Analyse du régime alimentaire du loup (Canis lupus) et sensibilité des résultats aux biais de détermination

Olivier Delaigue

▶ **To cite this version:**

Olivier Delaigue. Analyse du régime alimentaire du loup (Canis lupus) et sensibilité des résultats aux biais de détermination. Ecologie, Environnement. 2006. hal-04396519

HAL Id: hal-04396519
https://hal.inrae.fr/hal-04396519

Submitted on 16 Jan 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Claude Bernard - Lyon 1

MASTER 2 aMIV - PROFESSIONNEL
Biométrie Appliquée

Année Universitaire 2005-2006

- - - - - - -

ANALYSE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU LOUP (*Canis lupus*) ET SENSIBILITÉ DES RÉSULTATS AUX BIAIS DE DÉTERMINATION

Olivier Delaigue

Organisme d'Accueil : Office national de la chasse et de la faune sauvage
Lieu : Le Rivier d'Allemont
Nom du Responsable de Stage : Christophe Duchamp
Durée du Stage : 6 mois

Sommaire

1. Introduction 2

2. Matériels et méthodes 4

2.1. Aire d'étude 4

2.2. Récolte des excréments 4

2.3. Procédure en laboratoire 4

3. Résultats 6

3.1. Analyse des biais de détermination 6

3.1.1. Pouvoir de discrimination visuelle des excréments 6
3.1.2. Analyse des critères de discrimination visuelle des excréments 7
3.1.3. Image de recherche des excréments pour les observateurs 10
3.1.4. Analyse des tests en « aveugle » de reconnaissance des poils sur échantillons de référence 12
3.1.5. Sensibilité des résultats du régime alimentaire aux images de recherche des expérimentateurs 13
3.1.6. Sensibilité des résultats du régime alimentaire à l'analyse génétique 14

3.2. Analyse du régime alimentaire 15

3.2.1. Effets années 16
3.2.2. Effets saisons 18
3.2.3. Effets meutes 20

4. Discussion 22

4.1. Intérêt de l'utilisation des analyses génétiques 22

4.2. Evolution du régime alimentaire au cours du temps 25

4.3. Comparaison des résultats du régime alimentaire en Europe 28

4.4. Recommandations pour l'analyse du régime alimentaire 29

4.5. Conclusion 30

Références bibliographiques 31

Annexes 33

1. Introduction

Il y a encore peu, quelques siècles tout au plus, le loup (*Canis lupus*), alors présent dans tout l'hémisphère nord, représentait l'espèce de mammifères la plus largement répandue dans le monde (Okarma *et al*., 1998). En effet, le loup était alors présent en Amérique, en Europe et en Asie, et il occupait tous les types de milieux (forêt, plaine, toundra, steppe et même zone désertique). Cependant, dès la fin du XV^{e} siècle, le grand prédateur commence à régresser dans certains pays d'Europe occidentale. Ainsi le loup disparaît-il d'Angleterre au XVI^{e} siècle, puis d'Ecosse et du Danemark au XVIII^{e} siècle. Considéré depuis toujours par une partie de l'opinion publique comme étant un compétiteur de l'homme, et en particulier du chasseur et de l'éleveur, le loup voit son déclin s'accentuer au cours du XIX^{e} siècle dans la plupart des pays d'Europe, victime des campagnes de destruction encouragées par des primes, favorisées par la généralisation des armes à feu ainsi que l'utilisation de poisons d'une part, par la déforestation et la raréfaction des ongulés sauvages d'autre part. Ainsi les dernières populations françaises disparaissent-elles au début des années 1940 (De Beaufort, 1987). L'espèce ne subsiste alors que dans les zones montagneuses du nord de l'Espagne (Monts Cantabriques) et au centre de l'Italie (Abruzzes).

Dans la seconde moitié du XX^{e} siècle, pour des raisons diamétralement opposées, le retour de l'« indésirable » carnassier est devenu une chose tout à fait possible. Sous l'influence de la déprise agricole, de la désertification des espaces ruraux, de la restauration du couvert forestier, accompagnées de la hausse démographique des ongulés sauvages, ainsi que de la protection de certaines zones naturelles, le tout souligné par l'évolution de l'opinion publique (Poulle *et al*., 1999), *Canis lupus* recolonise de façon naturelle la chaîne des Apennins et les Alpes. En novembre 1992, deux individus provenant des populations italiennes sont ainsi identifiés dans les Alpes-Maritimes, dans le massif du Mercantour (Houard et Lequette, 1993). Depuis cette date, l'espèce recolonise les Alpes italiennes, françaises et suisses (Poulle *et al*., 2000 ; Ciucci et Boitani, 1998).

Principal facteur de mortalité des ongulés sauvages de l'hémisphère nord (Potvin *et al*., 1988 ; Jhala, 1993 ; Smietana et Klimek, 1993 ; Mattioli *et al*., 1995 ; Okarma, 1995 ; Kohira et Rexstad, 1997 ; Splauding *et al*., 1998 ; Kunkel *et al*., 1999 ; Gade-Jorgensen et Stageggaard, 2000 ; Arjo *et al*., 2002 ; Jedrzejewski *et al*., 2002), le loup est capable d'avoir l'impact limitant sur les populations et parfois même son rôle de régulateur (Messier, 1994).

La recolonisation naturelle du loup, dans des régions où il avait disparu, rétablit donc un niveau trophique qui modifie le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, ce retour n'est pas toujours bien accepté par les populations humaines locales car l'on redoute l'impact qu'il pourrait avoir sur les populations d'ongulés sauvages, entraînant alors une réduction des prélèvements cynégétiques. En outre, les éleveurs sont particulièrement méfiants vis-à-vis de ce prédateur car ils craignent les attaques sur le cheptel domestique. Ce problème se retrouve d'ailleurs dans beaucoup d'autres pays (Bibikov, 1982 ; Boitani, 1982 ; Cuesta *et al*., 1991 ; Papageorgiou *et al*., 1994 ; Meriggi *et al*., 1996).

Dans un tel contexte, et après plus de treize années de recolonisation progressive en France, il apparaît comme nécessaire d'élever notre niveau de connaissance à propos du régime alimentaire de *Canis lupus* afin de pouvoir mieux évaluer son impact, d'une part sur les espèces d'ongulés sauvages, et d'autre part sur les populations d'ongulés domestiques.

A la demande de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS), et avant de pouvoir étudier le régime alimentaire du loup à proprement parler (grâce aux analyses coprologiques), il convient tout d'abord d'évaluer les biais de détermination qui jalonnent les diverses étapes parfois complexes d'une telle analyse. En effet, de la collecte des excréments sur le terrain aux différentes méthodes d'analyse du régime, en passant par la détermination des espèces de proies trouvées dans les fèces, les difficultés qui se présentent aux différents expérimentateurs sont diverses et variées et nécessitent que l'on y porte la plus grande attention. Ainsi pourrons-nous, par la suite, établir l'importance relative des différents types de proies afin de pouvoir nous attarder sur l'analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup et mettre ainsi en évidence d'éventuels phénomènes de report de prédation, mais aussi nous intéresser aux effets des saisons sur le régime, ainsi que mettre en relation le choix des proies avec la taille minimale de la meute.

2. Matériels et méthodes

2.1. Aire d'étude

Les excréments de loups dont le régime alimentaire a été analysé dans cette étude sont récoltés depuis 1994 dans le Parc National du Mercantour, puis l'aire d'étude s'est agrandie au fur et à mesure de l'expansion géographique du loup en France et compte, en 2002, huit départements : les Alpes-de-Haute-Provence, les Hautes-Alpes, les Alpes-Maritimes, la Drôme, l'Isère, les Pyrénées-Orientales, la Savoie et le Var.

2.2. Récolte des excréments

Les excréments sont ramassés par les correspondants du « Réseau Loup » de 1994 à 2000, puis du « Réseau Grands Carnivores Loup-Lynx » (depuis 2001) suivant un échantillonnage opportuniste sur les pistes empruntées par les loups : le long des chemins et des sentiers, en suivant des empreintes de pas dans la neige ou à proximité de cadavres de proies (Ciucci, 1996 ; Poulle *et al*., 2000). Les excréments sont collectés sur le terrain dans des sacs en plastique puis étiquetés et stockés dans des congélateurs (à – 30 °C) en attendant d'être analysés.

2.3. Procédure en laboratoire

Depuis 1999, les excréments collectés subissent des analyses génétiques de manière systématique. La méthode de biologie moléculaire utilisée est le séquençage de l'ADN mitochondrial, laquelle permet l'identification de l'espèce et de la lignée (Duchamp et *al.*, 2004). Seules les crottes de loup sont alors conservées. Cependant, les taux de pertes après analyse génétique sont de l'ordre de 20 à 30 % (Duchamp, communication personnelle) et sont dus à une insuffisance ou une altération du matériel génétique rendant alors impossible l'amplification ou la purification de l'ADN. Avant 1999, toutes les crottes considérées comme étant potentiellement d'origine lupine étaient analysées. Des prélèvements de matière fécale avaient tout de même été réalisés en vue d'analyses biomoléculaires ultérieures, ce qui explique que des résultats génétiques sont connus pour des excréments antérieurs à cette date. Depuis 1999, les crottes font l'objet d'une description visuelle systématique par un observateur qui relève alors leur poids total frais, le diamètre maximal (si possible), le nombre de morceaux (si possible), leurs caractéristiques morphologiques, et estime leur composition. Chaque crotte est ensuite étuvée durant 48 heures à 70 °C afin d'être séchée et stérilisée,

prévenant ainsi tous risques de contaminations des opérateurs, notamment par l'échinococcose. Une fois l'étuvage réalisé, le poids total sec est mesuré et les excréments peuvent alors être stockés en dehors des congélateurs.

Chaque crotte est dilacérée dans l'eau, puis les fractions microscopique et macroscopique sont séparées par tamisage avec un crible de maille de 0,5 mm de côté (Poulle *et al*., 1997). L'analyse des excréments porte sur la fraction macroscopique composée de poils, d'os, de cartilage, de débris végétaux et de minéraux. La fraction microscopique est éliminée car elle n'apporte aucun renseignement supplémentaire sur la composition du régime du loup. Les différents macroéléments (poils, os, végétaux et minéraux) contenus dans les fèces sont triés et leurs proportions sont estimées visuellement.

Les poils sont peu altérés par le processus de digestion et sont retrouvés, la plupart du temps en assez bon état dans les excréments (Faliu *et al*., 1979). Pour identifier les proies consommées, on effectue, à l'aide d'un microscope, des observations longitudinales et transversales des structures de la médulla (Teerink, 1991) et du cortex. D'autre part, on réalise des observations d'empreintes sur vernis incolore de la cuticule (Twigg, 1975). On détermine l'espèce à l'aide d'atlas de référence (Debrot *et al*., 1982 ; Teerink, 1991), d'une clé de détermination et d'une collection de référence (réalisées par l'ONCFS). Si plusieurs espèces de proies sont présentes dans une même crotte, leurs poils sont séparés afin de pouvoir estimer leur volume respectif. Les données sont exprimées en fréquence d'apparition en ne prenant en compte que celles qui représentent plus de 5 % du volume (Ciucci *et al*., 1996) afin d'évaluer la part relative de chaque espèce consommée par le loup.

Les restes d'os retrouvés dans les fèces sont stockés en vue d'effectuer ultérieurement des analyses microscopiques des épiphyses ; si le budget de l'ONCFS alloué aux recherches sur le loup le permet, ceci dans le but de déterminer les classes d'âge des proies consommées.

Tous les calculs et les représentations graphiques présents dans notre étude ont été réalisés à l'aide du logiciel R (Ihaka et Gentleman, 1996) et de la librairie ADE-4 (Thioulouse *et al*., 1997).

3. Résultats

3.1. Analyse des biais de détermination

3.1.1. Pouvoir de discrimination visuelle des excréments

Sur le terrain, les excréments sont ramassés par des correspondants du « Réseau Grands Carnivores Loup-Lynx » et donc estimés par ces derniers comme étant *a priori* d'origine lupine. Nous cherchons ici à connaître la capacité d'un expérimentateur à reconnaître les excréments de loups. Ce faisant, il serait alors possible de se passer d'analyses génétiques relativement coûteuses afin d'attribuer à un excrément une origine spécifique. Pour cela, nous disposons d'un jeu de données relatant les résultats d'un test de discrimination visuelle (tableau 1). Ce dernier contient les résultats de reconnaissance de trois types d'observateurs selon leur niveau d'expérience : des expérimentés, ceux de niveau moyen et des novices dans la reconnaissance de fèces. Les observateurs ont été mis face à un échantillon de 238 crottes et leurs résultats sont confrontés à ceux obtenus par analyse génétique et, par conséquent, à la véritable origine de ces excréments.

Tableau 1. Nombre d'excréments attribués visuellement à chaque espèce par les observateurs.

Observateurs	Canis	Chien	Loup	Mustélidés	Renard
Expérimentés	3	6	106	0	24
Moyens	4	7	93	0	19
Novices	4	6	93	0	23
Génétique	*6*	*34*	*139*	*2*	*57*

Tableau 2. Taux d'erreur (en %) dans l'appréciation visuelle par les observateurs de l'origine des excréments.

Observateurs	Canis	Chien	Loup	Mustélidés	Renard	*Total*
Expérimentés	50,0	82,4	23,7	100,0	57,9	*41,6*
Moyens	33,3	79,4	33,1	100,0	66,7	*48,3*
Novices	33,3	82,4	33,1	100,0	59,6	*47,0*

Nous remarquons qu'il existe une différence significative entre les résultats obtenus par analyse génétique et ceux des différents observateurs (χ^2 = 29,2082 ; ddl = 12 ; p = 0,003669). Par contre, pour ces derniers, nous ne pouvons affirmer que les résultats des tests visuels diffèrent entre les trois niveaux d'expérience (χ^2 = 0,9622 ; ddl = 6 ; p = 0,987), même si les observateurs expérimentés ont tendance à obtenir des résultats légèrement meilleurs que les autres. La minime différence observée entre les observateurs de niveau moyen (48,3 % d'erreur) et les novices (47 % d'erreur) est très certainement due à une

évaluation incorrecte du niveau des expérimentateurs (tableau 2). Dans tous les cas, ces résultats nous montre bien la difficulté d'attribution d'un excrément à une espèce donnée.

Tableau 3. Nombre d'exréments de chien, loup et renard, attribués à chacune de ces espèces, selon le niveau d'expérience des observateurs.

