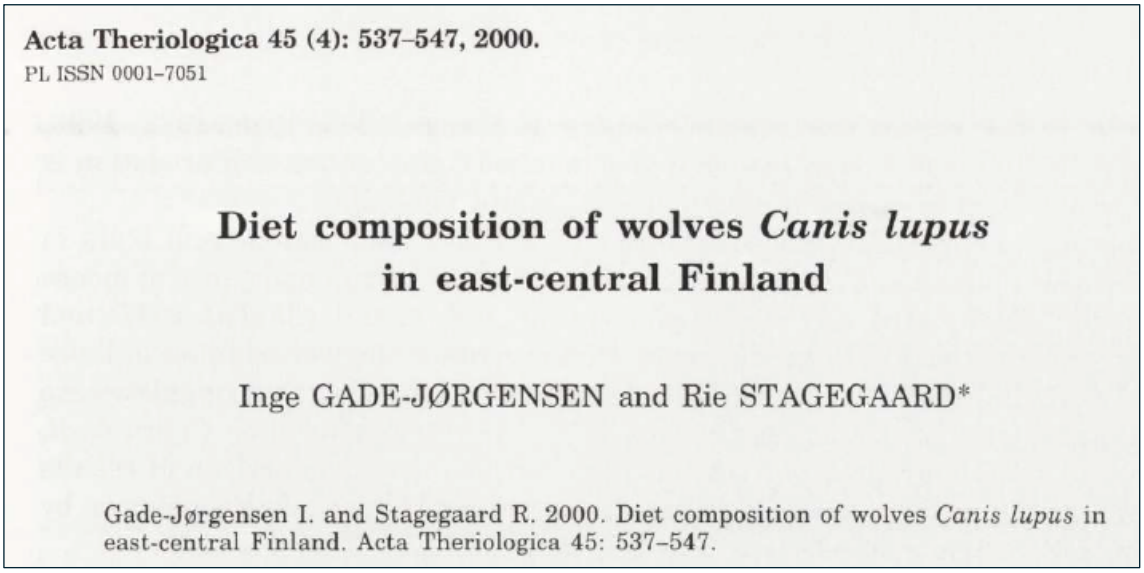
Composition alimentaire des loups *Canis lupus* dans le centre-est de la Finlande



Acta Theriologica 45 (4): 537–547, 2000.
PL ISSN 0001–7051

Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland

Inge GADE-JØRGENSEN and Rie STAGEGAARD*

Gade-Jørgensen I. and Stagegaard R. 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. Acta Theriologica 45: 537–547.

Résumé

Dans le centre-est de la Finlande, des excréments de loup *Canis lupus* Linnaeus, 1758 ont été collectés de janvier à novembre 1997. Le régime alimentaire estival (mai-septembre) et hivernal (octobre-avril) a été déterminé à partir de 370 excréments à l'aide de **quatre** méthodes d'analyse : la fréquence d'occurrence, le poids sec mesuré, le volume relatif et le modèle de régression linéaire de Weaver (1993). Une concordance globale a été constatée entre les différentes méthodes d'évaluation du régime alimentaire. L'élan *Alces alces* était de loin l'espèce proie la plus importante au cours des deux saisons, représentant 88% (en été) et 96% (en hiver) de la biomasse mammifère consommée. Les autres types de proies étaient : le lièvre, le castor, le blaireau, le chien, le porc, les bovins, les oiseaux, les petits rongeurs, les baies, les insectes et les poissons. La présence de restes de porcs domestiques et de bovins suggère un comportement de charognage chez les loups. La présence de chiens est à l'origine de conflits entre l'homme et les loups. À partir de 260 excréments, le régime alimentaire estival de deux meutes de loups et le régime hivernal de l'une d'entre elles ont été déterminés. **Aucune** différence saisonnière notable n'a été constatée dans le régime alimentaire. Une différence entre les meutes concernant le régime estival a été observée, résultant d'une exploitation relativement plus faible de l'élan (69% contre 93% de la biomasse mammifère consommée) et d'un recours correspondant plus important à des types de proies secondaires, en particulier le lièvre, par l'une des meutes.

Institut Finlandais de recherche sur la chasse et la pêche, Ohtaojantie 19, 93400 Taivalkoski, Finlande

Mots-clés *: Canis lupus,* régime alimentaire du loup, consommation d'élans, Finlande

INTRODUCTION

La population de loups *Canis lupus* Linnaeus, 1758 en Finlande était estimée entre 100 et 140 individus en 1997 (I. Kojola, comm. pers.). La majorité des loups vit dans le centre-est de la

Finlande, seule région du pays où l'on sait que la reproduction des loups a lieu (Ministère de l'Agriculture et des Forêts, 1996). La population de loups de l'est de la Finlande peut être considérée comme la population périphérique occidentale de l'aire de répartition continue et plus vaste des loups Russes. Le cœur de l'aire de répartition des quelque 40 à 50 loups Scandinaves se situe dans le centre-sud de la Suède (Olsson *et al.* 1997) et il y a probablement peu de migrations de loups entre la Finlande et la péninsule Scandinave, bien que quelques cas de loups franchissant la frontière aient été signalés (Pulliainen 1982). L'écologie de la population de loups Finlandaise est peu étudiée et il n'existe que quelques articles sur le sujet (Pulliainen 1965, 1979, 1982, 1993 ; Nygren 1980). Une affirmation courante, bien que non documentée, est que la prédation par les loups limite fortement les effectifs d'élans dans le centre-est de la Finlande.

