

## Régime alimentaire des loups et impact sur la communauté d'ongulés dans une nouvelle zone recolonisée de l'Ouest des Alpes : le Parc National du Grand Paradis

Folia Zool. – 62 (1): 59–66 (2013)

### Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park

Ivan PALMEGIANI<sup>1,2\*</sup>, Andrea GAZZOLA<sup>1</sup> and Marco APOLLONIO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Natural and Environmental Sciences, University of Sassari, Via Muroni 25, 07100 Sassari, Italy; e-mail: ivan.palmegiani@gmail.com

<sup>2</sup> CIBIO – Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal

#### Résumé

Le but de cette étude est d'évaluer comment les loups ont affecté la communauté de proies dans une nouvelle zone de recolonisation de l'Ouest des Alpes, le parc national du Grand Paradis (GPNP). Depuis les années 1960, cette partie des Alpes abrite une communauté d'ongulés sauvages multi-spécifiques. Ils ont vécu en l'absence de grands prédateurs pendant plus d'un siècle. En 2006, un couple de loups s'est rétabli dans le GPNP et l'été 2007 la première reproduction a été documentée. La présente étude a été menée au cours des deux années suivantes. **En termes de biomasse consommée (Bio%), le chamois des Alpes était la principale proie des loups en toutes saisons** ( $Bio\%_{\text{été } 2007} = 70,13$  ;  $Bio\%_{\text{hiver } 2007/2008} = 56,99$  ;  $Bio\%_{\text{été } 2008} = 67,52$  ;  $Bio\%_{\text{hiver } 2008/2009} = 36,35$ ), tandis que le chevreuil était intensément consommé pendant la saison défavorable ( $Bio\%_{\text{W}2007 / 2008} = 23,05\%$  ;  $Bio\%_{\text{W}2008 / 2009} = 42,47\%$ ). Bien que les cervidés soient beaucoup moins abondants que les bovidés dans la région, ils représentaient l'un des principaux produits alimentaires des loups, peut-être en raison du fort chevauchement des habitats et de l'utilisation de l'altitude entre les prédateurs et les proies. De plus, l'adaptation mineure des cervidés au milieu alpin par rapport aux bovidés, pourrait affecter leur vulnérabilité et donc leur consommation respective des différentes espèces pendant la saison défavorable.

#### INTRODUCTION

L'environnement alpin a été soumis à de graves altérations au siècle dernier à cause des activités humaines et de la fragilité inhérente de ce type d'habitats extrêmes. Plus précisément la communauté des mammifères des Alpes occidentales a montré de fortes fluctuations : au milieu du 19<sup>ème</sup> siècle plusieurs espèces d'ongulés étaient menacées d'extinction (par exemple le bouquetin des alpes, *Capra ibex*) et tous les grands carnivores ont été éradiqué. Depuis la fondation du parc national du Grand Paradis en 1922, la communauté des ongulés a commencé à récupérer sa diversité et son abondance aussi grâce à des projets de réintroduction réalisés dans les Alpes. Depuis 1995 les loups sont réapparues dans la région, mais seulement pendant l'été 2006, la présence stable de deux loups a été confirmée dans la

zone. Après la première reproduction en 2007, une meute de six loups s'est installée dans le Grand Paradis après 150 ans d'absence. Jusqu'à cette recolonisation, la dynamique des populations d'ongulés sauvages était régulée par des facteurs physiologiques et environnementaux comme la maladie, la famine, l'âge et le climat. Dans ce contexte environnemental, la recolonisation de la zone par les grands carnivores pourrait fortement influencer la dynamique des populations d'ongulés.

Les relations entre le loup et ses proies naturelles ont été largement étudié en Amérique du Nord (Huggard 1993, Mech 1995, Peterson et Ciucci 2003, White et Garrott 2005) et en Europe centrale et septentrionale (Okarma 1995, Okarma et coll. 1998, Gade-Jørgensen et Stagegaard 2000, Jędrzejewski et al. 2000, 2002, Sidorovich et al. 2003, Kojola et al. 2004, Smietana 2005). En Italie, plusieurs études sur l'impact et la réponse alimentaire ont été menée dans les Apennins (Meriggi et al. 1991, Patalano et Lovari 1993, Mattioli et al. 1995, Meriggi et Lovari 1996, Capitani et al. 2004, Mattioli et al. 2011). Le sujet a été moins étudié dans la région des Alpes en raison de sa recolonisation récente. Les études précédentes ont été menées juste à côté : Cote d'Azur et Piémont (Pouille et al. 1997, Gazzola et al. 2005, 2007, Marucco et al. 2008).

Par conséquent, le but de la présente étude vise à évaluer l'influence de la première meute de loups reproductrice dans le parc national du Grand Paradis sur la communauté locale d'ongulés sauvages, en analysant le régime alimentaire des loups et leur impact sur les différentes espèces de proies.

