

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITÉ MOULOUD MAMMÈRI DE TIZI-OUZOU
FACULTÉ DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET DES SCIENCES AGRONOMIQUES
DÉPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES
Laboratoire d'Écologie et Biologie des Écosystèmes Terrestres (LEBIOT)



Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de Doctorat Ès Sciences

En

Sciences Biologiques

Sous le thème

**Stratégies d'utilisation des ressources et
approche génétique de quelques populations
du genre *Canis* en Algérie**

Par :

M^{me} MALLIL-MESSARA Kahina

Soutenue publiquement le : 27 /06/ 2024

Devant le jury composé de :

M. LOUNACI Abdelkader	Professeur	UMMTO	Président
M. AMROUN Mansour	Professeur	UMMTO	Rapporteur
M. GAUBERT Philippe	HDR	Univ. Toulouse	Co-rapporteur
Mme KHAMMES-EL HOMSI Nora	MCA	UMMTO	Examinatrice
Mme TENNAH Safia	Professeure	ENSV-Alger	Examinatrice
M. BOUNACEUR Farid	Professeur	Univ. Tissemsilt	Examineur

Remerciements

Au terme de cette aventure doctorale, ponctuée de moments intenses, de doutes et d'espoirs, de stress et de fatigue, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à son aboutissement.

Mes premiers remerciements vont à mon directeur de thèse, Pr Mansour AMROUN, pour son accompagnement précieux, sa disponibilité et ses conseils avisés tout au long de ce travail fastidieux. Sa rigueur scientifique et sa passion pour la recherche ont été une source d'inspiration constante.

Je remercie au même titre mon codirecteur de thèse, Mr Philippe GAUBERT, pour son aide précieuse, sa disponibilité sans faille, ses conseils éclairés qui m'ont guidée à travers les méandres de ce travail fastidieux. Je lui exprime toute ma gratitude pour son accueil chaleureux au sein de son équipe de recherche à l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, université de Montpellier), puis au laboratoire Evolution et Diversité biologique de Toulouse (EDB, université Paul Sabatier de Toulouse), et surtout au sein de sa famille.

Je suis reconnaissante envers tous les membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail et de me faire part de leurs remarques constructives, en l'occurrence le président du jury Pr Lounaci AEK, ainsi que les examinateurs, Pr Bounaceur F., Pr Tennah S. et Dr Khammes-El Homsí N.

Je tiens à remercier tout le personnel des parcs nationaux du Djurdjura, El Kala, Tlemcen, Belezma, Taza, de la réserve de chasse de Tlemcen, de l'institut national de recherche forestière, des conservations des forêts de Batna et Jijel, pour leur collaboration et leur assistance lors de mes recherches. Je cite en l'occurrence feu Mr Mahand MESSAOUDENE, Mr Ahmed ABDIOUENE, Mr Abdesselam GRIRA, Mr Saïd ABDERRAHMANI, Mr Saïd FRITAS, Mr Karim GAAQAA, Mr Mohamed Saïd KAZI TANI, Mme Hafeda BENMAAMAR, Mr Ahmed GHOMRI, Mr Youcef MAHIAOUI, Mr Mohamed NEMER, ainsi que tous les autres collaborateurs.

Mes sincères remerciements s'adressent également à tous mes collègues et enseignants de l'UMMTO, notamment aux enseignants d'écologie, qui m'ont transmis le flambeau de l'écologie et m'ont inspiré à poursuivre leur noble mission, je cite Mr Salah AIT MOULLOUD, Mr Arezki DERRIDJ, Mr Abdelkader LOUNACI, Mr Mansour AMROUN, Mr Saïd LARBES, Mr Messaoud BENSIDHOUM, Mr Ahmed OUDJIANE, Mme Noria SAADOUN, et la regrettée Mme Malika BOUDIAF-NAIT KACI. Je ne peux ne pas remercier tout particulièrement Mr Mahmoud LARIBI, un homme d'une grande sagesse et d'une bienveillance exceptionnelle, qui m'a transmis non seulement des connaissances scientifiques inestimables mais aussi des valeurs humaines essentielles.

Un grand merci s'impose à ma collègue et amie Mme Fatima METNA, dont la présence bienveillante, les conseils avisés et la gentillesse exceptionnelle ont illuminé notre parcours professionnel. Sa capacité à apporter de la gaieté à nos journées a été une véritable bouffée d'air

frais dans notre environnement de travail. Je suis infiniment reconnaissant(e) pour tout ce qu'elle m'a apporté.

Je tenais à adresser une mention spéciale à mon amie Lynda HADJI, pour lui exprimer toute ma gratitude et mes remerciements les plus chaleureux pour son accompagnement précieux tout au long de cette aventure qu'a été la réalisation de ma thèse. Sa présence à mes côtés a été bien plus qu'un simple soutien ; c'était une source d'inspiration et de réconfort inestimable. Nos nombreuses aventures sur le terrain, à travers les diverses contrées de l'Algérie, resteront gravées dans ma mémoire comme des moments uniques et enrichissants. Sa passion, son dévouement et son enthousiasme ont illuminé chaque étape de ce périple. Au-delà d'une collaboration académique, c'est aussi une amitié sincère et inconditionnelle. Merci, du fond du cœur, pour ta présence précieuse dans ma vie ; que notre amitié continue de s'épanouir vers de nouveaux horizons.

Je n'oublie pas mes étudiants, dont l'enthousiasme et la curiosité sans limites ont profondément marqué mon expérience. Certains d'entre eux ont laissé une empreinte indélébile par leur passage, illuminant mes journées de travail de leur énergie contagieuse et de leur esprit vif. Leur contribution va bien au-delà de l'aspect académique ; sur le terrain comme au laboratoire, leur aide précieuse m'a été d'une importance. Leur engagement et leur dévouement m'ont inspiré et m'ont fait évoluer tant sur le plan professionnel que personnel. Que Hayet KORCHI, Hanane KADRI, Imene IDIR, Sarah HALIT, Ourida OUALI, Karim KETTAF, Abderrezak TAFTICHT, Adem BARKA, Imane FERNANE et Kenza FALI trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements.

Enfin, je remercie tous mes proches pour leur soutien indéfectible, leurs encouragements et leur présence constante tout au long de ces années.

Dédicaces

À mes précieux jumeaux, Aeden et Ysía, qui ont transfiguré le sens même de ma vie et illuminé chaque instant. Votre présence radieuse et votre amour infini l'ont rempli de joie et d'émerveillement, faisant de chaque moment une précieuse gemme dans le collier de notre existence.

À mon cher Amazigh, mon compagnon de destinée, mon âme sœur, mon roc inébranlable, tu es bien plus qu'un mari, qui a partagé avec moi chaque rire, chaque larme, et chaque instant de bonheur. Tu es ma force, mon tout, et je suis infiniment reconnaissante de t'avoir à mes côtés. À toi, je donne toute ma gratitude et tout mon amour.

À papa et maman, piliers solides de ma vie, qui m'ont appris la valeur de l'amour inconditionnel, du courage et de la persévérance. Vous êtes les racines qui ancrent mon existence, et je vous honore de tout mon être pour votre dévouement infini et votre soutien indéfectible.

À mes chers frères et sœur, Ghiles, Katia, Samy et Hakim, mes fidèles acolytes dans les joies et les défis de la vie. Vos épaules sont les remparts sur lesquels je m'appuie pour avancer, je vous suis infiniment reconnaissante de pouvoir compter sur vous.

À ma tendre grand-mère et mes chères tantes Fetta et Ouerdia, votre amour inconditionnel et votre présence aimante ont été une bénédiction dans ma vie, et je vous chéris plus que les mots ne peuvent le dire.

À mes beaux-parents, et en particulier à ma belle-mère bien-aimée, qui m'ont accueillie avec tant d'amour et de générosité. Votre aide indéfectible et votre bienveillance infinie ont été une source de réconfort et de force incommensurables dans ma vie. J'ai la chance de vous avoir à mes côtés et je vous chéris profondément.

À mes frères de cœur Ilyas et Anaïs, votre amour sincère et votre considération réchauffent mon cœur de grande sœur. Être présente pour vous, vous guider dans les méandres de la vie est un privilège qui illumine ma propre existence. Je vous dédie mon affection sans bornes.

À mes deux amies, Eva Madouche et Tisseem Benmaamar, qui ont toujours répondu présentes durant les moments difficiles, votre soutien m'a été d'une aide précieuse !

À notre regretté Kaiser, fidèle compagnon à quatre pattes, qui a apporté dans nos vies des moments précieux de gaieté, de tendresse et complicité.

Que cette dédicace soit le témoignage de ma sincère gratitude envers chacun d'entre vous. Vous êtes les bijoux précieux qui embellissent mon voyage extraordinaire qu'est la vie.

In memoriam du regretté Messaoudène Mahand,

dont la lumière éternelle continue de briller dans nos cœurs, je dédie ces mots empreints de reconnaissance et de profonde affection. Ta présence bienveillante, ton soutien indéfectible et tes enseignements empreints de sagesse ont enrichi ma vie bien au-delà des mots ne sauraient exprimer.

Dans les moments de doute, tu étais là, avec ta sagesse infinie et ton calme réconfortant, illuminant mon chemin de ta présence bienveillante. Chaque instant passé à tes côtés était une leçon de vie, une source d'inspiration inépuisable.

Aujourd'hui, alors que je me tiens devant cet accomplissement, je me souviens avec émotion des nombreux moments partagés, des rires partagés, des défis surmontés ensemble. Ta mémoire demeure une source d'inspiration perpétuelle, un phare guidant mes pas dans les eaux tumultueuses de la vie.

Que ces mots modestes témoignent de ma gratitude éternelle pour tout ce que tu as apporté dans ma vie. Ton héritage, ta sagesse et ton dévouement continueront de vivre à travers chacune de mes actions, et ton influence bienveillante continuera de façonner ma destinée.

À Messaoudène Mahand, un ami, un mentor, une âme précieuse qui continuera à illuminer nos vies bien après son départ. Ton souvenir restera gravé dans nos cœurs pour toujours. Ton héritage perdurera dans les générations à venir, comme un témoignage de ton impact indélébile sur ceux que tu as touchés.

Repose en paix, cher Messaoudène. Ton souvenir restera à jamais vivant parmi nous, un rappel constant de la beauté et de la richesse de ton existence. Ton départ laisse un vide dans nos vies, mais ton héritage de bonté continuera de nous guider, même dans les moments les plus sombres.

Avec ma gratitude infinie, Kahina.

Table des matières

Liste des figures

Liste des tableaux

Introduction générale.....	1
----------------------------	---

Partie première : Régions d'étude et modèle biologique

Chapitre 1 : Régions d'étude

Introduction	5
I. Parc national de Tlemcen	5
1. Situation géographique.....	5
2. Cadre juridique et zoning	7
3. Climat et bioclimats	7
4. Géologie et géomorphologie	9
5. Pédologie.....	10
6. Hydrologie et hydrographie.....	10
7. Diversité floristique	10
8. Diversité faunistique	10
9. Perturbations.....	12
9.1. Agriculture.....	12
9.2. Incendies.....	13
9.3. Surpâturage.....	13
9.4. Pollutions	13
II. Réserve de chasse de Tlemcen (Moutas)	14
1. Situation géographique.....	14
2. Situation juridique.....	14
3. Géologie et géomorphologie.....	16
4. Pédologie	16
5. Hydrologie et hydrographie.....	17
6. Diversité floristique.....	18
6.1. Chênaies.....	18
6.1.1. Yeuseraie	18
6.1.2. Zeenaie.....	19
6.1.3. Suberaie	19
6.2. Conifères.....	19
6.2.1. Thuya	19
6.2.2. Genévrier	19
6.3. Ripisylve	20
6.4. Matorral	20
6.5. Pelouse.....	20
6.6. Terres agricoles	20
7. Diversité faunistique	21
7.1. Mammifères	21
7.2. Oiseaux	21
7.3. Reptiles.....	21

7.4. Amphibiens.....	22
7.5. Insectes.....	22
8. Perturbations anthropiques.....	22
8.1. Aménagements sylvicoles.....	22
8.2. Surpâturage et coupes illicites.....	22
8.3. Incendies.....	22
III. Parc national d’El-Kala.....	23
1. Situation géographique.....	23
2. Cadre juridique.....	23
3. Zonage du PNEK.....	24
4. Climat et bioclimats.....	25
5. Géologie et géomorphologie.....	26
5.1. Formations secondaires.....	26
5.2. Formations Tertiaires.....	26
5.3. Formations quaternaires.....	27
6. Hydrologie et hydrogéologie.....	28
7. Diversité floristique.....	29
7.1. Formations forestières et maquis.....	29
7.1.1. Suberaie.....	30
7.1.2. Zeenaie.....	30
7.1.3. Cocciféraie.....	30
7.1.4. Pineraie.....	30
7.1.5. Eucalyptaie.....	30
7.2. Ripisylves.....	30
7.3. Tourbières.....	31
7.4. Pelouse.....	31
7.5. Terrains agricoles.....	31
8. Diversité faunistique.....	31
9. Perturbations.....	32
9.1. Destruction du couvert végétal.....	32
9.2. Incendies.....	33
9.3. Agriculture et défrichements.....	33
9.4. Introduction d’espèces nouvelles.....	33
9.5. Assèchement des zones humides et des aquifères.....	34
9.6. Aménagements urbains.....	34

Chapitre 2 : Modèle biologique

Introduction	35
1. Origine et phylogénie	35
2. Morphologie	39
3. Bio-écologie.....	41
3.1. Habitat et diète	41
3.2. Organisation sociale et reproduction	41
4. Répartition géographique et taille des populations	42
5. Menaces et statut de conservation.....	43
6. Relations avec l'Homme	45
7. Mythologie berbère	47

Partie deuxième : Génétique des populations du Loup africain

Introduction	48
1. Matériel et méthodes.....	49
1.1. Échantillonnage biologique et extraction d'ADN.....	49
1.2. Amplification et séquence nucléotidique	54
1.3. Génotypage des microsatellites.....	55
1.4. Analyse de séquences nucléotidique	56
1.5. Analyse des microsatellites.....	56
2. Résultats	58
2.1. Séquences nucléotidiques	58
2.2. Microsatellites	63
3. Discussion	69
Conclusion	72

Partie troisième : Régime trophique du Loup africain

Introduction	73
I. Matériel et méthodes.....	75
1. Choix et limites de la méthode d'analyse des fèces.....	75
2. Collecte des fèces.....	75
3. Typage moléculaire des fèces	76
4. Traitement au laboratoire	77
5. Traitement numérique des données.....	78
5.1. Méthode qualitatives	78
5.1.1. Nombre d'échantillons et qualité d'échantillonnage	78
5.1.2. Nombre d'apparitions (ni).....	78
5.1.3. Fréquence (abondance) relative (FR)	78
5.1.4. Fréquences d'occurrence (FO)	79
5.2. Méthode quantitatives : biomasse relatives	79
5.3. Indices écologiques de structure	80
5.3.1. Indices de diversité de Shannon (1948).....	80

5.3.2. Indices d'équirépartition (ou d'équitabilité) de Piélou (1966).....	81
6. Traitement statistique des données	81
II. Résultats	82
1. Caractéristique des fèces	82
1.1. Typage moléculaire des fèces	82
1.2. Qualité d'échantillonnage	82
1.3. Poids frais et sec des fèces	82
1.4. Nombre d'items par fèces	83
2. Régime alimentaire du Loup africain.....	83
2.1. Composition du régime global	83
2.2. Composition du régime spécifique.....	86
2.2.1. Mammifères	86
2.2.2. Fruits.....	88
2.2.3. Plantes.....	90
2.2.4. Arthropodes	91
2.2.5. Oiseaux	93
2.2.6. Déchets	94
2.2.7. Reptiles	96
3. Régime saisonnier du Loup africain	98
3.1. Variations du régime global saisonnier	98
3.2. Variations spécifiques du régime saisonnier	100
3.2.1. Mammifères.....	100
3.2.2. Végétaux énergétiques	103
3.2.3. Végétaux non énergétique	105
3.2.4. Arthropodes.....	108
3.2.5. Oiseaux.....	110
3.2.6. Déchets.....	111
3.2.7. Reptiles.....	112
4. Résultats des biomasses	113
4.1. Biomasse du régime global.....	114
4.2. Variation globales des biomasses des proies mammaliennes.....	115
5. Part réelle des déchets dans le régime global.....	117
6. Parasitologie	119
7. Indices de diversité et d'équirépartition	120
7.1. Régime global	120
7.2. Régime saisonnier	120
III. Discussion.....	122
1. Identification moléculaire des crottes et qualité d'échantillonnage.....	122
2. Régime global	122
2.1. Mammifères	123
2.2. Végétaux	125
2.3. Arthropodes	127
2.4. Oiseaux	128
2.5. Déchets	129

2.6. Autres items	131
3. Régime saisonnier	132
3.1. Mammifères	133
3.2. Fruits.....	134
3.3. Plantes.....	135
3.4. Arthropodes	136
3.5. Oiseaux	137
3.6. Reptiles	137
4. Biomasses	138
5. Parasitologie	139
6. Approche moléculaire	140
Conclusion	141

Discussion et conclusion générales	144
---	-----

Références bibliographiques	150
--	-----

Annexes

Annexe 1. Protocole d'extraction de l'ADN génomique à partir de tissus frais	i
Annexe 2. Protocole d'extraction de l'ADN génomique à partir des poils	iii
Annexe 3. Protocole d'extraction de l'ADN dégradé.....	v
Annexe 4. Arbres phylogénétiques basés sur les alignements de fragments cytb1 (Fig. 4A), CR1 (Fig. 4B), cytb2 (Fig. 4C) et CR2 (Fig. 4D).....	ix
Annexe 5. Variations du régime saisonnier global du Loup africain, exprimées en fréquences relatives	xi
Annexe 6. Variations du régime saisonnier global du Loup africain, exprimées en fréquences d'occurrence	xii
Annexe 7. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives des proies mammaliennes entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.....	xiii

Résumé

Liste des figures

Figure 1. Situation géographique et administrative du parc national de Tlemcen	6
Figure 2. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen, station Safsaf, de 2006 à 2015.	8
Figure 3. Position de la région d'étude sur le climagramme d'Emberger	9
Figure 4. Situation géographique de la réserve de chasse de Tlemcen.	15
Figure 5. Vue générale sur la réserve de Moutas	15
Figure 6. Carte du réseau hydrographique de la RCT	18
Figure 7. Situation géographique du parc national d'El Kala	24
Figure 8. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen, station Annaba, 2006 à 2015.	26
Figure 9. Étages bioclimatiques du parc national d'El Kala	27
Figure 10. Ressources hydriques du parc national d'El Kala	29
Figure 11. Dispersion des canidés dans le temps.	36
Figure 12. Chronogramme estimé à partir de l'analyse de vingt segments de gènes nucléaires recueillis sur 13 espèces de Canidés.....	38
Figure 13. Comparaison des traits morphologiques entre : A- <i>Canis lupaster</i> (Algérie) ; B- <i>Canis aureus</i> (Allemagne)	40
Figure 14. Boîtes à moustaches des mesures absolues et des ratios sélectionnés, comparaison de la longueur totale (TL) des mâles et des femelles de <i>C. lupaster</i> et <i>C. lupus</i>	40
Figure 15. Comparaison des dents ; a1 : dents supérieures de <i>C. lupus</i> ; a2 : dents inférieures de <i>C. lupus</i> ; b1 : dents supérieures de <i>C. lupaster</i> ; b2 : dents inférieures de <i>C. lupaster</i>	40
Figure 16. Carte de répartition actuelle du Loup africain.	44
Figure 17. Cartes montrant le chevauchement spatial des aires de répartition des espèces de grands carnivores selon la catégorie de menace pour la perte et la fragmentation de l'habitat, la persécution, l'utilisation et l'épuisement des proies.	46
Figure 18. A- Vue partielle de la gravure du Kef Messiouer. B- Relevé complet de la gravure du Kef Messiouer	46
Figure 19. Variations phénotypiques au sein des Loups africains, des Chiens domestiques et de leurs hybrides.	53
Figure 20. Arbre phylogénétique maximum de vraisemblance enraciné au point médian des Loups africains, des Loups gris et des Chiens domestiques africains, basé sur les séquences concaténées du cytochrome <i>b</i> et de la région de contrôle	59

Figure 21. Réseaux d'haplotypes entre les Loups africains, les Loups gris et les Chiens domestiques africains basés sur un alignement de <i>cytb1</i> (à gauche) et <i>CR1</i> (à droite).....	60
Figure 22. Répartition des haplotypes entre Loups africains d'Algérie, Loups africains du Sénégal, Loups gris et Chiens domestiques africains, basés sur les microsatellites des loci liés au chromosome sexuel Y.....	61
Figure 23. Analyse en composantes principales (ACP) entre les individus de Loups africains et de Loups gris / Chiens domestiques africains basée sur les loci autosomes.	65
Figure 24. Valeurs optimales de K dérivées de l'analyse avec STRUCTURE du jeu de données combiné (loci autosomes + chromosome Y ; A) et des seuls loci autosomes (B)	66
Figure 25. Graphiques des probabilités d'assignations déduites dans STRUCTURE parmi les individus de Loups africains, de Chiens domestiques africains, de Loups gris et de leurs hybrides, en utilisant les loci autosomes + chromosome Y.....	67
Figure 26. Graphiques des assignations probabilistes inférées dans STRUCTURE pour les génotypes authentiques et simulés (HYBRIDLAB) chez le Loup africain, les Loups gris + les Chiens domestiques et les hybrides F1, en utilisant des loci autosomes.	68
Figure 27. Variations globales des fréquences relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.	87
Figure 28. Variations globales des fréquences d'occurrence des proies mammaliennes dans le régime alimentaire du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.	88
Figure 29. Variations globales des fréquences relatives des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire du Loup africain.	89
Figure 30. Variations globales des fréquences d'occurrence des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire du Loup africain.	89
Figure 31. Variations globales des fréquences relatives des plantes dans le régime alimentaire du Loup africain.	90
Figure 32. Variations globales des fréquences d'occurrence des plantes dans le régime alimentaire du Loup africain.	91
Figure 33. Variations globales des fréquences relatives des arthropodes dans le régime alimentaire du Loup africain.	92
Figure 34. Variations globales des fréquences d'occurrence des arthropodes dans le régime alimentaire du Loup africain.	93
Figure 35. Variations globales des fréquences relatives des oiseaux dans le régime alimentaire du Loup africain.	94
Figure 36. Variations globales des fréquences d'occurrence des oiseaux dans le régime alimentaire du Loup africain.	94

Figure 37. Variations globales des fréquences relatives des déchets dans le régime alimentaire du Loup africain.	95
Figure 38. Variations globales des fréquences d'occurrence des déchets dans le régime alimentaire du Loup africain.	96
Figure 39. Variations globales des fréquences relatives des reptiles dans le régime alimentaire du Loup africain.	97
Figure 40. Variations globales des fréquences d'occurrence des reptiles dans le régime alimentaire du Loup africain.	97
Figure 41. Fluctuations saisonnières du régime global du Loup africain, exprimées en abondances relatives.	98
Figure 42. Fluctuations saisonnières du régime global du Loup africain, exprimées en occurrences relatives.	99
Figure 43. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives du régime global entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.	115
Figure 44. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives des proies mammaliennes entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.	116

Liste des tableaux

Tableau 1. Données climatiques interannuelles des températures et précipitations pour la région de Tlemcen, 2006 – 2015.....	8
Tableau 2. Superficie de différents types de sol dans la réserve de Moutas	17
Tableau 3. Types de cultures pratiquées dans la réserve de chasse et surface occupée.	20
Tableau 4. Données climatiques interannuelles des températures et des précipitations pour la région d'Annaba, 2006 – 2015.....	25
Tableau 5. Liste détaillée des 62 échantillons utilisés dans cette étude	50
Tableau 6. Paires d'amorces utilisées pour amplifier les deux fragments de gènes mitochondriaux (cytochrome <i>b</i> et région de contrôle) chez <i>Canis spp</i>	54
Tableau 7. Paires d'amorces utilisées pour amplifier les microsatellites sur 8 loci autosomes et 2 loci liés au chromosome sexuel Y	55
Tableau 8. Diversité mitochondriale parmi les Loups africains (Algérie, Sénégal et Éthiopie)	61
Tableau 9. Différenciation par paires (Φ ST) entre les Loups africains (Algérie, Sénégal, Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains	62
Tableau 10. Diversité génétique parmi les Loups africains (Algérie, Sénégal et Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains, basée sur les loci autosomes	64
Tableau 11. Diversité génétique parmi les loups africains (Algérie, Sénégal), les loups gris et les chiens domestiques africains, basée sur les loci du chromosome Y.	64
Tableau 12. Différenciation génétique (FST) entre les Loups africains (Algérie, Sénégal, Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains, basée sur les loci autosomes ...	64
Tableau 13. Nombre de fèces collectées en fonction des saisons et des régions d'étude	75
Tableau 14. Coefficients de digestibilité utilisés pour obtenir la masse de nourriture consommée à partir du volume restant non digéré dans les excréments	80
Tableau 15. Calcul de la qualité d'échantillonnage par région d'étude	82
Tableau 16. Variation des poids des fèces en fonction de l'étape de traitement	82
Tableau 17. Variation du nombre de catégories alimentaires par fèces et par région.....	83
Tableau 18. Composition du spectre alimentaire global du Loup africain dans les régions de Tlemcen et El Kala, exprimée en fréquences relatives et occurrences.....	84
Tableau 19. Abondances relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.....	101

Tableau 20. Occurrences relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.....	102
Tableau 21. Abondance relative des végétaux énergétiques dans le régime saisonnier.	104
Tableau 22. Occurrence relative des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.....	106
Tableau 23. Abondance relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier.	107
Tableau 24. Occurrence relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier	108
Tableau 25. Abondance relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier.	109
Tableau 26. Occurrence relative des arthropodes dans le régime alimentaire saisonnier.	110
Tableau 27. Abondance relative des oiseaux dans le régime saisonnier.....	111
Tableau 28. Occurrence relative des oiseaux dans le régime alimentaire saisonnier	111
Tableau 29. Abondance relative des déchets dans le régime saisonnier	112
Tableau 30. Occurrence relative des déchets dans le régime saisonnier.	112
Tableau 31. Abondance relative des reptiles dans le régime alimentaire saisonnier	113
Tableau 32. Occurrence relative des reptiles dans le régime alimentaire saisonnier	113
Tableau 33. Comparaison des abondances relatives et des biomasses relatives du régime global	114
Tableau 34. Variations du régime alimentaire global du Loup africain en fonction de la quantité réelle de déchets ingérés	118
Tableau 35. Fréquences relatives et d'occurrence des parasites retrouvés dans les fèces du Loup africain.	119
Tableau 36. Indices de diversité et d'équitabilité des différentes catégories alimentaires composant le régime global du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.....	120
Tableau 37. Indices de diversité des différentes catégories alimentaires composant le régime saisonnier du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.....	121
Tableau 38. Indices d'équitabilité des différentes catégories alimentaires composant le régime saisonnier du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.....	121

Introduction
générale

"L'homme, avec ses ambitions et ses actions, a sculpté les terres comme un artiste impulsif, modifiant les écosystèmes et altérant le rythme naturel des choses. Les canidés, gardiens des équilibres fragiles, observent ces changements avec des yeux empreints de sagesse."

Michael Morpurgo (Le dernier loup)

À l'heure où les bouleversements environnementaux et les activités humaines exercent des pressions inédites sur la biodiversité mondiale, l'étude des écosystèmes et des espèces qui les composent revêt une importance cruciale. La coexistence des activités anthropiques avec la faune est sans aucun doute un aspect central de l'écologie de la conservation pour faire face à l'expansion rapide de la population humaine.

Les Carnivores sont parmi les organismes les plus remarquables sur terre, ils suscitent beaucoup d'intérêt au sein de la communauté scientifique, de par leur réussite spectaculaire à apprivoiser leur environnement. Leur rôle de grands prédateurs peut être observé dans tous les aspects de leur vie, c'est-à-dire l'intelligence, la structure sociale, les déplacements, les méthodes de chasse et de nombreuses perceptions sensorielles. Un intérêt particulier leur est accordé pour leur influence écologique et pour les rôles de régulateurs qu'ils jouent dans les réseaux trophiques (Estes et *al.*, 2011 ; Mech 2012 ; Allen et *al.*, 2013 ; Ripple et *al.*, 2014), d'autant plus qu'ils tendent à avoir les caractéristiques des espèces parapluies (Schonewald-Cox et *al.*, 1991).

Cependant, de nombreuses espèces de carnivores se trouvent naturellement en faible nombre et toute menace supplémentaire, comme la perte et la fragmentation de l'habitat, les maladies et l'hybridation avec les espèces domestiques, les rend encore plus sujettes à l'extinction (Yellapu, 2021). Ils souffrent aujourd'hui du déclin de leur aire de répartition et des réductions de population dues en grande partie aux résultats des conflits humains-carnivores (Hayward et Somers, 2009 ; Allen, 2017). La croissance constante de la population humaine associée à l'augmentation du nombre d'animaux domestiques accompagnant les humains accroît encore davantage le potentiel d'hybridation entre les animaux sauvages et domestiques étroitement apparentés. En revanche, les populations en déclin, une fois isolées et fragmentées, montrent une réduction de la diversité génétique, une perte d'allèles rares et une diminution de la fitness, ce qui peut réduire davantage les opportunités de s'adapter aux changements de l'environnement et accroître les possibilités d'extinction (Yellapu, 2021).

Dans ce contexte, l'émergence d'une espèce cryptique nouvellement reconnue peut offrir une opportunité précieuse d'explorer les intrications complexes entre évolution, génétique des populations et adaptation écologique. Le Loup africain *Canis lupaster* Hemprich et Ehrenberg, 1832, récemment identifié en Afrique (Rueness et *al.*, 2011 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Koepfli et *al.*, 2015 ; Viranta et *al.*, 2017 ; Alvares et *al.*, 2019), et remplaçant taxonomiquement le Chacal doré *Canis aureus* Linné, 1758 – dont la répartition se limite désormais à l'Eurasie –, incarne cette évolution dynamique, offrant une fenêtre unique pour sonder les liens entre sa position systématique, les influences des hybridations sur son évolution et son rôle au sein de l'écosystème en constante transformation.

Le Loup africain occupe une place de prédilection dans le paysage écologique algérien. Occupant le sommet des chaînes trophiques, il joue un rôle primordial dans la régulation des populations d'espèces proies dans les écosystèmes (Khidas, 1989, 1990 ; Amroun, 2005 ; Amroun et *al.*, 2006, 2014). L'Algérie, avec sa diversité d'habitats allant des montagnes aux déserts, offre un contexte unique pour l'évolution de cette espèce. Sa phylogénie, en constante évolution, témoigne de l'importance de poursuivre les recherches pour éclaircir son statut taxonomique précis et pour mieux appréhender ses relations avec d'autres espèces apparentées

(Ferguson, 1981 ; Krystufek et Tvrtkovic, 1990 ; Nassef, 2003 ; Rueness et *al.*, 2011 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Koepfli et *al.*, 2015 ; Viranta et *al.*, 2017 ; Alvares et *al.*, 2019). Dans une dynamique phylogénétique en perpétuel changement, notre compréhension du Loup africain demeure partielle et fragmentaire. Les connaissances actuelles sur son régime trophique, ses interactions écologiques et ses exigences en matière d'habitat sont limitées. Par conséquent, l'étude de sa génétique des populations et de son régime trophique revêt une importance capitale pour combler les lacunes existantes et éclairer les décisions de conservation.

La génétique des populations, une discipline en constante évolution, offre des outils puissants pour comprendre les dynamiques de populations, les flux génétiques et les schémas de dispersion des espèces. Les développements récents ont créé de nouveaux marqueurs génétiques puissants qui peuvent être utilisés pour résoudre des problèmes dans de nombreuses disciplines écologiques (Goldstein et Schlotterer, 1999), se basant sur l'échantillonnage non invasif des populations de la faune (Morin et *al.*, 1994). Les méthodes moléculaires sont régulièrement utilisées depuis environ 60 ans pour résoudre les problèmes de biologie des populations. Les techniques de génétique moléculaire ont le potentiel d'aider à prendre des décisions plus rapides et éclairées en matière de conservation (O'Brien, 1994) et peuvent potentiellement être utilisées pour identifier les parents, les descendants et les proches parents dans un groupe ou une population unique. Les outils moléculaires aident à quantifier la variabilité génétique des populations actuelles et passées, à reconstruire les relations phylogénétiques des taxons qui sont rares ou éteints, à assigner les échantillons d'individus entre eux et aux espèces ou populations, et à identifier les hybrides (Yellapu, 2021). L'hybridation et l'introgession se produisent naturellement chez de nombreuses plantes, insectes, poissons, oiseaux et autres organismes et sont considérées comme un aspect important du changement évolutif (Smith et *al.*, 2003).

Les espèces de grands et moyens carnivores à large distribution ont des structures génétiques cryptiques qui ne peuvent être expliquées par des barrières géographiques évidentes ou des facteurs historiques (Carmichael et *al.*, 2001 ; Dalén et *al.*, 2005). Ils possèdent de vastes domaines vitaux et une nature très mobile, et peuvent se déplacer à travers tous types de terrains et franchir des barrières naturelles ou artificielles, permettant ainsi un flux génétique et réduisant ainsi la différenciation génétique entre les populations. Cependant, des facteurs écologiques et comportementaux tels que la disponibilité de proies et les habitats peuvent limiter la dispersion et isoler les sous-populations voisines. Dans le cas du Loup africain, l'analyse génétique des populations permettra de déterminer la structure génétique de cette espèce, d'évaluer l'impact des barrières géographiques sur les échanges génétiques et de mieux comprendre son histoire évolutive dans la région étudiée.

Parallèlement à l'analyse génétique des populations, l'analyse de l'alimentation est un outil couramment utilisé dans les études d'écologie des carnivores (Carbone et *al.*, 1999 ; Rosalino et *al.*, 2005 ; Klare et *al.*, 2011 ; Morin et *al.*, 2016), pour estimer les ressources qui leur sont nécessaires, prédire les effets des changements d'habitat et des communautés de carnivores (Novaro et *al.*, 2000 ; Phillips et *al.*, 2007 ; Larson et *al.*, 2015), évaluer la compétition interspécifique entre les espèces (Jones et Barmuta, 1998 ; Fedriani et *al.*, 2000) et prédire les conflits potentiels entre l'homme et la faune ainsi que les effets sur les populations de proies (Risbey et *al.*, 1999 ; Bagchi et Mishra, 2006).