L'objectif de cette étude était d'étudier la composition du régime alimentaire des loups à partir de leurs excréments dans le centre-est de la Finlande et, en particulier, d'évaluer l'importance relative de l'élan dans ce régime. L'élan est le seul ongulé sauvage présent dans la zone d'étude (Helle *et al.* 1997), et nous avons émis l'hypothèse que l'élan constituait la principale source de nourriture des loups, conformément aux conclusions de la majorité des études sur le régime alimentaire des loups, qui révèlent que les ongulés sont leurs proies principales (par exemple, Okarma 1995). Conformément aux recommandations de Ciucci *et al.* (1996), nous avons utilisé plusieurs méthodes d'analyse des excréments, car la comparaison des résultats et l'interprétation des éventuelles divergences permettent d'éviter de tirer des conclusions trompeuses en se fondant sur une seule méthode.

MATERIEL et METHODES

Collecte des excréments

Les excréments de loups ont été collectés de janvier à novembre 1997. La population locale et les membres de la Garde des frontières Finlandaise ont apporté leur soutien à l'étude en collectant occasionnellement des excréments. En hiver, les auteurs ont collecté les excréments en suivant les traces de loups en motoneige et à ski, et en été, le long des routes forestières, en effectuant des patrouilles en voiture toutes les 1 à 8 semaines. Les excréments déposés à moins de 50 m les uns des autres et d'âge similaire ont été regroupés en une seule observation afin de garantir un échantillon indépendant. Pour distinguer les excréments de loup de ceux d'autres animaux, on s'est appuyé sur leurs dimensions (Weaver et Fritts 1979), leur structure, leur lieu de dépôt (par exemple à proximité des itinéraires empruntés par les loups ou des lieux de chasse) et les traces présentes à proximité. La date de dépôt d'un excrément a été estimée à partir des connaissances sur les déplacements des loups, du temps écoulé depuis le dernier échantillonnage et de l'aspect de l'excrément par rapport à l'exposition du site de dépôt. Les excréments ont été classés comme anciens (> 2 semaines) ou récents (< 2 semaines). Afin de permettre une comparaison valable entre les études, nous n'avons utilisé dans l'analyse que des excréments pouvant être ramassés (*sensu* Floyd *et al.* 1978) et non altérés par les intempéries (*sensu* Reynolds et Aebischer 1991).

Au cours de l'année d'étude, des signalements d'activité des loups (c'est-à-dire observations, traces, hurlements, sites de proies) ont été recueillis et les lieux ont été revisités pour vérifier les informations lorsque cela était possible. Ces données, ainsi que celles sur les déplacements des loups obtenues grâce au suivi effectué par les auteurs, ont été comparées (633

signalements au total) dans le but de délimiter les territoires des loups, afin de pouvoir attribuer les excréments à des meutes individuelles. Pour deux meutes (ci-après dénommées « meute de Kurikka » et « meute de Mohko »), des parties de leurs territoires respectifs ont été délimitées et nous avons pu attribuer avec certitude les excréments se trouvant à l'intérieur des limites de ces zones. Les excréments déposés en dehors de ces zones ont été exclus de l'analyse du régime alimentaire des meutes. Le suivi effectué pendant l'hiver a révélé la présence de 7 à 8 individus dans la meute de Kurikka et de 5 individus dans la meute de Mohko.

Au total, 416 excréments ont été prélevés. Quatorze (3,4%) ont été classés comme non collectables, 5 (1,2%) comme altérés par les intempéries et 3 comme excréments d'ours, car ils contenaient principalement des fourmis (*Formicidae*). Vingt-quatre (6%) des 394 excréments restants ont été regroupés, ce qui a laissé un échantillon total de 370 excréments pour l'analyse alimentaire. Pour la meute de Kurikka, la taille des échantillons était suffisante pour évaluer le régime alimentaire hivernal (n = 104) et estival (n = 112). Pour la meute de Mohko, seul le régime estival a pu être évalué (n = 44).

Procédure de laboratoire

Les procédures de laboratoire ont suivi les méthodes de Reynolds et Aebischer (1991) et de Ciucci *et al.* (1996). Les excréments ont été séchés au four à 90°C puis pesés. Les excréments séchés ont été immergés dans un éprouvette graduée remplie d'eau, et le volume total des excréments a été déterminé. Les excréments ont été trempés dans de l'eau additionnée de détergent avant que les macro-composants ne soient séparés des micro-composants à l'aide d'un tamis (maillage de 0,5 mm). Nous avons suivi la tendance générale consistant à exclure les micro-composants de l'analyse (Ciucci *et al.* 1996), en partant du principe que les fractions de micro- et macro-composants contenaient des restes de proies dans les mêmes proportions. Les restes provenant de différents types d'aliments ont été séparés pour chaque excrément. Les éléments consommés présentant peu ou pas d'intérêt nutritionnel pour le loup (NFI), par exemple les aiguilles de pin et le contenu du rumen, ont été regroupés. Tous les restes ont été séchés à 90°C puis pesés. La densité de chaque excrément a été calculée en divisant le poids sec total de l'excrément par son volume total.