## **MATERIEL ET METHODES**

L'étude a été menée dans les Alpes occidentales Italiennes, dans la partie sud-ouest de la région de la Vallée d'Aoste (45°35'34,19" N ; 7°12'34,17" E). La zone d'étude couvre 592 km<sup>2</sup>, et est presque totalement incluse dans le Parc National du Grand Paradis (GPNP). L'altitude varie de 1030 à 4061 m. Le climat est continental avec une période de couverture de neige prolongée qui s'étend d'octobre-novembre à avril-mai, selon l'altitude. À plus basse altitude on rencontre des forêts de feuillus, d'érables sycomore (*Acer pseudoplatanus*) et de tilleuls (*Tilia platyphyllos*). Les forêts de conifères constituent le principal type de végétation de 1000 à 2300 m. L'épicéa commun (*Picea abies*) est une espèce commune du milieu de l'étage subalpin (1800-2000 m), tandis que les forêts de mélèzes (*Larix decidua*) et de pins cembro (*Pinus cembra*) sont présentes aux plus hautes altitudes jusqu'au niveau subalpin le plus élevé (2200-2300 m). A plus de 2300 m, les prairies alpines (*Carex spp.*, *Festuca spp.*, *Poa spp.*) et les glaciers remplacent la forêt. La zone d'étude est également caractérisée par d'abondantes pentes abruptes, des falaises et des ravins de pierre.

La communauté d'ongulés sauvages est constituée de deux espèces de bovidés, le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) et le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), par deux espèces de cervidés : le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), et par le sanglier (*Sus scrofa*). Le bétail est présent de façon sporadique : de petits troupeaux de moutons ou de chèvres et des troupeaux de vaches vivent en liberté sur les pâturages d'altitude de mai à octobre.

L'étude a été menée de mai 2007 à avril 2009. Pendant cette période, la région de la Vallée d'Aoste (3263 km<sup>2</sup>) a été entièrement surveillée par les auteurs, le Corpo Forestale della Valle

d'Aosta et les gardes du GPNP pour détecter la présence de loups. La population de loups était représentée par une seule meute de six loups en 2007 et 2008, mais pendant l'hiver 2008-2009 le nombre a diminué jusqu'à quatre individus.

La taille de la meute de loups a été estimée par des enquêtes sur les traces de neige, mais aussi par des observations directes. Pendant l'hiver, les loups ont été suivis en présence de neige fraîche (24-48 heures après la chute de neige) par plusieurs équipes d'opérateurs dans différentes parties de la zone d'étude. Une fois qu'une piste de loup était trouvée, elle était suivie jusqu'à ce que le nombre d'individus se déplaçant le long de la piste devienne discernable. Le plus grand nombre de loups a été accepté comme étant la taille de la meute de loups pour une saison donnée (selon Jędrzejewski et al. 2000). Les transects destinés à détecter et à collecter les crottes de loups ont été parcourus mensuellement à pied par les auteurs (longueur totale = 1258 km par an) et les gardes forestiers du GPNP dans toute la zone d'étude, en traversant les différents types de végétation et les différents niveaux d'altitude. L'effort d'échantillonnage a été uniformément réparti sur l'ensemble de la zone d'étude. En présence de neige fraîche, nous avons donné la priorité aux portions de terrain où la probabilité de rencontrer des pistes de loups était la plus élevée. En l'absence de neige, nous avons prêté une attention particulière aux carrefours et autres points de marquage potentiels pour détecter les crottes (Llaneza et al. 2005). Chaque crotte de loup détectée le long de chaque transect et ses proximités (c'est-à-dire à la fois sur la piste et hors-piste) a été collectée pour analyser le régime alimentaire des loups.

L'abondance et la structure de la population d'ongulés sauvages ont été obtenues par des comptages de points d'observation pour le cerf, tandis que le bouquetin des Alpes et le chamois des Alpes ont été recensés par des comptages de blocs ; aucune donnée sur la population de sangliers n'était disponible. Les recensements ont été effectués au printemps et à la fin de l'été par le parc national du Grand Paradis et l'administration régionale de la Vallée d'Aoste. Le chamois des Alpes et le bouquetin des Alpes sont les espèces les plus abondantes, suivies par le chevreuil. Le cerf élaphe est plutôt rare (Tableau 1).

**Tableau 1.** Abondance des ongulés sauvages

Ungulate species	2007		2008	
	N individuals	%	N individuals	%
Alpine chamois	6051	68.29	6082	68.83
Alpine ibex	2176	24.56	2012	22.77
roe deer	582	6.56	697	7.89
red deer	51	0.57	44	0.49
<b>Total</b>	<b>8860</b>	<b>100</b>	<b>8835</b>	<b>100</b>

Les habitudes alimentaires des loups ont été évaluées en analysant 349 crottes (153 de mai 2007 à octobre 2008 et 197 de mai 2008 à octobre 2009). Les échantillons ont été lavés et filtrés à travers un tamis de 0,5 mm. Les restes de proies non digérés, les fruits et les herbes ont été séchés au four à 50°C pendant 24 h. Les restes de proies ont été identifiés par comparaison avec une collection de référence de poils de mammifères. Lorsque cela était nécessaire, les caractéristiques microscopiques des poils (cortex et médulla) ont été comparées avec des atlas (Debrot et al. 1982, Teerink 1991).