Etant donné que l'alimentation est une dimension de niche cruciale, la description de l'écologie alimentaire est essentielle (Krebs, 1989). Elle permettra dans le cas du Loup africain d'aborder l'organisation de sa communauté, le schéma de coexistence des espèces et la structure des niches. En effectuant des analyses coprologiques, il sera possible de dresser un portrait détaillé de la diversité des proies consommées par cette espèce, de quantifier leur importance relative et de suivre les variations saisonnières dans leur régime alimentaire (i.e. voir les travaux de Prugh, 2005 ; Barrientos et Virgós, 2006 ; Bonnaud et *al.*, 2007 ; Zapata et *al.*, 2007 ; Lanszki et *al.*, 2013 ...). Une telle analyse permettra également d'évaluer les interactions prédateur-proie et d'identifier les espèces-clés qui pourraient être affectées par les variations des populations de loups.

Problématique et objectifs de la thèse

L'expansion humaine et la modification des habitats naturels en Afrique ont probablement un impact profond sur les populations de Carnivores, et notamment celles du Loup africain. En Algérie, cette espèce « nouvellement » décrite, qui remplace taxonomiquement le Chacal doré (Koepfli et *al.*, 2015), présente des lacunes importantes de connaissances concernant sa structure génétique, son aire de répartition, ses exigences écologiques et les menaces qui pèsent sur elle. Le choix de ce sujet de thèse a été motivé par la nécessité de comprendre les mécanismes génétiques et écologiques qui influent sur la survie et la viabilité des populations du Loup africain, en particulier dans un contexte de fragmentation et de déclin des habitats naturels. En examinant la structure génétique de leurs populations, ainsi que les facteurs écologiques et comportementaux qui conditionnent leur répartition spatio-temporelle, les objectifs de cette thèse sont triples :

- Tout d'abord, nous cherchons à déterminer, à travers l'analyse de la structure génétique des populations de loups africains dans les aires protégées algériennes, l'existence de différences populationnelles liées à la fragmentation des habitats ou à d'autres paramètres environnementaux ayant influencé l'évolution génétique de l'espèce.
- Deuxièmement, étant donné que les chiens domestiques ont joué un impact considérable dans l'évolution des loups en général, il serait intéressant d'évaluer les interactions entre les loups africains et les chiens domestiques dans les habitats anthropisés adjacents aux aires protégées et déterminer la probabilité d'hybridation entre ces deux espèces.
- Enfin, nous souhaitons étudier les variations spatiales et temporelles du régime alimentaire du Loup africain dans les aires protégées et les zones adjacentes pour comprendre comment il exploite les ressources disponibles, s'adapte aux fluctuations environnementales et à quel point il intègre les déchets anthropiques dans son alimentation.

En combinant ces approches, cette thèse vise à enrichir notre compréhension du Loup africain en Algérie, contribuant ainsi à la conservation de cette espèce nouvellement reconnue et à la préservation de l'équilibre écologique au sein des écosystèmes algériens. Par une

exploration approfondie de sa génétique, de son régime trophique et de son évolution, nous aspirons à démêler les mystères qui entourent cette espèce fascinante et à offrir des perspectives cruciales pour l'avenir de la biodiversité en Algérie.

Pour répondre à ces problématiques, la thèse est structurée en trois parties :

- La première partie comprend une présentation détaillée des régions d'étude, en l'occurrence les parcs nationaux de Tlemcen et d'El Kala et la réserve de chasse de Tlemcen, situées à l'opposé l'une de l'autre aux extrêmes nord-est et nord-ouest de l'Algérie, ainsi qu'une synthèse des données génétiques, biologiques et écologiques pertinentes issues de la littérature sur le modèle biologique ;
- La deuxième partie est consacrée à la génétique des populations de loups africains, incluant la méthodologie de recherche, y compris la collecte d'échantillons, les techniques d'analyse génétique et de structure des populations, suivis des résultats de l'analyse génétique, mettant en évidence la structure des populations de loups africains, l'impact de l'hybridation avec les chiens domestiques et les niveaux de diversité génétique.
- Une troisième partie est consacrée à l'étude du régime alimentaire du Loup africain, réalisée sur deux ans dans les régions de Tlemcen et d'El Kala, avec une analyse des variations régionales et saisonnières. Une discussion des tendances générales du régime alimentaire du loup africain, en mettant en évidence les implications écologiques et les impacts potentiels des interactions anthropiques, est apportée.
- Une discussion générale est présentée pour renforcer le lien entre les deux principales parties des résultats, avec un récapitulatif des résultats et contributions de la thèse à la compréhension de la génétique des populations de loups africains et de leur régime alimentaire dans un contexte de changements anthropiques croissants des habitats, soulignant l'urgence de mettre en place des mesures de conservation adéquates et efficaces de l'espèce.

Partie première :

Régions d'étude et modèle biologique

"La nature est un temple où de vivants piliers
Laissent parfois sortir de confuses paroles ;
L'homme y passe à travers des forêts de symboles
Qui l'observent avec des regards familiers."

Charles Baudelaire (*Les Fleurs du Mal*)

Chapitre 1 : Régions d'étude

Introduction

La présente étude est réalisée dans deux localités du Nord de l'Algérie. La première région est Tlemcen, située à l'extrême Nord-ouest, et la deuxième celle d'El Kala, sise à l'extrême Nord-est. Le premier site est une continuité écologique couvrant les territoires du parc national de Tlemcen ainsi que celui de la réserve de chasse de Tlemcen (Moutas). Elle comprend une partie des monts de Tlemcen, des formations forestières pures ou mixtes, ainsi que des plaines et des vergers. La région d'El Kala est prospectée en suivant les principales unités écologiques, à savoir le milieu forestier, le cordon dunaire, les ripisylves et les milieux ouverts.

Le choix des sites d'étude a été motivé à la fois par leurs caractéristiques écologiques contrastées et leur éloignement l'un de l'autre, mais aussi par la possibilité d'y mener des investigations de terrain en toute sécurité.

A cet effet, nous décrivons séparément le parc national de Tlemcen, la réserve de chasse de Moutas, ainsi que le parc national d'El Kala.

I. Parc national de Tlemcen

1. Situation géographique

Le Parc National de Tlemcen (PNT) est un parc de montagne situé à l'extrême Nord-Ouest de l'Algérie, dans la wilaya de Tlemcen (Fig. 1). Il est situé sur la partie Nord des monts de Tlemcen avec des altitudes oscillant entre 670 m à l'Ourit et 1480m à Djebel Koudia, tandis qu'il englobe sur sa partie Ouest une partie de la plaine de Terny (Anonyme, 2010 ; Benaïssa et Benabdeli, 2019).

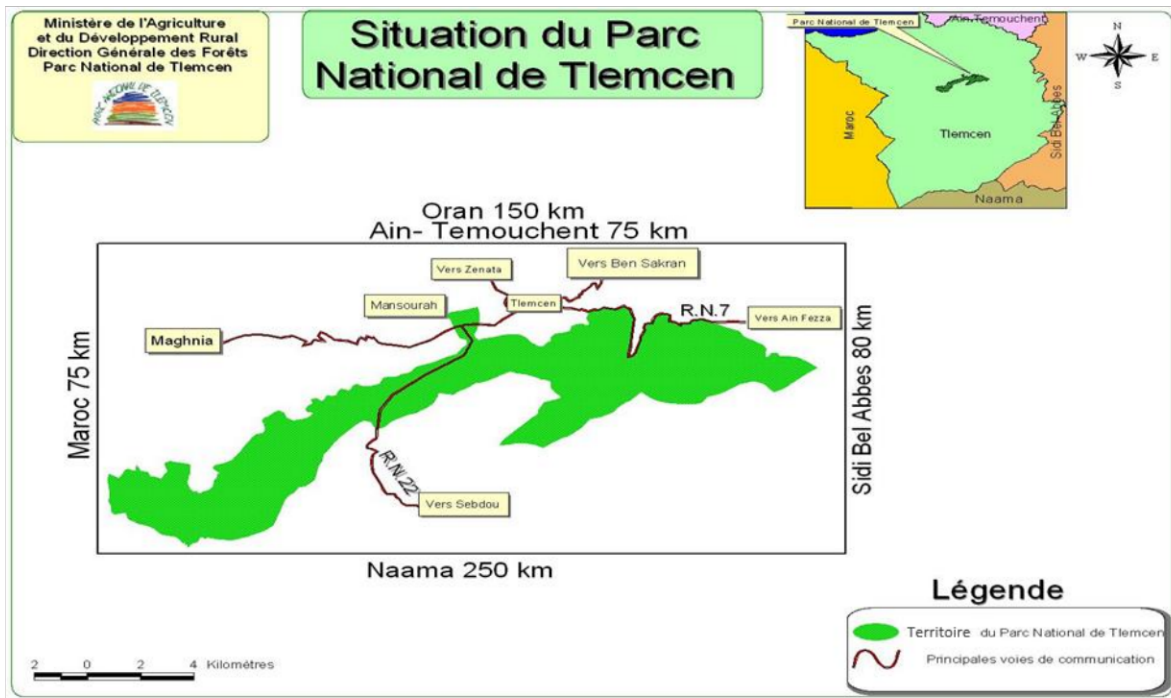
Ses coordonnées Lambert se présentent comme suit (Bencherif, 2012) :

- Nord : $x = 137,4$ $y = 183,7$
- Sud : $x = 120,9$ $y = 172,5$
- Ouest : $x = 118,2$ $y = 174$
- Est : $x = 144,2$ $y = 180,7$.

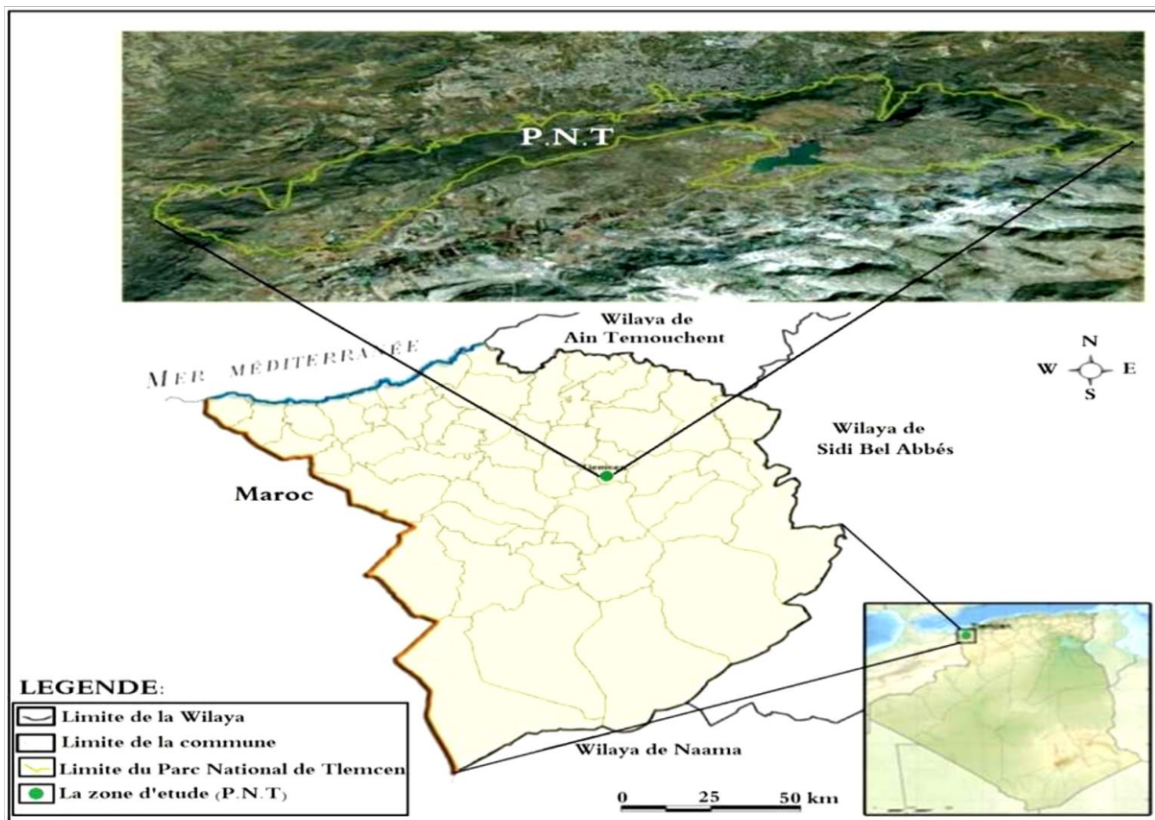
Il s'agit du territoire compris entre les limites naturelles suivantes (Boumaza, 2012) :

- A l'Est par le Talweg qui sépare Djebel Dokara de Djebel Bou-Arb ;
- A l'Ouest par la chaîne montagneuse de Zarifet et Hafir ;
- Au Nord, il s'étend du site historique de Mansourah au site naturel des grottes de Beni Add en longeant Béni-Boublène, la Falaise de Lalla Setti puis Sidi Boumediene, les cascades jusqu'à Aïn Fezza.
- Au Sud par la chaîne montagneuse de Djebels Dahr et Berhal.

Quant aux limites administratives, le PNT s'étend sur une superficie de 8225 ha, couvrant partiellement le territoire de 7 communes : Terny (3200 ha), Sabra (1682 ha), Aïn Fezza (1535 ha), Tlemcen (731 ha), Mansourah (546 ha), Aïn Ghoraba (342 ha) et Beni Mester (189 ha).



A



B

Figure 1. Situation géographique et administrative du parc national de Tlemcen (figs. A et B) (A : Sekkoum et Maachou, 2018 ; à partir des données de la DGF B : Anonyme, 2010).

2. Cadre juridique et zoning

Le parc national de Tlemcen est un établissement public à caractère administratif doté de la personnalité morale et de l'autonomie financière. Créé par décret exécutif n° 93-117 du 12 mai 1993, il est géré conformément aux dispositions des lois n° 84-12 du 23.06.1984 portant régime général des forêts et n° 03-10 du 19.07.2003 relative à la protection de l'environnement dans le cadre du développement durable. Le décret n° 83-458 du 23.07.1983 fixe le statut type des parcs nationaux et l'arrêté ministériel n° 358/SPM/DPPF/88 définit le zoning et les conditions d'intervention dans le parc (Sekkoum et Maachou, 2018).

Selon le plan de gestion établi par la direction du PNT (2006 – 2010), le zoning de celui-ci est déterminé comme suit :

- la réserve intégrale avec 2072,19 ha, soit 25% de l'aire du parc, correspondant à la zénaie pure de la forêt de Hafir à *Quercus suber* subsp. *tlemceniensis* et une partie de la région d'El Ourit au microclimat humide ;
- la zone primitive ou sauvage avec 2049,09 ha, soit 24,5%, incluant les régions de Zarifet, Terny, Tlemcen et Ain Fezza ;
- la zone à faible croissance avec 766,4 ha, soit 09,3%, située dans les régions de Tlemcen, Mansourah et la partie centrale de Ain Fezza ;
- la zone tampon avec 1350,31 ha, soit 16,5%, à la périphérie de Zarifet, Terny et Ain Fezza ;
- la zone périphérique avec 1987,05 ha, soit 24,7%, correspondant aux zones limitrophes du parc.

3. Climat et bioclimats

C'est un fait bien établi que le nord de l'Algérie fait partie du macroclimat méditerranéen puisque son climat est partout caractérisé par l'existence d'une période de sécheresse et de chaleur axée sur l'été.

La région de l'Ouest algérien se caractérise par de faibles précipitations avec une grande variabilité inter mensuelle et interannuelle. Le climat de la région de Tlemcen est de type méditerranéen influencé par une sécheresse estivale marquée et une période hivernale pluvieuse (Bouazza et Benabadji, 2010).

C'est essentiellement en fonction des précipitations, des températures et de la période sèche, critères déterminants dans l'individualisation des structures de végétation (Quézel, 1976) que le climat est découpé en tranches ou niveaux bioclimatiques (Quézel, 1979). Pour être significatifs, ces critères ombriques et thermiques sont représentés et corrélés sur des climagrammes dont celui d'Emberger est le plus classique et le plus utilisé en région méditerranéenne (Le Houerou et al., 1979 ; Achhal et al., 1980 ; Floret et Pontanier, 1984 ; in Laribi, 2016).

Ainsi donc, et afin de caractériser le bioclimat de la zone d'étude, nous aborderons la caractérisation de son climat par une analyse sommaire de ces deux facteurs prépondérants : températures et précipitations.

Les données utilisées ici (Tab. 1) sont fournies par l'Office National de Météorologie (ONM), pour la station météorologique de Safsaf, située à 599 m d'altitude et en zone périphérique du PNT. Elles s'étalent sur une période de 10 ans, soit de 2006 à 2015.

Tableau 1. Données climatiques interannuelles des températures et précipitations pour la région de Tlemcen, 2006 – 2015.

2006 - 2015	Statistiques	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Jul	Aou	Sep	Oct	Nov	Dec
Températures (°C)	Maxima	14,6	15,0	18,4	20,8	25,2	29,9	34,6	34,9	29,1	25,6	19,1	15,9
	Minima	5,8	5,6	7,4	10,0	12,5	15,4	19,2	19,9	17,0	14,2	9,7	6,3
	Moyenne	10,1	10,3	12,8	15,5	18,7	22,7	26,9	27,6	23,0	19,9	14,4	11,0
Précipitations (mm)	Maxima	193,2	109,50	107,2	136,6	77,1	30,7	9,1	13,5	79,2	98,3	166,8	166,5
	Minima	23,7	13,70	19,2	8,4	12,7	0,0	0,0	0,0	5,6	0,0	6,3	0,0
	Moyenne	76,1	65,25	48,3	55,1	38,7	7,8	2,0	3,1	30,3	46,0	69,9	64,1

Il ressort de ces données que :

- la température maximale est enregistrée en août, avec 34.9 °C ;
- la température minimale est notée en février, avec 5.6 °C ;
- les précipitations moyennes maximales sont enregistrées en janvier avec 76.1 mm ;
- les précipitations moyennes minimales sont enregistrées en juillet avec 2.0 mm.

Afin de désigner l'étendue de la saison sèche, nous recourons au diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen. Il est établi en compilant les données de températures et de précipitations (Fig. 2).

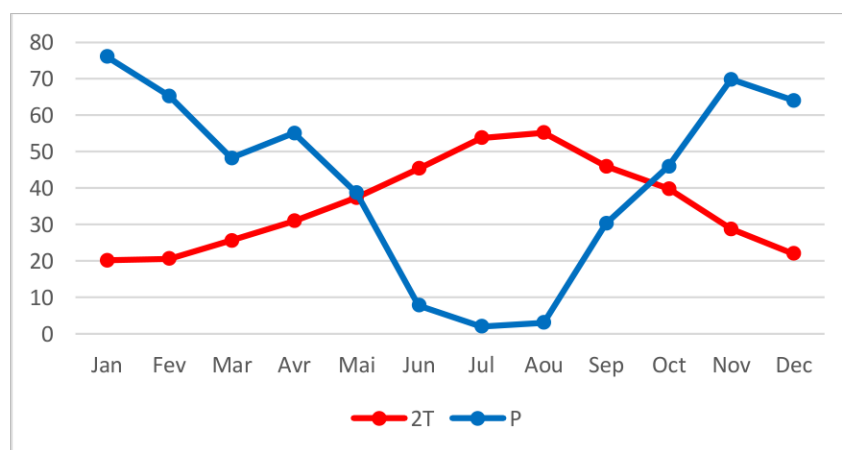


Figure 2. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen, station Safsaf, de 2006 à 2015.

Nous constatons à travers ce diagramme que la saison sèche est relativement longue et s'étale sur environ 5 mois, soit du début mai à mi-septembre.

Par ailleurs, pour une approche bioclimatique de la région d'étude, nous retenons le système d'Emberger (1971), conçu spécialement pour la région méditerranéenne. Ce système est basé sur le principe que les précipitations annuelles (P) sont le moyen le plus simple pour caractériser la sécheresse et que l'étagement végétal se déroule entre deux pôles thermiques : moyennes des maxima du mois le plus chaud (M) et moyenne des minima du mois le plus froid (m). La combinaison de ces deux éléments aboutit au quotient pluviométrique d'Emberger :

$$Q_2 = 2000 P/M^2 - m^2$$

Avec : P (mm) ; M et m (°C)

D'une manière générale, ce quotient exprime la sécheresse (ou l'humidité) du climat. Il est d'autant plus grand que ce dernier est humide. Mais, comme la valeur brute de ce quotient ne peut à elle seule nuancer la valeur bioclimatique de chaque station, son auteur introduit le froid hivernal comme facteur différentiel (Daget, 1977 ; M'Hirit, 1982 ; *in* Laribi, 2016). Ainsi, le bioclimat est explicité par la simple projection des deux valeurs Q_2 et m sur le climagramme d'Emberger (Fig. 3).

Ainsi donc, pour un $Q_2 = 71.2$ et un $m = 5.6$, la station se situe à califourchon entre les bioclimats subhumide et semi-aride, avec un hiver tempéré.

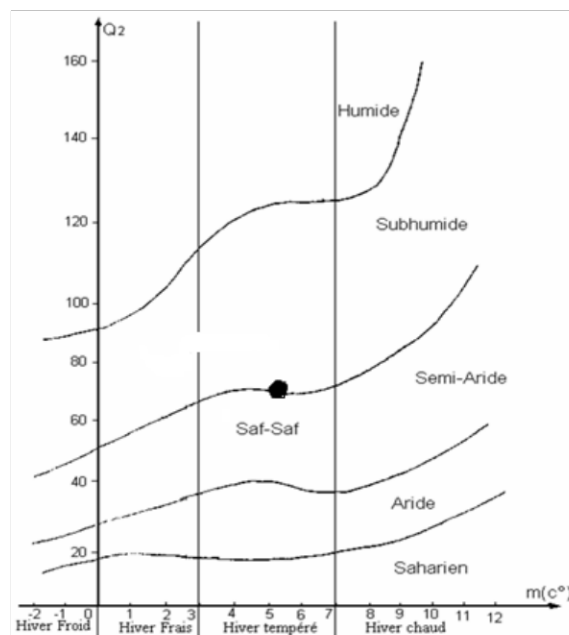


Figure 3. Position de la région d'étude sur le climagramme d'Emberger

4. Géologie et géomorphologie

La direction du parc national (Anonyme, 2010) rapporte que le territoire du Parc National de Tlemcen est constitué d'une série de couches sédimentaires dont l'évolution verticale va du Jurassique supérieur au quaternaire, et montre deux grandes séries lithostratigraphiques distinctes :

- Les assises sédimentaires anciennes attribuées au Jurassique supérieur et au Crétacé inférieur, principalement formées de carbonates (grès, marnes, dolomies et calcaires) ;
- Les séries récentes datant du Miocène inférieur au quaternaire, formés par des assises de poudingues, de travertins et d'alluvions anciens et récents occupant les fonds des oueds par des limons parfois argileux.

Le territoire du PNT présente un profil montagneux avec plusieurs massifs aux altitudes variant entre 1113 m (Djebel Dokara) et 1418 m (Djebel Koudia), des lignes de crêtes aiguës, parfois plus atténuées et arrondies, entrecoupées par des vallées et des plateaux (Lalla-Setti, Meffrouche, Ain-Fezza). Il présente ainsi un relief plus ou moins accidenté, avec des pentes variables.

Par ailleurs, les expositions les plus dominantes sont le Nord-ouest et le Sud-est, ceci s'explique par l'orientation de la majorité des monts de Tlemcen qui s'étendent de l'Ouest vers l'Est.

5. Pédologie

Les données recueillies sur l'étude de la pédologie des monts de Tlemcen nous fournissent une description des principaux types de sols du territoire du PNT. Elles nous permettent ainsi de comprendre la répartition des formations végétales au sein du PNT.

D'après l'esquisse pédologique de Gaouar (1998 ; *in* Anonyme, 2010), les types de sols rencontrés dans le territoire du Parc National de Tlemcen sont :

- Sol fersiallitique rouge, caractérisant les formations de chêne vert, de pin d'Alep avec un sous-bois relativement dense (Zarifet, Ain Fezza, Eubbad, Meffrouche).
- Sol brun fersiallitique, plus humide et plus poreux que le précédent (Zarifet et Hafir).
- Sol fersiallitique brun type terra-fusca, composé d'argiles formées sous l'influence d'un climat plus humide et moins chaud (barrage de Meffrouche).
- Sol brun calcaire sur travertin, apparenté aux sols brunifiés par sa morphologie (canton d'El Ourit).
- Sol brun calcaire en alternance avec des travertins en place, ayant les mêmes caractéristiques que le précédent seulement il est moins profond (forêt d'Ifri).
- Sol fersiallitique rouge à caractère vertique, riche en argiles gonflantes et possède une très bonne teneur en eau (Mansourah, Lala Setti).
- Sol fersiallitique rouge et mosaïque dolomie/sol, souvent peu profond avec affleurement occasionnel de roche dolomitique, et par conséquent un tapis végétal très hétérogène (tranche Est du parc).

6. Hydrologie et hydrographie

Le plan de gestion du PNT (2006-2009) fait état d'un réseau hydrographique relativement dense, principalement composé de :

- neuf (09) oueds à régime irrégulier et à faible débit, dont les plus importants sont oued Nachef et oued Meffrouche, qui alimentent le barrage de Meffrouche ;

- environ 37 sources dont le débit varie entre 0.15 l/s et 8 l/s, alimentant la quasi-totalité du réseau hydrographique.

7. Diversité floristique

Le PNT recèle une diversité d'habitats englobant forêts, matorrals, terrains ouverts et falaises, chacun abritant une flore spécifique totalisant un nombre de 917 espèces végétales dont 22 protégées, 31 endémiques, 38 rares, 27 très rares et 90 plantes médicinales (Anonyme, 2010).

Notre échantillonnage a principalement porté sur les forêts domaniales de Hafir et Zariffet, constituant un massif boisé continu que des considérations d'ordre administratif ont fait diviser en deux unités de gestion distinctes.

Avec une altitude moyenne de 1100 m, la forêt de Hafir couvre une superficie de 1653 ha et se prolonge vers l'Est par la forêt de Zariffet avec 931 ha. Les différences d'expositions et surtout de sol expliquent la présence dans ces forêts de trois essences importantes dont : le chêne vert *Quercus rotundifolia*, le chêne liège *Q. suber* et le chêne zeen *Q. faginea ssp tlemceniensis* (sous-espèce endémique de l'Oranie), accompagnées par des cortèges floristiques caractéristiques.

La suberaie de Hafir est caractérisée par un sous-bois composé essentiellement d'espèces caractéristiques du groupement de la chênaie mixte, telles que : la bruyère arborescente *Erica arborea*, l'arbusier *Arbutus unedo*, le viorne tin *Viburnum tinus*, le ciste *Cistus salvifolius*, la lavande *Lavandula stoechas*, le diss *Ampelodesmos mauritanicus*, le genévrier oxycèdre *Juniperus oxycedrus ssp rufescens* et le genêt *Genista tricuspidata*.

Les versants ensoleillés (Zariffet) sont caractérisés par la prédominance d'une suberaie à *Erica arborea* (bruyère arborescente), *Genista tricuspidata* (genêt), *Lavandula stoechas* (lavande), *Ampelodesmos mauritanicus* (diss), *Phillyrea angustifolia* (filaire), *Cistus salviifolius* (ciste à feuilles de sauge), *Daphne gnidium* (garou), *Asparagus acutifolius* (asperge), *Arbutus unedo* (arbusier), *Asphodelus microcarpus* (asphodèle), *Cytisus triflorus* (cytise à trois feuilles).

Le groupement à chêne vert est rencontré en exposition sud avec des conditions édapho-climatiques spécifiques marquées, d'une part par un sol superficiel et un affleurement rocheux très apparent et d'autre part par une semi-aridité de son bioclimat. Le lentisque *Pistacia lentiscus*, l'oxycèdre *Juniperus oxycedrus ssp rufescens*, l'oléastre *Olea europea*, le caroubier *Ceratonia siliqua* et le palmier nain *Chamaerops humilis ssp. argentea* sont les principales espèces que l'on y rencontre.

Par ailleurs, la yeuseraie présente des formes très dégradées formant des garrigues. Celles-ci sont caractérisées par la présence de palmier nain *Chamaerops humilis*, de genêt *Calicotome spinosa*, et d'asphodèle *Asphodelus microcarpus*.

La zeenaie est présente dans les cuvettes humides avec une strate arborescente de densité élevée et d'un sous-bois peu développé avec néanmoins la présence de fragon *Ruscus aculeatus*, viorne tin *Viburnum tinus*, asperge *Asparagus acutifolius*, cytise à trois feuilles *Cytisus triflorus* et ciste à feuille de sauge *Cistus salviifolius*.

8. Diversité faunistique

Le patrimoine faunistique inventorié au sein du PNT s'élève à 206 espèces, incluant 20 vertébrés terrestres et insectes, dont 61 sont protégées (Anonyme, 2010).

L'inventaire des mammifères s'élève à 20 espèces, dont 12 protégées. On compte parmi elles le Loup africain, le chat forestier *Felis silvestris*, le porc-épic *Hystrix cristata*, ainsi que des populations relictuelles d'hyène rayée *Hyaena hyaena* (Benameur-Hasnaoui et al., 2019). D'autres espèces s'étant échappées de la réserve de chasse de Moutas (Tlemcen), ont pu s'établir dans le territoire du parc et sont souvent observées par les riverains et les chasseurs. Il s'agit du cerf daim *Dama dama*, de la gazelle de Cuvier *Gazella cuvieri* et du mouflon à manchettes *Ammotragus lervia*.

Par ailleurs, les espèces gibier les plus abondantes sont le sanglier *Sus scrofa*, le lièvre *Lepus capensis* et le lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus*.

A cela s'ajoute une liste de 125 espèces d'oiseaux dont 43 protégées, 20 espèces de reptiles dont 4 protégées, 8 espèces de batraciens et 33 espèces d'insectes dont 2 protégées (Anonyme, 2010).

L'avifaune compte au minimum 21 espèces de rapaces. Elle comprend des éléments remarquables par leur rareté relative à l'échelle régionale (aigle royal et de Bonelli *Aquila chrysaetos* et *A. fasciata*), leur abondance particulière dans le parc (aigle botté *Hieraaetus pennatus*), et enfin leur présence à l'extrémité occidentale de la chaîne tellienne où certaines espèces n'y sont pas signalées (Anonyme, 2010).

Par ailleurs, les autres groupes faunistiques, tels que les invertébrés, les reptiles, les batraciens et les mollusques, restent peu ou pas connus au sein du PNT, se limitant aux quelques données éparses recueillies dans le cadre de travaux de recherche, ou par les témoignages de riverains, de bergers ou de chasseurs.

9. Perturbations

Le parc national qui occupe une superficie de 8225 ha abrite une population de l'ordre de 9.728 habitants d'où une densité de 1,18 hab/ha. Les écosystèmes naturels du PNT subissent plusieurs facteurs de menace. Les contraintes naturelles liées à la rigueur du climat et du relief sont conjuguées à un panel de contraintes anthropiques qui ne fait qu'accentuer la dégradation des milieux. Parmi tous ces facteurs de perturbations, nous citons :

9.1. Agriculture

Il est à noter que la surface agricole utile notée au sein du parc s'étend sur 2934 ha, soit 60% de la surface totale de l'aire protégée. Le relief du PNT conditionne les pratiques agricoles à un système de culture extensive principalement inféodée aux milieux montagneux. Les activités agricoles principales se rapportent à l'arboriculture de montagne, la céréaliculture, les élevages ovins et bovins, l'apiculture et l'aviciculture traditionnelle. Ces pratiques sont encouragées par des programmes d'écodéveloppement rural initiés par le parc en faveur de la communauté rurale. Des milliers d'arbres fruitiers et de ruches leur sont octroyées dans l'optique de la création d'emplois temporaires et permanents (Boumaza, 2012). Par ailleurs, ces pratiques accentuent le problème de défrichement des milieux forestiers, menaçant ainsi leur intégrité.

9.2. Incendies

Les incendies représentent un problème majeur qui met en péril chaque année de grandes étendues forestières, réduisant ainsi leur richesse et leur pouvoir de régénération. Le risque d'incendie a été évalué dans une étude menée au sein du parc, et révèle que 31% de la surface totale de l'aire protégée représente un risque d'incendie modéré à élevé, fait exacerbé par des températures estivales dépassant très souvent les 35°C en juillet et août.

Les forêts de Zarifet et de Hafir sont particulièrement vulnérables aux incendies, en raison d'une part de leur composition floristique et d'autre part de leur fréquentation massive et anarchique.

9.3. Surpâturage

Le surpâturage accentue davantage la dégradation de la végétation. Le parc national de Tlemcen est soumis à une pression riveraine quasi-permanente (Bencherif, 2012).

Benaïssa et Benabdeli (2019) rapportent que le surpâturage représente un danger permanent pour les formations forestières. Ils soulignent que plus de 75% de ces dernières servent de terrain de parcours pour le cheptel et ce, durant 9 mois de l'année. La production fourragère offerte par les différentes formations du parc national (forêts, matorral et garrigue, jachère et terrains nus) est estimée à 977.600 UF/an alors que les besoins moyens sont de l'ordre de 1.653.600 UF/an. Le déficit estimé à 676.000 UF/an a pour conséquences une surexploitation des possibilités offertes et une éradication des espèces palatables.

La surcharge pastorale induit une dynamique régressive de la végétation, justifiant l'importance des formations basses. Benabdeli (1996, 2009 ; in Benaïssa et Benabdeli, 2019) en cite quelques conséquences :

- une érosion de la diversité végétale se traduisant par une réduction quantitative et qualitative puisque 40% des espèces recensées sont broutées ;
- la consommation quasi-permanente et continue sans aucun contrôle provoque une réduction des espèces palatables (graminées, labiées et légumineuses) telles que : *Artimisia inculta*, *Dactylis glomerata*, *Plantago lagopus*, *Lathyrus sp*, *Brachypodium distachyum*, *Medicago sp*, *Hordeum murinum* ...
- les plantes annuelles broutées régulièrement n'arrivent pas à se régénérer ne pouvant assurer leur cycle végétatif ont tendance à disparaître, comme *Teucrium fruticans*, *Ammoides verticillata*, *Lavandula multifida*, *Thymus ciliatus subsp coloratus* ...etc. Tandis que les espèces négligées prolifèrent d'une manière intense et colonisent l'espace, il s'agit essentiellement de *Calycotome spinosa*, *Chamaerops humilis*, *Ulex bovinii*, *Urginea maritima*, *Atractylis humilis*, *Carthamus coeruleus*, *Centaurea involucrata*, etc.