		Estimé								
		Observateurs expérimentés			**Observateurs moyens**			**Observateurs novices**		
		Chien	Loup	Renard	Chien	Loup	Renard	Chien	Loup	Renard
Réel	Chien	6	13	7	7	13	9	6	12	10
	Loup	13	106	14	18	93	14	24	93	8
	Renard	7	19	24	5	25	19	9	18	23

Par ailleurs, nous cherchons à connaître le sens des erreurs des différents expérimentateurs. D'après le tableau 3, nous n'observons de différence significative entre les erreurs que dans trois cas uniquement. Lorsqu'ils ont à faire avec un excrément vulpin, les observateurs expérimentés ont tendance à se tromper dans le sens du loup plutôt que dans le sens du chien ($\chi^2 = 5{,}5385$; ddl = 1 ; p = 0,01860). Il en est de même chez les observateurs de niveau moyen ($\chi^2 = 13{,}3333$; ddl = 1 ; p = 0,0002607). Les observateurs novices, eux, se trompent en faveur du chien plutôt que du renard lorsqu'ils sont en présence d'un excrément de loup ($\chi^2 = 8$; ddl = 1 ; p = 0,004678). Dans tous les autres cas, nous ne pouvons distinguer de différence significative des erreurs en faveur d'une espèce ou d'une autre.

3.1.2. Analyse des critères de discrimination visuelle des excréments

Nous cherchons ici à savoir s'il existe un ou plusieurs critères qui permettent de caractériser visuellement les fèces de loup. Nous avons à notre disposition un jeu de données contenant des caractéristiques morphologiques, compositionnelles et métriques de 389 excréments ; l'origine de ces derniers étant connue grâce aux analyses génétiques. Pour chaque crotte, nous disposons de sa couleur (brun foncé, brun clair, blanc, vert ou autre), sa forme (cylindrique, conique, torsadée ou informe), si elle est effilée ou non (s'il est possible de le déterminer), ainsi que sa texture (granuleuse, compacte ou terreuse). Concernant la constitution des fèces en macroéléments, les observateurs ont estimé visuellement la composition en matière fécale, en poils, en os et en végétaux en classant quantitativement chacun de ces quatre composés dans les catégories suivantes, « très présent », « présent », « peu présent » ou « absent ». Pour les critères de mesures effectuées en laboratoire nous

disposons de données sur le diamètre, le poids total frais (avant étuvage), le poids total sec (après étuvage), ainsi que le nombre de morceaux qui composent les excréments.

Nous nous intéressons à ces trois grands types de critères en les regroupant afin de voir si leur combinaison permettrait de reconnaître l'origine des excréments. Pour cela, et dans un souci de lisibilité et de simplification des données, nous retirons de l'analyse les variables qui semblent les moins pertinentes et simplifions celles qui peuvent paraître trop complexes. Ainsi éliminons-nous le nombre de morceaux qui composent une crotte, le poids total frais (car redondant avec le poids sec) et la composition en végétaux. Pour le diamètre des fèces, nous créons deux classes : celles de petit diamètre (≤ 28 mm) et celles gros diamètre (> 28 mm). Nous faisons de même avec les poids total sec : celles de petit poids (≤ 32 g) et celles de gros poids (> 32 g). Concernant la composition en matière fécale, os et poils, nous regroupons les classes entre elles pour n'en conserver que deux : « Beaucoup » et « Peu ».

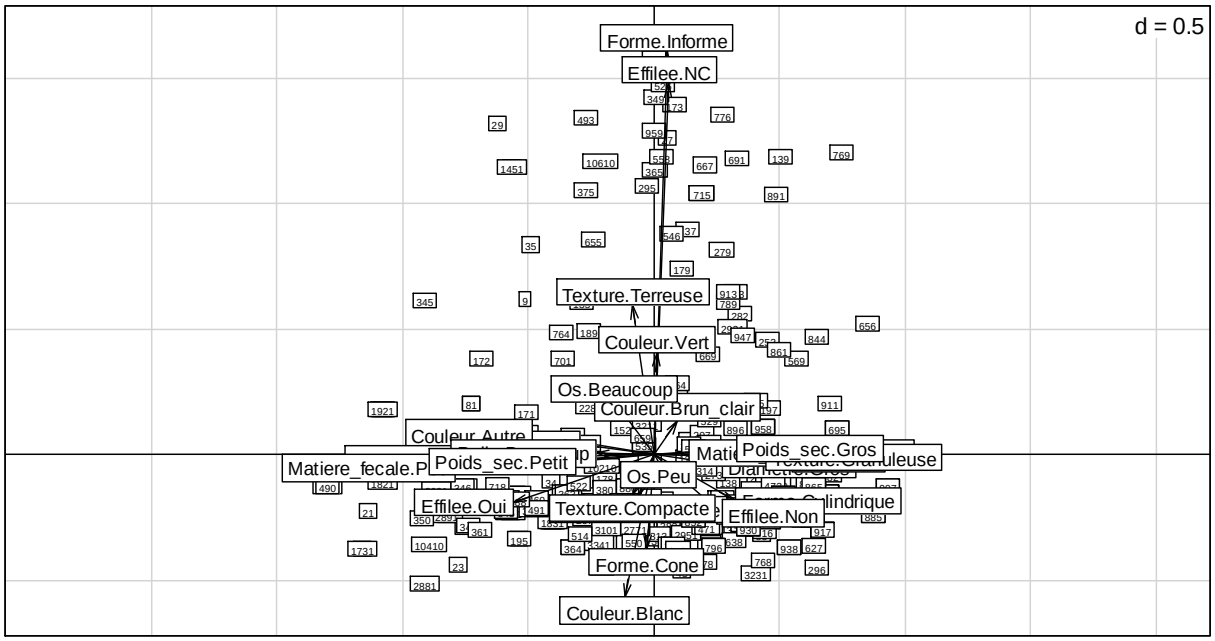

Figure 1. Carte factorielle de la caractérisation, par la combinaison de critères morphologie, compositionnels et métriques, des excréments de loups.

Après combinaison des critères morphologiques, compositionnels et métriques, l'analyse discriminante ne paraît pas très fiable. Nous observons une très grande variabilité au sein des excréments lupins (figure 1), et cette dernière engloberait celles des excréments de renards et de chiens (figure 2). Même si les crottes de renards ont plutôt tendance à être caractérisées par un diamètre et un poids total sec réduits, associés à une forme torsadée et

effilée et la présence de beaucoup de poils, de peu de matière fécale et d'une couleur autre que brun, blanc ou vert, on ne peut pas les discriminer des fèces de loups. Il en est de même avec les excréments de chiens, qui eux sont encore plus difficiles à caractériser. Dans tous les cas, nous observons un fort chevauchement des critères pour les différentes espèces. Par conséquent, il ne nous est pas possible de définir des critères fiables qui pourraient permettre de discerner une crotte de loup de celle d'un autre canidé.

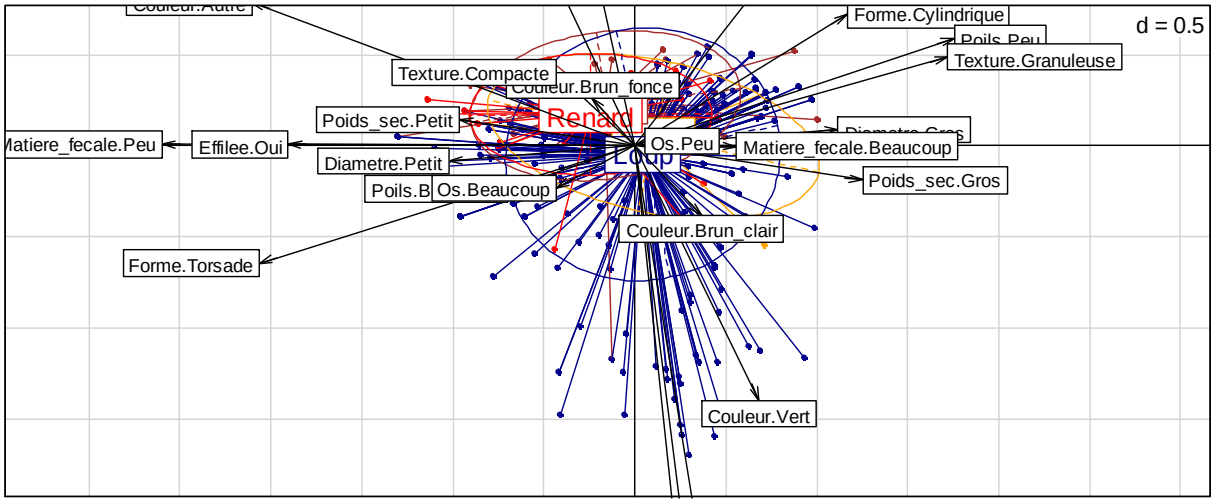

Figure 2. Carte factorielle de la caractérisation, par des données morphologiques, compositionnelles et métriques, d'excréments de *Canis*, chiens, loups, mustélidés et renards.

Lorsque nous nous intéressons aux trois groupes de critères indépendamment les uns des autres, nous constatons qu'il nous est impossible de déterminer l'origine des excréments à l'aide des critères morphologiques et compositionnels (annexe 1). Cependant, les critères métriques pris indépendamment permettent une moins mauvaise discrimination que la combinaison de tous les critères. En effet, sur 85 fèces de différentes espèces (figure 3), nous pouvons constater que c'est chez le loup que les fèces les plus grosses et les plus lourdes sont observées. Il existe des différences significatives concernant les critères de taille et de poids entre un excrément de loup et ceux des deux autres espèces. En effet, en moyenne, les excréments de loups ont un poids frais total plus élevé que ceux des chiens ($W = 608,5$; $p = 0,03809$) et des renards ($W = 591$; $p = 8,425.10^{-08}$). Il en est de même concernant le poids total sec ($W = 4839,5$; $p = 0,01117$ pour le chien et $W = 2744,5$; $p = 3,145.10^{-07}$ pour le renard) et le diamètre ($W = 16046,5$; $p = 0,000598$ pour le chien et $W = 11056,5$; $p = 6,71.10^{-14}$ pour le renard). Cependant, bon nombre d'excréments d'origine lupine ne peuvent se différencier de ceux de renard ou de chien par le diamètre ou les poids frais ou sec. En outre, il n'est pas possible d'affirmer qu'une différence significative existe entre le loup et

ces espèces concernant le nombre de morceaux qui composent une crotte (W = 5930,5 ; p = 0,8163 pour le chien et W = 6256,5 ; p = 0,3763 pour le renard).

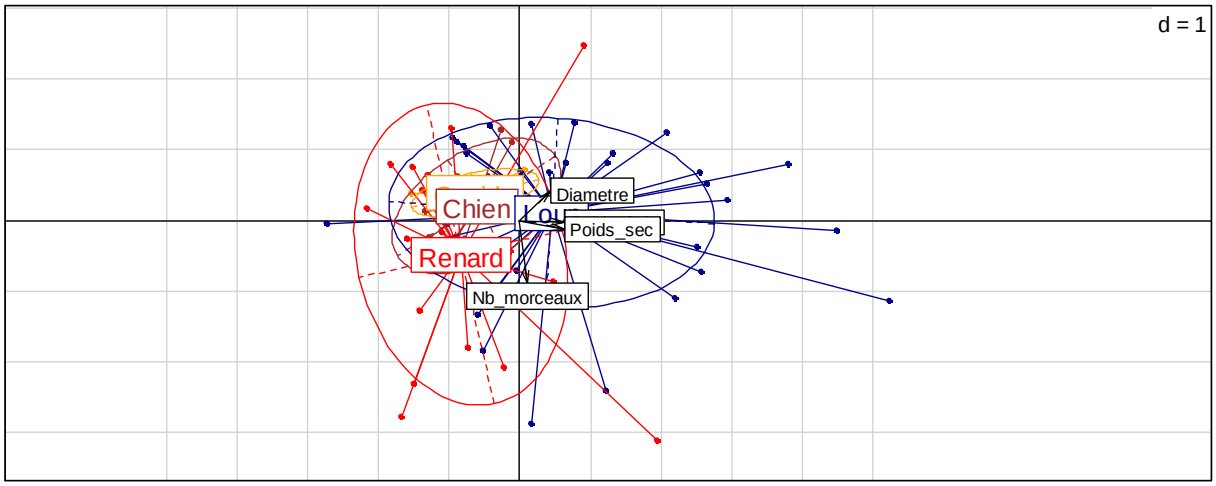

Figure 3. Carte factorielle da la caractérisation, par des données métriques, d'excréments de *Canis*, chiens, loups, mustélidés et renards.

3.1.3. Image de recherche des excréments pour les observateurs

Nous cherchons ici à définir les critères de reconnaissance que peuvent avoir les observateurs expérimentés, c'est-à-dire quels sont ceux qu'ils retiennent pour définir des excréments lupins, vulpins ou canins. Pour cela, nous nous intéressons aux différents critères morphologiques, compositionnels et métriques qui ont permis à ces expérimentateurs d'attribuer des fèces (n = 123) à une espèce ou une autre (figure 4).

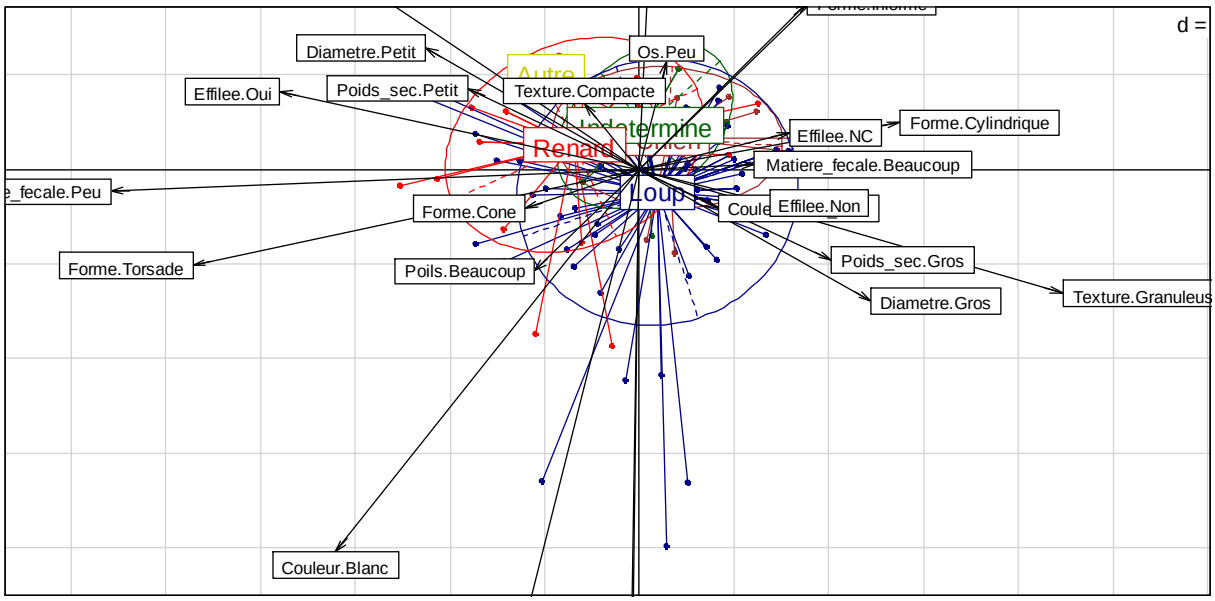

Figure 4. Carte factorielle de la caractérisation, par des données morphologiques, compositionnelles et métriques, d'excréments d'origines diverses, par des observateurs expérimentés.