Pour chaque excrément, les proportions relatives en volume des restes ont été estimées à l'œil nu en plaçant les restes sur une feuille de papier quadrillée. Toutes les proportions ont été estimées à 2,5% près et la somme de toutes les proportions relatives par excrément a été fixée à 100%. Dans un premier temps, une proportion a été attribuée à tous les types d'aliments et aux NFI, et ces proportions ont été utilisées pour calculer la composition du régime alimentaire selon la méthode du volume relatif. Dans un deuxième temps, les NFI et les types d'aliments dont la proportion était ≤ 2,5% (quantités infimes) ont été ignorés, et la proportion de chaque type d'aliment restant a été estimée. Ces proportions ont servi à calculer les unités de crottes entières pour le modèle de biomasse.

Les poils de garde trouvés dans les excréments ont servi à identifier les proies mammifères. Les caractéristiques macroscopiques et microscopiques ont été comparées à des poils de référence provenant de la zone d'étude et à des manuels de référence (par exemple, Debrot *et al.* 1982, Teerink 1991). La technique d'examen microscopique a suivi celle décrite par

Teerink (1991). Pour l'identification, les restes de fruits, d'insectes et d'oiseaux, ainsi que les os, griffes et dents de mammifères, ont été comparés à du matériel de référence local. Les jeunes orignaux (âgés de 4 à 5 mois maximum) ont été identifiés grâce à la couleur rougeâtre de leur pelage, présente dès la naissance vers le mois de mai jusqu'à la première mue d'automne en août/septembre, moment où ils acquièrent un pelage plus foncé ressemblant à celui des adultes (Peterson 1955). La précision de l'identification des poils de mammifères a été évaluée. Un test à l'aveugle a été réalisé sur 50 poils différents provenant de 22 espèces sauvages et domestiques présentes dans la zone d'étude. La précision de la détermination de l'âge des élans était de 100% (n = 8), et celle de l'identification des espèces de 98% (n = 50). Cette précision légèrement inférieure s'explique par un cas où un poil de loup a été identifié à tort comme un poil de chien-raton. Cette imprécision est considérée comme négligeable pour les résultats de cette étude, car aucun poil n'a été identifié comme provenant d'un chien-raton.

Méthodes d'analyse des excréments

La fréquence d'occurrence est exprimée comme la fréquence à laquelle chaque type d'aliment apparaît, en pourcentage du nombre total d'occurrences de tous les types d'aliments. Les poids secs mesurés des restes sont exprimés comme la somme des poids de tous les restes pour un type d'aliment donné. Les volumes relatifs des restes sont exprimés comme la somme de tous les volumes des restes pour un type d'aliment donné. La biomasse ingérée a été estimée à partir du modèle de régression linéaire de Weaver (1993) : $y = 0{,}439 + 0{,}008x$ ($R^2 = 0{,}78$), obtenu à partir d'essais d'alimentation sur des loups en captivité, où y représente la biomasse ingérée (kg) par excrément collectable produit et x est le poids vif (kg) des espèces proies retrouvées dans les excréments. Le modèle est limité aux proies mammifères, car seuls des mammifères ont été inclus dans les essais d'alimentation. Étant donné que certains excréments révélaient la présence de plusieurs types de proies, le nombre d'excréments contenant un type de proie donné a été calculé comme la somme de tous les volumes relatifs exprimant le nombre d'unités d'excréments entières (Floyd *et al.* 1978). Le poids vif des proies utilisé dans le modèle doit tenir compte des différences de taille au sein de la population de proies tuées par les loups. Un poids ajusté est particulièrement pertinent pour les grosses proies telles que les ongulés, qui présentent d'énormes variations de taille corporelle en fonction de l'âge et du sexe. L'analyse des excréments permet d'isoler ceux contenant des ongulés juvéniles (< 4-5 mois). Afin de déterminer la structure d'âge des élans dans le régime alimentaire des loups après septembre, les proportions de jeunes et d'adultes (> 1 an) parmi les élans tués par les loups et retrouvés dans la zone d'étude au cours des hivers de 1987 à 1997 ont été considérées comme représentatives des proportions consommées durant l'hiver 1997. Seize carcasses d'élans ont été examinées par les auteurs au cours de l'année d'étude et 21 carcasses ont été examinées par le personnel de la station de recherche cynégétique d'Ilomantsi au cours des hivers de 1987 à 1996. Nous avons calculé le poids moyen des élans en hiver en nous basant sur la proportion d'adultes et de jeunes observés dans l'échantillon d'élans tués par les loups. Le rapport entre les sexes a été supposé égal et le poids moyen des élans tués par les loups a été supposé identique à celui des élans tués par les chasseurs. Le poids moyen des carcasses de femelles et de mâles adultes tués par les chasseurs a été tiré de Nygren et Pesonen (1989), tandis que le poids moyen des carcasses de jeunes a été tiré de Nygren et Nygren (1976) et de T. Nygren (non publié). On a supposé que le poids des carcasses représentait 55% du poids vif (Blood *et al.* 1967). Les poids vifs (kg) des proies utilisées dans le modèle étaient les suivants : élan adulte 340 kg ; faon en mai-

juin, juillet-août et en hiver : respectivement 30 kg, 70 kg et 145 kg ; lièvre 2,8 kg ; castor 12,5 kg ; porc 100 kg ; bovin 510 kg ; et chien 20 kg. La biomasse des petits rongeurs a été calculée en multipliant le nombre d'individus observés par un poids corporel supposé de 25 grammes, comme dans Olsson *et al.* (1997). Les données sur le poids corporel des loups ont été recueillies à partir de 4 loups tués par la circulation, d'un loup tué par un autre loup et de 62 loups abattus par des chasseurs dans le district de Carélie du Nord, en Finlande, entre octobre et mars, de 1979 à 1997. Toutes les données ont été extraites des rapports d'autopsie obtenus auprès de l'Institut finlandais de recherche sur la chasse et la pêche et des archives du district de gestion cynégétique de Carélie du Nord.

