758 AND THE RED FOX *VULPES VULPES* (L. 1758) IN A MEDITERRANEAN MOUNTAIN AREA

Marianna PATALANO* and Sandro LOVARI**

* Istituto Zooprofilattico Sperimentale dell'Abruzzo e Molise « G. Caporale », 64100 Teramo, Italy.

** Dipartimento di Biologia Evolutiva, Gruppo di Etologia e Ecologia Comportamentale, Università di Siena, Via P.A. Mattioli 4, 53100 Siena, Italy.
Requests for reprints should be sent to this address (c/o Sandro Lovari).

Rev. Ecol. (Terre Vie), vol. 48, 1993.

Résumé

Les régimes alimentaires du Loup *Canis lupus* et du Renard roux *Vulpes vulpes* ont été étudiés par analyse de leurs fèces dans le Parc National des Abruzzes, dans l'Apennin central (Italie), de 1981 à 1983. Les Ongulés sauvages et domestiques constituent l'essentiel du régime alimentaire du Loup, et l'augmentation de la consommation des espèces sauvages (renforcées par réintroductions dans le parc) ne s'est pas accompagnée d'une diminution de la prédation sur les espèces domestiques. Les ordures ne constituent pas un élément important du régime du Loup dans la région considérée ; ce n'est qu'entre décembre 1981 et mai 1982 qu'elles atteignent 10,25% du régime (en volume). Les rongeurs sont les proies principales du Renard dans notre zone d'étude, bien que leur consommation ait diminué pendant la période de nos observations. A cette réduction a correspondu une augmentation de la capture des Insectivores, proies pourtant peu recherchées, en général, par le Renard. Ces Insectivores constituèrent une part importante du régime de nos renards de décembre 1982 à mai 1983. Les fruits représentent également un élément important du régime du Renard dans cette région ; ils en constituèrent même l'essentiel de juin à novembre 1983. Pendant toute la durée de notre étude, les ordures n'apparurent guère dans le régime des renards. Le chevauchement des régimes alimentaires du Loup et du Renard s'avère donc faible en milieu intact et protégé, ces Carnivores prélevant des proies de taille différente.

INTRODUCTION

Très peu d'études comparatives ont été menées simultanément sur le régime alimentaire des loups et des renards roux vivant dans une même zone (Macdonald et al, 1980 ; Reig et al, 1985).

Alors qu'il existe de nombreuses données sur les habitudes alimentaires du renard dans diverses régions méditerranéennes (e.g. Amores, 1975 ; Reynolds, 1979 ; Brana & Del Campo, 1980 ; Prigioni, 1991), seules quelques études partielles ont été publiées sur le régime alimentaire du loup dans le bassin méditerranéen (Italie : Boitani, 1982 ; Ragni et al, 1985 ; Matteucci, 1987 ; Meriggi et al, 1991 ; Portugal : Paixao de Magalhaes & Petrucci Fonseca,

1982 ; Espagne : Castroviejo et al, 1981 ; Brana et al, 1982 ; Salvador & Abad, 1987 ; Israël : Mendelsshon, 1982).

Macdonald et al. (1980) ont constaté un certain **chevauchement** des habitudes alimentaires entre le loup et le renard roux, notamment en ce qui concerne l'utilisation des décharges. Ils ont conclu qu'il était peu probable que cela soit un facteur clé pour limiter la population de l'un ou l'autre carnivore en raison de la grande quantité d'ordures dans les décharges de la zone d'étude, c'est-à-dire le massif de la Majella. Inversement, Patalano (1991) a montré que la dépendance du loup et du renard à l'égard des décharges n'était pas importante dans la zone centrale du parc national des Abruzzes, dans les Apennins centraux. Elle a suggéré que les écosystèmes bien préservés du parc ne devraient pas fournir de raison à ces carnivores de fréquenter les décharges comme sources régulières de nourriture.

Les objectifs de notre recherche étaient les suivants :

A. fournir une étude qualitative et quantitative détaillée sur les habitudes alimentaires du loup et du renard roux dans une zone de montagne méditerranéenne où les écosystèmes naturels sont relativement vierges (Locati, 1989).

B. évaluer l'étendue du chevauchement des régimes alimentaires dans une zone où la dépendance locale à l'égard des décharges est négligeable pour les deux espèces (Patalano, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Entre décembre 1981 et novembre 1983, un total de 136 excréments de loups (taille de l'échantillon : Déc. 1981-mai 1982, N = 30 ; Juin-Nov. 1982, N = 36 ; Déc. 1982-mai 1983, N = 42 ; Juin-Nov. 1983, N = 28) et 264 excréments de renards (taille des échantillons : Déc. 1981-mai 1982, N = 26 ; Juin-Nov. 1982, N = 63 ; Déc. 1982-mai 1983, N = 72 ; Juin-Nov. 1983, N = 103) ont été collectés au cours d'excursions mensuelles le long d'un itinéraire d'environ 25 km traversant la zone d'étude. Nous sommes conscients qu'une analyse du régime alimentaire à des intervalles plus courts que tous les six mois (par exemple mensuels ou bimensuels) aurait fourni des informations plus détaillées. Cela a été impossible pour deux raisons dans le cas du Loup : (1) les crottes de Loup étaient peu fréquentes (mode : 10 par mois ; médiane : 7 par mois), ce qui excluait une analyse représentative du régime alimentaire à moins de regrouper les données de plusieurs mois ; (2) les conditions hivernales sévères ont rendu difficile la collecte des crottes en janvier-mars ; les crottes de Loup s'enfonçaient dans la neige et étaient ensuite recouvertes au cours d'autres chutes de neige. Ainsi, la plupart des crottes hivernales n'ont pu être récupérées qu'au début du printemps, lors de la fonte des neiges : l'évaluation de l'âge des crottes était alors largement subjective. C'est pourquoi des échantillons de six mois (saison chaude : juin à novembre ; saison froide : décembre à mai) ont été choisis comme le meilleur compromis. Les fèces de renard ont été beaucoup plus souvent rencontrées que celles des loups, mais elles ont fait l'objet de la même analyse à des fins comparatives. Un rapport détaillé sur les habitudes alimentaires des renards sera publié ailleurs (Patalano, en préparation). L'altitude à laquelle nous avons collecté les crottes se situait entre environ 1 200 et 2 000 m au-dessus du niveau de la mer. Nous n'avons pas prélevé d'échantillons à des altitudes inférieures afin de réduire la possibilité de collecter des fèces de chiens de village en liberté. Quelques excréments de loups ont été collectés sur des sites de marquage de cette espèce à plus de 1 500 m d'altitude. Les excréments ont été stockés