Lorsque nous nous attardons sur ces trois grands types de critères, nous remarquons que pour un observateur expérimenté, une crotte de renard aurait tendance à être plutôt compacte, effilée, torsadée et possédant un diamètre et un poids sec relativement faibles ainsi qu'une couleur autre que brun, blanc ou vert. Mais cette image de recherche paraît exagérée au vu des réelles différences qui existent entre un excrément de renard et un excrément de loup. Un excrément de chien serait pour lui préférentiellement cylindrique, non effilé et brun clair. Concernant les crottes de loups, il apparaît que son image de recherche est un peu exagérée en direction d'excréments de poids secs et de diamètres importants. Logiquement les observateurs hésitent à attribuer une origine définie à une crotte lorsque que ces critères observés sont ceux qui se chevauchent les plus entre chien, loup et renard.

Nous cherchons à présent à déterminer les caractéristiques qualitatives des erreurs commises par les observateurs expérimentés lors des tests visuels, c'est-à-dire à savoir, pour une espèce donnée, dans quel sens ils se sont trompés. Pour cela, nous analysons les caractéristiques morphologiques, compositionnelles et métriques d'excréments (n = 72) dont l'origine lupine a été déterminée par la génétique et auxquels les observateurs ont attribué diverses origines (figure 5).

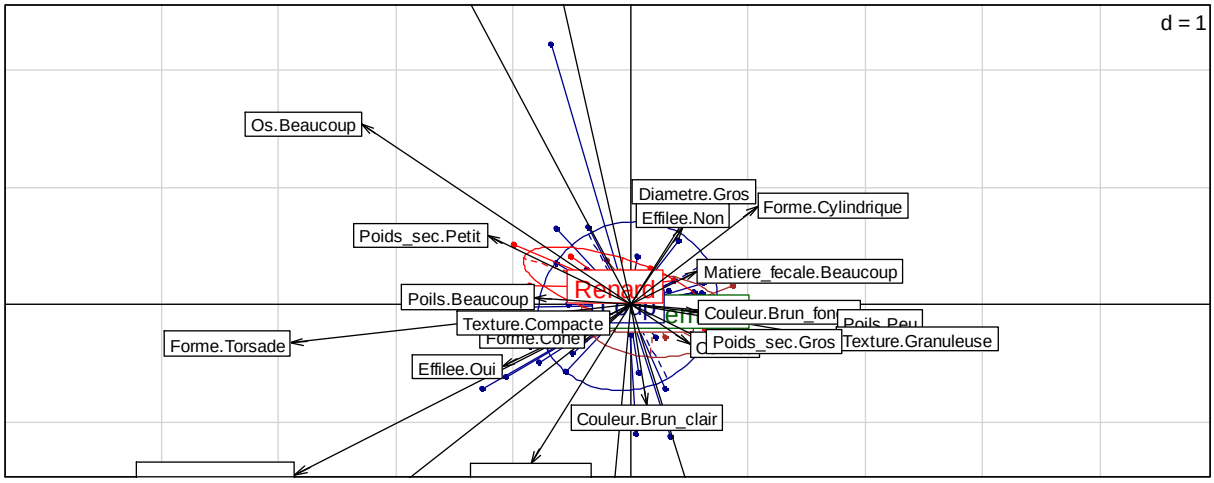

Figure 5. Carte factorielle de la caractérisation, par des données morphologiques, compositionnelles et métriques, d'excréments de loups, considérés comme provenant d'origines diverses par des observateurs expérimentés.

Nous ne pouvons ici déceler aucun sens particulier aux erreurs commises par les observateurs.

Nous considérons à présent le cas inverse où les observateurs expérimentés ont estimé que les crottes (n = 71) qu'ils examinaient étaient exclusivement d'origine lupine, alors que l'on sait, grâce à l'analyse génétique, qu'elles provenaient d'espèces diverses (figure 6).

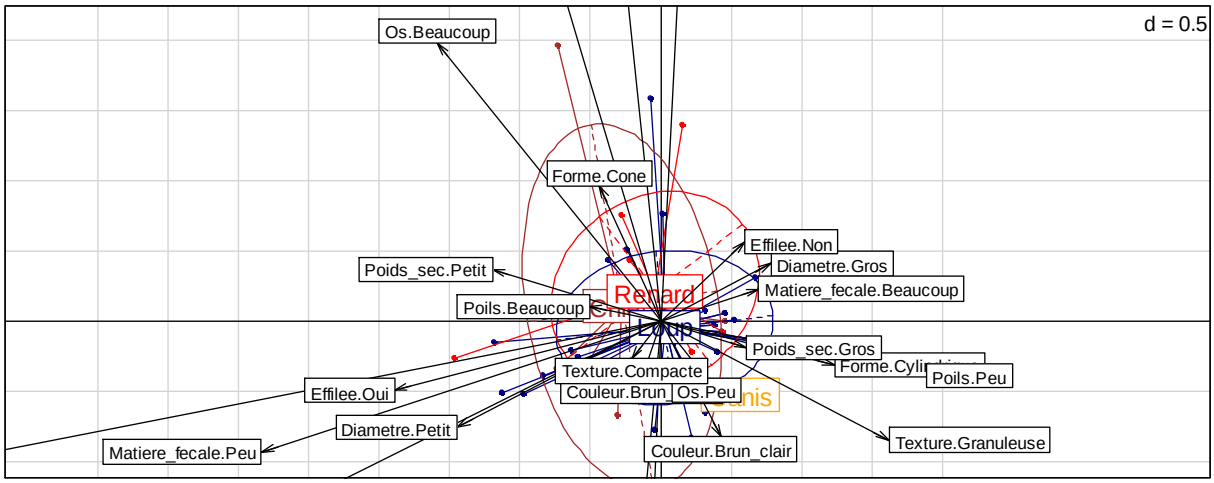

Figure 6. Carte factorielle de la caractérisation, par des données morphologiques, compositionnelles et métriques, d'excréments d'origines diverses, considérés comme étant d'origine lupine par des observateurs expérimentés.

Lorsque l'on considère les critères morphologiques, il apparaît que les observateurs expérimentés attribuent à tort des excréments au loup lorsqu'ils contiennent beaucoup d'os, qu'ils sont en forme de cône et que leur poids total sec est faible et de couleur verte. Il en est de même lorsque les fèces sont informes ; il est alors encore plus difficile qu'à l'accoutumée de parvenir à donner la bonne origine à une crotte.

3.1.4. Analyse des tests en « aveugle » de reconnaissance des poils sur échantillons de référence

Afin de tester la méthodologie qui permet d'étudier le régime alimentaire par l'analyse des poils contenus dans les excréments, des tests en « aveugle » ont été réalisés. Ces derniers ont pour but de pouvoir évaluer la fiabilité des résultats obtenus et de valider, du même coup, les critères de reconnaissance des poils. Ces tests sont effectués sur des poils de référence dont l'origine est connue ; ces derniers ont été prélevés directement sur les animaux (morts ou vivants). Les résultats de détermination sont reportés dans le tableau 4.

Nous ne pouvons déceler de différences significatives entre les résultats obtenus par les observateurs et les échantillons de référence (χ^2 = 8,4165 ; ddl = 13 ; p = 0,8154). Les

critères de reconnaissance des poils et la méthodologie employée pour la reconnaissance des proies trouvées dans les excréments paraissent donc fiables.

Tableau 4. Nombre d'échantillons de poils par espèces testés par les observateurs.

Espèces	Référence	Observateurs
Bouquetin	5	7
Canis	2	1
Cerf	17	20
Chamois	17	11
Cheval	1	0
Chèvre	12	12
Chevreuil	23	28
Chevreuil (faon)	1	0
Lagomorphes	6	6
Marmotte	13	14
Mouflon	18	14
Renard	2	2
Sanglier	6	7
Vache	4	5

3.1.5. Sensibilité des résultats du régime alimentaire aux images de recherche des expérimentateurs

Nous cherchons ici à savoir si les résultats sur le régime alimentaire du loup sont sensibles au fait de ramasser des excréments typés selon des critères morphologiques, compositionnels ou métriques. C'est-à-dire si l'image de recherche des observateurs d'excréments pourrait fausser les résultats sur le régime.

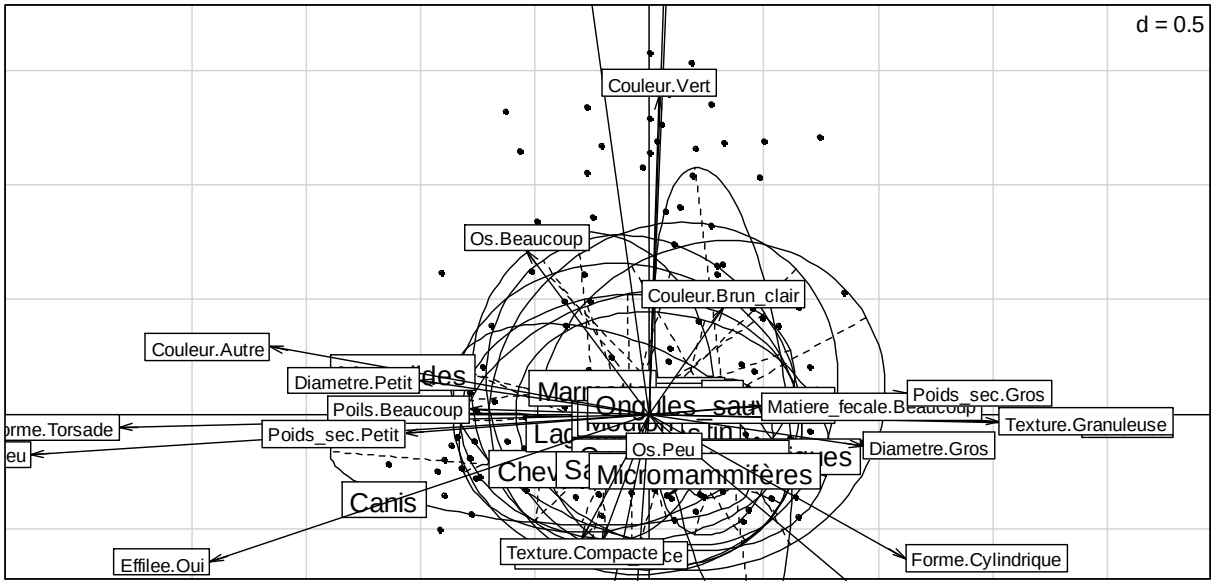

Figure 7. Carte factorielle de la représentation des types de proies trouvées dans les excréments lupins selon leurs caractéristiques morphologiques, compositionnelles et métriques.

D'après la figure 7, nous ne détectons aucun lien entre les caractéristiques morphologiques des fèces de loups (n = 389) et les types de proies retrouvées dans ces dernières.

3.1.6. Sensibilité des résultats du régime alimentaire à l'analyse génétique

Nous nous intéressons à présent à la sensibilité des résultats finaux du régime alimentaire selon qu'ont été faites ou non des analyses génétiques dans le but de déterminer l'origine des excréments collectés. Dans cette analyse nous nous attardons à comparer le régime alimentaire d'après des excréments d'origines diverses (lupine, canine, vulpine et inconnue) à des excréments dont nous savons pertinemment qu'ils appartiennent à des loups. Pour cela, nous confrontons donc deux jeux de données. Le premier comporte toutes les fèces qui avaient été considérées visuellement comme étant *a priori* d'origine lupine et dont on sait, à présent, pour une partie que certaines appartiennent à des renards où à des chiens, mais dont la majorité est d'origine inconnue (les analyses génétiques n'ayant pas été réalisées). Le second, lui, comporte exclusivement les résultats du régime alimentaire du loup (l'origine des crottes étant connue grâce aux analyses de biologie moléculaire). Les résultats du régime sont contenus dans le tableau 5. Afin d'éviter de travailler sur des classes de taille trop réduite, nous avons regroupé entre eux les ongulés domestiques (mouton, chèvre, cheval et vache (sans la génétique) d'une part, et les autres mammifères (*Canis*, carnivores, lagomorphes, marmotte, micromammifères, mustélidés, renard (sans la génétique) et autres) d'autre part.

Tableau 5. Nombre de proies (et fréquence d'apparition) trouvées dans les excréments estimés visuellement comme étant lupins et dans ceux déterminés comme lupins par la génétique.

Espèces	Sans génétique	Avec génétique
Bouquetin	133 (09 %)	82 (13 %)
Cerf	84 (06 %)	53 (08 %)
Chamois	429 (29 %)	192 (30 %)
Chevreuil	138 (09 %)	87 (14 %)
Mouflon	308 (21 %)	91 (14 %)
Sanglier	29 (02 %)	5 (01 %)
Ongulés domestiques	268 (18 %)	88 (14 %)
Autres	109 (07 %)	41 (06 %)

Nous rejetons l'hypothèse selon laquelle il n'existe pas de différence significative entre le régime alimentaire déterminé d'après des excréments lupins et celui réalisé d'après des excréments considérés comme étant *a priori* lupins après une simple observation visuelle (χ^2 = 38,9182 ; ddl = 7 ; p = 2,026.10^{-06}). Nous observons en particulier une surestimation

de la part des ongulés domestiques attribuée au loup lorsque les analyses génétiques ne sont pas effectuées. Les résultats sont donc sensiblement différents que l'on fasse ou non des analyses génétiques pour déterminer l'origine des fèces.