La classe d'âge des ongulés trouvés dans les excréments de loups a été déterminée par l'analyse des fragments osseux reconnaissables, des dents et la comparaison macroscopique des poils (voir Mattioli et al. 1995). Deux classes d'âge ont été distinguées pour toutes les espèces : les juvéniles (< 1 an d'âge) et les adultes (> 1 an d'âge). La détermination de l'âge par les poils a été possible jusqu'à la première mue (c'est-à-dire vers le mois d'octobre), après quoi seuls les fragments d'os ont été pris en compte pour discriminer les jeunes des adultes. Pour l'analyse du régime alimentaire des loups, deux saisons ont été prises en compte : mai-octobre (été), novembre-avril (hiver).

En plus de l'analyse du contenu des excréments, nous avons pris en compte 138 carcasses d'ongulés consommées par les loups pendant la période d'étude afin de déterminer l'espèce, l'âge et le sexe des individus consommés. Les carcasses ont été détectées par les auteurs et les rangers du GPNP le long des transects pendant l'été et en suivant les loups sur la neige pendant l'hiver. Nous avons pris en compte exclusivement les carcasses portant des preuves de prédation par les loups.

La **biomasse** ingérée a été estimée à partir des volumes relatifs des restes pour chaque excrément. Sur la base d'une relation connue entre la quantité de biomasse de proie mammalienne consommée et les excréments collectables produits, nous avons utilisé le modèle de biomasse de Weaver (1993) :  $Y = 0,439 + 0,008 X$ . La variable dépendante (Y) représente la biomasse ingérée par excrément collectable, et la variable indépendante (X) est la masse corporelle vivante (kg) de l'espèce de proie récupérée dans l'excrément. Le nombre d'échantillons utilisés pour calculer la biomasse totale ingérée a été obtenu en additionnant toutes les proportions de biomasse relative d'un type d'aliment donné à partir des excréments où cette catégorie d'aliment était présente (Floyd et al. 1979, Ciucci et al. 1996). Les aliments présentant un pourcentage de biomasse inférieur à 5% ont été considérés comme accessoires et n'ont pas été inclus dans la suite de l'analyse.

Les **masses corporelles vivantes** des espèces proies (Tableau 2) nécessaires pour estimer l'impact du loup sur la population d'ongulés proviennent de plusieurs sources. Les données concernant le bouquetin des Alpes et le chamois ont été obtenues en calculant la masse corporelle moyenne des individus capturés par les rangers du GPNP, celles concernant les cervidés ont été tirées de la littérature (Bassano et al. 1999). Les valeurs de la masse corporelle moyenne des ongulés ont été réduites de 10% pour les juvéniles et de 25% pour les adultes (Fuller 1989, Okarma 1992, Glowacinski & Profus 1997) en raison des parties non comestibles et indigestes de leur corps (grands os, poils et estomac). Un rééchantillon avec remplacement (bootstrap avec 1 000 mutations) a été appliqué aux ensembles de données saisonnières des valeurs de la masse corporelle afin de calculer l'intervalle de confiance de 95% de notre échantillon. Après avoir vérifié que les valeurs moyennes calculées pour les ensembles de données saisonnières étaient incluses dans l'IC de 95%, nous avons comparé ces valeurs avec les valeurs moyennes calculées pour les ensembles de données saisonnières obtenues par bootstrap. Les valeurs étant comparables, nous avons utilisé les valeurs moyennes résultant des ensembles de données obtenus par boot strapping pour l'analyse suivante.

**Tableau 2.** Moyenne de la masse corporelle vivante rapportée à chaque aliment

	Average body mass (kg)		
	Adult	Juvenile (winter)	Juvenile (summer)
wild boar	60.0	22.5	8.0
roe deer	20.0	13.0	8.0
red deer	110.4	57.7	26.5
chamois	26.0	14.2	11.0
Alpine ibex	65.0	15.0	15.0
hare	3.0	-	-
rodents	0.03	-	-
sheep	66.8	-	-
goat	44.8	-	-
cattle	110.0	-	-

Pour estimer la quantité totale de biomasse (exprimée en kg) ingérée par les loups, nous avons calculé le taux minimum de consommation alimentaire basé sur le **taux métabolique de terrain** (FMR) dérivé de la formule de Nagy :  $FMR \text{ (kJ/jour)} = 2,58W^{0,862}$ , où  $W$  est la masse corporelle en grammes (Głowacinski & Profus 1997). Nous avons considéré la masse corporelle indiquée par Gazzola et al. (2007) comme la masse corporelle moyenne du loup Italien : 32 kg pour les adultes (> 1 an) et 16 kg pour les jeunes individus. Les besoins énergétiques basés sur le taux métabolique du terrain s'élèvent à 2,6 kg de viande par jour pour un loup adulte et à 1,4 kg pour un jeune.