dans des sacs en polyéthylène, congelés et analysés ultérieurement comme décrit par Kruuk & Parish (1981) et Ciampalini & Lovari (1985). Les échantillons ont été lavés dans un tamis à thé (1,3 mm de maille) et le sédiment a été examiné au microscope binoculaire pour détecter la présence de soies de vers de terre. Cet examen a été effectué sur toutes les crottes de Renard, mais seulement sur une crotte de Loup sur cinq, car il a été considéré comme improbable qu'un Carnivore aussi grand puisse se nourrir de vers de terre. Les aliments présents dans les crottes ont été identifiés par comparaison avec du matériel de référence (par ex. poils, os, plumes, graines). La reconnaissance des poils a également été basée sur l'analyse des caractéristiques microscopiques spécifiques au taxon (Faliu et al., 1980 ; Debrot et al., 1982). L'identification des petits mammifères a été facilitée par leurs mandibules et leurs dents, lorsqu'elles sont présentes dans les excréments (Toschi, 1965 ; G. Amori, in litt). Nous avons appelé « matériel non identifié » ce qui apparaissait dans les excréments comme des composants le plus souvent homogènes, souvent amorphes, dont l'origine ne pouvait être retracée. Les quelques éléments (par exemple de minuscules pointes d'os, des fragments de poils) parfois détectés dans une telle matrice ne fournissaient pas d'indice utile pour l'identification. Les données ont été analysées en pourcentage d'occurrence et en volume estimé dans le régime alimentaire total (cf. Kruuk & Parish, 1981 ; Ciampalini & Lovari, 1985). L'étendue des niches trophiques du loup et du renard, ainsi que leur chevauchement, ont été respectivement évalués par les indices de Levins et de Pianka appliqués au pourcentage d'occurrence et au volume des catégories alimentaires dans le régime total (1) (Ricklefs, 1980 : 745-746).

(1) Levins Index : $B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$ where p_i is the proportion of records for a species in each category (i) of the food niche. Low niche breadth : 1 ; great niche breadth : n (number of food categories).

Pianka Index : $O_{jk} = \sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\left(\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2 \right)}$ where p_{ij} (or p_{ik}) is the proportion of the food category i recorded in the diet of the species j (or k).

L'indice de Pianka a également été utilisé pour calculer le degré de chevauchement des régimes alimentaires de chaque espèce, à différentes saisons et années. Les différences de régime entre les catégories d'aliments consommés par les deux espèces ont été évaluées à l'aide du test U de Mann-Whitney, bilatéral : comme n_2 était toujours supérieur à 20, la valeur de α a été calculée (Siegel, 1956). Les corrélations entre le poids corporel moyen des espèces proies et leur présence (occurrence, volume) dans le régime alimentaire des deux Carnivores, ainsi que celles entre les ongulés sauvages et domestiques dans le régime alimentaire du Loup, ont été testées par le coefficient de corrélation de rang de Spearman, unilatéral (Siegel, 1956). Les poids moyens ont été obtenus comme suit : nous avons pesé un échantillon d'invertébrés, de reptiles et d'oiseaux locaux ; les poids des mammifères ont été tirés de Toschi (1965) et de Vanden Brink (1969), tandis que ceux des grands mammifères sauvages et domestiques (veaux) ont été respectivement tirés de Perco (1987) et fournis par un vétérinaire local (R. Fico, *ex verbis*).

ZONE D'ÉTUDE

La zone où cette étude a été menée (environ 17 km²) se trouve au cœur du parc national des Abruzzes, dans les Apennins de l'Italie centrale (41°41'N, 13°50'E). Les températures moyennes (enregistrées à la station météorologique de Pescasseroli) au cours de la période

de recherche sont indiquées sur la Figure 1. La végétation de la zone se compose de petits vergers de pommiers, de poiriers et de cerisiers, de forêts mixtes (*Quercus cerris*, *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus*, *Cornus mas*, *Crataegus oxyacanta*, *Prunus spinosa*), de hêtraies (*Fagus sylvatica*) et de prairies alpines. Deux cents chamois (*Rupicapra pyrenaica*), environ cent cerfs (*Cervus elaphus*), plusieurs dizaines de chevreuils (*Capreolus capreolus*) et de sangliers (*Sus scrofa*) étaient présents. Les cerfs ont été réintroduits et la population de chevreuils a été renforcée dans le parc national des Abruzzes en 1970, puis de 1974 à 1976. L'élevage est très répandu dans notre zone d'étude (environ 1 180 ovins et caprins ; 250-300 bovins ; près de 200 équidés). Les activités touristiques sont bien développées pendant la période estivale. Deux décharges sont situées à proximité de deux villages, habités par environ 1940 personnes (à des altitudes respectives de 990 m et 1 000 m d'altitude).

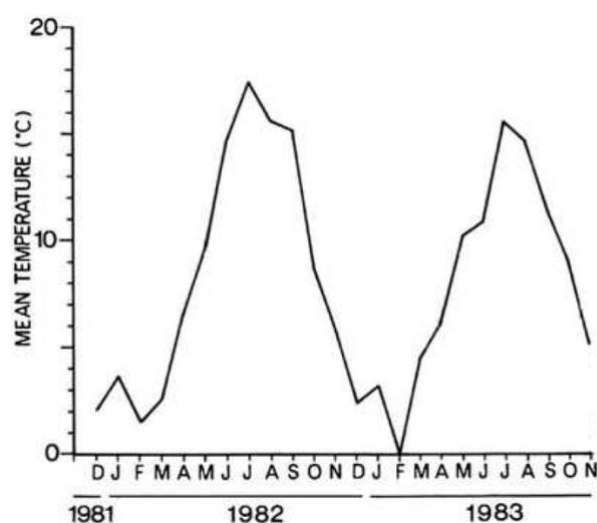


Figure 1 - Variation mensuelle moyenne de la température (°C) dans la zone d'étude tout au long de la période de recherche