3.2. Analyse du régime alimentaire

Nous disposons d'un jeu de données comportant 696 excréments dont l'origine lupine a été révélée par des analyses de biologie moléculaire. Nous comptons 502 échantillons provenant du Parc National du Mercantour et 196 provenant des sept autres départements situés en dehors de cette zone. Ces excréments ont été récoltés sur une période s'étalant du mois d'avril 1995 au mois de décembre 2002.

Notre étude du régime alimentaire ne porte que sur l'espèce de proie majoritaire contenue dans un excrément. En effet, nous ne retrouvons une deuxième espèce que dans 19,7 % des excréments et elle représente, en général, moins de 5 % du volume total de poils. De plus, nous considérons qu'un excrément correspond à un seul et unique repas, c'est à dire à une seule proie consommée par le loup. Si une seconde proie est présente dans une crotte, elle pourrait être le fait de charognerie. En outre, Reynolds et Aebischer (1991) ont montré que lorsque les poils sont relativement longs par rapport au diamètre du sphincter pylorique du loup, comme c'est le cas chez les grands ongulés, tout spécialement le sanglier (*Sus scrofa*) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), ils peuvent se retrouver coincés dans l'estomac et leur passage est en conséquence étalé dans la durée. Il est alors possible de retrouver ces poils dans un excrément ultérieur où l'espèce n'est pas sensée être présente. C'est pourquoi, nous avons convenu de négliger l'espèce qui est minoritaire dans les fèces.

Les résultats des analyses de fèces ont été fournis par l'ONCFS et ont été menés successivement par Marie-Lazarine Poulle, Christophe Duchamp, puis par divers stagiaires et vacataires de l'ONCFS (au cours de notre stage, nous avons personnellement analysé le régime alimentaire de 75 excréments lupins du Parc National du Mercantour, datant de 2002 et dont 62 provenaient du massif de la Haute-Tinée).

3.2.1. Effets années

Lorsque nous nous intéressons à l'évolution du régime alimentaire du loup au cours du temps (figure 8), nous mettons en évidence une forte variation au cours des années. En effet, nous pouvons voir que durant les trois premières années (de 1995 à 1997), le mouflon (*Ovis musimon*) était, avec le chamois (*Rupicapra rupicapra*), une espèce préférentielle dans le régime alimentaire du loup. Puis le chamois est resté la seule proie préférentielle durant les deux années suivantes (1998 et 1999), période pendant laquelle le chevreuil (*Capreolus capreolus*) ainsi que, dans une moindre mesure, le bouquetin (*Capra ibex*) et le cerf ont progressivement pris une place de plus en plus importante dans le régime alimentaire du loup. Nous pouvons voir que le mouflon se maintient à des taux assez faibles sur les trois dernières années de l'étude (de 2000 à 2002), tandis que le chamois reste une espèce de choix. Les autres types de proies demeurent, quant à elles, assez anecdotiques à comparer aux espèces précédemment citées.

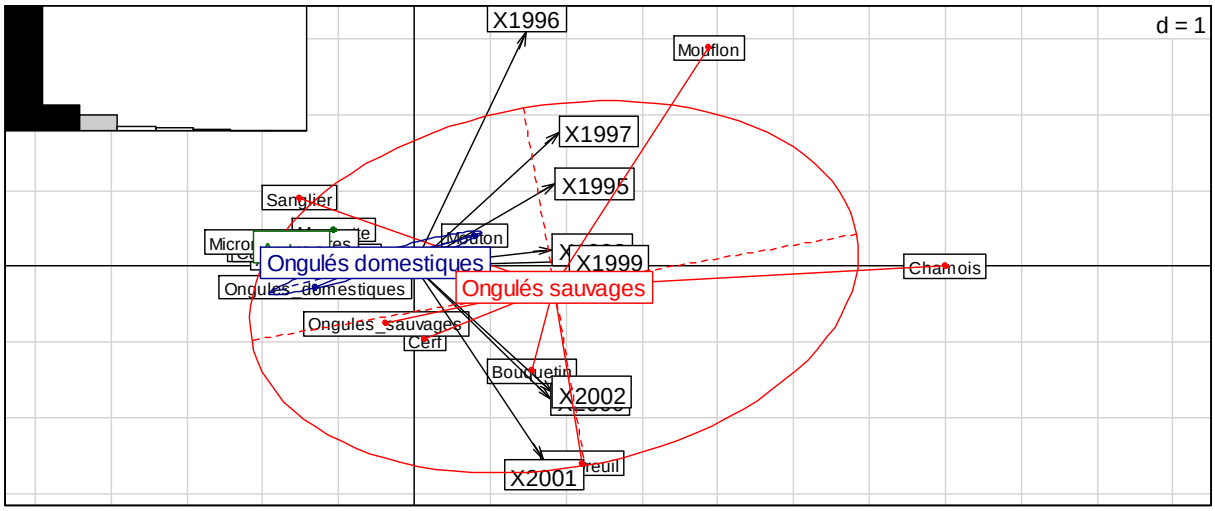

Figure 8. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups au cours des années.

Par ailleurs, nous voyons que les espèces domestiques ont été peu prédatées par les loups au début de la période d'étude (mais nous disposons de peu d'informations pour les années 1995 et 1996), puis pendant deux ans (1997 et 1998) ils l'ont été plus fortement pour atteindre environ 22 % du régime alimentaire, pour enfin se stabiliser aux alentours de 12,5 % (de 1999 à 2002).

Lorsque nous nous intéressons aux effets des années sur le régime alimentaire du loup dans le massif de Vésubie-Tinée (figure 9), nous remarquons que le chamois est l'espèce

qui est majoritairement consommée par le loup, quelles que soient les années. De, plus, nous pouvons mettre en évidence un phénomène de report de prédation. En effet, nous constatons que le mouflon est la deuxième espèce la plus prédatée après le chamois en 1997, mais au cours du temps, sa part se réduit considérablement dans le régime alimentaire du loup au profit du bouquetin, puis du cerf et du chevreuil. Le loup se reporte donc sur d'autres espèces tout en diversifiant son régime. Quant à la part des ongulés domestiques, nous pouvons constater qu'elle diminue au fur et à mesure des années. Les mammifères autres que les ongulés n'ont, là encore, qu'une place anecdotique.

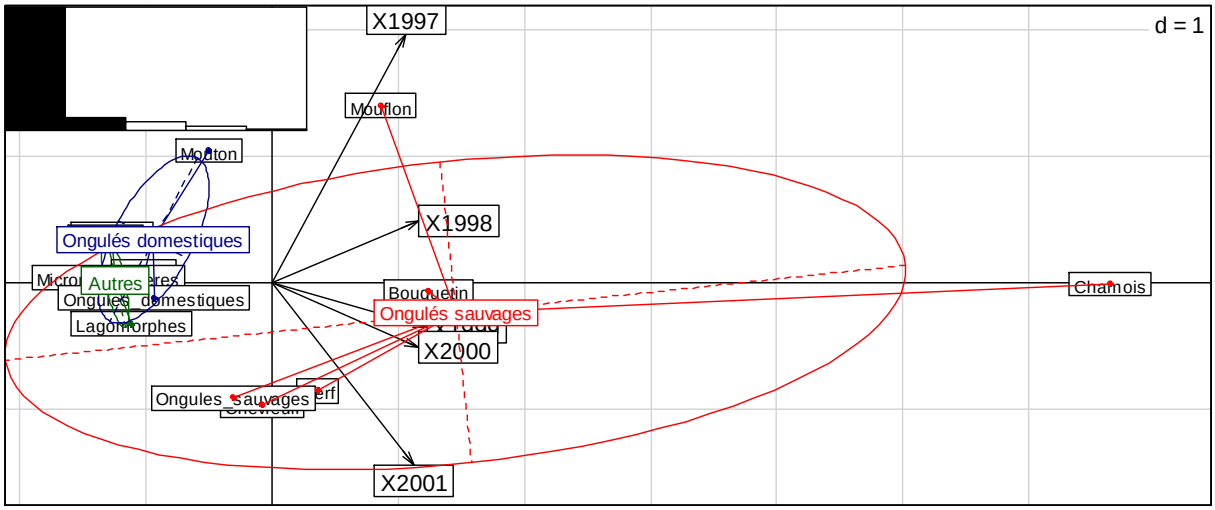

Figure 9. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups de 1997 à 2001 dans le massif de la Vésubie-Tinée.

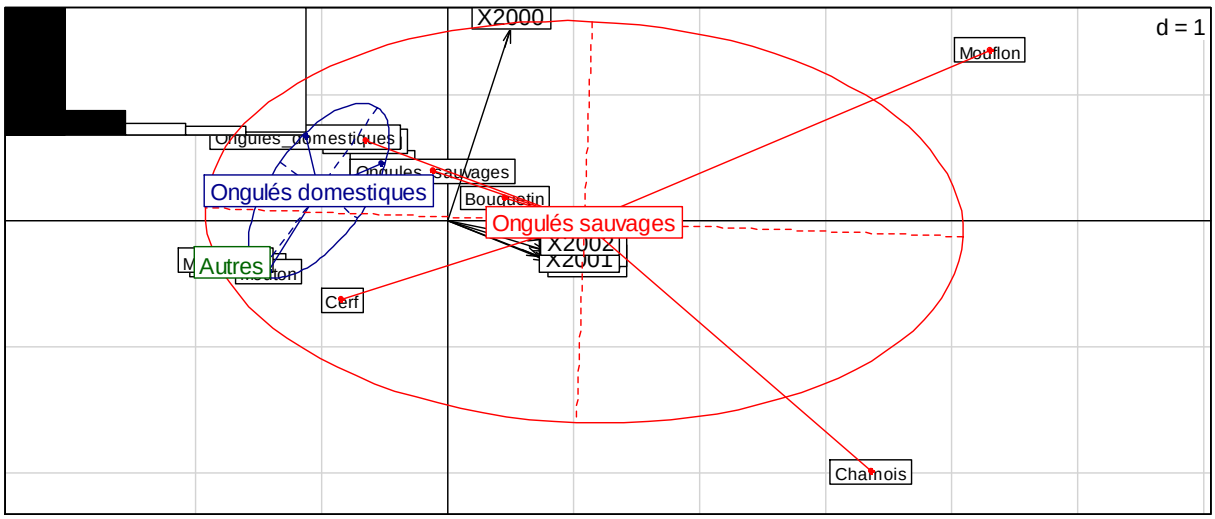

Figure 10. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups de 1998 à 2002 dans le massif de la Haute-Tinée.

Concernant l'évolution du régime alimentaire du loup au cours des années dans le massif de la Haute-Tinée (figure 10), nous ne constatons aucun phénomène de report de

prédation. Le chamois est l'espèce majoritairement consommée tout au long du temps et nous n'observons aucune différence notable d'une année à l'autre, même sur la pression de sélection portée à d'autres espèces. La différence que l'on peut voir en l'an 2000 est, elle, seulement le fruit d'un artefact dû à un très faible nombre de données récoltées cette année là (figure 11).

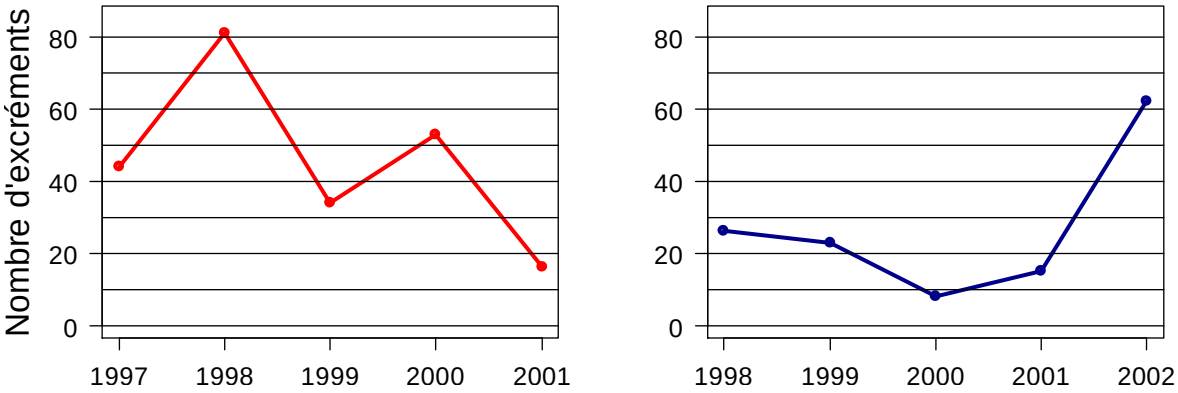

Figure 11. Evolution du nombre d'excréments lupins en Vésubie-Tinée (rouge) et en Haute-Tinée (bleu).

3.2.2. Effets saisons

Nous nous intéressons à présent aux effets saisons sur le régime alimentaire du loup. Sur la figure 12, il apparaît très clairement que les saisons sont liées par deux. En effet, le régime alimentaire est le même en été et en automne d'une part, et en hiver et au printemps d'autre part. Nous constatons trivialement que les ongulés domestiques ne sont quasiment prédatés que durant l'été et l'automne. Les ongulés sauvages sont, eux, consommés au cours de chacune des quatre saisons, mais davantage en hiver et au printemps que durant le reste de l'année. Par ailleurs, nous pouvons remarquer que le chamois et, dans une moindre mesure, le bouquetin restent des espèces de choix tout au long de l'année, alors que le loup se nourrit principalement des autres grands ongulés sauvages (mouflon, chevreuil et cerf) durant l'hiver et le printemps. Enfin, nous n'observons aucun effet saison sur la pression de prédation exercée sur les autres mammifères.

Lorsque nous nous intéressons aux effets des interactions années-saisons en Vésubie-Tinée (figure 13), nous constatons qu'il existe des saisons préférentielles pour le mouflon, le chamois, le bouquetin et le mouton (*Ovis aries*). En effet, le chamois est plutôt prédaté en hiver et au printemps sur toute la période étudiée. En 1997, le mouflon est consommé au printemps et en hiver, puis il disparaît progressivement du régime alimentaire

du loup et est remplacé durant cette période de l'année par le bouquetin, puis par le cerf et le chevreuil. Le mouton, quant à lui, est préférentiellement consommé durant l'été.