Nous avons calculé la biomasse saisonnière nécessaire à la meute en fonction du nombre de loups estimé pour chaque saison. Afin d'estimer la biomasse consommée pour chaque espèce de proie et chaque classe d'âge, la biomasse saisonnière requise par les loups a été répartie entre les différents aliments en fonction de la proportion d'utilisation mesurée par l'étude du contenu des excréments. Les valeurs obtenues ont été divisées par la masse corporelle moyenne de chaque espèce de proie pour estimer l'impact effectif (exprimé en nombre d'individus consommés) des loups sur la population d'ongulés.

Les différences entre l'utilisation saisonnière observée et la consommation attendue de chaque espèce de proie ont été vérifiées à l'aide d'un test du chi-carré. Toutes les hypothèses ont été testées avec un niveau de signification de  $\alpha = 0,05$ . La largeur des niches alimentaires ( $B$ ) a été calculée d'après l'indice de Levin (1968) pour cinq espèces de proies principales (chamois des Alpes, chevreuil, bouquetin des Alpes, cerf élaphe, sanglier).  $B = 1/\sum P^2$  où  $P$  est la fréquence de la biomasse d'une proie particulière. Le chevauchement des régimes alimentaires saisonniers a été déterminé à l'aide de l'indice de Pianka (1973), dont la valeur varie de 0 (absence de chevauchement entre deux saisons) à 1 (chevauchement complet).

## RESULTATS

La majeure partie du régime alimentaire des loups était représentée par des ongulés qui constituaient 94,7-100% (Min-Max) de la biomasse consommée pour chaque saison. **Le régime a composé jusqu'à deux aliments principaux** (c.-à-d. chamois alpin et chevreuil). L'indice de Levin ( $B$ ) que nous avons utilisé pour calculer la niche alimentaire a montré des valeurs allant de 1,77 à 2,93 ( $B_{\text{Summer 2007}} = 1,77$  ;  $B_{\text{Winter 2007-2008}} = 2,40$  ;  $B_{\text{Summer 2008}} = 1,99$  ;  $B_{\text{Hiver 2008-2009}} = 2,93$ ).

Le cerf élaphe et le bouquetin des Alpes étaient secondaires dans l'alimentation des loups, tandis que les sangliers, les ongulés domestiques et les petits mammifères n'ont jamais atteint



5% de la biomasse consommée à l'échelle saisonnière et étaient considérés comme des aliments accessoires (Tableau 3). Le chevauchement alimentaire était élevé parmi les quatre saisons : la seule légère différence entre les saisons étaient dues à l'hiver 2008-2009 (Tableau 4).

**Tableau 3.** Régime alimentaire du loup basé sur l'analyse du contenu des excréments. Le régime alimentaire est exprimé en pourcentage de la biomasse consommée à l'échelle saisonnière et en intervalle de confiance de quatre-vingt-quinze pour cent (IC 95%) pour chaque aliment (N<sub>Summer 2007</sub> = 42 ; N<sub>Winter 2007-2008</sub> = 111 ; N<sub>Summer 2008</sub> = 125 ; N<sub>Winter 2008-2009</sub> = 72)

Food items	2007-2008				2008-2009			
	Summer	95% CI	Winter	95% CI	Summer	95% CI	Winter	95% CI
Alpine chamois	70.13	56.22-81.97	56.99	47.95-65.85	67.52	59.63-76.01	36.35	26.92-49.01
roe deer	18.61	7.57-30.80	23.05	15.95-30.81	18.69	13.33-26.89	42.47	32.53-52.83
Alpine ibex	8.07	0.00-12.61	18.65	10.74-25.72	8.86	4.20-14.38	9.08	1.63-13.07
red deer	0.00	-	0.00	-	4.10	0.00-7.56	5.11	0.00-12.65
wild boar	0.00	-	0.00	-	0.82	0.00-2.38	1.75	0.00-3.66
sheep	3.19	0.00-9.00	1.31	0.00-3.93	0.00	-	1.98	0.00-5.80
goat	0.00	-	0.00	-	0.00	-	3.26	0.00-8.17
small mammals	0.00	-	0.00	-	0.00	-	0.26	-
Total	100.00		100.00		100.00		100.00	

Nous avons étudié plus en détail l'utilisation des différentes classes d'âges de chaque espèce proie pendant les saisons estivales. Des juvéniles de toutes les espèces sont apparus dans le régime alimentaire des loups et parfois étaient plus consommés que les adultes (Tableau 5).

Les résultats obtenus par l'enquête sur les carcasses étaient similaires à celles résultant de l'analyse du contenu des crottes. Le chamois alpin est l'espèce la plus consommée (78,3%) suivi du chevreuil (9,4%) et du bouquetin des Alpes (5,8%).

Cependant la proportion d'utilisation entre les espèces et les classes d'âge étaient différentes : peut-être parce que les données obtenues à partir des carcasses ont tendance à surestimer l'utilisation d'espèces proies plus grosses. De plus, nous avons observé un pourcentage considérable d'individus dont le sexe et l'âge était impossible à déterminer (Tableau 6).