9.4. Pollutions

Les sources de pollution sont nombreuses au sein du parc. Elles émanent principalement de la prolifération des décharges sauvages, notamment en lisière des forêts, allant de pair avec la fréquentation accrue et anarchique des sites.

Le parc national de Tlemcen recèle un patrimoine touristique et culturel important, étant à l'origine d'une forte fréquentation des milieux naturels. Ce flux touristique non contrôlé engendre des dégâts non négligeables, tels que le piétinement, la pollution par les déchets alimentaires, le braconnage de la faune sauvage (rapaces, chardonnerets), la cueillette anarchique de baies sauvages et de plantes médicinales, etc.

II. Réserve de chasse de Tlemcen (Moutas)

1. Situation géographique

La réserve de chasse de Tlemcen (RCT) (Fig. 5) se situe dans la partie Nord-Ouest de l'Algérie, dans la forêt domaniale de Hafir, à environ 26 km du Sud-Ouest du chef-lieu de la Wilaya de Tlemcen, à 46 km à vol d'oiseau de la mer et à environ 15 km du parc national de Tlemcen. Elle s'étend sur une superficie de 2156 ha et occupe la zone la plus élevée et la plus boisée des Monts de Tlemcen, avec une altitude moyenne de 1145 m, Ras Torriche étant le point culminant de la zone (1303 m d'altitude) (RCT, 2017).

La RCT est comprise entre une latitude de 34°43'45,27'' N à 34°47'28,22'' N et une longitude de -1°26'32,55'' E à -1°30'21,62'' E (Eddine, 2017).

Elle présente pour limites naturelles :

- Au Nord : les terres agricoles de la vallée de Sidi Ouriache.
- Au Sud : les parties de crêtes et les versants Sud de djebel Ras Moutas jusqu'aux terres labourables d'El Menakher
- A l'Ouest : Djorf-E1-Abiod, les versants Est de Djebel Boumedrere jusqu'aux pieds du versant ouest de Djorf-El Guelâa.
- A l'Est : le sommet de Ain-Djadj.

Sur le plan administratif, la RCT s'étend sur 4 communes (Fig. 4), avec des surfaces réparties comme suit :

- 1725.92 ha (80.05%) sur la commune de Bouhlou,
- 281.7 ha (13.07%) sur la commune de Sabra,
- 129.5 ha (5.64%) sur la commune de Ain Ghoraba,
- 27 ha (1.25%) sur la commune de Beni Bahdel.

2. Situation juridique

La réserve de chasse de Tlemcen compte parmi les quatre réserves d'Algérie, ayant pour but la conservation, la protection et le développement du patrimoine naturel notamment faunistique. Elle a été créée par décret n° 126/83 du 12/02/1983, dans le cadre de la politique nationale en matière de protection de l'environnement et de développement durable (RCT, 2017).

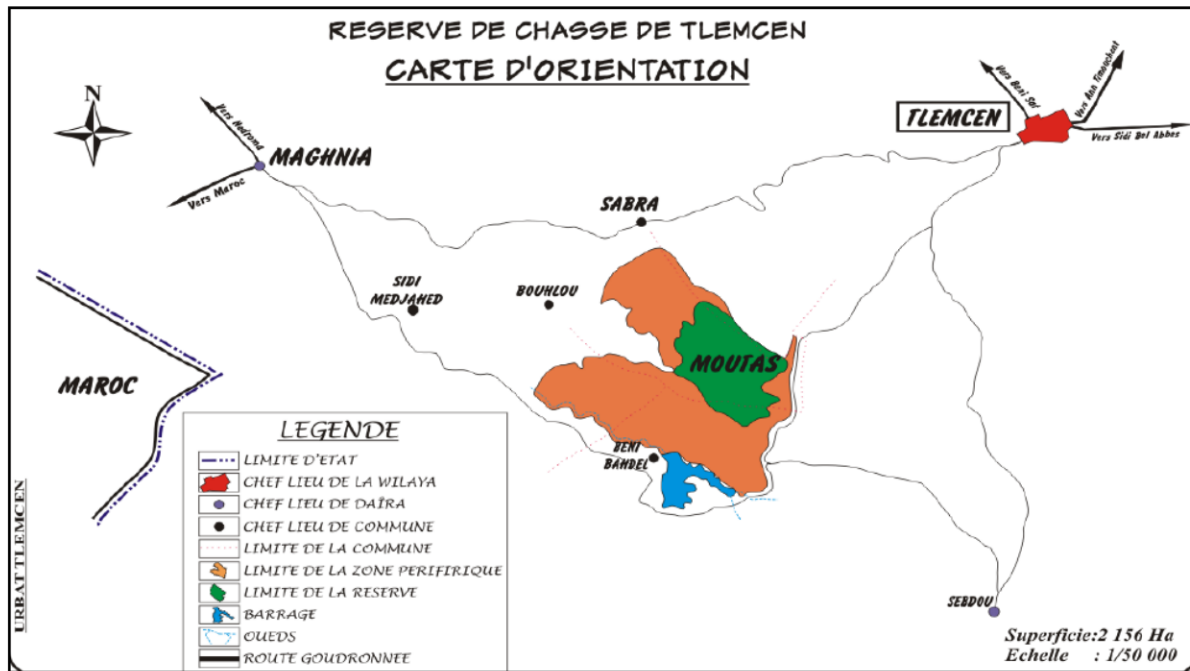


Figure 4. Situation géographique de la réserve de chasse de Tlemcen. (Source : direction de la R.C.T, modifiée par Meghraoui, 2013).



Figure 5. Vue générale sur la réserve de Moutas (Originale, 2016)

Le périmètre de la réserve, long de 25 km, présente plusieurs ouvertures sur l'extérieur, permettant ainsi aux populations animales de se mouvoir à leur guise, alors que l'accès au public est strictement interdit, seuls les chercheurs et autre personnel agréé peuvent y accéder. La pratique de la chasse dans la réserve et dans toute sa périphérie y est également prohibée, seule une chasse sélective et soumise à conditions peut y être pratiquée. Plusieurs installations ont été mises en place, telles que des abreuvoirs, qui sont systématiquement contrôlés et alimentés par le personnel de la réserve, mais également des miradors qui permettent un meilleur suivi de la

faune, ainsi que des cultures fourragères (blé dur et tendre, avoine) qui servent à nourrir la faune.

3. Géologie et géomorphologie

De nombreuses études géologiques menées sur les monts de Tlemcen (Boudy, 1948 ; Clair, 1973 ; Benest, 1985 ; Anonyme, 1988 ; *in* Eddine, 2017), nous permettent d'avoir un aperçu sur la géologie de la RCT.

Les formations géologiques caractérisant la réserve datent du Jurassique supérieur et Crétacé inférieur, principalement formées de carbonates, par des assises sédimentaires, et représentent l'affleurement le plus répandu dans les monts de Tlemcen (Benest, 1985).

Selon les cartes géographiques fournies par la direction de la RCT (RCT, 2017), le territoire de la réserve est composé de trois principales formations géologiques :

- Les dolomies de Tlemcen, dominant presque la totalité de la superficie de la réserve (1481 ha), ce sont des dolomies cristallines grises, avec de nombreuses cavités remplies de calcite. Elles affleurent autour de Aïn Fezza, dans la forêt de Zarifet, dans les djebels Teffatisset, Aïn El Hout et sur le plateau de Terny.
- Les grès de Boumediene, couvrant une superficie de 84 ha et se situant à l'extrême sud de la réserve (Ain Djedi et Saf-El-Ali). Il s'agit d'un ensemble à dominance gréseuse, avec des passées argileuses le plus souvent masquées par des éboulis ou de la végétation. Ces grès à ciment calcaire, se présentent en bancs assez durs, dont les épaisseurs sont variables pouvant atteindre 500m. Les grès de Boumediene sont particulièrement développés dans les forêts de Zarifet et de Hafir...
- L'ensemble des formations du Quaternaire, occupant une superficie de 629 ha, sont représentées essentiellement par des terrains agricoles, notamment les plaines de Moutas, Mnakher et Boumedrere.

Quant au relief de la réserve de chasse, il est de type montagneux, comprenant des crêtes et des sommets rocheux, divisés par des ravins aplatis et des abîmes profonds, les limites du territoire sont clôturées par des pentes allant de 12 à 25%. Dans la zone périphérique, la partie sud-ouest en particulier, prédominent les versants abrupts (pente supérieure à 25%), pour la plupart d'exposition sud-ouest. Dans cette partie, les ravins sont plus étroits et plus profonds et les pentes sont plus importantes (Babali, 2014).

4. Pédologie

Selon Duchauffour (1977), la majorité des sols des régions méditerranéennes est caractérisée par des sols dits «fersiallitiques». La perméabilité de la roche-mère, liée à la présence d'un humus acide a favorisé le développement de sols dans lesquels le phénomène de lessivage s'accroît.

D'après Bricheteaux (1954), la RCT est caractérisée par deux grands types de sols : les sols rouges méditerranéens et les sols lessivés et podzoliques. Ils sont moyennement à peu profonds (30 à 50 cm et 50 à 80 cm) sur la majeure partie de la réserve, avec néanmoins une partie de sols très profonds (80 à 120 cm) se trouvant dans les dépressions du réseau

hydrographique. Au niveau des parties de crête, les sols sont peu profonds (0 à 30 cm) et par endroits la roche-mère affleure (sols à texture argilo-sableuse à sablo-argileuse).

D'une façon générale les types de sols existant dans la réserve sont représentés dans le tableau 2.

Tableau 2. Superficie de différents types de sol dans la réserve de Moutas (RCT, 2017)

Type de sol	Superficie (ha)
Sol brun-rouge fersiallitique	1341
Sol brun calcaire	13
Sol rouge fersiallitique à Moder	79
Ranker à Moder	265
Sol brun-rouge colluvial	143
Ranker sur grés	299
Lithosol sur calcaire	9
Sol brun-rouge à caractère vertique	7

5. Hydrologie et hydrographie

Le réseau hydrographique de la RCT est peu développé et les sources superficielles sont quasiment inexistantes, car les conditions géologiques locales permettent aux eaux de pluie de s'infiltrer et de faciliter leur écoulement souterrain. Les principales sources d'approvisionnement en eau proviennent de ce fait de sources et de forages.

D'après les données recueillies auprès des techniciens de la réserve, de nos observations personnelles et de références bibliographiques (Babali, 2014 ; Eddine, 2017), le réseau hydrographique de la réserve comprend :

- un talweg drainant la plaine de Moutas d'Est en Ouest, dont l'écoulement est conditionné par l'abondance de la pluviométrie ;
- 5 sources d'eau permanentes, au débit ne dépassant pas les 0.5 l/s, à savoir Ain Djedi 1 et 2, Ain Bhour et Ain Boumedrere 1 et 2 ;
- 2 retenues collinaires, l'une à l'extrémité Nord de la plaine de Moutas et l'autre au niveau de la zone dite Boumedrère ;
- 2 forages à la partie centrale de la plaine de Moutas, le premier, F1, d'un débit de 100 m³/j, et le deuxième, F2, d'un débit plus important de 400 m³/j. Ils sont destinés à l'AEP des bâtiments d'exploitation, l'irrigation des cultures, l'approvisionnement des bassins d'abreuvement, le remplissage des retenues collinaires et au dispositif anti incendies ;
- 17 bassins d'abreuvement de la faune captive et sauvage, d'une capacité de 9 m³, répartis sur tout le territoire de la réserve, et un bassin d'une capacité de 30 m³ destiné à la lutte contre les feux de forêts et à l'abreuvement de la faune.

L'ensemble de ces points d'eau est consigné sur la carte ci-après.

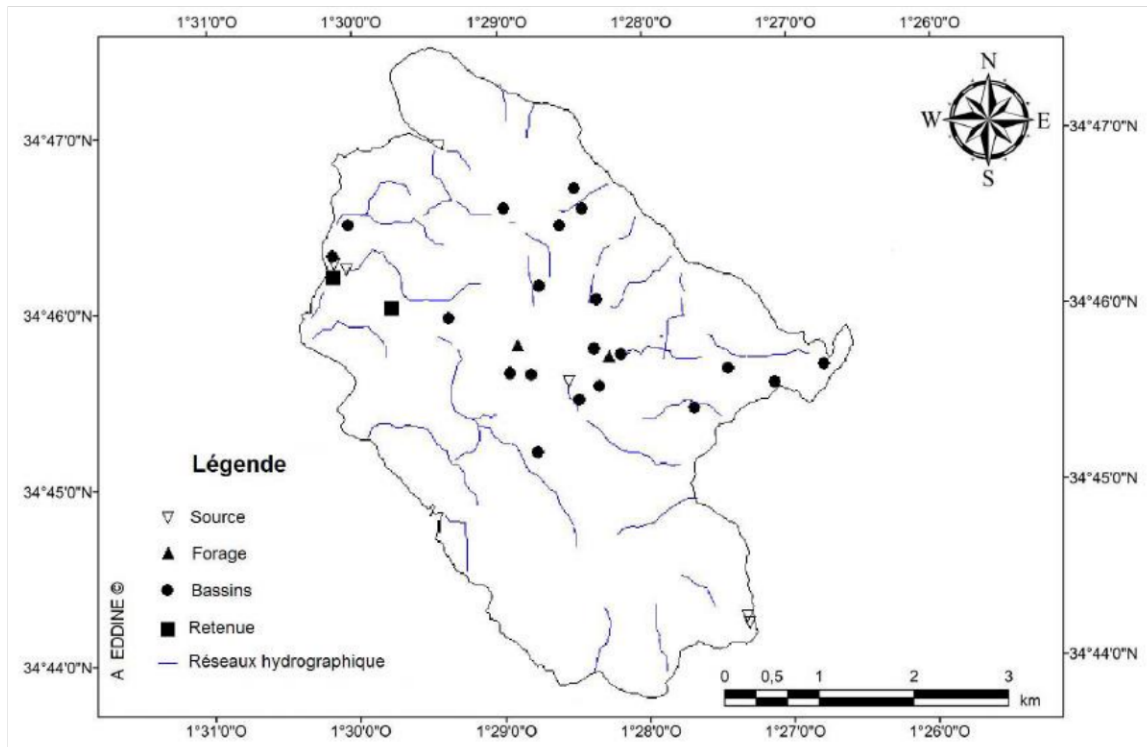


Figure 6. Carte du réseau hydrographique de la RCT (Eddine, 2017)

6. Diversité floristique

Les monts de Tlemcen offrent un modèle d'étude de l'évolution de la flore et de la végétation très intéressant. La variété des paysages est très remarquable, leur répartition est conditionnée par un nombre important de facteurs écologiques (Bouazza *et al.*, 2001). Ce domaine montagneux, reste une région forestière par excellence même si la végétation se présente sous forme de matorrals à différents états de dégradation (Letreuch-Belarouci, 2002).

Dans leurs travaux phytoécologiques de la RCT, Bouazza (2021) fait état de la présence de 327 espèces végétales appartenant à 57 familles et 202 genres, tandis que Babali (2014) compte plus de 650 taxons répartis en 85 familles.

Les formations forestières fréquentes de la réserve sont composées de divers chênes et conifères occupant la majeure partie de la réserve, de ripisylves inféodées au réseau hydrographique, de matorrals occupant les éclaircies apparues après incendie ou dégradation, et enfin les pelouses annuelles remplaçant la végétation naturelle endommagée la pression humaine, notamment le surpâturage et le défrichement.

6.1. Chênaies

Les chênaies constituent l'essentiel des formations forestières de Tlemcen, et se trouvent sous forme de peuplements mixtes à chêne liège, chêne vert et chêne zéen, telles que décrites par Bouazza (2021).

6.1.1. Yeuseraie

Les yeuseraies à base de chêne vert (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) dominent presque la totalité de la réserve, couvrant une superficie de 942 ha. On note aussi la présence très limitée

du chêne kermès (*Quercus coccifera* subsp. *coccifera* L.) au cœur de la réserve, avec un indice d'abondance-dominance très faible.

Ce groupement est caractérisé par un cortège floristique diversifié composé principalement de genévrier oxycèdre *Juniperus oxycedrus*, de chêne liège *Q. suber*, de chêne kermès, de pistachier térébinthe *Pistacia terebinthus*, de pistachier lentisque *P. lentiscus* et d'arbousier commun *Arbutus unedo*. Dans la partie dégradée, on note la présence d'importantes étendues de palmier nain *Chamaerops humilis*, de diss *Ampelodesmos mauritanicum*, de l'alfa *Stipa tenacissima* et du *Calicotome intermedia*.

6.1.2. Zeenaie

C'est une formation au stade climacique qui recouvre la partie Sud, Sud-ouest et l'extrême Nord de la réserve, avec une superficie de 480 ha. Elle est représentée par le chêne zeen, espèce endémique de la méditerranée occidentale (Péninsule ibérique, Maroc, Algérie et Tunisie), et plus précisément par la sous-espèce *Q. faginea* subsp. *tlemcenensis*.

Parmi les taxons qui caractérisent cette zeenaie, se trouve un groupe d'espèces lié à l'étage thermo et méso-méditerranéen, et composé de : *Cytisus arboreus* subsp. *baeticus*, *C. villosus*, *Hedera algeriensis*, *Ruscus aculeatus*, *Smilax aspera*, *Viburnum tinus*, *Lonicera implexa*, *P. terebinthus*, *Asplenium ceterach*, *Umbilicus rupestris*, *Phillyrea latifolia*, *A. mauritanicus*.

6.1.3. Suberaie

C'est une formation très faiblement répandue, représentée par des reliques à *Quercus suber* L., dont la surface ne dépasse pas les 20 ha.

Parmi la végétation associée à cette suberaie, nous notons : *Lavandula stoechas*, *Anagallis arvensis*, *Erica arborea*, *Arbutus unedo*, *Stauracanthus boivinii*, *Ampelodesmos mauritanicus*, *Asparagus acutifolius*, *Daphne gnidium*, *Cytisus villosus*, *Cistus clusii*, *Cistus creticus*, *Cistus salviifolius*, *Cistus ladanifer*.

6.2. Conifères

De nature xérophile et thermophile, les résineux sont moyennement répartis au sein de la réserve de chasse, ils sont principalement représentés par deux essences, à savoir le genévrier oxycèdre *Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus* et le thuya de Berbérie *Tetraclinis articulata*.

6.2.1. Thuya

Endémique d'Afrique du Nord, cette espèce colonise des milieux à faibles précipitations (300-400 mm). Elle occupe surtout la partie Nord-ouest et Sud-ouest de la réserve, et se trouve souvent associée aux espèces suivantes : *Olea europea*, *Populus alba*, *Populus tremula* et *Ceratonia siliqua*, *Pistacia lentiscus*, *Chamaerops humilis*, *Globularia alypum*, *Macrochloa tenacissima*, *Phillyrea angustifolia*, *Asparagus albus*.

6.2.2. Genévrier

J. oxycedrus subsp. *oxycedrus* est très répandu dans la réserve, sa présence indique la dégradation des peuplements à chêne vert. D'autres conifères sont représentés sous formes de plantations, au sein de l'aire de repos de la réserve, comme le pin d'Alep *Pinus halepensis*, le pin pignon *P. pinea*, le cèdre *Cedrus atlantica* et le cyprès *Cupressus sempervirens*.

6.3. Ripisylve

Les ripisylves de la réserve sont généralement composées de plantes hygrophiles dominées par des herbacées. Actuellement, leur aire en régression laisse place à des taillis denses. Ce sont des indicateurs des milieux humides, représentés par les espèces suivantes : *Rubus ulmifolius*, *Dittrichia viscosa*, *Typha latifolia*, *Carex hispida*, *Populus alba*, *Salix pedicellata*, *Juncus maritimus*, *Hypericum perforatum*, *Zannichelli apeltata*, *Groenlandia densa*, *Apium nodiflorum*, *Arundo donax*, *Dactylorhiza durandii*, *Ranunculus ficaria*, *Ranunculus aquatilis*, *Ranunculus spicatus*, *Sonchus maritimus*, *Nerium oleander*, *Trachelium caeruleum*.

6.4. Matorral

Le matorral couvre une superficie de 680 ha, il se présente sous forme de taillis xériques appauvris en espèces sylvatiques. Il est caractérisé par la présence, entre autres, de *Chamaerops humilis*, *Ampelodesmos mauritanicus*, *Pistacia terebinthus*, *Thymus munbyanus*, *Fumana thymifolia*, *Calycotome intermedia*, *Rhamnus lycioïdes*, *Cistus ladanifer*, *Cistus creticus*, *Cistus salvifolius*.

6.5. Pelouse

Le reste de l'espace est recouvert de pelouses à base de thérophytes et d'herbacées vivaces qui colonisent environ 106 ha du territoire de la réserve et caractérisant les milieux fortement anthropisés. Ce sont des plantes à cycle court adaptées à la sécheresse. On y retrouve notamment : *Rhaponticum coniferum*, *Bombycil aenadiscolor*, *Reichardia tingitana*, *Scorzonera laciniata*, *Trifolium stellatum*, *Ajuga iva* var. *pseudo-Iva* subsp. *pseudoiva*, *Teucrium polium*, *Briza maxima*, *Ophrys lutea*, *Carex halleriana*, *Rumex bucephalophorus*, *Vulpia ciliate*.

6.6. Terres agricoles

La plaine de Moutas est exploitée par diverses cultures céréalières et fourragères, couvrant une superficie de 85 ha. Les principales cultures pratiquées sont consignées dans le tableau 3. La plus grande partie est dédiée à la culture d'orge (*Ordeum vulgare*) et d'avoine (*Avena sativa*), suivie par celle du blé dur et tendre (*Triticum turgidum* et *T. aestivum*), et dans une moindre mesure les fèves (*Vicia faba*), les pois (*Pisum sativum*) et le maïs (*Zea mays*) de manière sporadique.

Tableau 3. Types de cultures pratiquées dans la réserve de chasse et surface occupée.

Semis	Superficie (ha)	récoltes (Qx)
Orge	32 ha	257,9
Avoine	20 ha	Fourrage et paille (2313 bottes)
Blé tendre	02 ha	13,2 Qx
Blé dur	05 ha	37,8 Qx
Fèves	01 ha	/

Source : RCT (in Babali, 2014)

Des plantations d'arbres fruitiers et forestiers sont également notées au sein de la réserve. Il s'agit principalement de figuiers, oliviers, agrumes, abricotiers et pêchers.

La réserve dispose également d'une pépinière contenant près de 4000 boutures et de semis de diverses plantes, nous citons entre autres, le peuplier blanc, le platane, le tamarix, le mûrier, l'olivier, le figuier, le figuier de barbarie, l'amandier, etc.

7. Diversité faunistique

La réserve est caractérisée par un patrimoine faunistique remarquable jouissant de conditions de vie optimales, résultant des différentes variétés d'habitats et de biotopes naturels, auxquelles s'ajoutent les aménagements cynégétiques effectués au sein de la réserve (abreuvoirs et points d'eau, cultures fourragères et céréalières, etc.).

Elle compte en son sein différents enclos contenant des espèces animales protégées telles que la Gazelle dorcas *Gazella dorcas*, l'Écureuil de Berbérie *Atlantoxerus getulus*, le Singe magot *Macaca sylvanus* ou encore le Mouflon à manchettes *Ammotragus lervia*, mais aussi introduites telles que le Cerf daim *Dama dama*.

7.1. Mammifères

Cette catégorie est caractérisée par la présence de 05 ordres recouvrant 11 familles, dont 8 protégées et trois introduites (Mouflon à manchettes, Cerf daim, et Gazelle dorcas).

- L'ordre des Carnivores comprend 4 familles : Canidae, Mustelidae, Viverridae et Felidae ;
- L'ordre des Artiodactyles est représenté avec 3 familles : Suidae, Cervidae et Bovidae ;
- L'ordre des Lagomorphes est représenté par la famille des Leporidae ;
- Deux familles : Muridae et Hystricidae, forment l'ordre des Rongeurs ;
- L'ordre des Insectivores est présenté par la famille des Erinaceidae.

7.2. Oiseaux

Des opérations d'inventaires réalisées par l'équipe technique de la réserve de chasse de Tlemcen en collaboration avec le service technique du Parc National de Tlemcen, font état de l'existence de 85 espèces, appartenant à divers origines biogéographiques et catégories phénologique et trophique et dont 15 figurent dans la liste des espèces protégées en Algérie (RCT, 2017).

7.3. Reptiles

On compte au moins 9 espèces de reptiles réparties en 2 ordres (Chéloniens, Squamates) : la tortue grecque, la tortue d'Europe, le gecko des murailles, le lézard vert, le caméléon commun, l'agame variable, la couleuvre à collier, ainsi que deux espèces de couleuvres non identifiées (RCT, 2017).

7.4. Amphibiens

Il existe une liste taxonomique partielle renfermant 4 espèces de batraciens (rainette arboricole, grenouille verte, grenouille rieuse, crapaud commun), appartenant à deux familles différentes (Bufonidae et Ranidae) (RCT, 2017).

7.5. Insectes

Les données dont dispose la réserve concernant cette classe ne font référence qu'aux papillons, une étude faisant inventaire de 25 espèces.

8. Perturbations anthropiques

Malgré le statut de protection rigoureux de la réserve de chasse de Tlemcen, une multitude de perturbations d'ordre anthropique sont enregistrées.

8.1. Aménagements sylvicoles

La RCT est munie d'un réseau de pistes forestières d'une quarantaine de km et d'une route goudronnée de 5.76 km. Elles permettent au personnel de la réserve de s'y mouvoir aisément lors de leurs travaux de suivi et de surveillance. Un ensemble de tranchées pare-feu (50 ha) y a également été aménagé dans le cadre du dispositif de surveillance et de lutte contre les incendies de forêt.

8.2. Surpâturage et coupes illicites

La présence de fourrage et de points d'eau pousse certains riverains peu scrupuleux à franchir la clôture de la réserve avec leur bétail, notamment en période de disette et de sécheresse estivale, mettant ainsi en péril l'intégrité de la réserve, en provoquant la destruction du couvert végétal et en empêchant la régénération des espèces forestières.

Les délits de coupes et de colportage de bois sont fréquents, les produits sont utilisés comme bois de chauffe et/ou bois d'œuvre. Ce fléau représente une menace pertinente pour les espaces forestiers, qui voient leur surface diminuer progressivement.

8.3. Incendies

La réserve de chasse n'échappe pas au fléau des incendies répétés qui touchent la région méditerranéenne. Elle subit au même titre que les régions avoisinantes des incendies répétés, surtout en période estivale.

Les incendies de forêt, surtout répétés, sont à l'origine de la régression du tapis végétal, de la perte en biodiversité floristique et de la perte d'habitats pour les espèces animales. Les formations forestières sont remplacées par des espèces indicatrices de passage de feux, tels que les cistes et l'hélianthème.

Babali (2014) dresse un bilan des incendies entre 2001 et 2011 au sein de la réserve de chasse. Il révèle que durant cette décennie, 5 incendies ont été enregistrés, dont le plus ravageur a eu lieu en 2005. Il a été à l'origine de la destruction de 200 ha de formation pré-forestière de chêne liège, de chêne vert et de chêne zeen.

III. Parc national d'El-Kala

1. Situation géographique

Plus grande aire protégée du Nord algérien, avec une superficie de 76 438 ha, le parc national d'El-Kala (PNEK) est situé à l'extrême Nord-est du Tell algérien, à 80 km à l'Est d'Annaba, il est intégralement inclus dans le territoire de la wilaya d'El-Tarf et correspond presque au tiers de sa superficie. Ses coordonnées Lambert vont de 36°55' à 36°90' Nord et 8°16 à 8°43 Est (Loukkas, 2006).

Il est délimité au Nord par la mer Méditerranée, au Sud par les contreforts des monts de la Medjerda, à l'Est par la frontière Algéro-tunisienne et à l'Ouest par l'extrémité de la plaine alluviale d'Annaba.

Selon les limites territoriales fixées par le décret de création, le territoire du PNEK couvre neuf (09) communes : El-Kala, Souarekh, El-Aioun, Ramel-Esouk, Ain-Assel, Bougous, Bouteldja, El-Tarf et Berrihane (Fig. 7).

La région d'El-Kala présente une multitude de milieux naturels originaux telle que la zone marine s'étendant sur environ 40 km (de Cap Rosa au Cap Segleb), un cordon dunaire stable et couvert d'une longueur de 40 km, un complexe de zones humides principalement constitué de lacs, marais et tourbières ainsi qu'un paysage montagneux caractérisé par des chênaies pures ou mixtes (Anonyme, 2008).

2. Cadre juridique

En vue d'une gestion rationnelle et de la protection des divers milieux la composant, la région d'El Kala fut érigée en parc national le 23 juillet 1983 par le *décret présidentiel n°83-462* relatif à la protection de l'environnement fixant le statut type des parcs nationaux et l'arrêté ministériel *n°005 CAR.M/129 BCCR/87* fixant le zonage du parc. Avant même sa création, deux sites lacustres d'importance internationale ont été inscrits sur la liste de la convention de RAMSAR comme habitats de la sauvagine en 1982. Il s'agit des lacs Tonga (2600 ha) et Oubeira (2200 ha). Depuis sa création, il n'a cessé de gagner en intérêt, puisqu'il a été classé en 1990 comme Réserve de la Biosphère dans la catégorie du patrimoine naturel et culturel du programme MAB (Man And Biosphère) par l'UNESCO (Anonyme, 2008 ; Brahmia, 2002 ; Loukkas, 2006 ; Brahmia et Semouk, 2010).

En 2002, deux autres sites du parc ont fait l'objet du classement sur la liste RAMSAR, il s'agit de la tourbière du Lac Noir et les aulnaies d'Ain Khia. En 2003, le biotope marin se voit accorder un financement étranger en vue de la création d'une réserve marine protégée dans le cadre du projet national de développement des aires marines et côtières dans la région méditerranéenne (Projet MedMPA). En 2004, c'est au tour de la lagune d'El Mellah et du lac Bleu de figurer sur la liste RAMSAR (Loukkas, 2006 ; Anonyme, 2008).

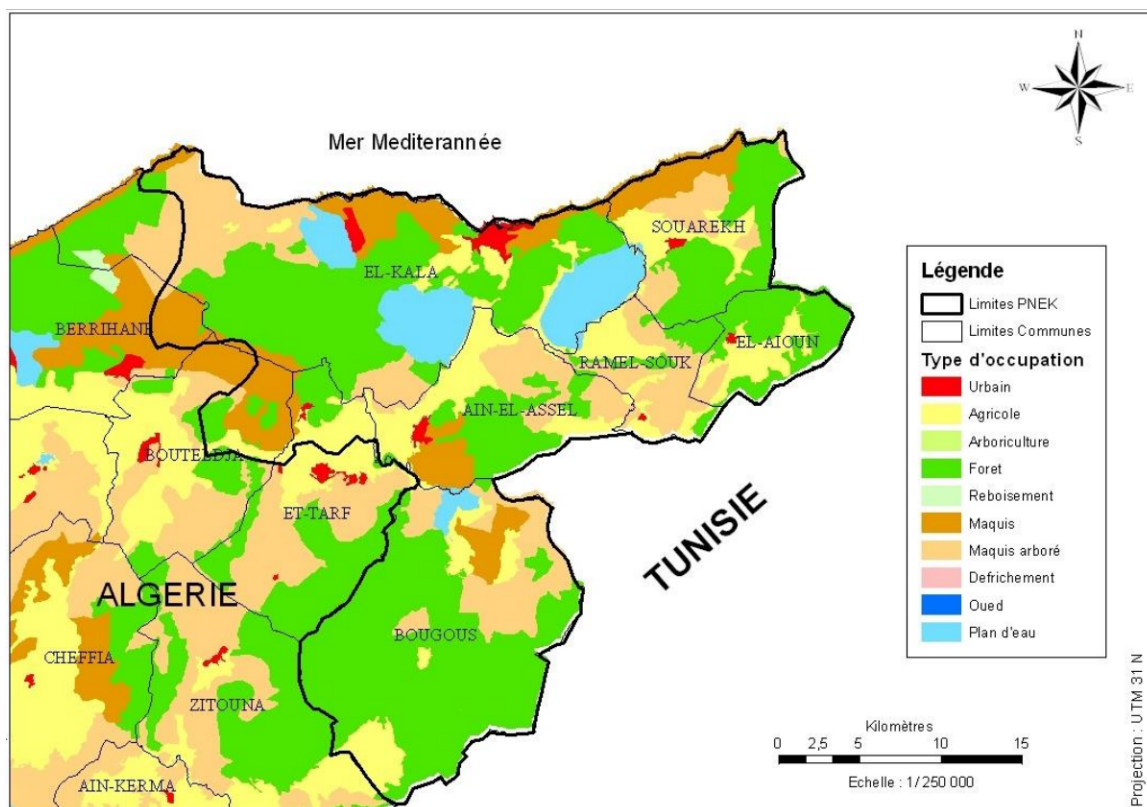
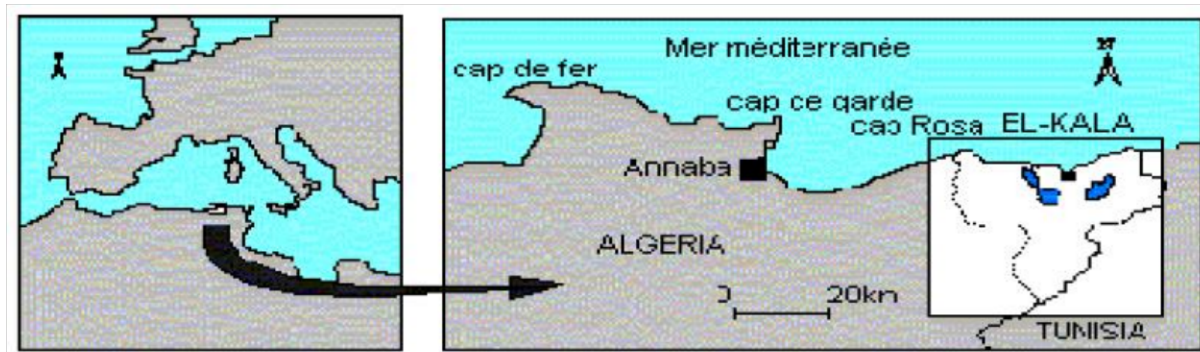


Figure 7. Situation géographique du parc national d'El Kala (source : N. Amriou, 2012 ; parc national d'El Kala).