RÉSULTATS

Loup

La base de l'alimentation du loup dans notre zone d'étude est constituée d'ongulés sauvages et domestiques, la consommation des premiers augmentant notablement tout au long de notre période d'étude (Fig. 2). La présence du Cerf élaphe dans les excréments du Loup (N = 34) dépasse celle du Chevreuil (N = 13), du Sanglier (N = 5) et du Chamois (N = 2) ; des poils de cervidés non identifiés ont également été trouvés dans sept excréments. Il a été affirmé que l'introduction d'ongulés sauvages (c'est-à-dire de cerfs) pourrait réduire la prédation du loup sur le bétail (par exemple Tassi, 1976 ; Boscagli, 1985). Pour vérifier cette hypothèse, nous avons calculé les corrélations entre les composants suivants du régime alimentaire du loup (% occurrence) : ongulés sauvages *vs.* domestiques ; ongulés sauvages *vs.* ovins/caprins ; ongulés sauvages *vs.* équidés/bovins ; cerfs rouges *vs.* ovins/caprins ; cerfs rouges *vs.* équidés/bovins ; chevreuils *vs.* ovins/caprins ; chevreuils *vs.* équidés/bovins. Aucune n'était significative (N. groupes de six mois = 4 ; r_s = de 0,1 à 0,75).

Peu de variations ont été observées dans les régimes alimentaires des loups des mois froids et chauds (Fig. 2). La part des rongeurs et du lièvre brun dans le régime alimentaire a commencé à diminuer fortement pendant la saison chaude de 1982, pour augmenter à nouveau légèrement pendant celle de 1983 (Fig. 4 et 5).

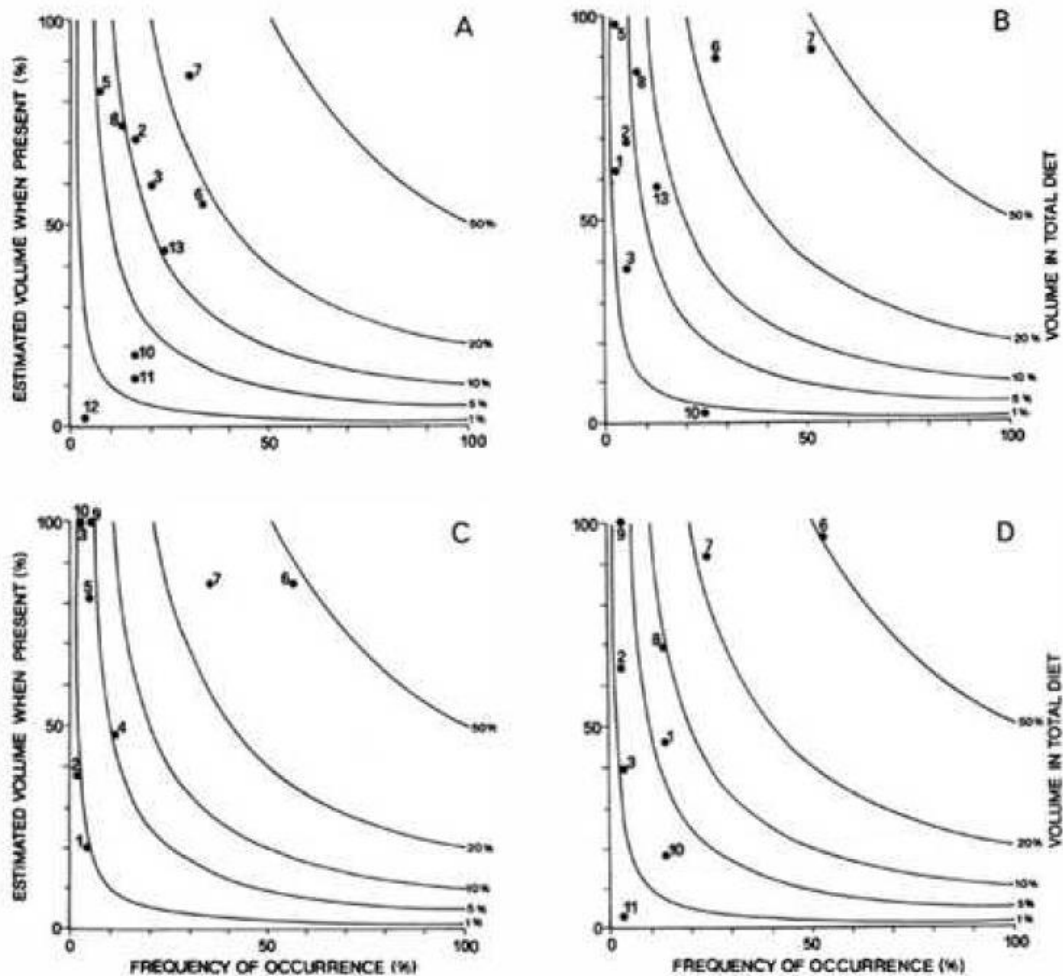


Figure 2 - Volume estimé des catégories d'aliments du Loup en fonction de leur fréquence d'apparition. Les isoplèthes relient les points de volume relatif égal dans le régime alimentaire global. 1 : Aves ; 2 : Rodentia ; 3 : Lagomorpha ; 4 : Ursidae ; 5 : Canidae ; 6 : Ungulata (sauvage) ; 7 : Ungulata (domestique) ; 8 : Mammifères non identifiés ; 9 : Matériel non identifié ; 10 : Graminaceae ; 11 : Autre matériel végétal ; 12 : Sol ; 13 : Ordures. A. déc. 1981-mai 1982 ; B. juin-nov. 1982 ; C. déc. 1982-mai 1983 ; D. juin-nov. 1983

Les pourcentages de Graminaceae et d'autre matériel végétal dans le régime (Fig. 4) étaient beaucoup plus élevés que les volumes correspondants (%) (Fig. 5), ce qui suggère que ce matériel a pu être ingéré en avalant d'autres aliments ou à des fins curatives. Les déchets, présents en 1981-82, sont tombés à des niveaux très bas en 1983 (Fig. 4 et 5). La catégorie « Matière non identifiée » est apparue dans le régime alimentaire du loup en 1983, en remplacement des débris. Ces substances non reconnaissables sont susceptibles de provenir de la nourriture trouvée dans les décharges par le Loup (cf. Boitani, 1982). Si c'est le cas, elles pourraient être regroupées avec les déchets (par ex. soies de porc, becs et griffes de poulet, morceaux de plastique, petit torchon, charbon de bois), ce qui expliquerait la disparition surprenante des déchets dans le régime alimentaire du loup en 1983 (Fig. 4 et 5). Le régime alimentaire du Loup est plus semblable aux différentes saisons d'une même année (déc. 1981-mai 1982/juin-nov. 1982, $O = 0,84$; déc. 1982-mai 1983/juin-nov. 1983, $O = 0,92$) qu'aux mêmes saisons d'années différentes (déc. 1981-mai 1982/déc. 1982-mai 1983, $O = 0,92$). 1982-mai 1983, $O = 0,73$; juin-nov. 1982/juin-nov. 1983, $O = 0,77$). L'étendue de la niche alimentaire a été inhabituellement importante au cours des mois froids de 1981-82, pour retomber à environ la moitié de ce niveau au cours des périodes suivantes (Tableau I). Il est intéressant de noter que les valeurs de l'indice de Levins calculées pour les occurrences et les volumes ne présentent que des différences mineures (Tableau I).