Entre 2007 et 2009, la taille de la meute a varié de 2 à 6 individus. Selon le taux métabolique sur le terrain calculé selon la formule de Nagy (Głowacinski & Profus 1997), les besoins alimentaires varient de 2,6 kg/1 jour/pour 1 loup adulte (W = 32 kg) à 1,4 kg pour un jeune (W = 16 kg). Par conséquent, l'exigence saisonnière pour l'ensemble d'une meute était de  $2152 \pm 450$  kg (moyenne  $\pm$  ET) de viande et le taux de consommation journalier était de  $0,18 \pm 0,03$  proies / loup.

Nous avons trouvé des différences significatives entre les proportions de catégories de proies consommées par les loups et ceux attendus des abondances relatives des différentes espèces ( $\chi^2_{\text{Été 2007}} = 88$  ; df = 3 ;  $p < 0,01$  ;  $\chi^2_{\text{Hiver 2007-2008}} = 111$  ; df = 3 ;  $p < 0,01$  ;  $\chi^2_{\text{Été 2008}} = 126$  ; df = 3 ;  $p < 0,01$  ;  $\chi^2_{\text{Hiver 2008-2009}} = 420$  ; df = 3 ;  $p < 0,01$ ). Cette évidence est soulignée par la consommation annuelle des différentes espèces de proies (Tableau 7). Malgré la prédominance des chamois alpins en termes de biomasse consommée, l'impact annuel sur sa population était négligeable. Au contraire, les chevreuils étaient proportionnellement plus touchés par les loups.

**Tableau 4.** Valeurs de l'indice de Pianka, niche alimentaire se chevauchant à l'échelle saisonnière

Pianka's index	Winter 2007-2008	Summer 2008	Winter 2008-2009
Summer 2007	0.98	1.00	0.82
Winter 2007-2008	-	0.98	0.88
Summer 2008	-	-	0.83

**Tableau 5.** Utilisation des différentes classes d'âge par les loups, exprimée en pourcentage de la biomasse consommée à l'échelle saisonnière ( $N_{été\ 2007} = 42$  ;  $N_{été\ 2008} = 125$ )

Prey species	Summer 2007		Summer 2008	
	Juvenile	Adult	Juvenile	Adult
Alpine chamois	70.73	29.27	42.16	57.84
roe deer	45.27	54.73	75.20	24.80
Alpine ibex	100.00	0.00	72.42	27.58
red deer	-	-	22.06	77.94
wild boar	-	-	100.00	0.00

## DISCUSSION

Au cours du siècle dernier, la communauté des ongulés des Alpes occidentales a connu une augmentation spectaculaire à la fois en nombre et en richesse spécifique. Ce processus résulte de changements dans l'utilisation des terres liés au déclin des activités humaines dans les zones montagneuses, de l'introduction d'espèces de gibier non alpines et de la réintroduction d'espèces alpines menacées (par ex. Bouquetin des Alpes). De plus, les aires protégées ont facilité le rétablissement des ongulés sauvages fournissant un abri aux populations en expansion. À la suite de leur propagation, la région accueille actuellement d'abondantes populations d'espèces alpines (c.-à-d. chamois alpin et bouquetin alpin) qui coexistent avec des populations croissantes de cerfs et d'espèces allochtone comme le mouflon (*Ovis orientalis*) (Apollonio 2004, Carnevali et al. 2009).

Suite à la croissance des populations de proies et à l'interdiction de leur persécution, les loups ont commencé à recoloniser la région alpine. Le loup est assez efficace pour reprendre du terrain grâce à son abondance dans les Apennins et ses traits socio-écologiques. La recolonisation des Alpes par les loups Italiens provenait de l'ouest (Alpes Maritime) à l'est. La Vallée d'Aoste est la partie orientale de la bordure de la répartition actuelle des loups dans les Alpes Italiennes. Comment la recolonisation pourrait affecter les communautés proies n'a pas encore été déterminé. **Le régime alimentaire des carnivores opportunistes sont généralement connectés à l'abondance des proies, à la vulnérabilité et à l'accessibilité** (Huggard 1993, Aryal et al. 2011). Plusieurs études ont confirmé la préférence du loup pour les ongulés sauvages (Mech 1970, Voigt et al. 1976, Fritts & Mech 1981, Ballard et coll. 1987, Smietana et Klimek 1993, Jędrzejewski et coll. 2000, 2002, Gazzola et al. 2005, 2007, Mattioli et al. 2011) mais la **plasticité** de son régime alimentaire par rapport à la rareté des proies naturelles est également bien documentée (Castroviejo et al. 1975, Boitani 1982, Salvador et Abad 1987, Meriggi et al. 1991, Patalano et Lovari 1993, Darimont 2002, Peterson et Ciucci 2003, Sidorovich et al. 2003).