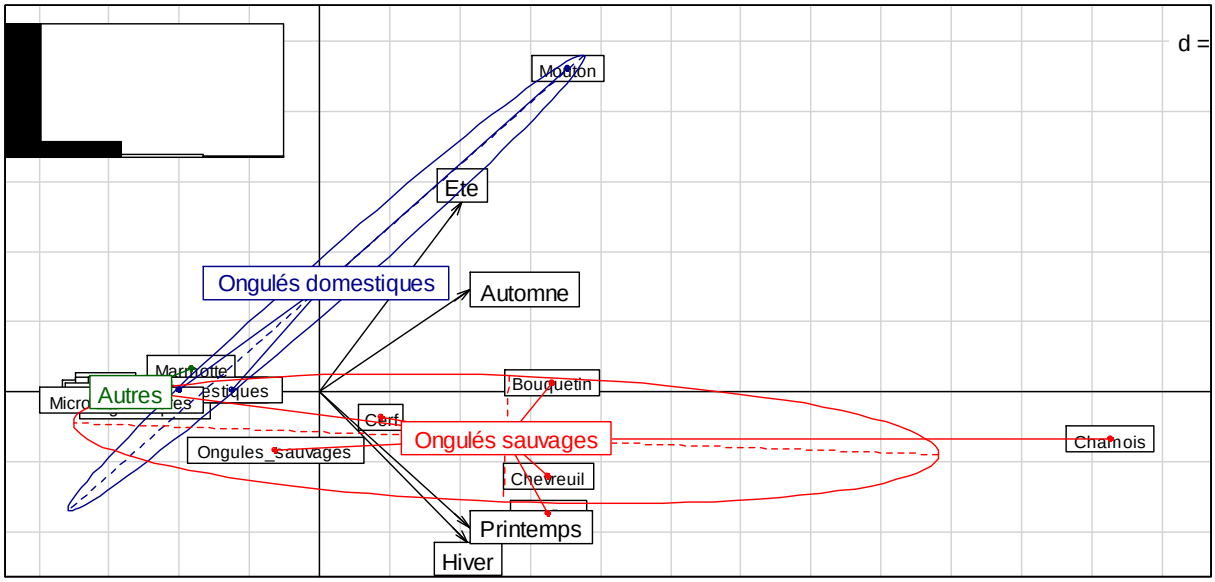

Figure 12. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups au cours des saisons.

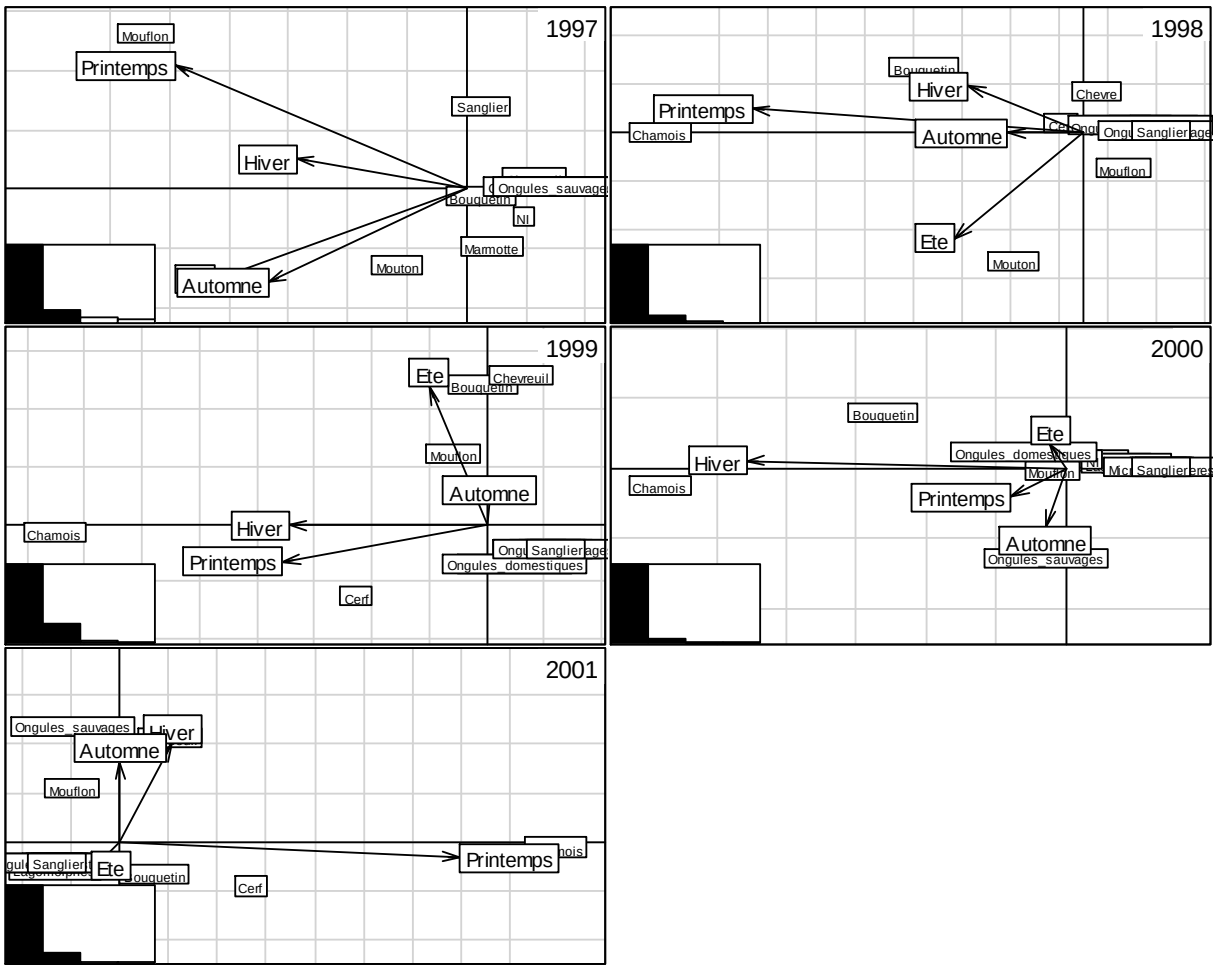

Figure 13. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups, dans le massif de la Vésubie-Tinée, au cours des saisons, durant la période 1997-2001.

Pour la Haute-Tinée (figure 14), nous remarquons que le loup sélectionne préférentiellement le chevreuil, le chamois, le mouflon et le mouton durant certaines saisons. Le chamois et le mouflon sont préférés en hiver et au printemps sur toute la période 1998-2002 et nous constatons que le chevreuil apparaît au printemps dans le régime alimentaire du loup à la fin de cette période. Par contre un grand ongulé comme le cerf n'est jamais consommé préférentiellement au cours d'une saison.

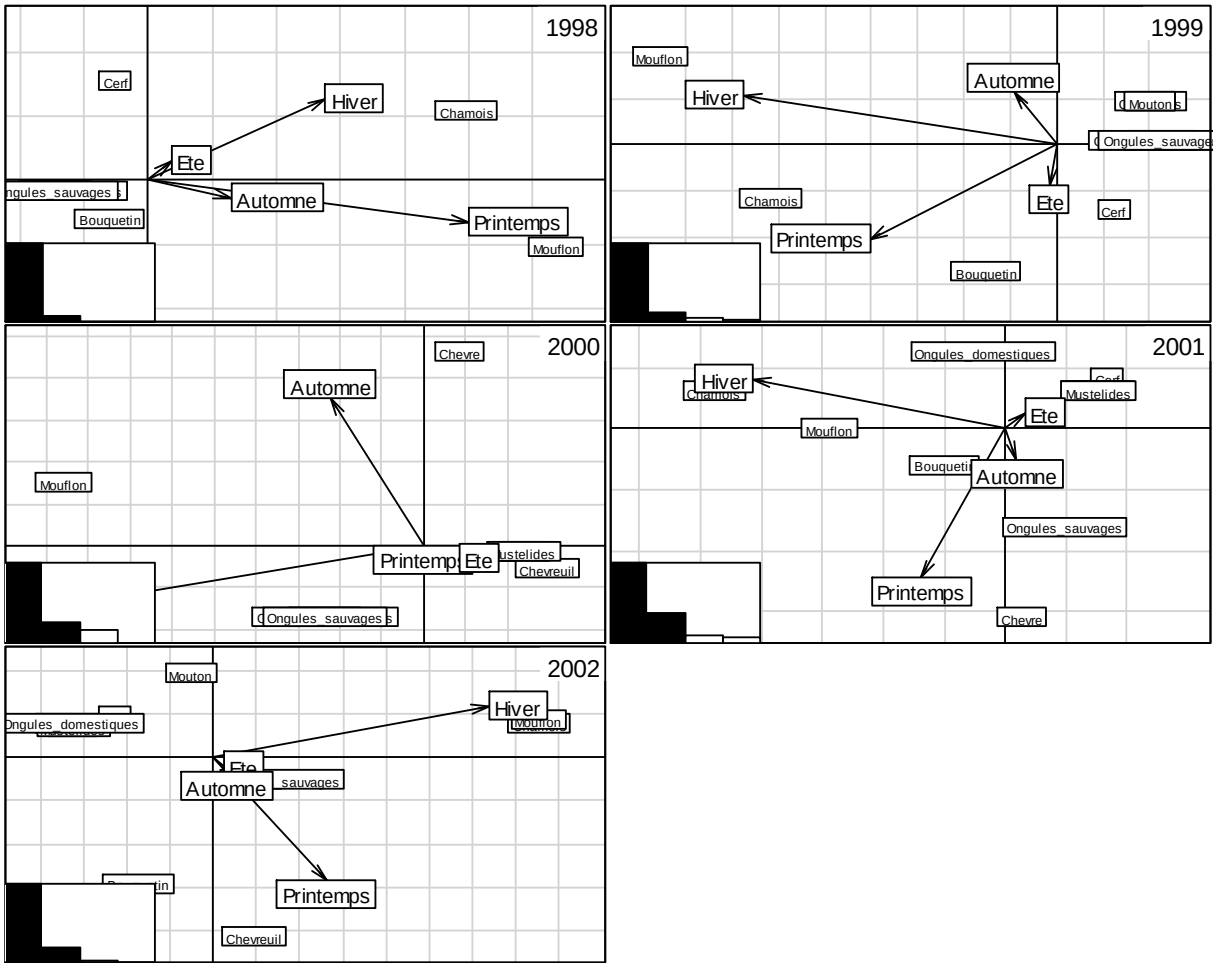

Figure 14. Carte factorielle de la répartition des proies trouvées dans les excréments de loups, dans le massif de la Haute-Tinée, au cours des saisons, durant la période 1998-2002.

3.2.3. Effets meutes

A présent, nous nous intéressons aux relations pouvant exister entre le régime alimentaire du loup et la taille minimale de meute. Pour cela, nous disposons d'un jeu de données nous informant sur l'évolution des nombres minimaux de loups installés dans les zones de présence permanente en France (Duchamp *et al.*, 2004). Ces données sont estimées durant les hivers par la méthode de suivi des pistes dans la neige. Nous avons donc à notre disposition le nombre minimal d'individus composant les meutes dans les massifs de Haute-

Tinée (06), de Moyenne-Tinée (06), de Vésubie-Tinée (06), des Monges (04), du Queyras (05), du Béal-Traversier (05), du Vercors (26-38) et de Belledonne (38-73) pour lesquels nous disposons d'excréments lupins collectés de l'hiver 1995-1996 à l'hiver 2001-2002.

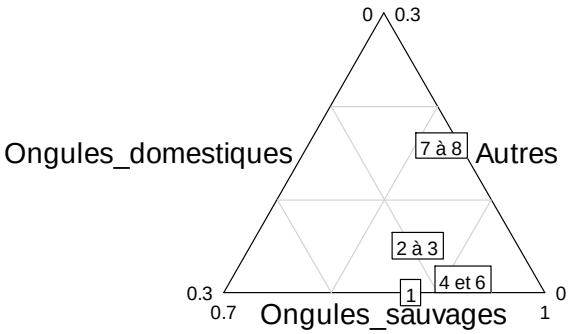

Figure 15. Représentation triangulaire de la part des proies dans le régime alimentaire du loup en fonction de la taille minimale des meutes.

Sur la figure 15, nous pouvons remarquer que les individus isolés ont tendance à prélever davantage d'animaux domestiques que ceux qui sont regroupés en meute. Plus la taille minimale de meute augmente et plus la part des ongulés domestiques diminue dans le régime alimentaire du loup.

4. Discussion

4.1. Intérêt de l'utilisation des analyses génétiques

Au cours de ce travail, nous avons analysé de nombreux facteurs qui peuvent engendrer des biais importants dans les résultats de l'étude du régime alimentaire du loup si des précautions ne sont pas prises. Nous nous sommes tout d'abord intéressé au pouvoir de discrimination visuelle des expérimentateurs. La capacité à distinguer visuellement un excrément de loup de celui d'une autre espèce est, en effet, un facteur fondamental si l'on veut pouvoir se passer d'analyse génétique comme c'est le cas dans quasiment toutes les études sur le sujet. Dans la plupart des cas, les auteurs ne mentionnent jamais comment ils arrivent à discriminer les crottes lupines des non lupines qu'ils collectent sur le terrain. Rares sont les auteurs qui abordent le problème de la reconnaissance des excréments. Ainsi, par exemple, Arjo *et al*. (2002), qui ont étudié le régime alimentaire du loup et du coyote (*Canis latrans*) dans le Montana, expliquent qu'ils attribuent au loup les fèces dont le diamètre est supérieur à 30 mm et au coyote celles dont le diamètre est inférieur à 25 mm ; toutes celles qui sont intermédiaires sont alors écartées de l'analyse. Cuesta *et al*. (1991) ne conservent, eux, que les excréments qui sont ramassés sur les pistes de loup car ils n'arrivent pas à déterminer de façon certaine l'origine d'une crotte. Ciucci *et al*. (1996) affirment qu'ils discriminent les crottes du loup de celles du chien non pas en se basant sur un critère, mais sur plusieurs ; ils omettent toutefois de nous les présenter. Quant à Salvador *et al*. (1987), s'ils prennent soin de nous avertir qu'ils écartent de leur analyse les excréments pouvant êtres confondus avec ceux de chiens ou de renards, ils ne nous expliquent pas pour autant comment ils procèdent. De telles lacunes sont d'autant plus dommageables pour la recherche que nous avons montré que les expérimentateurs avaient beaucoup de mal à attribuer sa bonne origine à une crotte d'après de simples observations visuelles et ce, quel que soit leur niveau d'expérience.