Afin de vérifier si la différence de densité moyenne entre les excréments anciens et frais était significative, un test *t* (à deux échantillons) a été utilisé (Sokal et Rohlf 1981 : 226). De même, un test *t* (à deux échantillons) a été utilisé pour vérifier si la différence entre le poids sec moyen des macrocomposants des excréments anciens et frais était significative. Afin d'évaluer si les méthodes d'analyse des excréments différaient dans l'évaluation de la composition du régime alimentaire du loup, nous avons comparé simultanément l'importance relative de chaque type d'aliment obtenue par différentes méthodes d'analyse des excréments. Nous avons déterminé la concordance globale à l'aide du coefficient de concordance de Kendall, W (Siegel 1956 : 231). La significativité de W a été testée selon la méthode de Siegel (1956 : 235). Dans tous les tests statistiques, un seuil de $p < 0,05$ était requis pour établir la significativité. Les limites de confiance de l'importance relative estimée des différents types d'aliments dans le régime alimentaire ont été mesurées à l'aide des 95ème centiles de 5 000 estimations par bootstrap (Reynolds et Aebischer 1991).

RESULTATS

Les excréments frais ($n = 123$) présentaient une densité moyenne de 0,88 g/cm³, ce qui était significativement supérieur à la densité moyenne des excréments anciens ($n = 64$), qui était de 0,80 g/cm³ ($F_{64,123} = 1,32$, ns ; $t_{185} = 1,76$, $0,025 < p < 0,05$), alors qu'aucune différence statistique n'a été observée concernant la fraction moyenne des macro-composants par rapport au poids sec entre les excréments anciens et frais ($F_{64,123} = 1,54$, ns ; $t_{185} = 0,85$, ns). **Un seul** type d'aliment était présent dans 225 (86,5%) des excréments. On a trouvé deux et trois types d'aliments respectivement dans 9,2% et 3,5% des excréments. Dans 2 excréments, aucun reste alimentaire n'était présent. Des restes de *graminées* étaient courants dans les excréments d'avril à octobre, apparaissant dans 27% des excréments déposés au cours de cette période ($n = 163$). Le plus souvent, l'herbe se présentait sous forme de touffes bien ordonnées et, dans certains cas ($n = 5$), elle occupait plus de 50% et jusqu'à 100% du volume relatif de l'excrément, ce qui indique que les graminées étaient ingérées volontairement par les loups. Des poils de loup ont été trouvés dans 6,2% de l'ensemble des excréments, toujours en quantités infimes, ce qui suggère une ingestion par **toilettage**. La fréquence plus élevée de poils de loup observée dans les excréments déposés pendant l'été (principalement en juin et juillet) était probablement due à l'allaitement des louveteaux.

La comparaison simultanée des classements des types d'aliments obtenus par les quatre méthodes d'analyse des excréments a montré une concordance significative dans tous les cas ($0,85 < W < 0,93$; $p < 0,01$). En raison de la forte concordance entre les quatre méthodes d'analyse des excréments dans l'évaluation du régime alimentaire, seuls les résultats issus de

la méthode de la fréquence d'occurrence (la méthode d'analyse des excréments la plus couramment utilisée dans les études sur le régime alimentaire des carnivores) et de la méthode de la biomasse (la méthode la plus pertinente sur le plan écologique) sont présentés et utilisés dans la suite de la discussion.

L'élan était de loin l'espèce proie la plus importante retrouvée dans l'échantillon total de fèces hivernales, représentant 86% de toutes les occurrences et 96% de la biomasse mammifère consommée (Tableau 1). **En été**, l'élan dominait également en tant que proie, mais dans une moindre mesure, représentant 58% de toutes les occurrences et 88% de la biomasse mammifère consommée. **Par conséquent**, le régime alimentaire estival se composait d'une plus grande proportion de proies secondaires.

Celles-ci étaient représentées par 12 types d'aliments, contre 8 en hiver (Tableau 1). Bien que l'identification n'ait pas été formelle, l'examen micro- et macroscopique des poils provenant de la catégorie des mammifères non identifiés a permis de mettre en évidence un carnivore de taille moyenne. Les restes de porc et de bovins provenaient de sites d'appâtage. Les baies se composaient principalement de myrtilles (*Vaccinium myrtillus*) ainsi que d'une petite fraction d'airelles rouges (*Vaccinium vitisidaea*).