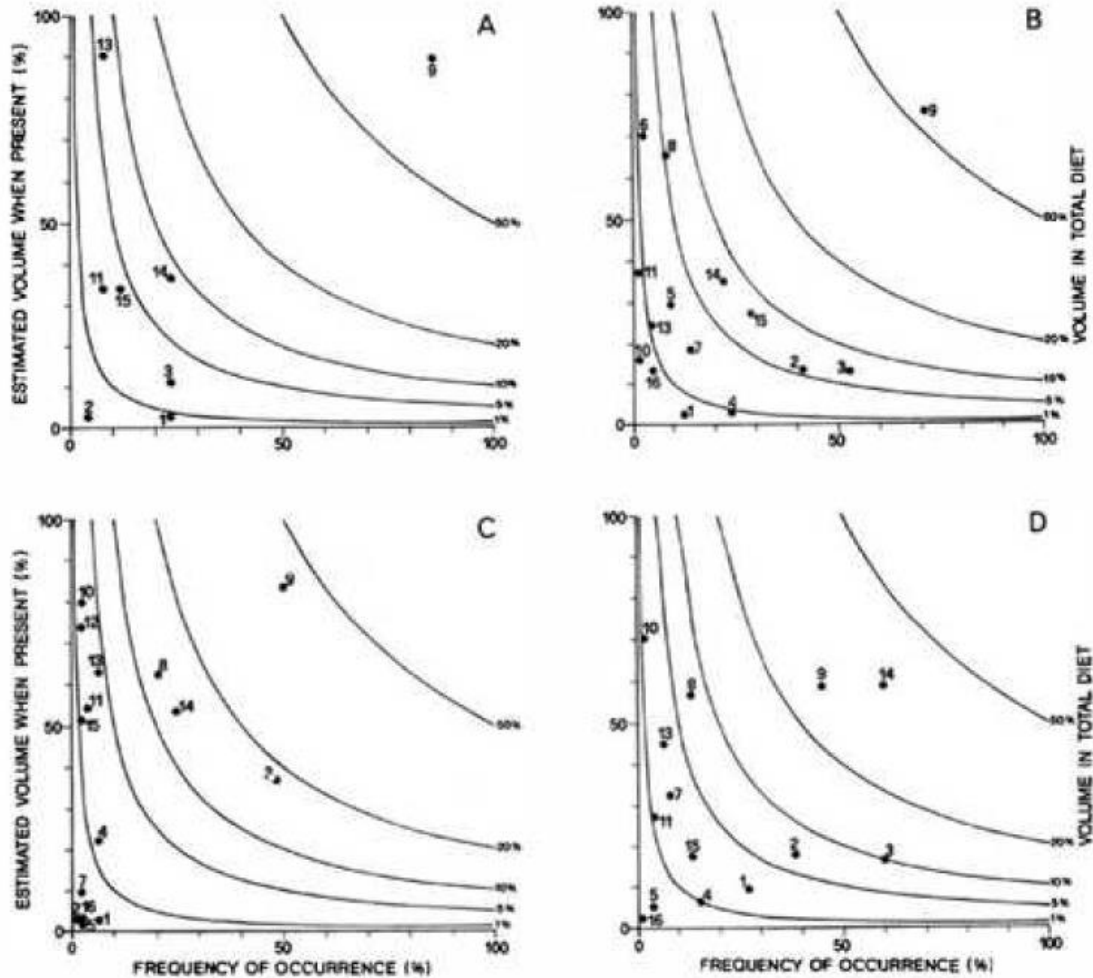


Figure 3 - Volume estimé des catégories alimentaires du **renard roux** en fonction de leur fréquence d'occurrence. Les isoplèthes relient les points de même volume relatif dans le régime alimentaire global 1 : Oligochaeta ; 2 : Orthoptera ; 3 : Coleoptera (imagines) ; 4 : Other Insects ; 5 : Coleoptera (larvae) ; 6 : Reptilia ; 7 : Aves ; 8 : Insectivora ; 9 : Rodentia ; 10 : Lagomorpha ; 11 : Ungulata (sauvage) ; 12 : Ungulata (domestique) ; 13 : Mammifères non identifiés ; 14 : Rosacées ; 15 : Autre matériel végétal ; 16 : Déchets. A. déc. 1981-mai 1982 ; B. juin-nov. 1982 ; C. déc. 1982-mai 1983 ; D. juin-nov. 1983

Renard

Les rongeurs constituent la base de l'alimentation du Renard (Fig. 3), bien que leur importance ait diminué tout au long de la période d'étude (Fig. 3, 4, 5). Alors que le nombre de catégories d'aliments était anormalement faible (Tableau I) pendant les mois froids de 1981-82, lorsque les rongeurs atteignaient l'isoplèthe de 75% dans le régime alimentaire (Fig. 3), il a presque doublé de décembre 1982 à mai 1983, ainsi que pendant les saisons chaudes de 1982 et 1983. La consommation de fruits (cerises de Prunellier, poires sauvages et fruits de *Rosa* spp.) a augmenté au fur et à mesure que celle des rongeurs diminuait, devenant l'aliment de base du Renard entre juin et novembre 1983 (Fig. 3, 4, 5). En décembre 1982-mai 1983, les coléoptères ont atteint presque 20% du volume du régime total pour retomber à 10% au semestre suivant (Fig. 3). **De façon surprenante, la consommation des Insectivores (taupes et musaraignes) a fortement augmenté au cours du troisième semestre, pour devenir l'un des principaux composants du régime alimentaire** (Fig. 3). Ceci est inhabituel, car les renards semblent ne pas aimer ces mammifères (Macdonald, 1977). Les valeurs de l'indice de Pianka ont montré que les différences dans le régime alimentaire du renard étaient plus faibles à la même saison des différentes années (déc. 1981-mai 1982/déc. 1982-mai 1983, $O = 0,83$;