3. Zonage du PNEK

Selon la terminologie utilisée par le PNEK, les aires et leurs superficies se présentent en cinq catégories :

- Réserve intégrale (9292 ha), incluant les lieux historiques et le lac Mellah ;
- Aire primitive ou sauvage (9222 ha), incluant les dunes littorales (Cap Rosa, Cap Mzira et Messida) ;
- Aire à faible croissance (29.859 ha), ce sont les lieux à vocation touristique ;
- Zone tampon (26.274 ha), c'est une aire de transition entre le milieu protégé et la zone de croissance ;

- Aire à forte croissance ou périphérique (1791 ha), regroupant la périphérie de la ville d'El Kala.

Ces catégories peuvent être assimilées à la zonation internationale proposée par l'UNESCO, à savoir trois catégories principales : Le Parc a une superficie totale de 76.438 ha,

- la zone centrale couvre 18.514 ha,
- la zone tampon 56.133 ha,
- et la zone de transition 1791 ha.

4. Climat et bioclimats

La région d'étude bénéficie de conditions climatiques favorables et de microclimats très variables. Le régime pluviométrique est de type méditerranéen. Les précipitations varient de 700 mm à 1000 mm par an, dont 80% sont concentrées entre les mois d'octobre et mars, et font apparaître une période sèche de quatre mois (Marre, 1987 *in* Bougherara, 2010). Les températures maximales peuvent atteindre plus de 45°C en été, alors que les minimales sont enregistrées en hiver (Djebel El-Ghorra) (Anonyme, 2008).

Afin de déterminer le bioclimat dominant de la région d'étude, nous avons effectué une analyse des données climatiques des températures et des précipitations sur une période de 10 ans, soit de 2006 à 2015. Ces données sont fournies par l'Office National de Météorologie (ONM), pour la station météorologique d'Annaba, station la plus proche de notre région d'étude. Celles-ci sont compilées dans le tableau ci-après.

Tableau 4. Données climatiques interannuelles des températures et des précipitations pour la région d'Annaba, 2006 – 2015.

2006 - 2015	Statistiques	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Jul	Aou	Sep	Oct	Nov	Dec
Températures (°C)	Maxima	16,6	16,0	18,4	21,4	24,5	28,2	31,0	31,9	29,4	26,5	21,9	17,8
	Minima	7,2	6,7	8,2	10,5	13,2	16,5	19,6	20,3	18,4	15,6	11,2	8,1
	Moyenne	11,8	11,3	13,5	16,1	18,9	22,3	25,3	26,0	24,1	21,2	16,6	13,0
Précipitations (mm)	Maxima	217,0	187,40	203,8	128,1	89,7	52,3	3,6	31,8	122,2	108,6	217,9	225,3
	Minima	13,8	16,50	45,0	1,4	3,3	0,1	0,0	0,0	16,7	19,6	35,6	8,4
	Moyenne	89,9	90,49	93,6	38,8	33,3	9,7	1,5	10,0	44,7	68,9	85,4	90,6

Il ressort de ces données que :

- la température maximale est enregistrée en août, avec 31.9 °C ;
- la température minimale est notée en février, avec 6.7 °C ;

- les précipitations moyennes maximales sont enregistrées en mars avec 93.6 mm ;
- les précipitations moyennes minimales sont enregistrées en juillet avec 1.5 mm.

Afin de désigner l'étendue de la saison sèche, nous recourons au diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen. Il est établi en compilant les données de températures et de précipitations (Fig. 8).

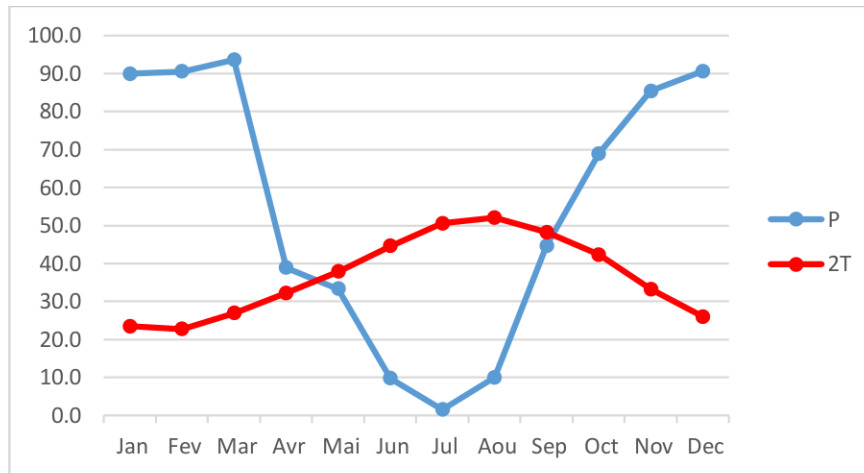


Figure 8. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen, station Annaba, 2006 à 2015.

Nous constatons à travers ce diagramme que la saison sèche est relativement longue et s'étale sur environ 5 mois, du début mai à mi-septembre.

Le climagramme d'Emberger indique pour un $Q_2 = 68.49$ et $m = 6.7^\circ\text{C}$, que la région d'étude appartient à l'étage bioclimatique subhumide à hiver tempéré.

Cependant, plusieurs variantes peuvent exister à une échelle locale. La carte ci-dessous, réalisée par les soins des ingénieurs du parc national d'El Kala, indique que les bioclimats s'étalent plutôt du subhumide chaud à l'humide chaud (Fig. 9).

5. Géologie et géomorphologie

Selon Joleaud (1936 ; *in* Brahmia, 2002), le substratum géologique de la région présente essentiellement des terrains datant du Tertiaire et du Quaternaire.

5.1. Formations secondaires

Elles sont schisteuses plus ou moins argileuses avec des passages calcaireux. Ces formations affleurent en plusieurs endroits surtout dans la forêt d'El-Ghorra, à Cap Rosa, sur la rive Ouest du lac Tonga (Daia Zitoune) et à El-Aïoun (oued Djenan) (Benyacoub et *al.*, 1998).

5.2. Formations Tertiaires

Elles sont surtout représentées par les éléments de :

- L'Eocène moyen qui est caractérisé par les argiles de Numidie sur une épaisseur de 300m environ. Ces argiles occupent les fonds de vallées et les bordures de plaines ;

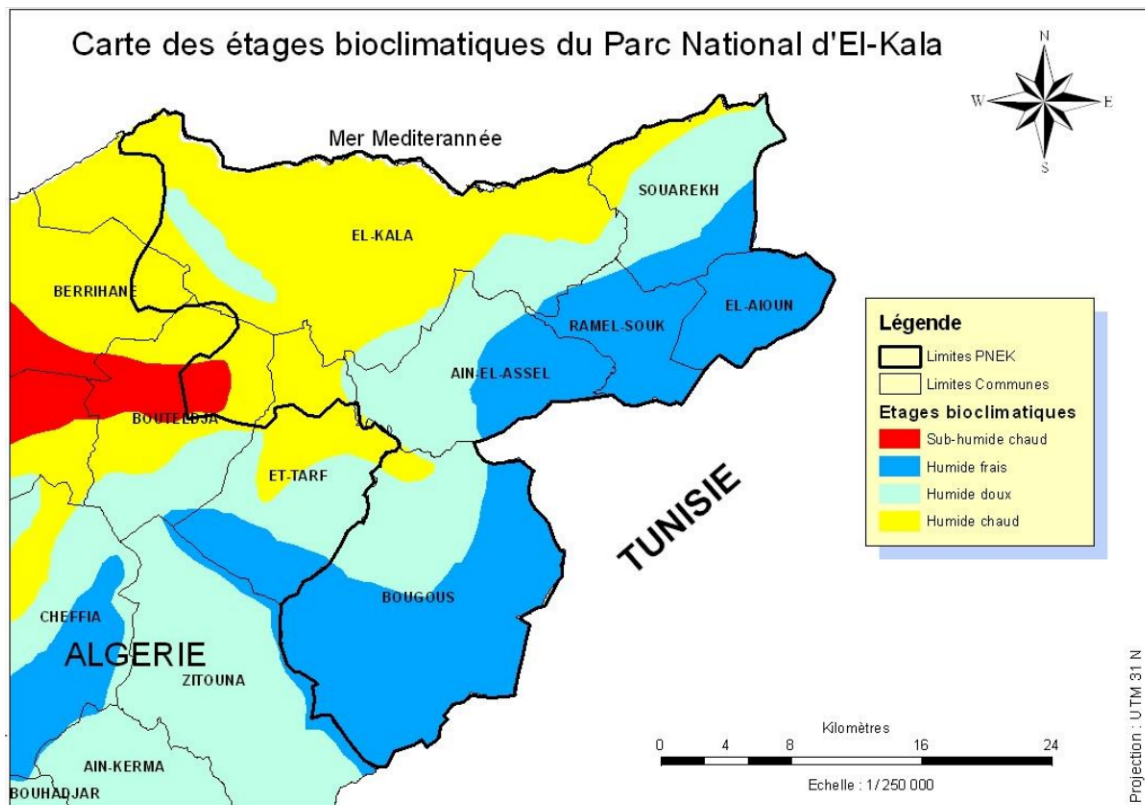


Figure 9. Étages bioclimatiques du parc national d'El Kala (source : N. Amriou, 2012 ; parc national d'El Kala).

- L'Éocène supérieur qui est caractérisé par les grès de Numidie qui se déposent sur les argiles sur 150m d'épaisseur. Ils sont présents au niveau des monts d'El-Kala et généralement couverts de forêts de Chêne liège ;
- Le Miocène qui est caractérisé par les sables, conglomérats, argiles rouges ou grises, localisés particulièrement dans la région Sud-Est du parc.

5.3. Formations quaternaires

Elles sont constituées pour la plupart de dépôts marins et fluviaux. Les limons, sables et galets sont des dépôts fluviaux déposés par les oueds Kebir, Mellila et Bougous. Les dépôts marins éolisés sont des amas dunaires issus de l'érosion par la mer des falaises gréseuses, alors que les dépôts actuels sont des alluvions formant le fond des oueds.

Quant au relief du parc national, il se compose d'une série de dépressions, dont certaines sont occupées par des formations lacustres ou palustres, et des hautes collines aux formes variées. On y observe des dômes, des escarpements, et des alignements de crêtes généralement couverts par une végétation dense (De Bélair, 1990). Du Nord au Sud, on distingue :

- Le cordon dunaire littoral qui s'étend d'ouest en est sur une longueur de 40 km et se prolonge vers le sud jusqu'au pied du Djebel Segleb. Il est formé essentiellement de sable quaternaire. Les principales dunes sont celles du Cap Rosa, de Mezaraa, et de la Messida.

- Les plaines sublittorales : elles présentent un relief plat à ondulé marqué surtout par les dépressions lacustres et marécageuses (lacs Tonga, Mellah, Oubeira). L'altitude n'y dépasse pas 60 m.
- Les montagnes telliennes : à ce niveau s'élève une partie du versant Nord de la chaîne de la Medjerda dont l'altitude moyenne est de 1100 m. Le point culminant est le Djebel Ghorra à 1202 m. Les monts de la Medjerda, dont les lignes de crête sont approximativement orientées Ouest Sud-Ouest – Est – Nord-Est, ont subi des phénomènes de torsion qui ont brutalement incurvé leur direction générale vers le Nord-Est. On observe des prolongements vers la mer de ce mouvement du relief en deux points particuliers : le Cap Rosa et le Cap Segleb.

6. Hydrologie et hydrogéologie

La région d'El-Kala est caractérisée de par sa géologie par un réseau hydrographique très important. Les données fournies par le PNEK (Anonyme, 2008), font état de l'organisation de ce réseau hydrographique en trois principaux systèmes :

- la partie Sud-est est drainée par trois Oueds : Bougous, Ballouta et El Kebir qui constitue le collecteur principal (Apports de 245 Hm³/an) ; il alimente les nappes alluviales et dunaires ;
- la partie orientale est caractérisée par plusieurs oueds en général à faible débit, ils s'écoulent en majorité dans la plaine d'Oum Teboul ;
- la partie ouest est également parcourue par de nombreux oueds (El-Aroug, Mellah, Reguibet, Boumerchen, Dai El-Graa...), qui se déversent dans les lacs Mellah et Oubeira.
- La région d'El Kala a la particularité d'abriter le complexe de zones humides le plus important du Maghreb. Très intéressant par ses dimensions et par la diversité des conditions de profondeur et de salinité, il favorise une richesse biologique particulièrement importante. Les principales zones humides de la région sont (Fig. 10) :

- Lac Tonga : d'une superficie de 2 600 ha et s'étendant sur 7,5 km de long et 4 km de large avec une profondeur moyenne de 1 à 1,5 m ; il est relié à la mer par le canal Messida.
- Lac Oubeira : il occupe une superficie de 12 500 ha, avec une profondeur assez faible variant entre 2 et 3 m à la fin de l'hiver.
- Lac Mellah : lagune de 860 ha, reliée à la mer par un chenal de 900 m de long, sa profondeur maximale est de 6 m.
- Lac Bleu : c'est une dépression inter dunaire d'eau douce d'une superficie d'environ 3 ha, alimentée par la remontée de la nappe phréatique et des eaux pluviales qui s'infiltrent à travers les sables des dunes qui l'entourent.

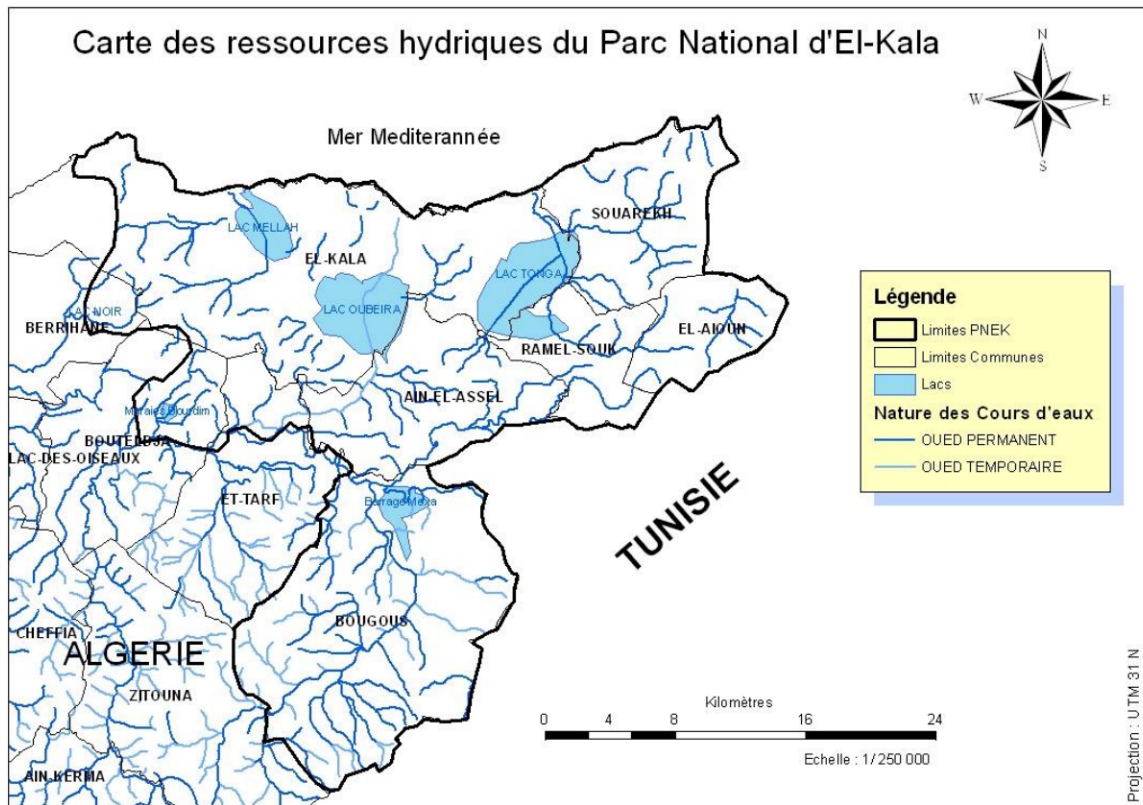


Figure 10. Ressources hydriques du parc national d'El Kala (source : N. Amriou, 2012 ; parc national d'El Kala).

7. Diversité floristique

Le PNEK recèle une diversité floristique remarquable, abritant près de 1500 espèces, le tiers de toute la flore algérienne. Elle est caractérisée par un taux particulièrement élevé d'espèces endémiques, rares et très rares, représentant 15% de la flore rare d'Algérie. Neuf-cent cinquante-quatre espèces y sont inventoriées (Loukkas, 2006 ; Anonyme, 2008) et réparties comme suit :

- 840 espèces de plantes, dont 27 % sont des espèces rares et très rares et dont 26 sont protégées par décret ;
- 114 espèces de lichens dont 53 protégées ;
- 165 espèces de champignons.

Nous pouvons distinguer 6 unités écologiques principales au PNEK :

7.1. Formations forestières et maquis

Le massif forestier couvre plus de 70% de la superficie totale du PNEK (Anonyme, 2008). Il est essentiellement composé de peuplements de chêne liège *Quercus suber* au niveau des plaines et des montagnes, d'une forêt de pin d'Alep *Pinus halepensis* sur dune, des maquis à chêne kermès *Quercus coccifera* sur les dunes littorales et au-delà de 900 m d'altitude, des forêts de chêne zeen remplacent progressivement le chêne liège (Ouelmouhoub, 2002). Par ailleurs, le maquis représente la forme dégradée du chêne liège, il couvre une superficie importante (Aouadi, 1989 ; Ouelmouhoub, 2005 ; Bougherara, 2010).

7.1.1. Suberaie

C'est la série la plus importante du PNEK (48,75 % de sa surface forestière), elle s'étend de zéro jusqu'à 900m d'altitude sur les versants Nord et Nord-est. La végétation qui l'accompagne est composée essentiellement de : *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Cytisus triflorus*, *Calycotum villosa*.

7.1.2. Zeenaie

Caractéristique des stations fraîches et humides, elle est jalonnée entre 900 et 1202 m d'altitude, essentiellement au massif d'El Ghorra. Son cortège floristique caractéristique est composé de : *Ilex aquifolium*, *Erica arborea*, *Cytisus triflorus*, *Crateagus monogyna*, *Myrtus communis*, *Laurus nobilis* (Toubal, 1986).

7.1.3. Cocciféraie

Elle s'étend sur plus de 1500 ha du cordon dunaire, depuis cap Rosa jusqu'au cap Segleb. Ce groupement est préférentiellement confiné aux expositions Nord (Lac Mellah, Forêt du Tonga) et compte essentiellement des espèces psammophiles. L'intérêt du Chêne kermès est fondamental pour le maintien du cordon dunaire. Son cortège floristique est caractérisé par la présence de *Pistacia Lentiscus*, *Halimium halimifolium*, *Chamaerops humilis*, *Juniperus phoenicea*, *J. oxycedrus*, *Tamarix aphylla* (Aouadi, 1989 ; Ouelmouhoub, 2005, Bougherara, 2010).

7.1.4. Pinteraie

Elle occupe les collines sub-littorales et les basses montagnes. Le Pin maritime *Pinus pinaster* constitue une essence de reboisement de la région. Les incendies favorisent sa propagation par libération et dispersion des propagules. Il est souvent accompagné de *Quercus suber*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Phillyrea angustifolia*, *Cistus salvifolius*, *Arbutus unedo* (Toubal, 1986 ; Bougherara, 2010).

7.1.5. Eucalyptaie

Les reboisements d'Eucalyptus occupent une superficie de 8 639 ha au sein du parc national (Bougherara, 2010). Non entretenues, ces forêts sont denses et broussailleuses, plantées dans des maquis ou des subéraies dégradées, elles en ont d'ailleurs gardé la structure et le sous-bois. Celui-ci est caractérisé par la présence de *Calycotum villosa*, *Genista fero*, *Pistacia lentiscus*, *Myrtus communis*, *Rubus ulmifolius*, etc.

Par ailleurs, ce sous-bois s'est progressivement clairsemé à mesure que les conditions édaphiques et thermiques se sont modifiées avec la croissance des arbres (Anonyme, 2008).

7.2. Ripisylves

Elles sont particulièrement développées dans le territoire du parc et s'étendent le long des berges, des lacs et des oueds. Elles couvrent une superficie d'environ 3000 ha (Ouelmouhoub, 2005). Les espèces d'arbres rencontrées sont le Peuplier blanc *Populus alba*, l'Aulne glutineux *Alnus glutinosa*, l'Orme champêtre *Ulmus campestris*, le Frêne *Fraxinus angustifolia*, le Saule *Salix alba* et le Laurier noble *Laurus nobilis*.

Nous noterons au niveau de la périphérie Nord du lac Tonga la présence de l'une des plus belles aulnaies de la région. C'est une formation naturelle relique, prolongée au Nord-ouest par

l'arboretum du Tonga formé par des plantations de peuplier de virginie *Populus virginica*, peuplier blanc *Populus alba*, peuplier noir *P. nigra*, d'*Acacia melanoxylon* et de cyprès chauve *Taxodium distichum*. Ces plantations exotiques ont parfaitement réussi. Le climat quasi-tropical (Joleaud, 1936 ; in Raachi, 2007) de cette forêt inondée est particulièrement favorable au cyprès chauve. Au sud de l'aulnaie se trouve la saulaie dense du Tonga formée par plus de 5 espèces de saules : *Salix alba*, *S. nigra*, *S. pedicellata*, *S. cinerea*, *S. triandra*. (Raachi, 2007).

7.3. Tourbières

Conséquence d'une pluviométrie ancienne élevée, les tourbières sont des marécages acides où se forment des sols tourbeux. Les principaux éléments arborés (Saule, Aulne) sont en mélange avec des magnocariçaies à *Cyperus*, *Scirpes* et *Carex*. Cet écosystème unique présente une grande diversité d'espèces végétales. Avec environ 80 espèces dont une dizaine sont rares et/ou confinées à la seule région d'El-Kala. Les tourbières renferment un nombre élevé d'espèces rares et très rares parmi lesquelles nous pouvons citer : *A. glutinosa*, *S. pedicellata*, *S. triandra*, *Ranunculus flammula*, *Rhynchospora glauca*, *Cyperus flavescens*, *Carex pendula*, *Heliosciadum crassipes*, *Linaria cirrhosa*. Les principales tourbières recensées au niveau du parc se situent au Nord-est de l'Oubeira à Demet Rihane (5 ha), Bou Merchen (30 ha), Ain Khiair (20 ha), lac Tonga (35 ha), lac Mellah (20 ha), lac Bleu (0.5 ha) et lac Noir (5 ha).

7.4. Pelouses

Les milieux ouverts herbacés de la région résultent généralement de l'abandon des terres agricoles au détriment du couvert forestier, de l'action du défrichement et des incendies. Ils sont principalement caractérisés par la dominance d'*Asphodelus microcarpus*, *Urginea maritima*, *Ormenis mixta*, *Inula squarosa*.

7.5. Terrains agricoles

L'agriculture pratiquée par la population rurale revêt un caractère traditionnel. Elle est essentiellement représentée par les cultures maraichères et fourragères pratiquées autour et dans les zones inondables, la culture des arachides sur les piémonts des dunes, la céréaliculture au niveau des piémonts des zones montagneuses, ainsi que quelques vergers naissants promus par des programmes de développement rural. On note également de plus en plus de cultures industrielles comme la tomate et le tabac, parce que bénéficiant d'aides et de subventions (Raachi, 2007 ; Anonyme, 2008).

8. Diversité faunistique

La diversité des habitats rencontrés au sein du parc a favorisé la présence d'une faune particulièrement riche et diversifiée. Comptant près de 878 espèces de vertébrés et d'invertébrés, les principaux groupes systématiques y sont rencontrés, comme les mammifères, les oiseaux, les reptiles, les amphibiens, les insectes et les poissons. Ainsi, avec 39 espèces de mammifères et 195 espèces d'oiseaux, la faune du parc représente respectivement 35 et 60% du patrimoine national (Anonyme, 2008).

L'avifaune représente la classe la plus diversifiée, le milieu joue un rôle prépondérant dans l'accueil des oiseaux migrateurs qui hivernent en Algérie (2/3 y sont accueillis). On y recense au moins 64 oiseaux d'eau dont 26 protégés, 2 oiseaux marins protégés (fou de Bassan et cormoran huppé), 97 oiseaux forestiers dont 18 protégés, 25 rapaces dont 18 protégés. Nous

citerons entre autres le Balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*), l'Elanion blanc (*Elanus caeruleus*) et le Milan royal (*Milvus milvus*) qui sont menacés de disparition.

Parmi les espèces mammaliennes présentes, 16 d'entre elles sont protégées par la loi Algérienne, certaines sont rares et localisées. Nous citerons la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*), confinée dans certaines zones humides de l'Est et qui reste tributaire de l'intégrité de son biotope. Le Cerf de Berbérie (*Cervus elaphus barbarus*), confiné aux frontières algéro-tunisiennes, est le seul grand mammifère du Maghreb tellien. La Hyène rayée (*Hyaena hyaena*) bien que largement distribuée en Afrique, reste vulnérable en Afrique du Nord, elle est largement tributaire de la conservation de son habitat et de la disponibilité des ressources alimentaires. Depuis peu, le Loup africain (*Canis lupaster*) s'ajoute à la liste des espèces que compte le parc, mais ne disposant d'aucun statut de protection en dépit de son importance écologique et de l'ampleur de sa répartition dans le territoire du parc. Quant à la Belette (*Mustela nivalis numidica*), elle constitue avec la Loutre les seuls mustélidés européens présents en milieu Sud méditerranéen.

L'herpétofaune du Parc national d'El Kala est composée de 17 espèces, dont 4 espèces de tortues (*Mauremis leprosa*, *Testudo graeca*, *Caretta caretta*, *Emys orbicularis*), 8 espèces de lézards (dont le Lézard ocellé *Lacerta viridis*, le caméléon, le psamodrome *Psamodromus algirus*, *Lacerta pater*, *Chalcides chalcides*), et 5 espèces de serpents (dont *Natrix natrix*, *Natrix maura*, *Tarentola mauritanica*) (Rouag et Benyacoub, 2006).

Parmi les 7 espèces d'amphibiens recensées au PNEK, nous pourrions citer *Bufo bufo*, *Hyla meridionalis*, *Rana saharica*, *Salamandra salamandra*...

Les invertébrés occupent une place importante dans la biodiversité animale du parc. En dépit de la non exhaustivité de ces inventaires, nous pouvons citer 76 espèces de diptères, 60 coléoptères dont 3 protégés, 42 odonates dont 12 rares, 45 lépidoptères dont 3 protégés.

Par ailleurs, les poissons d'eau douce sont représentés par au moins 14 espèces alors que les poissons marins le sont par 60 espèces.

9. Perturbations

Le Parc abrite une population sédentaire estimée à 126.744 habitants en 2008, répartie sur une superficie de 1207,8 km², soit une densité moyenne de 104,94 hab./km² (Brahamia et Semouk, 2010 ; Anonyme, 2017). Force est de constater que c'est l'aire protégée la plus densément peuplée de toute l'Algérie.

Les principales ressources économiques de la région proviennent essentiellement de l'agriculture, du tourisme et de la pêche. Cependant, surpâturage, pêche non contrôlée, tourisme balnéaire non régulé et beaucoup d'activités illicites sont souvent sujets à des incohérences avec la conservation du milieu naturel.

Parmi les perturbations constatées sur le terrain et rapportées dans la littérature, nous citerons :

9.1. Destruction du couvert végétal

Bougherara (2010) fait état dans une étude comparant des images satellites acquises entre 1973 et 2006 de l'évolution des paysages dans la wilaya d'El Tarf et notamment au sein du parc national d'El Kala. En 35 ans, les cinq ensembles paysagers considérés, en l'occurrence le

cordon dunaire, le complexe humide, les bas-fonds, les collines argilo-gréseuses et les contreforts de la terminaison Est de la chaîne numidique, ont connu de profondes dégradations. Il rapporte que la destruction régulière des formations végétales naturelles fait évoluer celles-ci des stades primaires de la forêt dense à différents faciès de dégradation et de reconstitution, et souvent à l'invasion des surfaces par l'agriculture. Ainsi, l'impact anthropique reste le facteur principal d'une dégradation qui, en progressant, risque d'exacerber les phénomènes d'ensablement naturel, d'assèchement de certaines zones humides, voire de disparition de sites protégés, comme l'aulnaie de Ain Khiar.

9.2. Incendies

Les feux de forêt constituent une menace majeure pour le parc. Environ 0,5 à 1% de l'espace forestier du parc est brûlé chaque année. Une cause importante de dégradation du couvert végétal réside dans la répétition des incendies. Les facteurs naturels (précipitations irrégulières, saison sèche longue) souvent combinés aux actions humaines (incendies volontaires, élevage extensif), engendrent des destructions importantes du couvert végétal. Force est de constater que dans 80% des rapports d'incendies répertoriés dans la région d'Annaba, on indique « cause volontaire » (auteur inconnu ; *in* Bougherara, 2010). A long terme, la composition et la structure de la végétation seront modifiées et la régénération de certaines espèces devient difficile voire impossible.

Les incendies enregistrés dans la wilaya d'El Tarf et particulièrement au parc national sont très nombreux et d'étendues variables. Nous citerons ceux de 1993 et 1994 pour El Tarf, où 16.000 ha et 25.000 ha ont été ravagés par le feu, touchant une grande partie du territoire du parc (source : DGF Alger). Pour le PNEK, nous notons les feux de 2000 (3600 ha) et de 2003 (817 ha) (Bougherara, 2010). Mais l'incendie le plus dévastateur est incontestablement celui enregistré en août 2022 ayant causé la perte d'au moins 10.000 de forêts du parc, soit le huitième de sa superficie totale ! Le site étant déjà vulnérable par les multiples menaces qui le guettent, il est d'autant plus affaibli par les feux répétés. L'avenir de ce grand réservoir de la biodiversité reste incertain.

9.3. Agriculture et défrichements

Le PNEK compte 19.414 ha de superficie agricole totale (dont 13.149 ha de surface agricole utile, 2.694 ha de culture industrielle, 1.827 ha de céréaliculture et 848 ha d'arboriculture) (Anonyme, 2008), soit 16% du territoire du parc. Le secteur agricole est sans doute le secteur le plus pourvoyeur d'emplois dans la région.

D'une manière générale, la superficie moyenne défrichée individuellement est comprise entre 25 ares et 10 hectares. Cela concerne tous les milieux naturels, et particulièrement les subéraies, les aulnaies, les ripisylves et plusieurs autres formations arbustives et herbacées dans les zones pâturées. Une partie de ces dégradations s'explique par une volonté politique visant à résorber le chômage, en accordant à la population des concessions de dizaines d'hectares dans la zone montagnaise, pour une mise en valeur agricole. Ces pratiques ont malencontreusement contribué à la dégradation du milieu et porté atteinte à la politique de conservation des écosystèmes affichés parallèlement par l'état.

9.4. Introduction d'espèces nouvelles

L'introduction d'espèces végétales étrangères au parc n'est pas sans conséquence sur la modification et la destruction du couvert végétal naturel. Tel est le cas pour l'Eucalyptus, dont

l'introduction est liée à la programmation d'une usine à papier dans la région. Le pin maritime et le pin d'Alep, ayant été introduits dans l'optique de la fixation du cordon dunaire, mais qui ont fini par envahir l'aire de répartition du chêne liège par le phénomène de l'enrésinement.

9.5. Assèchement des zones humides et des aquifères

Les zones humides de la région ont longtemps été considérées comme des milieux malsains, stériles et parfois dangereux (Fournier, 1862 ; *in* Bougherara, 2010). Ainsi, le lac Tonga a connu plusieurs tentatives d'assèchement durant plus d'une cinquantaine d'années (1870-1930), entraînant des séquelles importantes sur la structure des communautés vivantes du lac.

La lagune du lac Mellah a connu au début des années soixante, une opération d'élargissement du canal la reliant à la mer. Cet aménagement est à l'origine de profonds bouleversements qui ont affecté notamment sa biodiversité. L'introduction de poissons asiatiques et la tentative d'assèchement du lac Oubeïra en raison du pompage pour l'irrigation ont aussi appauvri la biodiversité de ce lac (De Bélair, 1990).

Par ailleurs, un problème de grande ampleur est aussi à signaler. La culture illicite et itinérante de l'arachide, pratiquée sur quasiment toute l'étendue du cordon dunaire, est non seulement responsable de la destruction du couvert végétal mais aussi de l'épuisement des sols et des nappes phréatiques, à tel point que les lacs interdunaires sont menacés d'assèchement comme c'est le cas pour le lac noir (De Bélair et Samraoui, 1994 *in* Bougherara, 2010).

Les zones humides dans leur totalité sont touchées par la pollution et le déversement des déchets, ou l'extraction excessive des eaux souterraines. Tous ces facteurs entraînent la disparition de certaines d'entre elles.

9.6. Aménagements urbains

La ville d'El Kala a vu sa surface au moins tripler en quatre décennies. Malgré toutes les restrictions imposées en raison de sa situation en plein domaine protégé du parc et la promulgation d'un nouveau chef-lieu de wilaya à quelques kilomètres de là (El Tarf), la ville d'El Kala a connu une extension vers les zones inondables et les bassins versants, les milieux forestiers et le cordon dunaire, particulièrement dans la zone de piémont (zone de contact entre plaine et montagne). Cette extension se fait suivant tous les axes routiers qui sortent de la ville, accentuant par la même la dégradation des milieux naturels et fragmentant des habitats.

Ces transformations nous laissent sceptiques quant à la notion de protection intégrale mise en exergue dans les plans de conservation. Cette protection est également remise en cause, depuis avril 2008, par la construction d'une autoroute Est-Ouest, reliant la frontière tunisienne à la frontière marocaine ; le passage de l'autoroute coupant non seulement le parc en deux, mais ouvrant également la voie pour de nouvelles infrastructures et dégradations.

Chapitre 2 : Modèle biologique

Introduction

Les Canidés, l'une des familles les plus emblématiques de l'ordre des Carnivores, forment un groupe fascinant et diversifié comprenant 36 espèces réparties en 13 genres, peuplant tous les continents à l'exception de l'Antarctique. Leur présence s'étend des régions tropicales aux étendues glaciales de l'Arctique, englobant une incroyable variété d'habitats allant des déserts brûlants aux sommets montagneux enneigés, en passant par les forêts mystérieuses, les vastes prairies et les rivages accidentés (Macdonald, 1992 ; Johnson et *al.*, 1996 ; Macdonald et *al.*, 2004 ; Sillero-Zubiri et *al.*, 2004 ; Castelló, 2018).