Par ailleurs, et comme nous venons de le voir, certains chercheurs ont, semble-t-il, réussi à établir un certain nombre de critères qui permettraient de reconnaître les fèces de loup – sans toutefois les mentionner pour autant. Nous nous sommes donc attelé à ce travail afin de voir ce qu'il en était réellement. Pour cela, nous avons étudié des critères classés selon trois grandes catégories : des critères morphologiques, des critères compositionnels et des critères métriques. Lorsque nous nous intéressons à tous ces critères combinés, nous observons une

très grande variabilité de ces derniers chez le loup. Cette variabilité peut s'expliquer par une réelle variation des divers critères pour les crottes d'origine lupine, c'est-à-dire qu'il existerait une multitude d'aspects différents des fèces de loup. Mais elle peut également être due à la difficulté qu'ont les expérimentateurs à caractériser un excrément. En effet, il n'est pas toujours évident de pouvoir en définir la forme ; par exemple entre une crotte conique et une crotte courte, cylindrique et effilée. Il en est de même avec les couleurs où l'on a parfois du mal à choisir entre brun clair et brun foncé. Et il n'est également pas toujours facile d'arriver à définir la texture. C'est encore plus compliqué lorsque l'on essaie d'évaluer la composition des excréments en matière fécale, végétaux, poils et os. En outre l'appréciation des critères morphologiques et compositionnels est très variable d'un expérimentateur à l'autre. Elle est beaucoup moins aléatoire en ce qui concerne les critères métriques, hormis le nombre de morceaux qui composent les excréments. En effet, lorsque ces derniers sont soumis aux expérimentateurs, ils peuvent avoir souffert lors des diverses manipulations et peuvent donc avoir été brisés en plusieurs morceaux. Ceci complique donc l'évaluation du nombre de morceaux par les expérimentateurs et les erreurs qu'ils peuvent alors commettre affaiblissent fortement la pertinence de ce critère. Les autres mesures métriques (poids et diamètre) ne sont pas soumises aux mêmes difficultés ni à la variabilité inter-expérimentateurs et paraissent donc plus fiables. C'est sans doute ce qui explique que c'est lorsque l'on essaie de différencier les excréments de différentes espèces avec les critères métriques que le pouvoir de discrimination est le plus grand. En effet, en s'intéressant uniquement à ces critères, on obtient de meilleurs résultats de discrimination que lorsque l'on utilise les critères morphologiques ou les critères compositionnels seuls ou même lorsque l'on combine les trois grands types de critères. Nous nous apercevons alors qu'en moyenne, les fèces de loups sont significativement plus lourdes (poids frais et sec) et de diamètre plus important que celles des renards et des chiens – le nombre de morceaux composant une crotte étant quant à lui un très mauvais critère de discrimination pour les raisons que nous venons d'évoquer. Cependant, la confusion avec le chien et le renard reste possible dans un trop grand nombre de cas pour que l'analyse sur les critères métriques constitue une bonne méthode de discrimination. Ceci peut en partie s'expliquer par la ressemblance qui peut exister entre un excrément de renard et celui d'un louveteau, logiquement plus petit que celui d'un loup adulte.

Lorsque nous nous intéressons aux *a priori* qu'ont les observateurs expérimentés sur l'aspect et la composition des excréments, nous remarquons que pour eux, un excrément de renard est plus compact, effilé, torsadé et d'une autre couleur que brun, blanc ou vert que dans

la réalité. Leur image de recherche est exagérée en faveur de ces critères, ce qui biaise leur pouvoir de discrimination visuelle. Par ailleurs, ils sous-évaluent souvent la richesse en poils et en os dans les crottes des chiens par rapport à celles des loups ou des renards. Enfin, ils ont plutôt un bon *a priori* sur les mesures des excréments puisqu'ils retrouvent, à peu de chose près, que les excréments du loup sont fréquemment plus gros que ceux du chien ou du renard. Nous pouvons remarquer que les erreurs qu'ils commettent ne sont pas spécialement orientées dans un sens ou dans l'autre puisque les résultats se contredisent lorsqu'ils attribuent à tort au loup des excréments d'autres espèces et dans le cas inverse où ils attribuent à d'autres espèces des excréments lupins.

Quand nous étudions la capacité des expérimentateurs à reconnaître les poils des mammifères, les résultats sont nettement plus encourageants. En effet, ceux-ci semblent parfaitement à même de pouvoir déterminer les espèces des proies trouvées dans les crottes de loups, aucune différence significative n'étant décelée entre les résultats des expérimentateurs et les échantillons de référence lors des tests en « aveugle ». Ce qui, en outre, valide la méthodologie employée pour la reconnaissance des proies trouvées dans les fèces. Cependant, certaines réserves peuvent être émises quant à la présence de biais qui entacheraient les analyses coprologiques. En effet, les poils retrouvés dans les excréments de loups ont été digérés et sont parfois altérés, ce qui rend plus difficile la détermination de leur origine spécifique. En outre, les poils de la collection sont des poils de jarre et sont très caractéristiques de chaque espèce, alors que dans les fèces, on retrouver parfois des poils de bourre, et ces derniers sont difficilement identifiables car ils sont plus fins et leur structure est moins caractéristique.

Dans notre étude, nous avons également montré qu'il n'existait aucun lien entre les caractéristiques morphologiques des fèces de loups et les types de proies retrouvées dans ces dernières. L'image de recherche des expérimentateurs n'influe donc pas de façon sensible sur les résultats du régime alimentaire du loup. Ce résultat est très important car nous savons qu'il existe une forte variabilité dans les collectes d'excréments entre les diverses zones de présence du loup. En effet, dans les nouvelles zones de colonisation, les membres du « Réseau Grands Carnivores Loup-Lynx », récemment formés, collectent sur le terrain de nombreuses fèces avec peu d'*a priori* sur leur aspect et leur composition. Par conséquent ils collectent, relativement beaucoup d'excréments de renard et de chien, mais aussi ceux d'origine lupine qui sont très ressemblant à ceux de ces deux espèces. Cependant, au fur et à mesure que les

membres du réseau acquièrent de l'expérience, ils commettent de moins en moins d'erreurs, mais laissent également de côté toutes les crottes de loups qui posent problème car il est impossible de les discriminer visuellement de celles de chien ou de renard. Il est donc rassurant de savoir que le fait qu'une partie des excréments lupins n'est pas collectée en raison de leur aspect et de leur composition ne biaise pas les résultats sur le régime alimentaire du loup, même s'il est toutefois dommage de ce priver de ces données.

Aussi, lorsque nous nous intéressons à la sensibilité des résultats sur le régime alimentaire selon qu'ont été réalisées ou non les analyses génétiques pour connaître l'origine des fèces, nous nous rendons bien compte que le fait de confondre certaines crottes de loup avec celles d'autres espèces comme le chien ou le renard biaise les données. En effet, lorsque l'on s'appuie sur une discrimination visuelle pour reconnaître les excréments et non sur les analyses de biologie moléculaire, les résultats du régime sont faussés ; les différences se retrouvant principalement au niveau des fréquences relatives des divers ongulés sauvages qui sont surestimés ou sous-estimés selon les espèces, mais aussi au niveau des ongulés domestiques dont la part est alors exagérée dans le régime du loup. En outre, et au vu des capacités qu'ont les expérimentateurs à reconnaître les poils de mammifères, il apparaît clairement que le biais ne repose que sur la discrimination visuelle des fèces et que la détermination des proies dans les excréments ne fausse pas les résultats sur le régime alimentaire. Il apparaît donc indispensable que l'Office national de la chasse et de la faune sauvage poursuive les analyses génétiques pour parfaire l'identification des excréments lupins s'il veut continuer à étudier le régime alimentaire du loup.

4.2. Evolution du régime alimentaire au cours du temps

Lorsque nous avons étudié le régime alimentaire du loup à proprement parler, nous nous sommes tout d'abord intéressé à son évolution au cours des années. Il est apparu que le chamois est l'espèce la plus prédatée en France et de 1996 à 2002. Par ailleurs, le mouflon représentait une part importante du régime alimentaire du loup sur la période 1995-1997, puis, sa part a progressivement diminuée, sans toutefois disparaître en 2002. Inversement les proportions du bouquetin, du chevreuil et, dans une moindre mesure, du cerf ont alors augmenté dans le régime alimentaire du loup. Concernant le bouquetin, il faut souligner que l'identification de ses poils a posé problème au début des analyses coprologiques. En effet, ceux-ci ont parfois été confondus avec ceux de jeunes chevreuils dont la structure est très ressemblante. Au cours de notre stage nous avons tenté d'évaluer la proportion d'excréments

de loups pour lesquels les expérimentateurs ont estimé à tort qu'ils contenaient des poils de bouquetin (les piluliers contenant les os en vue des analyses des épiphyses contiennent également une touffe de poils retrouvés dans l'excrément), mais le nombre d'échantillons ayant pu être réanalysés était trop faible pour que nous puissions évaluer un taux d'erreur fiable. Quant aux ongulés domestiques, nous avons constaté qu'ils ont été majoritairement consommés durant la période 1997-1998. Les autres mammifères représentent, eux, une part anecdotique. Cette évolution temporelle du régime alimentaire du loup traduit l'expansion géographique de cet animal qui a tout d'abord colonisé naturellement le Mercantour, puis, au fur et à mesure des années, a étendu son aire de répartition vers l'ouest et le nord (annexe 3).

Nous nous sommes attachés à étudier l'effet des années sur le régime alimentaire du loup sur des massifs spécifiques afin de pouvoir surveiller d'éventuels reports de prédation, caractéristiques de l'opportunisme alimentaire du loup selon le rapport qui existe entre la vulnérabilité et l'abondance des différentes proies potentielles vivant sur son territoire. C'est d'ailleurs ce que nous avons pu constater, au cours de notre étude, dans le massif de la Vésubie-Tinée. En effet, dans les premières années (de 1997 à 1998) de sa recolonisation dans ce massif, le mouflon était préférentiellement choisi par le carnassier, juste devant le chamois. Puis, le mouflon s'est petit à petit effacé de l'alimentation du loup, ce dernier tirant alors profit principalement du bouquetin sur la période 1999-2000, puis du chevreuil et du cerf en 2002. Le chamois, quant à lui, est resté une proie de choix pendant tout ce temps. Le fait que le mouflon soit préférentiellement choisi au début s'explique en partie par sa mauvaise adaptation au milieu alpin. En effet, cet ongulé, qui a été introduit, présente des difficultés pour se mouvoir et se nourrir lorsque l'enneigement est important (Duchamp, 1996), ce qui explique par ailleurs qu'il soit victime du loup principalement au printemps et en hiver. De plus, son comportement de défense face à un prédateur augmente sa probabilité de conflit avec le loup (Duchamp, 1996). En outre, au début de la recolonisation du loup, il était en moyenne moins vigilant que le chamois, ce qui l'a probablement rendu plus vulnérable, puisque la probabilité de succès d'une attaque augmente lorsque la distance de fuite d'une proie diminue (Espuno, 2004). La baisse de sélectivité de la prédation pour le mouflon au profit d'un report sur d'autres espèces et donc d'une diversification du régime alimentaire du loup s'explique, elle, en partie par le fait que les populations de mouflons ont fortement chuté en raison des facteurs de vulnérabilité que nous venons d'énoncer (Espuno, 2004). Concernant le massif de la Haute-Tinée, nous n'avons constaté aucun phénomène de report de prédation sur la période s'étalant de 1998 à 2002.

Lorsque nous nous sommes intéressés aux effets saisons, nous avons observé que le régime alimentaire est construit de façon semestrielle. En effet, le loup présente les mêmes sélectivités de prédation en été et en automne d'une part, et en hiver et au printemps d'autre part. Ce résultat, assez trivial, s'explique principalement par le fait que les ongulés domestiques, et tout particulièrement le mouton, sont présents dans les alpages principalement durant l'été et le début de l'automne. Le loup, qui, sur le reste de l'année se nourrit presque exclusivement d'ongulés sauvages, se rabat à la belle saison sur des proies plus vulnérables et, qui plus est, sont rassemblées en grand nombre sur de petits territoires. Les études des effets saisons portant sur les massifs de la Vésubie-Tinée et de la Haute-Tinée confirment ces résultats, puisque nous constatons qu'en Vésubie-Tinée tous les grands ongulés sauvages sont toujours préférentiellement consommés en hiver et au printemps. En Haute-Tinée, le cerf est le seul grand ongulé pour lequel nous n'avons pas observé d'effets saisons. Si les ongulés sauvages sont fortement prédatés en hiver, c'est parce qu'ils sont particulièrement vulnérables pendant cette période de l'année. En effet, leur condition physique dépend directement de leur alimentation et des conditions climatiques. L'accès aux ressources étant alors passablement compliqué en raison de la couverture neigeuse, ces animaux voient donc leurs dépenses énergétiques s'accroître et la mortalité augmenter alors durant la période hivernale. Ces éléments expliquent donc pourquoi ils occupent un part plus importante du régime alimentaire durant les premiers mois de l'année mais aussi au printemps où, au sortir de l'hiver, ils sont particulièrement épuisés et stressés. Même si le mouton est logiquement principalement présent dans le régime alimentaire du loup en été et en automne, le fait que l'on retrouve tout de même des espèces domestiques en hiver et au printemps s'explique par la pratique locale d'un pastoralisme dit « méditerranéen-montagnard » par une partie des éleveurs, dans le Parc National du Mercantour, où les troupeaux restent en alpage dix mois sur douze et ne passent que deux mois (février et mars) en bergerie pour l'agnelage (Poulle *et al*., 2000). Même s'il reste durant la mauvaise saison à proximité des bergeries et par conséquent des activités humaines, le cheptel du Mercantour reste toujours plus vulnérable aux attaques du loup pendant cette période de l'année qu'en dehors du Mercantour où il est absent des alpages.