Tableau 1. Régime alimentaire du loup dans le centre-est de la Finlande en 1997, évalué à l'aide de deux méthodes d'analyse des excréments et exprimé, pour chaque type d'aliment, en importance relative dans le régime alimentaire (%). [1]Chaque présence d'un type d'aliment dans un excrément a été comptabilisée comme 1 ; [2]la biomasse consommée a été calculée selon la méthode de Weaver (1993), applicable uniquement aux proies mammifères identifiées, [3]comprend une fraction inconnue de faons de l'année, car les poils des élans adultes et des faons sont impossibles à distinguer, *quantité infime (< 0,5 %)

Food type	Summer (May–September)		Winter (October–April)	
	Occurrence[1] (%)	Biomass[2] (%)	Occurrence (%)	Biomass (%)
Adult moose	33	74	86[3]	96[3]
Calf moose	25	14		
Badger	*	*	1	*
Beaver	2	1	–	–
Hare	19	6	7	1
Small rodents	2	*	1	*
Unidentified mammals	3		2	
Pig (carrion)	4	2	–	–
Cattle (carrion)	1	3	1	3
Dog	1	1	1	*
Birds	6		1	
Fishes	*		–	
Invertebrates	1		–	
Berries	3		1	

La Figure 1 illustre l'importance relative observée des différentes catégories alimentaires retrouvées dans les échantillons d'excréments de la meute de Kurikka (été et hiver) et de la meute de Möhkö (été). Le régime alimentaire hivernal de la meute de Kurikka se composait presque exclusivement d'élans, qui représentaient 92% de toutes les occurrences et 99% de la biomasse mammifère consommée. Quatre autres types de proies ont été identifiés dans les excréments **d'hiver** : le lièvre, les petits rongeurs, le blaireau et les oiseaux. **En été**, l'élan dominait également parmi les proies de la meute de Kurikka, représentant 79% de toutes les

occurrences et 93% de la biomasse mammifère consommée. Les proies secondaires du régime alimentaire estival comprenaient 7 types d'aliments : lièvres, castors, petits rongeurs, appâts, oiseaux, insectes et baies. Chacun de ces types d'aliments représentait entre 2 et 4% du régime alimentaire selon la méthode de la fréquence d'occurrence.

Dans la meute de Möhkö, l'élan représentait 22% de toutes les occurrences et 69% de la biomasse mammifère consommée. Les autres types de proies représentés dans l'échantillon d'excréments de la meute de Möhkö étaient (par ordre d'importance selon la méthode de la fréquence d'occurrence) : lièvres (34%), mammifères non identifiés (12%), baies (8%), oiseaux (6%), appâts (6%), chiens et petits rongeurs (5% chacun), blaireaux et poissons (1,5% chacun).

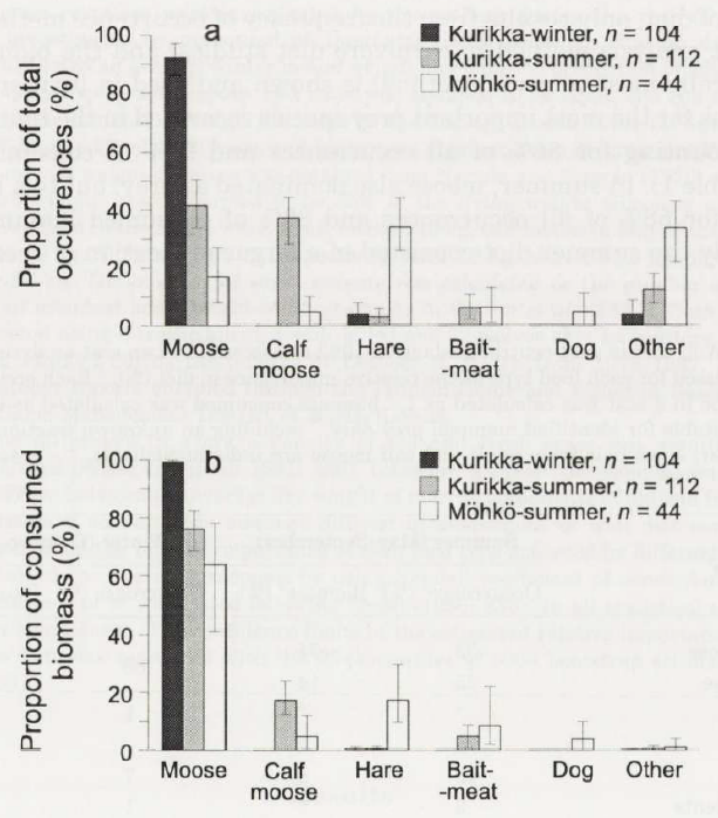


Fig. 1. Composition du régime alimentaire estival (1er mai - 30 septembre) et hivernal (1er octobre - 30 avril) d'une meute de loups (la meute de Kurikka) et du régime alimentaire estival d'une autre meute (la meute de Môhko), d'après l'analyse d'excréments collectés en 1997 dans le centre-est de la Finlande. La composition du régime alimentaire des loups est exprimée sous forme de proportion relative du nombre total d'occurrences des types d'aliments (**a**) et sous forme de proportion relative de la biomasse des mammifères ingérée, calculée à l'aide du modèle de régression linéaire de Weaver (1993) (**b**). Les barres indiquent les intervalles de confiance à 95% générés par une simulation bootstrap (5 000 répétitions). Pendant la saison hivernale, la catégorie « élan » comprend des adultes et des élans de l'année dans des proportions inconnues, car les poils des élans adultes et des élans de l'année sont impossibles à distinguer. La viande d'appât comprend des bovins et des porcs