L'Afrique, en particulier, abrite une richesse de diversité au sein des Canidés, avec 13 espèces, dont 8 sont endémiques à ce continent (Sillero-Zubiri et *al.*, 2004). Parmi ces créatures fascinantes, le Loup africain *Canis lupaster* Hemprich et Ehrenberg (1832) se distingue comme une pièce maîtresse de l'histoire évolutive de cette famille. Son origine, sa répartition, son évolution et sa diversité phénotypique et génétique en font une espèce d'une importance capitale à étudier.

Le Loup africain a longtemps été confondu avec le Chacal doré (*Canis aureus*) en raison de leurs similitudes morphologiques, écologiques et comportementales (Ferguson, 1981 ; Rueness et *al.*, 2011 ; 2015 ; Gaubert et *al.*, 2012). Toutefois, c'est seulement en 2015, suite à une étude moléculaire basée sur les comparaisons des génomes (Koepfli et *al.*, 2015), que le Loup africain a finalement été reconnu en tant qu'espèce distincte à part entière. Dès lors, le Chacal doré est rayé de la liste des espèces africaines, où il est remplacé taxonomiquement par le Loup africain (Koepfli et *al.*, 2015 ; Viranta et *al.*, 2017 ; Gopalakrishnan et *al.*, 2018 ; Hoffman et Atickem, 2019 ; Mallil et *al.*, 2020). Cette révélation a ouvert la porte à une exploration plus approfondie de sa biologie et de son comportement, bien que de nombreuses zones d'ombre persistent, car la plupart des connaissances disponibles proviennent encore d'études portant sur les chacals dorés.

1. Origine et phylogénie

L'origine et l'évolution de la famille des Canidés constituent une histoire complexe et fascinante qui s'étend sur des millions d'années. Elle trouve son origine en Amérique du Nord, remontant à l'Éocène inférieur il y a environ 40 à 50 millions d'années (Ma) (Van Valkenburgh, 1989 ; Macdonald et Sillero-Zubiri, 2004). Dès lors, la lignée a commencé à se diversifier pendant l'Éocène supérieur et jusqu'à l'Oligocène (~40 à 30 Ma), en formant plusieurs branches de Canidés primitifs adaptés à différentes niches écologiques (deux familles archaïques liées probablement aux Canidae, les Miacidae et les Viverravidae, ont une histoire beaucoup plus ancienne mais aucune n'a survécu) (Macdonald et Sillero-Zubiri, 2004).

La sous-famille des Caninés résulte d'une expansion tardive ayant débuté il y a environ 10 à 12 Ma en Amérique du Nord à partir du genre ancestral "*Leptocyon*", déjà identifié au début de l'Oligocène (Macdonald et Sillero-Zubiri, 2004). Des espèces de Canidés telles que le Loup

et le Renard ont ensuite entamé leur divergence, colonisant chacune de manière indépendante l'Ancien Monde. Pendant le Miocène inférieur, elles ont franchi le détroit de Béring depuis l'Amérique du Nord pour atteindre successivement l'Eurasie et l'Afrique. L'arrivée des Canidés en Amérique du Sud s'est produite après la formation de l'isthme de Panama il y a environ 3 Ma (Macdonald et Sillero-Zubiri, 2004). Le genre "*Canis*" apparaît pour la première fois à la transition entre le Miocène et le Pliocène (~ 5 à 6 Ma) en Amérique du Nord, tout en élargissant sa distribution en Eurasie et en Afrique (Sillero-Zubiri *et al.*, 2004). D'autres auteurs rapportent cependant une origine africaine à l'ancêtre commun des Canidés, apparu il y a environ 4 Ma (Rueness *et al.*, 2015), ces derniers ajoutant que la compréhension de la biogéographie et de la phylogénie de plusieurs membres de ce groupe est entravée par des difficultés liées à la classification taxonomique et à l'existence d'espèces cryptiques (Fig. 11).

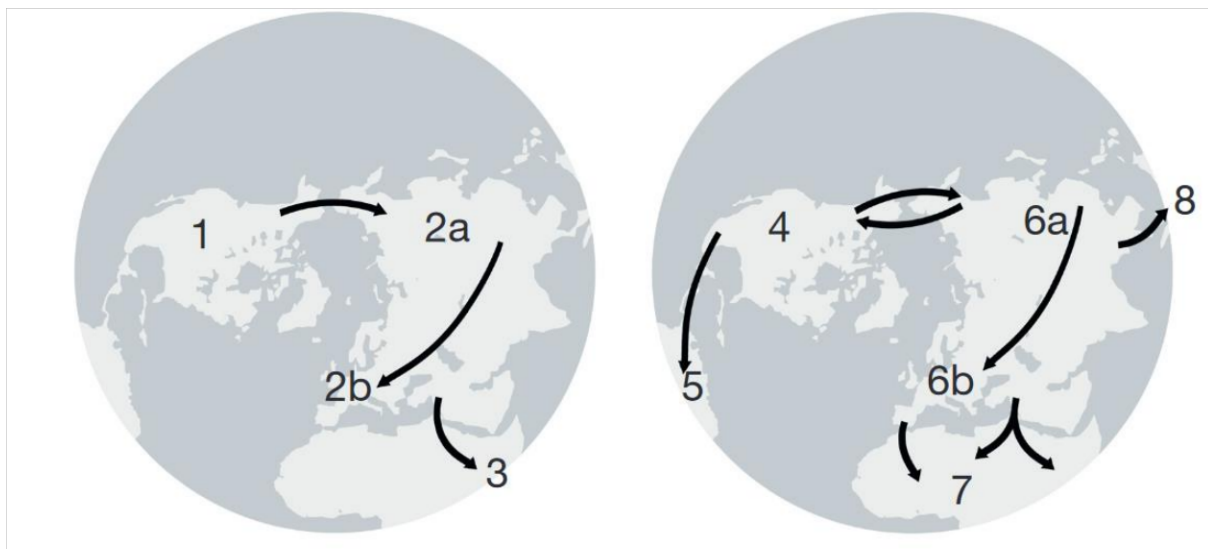


Figure 11. Dispersion des canidés dans le temps. (1) Radiation évolutive en Amérique du Nord à la fin du Miocène, entraînant l'apparition des premiers membres de tous les principaux clades : *Eucyon/Canis*, *Vulpes*, *Urocyon*, *Cerdocyon* et *Chrysocyon*. (2) Dispersion et évolution en Eurasie dans le Miocène tardif-Pliocène précoce, entraînant l'apparition de nouvelles espèces d'*Eucyon* et de *Vulpes*, et de *Nyctereutes* ; des preuves fossiles suggèrent qu'ils sont entrés d'abord en Europe (2b) puis en Extrême-Orient (2a). (3) Au Miocène supérieur, ils pénètrent en Afrique, représentés par *Vulpes* et *Eucyon/Canis*. (4) À la fin du Pliocène-Pléistocène, l'Amérique du Nord a continué d'être un centre d'évolution des Canidés, avec l'apparition de plusieurs nouvelles espèces de *Canis*. (5) Ils sont entrés en Amérique du Sud après l'établissement de l'isthme de Panama, et au début du Pléistocène, la diversité a augmenté avec des espèces de *Lycalopex*, *Chrysocyon*, *Theriodictis*, *Protocyon* et *Canis*. (6) Au cours du Pliocène supérieur, *Nyctereutes* a été distribué dans toute l'Eurasie, et au cours du Plio-Pléistocène, de nouvelles espèces de *Canis*, ainsi que *Cuon* et *Xenocyon* sont apparues (6a). Le premier enregistrement de *Canis* en Europe date du dernier Pliocène (6b). Au Pléistocène, plusieurs espèces eurasiennes (*Vulpes*, *Canis*, *Cuon* et *Xenocyon*) sont entrées en Amérique du Nord. (7) Pendant le Pliocène supérieur, *Nyctereutes* était présent en Afrique, et pendant le Pléistocène le Chacal et *Lycaon* sont apparus. (8) Les dingos sont originaires d'Asie de l'Est et ont voyagé en Australie il y a 5 000 ans.

(Source : Castelló, 2018 ; modifié de Lyras, 2009).

Au sein du groupe plus large des Canidés de type loup, les Loups gris forment un complexe d'espèces qui inclut, outre le Loup gris holarctique (*Canis lupus lupus*) largement distribué, le chien domestique (*Canis lupus familiaris*) et trois lignées mitochondriales d'ADN plus anciennes récemment découvertes en Asie (Sharma *et al.*, 2004) et en Afrique (Rueness *et al.*, 2011), à savoir *C. l. pallipes* (Loup indien), *C. l. chanco* (Loup du Tibet) et *C. l. lupaster* (Loup africain) (Gaubert *et al.*, 2012).

L'idée de la présence de loups gris sur le continent africain, en particulier en Égypte, remonte à l'ancien historien grec Hérodote au V^e siècle et peut également être trouvée dans les

écrits de naturalistes célèbres de l'Antiquité classique tels qu'Aristote et Pline l'Ancien (Larcher et al., 1824 in Rueness et al., 2015). Au milieu du XIX^e siècle, la ressemblance des Chacals d'Afrique du Nord avec les Loups gris a inspiré le nom systématique *Canis lupaster* pour souligner leur statut d'espèce de type loup différente des Chacals dorés (*C. aureus*) plus largement répandus en Afrique et en Eurasie (Smith et Jardine, 1839 in Rueness et al., 2015). Le statut taxonomique de *C. aureus lupaster* a depuis fait l'objet de débats animés. Basée sur les caractéristiques morphologiques (taille et mesures crâniennes), écologiques (distribution géographique), éthologiques et plus récemment génétiques, la classification a oscillé entre *i) une espèce distincte* (Beaux, 1927 ; Zammarano, 1930 ; Flower, 1932 ; Hoogstraal, 1964 ; Hufnagl, 1972), *ii) une sous-espèce de loup gris* (Ferguson, 1981 ; Rueness et al., 2011 ; Gaubert et al., 2012) et *iii) une sous-espèce de chacal doré* (Anderson et Winton, 1902 ; Schwarz, 1926a, 1926b ; Ellerman et Morrison-Scott, 1951 ; Setzer, 1961).

Des premières descriptions du Loup africain (Cuvier, 1820 ; Cretzschmar, 1826 ; Hemprich et Ehrenberg, 1833 ; De Winton, 1899 ; in Viranta et al., 2017) jusqu'aux années 1920, la plupart des auteurs ont maintenu une distinction entre le Loup africain et le Chacal doré eurasiatique. Certains ont également maintenu une distinction entre *C. anthus* et *C. lupaster* sur la base des descriptions originales (Anderson et De Winton, 1901 ; Cabrera, 1921 ; in Viranta et al., 2017). Le nom d'espèce *Canis anthus* fait référence ici au spécimen décrit par Cuvier (1820), correspondant à une femelle du Sénégal. Dans une publication ultérieure, ce même auteur décrit un individu mâle qu'il attribue à la même espèce (Cuvier, 1830 in Viranta et al., 2017). Cependant, les deux spécimens sont nettement différents et il est peu probable qu'ils appartiennent à une seule espèce. Cette contrainte, se conjugant au fait que l'hotype en question soit manquant, rendent le statut de *C. anthus* très insatisfaisant.

Le Loup africain et le Chacal doré africain ont été synonymisés par Schwarz (1926a) pour des raisons qui ne sont pas claires dans cette publication, et Allen (1939) a accepté cette synonymie dans sa liste très influente de mammifères africains. Le point de vue de ce dernier auteur a rapidement été adopté et largement repris dans les thématiques écologiques et évolutives dans les communautés de recherche écologique et évolutive et depuis lors, peu d'auteurs ont considéré le Loup africain comme espèce distincte, hormis quelques exceptions notables (Keimer, 1954 ; Kurtén, 1965 ; Ferguson, 1981 ; Stimpson et al., 2016).

Par ailleurs, les preuves génétiques, phénotypiques et morphologiques actuelles (Rueness et al., 2011, 2015 ; Spassov et Stoyanov, 2014 ; Koepfli et al., 2015 ; Urios et al., 2016 ; Bertè, 2017 ; Viranta et al., 2017 ; Gopalakrishnan et al., 2018 ; Hoffman et Atickem, 2019) soutiennent désormais que *C. lupaster* doit être considéré comme une espèce distincte, séparée du Chacal doré (Fig. 12).

Accepter le Loup africain comme une espèce distincte soulève la question du nom d'espèce approprié. Or, de *Canis lupaster* à *Canis anthus*, ce dernier semble a priori plus approprié. Cependant, les arguments de Viranta et al. (2017) stipulent que *C. anthus* est un nomen dubium, en partie en raison de l'absence du spécimen de référence. Ils ont dès lors opté à ce que "*C. lupaster*" soit le nom d'espèce approprié pour le Loup africain.

In fine, la position taxonomique du Loup africain retenue à présent est la suivante (Koepfli et al., 2015 ; Hoffman et Atickem, 2019) :

Règne :	Animal	Ordre :	Fissipèdes
Embranchement :	Vertébrés	Famille :	Canidae
Classe :	Mammifères	Sous famille :	Caninae
Sous classe :	Euthériens	Genre :	<i>Canis</i>
Super ordre :	Carnivores	Espèce :	<i>C. lupaster</i> Hemprich et Ehrenberg, 1832

Synonymie (Viranta et al., 2017) :

Canis anthus (Cretzschmar, 1826) non *Canis anthus* (Cuvier, 1820) ;
Dieba anthus (Gray, 1869) ;
Canis anthus (De Winton, 1899) ;
Canis lupaster (Hilzheimer, 1906) ;
Canis aureus lupaster (Schwarz, 1926) ;
Thos aureus lupaster (Allen, 1939).

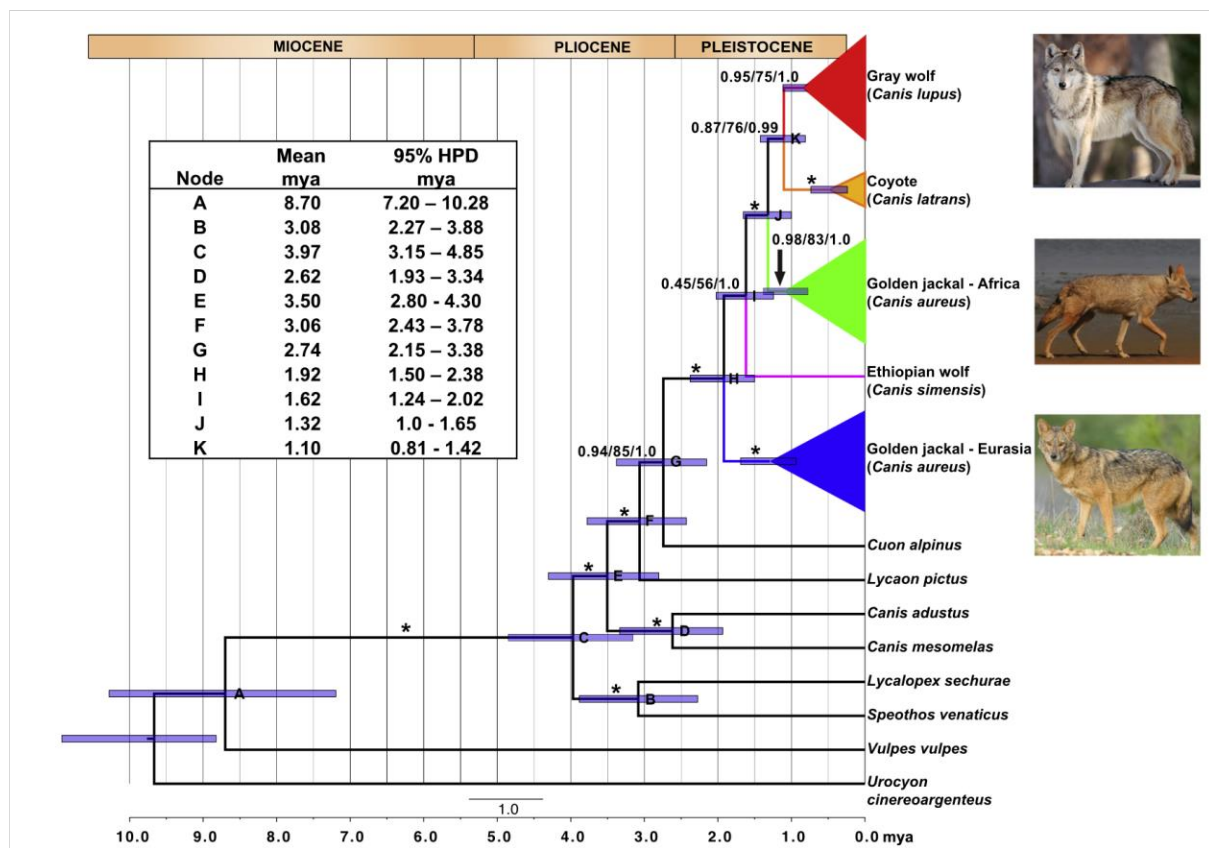


Figure 12. Chronogramme estimé à partir de l'analyse de vingt segments de gènes nucléaires recueillis sur 13 espèces de Canidés (Koepfli et al., 2015). Quatre individus ont été utilisés pour le Loup gris, le Chacal doré (Afrique) et le Chacal doré (Eurasie), et deux individus ont été utilisés pour le Coyote. Le Renard roux (*Vulpes vulpes*) et le Renard argenté (*Urocyon cinereoargenteus*) sont inclus comme groupes externes. Les temps de divergence estimés à l'aide de l'ensemble de données nucléaires concaténées montrent que le Loup gris, le Coyote, le Loup éthiopien et les deux lignées de Chacals dorés se sont diversifiés au cours du Pléistocène, à partir d'environ 1,9 million d'années (Ma) (densité postérieure maximale à 95 % [HPD] = 1,5 à 2,4 Ma), avec la divergence de la lignée eurasiennne des chacals dorés.

2. Morphologie

La première description originale de l'holotype *C. lupaster* fut fournie par Hemprich et Ehrenberg (1833) et traduite du latin par Viranta et al. (2017), elle est transcrite comme suit : "Renard de grande taille, semblable au loup mais plus petit ; poil plus long, de couleur jaune cendré à noir foncé ; tête épaissie, oreilles pointues, museau, oreilles, nez et pattes jaunes ; queue courte peu garnie de poils, pointes des poils rougeâtres et tache noire à l'extrémité. *C. anthus* de Cretschmar, pas F. Cuvier ; Commun à Fayoum ; Loup égyptien".

Tout comme la plupart des membres de la famille des Canidés, les loups africains se distinguent facilement des autres espèces par leur museau allongé caractéristique, leurs pattes longues et leurs queues épaisses. Ils présentent une structure corporelle conservant les caractéristiques des premiers mammifères carnivores, notamment une formule dentaire primitive (I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/3 chez la plupart des Canidés) (Clutton-Brock et al., 1976 in Viranta et al., 2017).

Considérant les valeurs moyennes, *C. lupaster* est plus petit que *C. lupus* mais plus gros que *C. aureus*, selon la règle de Bergmann (Ferguson, 1981 ; Viranta et al., 2017). Il présente un corps plus robuste, avec une tête plus large, un museau plus épais, un pelage plus sombre et épais avec des poils plus longs ; une queue plus courte, à poils épais et un panache distal large et sombre que son homologue *C. aureus*. Il est également caractérisé par un poitrail blanc plus large et des stries bordant la bouche, ainsi que des oreilles plus larges et plus arrondies (Gaubert et al., 2012) (Fig. 13).

La taille du corps (tête + corps) varie entre 60 et 130 cm, la longueur de la queue entre 20 et 30 cm, la hauteur au garrot est en moyenne de 50 cm et le poids fluctue entre 7 et 15 kg (Aulagnier et al., 2016 ; Eddine, 2017) (Fig. 14). D'autres différences morphologiques sont notées sur les mensurations des crânes et des dents (Fig. 15), ainsi que sur la forme des os nasaux, cette dernière étant un critère discriminant entre les Loups et les Chacals (Boitani et al., 2003 ; Berté, 2017).

Quant au dimorphisme sexuel, la distinction entre les deux sexes n'est pas facile à distance mais elle devient possible avec l'habitude. Le ventre des femelles paraît plus arrondi et lourd, et leur museau plus fin, donnant aux mâles un aspect plus large de la tête (Khidas, 1986 ; Viranta et al., 2017).

Par ailleurs, il n'existe pas de morphotype propre au Loup africain, mais il présente une variabilité intraspécifique remarquable décrite à travers divers phénotypes. En effet, Gaubert et al. (2012) et Baarman et al. (2015) décrivent au Sénégal au moins trois phénotypes distincts du Loup africain, correspondant néanmoins génétiquement à la même espèce, *C. lupaster*. Il existe des phénotypes de type « loup » au corps robuste, à la tête large, au manteau sombre portant un poitrail blanc sur le cou et le ventre et aux poils longs et denses ; des phénotypes de type « chacal » caractérisé par un corps et une tête plus minces, à la robe claire et aux poils plus courts ; et enfin des phénotypes intermédiaires présentant à la fois des traits de type « loup », de type « chacal », voire même d'autres canidés tels que le Loup éthiopien *Canis simensis* (pelage rougeâtre), le Chacal à flancs rayés *Lupulella adusta* (lignes noires latérales), ou encore porteurs de traits de chiens domestiques *Canis lupus familiaris*. De telles différences morphologiques peuvent être le résultat de divers facteurs tels que l'adaptation à différents habitats, la sélection naturelle ou même l'hybridation entre Canidés sympatriques.

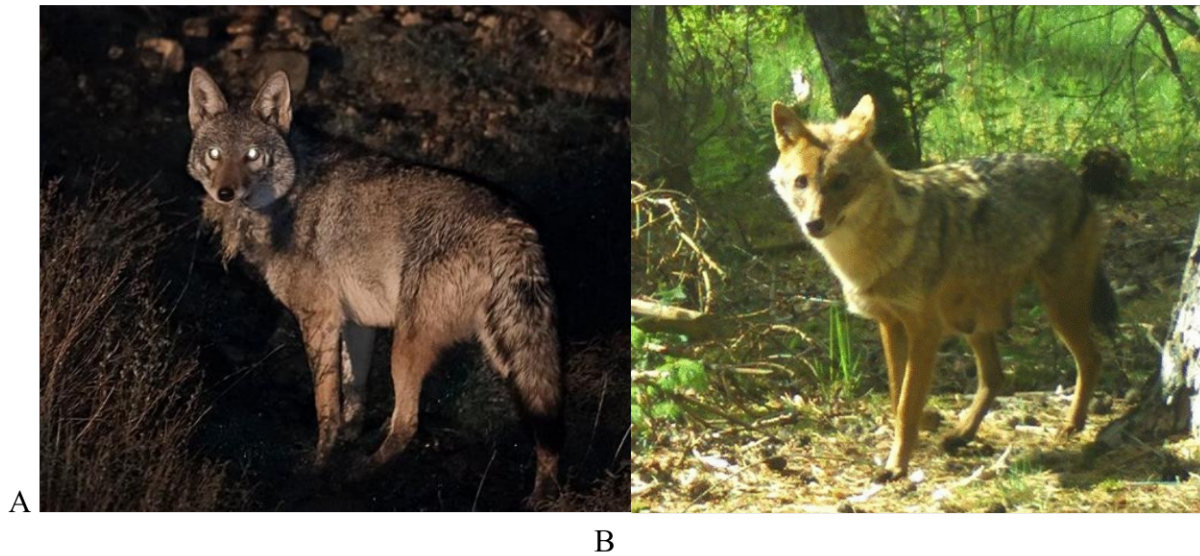


Figure 13. Comparaison des traits morphologiques entre : A- *Canis lupaster* (Algérie) (cliché : R. Guechi) ; B- *Canis aureus* (Allemagne) (Böcker et al., 2023).

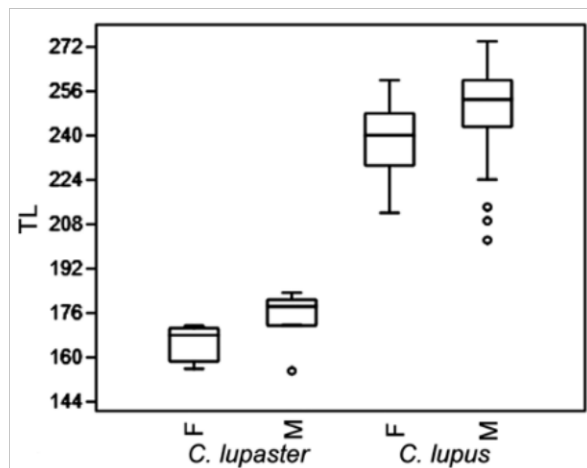


Figure 14. Boîtes à moustaches des mesures absolues et des ratios sélectionnés, comparaison de la longueur totale (TL) des mâles et des femelles de *C. lupaster* et *C. lupus*. Une différence significative de taille est notée entre les deux espèces. Le dimorphisme sexuel n'est cependant pas marqué (Bertè, 2017).



Figure 15. Comparaison des dents ; **a1** : dents supérieures de *C. lupus* ; **a2** : dents inférieures de *C. lupus* ; **b1** : dents supérieures de *C. lupaster* ; **b2** : dents inférieures de *C. lupaster*. Les tailles des dents chez *C. lupaster* sont significativement plus petites que chez *C. lupus* (Bertè, 2017).

3. Bioécologie

3.1. Habitat et diète

En considérant l'ancienne aire de répartition africaine du Chacal doré comme celle du Loup africain actuel, nous utilisons ici les anciennes références se rapportant à l'Afrique pour décrire la typologie d'habitats occupés par cette espèce. Le Loup africain occupe une grande variété d'habitats, allant des zones climatiques tropicales semi-arides et savanicoles (Fuller et al., 1989 ; Sidiyène et Tranier, 1990 in Gaubert et al., 2012 ; Yalden et al., 1996 ; Moehlman et Jhala 2013), aux zones méditerranéennes, côtières et vallonnées (comprenant des terres couvertes, des garrigues, des pinèdes et des forêts de chênes) (Gaubert et al., 2012), jusqu'aux milieux fortement anthropisés (MacDonald, 1979 ; Kowalski et Rzebik-Kowalska, 1991 ; Khidas et al., 1993 ; Amroun et al., 2006 ; Eddine et al., 2017, 2020 ; Karssene et al., 2017). En Éthiopie, l'espèce a été enregistrée à des altitudes allant jusqu'à 3 800 m dans les montagnes de Bale (Sillero-Zubiri, 1996) jusqu'au niveau de la mer en Érythrée (Moehlman et Haysen, 2018).

Dans certaines régions, il est devenu le carnivore le plus abondant suite à la raréfaction ou à la disparition des autres grands prédateurs tels que l'hyène rayée, le lion de l'Atlas ou l'ours brun (Khidas, 1990 ; Amroun et al., 2006, 2014). Cette caractéristique est étroitement associée à sa capacité de dispersion élevée et à la faible spécificité de son habitat (Karssene et al., 2017).

Des relations positives entre le Loup africain et les zones anthropiques ont été observées (Yirga et al., 2017), notamment en ce qui concerne l'alimentation à partir de proies sauvages et de bétail, ainsi que la consommation de déchets organiques (Macdonald, 1979 ; Khidas, 1990 ; Atickem et al., 2017, Gutema et al., 2018). Il serait d'ailleurs probable que la capacité de cette espèce à exploiter les paysages dominés par l'homme a été un avantage pendant la révolution néolithique (Eddine et al., 2020).

C. lupaster est un prédateur qui occupe le sommet de la chaîne trophique au sein de son habitat. A l'instar de son homologue *C. aureus* en Eurasie, ou d'autres Canidés occupant la même niche écologique, c'est une espèce opportuniste capable de se nourrir d'un large éventail d'items, en rapport étroit avec leurs disponibilités locales et leurs saisonnalités (Larbes, 1990 ; Lanszki & Heltai, 2002 ; Mukherjee et al., 2004 ; Amroun, 2005 ; Radović et Kovačić, 2010 ; Owen-Smith et Mills, 2008 ; Newsome et al., 2016 ; Fleming et al., 2017).

Son spectre alimentaire semble très diversifié, l'apport énergétique est principalement constitué de mammifères de différentes tailles (des micromammifères aux ongulés sauvages et domestiques), ainsi que de fruits, d'arthropodes, de reptiles et d'oiseaux, ou encore de déchets ménagers (Amroun et al., 2006, 2014 ; Eddine et al., 2017). Dans ce dernier cas, les densités de populations peuvent être relativement importantes (Raichev et al., 2013).

3.2. Organisation sociale et reproduction

L'unité sociale de base la plus commune chez les Canidés est une paire monogame, qui marque et défend son territoire contre les intrus (Moehlman, 1987) et où les deux parents élèvent mutuellement leur progéniture (Moehlman, 1989). Le Loup africain a une organisation sociale extrêmement flexible. Elle se structure souvent autour du couple reproducteur et des jeunes individus issus de portées précédentes. En fonction des conditions démographiques et

de l'accessibilité aux ressources, il peut présenter un mode de vie solitaire ou semi-gregaire (Moehlman et Jhala, 2013 ; Amroun et *al.*, 2014 ; Baarman, 2015).

Dans son étude sur l'écologie du Loup africain dans le Djurdjura, Khidas (1990) rapporte que l'espèce ne présente pas une organisation de type solitaire simple, mais une organisation sociale complexe qui varie selon les saisons de l'année. Trois types de regroupements ont été observés : solitaires, en couple et en petits groupes. L'observation des comportements liés à la reproduction révèle que cette organisation sociale en dépend en grande partie, tandis que l'alimentation n'a qu'une influence relativement faible. Il rajoute que l'espace est organisé en territoires que l'animal délimite en utilisant différents signaux de marquage : hurlements, urines accompagnées parfois de grattages du sol et amas de crottes. La notion de territorialité prend toute son importance lors de la période de reproduction.

Par ailleurs, Gaubert et *al.* (2012) décrivent des organisations sociales très variables et complexes pour les différents morphotypes de Loup africain observés au Sénégal (cf. morphologie), où l'on peut observer un comportement solitaire des spécimens de morphotype « loup », entrant en compétition alimentaire avec des « meutes familiales » de morphotype « chacal ». D'après cette même référence, les bergers rapportent que les « gros » individus pouvaient chasser de grandes proies telles que les moutons, les chèvres et même les vaches, tandis que les individus de type « chacal » n'ont été observés que chassant les agneaux. Ils rapportent également que les interactions observées entre ces deux morphotypes étaient le harcèlement, les individus les plus faibles abandonnant inévitablement leurs carcasses au profit des plus grands.

La maturité sexuelle du Loup africain est atteinte à l'âge de 10 mois. La période de reproduction coïncide avec la saison humide. La formation des couples commence au mois de novembre. L'activité pré-copulatoire dure environ 4 mois, pendant laquelle les Loups manifestent des comportements spécifiques (Golani et Mendelsohn 1970 ; Golani 1973 ; *in* Khidas, 1990). L'accouplement a lieu vers la fin février voire début mars. Après une gestation de 57 à 63 jours, les naissances ont lieu fin avril – début mai et la femelle donne naissance de six à huit chiots (Khidas, 1990 ; Le Berre, 1990). Dans des conditions optimales, il peut y avoir deux portées par an (Haltenorth et Diller, 1980).

Pendant les premières semaines suivant la naissance, les soins parentaux sont fournis par les deux parents. Durant cette même période, des rassemblements d'autres membres associés au couple reproducteur peuvent être observés près de la tanière, contribuant à la surveillance de cette dernière et de ses environs. Les petits s'aventurent progressivement en dehors de la tanière. À l'âge de 14-15 semaines, les jeunes sont émancipés. Ils continuent encore à se rassembler parfois entre eux pendant le mois d'août ; par la suite, ils deviennent complètement solitaires (Khidas, 1990).

4. Répartition géographique et taille des populations

Le loup africain se trouve largement répandu dans les régions septentrionales et Nord-orientales du continent africain, s'étendant sur une distance de 6000 km depuis le Sénégal et le Maroc à l'Ouest, jusqu'à l'Égypte, l'Éthiopie et la Somalie à l'Est (Gaubert et *al.*, 2012). Il continue ensuite son aire de répartition vers le Sud, couvrant le Nord du Nigeria, le Nord du Cameroun, le Nord de la République centrafricaine et le Nord de la Tanzanie (Jhala et

Moehlman, 2004 ; Gaubert et *al.*, 2012, Moehlman et Jhala, 2013 ; Moehlman et Hayssen, 2018). Cette espèce a été reconnue comme distincte relativement récemment, du Chacal doré eurasiatique. Par conséquent, la zone géographique précédemment attribuée au Chacal doré en Afrique est désormais considérée comme correspondant à l'aire de répartition du Loup africain (Koepfli et *al.*, 2015 ; Rueness et *al.*, 2015 ; Hoffman et Atickem, 2019) (Fig. 16).

A l'instar des autres Loups, *C. lupaster* se caractérise par une grande capacité de dispersion, ce qui permet probablement de maintenir un flux de gènes important entre ses différentes populations, en l'absence de barrières géographiques (Vila et *al.*, 1999 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Karssene et *al.*, 2017). De plus, leur taille moyenne leur permet de se développer dans des densités de population modérées à élevées, le plus souvent avec une taille de population efficace élevée (Durant et *al.*, 2011 ; Gil, 2016). Gaubert et *al.* (2012) estiment la taille effective de la population de femelles à 80.000, une valeur assez importante bien qu'inférieure aux estimations moyennes pour les grands carnivores (Félinés et Canidés: 130.000 – 430.000) (Piganeau et Eyre-Walker, 2009).

Bien que le Loup africain soit le carnivore le plus abondant dans plusieurs régions de son aire de répartition (e.g Algérie, Maroc et Tunisie) (Aulagnier, 1992 ; Cuzin, 2003 ; Amroun et *al.*, 2014 ; Karssene et *al.*, 2018), l'espèce décline probablement lentement dans certaines parties de son aire de répartition en raison des changements de pratiques agricoles et d'élevage, de l'urbanisation, des actes de destruction délibérée (piégeages, empoisonnement) et des changements climatiques (Sillero-Zubiri et *al.*, 2004 ; Jhala et Moehlman, 2008 ; Loarie et *al.*, 2009 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Brito et *al.*, 2014 ; Durant et *al.*, 2014 ; Atickem et *al.*, 2017 ; Karssene et *al.*, 2017 ; Kebede, 2017 ; Hoffman et Atickem, 2019).