**Tableau 6.** Sexe et classe d'âge des ongulés consommés par les loups d'après l'étude des carcasses (NI = Non Identifié)

Prey species	Sex			Age class			N
	%Male	%Female	%Sex NI	%Adult	%Juveniles	%Age NI	
Alpine chamois	35.19	10.19	54.63	37.04	7.41	55.56	108
Alpine ibex	75.00	25.00	0.00	75.00	0.00	25.00	8
roe deer	23.08	7.69	69.23	30.77	0.00	69.23	13
wild boar	50.00	0.00	50.00	50.00	50.00	0.00	2
Species ND	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00	100.00	7

**Tableau 7.** Impact des loups sur la communauté d'ongulés, impact saisonnier moyen et consommation annuelle exprimée en pourcentage de la population licenciée au cours d'une période donnée

Prey species	N individuals consumed/100 km <sup>2</sup>				Consumption %		
	Summer 2007	Winter 07/08	Summer 2008	Winter 08/09	Mean ± SD	2007-08	2008-09
Alpine chamois	23.79	16.61	17.69	8.03	16.53 ± 6.49	3.94 %	2.50 %
roe deer	7.02	7.53	8.60	12.69	8.96 ± 2.57	14.75 %	18.01 %
Alpine ibex	2.42	4.32	2.01	2.03	2.70 ± 1.10	1.83 %	1.19 %
red deer	0.00	0.00	0.27	0.24	0.13 ± 0.15	0.00 %	6.82 %
wild boar	0.00	0.00	0.23	0.12	0.09 ± 0.11	-	-

Les résultats présentés dans cette étude confirment les ongulés comme proies de base des loups. L'indice de niche alimentaire calculé pour une meute variait de 1,77 à 2,93 espèces (min-max). Ces valeurs étaient comparables aux résultats obtenus par plusieurs études réalisées en Europe (Kübersepp & Valdmann 2003, Sidorovich et coll. 2003, Andersone et Ozoliņš 2004, Nowak et coll. 2005, Meriggi et al. 2011) et ont confirmé que les loups utilisaient peu d'espèces de proies, malgré la richesse de la communauté ongulé locale. Dans la présente étude nous avons observé une légère augmentation de la niche trophique en hiver, cela pourrait être dû à la vulnérabilité de certaines espèces selon les saisons.

Nous avons observé un **décalage** saisonnier dans la consommation des différentes proies : la consommation de chevreuil a augmenté en hiver et a diminué en été, tandis que le chamois a montré une tendance inverse en pourcentage d'utilisation. La consommation élevée de chevreuils pendant l'hiver pourrait être dû à la moindre adaptation de cette espèce aux régions montagneuses enneigées, comparé aux bovidés alpins. Le comportement antiprédateur du chevreuil en présence de neige profonde et de pentes raides est inefficace, contrairement au chamois alpin bien adapté pour échapper à la prédation des loups dans ces conditions environnementales. D'autre part, la consommation de chamois augmente pendant l'été, par coïncidence avec la présence de jeunes individus vulnérables.

Le **décalage** saisonnier de la consommation des proies alpines et non alpines a également été observé dans d'autres études menées dans les Alpes sur les habitudes alimentaires du loup (Pouille et al. 1997). La consommation de mouflon a augmenté pendant l'hiver et a diminué pendant l'été. Les auteurs ont conclu que cette tendance de consommation pourrait être due à une adaptation insuffisante des mouflons à l'environnement alpin. Gazzola et coll. (2007) avait des résultats similaires en Vallée de Suse (Piémont - IT) où les cervidés représentaient la majeure partie de la biomasse totale ingérée par les loups, particulièrement en hiver. Pendant l'été, le bétail était un aliment important mais le chamois alpin était le troisième aliment le plus important dans la région. Des données intéressantes sur l'importance des cervidés dans le régime hivernal des loups sont fournis par Marucco et al. (2008). Leur étude a été menée dans la vallée Pesio (Piémont - IT) où les principales proies des loups en hiver étaient les chevreuils et les chamois. Le cerf élaphe est également apparu dans le régime du loup et sa consommation était pertinente pendant l'hiver 2001 malgré sa faible densité dans la région.



On peut émettre l'hypothèse que les loups dans les Alpes ont tendance à prédater plus intensivement les espèces non spécifiquement adaptées, comme le cerf et le mouflon. Bien que les espèces alpines étaient fortement consommées en raison de leur abondance, l'impact estimé sur leur population n'est pas considérable et leurs densités ne devraient pas varier en relation avec la prédation des loups. À l'inverse, la pression de prédation était particulièrement élevée sur les espèces non alpines pendant la saison défavorable (Palmegiani & Apollonio 2011). Le fort impact des loups sur ces populations, conjointement avec un environnement alpin difficile, pourrait réduire la distribution et l'abondance de ces espèces dans les environnements alpins extrêmes.

Plusieurs études menées dans les Apennins reconnaissent le sanglier comme principale proie, tandis que les cerfs étaient négativement sélectionnés par les loups (Meriggi et al. 1991, Mattioli et coll. 1995, Meriggi et Lovari 1996, Capitani et al. 2004, Mattioli et al. 2011). La forte variabilité des régimes alimentaires des loups entre les zones, est certainement liée à la **disponibilité** des proies, mais aussi liée aux caractéristiques biophysiques (par ex. topographie, végétation et climat) susceptible d'influencer le régime alimentaire des loups en affectant la **vulnérabilité** des espèces proies comme le chevreuil.