juin-novembre 1982/juin-novembre 1983, $O = 0,89$) qu'aux différentes saisons de la même année (déc. 1981-mai 1982/juin-novembre 1982, $O = 0,82$; déc. 1982-mai 1983/juin-novembre 1983, $O = 0,86$). La variation saisonnière de l'indice de Levins (Tableau I) dans le régime alimentaire du renard roux pourrait probablement dépendre de la disponibilité saisonnière de certaines ressources alimentaires (cf. Cavallini & Lovari, 1991). La variation de la niche trophique n'a pas été importante tout au long de la période d'étude, mais il faut noter que l'indice de Levins pour les occurrences était presque deux fois plus important que celui calculé pour les volumes, pendant les saisons chaudes, et en décembre 1981-mai 1982 (Tableau I).

Tableau I - Étendue et chevauchement des niches trophiques du loup et du renard roux, sur la base du pourcentage d'occurrence et du volume estimé

Value of maximum overlap = 1. F.C. : food categories. See Material and Methods for statistics.

	Trophic Niche Breadth						Trophic Niche Overlap	
	Wolf			Red fox			O	
	B		F.C. (N)	B		F.C. (N)		
Occ. (%)	Vol. (%)	Occ. (%)		Vol. (%)	Occ. (%)		Vol. (%)	
Dec. 1981-May 1982	7.89	6.91	10	3.77	1.73	8	0.32	0.34
Jun. 1982-Nov. 1982	4.61	3.18	9	7.20	3.18	15	0.09	0.07
Dec. 1982-May 1983	3.34	2.97	9	5.57	4.78	15	0.08	0.07
Jun. 1983-Nov. 1983	4.43	3.01	9	7.31	4.86	14	0.09	0.06

Chevauchement des niches trophiques

Le loup et le renard semblent s'attaquer à des espèces animales de taille différente : les espèces plus grandes sont significativement plus fréquentes dans le régime alimentaire du loup que dans celui du renard, et vice versa (loup : $N = 10$; $r_s = 0,75$; $p < 0,01$, pour les occurrences et les volumes ; renard : $N = 10$; $r_s = - 0,63$; $p < 0,05$, pour les occurrences ; $r_s = - 0,50$; $0,05 < p < 0,10$, pour les volumes) (Figs. 4 et 5). Il est intéressant de noter que si aucun reste de canidé n'apparaît dans le régime du Renard (Fig. 4 et 5), le régime du Loup en comprend certains (tous les chiens, sauf un cas douteux) (Fig. 4 et 5). Alors que les fruits et autres végétaux sont utilisés presque exclusivement par le Renard (Fig. 4 et 5), les Graminées sont présentes principalement dans le régime du Loup (Fig. 4), mais en très faible quantité (Fig. 5).

Dans l'ensemble, les régimes alimentaires du Loup et du Renard se chevauchent peu, sauf en décembre 1981-mai 1982 (Tableau I). Dans les catégories alimentaires partagées par le Loup et le Renard roux, les rongeurs, les ongulés sauvages et le bétail apparaissent en quantités significativement différentes (Tableau II).