5. Menaces et statut de conservation

De nombreuses espèces et sous-espèces de Canidés sont menacées sur le continent africain et dans le monde. La liste rouge des espèces menacées de l'UICN comporte entre autres le Loup rouge (*Canis rufus*), le Renard de Darwin (*Lycalopex fulvipes*), le Loup éthiopien (*Canis simensis*), le Loup gris du Mexique (*Canis lupus baileyi*), le Chien sauvage indien (*Cuon alpinus*) et le chien sauvage africain (*Lycaon pictus*). Cependant, le Chacal doré et le Loup africain sont inscrits sur la liste des espèces à préoccupation mineure. Or, ce statut est loin de refléter la réalité du terrain. : ces deux espèces sont constamment persécutées parce que considérées comme une menace pour le bétail (Rueness et *al.*, 2011), elles sont alors en déclin constant sur l'ensemble de leur aire de répartition, à l'exception des aires protégées (Jhala et Moehlman, 2008 ; Baarman, 2015 ; Hoffman et Atickem, 2019).

Par ailleurs, la réglementation algérienne concernant la classification du Chacal doré/Loup africain soulève des questions quant à la préservation de cette espèce au niveau national. D'une part, le statut de *C. lupaster* n'a pas été actualisé depuis sa reconsidération taxonomique. D'autre part, *C. aureus* est le seul Canidé, hormis le Renard roux *Vulpes vulpes*, à ne pas être protégé.



Figure 16. Carte de répartition actuelle du Loup africain. © The IUCN Red List of Threatened Species: *Canis lupaster* – (Hoffman et Atickem, 2019). <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T118264888A118265889.en>

En outre, le traitement du Loup africain par les populations humaines mérite également une attention particulière. Le fait qu'il soit constamment persécuté et perçu comme nuisible peut être lié à des croyances culturelles, à des problèmes de coexistence homme-animal ou à des préoccupations liées à l'agriculture et à la sécurité des troupeaux (Jhala et Moehlman, 2008 ; Hayward et Somers 2009 ; Rueness et *al.*, 2011 ; Baarman, 2015 ; Hoffman et Atickem, 2019).

Les Canidés font face à un ensemble de menaces significatives qui mettent en péril leur survie. En particulier, la perte continue d'habitat et la dégradation des environnements dans lesquels ils vivent constituent une menace majeure pour de nombreuses espèces. En outre, certaines populations connaissent des déclinés dramatiques en raison d'épizooties et de maladies infectieuses, accentuant davantage leur vulnérabilité. Les dangers ne s'arrêtent pas là. Les collisions routières et la chasse non réglementée ajoutent des pressions supplémentaires sur ces populations fragiles (Fig. 17). Une menace insidieuse se manifeste également sous la forme d'hybridation avec des chiens domestiques, un phénomène observé chez des espèces en danger telles que le Loup d'Éthiopie. Cette hybridation compromet l'intégrité génétique des populations de Loups, pouvant entraîner une perte de viabilité et de diversité génétique à long terme (Woodroffe et Sillero-Zubiri, 2012 ; Marino et Sillero-Zubiri, 2013 ; Moura et *al.*, 2014 ; Baarman, 2015).

En termes de conservation, il paraît donc urgent de mieux caractériser le statut du Loup africain vis-à-vis du Chacal doré (Gaubert et *al.*, 2012 ; Koepfli et *al.*, 2015 ; Karsene et *al.*, 2018).

6. Relations avec l'Homme

Les conflits entre les grands prédateurs et les populations humaines sont un phénomène répandu à l'échelle mondiale (Woodroffe et *al.*, 2005 ; Young et *al.*, 2015 ; Ripple et *al.*, 2014). Ces conflits ont émergé et se sont intensifiés en raison de divers facteurs, notamment la croissance démographique humaine, l'expansion des zones urbaines et des habitats qui se chevauchent avec les territoires des grands carnivores. Les principaux points de friction sont liés à la concurrence pour les proies, la protection du bétail et les attaques contre les humains (Fritts et *al.*, 2003).

A titre d'exemple, le Loup gris est souvent considéré comme problématique dans de nombreuses cultures (Mech et Boitani, 2003). Les conflits avec les humains ont augmenté parallèlement à la croissance des populations de loups (Byrd, 2002 ; Treves et Karanth, 2003). En raison du risque de prédation sur le bétail, la persécution des Loups a considérablement influencé leur structure sociale (Wallach et *al.*, 2010). Ce phénomène est encore plus prononcé en Afrique sub-saharienne, où il peut entraîner l'extinction totale des populations de grands carnivores (Ripple et *al.*, 2014) (Fig. 17b). Les activités humaines, notamment la mortalité induite par l'homme, peuvent réduire la taille des groupes de prédateurs et perturber leur structure sociale (Moehlman, 1989 ; Borg et *al.*, 2016).

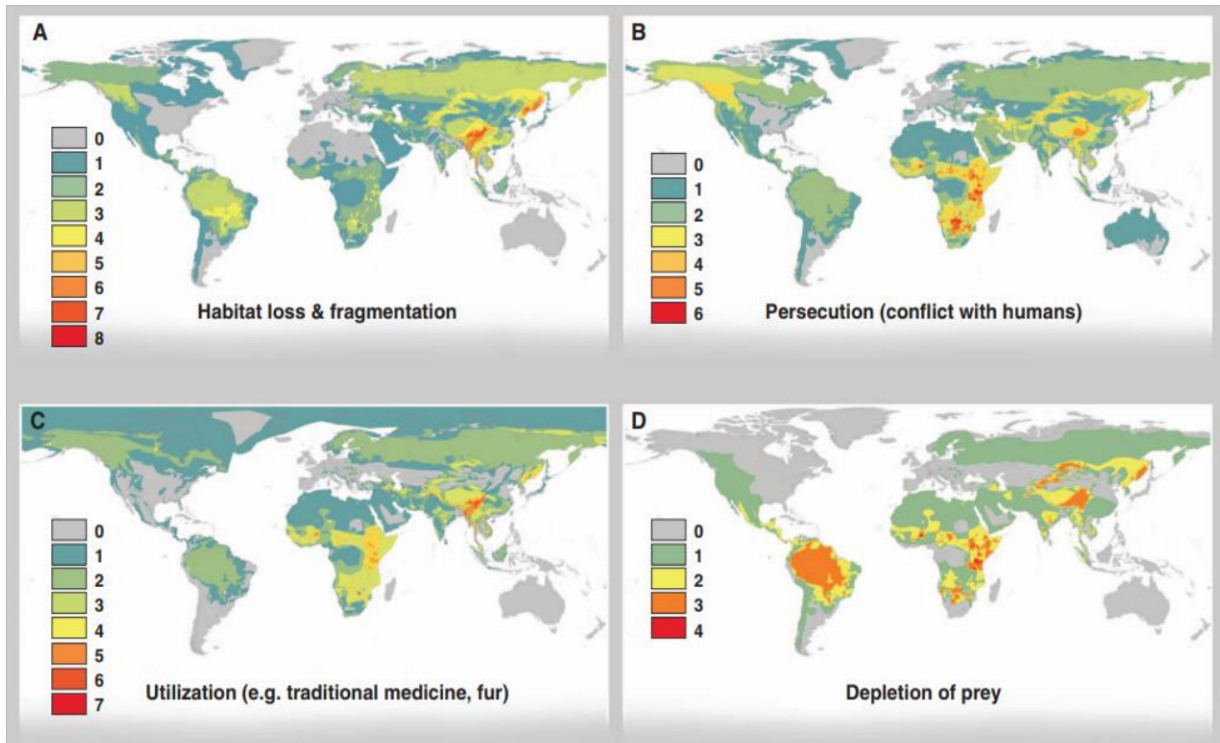


Figure 17. Cartes montrant le chevauchement spatial des aires de répartition des espèces de grands carnivores selon la catégorie de menace pour la perte et la fragmentation de l'habitat, la persécution, l'utilisation et l'épuisement des proies. Le nombre d'espèces de grands carnivores affectées par des menaces spécifiques est indiqué dans la légende de la carte. Les catégories de menace comprennent : **(A) Perte et fragmentation de l'habitat.** L'exploitation forestière et/ou le développement d'infrastructures urbaines, agricoles et routières réduisent les terres disponibles pour les grands carnivores et créent des barrières entre les populations et au sein de celle-ci. **(B) Persécution.** L'abattage (empoisonnement, piégeage et tir) dans le but de les éliminer ou de les réduire, dans certains cas renforcé par un système de prime subventionné par le gouvernement, en réponse à une menace réelle ou perçue pour les activités pastorales et agricoles ainsi que pour la vie humaine. **(C) Utilisation.** Les grands carnivores sont tués pour le sport, leurs parties du corps sont utilisées dans la médecine traditionnelle, leur fourrure est prise et leur viande est consommée, et des animaux vivants sont capturés et vendus. **(D) Épuisement des proies.** Le déclin des populations de proies en raison de la chasse humaine, de la concurrence avec le bétail, de la perte d'habitat et d'autres facteurs réduit la base de proies des grands carnivores. Source : IUCN, The IUCN Red List of Species, Version 2012.2, <http://www.iucnredlist.org> ; downloaded April 2013 ; in Ripple et al. (2014).

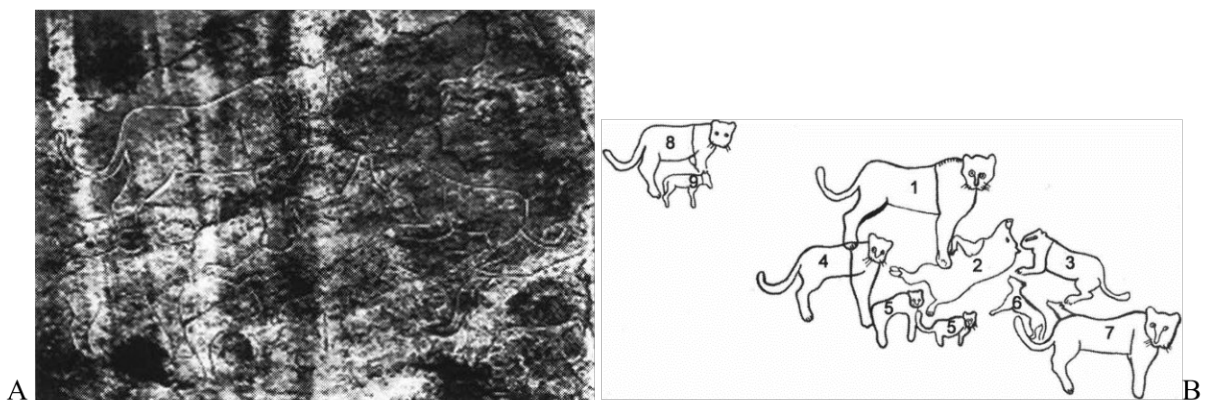


Figure 18. A- Vue partielle de la gravure du Kef Messiouer (Vaufrey, 1939 in Roubet, 2005). B- Relevé complet de la gravure du Kef Messiouer, l'animal n° 6 représentant un chacal ; établi par Lefebvre (1967 ; in Roubet, 2005).

7. Mythologie berbère

Le Loup, anciennement appelé Chacal, a depuis tous les temps occupé une place significative dans la culture berbère en Afrique du Nord. De son nom « Uššen (Uššanen) » dans les dialectes berbères du Nord et en tašelhit, « abbegi (ibbeggân) » en Tamahaq, « dib (diab) » en arabe, il est souvent considéré comme un symbole doté de diverses significations et implications.

Présent dans les gisements préhistoriques du Maghreb et du Sahara dès le Pléistocène moyen (Acheuléen de Ternifine et de Sidi Abderrhamane), le Chacal n'est pas fréquemment figuré dans l'art rupestre néolithique. Il a pu être parfois confondu avec le chien domestique. Le Chacal figure indubitablement dans la célèbre scène de Kef Messiouer (Sédrata) qui représente une famille de lions dévorant un sanglier (Fig. 18). Il est également associé à un lion à Merdoufa (El Bayed) (Roubet, 2005).

Trécolle et Camps (2014) rapportent que les Chacals ne s'attaquent pas à l'homme, mais qu'ils sont quand même redoutés par l'ensemble de la population de l'Afrique du Nord, leur attribuant toutes sortes de méfaits et les pourchassant.

Ils tiennent aussi une place importante dans le folklore : ils ont donné leur nom à l'importante tribu des Aït Seghrouchen au Maroc. On trouve sur les souks, vendues comme talismans, leurs queues ou leurs pattes. Dans les contes berbères, le chacal joue un peu le rôle de Renard dans les fabliaux du Moyen-Age occidental mais il est souvent victime des ruses de son compère le hérisson. Dans les contes kabyles il est appelé Mohand. Les proverbes et les expressions berbères peuvent faire référence au chacal pour transmettre des leçons de vie ou des conseils. Ces expressions peuvent refléter les caractéristiques perçues du chacal et les appliquer à des situations humaines (Trécolle et Camps, 2014).

Dans l'ensemble du Maghreb et du Sahara, aussi bien chez les arabophones que chez les berbérophones se trouve employée une expression curieuse pour désigner l'arc en ciel ou la pluie par temps ensoleillé ; on dit « c'est le mariage de Chacal » (tameyra bbuššen et en arabe : 'irs ed dīb). Il est même troublant de reconnaître dans certaines gravures rupestres sahariennes une illustration très réaliste de ces noces de Chacal (scène de T'In Lalan, Tassili n'Ajjer). Cette hiérogamie avait sans doute une signification magique dans laquelle se trouvaient associées l'obtention de la pluie et les espoirs de fertilité et de fécondité (Trécolle et Camps, 2014).

Partie deuxième :

*Génétique des populations du Loup
africain*

"Les loups, ces voyageurs du temps, portent en eux les empreintes de nos débuts,
les histoires gravées dans leurs gènes, reflets de nos origines."

John L. Ruth

Introduction

L'étude de la génétique des populations revêt une importance cruciale dans la compréhension de la biodiversité et de l'évolution des espèces animales. Lorsqu'une « nouvelle espèce » est découverte et reconnue, comme c'est le cas du Loup africain, explorer ses origines génétiques devient une étape essentielle pour élucider son histoire évolutive, sa diversité génétique et sa conservation future.

L'histoire évolutive des Canidés de type loup appartenant au genre *Canis*, est une fascinante exploration des intrications entre la diversité génétique, l'adaptation environnementale et la complexité des relations entre les espèces. Leur émergence relativement récente, remontant à moins de 1 million d'années, leur perméabilité génétique entre taxons et les enjeux de conservation élevés pour certaines espèces (comme dans le cas du Loup rouge *C. rufus*, du Loup gris *C. lupus* et du Loup d'Éthiopie *C. simensis*) ont animé des débats scientifiques très controversés (Allendorf et al., 2001 ; Hailer et Leonard 2008 ; Bohling et Waits, 2011 ; vonHoldt et al., 2016 ; Gopalakrishnan et al., 2018 ; Pilot et al., 2018 ; vonHoldt et Aardema, 2020).

L'apparition d'une nouvelle espèce de Canidé sur le continent africain a bouleversé l'histoire évolutive des Canidés africains. Alors que quatre grands Canidés y étaient traditionnellement connus (le Loup d'Éthiopie, le Chacal doré, le Chacal à flancs rayés *C. adustus* et le Chacal à dos noir *C. mesomelas*), Ferguson (1981) fut le premier à introduire formellement la présence d'une "petite race désertique" de Loup gris en Afrique du Nord - le Loup d'Afrique du Nord *C. lupus lupaster* - qui coexisterait avec le Chacal doré africain. Des investigations génétiques fondamentales basées sur l'ADN mitochondrial ont suggéré que les phénotypes attribués aux Loups africains et aux Chacals dorés africains appartenaient en réalité à la même lignée, étroitement liée au Loup gris et distincte des Chacals dorés eurasiens (Nassef, 2003 ; Rueness et al., 2011 ; Gaubert et al., 2012), comme le confirme également la morphologie comparative (Ferguson, 1981 ; Viranta et al., 2017) et la génomique nucléaire (Rueness et al., 2015). Des évaluations génomiques supplémentaires ont confirmé la distinction phylogénétique entre la lignée du Loup africain et le Chacal doré (eurasien) et ont considéré ce dernier comme une espèce distincte de Canidés de type loup, espèce-sœur des Coyotes et des Loups gris (Koepfli et al., 2015 ; Gopalakrishnan et al., 2018). Par conséquent, il n'y a plus lieu de parler de Chacal doré « africain », mais de Loup africain, avec une variabilité morphotypique remarquable, représentant une énigme évolutive à part entière. De manière intéressante, Gopalakrishnan et al. (2018) ont proposé que l'évolution enchevêtrée entre les ancêtres des Loups gris et des Loups d'Éthiopie était à l'origine de la lignée du Loup africain, soulignant le rôle potentiel du flux génique dans l'évolution des espèces de type Loup à travers le monde, mais aussi de la difficulté à définir des frontières nettes entre les taxons.

Les phénomènes d'hybridations interspécifiques ne sont pas rares au sein des Canidés. Leur rôle majeur dans le modelage des structures des populations et des espèces a été largement documenté (Gray, 1954 ; Mengel, 1971 ; Lehman et al., 1991 ; Wayne et Jenks, 1991). A titre d'exemple, en Amérique du Nord, Gese et al. (2015), Heppenheimer et al. (2018), décrivent comment les hybridations à long terme entre les Loups gris, les Coyotes (*C. latrans*) et les Chiens domestiques (*C. l. familiaris*), combinées aux pressions de sélection locales, ont conduit à la fixation de taxons phénotypiquement distincts et génétiquement isolés. De tels niveaux de flux génique ont probablement induit des variations adaptatives locales bénéfiques chez les populations sauvages (Anderson et al., 2009 ; Kays et al., 2010 ; Monzón et al., 2014). En

Europe et en Asie, les rapports d'hybridation entre les Loups gris, les Chiens domestiques et les Chacals dorés illustrent davantage la perméabilité au flux génique au sein du genre *Canis* (Vilà et al., 2003 ; Godinho et al., 2011 ; Randi, 2011 ; Galov et al., 2015 ; Pacheco et al., 2017 ; Pilot et al., 2018).

Pour ce qui est du Loup africain, en dépit d'un flux génique étendu à l'échelle locale et des faibles niveaux de différenciation à l'échelle régionale (Gaubert et al., 2012 ; Karsene et al., 2018 ; Eddine et al., 2020), des traces d'hybridations passées n'ont pu être détectées qu'en dehors de l'aire du Loup africain (en Égypte, y compris le Sinaï ; Liu et al., 2017 ; Gopalakrishnan et al., 2018), impliquant à la fois des Loups gris du Moyen-Orient et des Chiens domestiques africains.

Bien que les interactions entre les Loups africains et les Chiens domestiques africains puissent être fréquentes (Gaubert et al., 2012; Saleh et al., 2018), il n'existe aucune preuve confirmée de flux génique actuel. De plus, les différences observées en termes de comportement et de phénotypes entre les individus solitaires typiquement semblables à des loups et les meutes familiales semblables à des chacals dorés n'ont pas encore été confirmées sur le plan génétique, suggérant ainsi une grande plasticité phénotypique/comportementale chez le Loup africain (Gaubert et al., 2012), ce qui rend difficile la détection des hybrides. Comprendre la structuration géographique et le flux génique avec d'autres taxons pourrait se révéler important pour toute stratégie future de conservation/gestion appliquée à un 'nouveau' taxon tel que le Loup africain.

Dans cette étude, nous avons séquencé et génotypé des populations de Loups africains à travers leur aire de répartition, ainsi que des Chiens domestiques africains, un hybride présumé de Loup africain x Chien domestique et des Loups gris eurasiens pour (1) évaluer la prévalence des hybrides à travers l'aire du Loup africain, et (2) délimiter la structure des populations au sein de l'aire du Loup africain.

1. Matériel et méthodes

1.1. Échantillonnage biologique et extraction d'ADN

Notre étude totalise 62 échantillons de représentants de type loup, principalement d'Afrique (environ 94 %). Nous avons collecté 48 échantillons de Loup africain (*C. lupaster*) en Afrique occidentale, septentrionale et orientale, notamment au Nord-ouest du Sénégal (16 individus/6 localités), au Nord-est du Mali (1/1), au Nord de l'Algérie (28/22) et au centre de l'Éthiopie (3/2) (Tab. 5). Nous avons également collecté huit échantillons de Chiens domestiques africains (*C. l. familiaris*) en Algérie septentrionale, au Nord-ouest du Sénégal et au Sud du Bénin. Un hybride de Loup africain x Chien domestique identifié sur des critères phénotypiques au Sénégal a également été inclus dans l'étude. Cinq Loups gris (*C. l. lupus*) du Sinaï, en Égypte (1 ; Gaubert et al. 2012) et d'Eurasie (4 ; Kirghizstan et Norvège) ont également été inclus en tant qu'échantillons de référence (c'est-à-dire en tant qu'ancêtres sauvages des Chiens domestiques africains). Les échantillons étaient de natures et de qualités diverses, comprenant – du plus fréquent au moins fréquent - des biopsies d'animaux morts (tissus et peau), des excréments, des prélèvements d'oreille de carcasses décomposées, des poils perdus et du matériel séché (peau et tissus conjonctifs crâniens).

Tableau 5. Liste détaillée des 62 échantillons utilisés dans cette étude. Les colonnes pour le cytochrome *b* (cytb) et la région de contrôle (CR) indiquent (i) le numéro d'haplotype (voir Fig. 21) et (ii) les numéros d'accèsion GenBank pour les nouveaux haplotypes (après le tiret) et les haplotypes déjà publiés (entre parenthèses). Les haplotypes du cytochrome *b* et de la région de contrôle avec des numéros d'haplotype entre parenthèses sont des fragments courts qui correspondent à 100 % à un ou plusieurs fragments plus longs. Les haplotypes de la région de contrôle sans numéro d'haplotype correspondent à des fragments courts uniques qui ne sont pas représentés dans la Fig. 20 (mais représentés en Annexe 4 dans les Figs. 4C et 4D). Les affectations taxonomiques à partir de l'ADN mitochondrial (arbres ML cytb et CR) et des microsatellites (STRUCTURE ; K=2) sont données en couleurs : jaune = loup gris / chien domestique africain ; vert = loup africain ; orange = hybride de chien africain x loup africain ; rouge = hybride de loup gris x loup africain.

Taxon	N°	Pays	Localité	Coordonnées	Sexage visuel	Sexage moléculaire (SRY / ZFX)	Echantillon	Cytochrome <i>b</i>	Région de contrôle	Microsat.	Date	Collecteur	Note
<i>C. lupaster</i>	T2818	Algérie	La Crête, Tizirt, Tizi-Ouzou	36°49'N / 4°04'E	F	F	Oreille	H4 (KT447762)	H13 - MT108914	oui	2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19A
<i>C. lupaster</i>	T2819	Algérie	Parc National d'El Kala	36°52'N / 8°26'E	F	F	Oreille	H4 (KT447762)	H18 (JQ088682)	oui	2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T2821	Algérie	Ait Zellal, Tizi-Ouzou	36°39'N / 4°20'E	F	F	Oreille	H9 - MT108907	H24 - MT108919	oui	2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19C
<i>C. lupaster</i>	Clup4	Algérie	Dey Zitoune, Parc National d'El Kala	36°50'N / 8°27'E	F	F	Tissu	H4 (KT447762)	H11 (KM670012)	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T2820	Algérie	Parc National d'El Kala	36°52'N / 8°22'E	M	M	Oreille	H4 (KT447762)	H18 (JQ088682)	oui	2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19B
<i>C. lupaster</i>	T2035	Algérie	18 km N Sétif-ville, 2 km S Aïn El Kebira, Aïn Touila	36°21'N / 5°31'E	M	M	Peau	H4 (KT447762)	H13 - MT108914	oui	2012	K. Difallah (Sétif, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T2823	Algérie	Parc National d'El Kala	36°52'N / 8°24'E	U	F	Oreille	H4 (KT447762)	H25 - MT108920	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19D
<i>C. lupaster</i>	Dj5	Algérie	Djerma, Batna	35°41'N / 6°16'E	U	F	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	Fragment court – CR2	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Clup2	Algérie	Boukhalifa, Tizi-Ouzou	36°44'N / 4°00'E	U	F	Tissu	H4 (KT447762)	H10 - MT108912	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Clup7	Algérie	Mesrou, Batna	35°31'N / 6°4'E	U	F	Tissu	H5 - MT108905	H12 - MT108913	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Clup8	Algérie	Bouzeguene, Tizi-Ouzou	36°37'N / 4°28'E	U	F	Tissu	H4 (KT447762)	H13 - MT108914	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	K1	Algérie	Hadada, Parc National d'El Kala	36°52'N / 8°37'E	U	M	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	(H10)	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	PC1	Algérie	Parc National de Taza (Museum)	36°42'N / 5°32'E	U	M	Poils	(H2, H4, H5, H7, H8)	(H13)	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19F
<i>C. lupaster</i>	T1349	Algérie	Côte entre Skikda et El-Kala	36°48'N / 7°56'E	U	M	Tissu	H4 (KT447762)	H18 (JQ088682)	oui	<2010	S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, univ. Annaba, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	CT3	Algérie	El Ourit, Tlemcen	34°47'N / 1°26'W	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	Fragment court – CR2	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Ji1	Algérie	Taza, Jijel	36°41'N / 5°32'E	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)		oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Ka2	Algérie	Tonga, Parc National d'El Kala	36°52'N / 8°29'E	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	(H18)	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Ti1	Algérie	Parc National du Djurdjura	36°29'N / 4°22'E	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	(H10)	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	

<i>C. lupaster</i>	Ch20	Algérie	Chelia, Khenchla	35°18'N / 6°37'E	U	F	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	(H12)		2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T1341	Algérie	Côte entre Skikda et El-Kala	36°48'N / 7°56'E	U	F	Tissu	H6 (JQ088659)	H15 (JQ088678)		<2010	S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, univ. Annaba, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T1346	Algérie	Côte entre Skikda et El-Kala	36°48'N / 7°56'E	U	F	Tissu	H4 (KT447762)	H16 (JQ088679)		<2010	S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, univ. Annaba, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T1347	Algérie	Côte entre Skikda et El-Kala	36°48'N / 7°56'E	U	F	Tissu	H4 (KT447762)	H11 (KM670012)		<2010	S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, univ. Annaba, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	T1348	Algérie	Côte entre Skikda et El-Kala	36°48'N / 7°56'E	U	F	Tissu	H4 (KT447762)	H17 (JQ088681)		<2010	S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, univ. Annaba, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	CT24	Algérie	Ahfir, Tlemcen	34°46'N / 1°30'W	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	Fragment court – CR2		2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	CT37	Algérie	Ain Fezza, Tlemcen	34°52'N / 1°14'W	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	Fragment court – CR2		2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Gu22	Algérie	Guenzet, Sétif	36°21'N / 4°48'E	U	U	Fèces	(H2, H4, H5, H7, H8)	Fragment court – CR2		2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	Me5	Algérie	Mekla, Tizi-Ouzou	36°39'N / 4°20'E	U	U	Fèces	(H9)	Fragment court – CR2		2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. lupaster</i>	PC2	Algérie	Tirourda, Parc National du Djurdjura	36°29'N / 4°22'E	U	U	Poils	H4 (KT447762)	H14 - MT108915		2014	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19G
<i>C. lupaster</i>	AW5	Éthiopie	Ziway	7°56'N / 38°43'E	U	F	Tissu	H3 - MT108906	H8 - MT108911	oui	2010-2011	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	Fig. 19L
<i>C. lupaster</i>	T2802	Éthiopie	Arussi	7°56'N / 39°39'E	U	F	Tissu	H3 - MT108906	H22 - MT108917	oui	2010-2011	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	
<i>C. lupaster</i>	T2803	Éthiopie	Arussi	7°56'N / 39°39'E	U	U	Tissu	H3 - MT108906	H23 - MT108918	oui	2010-2011	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	
<i>C. lupaster</i>	T1621	Mali	Terabat, Adrar des Ifoghas	19°07'N / 1°45'E	U	M	Tissu	H8 (JQ088665)	H21 (JQ088684)	oui	ND	G. Dobigny (IRD Montpellier, France)	Témoïn : MNHN CG 1999-152
<i>C. lupaster</i>	T2044	Sénégal	Walo, Congolar, Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	F	Poils	H2 - MT108904	H9 - MT108916	oui	2012	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2243	Sénégal	Parc National des oiseaux du Djoudj	16°26'N / 16°18'W	M	M	Oreille			oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2042	Sénégal	captivity (Parc de Hann, Dakar)	14°43'29'N 17' 25' 57' W	M	M	Tissu	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2012	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2043	Sénégal	Walo, Congolar, Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	M	Tissu	H2 - MT108904	H9 - MT108916	oui	2012	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2244	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	M	Tissu	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2245	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	M	Tissu	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2835	Sénégal	(seizure)	Non disponibles	U	F	Peau sèche	H2 - MT108904	H9 - MT108916	oui	2014	C. Bloch (WARA Conservation, Sénégal)	
<i>C. lupaster</i>	T2242	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	U	F	Oreille	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T1360	Sénégal	8 km de Kheune	16° 31' 00' N 16° 11' 36' W	U	F	Poils	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2011	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	

<i>C. lupaster</i>	T2836	Sénégal	(seizure)	Non disponibles	U	M	Peau sèche	H2 - MT108904	H5 - MT108910	oui	2014	C. Bloch (WARA Conservation, Sénégal)	
<i>C. lupaster</i>	T2837	Sénégal	(seizure)	Non disponibles	U	M	Peau sèche	H2 - MT108904	H5 - MT108910	oui	2014	C. Bloch (WARA Conservation, Sénégal)	
<i>C. lupaster</i>	T2838	Sénégal	(seizure)	Non disponibles	U	M	Peau sèche	H2 - MT108904	H5 - MT108910	oui	2014	C. Bloch (WARA Conservation, Sénégal)	
<i>C. lupaster</i>	T1362	Sénégal	captivity (Parc de Hann, Dakar)	14°43'29"N 17° 25' 57' W	U	M	Poils	(H2, H4, H5, H7, H8)	H19 (JQ088675)	oui	2011	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T2828	Sénégal	Kalolak (Dakar Zoo)	14° 09' 26' N 16' 04' 11' W	U	M	Poils	H2 - MT108904	H5 - MT108910	oui	<2014	C. Bloch (WARA Conservation, Sénégal)	
<i>C. lupaster</i>	T2241	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	U	M	Peau	H2 - MT108904	H9 - MT108916	oui	2013	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster</i>	T1361	Sénégal	8 km de Kheune	16° 31' 00' N 16° 11' 36' W	U	U	Poils	H4 (KT447762)	H20 (JQ088683)	oui	2011	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. lupaster x C.l. familiaris</i>	T2246	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	F	F	Tissu	H7 (JQ088656)	H19 (JQ088675)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	Fig. 19H
<i>C. l. familiaris</i>	T2822	Algérie	Tizi-Ouzou	36°44'N / 4°00'E	U	M	Oreille	H1 (KY798513)	H6 (KJ490943)	oui	2015	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	Fig. 19E
<i>C. l. familiaris</i>	Cfam9	Algérie	Sidi Belabbes	35°13'N / 0°38'W	U	M	Tissu	H1 (KY798513)	H1 (MG920360)	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. l. familiaris</i>	U17	Algérie	Ouled Aouf, Batna	35°28'N / 5°46'E	U	U	Peau sèche	H1 (KY798513)	H7 (AB605586)	oui	2016	K. Mallil (UMMTO, Algérie)	
<i>C. l. familiaris</i>	T2214	Bénin	Djidja market, Abomey	7°11'N / 1°59'E	U	F	Tissu sec	H1 (KY798513)	H3 - MT108909	oui	2013	P. Gaubert (IRD Paris) & C.A.M.S. Djagoun (Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, Bénin)	
<i>C. l. familiaris</i>	T2213	Bénin	Avogban market, Bohicon	7°11'N / 2°04'E	U	M	Langue sèche	H1 (KY798513)	H2 - MT108908	oui	2013	P. Gaubert (IRD Paris) & C.A.M.S. Djagoun (Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, Bénin)	
<i>C. l. familiaris</i>	T2247	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	M	Oreille	H1 (KY798513)	H4 (MH105046)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. l. familiaris</i>	T2249	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	M	Tissu	H1 (KY798513)	H4 (MH105046)	oui	2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	
<i>C. l. familiaris</i>	T2248	Sénégal	Kheune	16°30'N / 16°08'W	M	F	Poils	H2 - MT108904	H5 - MT108910		2014	C. Bloch (SYLVATROP, Nantes, France)	Fig. 19M
<i>C. l. lupus</i>	T1333	Égypte	Nord Sharm el Shikh, Sud du Sinai	27°59'N / 34°16'E	U	U	Tissu	(H1)	H27 (JQ088677)		2010	A. Abdelhamid (Saint Katherine Protectorate, Nature Conservation Sector, Egyptian Environmental Affairs Agency, Egypte)	
<i>C. l. lupus</i>	T151	Kirghizstan	Atsha-Kaïndé, Naryn region	41°27'N / 76°00'E	U	M	Tissu conjonctif sec	H1 (KY798513)		oui	2004	N. Lescureux (MNHN Paris, France)	
<i>C. l. lupus</i>	NW3	Norvège		Non disponibles	U	F	Tissu	H1 (KY798513)	H26 (JX508634)	oui	NA	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	
<i>C. l. lupus</i>	NW1	Norvège		Non disponibles	U	M	Tissu		H26 (JX508634)	oui	NA	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	
<i>C. l. lupus</i>	NW2	Norvège		Non disponibles	U	M	Tissu	H1 (KY798513)	H26 (JX508634)	oui	NA	E.K. Rueness (Université d'Oslo, Norvège)	

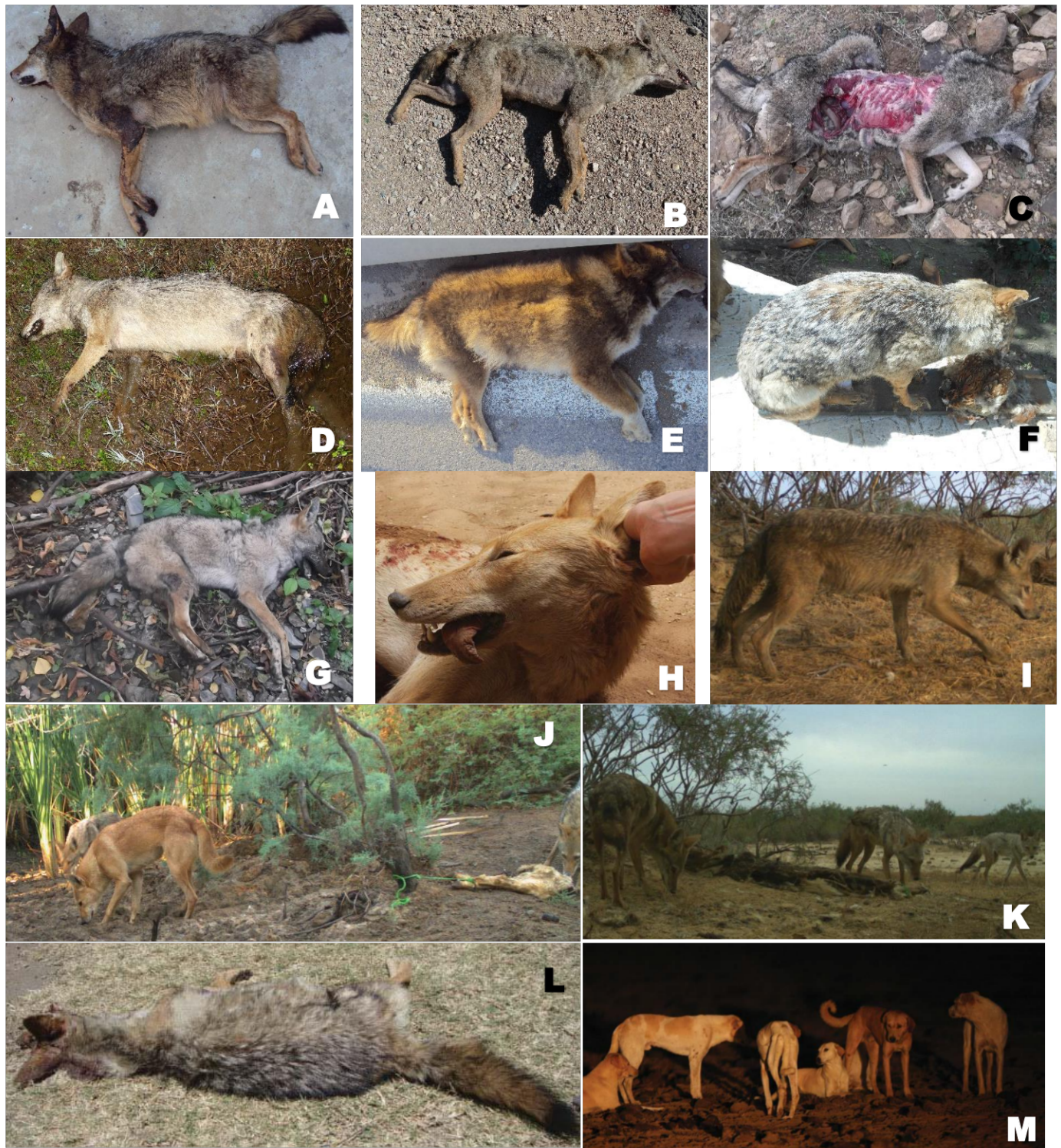


Figure 19. Variations phénotypiques au sein des Loups africains, des Chiens domestiques et de leurs hybrides. **A-** spécimen T2818, Tizirt (K. Mallil). **B-** T2820, El Kala (K. Mallil). **C-** T2821, Ait Zella (L. Hadji). **D-** T2823, El Kala (K. Mallil). **E-** Chien domestique T2822, Tizi-Ouzou (K. Mallil). **F-** spécimen de musée PC1, Taza (K. Mallil). **G-** spécimen PC2, Tirourda (L. Hadji). **H-** Hybride T2246, Sénégal (C. Bloch). **I-** individu sans les rayures ou taches typiques des Loups africains, Sénégal (J. Baarman). **J-** un potentiel hybride entre le Loup africain et le Chien domestique se nourrissant avec deux individus ressemblant à des Loups africains, Sénégal (J. Baarman). **K-** deux individus ressemblant à des Loups se nourrissant au même endroit qu'un individu plus petit semblable à un Chacal, Sénégal (J. Baarman). **L-** Hybride AW5, Éthiopie (A. Mekonnen). **M-** Groupe de Chiens sauvages africains, Sénégal (C. Bloch).