Les informations obtenues par l'analyse des carcasses sont comparables à celles de l'analyse des crottes, mais certaines différences sont apparues dans la proportion de consommation d'espèces. Nous avons réalisé que la consommation estimée des types de proies spécifiques dépendait de la méthode utilisée : l'utilisation d'enquêtes sur les carcasses a donné une estimation plus élevée de consommation pour les grandes proies et les adultes de chaque espèce comparée aux estimations dérivées de l'analyse des excréments. Cela pourrait être dû à la difficulté à trouver les restes de petits individus comme le chevreuil et les juvéniles. **Malgré cela, l'enquête sur les carcasses nous a permis d'observer une forte utilisation de chamois mâles adultes. Cette preuve pourrait être liée aux conditions des mâles en hiver. En cette saison, les mâles sont exposés au stress physique lié au rut qui peut fortement affecter leurs conditions corporelles et augmenter par conséquent la vulnérabilité à la prédation.**

L'impact estimé sur la communauté des ongulés montré dans la présente étude est comparable aux études précédentes menées en Europe centrale et méridionale (Jędrzejewski et al. 2002, Gazzola et al. 2007) ; la variation pourrait être d'avantage liée à des différences de masse corporelle des loups et d'approche méthodologique. L'influence des loups sur les populations d'ongulés est très difficile à évaluer, en particulier dans les biocénoses complexe d'Europe, mais sur la base des résultats obtenus, nous pourrions supposer que pendant l'hiver, les loups représentaient une cause de mortalité pour les espèces alpines comme le chamois. Bien que cette espèce soit la plus consommée par les loups pendant la période d'étude, sa densité a été maintenue. Au contraire, la densité des espèces non alpines (p. ex. le chevreuil) pourrait être affectée par la présence des loups à long terme, telle qu'observée dans plusieurs Biomes Européens (Melis et al. 2009).

## Literature

- Andersone A. & Ozoliņš J. 2004: Food habits of wolves *Canis lupus* in Latvia. *Acta Theriol.* 49: 357–367.
- Apollonio M. 2004: Gli ungulati in Italia: status, gestione e ricerca scientifica. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 15: 21–34.
- Aryal A., Sathyakumar S. & Kreigenhofer B. 2011: Opportunistic animal's diet depend on prey availability: spring dietary composition of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dhorpatan hunting reserve, Nepal. *J. Ecol. Nat. Environ.* 2: 59–63.
- Ballard W.B., Whitman J.S. & Gardner C.L. 1987: Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monogr.* 98: 1–54.
- Bassano B., Boano G., Meneguz P.G., Mussa P.P. & Rossi L. 1999: I selvatici delle Alpi Piemontesi, biologia e gestione. *Regione Piemonte, Torino, EDA.*
- Boitani L. 1982: Wolf management in intensively used areas of Italy. In: Harrington F.H. & Paquet D.C. (eds.), *Wolves of the world. Perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New York, USA: 158–172.*
- Capitani C., Bertelli I., Varuzza P., Scandura M. & Apollonio M. 2004: A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mamm. Biol.* 69: 1–10.
- Carnevali L., Pedrotti L., Riga F. & Toso S. 2009: Ungulates in Italy: status, distribution, abundance, management and hunting of ungulate populations in Italy – Report 2001-2005. *Istituto Nazionale Fauna Selvatica. Biol. Cons. Fauna* 117. (in Italian)
- Castroviejo J., Palacios F., Garzon J. & Cuesta L. 1975: Sobre la alimentacion de los canides ibericos. In: Proceeding XII Congress of the International Union of Game Biologists. *IUGB, Lisboa: 39–46.*
- Ciucci P., Boitani L., Pellicconi E.R., Rocco M. & Guy I. 1996: A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biol.* 2: 37–48.
- Darimont C. 2002: Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Can. J. Zool.* 80: 1638–1642.
- Debrot S., Fivaz G., Mermoud C. & Weber J.M. 1982: Atlas des poils mammifères d'Europe. *Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.*
- Floyd T.J., Mech L.D. & Nelson M.E. 1979: An improved method of censusing deer in deciduous-coniferous forests. *J. Wildlife Manage.* 43: 258–261.
- Fritts S.H. & Mech L.D. 1981: Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monogr.* 80: 1–79.
- Fuller T.K. 1989: Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monogr.* 105: 41.
- Gade-Jørgensen I. & Stagegaard R. 2000: Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriol.* 45: 537–547.
- Gazzola A., Avanzinelli E., Bertelli I., Tolosano A., Bertotto P., Musso R. & Apollonio M. 2007: The role of the wolf in shaping a multi-species ungulate community in the Italian western Alps. *Italian J. Zool.* 74: 297–307.
- Gazzola A., Bertelli I., Avanzinelli E., Tolosano A., Bertotto P. & Apollonio M. 2005: Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. *J. Zool. Soc. Lond.* 266: 205–213.
- Głowaciński Z. & Profus P. 1997: Potential impact of wolves *Canis lupus* on prey populations in eastern Poland. *Biol. Conserv.* 80: 99–106.
- Huggard D.J. 1993: Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *J. Wildlife Manage.* 57: 382–388.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Schmidt K., Zub K. & Musiani M. 2000: Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Mammal.* 81: 197–212.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Selva N., Zub K. & Szymura L. 2002: Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83: 1341–1356.
- Kojola I., Huitu O., Toppinen K., Heikura K., Heikkinen S. & Ronkainen S. 2004: Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *J. Zool.* 263: 229–235.
- Kübersepp M. & Valdmann H. 2003: Winter diet and movements of wolf (*Canis lupus*) in Alam-Pedja nature reserve, Estonia. *Acta Zool. Lit.* 13: 28–33.
- Levin R. 1968: Evolution in changing environments. *Princeton University, Princeton: 1–132.*
- Llaneza L., Ordiz A., Palacios V. & Uzal A. 2005: Monitoring wolf population using howling points combined with sign survey transects. *Wildlife Biol. Pract.* 1: 108–117.
- Marucco F., Pletscher D.H. & Boitani L. 2008: Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study. *J. Mammal.* 89: 665–673.
- Mattioli L., Apollonio M., Mazzarone V. & Centofanti E. 1995: Wolf food habits and wild ungulate availability in the Foreste Casentinesi National Park, Italy. *Acta Theriol.* 40: 387–402.
- Mattioli L., Capitani C., Gazzola A., Scandura M. & Apollonio M. 2011: Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. *Eur. J. Wildlife Res.* 57: 909–922.
- Mech L.D. 1970: The wolf: ecology and behaviour of an endangered species. *The Natural History Press, Garden City, N.Y.*
- Mech L.D. 1995: The challenge and opportunity of recovering wolf populations. *Conserv. Biol.* 9: 270–278.
- Melis C., Jędrzejewska B., Apollonio M., Barton K.A., Jędrzejewski W., Linnell J.D.C., Kojola I., Kusak J., Adamic M., Ciuti S.,