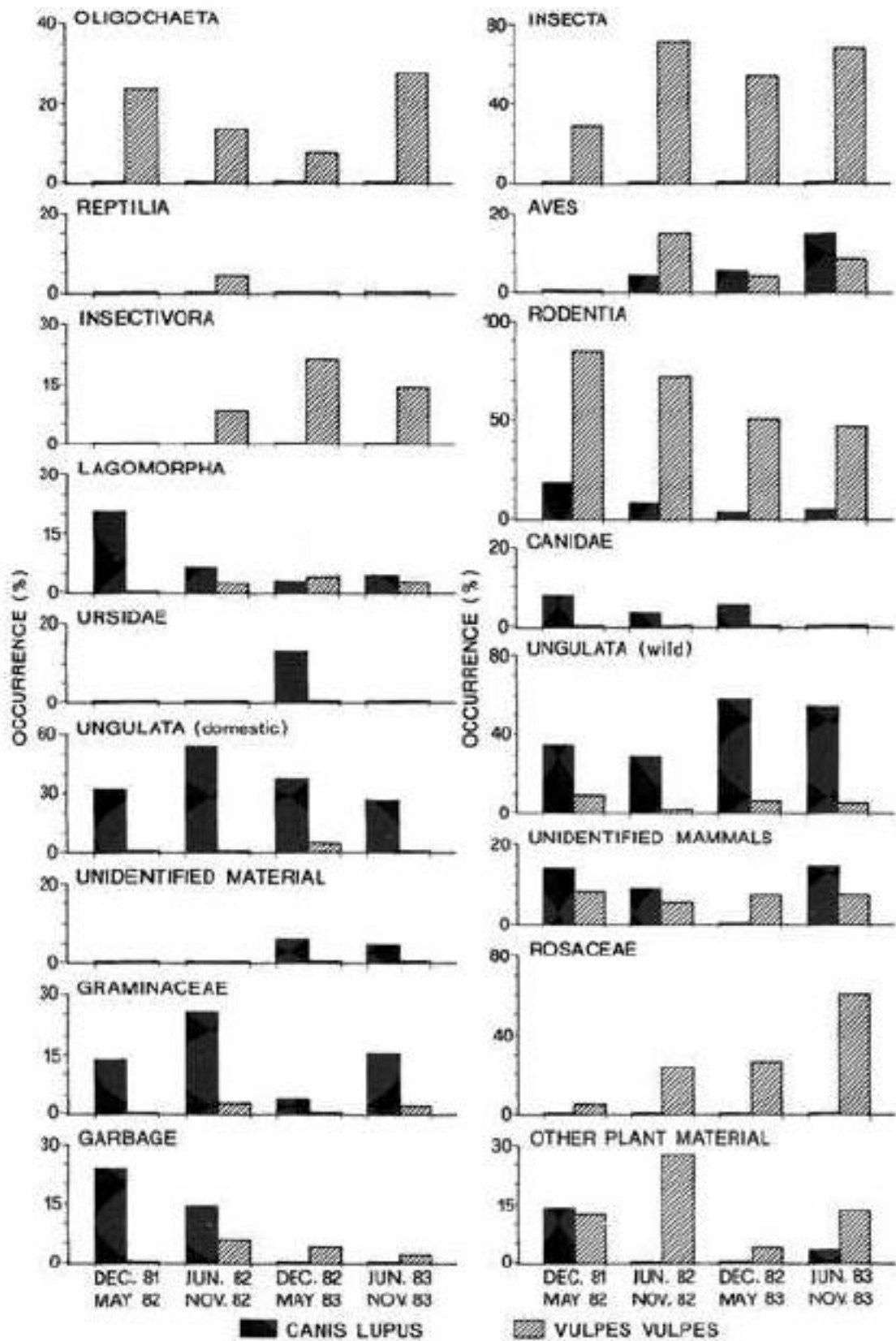


Figure 4 - Pourcentage d'occurrence des catégories d'aliments dans les régimes alimentaires du loup et du renard roux tout au long de la période de recherche

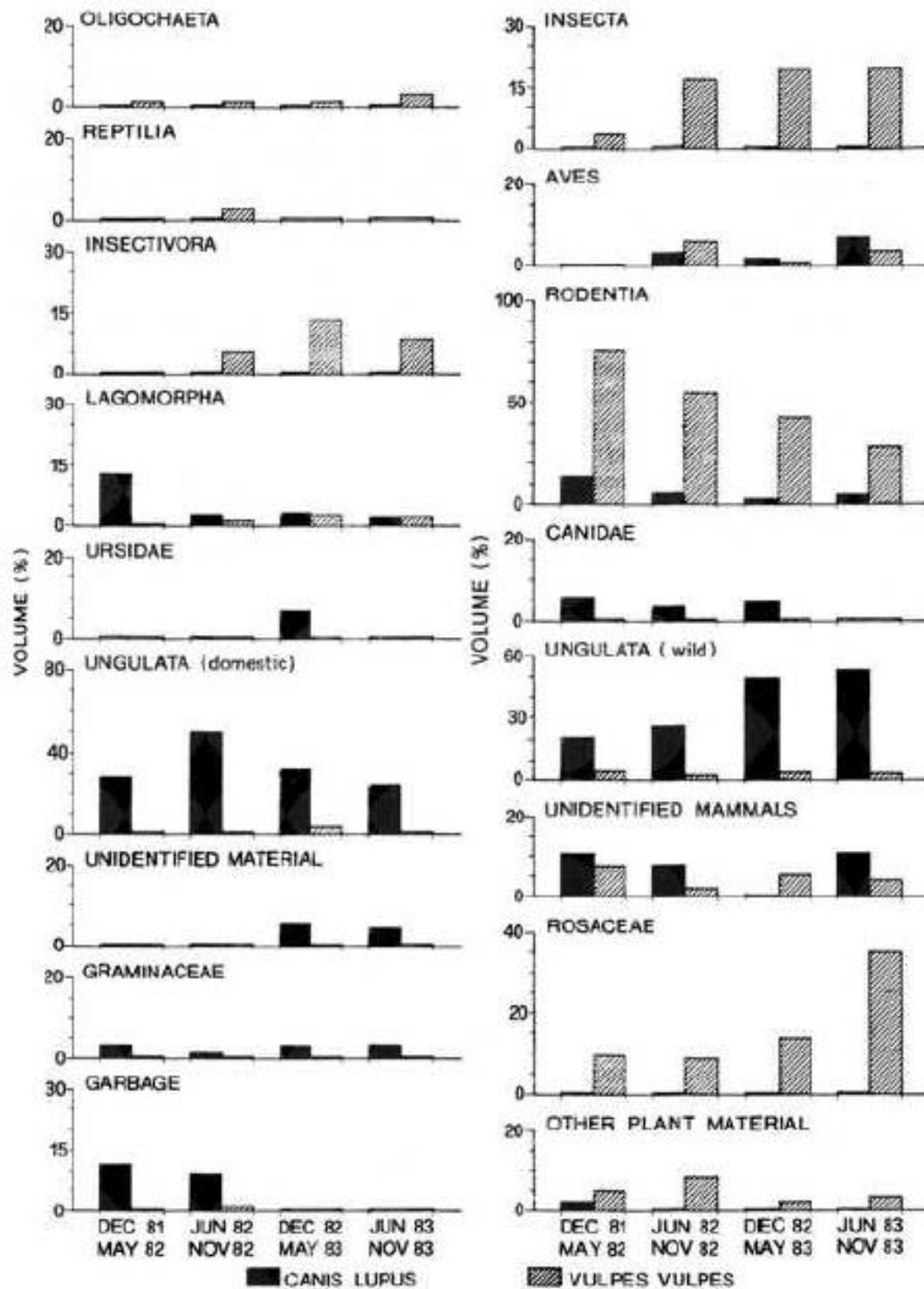


Figure 5 - Pourcentage du volume estimé des catégories d'aliments dans le régime alimentaire du loup et du renard roux tout au long de la période de recherche

DISCUSSION

La dépendance du loup aux ongulés sauvages et domestiques a été confirmée par nos données (cf. Mech, 1970 ; Brana & Del Campo, 1982 ; Salvador & Abad, 1987). D'autre part, il a été démontré que les déchets ne représentaient pas un aliment important dans notre zone d'étude, dépassant à peine l'isoplèthe de 10% entre décembre 1981 et mai 1982. Ceci n'est pas cohérent avec les résultats d'un certain nombre d'autres études (Castroviejo et al., 1981 ; Reig et al., 1985 ; Salvador & Abad, 1987). En Italie, Boitani (1982) a signalé une forte

dépendance du loup à l'égard des décharges dans les Abruzzes, tandis que Matteucci (1987) a déclaré que les ongulés sauvages constituaient la nourriture de base de cette espèce dans la réserve forestière de Casentino (Apennins centraux). Ragni et al. (1985) a montré que le bétail constituait la majeure partie du régime alimentaire des loups en Ombrie (Italie centrale).