L'ADN génomique a été extrait à partir d'échantillons "frais" (biopsies et prélèvements d'oreille ; N = 33) avec le kit DNeasy Blood & Tissue (QIAGEN, Courtaboeuf, France), selon les recommandations du fabricant (protocole en Annexe 1). Les poils (N = 8) ont été traités en utilisant un protocole standard CTAB/chloroforme-isoamylique (Doyle, 1991) (Annexe 2).

Les échantillons dégradés (N = 10) ont été traités dans une plateforme isolée et dédiée (Plateforme ADN dégradé - Labex CeMEB, Université de Montpellier, France), avec des témoins négatifs à toutes les étapes de l'extraction. Les peaux séchées et les tissus conjonctifs ont été extraits à l'aide du kit DNeasy Blood and Tissue, en ajoutant 4 µl de DTT (1 M) et 20 µl supplémentaires de protéinase K pendant la lyse. Pour chaque échantillon de fèces (N = 11), environ 200 mg ont été réduits en poudre avec l'homogénéisateur Bullet Blender® en utilisant deux à trois billes en acier inoxydable (Next Advance, Troy, NY, États-Unis) dans des tubes SafeLock® de 2 ml (Eppendorf, Montesson, France) pendant 2 à 3 minutes à la vitesse 10. L'ADN génomique a été extrait avec le kit QIAamp DNA Stool Mini (QIAGEN) en suivant les recommandations du fabricant (Annexe 3).

1.2. Amplification et séquençage nucléotidique

Nous avons amplifié deux fragments mitochondriaux et adapté notre stratégie d'amplification d'amorces en fonction de la qualité de l'ADN. Pour les échantillons frais, nous avons amplifié un fragment de 402 pb du cytochrome *b* (cytb) et un fragment de 288 à 295 pb de la région de contrôle (CR) selon Gaubert et al. (2012). À partir de l'alignement d'une série de séquences de cytb et de CR obtenues pour plusieurs représentants de taxons de type loup (données non présentées), nous avons conçu deux paires d'amorces spécifiques en utilisant la plateforme web Primer3 (<https://primer3.ut.ee/>) pour amplifier des fragments plus courts à partir d'échantillons dégradés (cytb2 - 158 pb ; CR2 - 125-126 pb ; Tab. 6). Les conditions du cycle PCR sont appliquées depuis Gaubert et al. (2017). Les produits PCR ont été séquencés dans les deux sens sur un séquenceur à capillaire A3130xl (Applied Biosystems) à l'Institut des sciences de l'évolution de Montpellier (ISEM, Université de Montpellier, France). Les séquences nucléotidiques ont été alignées visuellement dans BioEdit 7.1.3 (Hall 1999) et les nouveaux haplotypes ont été déposés dans Genbank (numéros d'accès MT108904-MT108920). L'identification du genre de nos échantillons a été réalisée par PCR via la visualisation sur gel d'agarose en utilisant la co-amplification d'un segment SRY de 176 pb (♂) et d'un contrôle ZFX de 245 pb (♂♀), comme détaillé dans DeCandia et al. (2016).

Tableau 6. Paires d'amorces utilisées pour amplifier les deux fragments de gènes mitochondriaux (cytochrome *b* et région de contrôle) chez *Canis spp.*

Gène	Paires d'amorces	Séquences des amorces	T° d'hybridation	Taille du fragment (bp)	Source
Cytochrome <i>b</i>	GVL14724	GATATGAAAAACCATCGTTG	50°C	402	Modifié d'Irwin et al. (1991)
	H15149	CTCAGAATGATATTTGCCTCA			Modifié de Kocher et al. (1989)
	cytb2FCanis	TAGGAGTATGCTTRATTCTAC	54°C	158	Cette étude
	cytb2RCanis	TATAGGCCTCGTCCTACATG			Cette étude
Région de contrôle	CR1F	CCACTATCAGCACCCAAAGC	61°C	288-295	Palomares et al. (2002)
	CR2R	CCCGGAGCGAGAAGAGG			Palomares et al. (2002)
	CR2FCanis	GTACGTCGTGCATTARTGGYTT	61°C	125-126	Cette étude
	CR2RCanis	ACATTACGAGCAAGGRTTGATG			Cette étude

1.3. Génotypage des microsatellites

Nous avons génotypé nos échantillons en utilisant huit loci autosomaux (CXX.172, CXX.204, CXX.225, CXX.250, CXX.2, 468, 502, 622 ; Ostrander et al., 1993, 1995) et deux loci liés au chromosome Y (99 035, MS34B ; Sundqvist et al., 2001 ; Bannasch et al., 2005) initialement développés chez les Chiens domestiques (Tab. 7), mais dont la majorité est largement utilisée en génétique des populations et la détection des hybrides de Canidés de type Loup (par exemple, Gottelli et al., 1994 ; Roy et al., 1994 ; García-Moreno et al., 1996 ; Adams et Waits, 2007 ; Iacolina et al., 2010 ; Hindrikson et al., 2012). Les échantillons ont été génotypés par deux PCR multiplex en utilisant le kit Multiplex PCR (QIAGEN). Le multiplex 1 (M1) comprenait les locus CXX.204, CXX.250, 468, MS34B et CXX.225, et le multiplex 2 (M2) comprenait les locus 99035, 502, CXX.2, CXX.172 et 622. Les réactions de multiplexage ont été réalisées avec le Master Mix PCR Multiplex QIAGEN 2X (concentration finale de 1X), un mélange d'amorces (avant et arrière) de 0,1-0,2 mM et un ADN matrice de 10-20 ng pour un volume final de 10 µl. Les conditions du cycle PCR ont suivi les recommandations du fabricant, avec une température d'hybridation de 57 °C et 38 cycles pour les deux mélanges. Des PCRs en simple exemplaire aléatoire sur tous les locus ont été effectuées pour vérifier l'exactitude de l'approche de multiplexage. Pour les ADNs dégradés et fécaux, nous avons suivi l'approche de tubes multiples modifiée détaillée dans Ferrando et al. (2008) pour contourner les erreurs de génotypage dues aux allèles nuls/fantômes et à l'absence d'allèles (Taberlet et al. 1996). Nous avons réalisé un minimum de trois répétitions de PCR par locus et par échantillon. Les produits PCR ont été analysés sur un séquenceur à capillaires A3130xl (Applied Biosystems) à l'ISEM et la taille des allèles a été déterminée avec STRand v. 2.4.109 (Toonen et Shayne, 2001 ; <https://www.vgl.ucdavis.edu/STRand>). Les individus génotypés totalisaient au moins six locus autosomaux.

Tableau 7. Paires d'amorces utilisées pour amplifier les microsatellites sur 8 loci autosomes et 2 loci liés au chromosome sexuel Y.

Locus	F primer	R primer	Répétitions	Taille (de la littérature)	Fluorochrome	Référence	Chromosome
CXX.172	CCTGTCTCCTGTGGACCAAT	ACATGCAAAAGGACACATTACG	(TG)12	146-165	NED	Ostrander et al. (1993)	Autosome
CXX.204	CGAGAGCAACATAGGCATGA	CAAAGTGCTGTGGCAGGTC	(AC)15	202-216	VIC	Ostrander et al. (1993)	Autosome
CXX.225	AGCGACTATTATATGCCAGCG	CTCATTGGGTGTAAGTGGCG	(GT)13	160-172	NED	Ostrander et al. (1993)	Autosome
CXX.250	TTAGTTAACCCAGCTCCCCCA	TCACCCGTGTAGCTGCTCAA	(AC)18 A2 (TC)4	123-135	6FAM	Ostrander et al. (1993)	Autosome
CXX.2	TATTAATCCCAGTCACCACCC	AGGTCCCAGACCCGAGTCC	(AC)16 NN (AC)2	207-219	PET	Ostrander et al. (1993)	Autosome
468	AAGAGCATACCCATGATGTC	TAAAAGAGGGTGAAAAGATGC	(TG)17	189-197	6FAM	Ostrander et al. (1995)	Autosome
502	TTTGAAAGGCTGTATGCATCC	GTTATGGCCAAGTACTCTTCCA	(AC)15	166-171	PET	Ostrander et al. (1995)	Autosome
622	CTTGTGCAATCATCATCTTGA	CCCAGGTACCTATGGCT	(TG)13	210-223	NED	Ostrander et al. (1995)	Autosome
650-79.3	AGTTTCTGCCAGGAAGGAC	AGCTGAGCGGTTTGAAACTT	(CA)13	120-132	VIC	Bannasch et al. (2005)	Heterosome (Y)
MS34B	AGCCATTCTGGCCGAGTCC	GGTCCCCTTTTGCCATAGTGT	(CA)17	178-192	PET	Sundqvist et al. (2001)	Heterosome (Y)

1.4. Analyse des séquences nucléotidiques

Étant donné que la couverture en cytb + CR chevauchait parfois partiellement entre les individus, nous avons utilisé quatre alignements différents de séquences d'ADN mitochondrial (ADNmt) pour valider nos analyses phylogénétiques et de diversité génétique :

- (1) séquences cytb de 402 pb (cytb1 ; N = 48) ;
- (2) séquences cytb de 158 pb (cytb2 ; N = 59) ;
- (3) séquences CR de 297 pb (CR1 ; N = 48) ;
- (4) séquences CR de 126 pb (CR2 ; N = 59).

Ici, Cytb2 et CR2 comprenaient les courtes séquences nucléotidiques obtenues à partir des échantillons d'ADN dégradé.

Les indices de diversité génétique pour les populations de Loups africains (Algérie, Sénégal et Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains ont été calculés dans DNASP v. 6.12.01 (Librado et Rozas, 2009), comprenant le nombre d'haplotypes (h), la diversité des haplotypes (Hd), la diversité nucléotidique (π) et le nombre moyen de différences nucléotidiques (k). L'attribution de l'analyse phylogénétique entre toutes les séquences d'ADNmt du Loup africain et des lignées du Loup gris + Chien domestique a été réalisée à l'aide d'une analyse phylogénétique par maximum de vraisemblance (ML) dans MEGA v. 10.0.2 (Kumar et *al.*, 2018).

Étant donné que les topologies des arbres basées sur les quatre alignements étaient similaires, nous avons également effectué une analyse phylogénétique sur l'ensemble de données concaténé (N = 60 ; 699 pb). Les modèles d'évolution des séquences les mieux adaptés ont été sélectionnés pour chaque jeu de données à l'aide des scores BIC (Schwarz, 1978), comme suit : cytb1 = T92, cytb2 = K2, CR1 = HKY + G + I, CR2 = T92 + G, concaténé = T92 + G + I. Le soutien nodal le long des arbres a été estimé avec 1 000 réplicats de bootstrap (Felsenstein, 1985).

Pour évaluer la distribution des haplotypes entre le Loup africain et les lignées du Loup gris + Chien domestique, nous avons utilisé les alignements d'ADNmt les plus informatifs (cytb1 et CR1) et construit des réseaux de jonction médiane dans Network v. 5.0.1.1 (<https://www.fluxus-engineering.com>), avec $\epsilon = 0$ pour minimiser les réseaux médians alternatifs (Polzin et Daneshmand, 2008). Les haplotypes ont été regroupés avec DNASP. Nous avons également utilisé cytb1 et CR1 pour calculer les valeurs Φ_{ST} (différenciation par paires) avec ARLEQUIN v. 3.5.2.2 (Excoffier et Lischer, 2015) et estimer la différenciation entre les Loups africains (Algérie, Sénégal, Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains. Les niveaux de signification ($P < 0,05$) des valeurs Φ_{ST} par paires ont été calculés à partir de 10 000 permutations aléatoires.

1.5. Analyse des microsatellites

Les huit loci autosomes ont été examinés pour les erreurs de génotypage, les allèles manquants et les allèles nuls à l'aide de MICROCHECKER v.2.2.3. (Van Oosterhout et *al.*, 2004) dans les deux populations géographiques les mieux représentées (Algérie - N = 18 ; Sénégal - N = 16). Nous avons utilisé GENEPOP v. 4.7.0 (Rousset, 2017) pour effectuer des tests exacts de déviation par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg et de déséquilibre de liaison entre les locus (Guo et Thompson, 1992) dans les populations algériennes et

sénégalaises. Les niveaux de signification ont été calculés par la méthode de la chaîne de Markov en utilisant 10 000 étapes de mémorisation, 500 lots et 1000 itérations subséquentes par lot pour maintenir les estimations d'erreur standard $< 0,01$ (Raymond et Rousset, 1995). La diversité génétique a été mesurée pour toutes les populations ($N = 47$) en tant que nombre moyen d'allèles (N_a), nombre effectif d'allèles (N_e), hétérozygoties observées (H_o) et attendues (H_e) pour chaque population géographique en utilisant GenAIEx v. 6.5 (Peakall et Smouse, 2006) et FSTAT v. 2.9.3.2 (Goudet, 2001). Nous avons appliqué la méthode de rareté mise en œuvre dans HP-RARE v. June-6-2006 (Kalinowski, 2005) pour estimer la richesse allélique (AR) et la richesse allélique privée (PAR) (taille minimale de l'échantillon = 6 gènes). Nous avons calculé le coefficient de consanguinité (FIS) (Weir et Cockerham, 1984) pour chaque population en utilisant FSTAT avec 10 000 permutations. Nous avons utilisé la technique du taux de fausses découvertes (FDR) pour éliminer les fausses attributions de signification par hasard sous $\alpha = 0,05$ (Verhoeven et *al.*, 2005). L'option de balisage multilocus a été exécutée dans GenAIEx pour évaluer la proportion de génotypes identiques dans notre ensemble de données (sous-option 'Correspondances').

La diversité génétique dans les deux locus du chromosome Y a été mesurée comme le nombre d'allèles différents et effectifs (N_a^* , N_e^*), l'indice d'information des allèles de Shannon (I), la diversité des haplotypes (h) et la diversité des haplotypes non biaisée (uh) dans GenAIEx. Les deux locus du chromosome Y ont également été marqués conjointement comme des haplotypes (99035 + MS34B) et leurs fréquences respectives ont été estimées dans chaque population. Nous avons utilisé les locus autosomes pour réaliser une analyse en composantes principales (PCoA) parmi les individus, en calculant une matrice de distance au carré (Φ) (Smouse et Peakall, 1999) dans GenAIEx. Nous avons estimé la différenciation génétique entre les populations par des estimations par paires de FST (identiques à θ_{WC} étendu) (Weir et Cockerham, 1984). Nous avons évalué le départ significatif de zéro en utilisant 10 000 permutations dans ARLEQUIN. Nous avons utilisé STRUCTURE v.2.3.4 (Pritchard et *al.*, 2000 ; Pritchard ; 2010) pour évaluer la structure de la population chez les Loups africains, les Loups gris européens et les Chiens domestiques africains, en combinant les huit locus autosomaux (diploïdes) et les deux locus du chromosome Y (haploïdes). Une deuxième analyse excluant les locus du chromosome Y a été exécutée afin d'évaluer l'influence potentielle des locus du chromosome Y sur les résultats de STRUCTURE (notamment parce que les locus du chromosome Y présentaient un niveau équitable de données manquantes).

Nous avons effectué 20 runs indépendants pour $K = 1-8$ en utilisant 105 itérations de chaînes de Markov Monte Carlo (MCMC) et burnin = 104, en supposant l'admixture et des fréquences alléliques non corrélées. Compte tenu de la grande variance intra-population, de l'échantillonnage déséquilibré entre les populations et du faible signal de structuration observé lors de l'exécution de STRUCTURE avec des informations génétiques uniquement (données non présentées), nous avons utilisé des informations de population antérieures en utilisant le modèle LOCPRIOR (Hubisz et *al.*, 2009). Sur la base des valeurs FST (voir "Résultats") et de la proximité géographique, nous avons délimité quatre "populations" (Loups africains d'Algérie-Sénégal-Mali, Loups africains d'Éthiopie, Loups gris et Chiens domestiques africains), en excluant l'hybride présumé (T2246). Nous avons estimé la valeur K la plus probable en utilisant la méthode ΔK (Evanno et *al.*, 2005) telle qu'implémentée dans Structure Harvester (Earl et VonHoldt, 2012).

2. Résultats

2.1. Séquences nucléotidiques

Les différents arbres phylogénétiques basés sur les quatre alignements de séquences mitochondriales et le jeu de données concaténé ont produit des topologies similaires (bien que moins soutenues avec les alignements plus courts *cytb2* et *CR2*) (Annexe 4, figs. 4C, 4D), où les Loups africains (d'Algérie, du Sénégal, du Mali et d'Éthiopie) et les Loups gris + les Chiens domestiques africains se regroupent en deux lignées distinctes (Fig. 20, Annexe 4, Fig. 22).

Bien qu'il n'y ait pas eu de modèle phylogénétique clair au sein de chaque lignée, deux groupes sont constamment identifiables chez les Loups africains, comprenant une lignée sénégalaise sans délimitation géographique spécifique et la lignée éthiopienne. Un chien domestique du Sénégal (T2248) a été phylogénétiquement attribué au Loup africain. L'échantillon hybride du Sénégal qui a été identifié a priori sur des critères phénotypiques (T2246) s'est également groupé avec la lignée des Loups africains (Fig. 20).

Nous avons détecté 4 nouveaux haplotypes *cytb1* et 11 nouveaux haplotypes *CR1* chez le Loup africain, ainsi que 3 nouveaux haplotypes *CR1* chez le Chien domestique africain (Tab. 5). Les réseaux d'haplotypes ont montré une séparation similaire et nette entre les groupes d'haplotypes de Loups africains et de Loups gris + Chiens domestiques africains (*cytb1CR1* : 12–20 mutations ; Fig. 21), avec un seul haplotype *cytb1* pour les Loups gris + Chiens domestiques africains (contre huit haplotypes *CR1*). Les hybrides T2246 et T2248 - tels qu'ils ont été détectés à partir de l'analyse phylogénétique - se sont regroupés avec les Loups africains. Au sein de la lignée des Loups africains, il n'y a pas de structure géographique soutenue, bien que les haplotypes étaient en général uniques à chaque pays. L'haplotype *cytb1* le plus courant (H4 - N = 14) a été partagé entre l'Algérie et le Sénégal. Au sein du groupe d'haplotypes de Loups africains, les 19 haplotypes *CR1* étaient répartis de manière égale en termes de fréquences relatives et aucun n'était partagé entre l'Algérie et le Sénégal. Le nombre de mutations séparant les haplotypes au sein des loups africains variait entre 1–3 (*cytb1*) et 1–8 (*CR1*). La lignée éthiopienne et la lignée distincte du Sénégal (H3-H7*cytb1*/H8-H19-H22-H23*CR1*) montraient les plus grandes distances par rapport au reste des Loups africains (Fig. 21).

Le sexage moléculaire a établi la présence de 24 ♀ et 25 ♂ dans notre jeu de données (huit fèces et cinq tissus dégradés n'ont pas pu être sexés), avec seulement deux conflits entre les diagnostics visuels et moléculaires (Tab. 5).

Les indices de diversité génétique basés sur les quatre alignements de séquences mitochondriales ont généralement produit des valeurs et des tendances similaires (Tab. 8). Les Loups gris avaient les valeurs de diversité génétique les plus faibles, tandis que les populations algériennes et sénégalaises de Loups africains avaient généralement les valeurs les plus élevées, suivies des Loups éthiopiens et des Chiens domestiques africains.

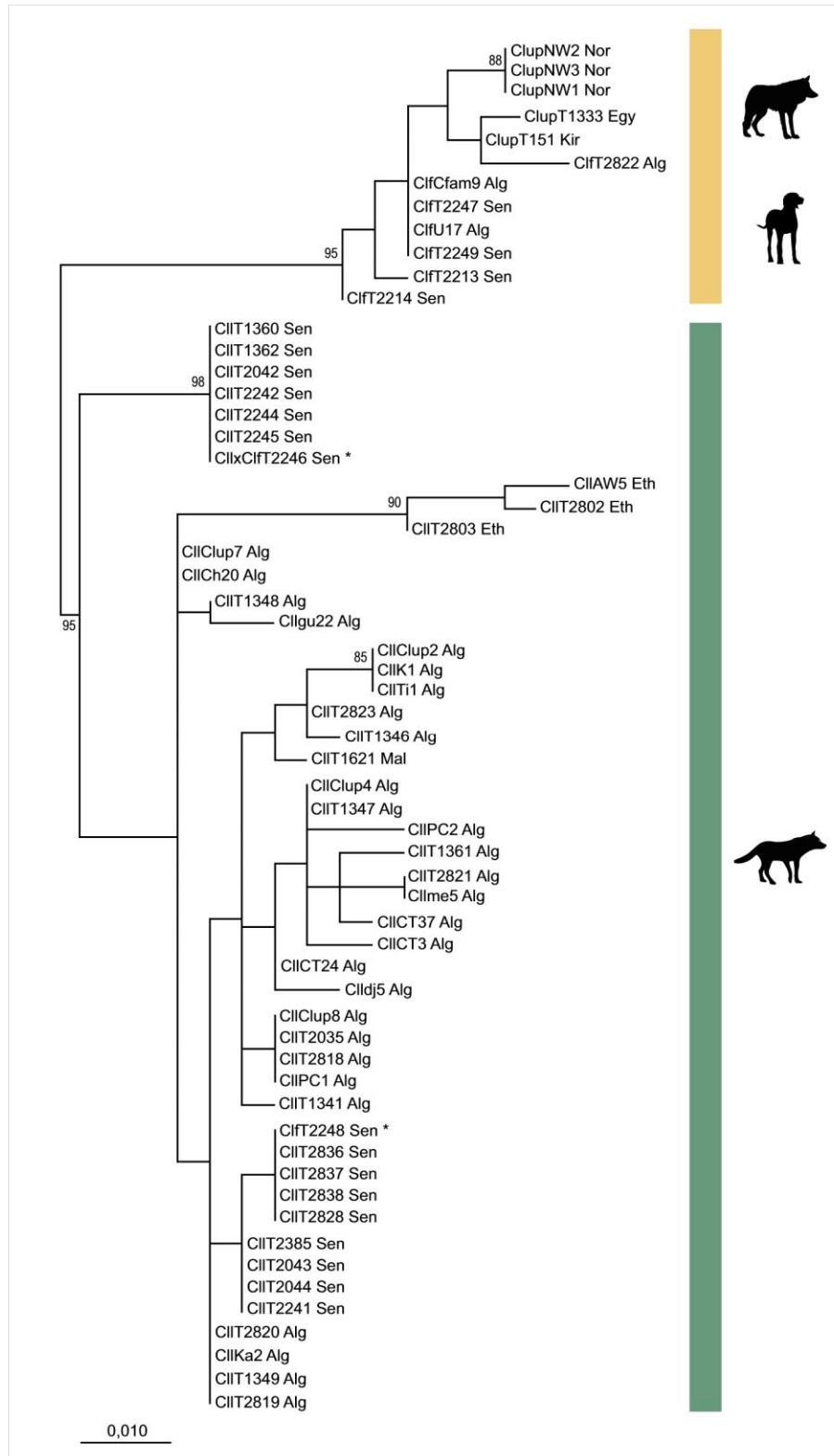


Figure 20. Arbre phylogénétique de maximum de vraisemblance enraciné au point médian des Loups africains, des Loups gris et des Chiens domestiques africains, basé sur les séquences concaténées du cytochrome *b* et de la région de contrôle. Les valeurs aux nœuds correspondent à un support de bootstrap supérieur à 75 %. La barre horizontale indique une divergence de 1,0 %. Clup = Loup gris ; Clf = Chien domestique africain ; CII = Loup africain. Les numéros d'échantillon se réfèrent au Tableau 5. Encadré jaune = groupe "Loups gris/Chiens domestiques africains" ; encadré vert = groupe "Loups africains" ; astérisques = hybrides de loup africain × chien domestique africain identifiés a priori (T2246) et a posteriori (T2248).

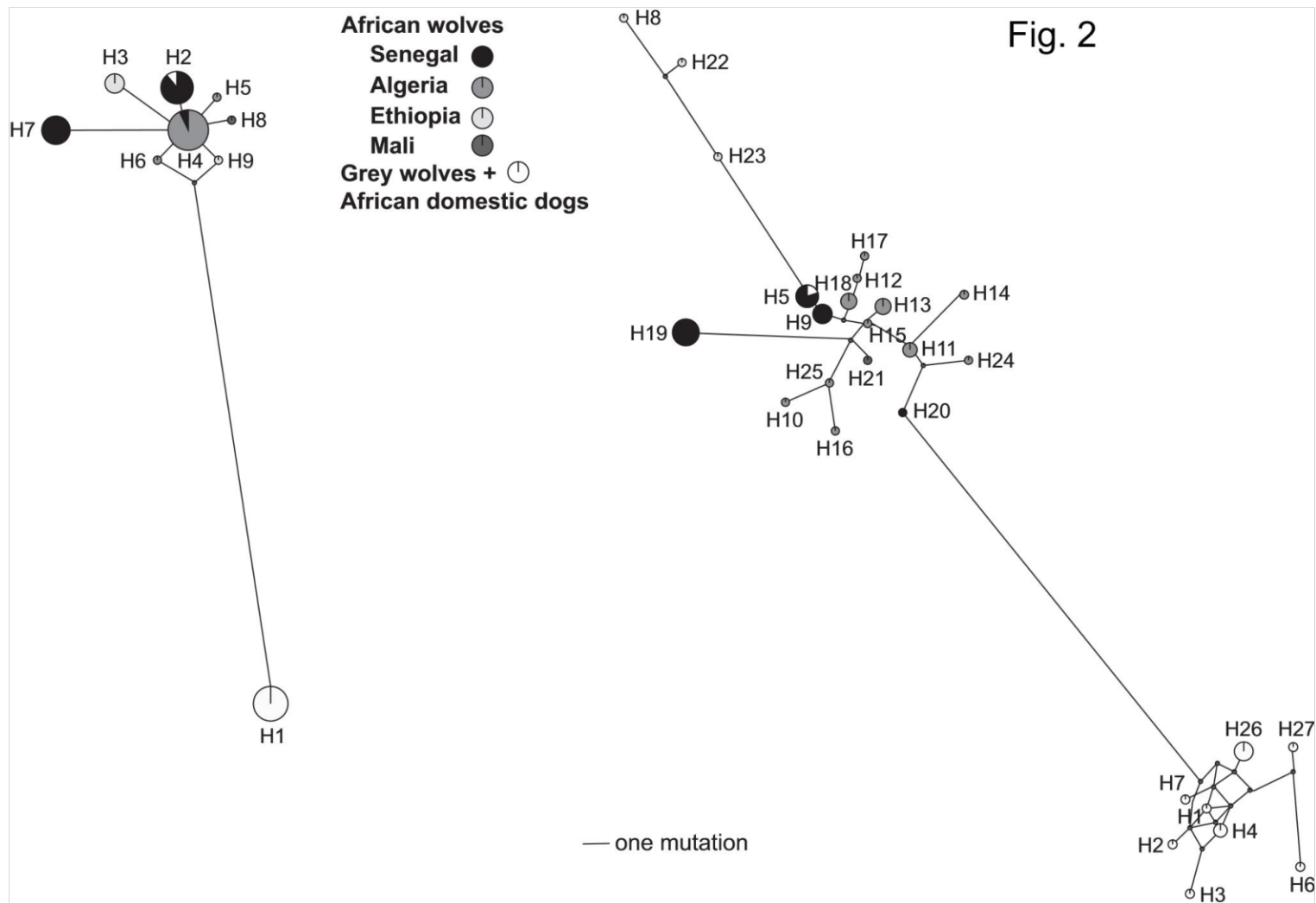


Figure 21. Réseaux d'haplotypes entre les Loups africains, les Loups gris et les Chiens domestiques africains basés sur un alignement de *cytb1* (à gauche) et *CR1* (à droite). Les numéros d'haplotype se réfèrent au Tableau 5. La taille des cercles reflète le nombre d'échantillons pour un haplotype donné (par exemple, H6_{cytb1} représente un échantillon). Les petits cercles gris sans numéros sont des haplotypes hypothétiques (manquants).

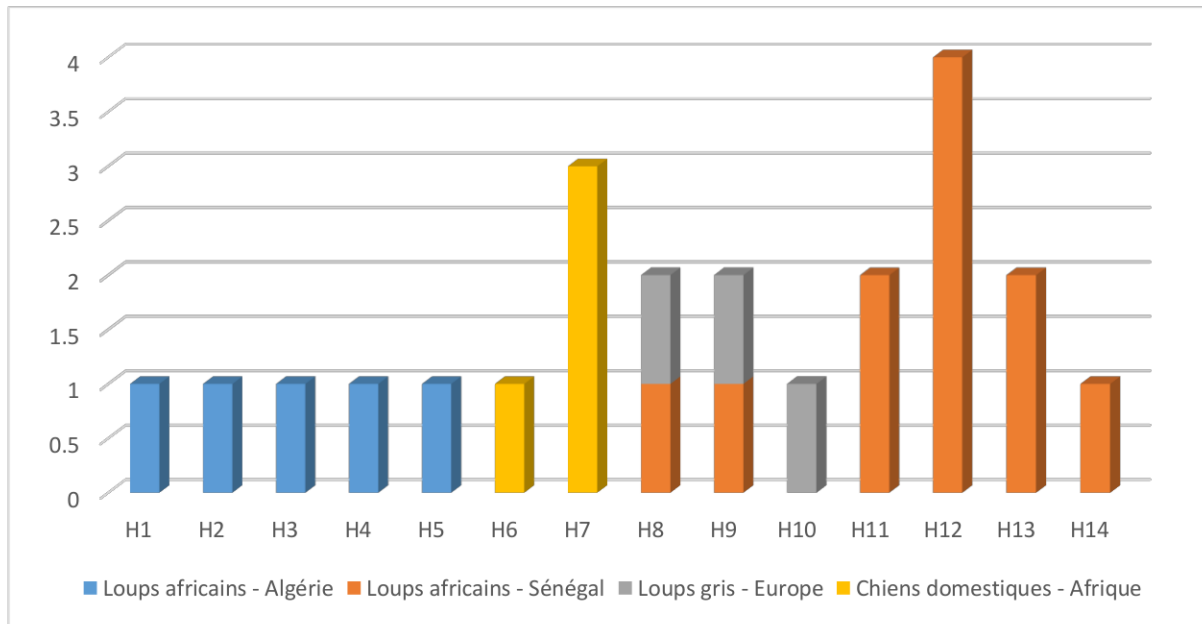


Figure 22. Répartition des haplotypes entre Loups africains d’Algérie, Loups africains du Sénégal, Loups gris et Chiens domestiques africains, basés sur les microsatellites des loci liés au chromosome sexuel Y. Les haplotypes H8 et H9 sont communs aux Loups africains du Sénégal et aux Loups gris.