- Dehelan I., Dykyy I., Krapinec K., Mattioli L., Sagaydak A., Samchuk N., Schimdt K., Shkvyrya M., Sidorovich V.E., Zawadzaka B. & Zhyla S. 2009: Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer (*Capreolus capreolus*) population density across Europe. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 724–734.
- Meriggi A. & Lovari S. 1996: A review of wolf predation in Southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *J. Appl. Ecol.* 33: 1561–1571.
- Meriggi A., Brangi A., Schenone L., Signorelli D. & Milanese P. 2011: Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethol. Ecol. Evol.* 23: 195–210.
- Meriggi A., Rosa P., Brangi A. & Matteucci C. 1991: Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriol.* 36: 141–151.
- Nowak S., Mysłajek R.W. & Jędrzejewska B. 2005: Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriol.* 50: 263–276.
- Okarma H. 1992: The wolf – monograph of a species. *Białowieża, Poland: 168. (in Polish)*
- Okarma H. 1995: The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriol.* 40: 335–386.
- Okarma H., Jędrzejewski W., Schmidt K., Sniezko S., Bunevich A.N. & Jędrzejewska B. 1998: Home ranges of wolves in Białowieża primeval forest, Poland, compared with other Eurasian populations. *J. Mammal.* 79: 842–852.
- Palmegiani I. & Apollonio M. 2011: Comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three areas of Western Alps. *Proceeding of 8<sup>th</sup> International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin: 132.*
- Patalano M. & Lovari S. 1993: 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. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 48: 23–38.
- Peterson R.O. & Ciucci P. 2003: The wolf as a carnivore. In: Mech L.D. & Boitani L. (eds.), *Wolves: behavior, ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago: 104–130.*
- Pianka E.R. 1973: The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53–74.
- Pouille M.L., Carles L. & Lequette B. 1997: Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 52: 357–368.
- Salvador A. & Abad P.L. 1987: Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in León province, Spain. *Mammalia* 51: 45–52.
- Sidorovich V.E., Tikhomirova L.L. & Jędrzejewska B. 2003: Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildlife Biol.* 9: 103–111.
- Smietana W. 2005: Selectivity of wolf predation on red deer in the Bieszczady Mountains, Poland. *Acta Theriol.* 50: 277–288.
- Smietana W. & Klimek A. 1993: Diet of wolves in the Bieszczady Mountains, Poland. *Acta Theriol.* 42: 241–252.
- Teerink B.J. 1991: Hair of west-European mammals. *Cambridge University Press, Cambridge.*
- Voigt D.R., Kolenosky G.B. & Pimlott H. 1976: Changes in summer food of wolves in central Ontario. *J. Wildlife Manage.* 40: 663–668.
- Weaver J.L. 1993: Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *J. Wildlife Manage.* 57: 534–538.
- White P.J. & Garrott R.A. 2005: Northern Yellowstone elk after wolf restoration. *Wildlife Soc. B.* 33: 942–955.