La comparaison du régime alimentaire des deux meutes a révélé une différence entre elles au niveau du régime estival (cf. Fig. 1). La moindre exploitation de l'élan par la meute de Möhkö a été compensée par un recours accru à des proies **secondaires**. La consommation de lièvres était particulièrement marquée, bien qu'elle reste nettement moins importante que celle de l'élan en termes de biomasse consommée (17%). Le pourcentage correspondant pour les lièvres dans la meute de Kurikka est de 1%. Exprimé en nombre relatif de proies

consommées (voir Tableau 2), la meute de Möhkö a mangé environ 18 lièvres pour chaque élan, tandis que la meute de Kurikka a mangé environ 0,5 lièvre pour chaque élan. Le chien, le blaireau, les mammifères non identifiés et les poissons n'étaient présents que dans le régime alimentaire de la meute de Möhkö, tandis que le castor et les insectes n'apparaissaient que dans les excréments de la meute de Kurikka.

Dans l'échantillon d'élans tués par des loups et retrouvés dans la zone d'étude pendant **l'hiver**, les adultes (> 1 an) représentaient 58% (n = 21) et les petits (< 1 an) 42% (n = 15) ; dans un cas, l'âge n'a pas pu être déterminé. Dans la province de Carélie du Nord, en Finlande, le poids corporel moyen (n = 42) des loups mâles (± écart-type) était de 38 ± 8 kg (fourchette : 25-55 kg) et celui des louves (n = 25) de 31 ± 5 kg (fourchette : 23-42 kg).

Tableau 2. Nombre relatif d'élans adultes, de faons d'élan et de lièvres consommés pendant l'été par deux meutes de loups dans le centre-est de la Finlande en 1997. [a]Comme dans Weaver (1993), [b]pour les élans adultes : environ 0,75 fois le poids total ; pour les faons d'élan et les lièvres : environ 0,90 fois le poids total (Peterson *et al*. 1984). Poids total, voir le texte

Parameter	Wolf pack	Adult moose	Calf moose		Hare
			May–June	July–September	
(A) Relative proportion of biomass ingested[a] (%)	Kurikka	76	7	10	1
	Möhkö	64	3	2	17
(B) Consumable weight[b] (kg)		255	27	63	2.5
(C) Numbers consumed relative to adult moose (A/B) / ($A_{adult\ moose}$ / $B_{adult\ moose}$)	Kurikka	1.0	0.9	0.5	1.3
	Möhkö	1.0	0.4	0.1	27.1

DISCUSSION

La composition des excréments semblait avoir été modifiée par l'altération, puisque la densité moyenne était nettement inférieure pour les excréments anciens par rapport aux excréments frais. Les excréments anciens contenaient en moyenne une proportion légèrement plus importante de macro-composants en poids sec que les excréments frais, bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative. La proportion plus importante de macro-composants dans les excréments anciens s'explique probablement par le fait qu'une partie de la fraction microscopique a été éliminée au cours du processus d'altération. Reynolds et Aebischer (1991) ont constaté que la fraction macroscopique des excréments de renard présentait une densité inférieure à celle de la fraction microscopique ; en supposant que cela s'applique également aux excréments de loup, la perte de la fraction microscopique peut expliquer en partie la densité plus faible des excréments anciens. La fraction macroscopique étant restée relativement intacte après altération, on estime que cette différence de densité n'affecte pas de manière significative les résultats de la présente étude.

Les études menées en Europe sur le régime alimentaire des loups révèlent que les loups *Canis lupus* consomment souvent un large éventail d'espèces de proies différentes, mais que leur principale source de nourriture est constituée d'ongulés sauvages (par exemple, Okarma 1995, Olsson *et al.* 1997). Dans notre zone d'étude, la dépendance des loups vis-à-vis des ongulés a également été clairement démontrée, l'élan s'avérant constituer de loin la source alimentaire la plus importante, tant en été qu'en hiver. L'écosystème forestier du centre-est

de la Finlande diffère écologiquement de la plupart des autres habitats du loup en Europe, car il n'abrite **qu'une seule** espèce d'ongulé sauvage, l'élan. Dans toute l'Europe, on observe généralement une communauté plus riche, composée de 2 à 5 espèces d'ongulés, sauf dans les régions de toundra de l'extrême nord, où le renne est la seule espèce d'ongulé (Okarma 1995). Cette différence dans la base de proies constituée d'ongulés empêche une comparaison directe de l'importance relative de l'élan dans le régime alimentaire entre notre zone d'étude et la plupart des habitats de loups Européens. Une **exception** est constituée par une partie du nord-ouest de la Russie voisine, où l'élan est également le seul ongulé sauvage ou l'espèce dominante. Dans les régions de Pskov, de Leningrad et de Carélie en Russie, des restes d'élan ont été observés dans 78 à 84% des excréments collectés (P. I. Danilov, non publié). La part de l'élan dans le régime alimentaire est similaire à nos résultats de 72% (été) et 90% (hiver), lorsque les données de fréquence sont calculées en pourcentage du nombre total d'excréments plutôt qu'en pourcentage du nombre total d'observations. En Alaska et au Canada, on trouve de nombreux écosystèmes forestiers présentant une composition spécifique et un régime climatique très similaires à ceux du centre-est de la Finlande (c'est-à-dire la forêt boréale septentrionale, où l'élan est le seul ongulé sauvage ou l'ongulé dominant) (Gasaway *et al.* 1992). Dans ces zones d'étude écologiquement comparables, l'importance relative de l'élan varie entre 65 et 97% de la biomasse mammifère consommée dans le régime alimentaire estival (estimée à partir de l'analyse des excréments ; Fuller et Keith 1980, Peterson *et al.* 1984, Messier et Crete 1985, Ballard *et al.* 1987, Gasaway *et al.* 1992), ce qui est similaire aux 69 à 93% estimés dans notre zone d'étude Finlandaise.