Concernant l'effet que peut avoir la taille minimale des meutes sur la contribution relative des différentes espèces de proies au régime alimentaire du loup, nous avons montré que, contrairement aux *a priori* que peuvent avoir certaines personnes, il est faux d'affirmer que plus les meutes sont de taille importante et plus les conséquences sont néfastes sur le pastoralisme. En effet, c'est exactement l'inverse que nous avons observé. Dans les zones de

présence permanente du loup, ce sont les individus isolés qui exercent la pression de prédation la plus forte sur les populations d'ongulés domestiques. Lorsque les prédateurs sont regroupés en meutes, ils se reportent préférentiellement sur les ongulés sauvages ou sur les autres mammifères. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait qu'un loup isolé doit dépenser plus d'énergie pour chasser que s'il appartenait à une meute. Il porte alors son choix de préférence sur des proies vulnérables tels le mouton et la chèvre, deux espèces qui ont perdu une grande partie de leurs comportements antiprédateurs en raison de leur domestication. Par ailleurs, de taille plus réduite que les ongulés sauvages présents dans les Alpes, elles sont par conséquent plus faciles à capturer par un loup seul. Inversement, plus une meute est composée d'un grand nombre d'individus et plus elle semble à même de se structurer afin de pouvoir s'attaquer à de grosses proies ordinairement difficiles à capturer. Il est à noter que pour étudier les effets des tailles de meutes sur le régime alimentaire du loup, nous avons exclu de l'analyse le massif de la Vésubie-Roya car c'était le seul où l'on pouvait compter une taille minimale de meute de cinq individus (annexe 2). Ceci nous a permis de ne pas biaiser l'analyse par un effet géographique.

4.3. Comparaison des résultats du régime alimentaire en Europe

Les résultats du régime alimentaire du loup européen obtenus dans notre analyse diffèrent sensiblement de ceux que l'on peut retrouver dans la bibliographie, et ce sur plusieurs points. En effet, une espèce comme le sanglier est souvent retrouvée à des fréquences d'apparition très élevées dans le régime alimentaire. Ainsi Capitani *et al*. (2002) ont estimé sa part à 87,3 % dans le Pratomagno et à 30,3 % dans le Val de Cecina, qui sont deux régions se situant au centre de l'Italie. Par contre, dans le Val de Susa, ils ont trouvé des résultats proches de ceux observés en France (1 %) puisqu'ils ont mesuré une fréquence d'apparition de 2,1 %. Pour cette même espèce, Ciucci *et al*. (1996) ont estimé sa part à 30,5 % des mammifères consommés dans le Parc Naturel de Orecchiella, au nord de la chaîne des Apennins. Dans la forêt primaire de Bialowieza, en Pologne, Jedrzejewski *et al*. (2002) l'ont retrouvé à un taux de 31,2 %. Ces résultats nous montrent combien le loup est un prédateur généraliste et est donc capable d'orienter son régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies. Cependant, il faut prendre ces résultats avec la plus grande prudence étant données les méthodes de discrimination visuelle employées pour reconnaître les fèces de loup comme nous l'avons souligné précédemment. En effet, lorsque l'on collecte des excréments sur le terrain, et que ces derniers contiennent des poils de sanglier, il est très facile de le voir directement sur la crotte sans avoir besoin de la dilacérée car ils sont aisément

identifiables (noirs, longs, épais et fourchus) et sont tout de suite attribués au loup, contrairement aux excréments contenant des poils d'autres espèces. Cela biaise donc les données en faveur d'une surestimation de la part des sangliers dans le régime alimentaire du loup. D'autre part, dans une étude comme celle de Ciucci *et al*. (1996), nous remarquons que les fruits occupent 4,5 % du régime total du loup. Au vu de ce qui est observé en France, où l'on ne retrouve des baies qu'à l'état de traces dans les crottes et dans seulement environ 1 % des cas, nous sommes en droit de nous poser des questions quant à l'assurance que ces fèces sont bien d'origine lupine et qu'il n'y ait pas eu de confusion avec du renard, chez lequel il est commun de retrouver des fruits. La même part du régime alimentaire (4,5 %) est également allouée aux invertébrés, ce qui est tout aussi étonnant et conforte notre idée selon laquelle des crottes d'origine vulpine se sont mêlées à cette étude. En effet, les seuls invertébrés que nous avons retrouvés dans les fèces de loups français étaient de petits coléoptères coprophages, donc venus dans les excréments après que le loup les a eu déposés dans la nature, alors que l'on sait que ces animaux font partie intégrante du régime alimentaire du renard (Reynolds et Aebischer, 1991).

4.4. Recommandations pour l'analyse du régime alimentaire

Comme nous l'avons vu au cours de notre étude, l'examen du régime alimentaire est une analyse délicate, et les quelques étapes qui la composent doivent êtres réalisées avec le plus grand soin par les opérateurs qui interviennent à chacune d'elles. Tout d'abord, il convient de s'assurer que les excréments collectés sur le terrain soient bien tous d'origine lupine. La meilleure méthode à ce jour repose sur des analyses de biologie moléculaire. Ces dernières assurent à 100 % (sauf cas de pollution génétique) la véracité de la provenance spécifique des fèces, alors que la discrimination visuelle n'est absolument pas fiable, comme nous l'avons précédemment démontré. Bien que les analyses génétiques soient un peu coûteuses (ce n'est pas la détermination de l'origine spécifique qui est très onéreuse, mais celle de la lignée ; Marboutin, communication personnelle), elles semblent quand même indispensables afin que l'analyse du régime alimentaire repose sur des bases non biaisées.

Il est également nécessaire de porter une attention toute particulière à la capacité qu'ont les expérimentateurs à affecter des poils à une espèce. Pour cela il paraît important qu'ils passent par une période d'entraînement sur des échantillons de référence et de les sanctionner ensuite par un test en « aveugle » avant qu'ils ne commencent à analyser les poils contenus dans les excréments. Afin d'optimiser le temps de formation des opérateurs, nous avons amélioré et complété la clé de détermination en collaboration avec Stéphanie Rathier et

Patricia Michel, vacataires de l'ONCFS. En outre, il serait intéressant que l'entraînement s'effectue sur des excréments dont on est certain de la composition, par exemple en faisant ingérer des proies à des animaux vivant dans des zoos ; ceci permettrait de travailler dans les conditions réelles des analyses.

Par ailleurs il serait intéressant de pouvoir identifier l'âge des proies consommées par l'analyse des épiphyses des os (récoltés depuis le début des analyses) retrouvés dans les excréments. Cela permettrait de mieux connaître la sélectivité intraspécifique du loup et donc, la vulnérabilité des animaux en fonction des structures sociales. En outre cela donnerait une approche pour savoir si la mortalité des proies due au loup est additive ou compensatoire, et par conséquent si les animaux qu'il tue étaient en âge de se reproduire, le loup affectant alors la dynamique de population de cette proie ou si, au contraire, ils seraient morts à plus ou moins court terme sans que cela n'affecte la dynamique de l'espèce.

4.5. Conclusion

Depuis le début de sa recolonisation naturelle dans le Parc National du Mercantour en 1992, la présence du loup sur le territoire français a causé, et cause toujours de violentes controverses. L'aversion d'une partie de la population française envers ce prédateur, pourtant protégé légalement, a été à l'origine d'actes de braconnage et d'empoisonnement, susceptibles d'attenter à la population de l'espèce dans notre pays. Dans un tel contexte et alors que certains craignent que le loup ait un impact néfaste sur les populations d'ongulés sauvages et domestiques, il a paru important d'étudier objectivement son régime alimentaire afin de tenter d'évaluer les conséquences de sa présence sur ses principales populations de proies.

Ainsi, avons-nous pu montrer que le caractère opportuniste de ce grand prédateur lui permet de s'adapter aux changements de structures dans les populations sauvages, comme c'est notamment le cas dans le massif de la Vésubie-Tinée où le loup, au fil du temps, s'est adapté à la baisse d'effectifs ses mouflons, dont il était sans doute en partie responsable, en reportant sa pression de prédation sur d'autres proies et en diversifiant du même coup son régime alimentaire. Par ce comportement, et compte tenu de la richesse et l'abondance de la faune française, cette espèce peut espérer trouver dans notre pays les ressources nécessaires à sa survie.

Références bibliographiques

Arjo W. M., Pletscher D. H., Ream R. R., 2002. Dietary overlap between wolves and coyotes in northwestern Montana. *Journal of Mammalogy*, 83, 754-766.

Bibikov D. I., 1982. Wolf ecology and management in the USSR. *Wolves of the World, Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation, Ed. By Harrington and Paquet, New Jersey*, 120-133.

Boitani L., 1982. Wolf management in intensive land use areas in Italy. *Wolves of the World, Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation, Ed. By Harrington and Paquet*, New Jersey, 158-172.

Capitani C., Bertelli I., Varuzza, P., Scandura M., Apollonio M., 2002. A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian Biology*, 69, 1-10.

Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E. R., Rocco M. & Guy I., 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf (*Canis lupus*). *Widlife Biology*, 2, 267-278.

Ciucci P., Boitani L., 1998. Elementi di bioligia, gestione ricerca. *Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica « Alessandro Ghigi », Documenti Tecnici*, 23.

Cuesta L., Barcena F., Palacios F., Reig S. 1991. The trophic ecology of the Iberian Wolf (*Canis lupus signatus* Cabrera, 1907). A new analysis of stomach's data. *Mammalia*, 55, 239-254.

De Beaufort F., 1987. Le Loup en France : éléments d'écologie historique. *Encyclopédie des Carnivores de France, Paris, SFEPM*, 1-32.

Debrot S., Fivaz G., Mermod C., Weber J.-M., 1982. Atlas des poils de Mammifères d'Europe. *Institut de zoologie, Université de Neuchâtel*, Switzerland.

Duchamp C., 1996. Vers un modèle de simulation des interactions loup-ongulés dans le Mercantour : éléments de dynamique des populations. *Rapport technique de DEA, Université Lyon 1*, 33 pp.

Duchamp C., Genevey V., Favier F., Lacour N., 2004. Le retour du loup dans les Alpes françaises. Programme Life-Nature, Rapport final 1999-2004. *Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable*, 95p.

Espuno N., 2004.Impact du loup (*Canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. *Thèse de doctorat, Université Montpellier* 2, 64 pp.

Faliu L., Lignereux Y., Barrat J., Rech J., Sautet J.-Y., 1979. Etude en microscopie optique des poils de la faune pyrénéenne sauvage en vue de leur détermination. *Revista de Vertebrados de la Estacion biologica de Donan*.

Gade-Jorgensen I., Stagegaard R., 2000. Diet composition of wolves (*Canis lupus*) in east-central Finland. *Acta Theriologica*, 45, 537-547.

Houard T., Lequette B., 1993. Le retour du loup dans le Mercantour. *Riviéra Scientifique*, 61-66.

Ihaka R., Gentleman R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat*., 5, 299-314.

Jhala Y. V., 1993. Predation on blackbuck by wolves in Velavadar National Park, Gujarat. *India. Cons. Biol.*, 7, 874-881.

Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Selva N., Zub K., Szymura L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Ecology*, 83, 1341-1356.

Kohira M., Rexstad E. A., 1997. Diets of wolves, (*Canis lupus*), in logged and unlogged forests of southeastern Alaska. *Can. Field Nat*., 111, 429-435.

Kunkel E. K., Ruth T. H., Pletcher E. H., Hornocker M. G., 1999. Winter prey selection by wolves and cougars in and near Glacier National Park, Montana. *J. Widlife Manage*., 63, 901-910.

Mattioli L., Apollonio M., Mazzarone V., Centofanti E., 1995. Wolf food habits and wild ungulate availability in the Forest Casentinesi National Park, Italy. *Acta Theriologica*, 40, 387-402.

Messier F., 1994. Ungulate population models with predation. A case study with the north-American moose. *Ecology* 75: 478-488.

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

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.

Okarma H., Jedrzejewski W., Schmidt K., Sniezko S., Bunevich A. N., Jedrzejewska B., 1998. Home ranges of wolves in Bialowieza primeval forest, Poland, compared with Eurasian populations. *Journal of Mammalogy*, 79, 842-852.

Papageorgiou N., Vlachos C., Sfougaris A., Tsachalidis E, 1994. Status and diet of wolves in Greece. *Acta Theriologica*, 39, 411-416.

Potvin F., Jolicoeur H., Huot J., 1988. Wolf diet and prey selectivity during two periods for deer in Quebec: decline versus expansion. *Can. J. Zoo*., 66, 1274-1279.

Poulle 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 (Terre et Vie)*, 52, 357-368.

Poulle M.-L., Lequette B., Dahier T., 1999. La recolonisation des Alpes françaises par le loup de 1992 à 1998. *Le Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse*, 242, 13 pp.

Poulle M.-L., Dahier T., de Beaufort R., Duranc C., 2000. Conservation du loup en France. Programme Life-Nature, Rapport final 1997-1999. *Ministère de l'Amènagement du Territoire et de l'Environnement*, 93 pp.

Reynolds J.-C. & 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(3), 57-65.

Salvador A., Abad P. L. 1987. Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in Leon province, Spain. *Mammalia*, 51.

Smietana W., Klimek A., 1993. Diet of wolves in the Bieszcady Moutains, Poland. *Acta Theriologica*, 38, 245-251.

Splauding R. L., Krausman P. R., Ballard W. B., 1998. Summer diet of gray wolves (*Canis lupus*), in nortwestern Alaska. *Can. Field Nat*., 112, 262-266.

Teerink B. J., 1991. Hair of west European Mammals. *Cambridge University Press, Great Britain*.

Thioulouse J., Chessel D., Doledec S., Olivier J.-M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput*., 7, 45-83.

Twigg G.-I., 1975. Finding Mammals. Their signs and remains. Techniques in Mammalogy. Field work and live animals techniques. *Mammalian Review*, 5, 77-78.

Annexes

Annexe 1

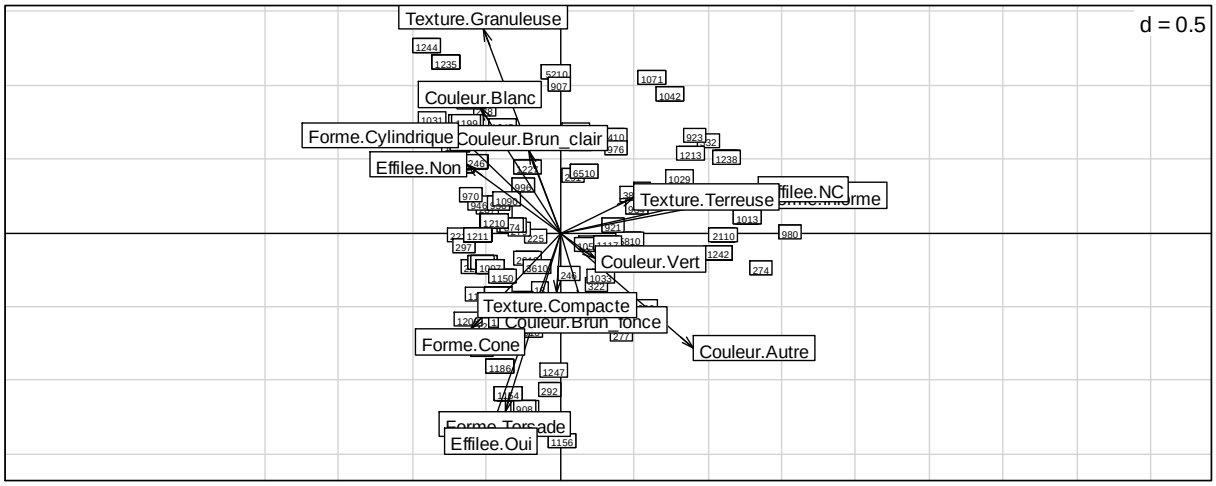

Figure 1.1. Carte factorielle de la caractérisation, par des critères morphologiques, des excréments de loups.