Meriggi et al. (1991) ont trouvé une proportion étonnamment importante (presque 30%, en volume du régime total) de fruits *Rosa* spp. dans le régime des loups, dans les Apennins du Nord. Ils ont également rapporté un pourcentage presque égal de bétail, et plus de 10% d'ongulés sauvages, principalement des **sangliers**. Ces rapports et nos données suggèrent que le loup est une espèce **opportuniste**, avec une préférence pour les mammifères de taille moyenne et grande. La dépendance aux décharges peut être une habitude locale (Macdonald et al, 1980 ; Boitani, 1982) développée dans les zones où les ressources alimentaires **alternatives** sont rares, les décharges sont particulièrement riches. Ce comportement alimentaire relativement flexible a probablement été l'une des principales raisons expliquant la survie du loup dans les zones intensivement utilisées par l'homme, par exemple en Italie (Boitani, 1982).

Tableau II - Comparaison (valeurs z) entre les volumes moyens des catégories d'aliments communs au régime alimentaire du loup et du renard roux.

	AVES	RODENTIA	LAGO-MORPHA	UNGULATA (wild)	UNGULATA (domestic)	GAR-BAGE
Dec. 1981-May 1982	—	4.75**	—	2.39*	—	—
Jun. 1982-Nov. 1982	NS	5.87**	NS	4.02**	4.79**	NS
Dec. 1982-May 1983	NS	5.20**	NS	6.53**	—	—
Jun. 1983-Nov. 1983	NS	3.92**	NS	6.83**	—	—

Un tiret indique que la catégorie alimentaire en haut de la colonne correspondante n'a été utilisée par aucune espèce au cours de ce semestre. * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; N.S. : non significatif. Voir le matériel et les méthodes pour les statistiques

On pourrait s'attendre à une réduction de la prédation sur le bétail lorsque des ongulés sauvages sont (ré)introduits dans une zone habitée par le loup. Ce point de vue (Boitani, 1976 ; Tassi, 1976 ; Boscagli, 1985) suppose que les ongulés sauvages sont plus faciles à attraper que le bétail, le succès de chasse des prédateurs étant de toute façon généralement faible (voir Curio, 1976, pour une revue). En passant en revue un certain nombre d'articles pertinents traitant de la chasse des loups aux proies sauvages, Mech (1970) déclare que « toutes ces études conduisent à la conclusion que les loups ont généralement un faible taux de réussite à la chasse et que, pour obtenir suffisamment de nourriture, ils doivent chasser souvent et tester de nombreux animaux avant d'en trouver un qu'ils peuvent attraper et tuer ». Nous n'avons connaissance d'aucune étude faisant état du taux de réussite des loups à la chasse au bétail. Cependant, nos données (qui ne montrent pas de corrélation inverse entre la consommation d'ongulés sauvages et domestiques, suite à la réintroduction du cerf élaphe et du chevreuil) suggèrent que le bétail et les ongulés sauvages peuvent être des proies aussi difficiles l'une que l'autre, même si c'est pour des raisons différentes. Par conséquent, à moins que le nombre d'ongulés sauvages n'augmente au point de fournir une proportion substantielle de proies faciles (par exemple des carcasses, ainsi que des individus malades, âgés ou infirmes), il est peu probable que les loups cessent de s'attaquer au bétail, ou même qu'ils réduisent considérablement leur prédation. On pourrait également supposer que la plupart des animaux consommés par le loup proviennent de décharges (c'est-à-dire qu'ils

constituent une « proie » particulièrement facile), mais la prédation réelle sur les équidés et les bovidés domestiques a été documentée pour la zone d'étude (Patalano, 1989). En outre, aucune réduction des attaques de loups sur le bétail (c'est-à-dire moutons/chèvres ; équidés ; bovins) n'a été enregistrée dans les années 1980-1988, dans les Abruzzes (Fico et al., sous presse). Apparemment, la relation entre la disponibilité du bétail et des proies sauvages et la prédation du loup est plus complexe qu'on ne l'a dit. La forte réduction de la niche trophique observée après mai 1982 (Tableau I) pourrait résulter d'une autre cause : les précipitations printanières ont été environ 1/3 plus élevées en 1982 qu'en 1981 et 1983 (Fig. 6), ce qui a probablement conduit à une augmentation de la mortalité des lièvres (Meriggi & Verri, 1990). Une telle réduction de la population de lièvres peut avoir conduit à une augmentation de l'utilisation d'autres ressources alimentaires, par exemple les ongulés sauvages (Fig. 2, 4, 5).

Les rongeurs et, dans une moindre mesure, les fruits caractérisent le régime alimentaire du Renard, surtout pendant le premier semestre de notre étude (Fig. 3) où les rongeurs ont presque constitué la totalité du régime alimentaire du Renard, parallèlement au pic atteint dans le régime alimentaire du Loup (Fig. 2, 4, 5, 6), suggérant ainsi une abondance inhabituelle de ces petits mammifères au cours de cette année-là. Les populations de rongeurs sont en effet soumises à un cycle, diminuant fortement après avoir atteint des densités maximales. On pourrait donc prédire qu'une diminution de la disponibilité des rongeurs devrait générer une augmentation de la consommation de proies moins préférées. L'augmentation des Insectivores dans le régime alimentaire du Renard (Fig. 3, 4, 5, 7) au cours des semestres suivants confirme cette interprétation. La forte augmentation des fruits (principalement des poires et des cerises) pendant les mois les plus chauds de 1983 peut également avoir été déterminée par leur abondance au cours de cette année. Malheureusement, nous n'avons pas recueilli de données pertinentes sur leur disponibilité.

Nos données ne sont pas cohérentes avec la forte dépendance des habitudes alimentaires du renard par rapport aux déchets, rapportée par Macdonald et al. (1980) pour une région voisine. Les déchets n'ont jamais dépassé 1% du volume de son régime alimentaire total (Fig. 3) dans notre échantillon, bien que des décharges aient existé à proximité (500-1000 m) des renards dont les excréments ont été collectés. Trois raisons au moins peuvent expliquer cette différence : (1) notre zone d'étude, située au cœur d'un parc national, pourrait avoir fourni un habitat mieux préservé, c'est-à-dire des ressources alimentaires naturelles (par exemple des rongeurs autres que *Rattus* spp., des lièvres, des fruits sauvages), que dans la zone étudiée par Macdonald et al. (1980) ; (2) des raisons sociales, c'est-à-dire la territorialité des renards résidents, pourraient avoir empêché l'accès aux décharges à des renards vivant à des altitudes plus élevées. Dans notre zone d'étude, cependant, la plupart des renards observés dans les décharges étaient des subadultes (cf. Patalano, 1992), ce qui ne soutiendrait pas cette hypothèse ; (3) différentes décharges peuvent fournir des ressources alimentaires de qualité différente, par exemple dans les zones où l'élevage de porcs ou de chiens est populaire, des refus comestibles leur sont généralement donnés (Gigante, 1983), et par conséquent ne sont pas présents dans les décharges. L'élevage de porcs était rare et les chiens étaient souvent laissés sans surveillance dans notre zone d'étude, mais Herrero (1985 : 231) a estimé que, pour une raison ou une autre, les déchets comestibles étaient rares dans les décharges du Parc National des Abruzzes.