Dans les zones où les loups et l'homme partagent le même habitat, le régime alimentaire des loups peut comporter une part considérable de nourriture d'origine anthropique. Les loups peuvent s'attaquer au bétail et se nourrir de charognes disponibles sur les sites d'appâtage ou dans les décharges (Salvador et Abad 1987, Lesniewicz et Perzanowski 1989, Meriggi *et al.* 1996). La consommation de sources alimentaires liées à l'activité humaine par le loup opportuniste serait expliquée par des facteurs tels que la rareté des ongulés sauvages, l'abondance des sources alimentaires d'origine anthropique, ainsi que la perturbation de la taille et de la structure sociale des meutes due à des pratiques intensives de chasse et d'élevage (Bibikov 1982, Okarma 1995). La présence de restes de porcs et de bovins dans les échantillons de crottes prélevés dans le centre-est de la Finlande suggère un comportement de charognage chez les loups, puisque des carcasses de ces deux espèces étaient disponibles sur les sites d'appâtage, alors qu'aucun porc ni bovin n'a été signalé comme ayant été tué dans la région pendant la période d'étude. Bien qu'aucun animal d'élevage n'ait été observé tué par des loups dans notre zone d'étude, plusieurs cas d'attaques de loups sur du bétail (principalement des moutons et des rennes) sont signalés chaque année ailleurs en Finlande, et des indemnités sont versées pour les dommages causés par les grands carnivores (Ministère de l'Agriculture et des Forêts 1996). Les chiens ne représentaient qu'une très faible proportion du régime alimentaire global des loups. **Néanmoins**, la mise à mort de chiens par les loups pose problème, en raison du lien affectif entre les humains et les chiens ainsi que de la valeur économique que représentent ces derniers (l'indemnisation versée par le gouvernement Finlandais peut s'élever à 4 500 dollars Américains pour un chien tué par un loup). Les rapports du district de gestion cynégétique de Carélie du Nord (21 500 km^2) ont montré qu'en 1997, au moins 22 chiens ont été tués ou blessés par des loups. En Finlande, les chiens sont largement utilisés pour la chasse sportive à l'élan et à l'ours, et une grande partie des chiens tués par des loups le sont pendant la saison de chasse d'automne. L'hiver

est une autre saison où les incidents impliquant des rencontres entre loups et chiens sont relativement nombreux. Les chiens sont souvent enchaînés à l'extérieur des habitations, et cette tradition n'offre aucune protection contre les attaques de loups.

Les élans tués sur la route ont également été utilisés comme appâts pour les grands carnivores, mais comme seuls quelques élans (n = 3) ont été proposés comme appâts et qu'une partie considérable de ceux-ci a été observée comme ayant été consommée par des gloutons, il est probable qu'une fraction négligeable de l'échantillon de fèces contenait des restes d'élans provenant de sites d'appâtage. L'analyse des excréments ne permet pas de distinguer la prédation de la charogne, mais d'autres études ont révélé que la consommation de charognes d'élans par les loups peut constituer une source de nourriture considérable pour ces derniers. Par exemple, Forbes et Theberge (1992) ont constaté que la majorité (83%) des carcasses examinées (n = 30) avaient été consommées par des loups après une mort due à des causes non liées aux loups. Messier et Crete (1985) ont constaté que le degré de charognage était lié à la densité d'élans : le rapport entre les élans tués et ceux charognés est passé de 6:1 à 1:1 entre une zone à forte densité d'élans (0,37 élan/km²) et une zone à faible densité d'élans (0,17 élan/km²). À notre connaissance, la dynamique entre la consommation de charognes et la prédation des ongulés sauvages par les loups reste largement à étudier en Europe.

La comparaison du régime alimentaire estival des deux meutes de loups a révélé que la meute de Mókhó consommait à la fois davantage de types d'aliments et une plus grande proportion d'aliments secondaires que la meute de Kurikka. Plusieurs auteurs font état d'une différence de régime alimentaire entre les meutes qui colonisent des zones voisines (par exemple Fuller et Keith 1980, Messier et Crete 1985). Comme le résume Okarma (1995), la spécialisation alimentaire de chaque meute de loups peut être liée à la taille de la meute, aux habitudes alimentaires propres à celle-ci, à la densité et à la disponibilité d'autres espèces de proies, aux conditions environnementales au sein des territoires (par exemple les conditions d'enneigement) et à la pression de chasse exercée sur les loups. Malheureusement, il n'existe aucune estimation ni aucun indice concernant ces caractéristiques spécifiquement pour ces deux zones, ce qui rend impossible toute approche comparative. Une exception est l'abondance des chiens, qui peut être mesurée par la densité de population humaine ; la raison pour laquelle les chiens ne sont présents que dans le régime alimentaire estival de la meute de Mokho pourrait être liée à la densité de population humaine plus élevée dans la zone occupée par cette meute.