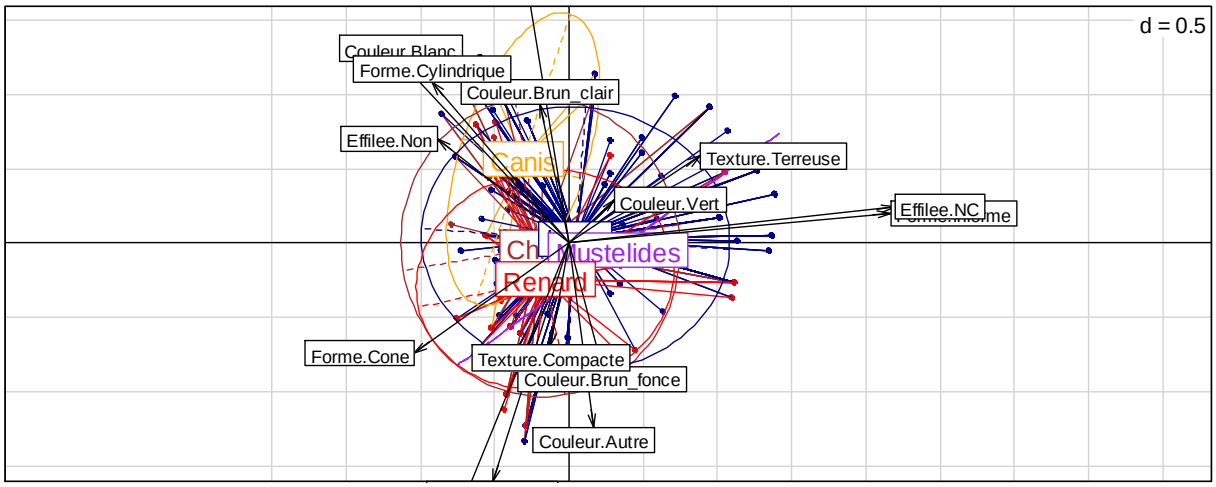

Figure 1.2. Carte factorielle de la caractérisation, par des critères morphologiques, d'excréments de *Canis*, chiens, loups, mustélidés et renards.

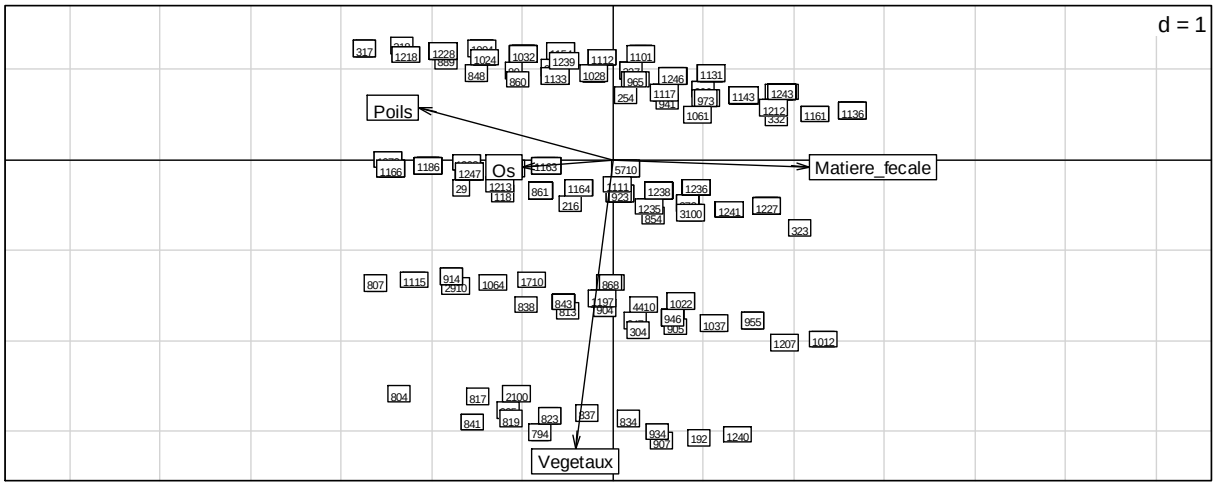

Figure 1.3. Carte factorielle de la caractérisation, par des données compositionnelles, des excréments de loups.

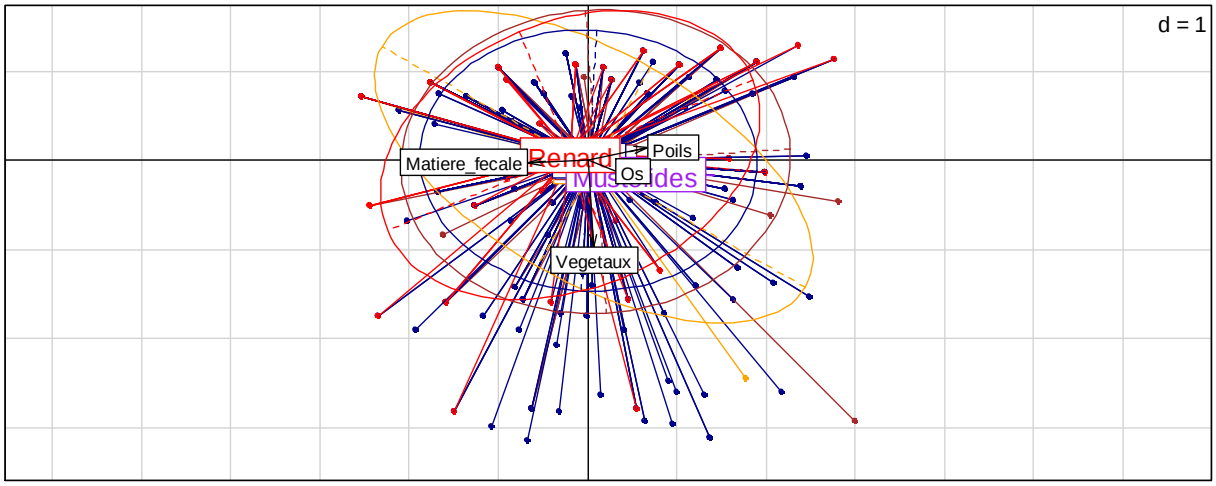

Figure 1.4. Carte factorielle de la caractérisation, par des données compositionnelles, d'excréments de *Canis*, chiens, loups, mustélidés et renards.

Annexe 2

Tableau 2.1. Fréquences d'apparition des proies au cours des années.

Espèces	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
Bouquetin	9,1	0,0	5,1	16,6	10,0	17,0	13,1	8,0
Canis	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6
Cerf	0,0	0,0	0,0	6,9	12,0	8,5	6,1	9,8
Chamois	27,3	23,1	33,9	40,0	32,0	25,5	19,2	18,4
Chèvre	0,0	0,0	3,4	3,4	5,0	1,9	3,0	3,1
Chevreuil	18,2	0,0	3,4	0,0	9,0	10,4	25,3	23,3
Lagomorphes	9,1	0,0	0,0	0,0	1,0	2,8	2,0	1,8
Marmotte	0,0	7,7	5,1	0,7	1,0	0,9	2,0	4,9
Mouflon	36,4	46,2	23,7	10,3	16,0	6,6	7,1	13,5
Mouton	0,0	7,7	16,9	18,6	8,0	2,8	9,1	4,9
Mustélidés	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,6
Ongulés domestiques	0,0	0,0	0,0	0,7	1,0	6,6	3,0	1,2
Ongulés sauvages	0,0	7,7	0,0	0,0	0,0	11,3	7,1	8,6
Sanglier	0,0	7,7	5,1	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Carnivores	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,9	0,0	0,0
Micromammifères	0,0	0,0	0,0	0,7	3,0	0,0	0,0	0,0
Autres	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,2
Non identifiés	0,0	0,0	3,4	1,4	1,0	3,8	0,0	0,0

Tableau 2.2. Fréquences d'apparition des proies au cours des saisons.

Espèces	Hiver	Printemps	Eté	Automne
Bouquetin	11,2	12,3	11,2	12,7
Canis	0,0	0,0	0,9	0,0
Cerf	7,9	8,3	6,0	7,3
Chamois	29,3	28,5	27,6	21,8
Chèvre	2,5	3,5	0,9	6,4
Chevreuil	11,2	17,1	7,8	10,9
Lagomorphes	1,7	1,8	1,7	0,0
Marmotte	2,9	1,3	5,2	0,9
Mouflon	17,4	13,2	7,8	9,1
Mouton	3,7	4,4	24,1	17,3
Mustélidés	0,0	0,4	0,0	0,9
Ongulés domestiques	2,5	1,3	1,7	2,7
Ongulés sauvages	7,0	4,4	0,0	6,4
Sanglier	0,4	0,9	0,9	0,9
Carnivores	0,8	0,0	0,0	0,9
Micromammifères	0,0	1,3	0,0	0,9
Autres	0,4	0,9	0,9	0,0
Non identifiés	1,2	0,4	3,4	0,9

Tableau 2.3. Evolution du nombre de loups dans les zones de présence permanente.

Hiver	Haute-Tinée	Moyenne-Tinée	Vésubie-Tinée	Vésubie-Roya	Monges	Queyras	Béal-Traversier	Belledonne	Vercors
1995-1996	0	0	7	5	-	-	-	-	-
1996-1997	2	0	8	5	-	-	-	-	-
1997-1998	3	2	6	6	-	2	-	-	-
1998-1999	4	4	4	6	1	2	-	1	-
1999-2000	3	7	3	6	2	3	-	1	2
2000-2001	2	3	4	5	1	3	3	1	2
2001-2002	2	2	2	6	1	8	2	2	2

Annexe 3

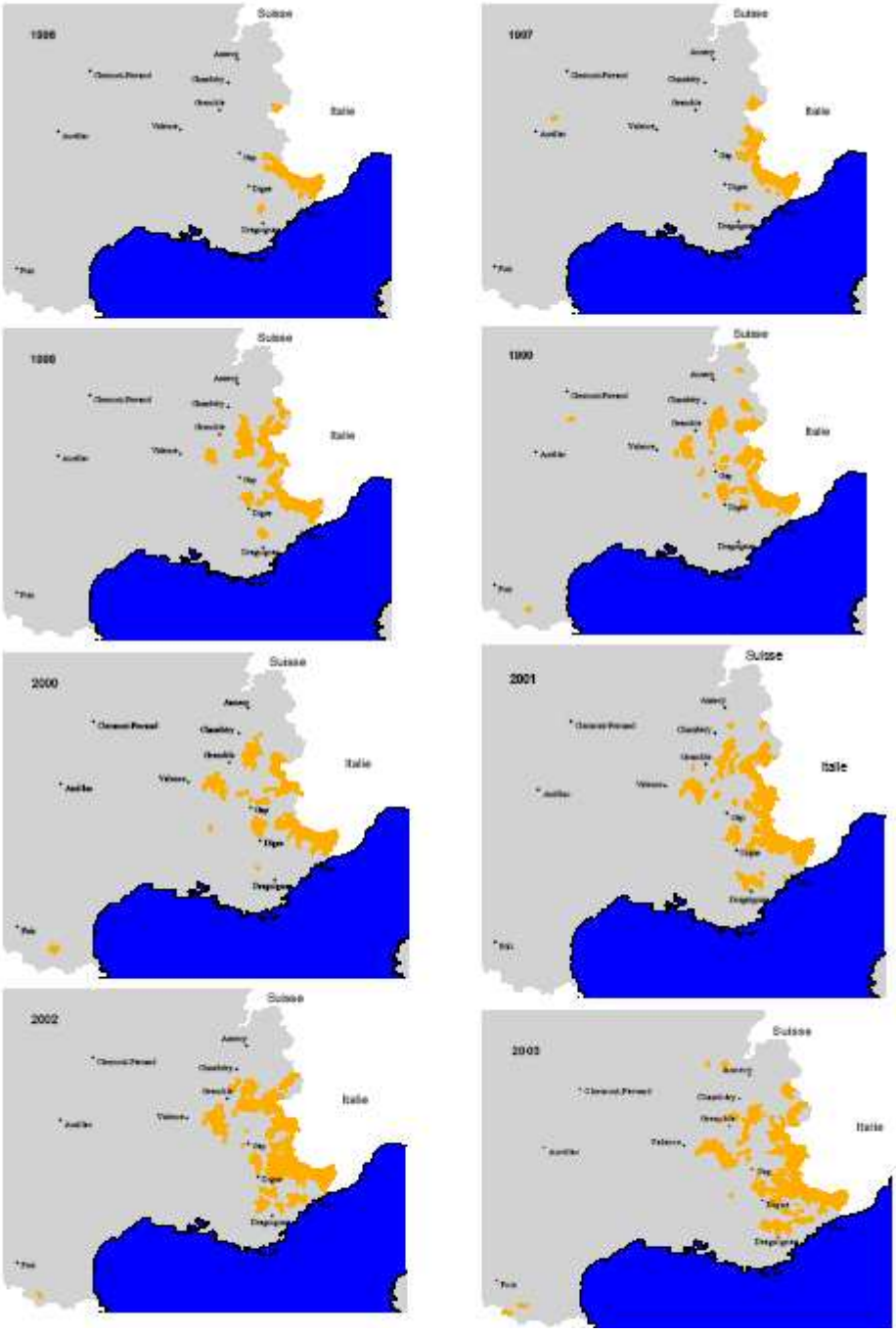

Figure 3.1. Evolution temporelle de l'aire de répartition du loup en France de 1996 à 2003 (source : Duchamp *et al.*, 2004).