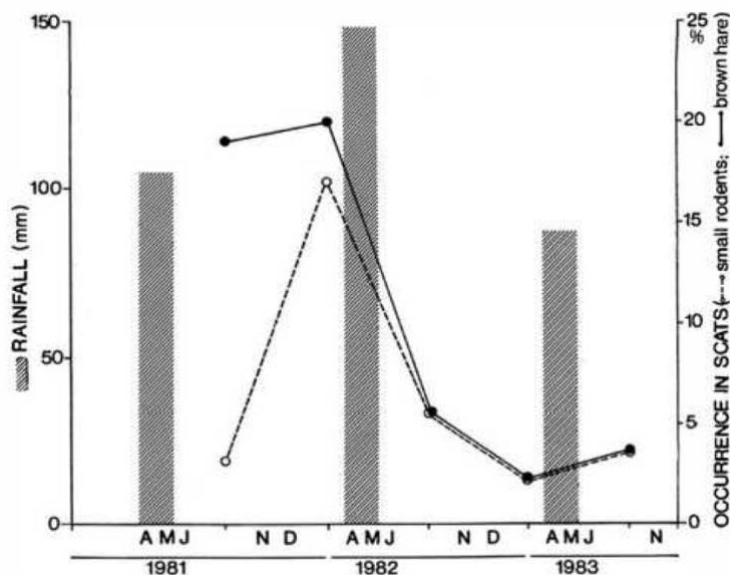


Figure 6 - Précipitations printanières et présence de lièvres bruns et de rongeurs dans les crottes de Loups (1981-83). Les données relatives au régime alimentaire du loup pendant les mois chauds de 1981 n'ont pas été utilisées dans d'autres parties de ce document, car aucune donnée comparable n'était disponible pour le renard

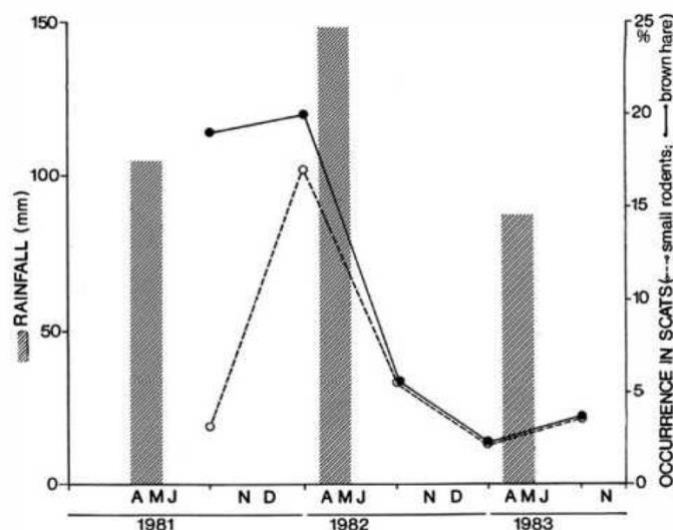


Figure 7 - Pourcentage d'occurrence de certains petits mammifères dans le régime alimentaire du renard roux

Les renards ont tendance à utiliser une variété de ressources alimentaires, dont la plupart sont peu volumineuses (par exemple, coléoptères, sauterelles, vers de terre, cerises, baies de genévrier) (Macdonald, 1980 ; Ciampalini & Lovari, 1985 ; Calisti et al, 1990) qui sont parfois prises en grand nombre. Ceci peut expliquer la plus faible étendue de la niche trophique du Renard en volume, plutôt qu'en occurrence, ainsi que la plus grande variation de cette dernière.

L'absence de compétition entre le Loup et le Renard est suggérée par les faibles valeurs de l'indice de Pianka (Tableau I). La forte consommation de rongeurs par les deux espèces peut expliquer le chevauchement important du semestre décembre 1981-mai 1982. Le chevauchement des habitudes alimentaires n'est pas seulement attendu chez les espèces de même taille et de même activité alimentaire (par exemple le renard roux et le blaireau, Ciampalini & Lovari, 1985), mais il peut aussi se produire dans d'autres cas (par exemple le renard roux et la fouine, $O = 0,6-0,8$, Serafini & Lovari, en préparation). Dans le cas du

renard roux et du loup, les deux espèces occupaient apparemment des niches bien distinctes dans notre zone d'étude : le renard se nourrissait principalement de petits mammifères (rongeurs) et de fruits, tandis que le loup s'attaquait à des espèces plus grandes (ongulés sauvages et domestiques).

Les valeurs de l'indice de Pianka pour le Loup ont montré une plus grande similarité du régime alimentaire au cours de deux semestres consécutifs de la même année, qu'au cours du même semestre d'années différentes. Ceci peut refléter la disponibilité soutenue de ses principales ressources alimentaires tout au long de l'année.

Inversement, la disponibilité saisonnière de ressources trophiques différentes pourrait expliquer le degré élevé de chevauchement du régime alimentaire du renard au cours d'un même semestre de différentes années. Reig et al. (1985) ont montré que le Renard est moins dépendant des composants anthropogéniques de son régime alimentaire que le Loup. Nos données confirment cette conclusion. Alors que nous avons enregistré une certaine dépendance du Loup vis-à-vis des décharges (cf. aussi Boitani, 1986 : 101), la dépendance du Renard vis-à-vis des ordures était très faible.

Contrairement à ce qui a été suggéré ailleurs (Boscagli 1985 : 56), le Loup ne semble pas s'attaquer aux Renards malgré leur abondance locale. Des tentatives de prédation ont en effet été rapportées (Boscagli, 1985 : 56 et 144-145), mais la plupart des renards sont trop méfiants pour être pris par un loup.