References

Ballard W. B., Whitman J. S. and Gardner C. L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. Wildlife Monographs 98: 1–54.

Bibikov D. I. 1982. Wolf ecology and management in the USSR. [In: Wolves of the World. Perspectives of behavior, ecology and conservation. F. H. Harrington and P. C. Paquet, eds]. Noyes Publications, New Jersey: 120–133.

Blood D. A., McGillis J. R. and Lovaas A. L. 1967. Weight and measurements of moose in Elk Island National Park, Alberta. The Canadian Field-Naturalist 81: 263–269.

Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E. R., Rocco M. and Guy I. 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf (*Canis lupus*). Wildlife Biology 2: 37–48.

Debrot S., Fivaz G., Mermod C. and Weber J. M. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel: 1–208.

Floyd T. J., Mech L. D. and Jordan P. A. 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. The Journal of Wildlife Management 42: 528–532.

Forbes G. J. and Theberge J. B. 1992. Importance of scavenging on moose by wolves in Algonquin Park, Ontario. Alces 28: 235–241.

Fuller T. K. and Keith L. B. 1980. Wolf predation dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. The Journal of Wildlife Management 44: 583–602.

Gasaway W. C., Boertje R. D., Grangaard D. V., Kelleyhouse D. G., Stephenson R. O. and Larsen D. G. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. Wildlife Monographs 120: 1–59.

Helle P., Wikman M., Helle E., Belkin V., Bljudnik L. and Danilov P. 1997. [Game winter censuses by triangular transects in Finland and linear transects in Karelian Republik 1997]. Riistantutkimuksen tiedote 147: 1–25. [In Finnish]

Kalliola R. 1973. [Finnish geography of plants]. WSOY, Porvoo: 1–308. [In Finnish]

Leśniewicz K. and Perzanowski K. 1989. The winter diet of wolves in Bieszczady Mountains. Acta Theriologica 34: 373–380.

Meriggi A., Brangi A., Matteucci C. and Sacchi O. 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. Ecography 19: 287–295.

Messier F. and Créte M. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. Oecologia 65: 503–512.

Ministry of Agriculture and Forestry 1996. Management of bear, wolf, wolverine and lynx in Finland. Report of the Working Group for Large Terrestrial Carnivores 6a: 1– 43.

Nygrén K. 1980. Effect of the wolf on the moose population. Soumen Riista 28: 71–78. [In Finnish with English summary]

Nygrén T. and Nygrén K. 1976. [Moose and moose hunting in Finland]. Riistantutkimusosaston tiedonantoja 2(4): 2–33. [In Finnish]
Nygrén T. and Pesonen M. 1989. Bag size and meat production of moose hunting in Finland 1964–87. Suomen Riista 35: 128–153. [In Finnish with English summary]
Okarma H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. Acta Theriologica 40: 335–386.
Olsson O., Wirtberg J., Andersson M. and Wirtberg I. 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation on moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in south-central Scandinavia. Wildlife Biology 3: 13–25.
Peterson R. L. 1955. North American moose. University of Toronto Press, Toronto: 1–280.
Peterson R. O., Woolington, J. D. and Bailey T. N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. Wildlife Monographs 88: 1–52.
Pulliainen E. 1965. Studies on the wolf (*Canis lupus*) in Finland. Annales Zoologici Fennici 2: 215–259.
Pulliainen E. 1979. Ecology of the wolf in the settled areas of Finland. [In: The behavior and ecology of wolves. E. Klinghammer, ed]. Proceedings of the Symposium on the Behavior and Ecology of Wolves held on 23–24 May 1975 at the Annual Meeting of the Animal Behavior Society in Wilmington, Garland Publishing Inc, New York: 84–92.
Pulliainen E. 1982. Behavior and structure of an expanding wolf population in Karelia, Northern Europa. [In: Wolves of the World. Perspectives of behavior, ecology and conservation. F. H. Harrington and P. C. Paquet, eds]. Noyes Publications, New Jersey: 134–145.
Pulliainen E. 1993. The wolf in Finland. [In: Wolves in Europe: Status and perspectives. C. Promberger and W. Schröder, eds]. Proceedings of the Wolves in Europe Workshop, Oberammergau, Germany, April 2nd, 1992. Münich Wildlife Society, Ettal: 14–20.
Reynolds J. C. and Aebischer N. J. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations based on a study of the fox (*Vulpes vulpes*). Mammal Review 21: 97–122.
Salvador A. and Abad P. L. 1987. Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in León province, Spain. Mammalia 51: 45–52.
Siegel S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral science. McGraw-Hill Kogakusha, Ltd., Tokyo: 1–312.
Sokal R. R. and Rohlf F. J. 1981. Biometry. W. H. Freeman and Company, San Francisco: 1–856.
Teerink B. J. 1991. Hair of West-European mammals. Cambridge University Press, Great Britain: 1–224.
Weaver J. L. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. The Journal of Wildlife Management 57: 534–538.
Weaver J. L. and Fritts S. H. 1979. Comparison of coyote and wolf scat diameters. The Journal of Wildlife Management 43: 786–788.

Received 14 May 1999, accepted 6 March 2000.