Tableau 8. Diversité mitochondriale parmi les Loups africains (Algérie, Sénégal et Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains. (h) numéro d’haplotype, (Hd) diversité des haplotypes, (π) diversité nucléotidique, (k) nombre moyen de différences nucléotidiques. Cytb1-CR1 et cytb2-CR2 correspondent respectivement aux fragments long et court du cytochrome *b* et de la région de contrôle.

	N cytb1-cytb2 / N CR1-CR2	h		Hd		π		k	
		cytb1-2	CR1-2	cytb1-2	CR1-2	cytb1-2	CR1-2	cytb1-2	CR1-2
Loups africains – Algérie	16-27 / 16-27	4-3	11-16	0.21-0.35	0.94-0.95	0.001	0.015-0.030	0.22-0.38	4.24-3.72
Loups africains – Sénégal	15 / 15	3-1	4	0.59-0.00	0.74	0.005-0.000	0.020-0.030	2.08-0.00	5.89-5.37
Loups africains – Ethiopie	3 / 3	1	3	0.00	1.00	0.000	0.014-0.032	0.00	4.00
Loups gris	4 / 4	1	2	0.00	0.50	0.000	0.009-0.016	0.00	2.50-2.00
Chiens domest. – Afrique	7 / 7	1	6-5	0.00	0.95-0.86	0.000	0.015-0.024	0.00	4.33-3.00

La mesure globale de différenciation génétique entre les populations était élevée ($\Phi_{ST}^{\text{cytb1-CR1}} = 0,898-0,718$; $P < 0,001$). La variabilité génétique entre les populations ($\text{cytb1CR1} : 90-72\%$) était plus grande que la variabilité au sein des populations (10–28 %). Toutes les comparaisons par paires ont montré un niveau significatif de différenciation ($P < 0,05$; Tab. 9) avec cytb1 et CR1, sauf entre les loups gris et les chiens domestiques africains (cytb1). Nous avons observé les valeurs de Φ_{ST} les plus élevées pour les loups africains par rapport aux loups gris + chiens domestiques ($> 0,889-0,786$), et les valeurs de Φ_{ST} les plus faibles entre les populations de loups africains ($< 0,569-0,494$), avec des valeurs intermédiaires pour la paire de populations de loups africains éthiopiens-algériens (0,855–0,668).

Tableau 9. Différenciation par paires (Φ_{ST}) entre les Loups africains (Algérie, Sénégal, Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains. Cytb1 et CR1 correspondent respectivement aux fragments longs du cytochrome *b* et de la région de contrôle.

cytb1

	1	2	3	4	5
1 Chiens domestiques - Afrique					
2 Loups africains - Ethiopie	1.00000*				
3 Loups africains - Sénégal	0.90480*	0.56928*			
4 Loups africains - Algérie	0.98087*	0.85469*	0.36878*		
5 Loups gris	0,00000	1.00000*	0.88900*	0.97772*	

CR1

	1	2	3	4	5
1 Chiens domestiques - Afrique					
2 Loups africains - Ethiopie	0.82986*				
3 Loups africains - Sénégal	0.78589*	0.49352*			
4 Loups africains - Algérie	0.82771*	0.66756*	0.22360*		
5 Loups gris	0.33789*	0.86116*	0.79877*	0.83982*	

* $P < 0,05$

2.2. Microsatellites

Il n'y a pas d'évidence de mauvais génotypage, de déperdition importante d'allèles ou d'allèles nuls dans les populations algériennes et sénégalaises ($P > 0,05$; données non présentées). Il n'y a pas de déviation significative par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg. Un déséquilibre de liaison n'est détecté qu'entre la paire de locus 502-CXX.172 dans la population algérienne. Tous les individus ont des génotypes uniques. Tous les indices de diversité montrent une plus grande diversité génétique dans les populations algériennes et sénégalaises par rapport aux Loups éthiopiens, aux Loups gris et aux Chiens domestiques africains (Tab. 10).

Dans les populations algériennes et sénégalaises, le nombre effectif d'allèles est approximativement deux fois plus élevé que dans les autres « populations » (5,01–5,67 contre 2,71–2,83). Les Chiens domestiques africains présentent la valeur la plus élevée du coefficient de consanguinité ($FIS = 0,226$). La tendance est similaire pour les deux loci du chromosome Y (Tab. 11), sauf que les Loups gris partagent également les valeurs de diversité génétique les plus élevées avec les populations algériennes et sénégalaises (diversité haplotypique non biaisée $uh = 0,67–1,00$) par rapport aux Chiens domestiques africains (0,00–0,50).

Les graphiques de l'analyse en composantes principales (ACP) montrent une structure entre les « populations » (Fig. 23), avec les Loups africains (Algérie, Sénégal et Mali) et les Loups gris + les Chiens domestiques africains se séparant le long de l'ACPI (environ 12 % de la variance expliquée). Les Loups africains d'Éthiopie et l'hybride présumé T2246 du Sénégal ont une position intermédiaire entre les deux groupes, bien que T2246 soit légèrement plus proche des Loups gris et des Chiens africains sur ACPI et III (environ 18,4 % cumulés).

La mesure globale de la différenciation génétique entre toutes les populations est élevée ($FST = 0,206$; $P = 0,001$). La variabilité génétique au sein des populations (88 %) est plus grande que la variabilité entre les populations (12 %). Toutes les comparaisons par paires montrent un niveau significatif de différenciation ($P < 0,05$; Tab. 12). Nous avons observé les valeurs de FST les plus élevées ($> 0,200$) entre les Loups africains et les Loups gris + les Chiens domestiques, et la valeur de FST la plus faible (0,019) entre les populations de Loups africains algériennes et sénégalaises.

Les haplotypes du chromosome Y (99035 + MS34B) sont propres aux Loups algériens (H1–H5 ; $N = 5♂$) et aux Chiens domestiques africains (H6–H7 ; $N = 4♂$). Les Loups sénégalais (H11–H14 ; $N = 9♂$) et les Loups gris (H10 ; $N = 1♂$) ont à la fois des haplotypes privés ainsi que deux haplotypes partagés (H8–H9 ; $N = 4♂$) (Fig. 22).

Les analyses d'assignation bayésiennes réalisées avec STRUCTURE sur le jeu de données combiné (loci autosomes + chromosome Y) (Fig. 25) et les loci autosomes seuls ont donné des résultats similaires (résultats non présentés). La valeur K la plus probable était 2, alors que la plus grande valeur $\ln Pr(X|K)$ était pour $K = 3$ (Fig. 24).

$K = 2$ sépare (1) les Loups africains d'Algérie, du Sénégal et du Mali (loups d'Afrique du Nord et de l'Ouest : NAW) de (2) les Loups africains d'Éthiopie (AWE), les Loups gris (GW) et les Chiens domestiques africains (ADD). À $K = 2$, des individus hybrides de Loups africains sont détectés dans NAW (4 en Algérie, 2 au Sénégal) et dans AWE (1) (Tab. 5 ; Fig. 25). L'hybride du Sénégal (T2246) est principalement assigné au groupe contenant AWE + GW + ADD.

Tableau 10. Diversité génétique parmi les Loups africains (Algérie, Sénégal et Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains, basée sur les loci autosomes. N_a : nombre moyen d'allèles ; N_e : nombre effectif d'allèles ; H_e : hétérozygotie attendue ; H_o : hétérozygotie observée ; A_R : richesse allélique ; PAR : richesse allélique privée ; F_{IS} : coefficient de consanguinité.

	N	N_a	N_e	H_e	H_o	A_R	PAR	F_{IS}
Loups africains – Algérie	18	9.250	5.668	0.783	0.800	4.08	0.84	0.009
Loups africains – Sénégal	16	6.875	5.006	0.744	0.812	3.79	0.85	-0.060
Loups africains – Ethiopie	3	3.125	2.713	0.590	0.625	3.13	0.46	0.143
Loups gris	4	3.375	2.828	0.559	0.656	3.03	0.59	-0.030
Chiens domestiques – Afrique	6	3.500	2.819	0.581	0.504	2.90	0.37	0.226*

* $P < 0.05$

Tableau 11. Diversité génétique parmi les loups africains (Algérie, Sénégal), les loups gris et les chiens domestiques africains, basée sur les loci du chromosome Y. N_a^* : nombre d'allèles différents ; N_e^* : nombre d'allèles effectifs ; I : indice d'information de Shannon ; h : diversité des haplotypes ; uh : diversité des haplotypes non biaisée.

	Locus	N	N_a^*	N_e^*	I	h	uh
Loups africains – Algérie	99035	5	4	3.57	1.33	0.72	0.90
	MS34B	5	4	3.57	1.33	0.72	0.90
Loups africains – Sénégal	99035	11	4	3.10	1.24	0.68	0.75
	MS34B	11	4	2.69	1.17	0.63	0.69
Loups gris	99035	3	3	3.00	1.10	0.67	1.00
	MS34B	3	2	1.80	0.64	0.44	0.67
Chiens domestiques – Afrique	99035	4	2	1.60	0.56	0.38	0.50
	MS34B	4	1	1.00	0.00	0.00	0.00

Tableau 12. Différenciation génétique (F_{ST}) entre les Loups africains (Algérie, Sénégal, Éthiopie), les Loups gris et les Chiens domestiques africains, basée sur les loci autosomes.

	Loups africains - Algérie	Chiens domestiques - Afrique	Loups africains - Éthiopie	Loups gris	Loups africains - Sénégal
Loups africains - Algérie	0,000	Loups africains - Éthiopie	Loups gris	Loups africains - Sénégal	
Chiens domestiques - Afrique	0,159***	0,000			
Loups africains - Éthiopie	0,121***	0,206*	0,000		
Loups gris	0,147***	0,181**	0,253*	0,000	
Loups africains - Sénégal	0,019*	0,186***	0,164***	0,202***	0,000

*** $P < 0.001$

** $P < 0.01$

* $P < 0.05$

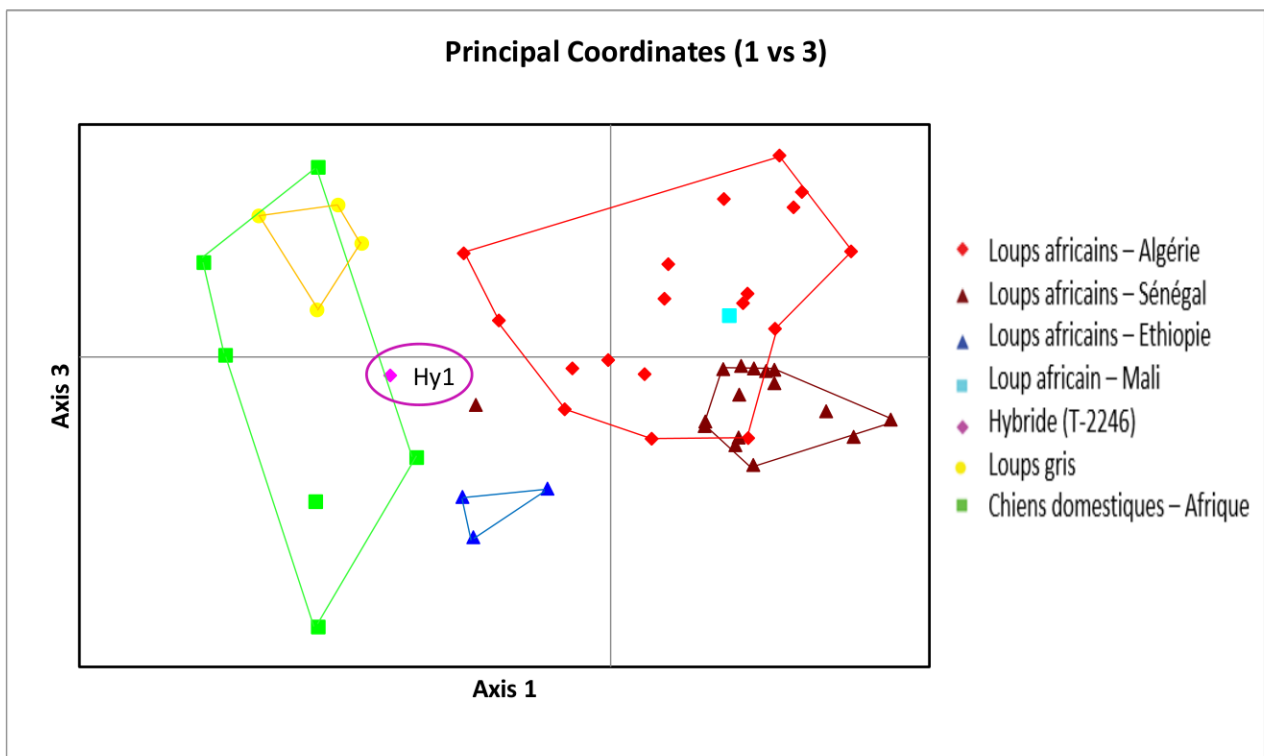
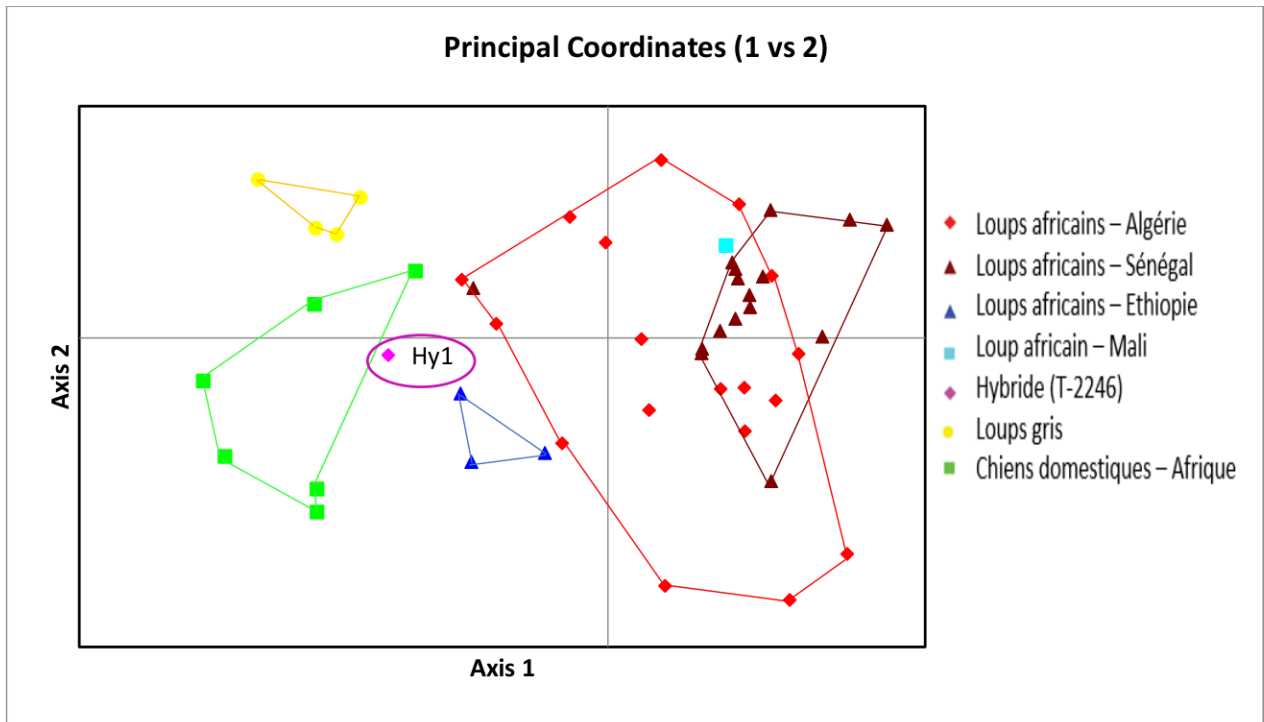


Figure 23. Analyse en composantes principales (ACP) entre les individus de Loups africains et de Loups gris / Chiens domestiques africains basée sur les loci autosomes.

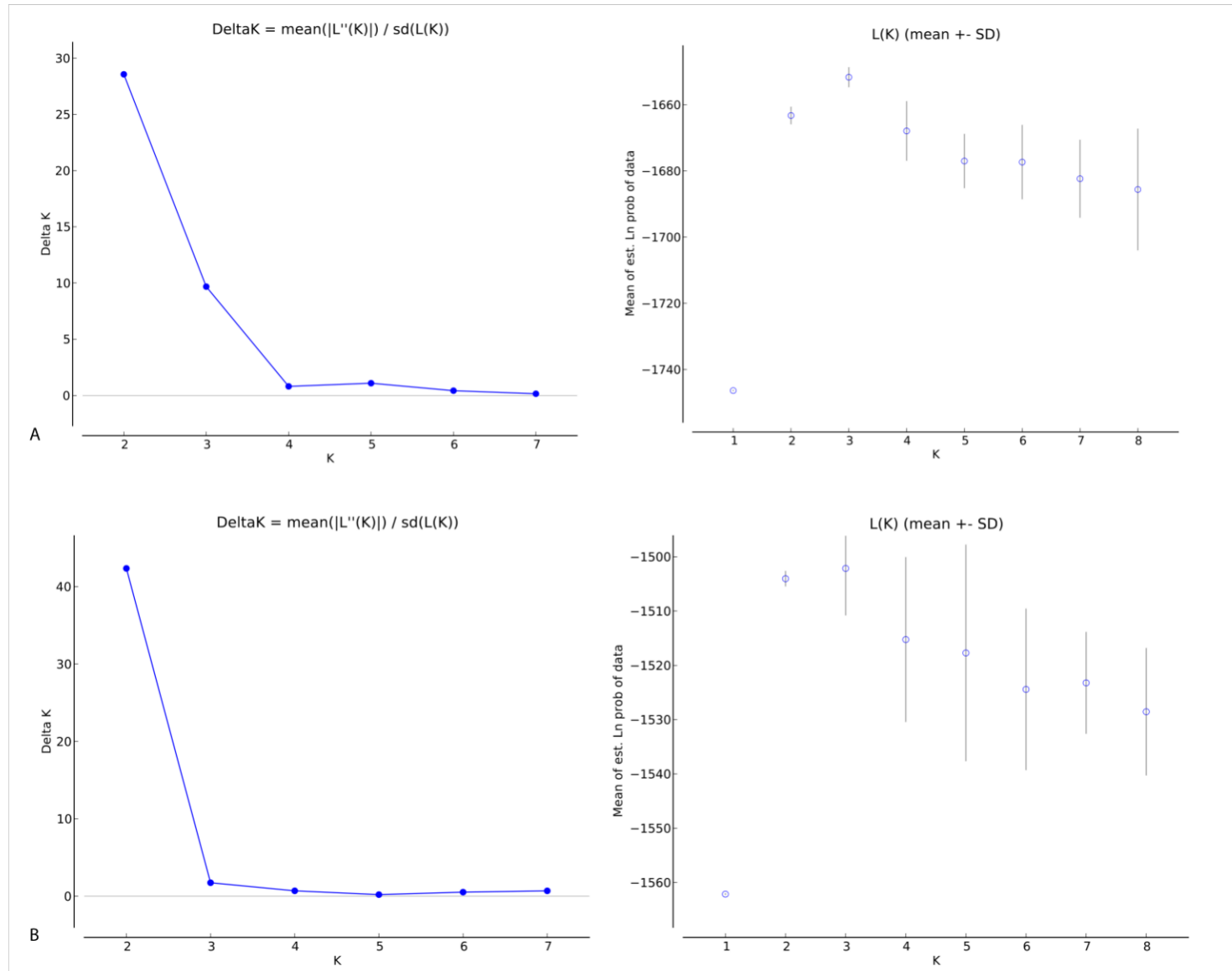


Figure 24. Valeurs optimales de K dérivées de l'analyse avec STRUCTURE du jeu de données combiné (loci autosomes + chromosome Y ; A) et des seuls loci autosomes (B), représentées sous forme de graphiques ΔK (gauche) et $\text{Ln Pr}(X|K)$ (droite).

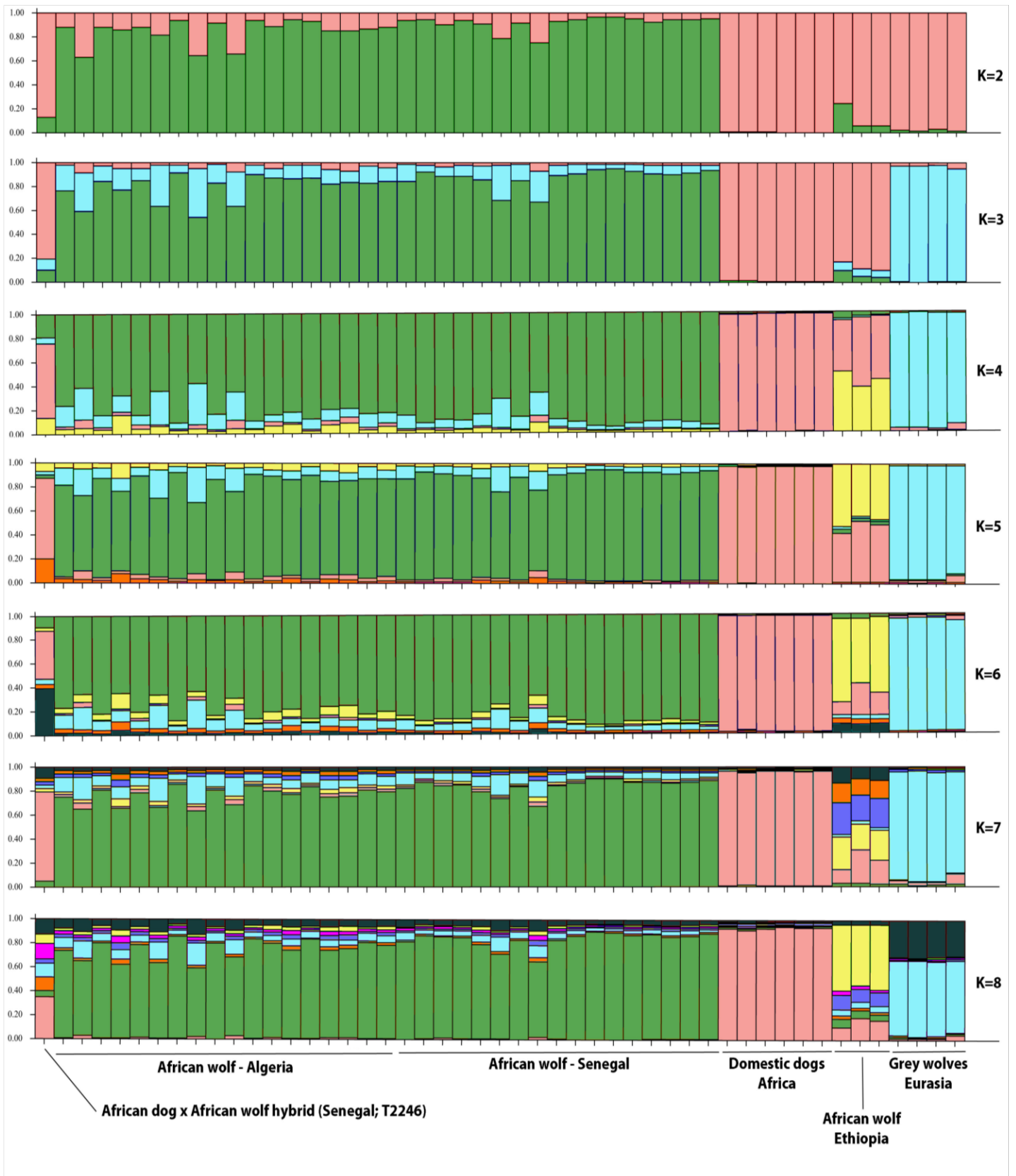


Figure 25. Graphiques des probabilités d'assignations déduites dans STRUCTURE parmi les individus de Loups africains, de Chiens domestiques africains, de Loups gris et de leurs hybrides, en utilisant les loci autosomes + chromosome Y. Chaque individu est représenté par une barre verticale. K varie de 2 à 8.

À $K = 3$, les GW se distinguent des AWE et ADD, l'hybride T2246 et AWE étant principalement assignés à ADD, tandis que les six individus NAWA sont mélangés avec GW.

À $K = 4$, les AWE sont assignés à un groupe distinct mélangé avec ADD. Étant donné que les valeurs de K entre 5 et 8 n'ont pas donné de modèle de regroupement supplémentaire dans l'ensemble de données, nous considérons $K = 4$, qui distingue les Loups africains d'Afrique du Nord-Ouest (NAWA), les Loups africains d'Éthiopie (AWE ; hybrides), les Chiens domestiques africains (ADD) et les Loups gris (GW), pour assigner parentalement les hybrides détectés. Ainsi, les six individus de NAWA montrent des signes de mélange avec les Loups gris, tandis que l'hybride T2246 du Sénégal est fortement mélangé avec les Chiens domestiques africains. Les trois AWE sont mélangés avec les Chiens domestiques africains.



Figure 26. Graphiques des assignations probabilistes inférées dans STRUCTURE pour les génotypes authentiques et simulés (HYBRIDLAB) chez le Loup africain, les Loups gris + les Chiens domestiques et les hybrides F1, en utilisant des loci autosomes. Le génotype de chaque individu (authentique ou simulé), représenté par une barre verticale, est assigné à $K=2$

3. Discussion

Notre approche combinant le séquençage de l'ADN mitochondrial et le génotypage autosomal/hétérosomal s'est avérée efficace pour évaluer la diversité génétique des populations de Loups africains, mais aussi pour caractériser les flux de gènes et les hybridations Loup africain – Chien domestique (Vilà et *al.*, 2003). Suivant un mode d'hérédité cytoplasmique (transmission exclusivement maternelle), L'ADNmt revêt une grande importance pour déterminer la direction de l'hybridation et de l'introgession (Costedoat et *al.*, 2004).

En outre, nos résultats confirment plusieurs tendances de diversité génétique observées dans des études précédentes, y compris des enquêtes génomiques à grande échelle (Rueness et *al.*, 2011 ; 2015 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Koepfli et *al.*, 2015 ; Karssene et *al.*, 2018 ; Gopalakrishnan et *al.*, 2018 ; Eddine et *al.*, 2020). Bien que notre étude comprenne un ensemble d'échantillons relativement restreint de Chiens africains et de Loups gris, ce qui pourrait biaiser les estimations de la diversité génétique et de la différenciation, nous considérons cette concordance avec les enquêtes précédentes comme un gage de la fiabilité de nos données. Les Chiens domestiques africains ont généralement montré les niveaux de diversité les plus faibles avec un niveau élevé de consanguinité, comme observé chez les Chiens domestiques en général (vonHoldt et *al.*, 2010 ; Leroy, 2011 ; Liu et *al.*, 2017), tandis que les populations de Loups africains d'Afrique du Nord-Ouest (d'Algérie et du Sénégal) avaient la plus grande diversité génétique (Gaubert et *al.*, 2012 ; Karssene et *al.*, 2018).

Les Loups sénégalais partageaient deux haplotypes de chromosome Y avec les Loups gris et des Loups africains introgressés ont été détectés au Sénégal et en Algérie, en accord avec un scénario de flux de gènes historique entre les Loups africains d'Afrique du Nord-Ouest et les Loups gris (Koepfli et *al.*, 2015 ; Gopalakrishnan et *al.*, 2018). Cependant, ce dernier résultat doit être interprété avec prudence, car il peut également provenir du manque relatif de pouvoir de résolution de notre ensemble de microsatellites à $K = 2$.

L'analyse des données de l'ADN mitochondrial (arbres phylogénétiques, réseaux d'haplotypes et valeurs Φ_{ST}) a confirmé la séparation nette entre les lignées de Loups africains et de Loups gris + Chiens domestiques africains (Rueness et *al.* 2011 ; Gaubert et *al.*, 2012 ; Koepfli et *al.*, 2015), ainsi que l'utilité de ce marqueur pour évaluer la direction du flux génique entre les Loups et les Chiens (Ardalan et *al.*, 2011 ; Klütsch et *al.*, 2011). L'analyse des marqueurs nucléaires (ACP, valeurs F_{ST}) a également suggéré une différenciation entre les deux lignées, avec quelques exceptions notables.

Notre contribution principale à l'évaluation génétique des populations de Loups africains réside dans la détection du flux génique entre les Chiens domestiques africains et les Loups africains dans l'ensemble de leur aire de répartition. Bien que l'hybridation soit un phénomène couramment décrit chez les Canidés (Lehman et *al.*, 1991 ; Vilà et Wayne, 1999 ; Iacolina et *al.*, 2010 ; Godinho et *al.*, 2011 ; Hindrikson et *al.*, 2012 ; Kopaliani et *al.*, 2014 ; Galov et *al.*, 2015 ; Hennelly et *al.*, 2015), elle reste limitée en Afrique. L'hybridation entre les *Canis* sauvages et les Chiens domestiques n'avait été rapportée que chez le Loup éthiopien en danger (Gottelli et *al.*, 1994). Récemment, Gopalakrishnan et *al.* (2018) ont identifié un hybride entre le Loup gris et le Loup africain au Sinaï (Asie), à l'extrême limite de la répartition du Loup africain.

Nous avons détecté une première zone d'hybridation entre les Loups africains et les Chiens domestiques au Nord-ouest du Sénégal (Kheune). L'hybride présumé (une femelle ; Fig. 19) a

été confirmé génétiquement comme ayant un ADN mitochondrial de Loup africain et un génotype dominé par le Chien domestique. Nous avons découvert un autre cas d'hybridation à travers le « déplacement » d'une femelle de Chien domestique dans la lignée de l'ADN mitochondrial du Loup africain (génotype non disponible).

Nous avons également identifié une deuxième zone d'hybridation en Éthiopie centrale. Les trois Loups africains d'Éthiopie (Ziway et Arussi) occupaient une position intermédiaire dans l'arbre phylogénique entre les Loups africains et les Chiens domestiques + Loups gris (ACP). Le statut hybride de ces Loups africains était soutenu par les analyses d'attribution, où les trois individus (deux femelles et un individu de sexe indéterminé) étaient principalement attribués aux Chiens domestiques. Les interactions entre les Chiens africains et les Loups africains n'avaient pas été directement signalées. Les flux géniques entre les Loups gris et les Chiens domestiques sont courants (Vilà et Wayne, 1999 ; Ardalan *et al.*, 2011), mais n'avaient jusqu'à présent jamais été caractérisés génétiquement entre les Chiens domestiques et les Loups africains, bien que des preuves phénotypiques soient disponibles au moins en Égypte et au Sénégal (Saleh *et al.*, 2018 ; Bloch, obs. pers.).

Au Nord-ouest du Sénégal, des hybrides ont été trouvés dans une zone où de grands troupeaux de vaches suivis de bergers (Peuls) et de leurs meutes de chiens paissent dans les buissons. Cette zone est également patrouillée quotidiennement par d'importantes meutes de chiens errants (> 10 individus) à la recherche de nourriture (y compris des vaches mortes ; Gaubert *et al.*, 2012 ; C. Bloch, comm. pers.), créant ainsi un lieu propice aux interactions entre les Chiens africains et les Loups africains. La présence de chiens errants et de chiens de bergers, ainsi que l'occurrence du Loup africain dans les habitats dégradés, ont également pu favoriser l'hybridation en Éthiopie (Atickem *et al.*, 2010 ; Gutema *et al.*, 2019), bien que dans ce cas, il ne soit pas exclu que des Loups africains déjà mélangés avec des Chiens africains puissent également contribuer au flux génique (voir Gottelli *et al.*, 1994).

De manière remarquable, tous les hybrides présentaient des séquences d'ADN mitochondrial diagnostiques du Loup africain. Un tel schéma peut refléter la directionnalité du flux génique, comme il se produit entre les Chiens domestiques mâles et les Loups africains femelles. Rappelons que l'ADN mitochondrial est de transmission exclusivement maternelle (Piganeau et Eyre-Walker, 2004 ; Kefi-Ben Atig *et al.*, 2009). Cette directionnalité s'impose comme une « règle d'or » entre les Chiens domestiques et les Loups gris (par exemple, Godinho *et al.*, 2011). À Kheune, on a observé des chiens africains mâles se battant avec des Loups africains mâles pour s'accoupler avec les Loups africains femelles en période de rut (Baarman, 2015 ; C. Bloch, comm. pers.).

Bien que la distinction entre les hybrides de première génération (F1), les hybrides de deuxième génération (F2) et les rétrocroisements n'ait pas été abordée ici, au moins un hybride n'est probablement pas un F1 (T2246 ; $Tq > 0,862$). Ainsi, les hybrides de la génération suivante et/ou les rétrocroisements pourraient parfois interférer avec cette directionnalité, comme cela a été observé entre les Loups gris et les Chiens domestiques (Godinho *et al.*, 2011 ; Randi *et al.*, 2014).

Nos résultats suggèrent qu'après une origine hybride des Loups africains impliquant des ancêtres du Loup éthiopien et du Loup gris (Gopalakrishnan *et al.*, 2018), le génome des Loups africains est encore soumis à un brassage en cours avec les descendants de *C. lupus* (c'est-à-dire les Chiens domestiques africains). Malgré le fait que nous ayons déjà détecté deux zones

où le flux génétique se produit entre les Chiens africains et les Loups africains, nous pourrions n'avoir décrit qu'une partie de la réalité. En effet, les chiens errants sont supposés être courants en Afrique (Green et Gipson, 1994). Associés aux pratiques de l'élevage moderne (Benoît, 1984 ; Matallah *et al.*, 2015), ils peuvent contribuer activement à favoriser l'hybridation dans différentes zones de répartition du Loup africain, d'autant plus que ce dernier semble fréquemment se trouver dans des habitats dégradés (Anderson, 1949 ; Benson *et al.*, 2012 ; Stronen *et al.*, 2012 ; Abbott *et al.*, 2013 ; Bassi *et al.*, 2017 ; Gutema *et al.*, 2019), où les Chiens domestiques errent généralement. Cela pourrait entraîner la dilution génétique des lignées géographiquement confinées et/ou uniques de Loups africains, comme en Éthiopie (et au Kenya ; voir Koepfli *et al.* 2015 ; Gopalakrishnan *et al.*, 2018), où nous avons récupéré 100 % des hybrides (Allendorf *et al.*, 2001 ; vonHoldt *et al.*, 2011).

Comme notre connaissance de la phylogéographie du Loup africain est encore fragmentaire, il est urgent de délimiter davantage la distribution et la nature des différentes lignées géographiques du Loup africain et d'évaluer les niveaux de flux génique avec les Chiens africains (et éventuellement d'autres Canidés). Les interactions avec les Chiens peuvent également avoir des conséquences néfastes pour le Loup africain, notamment en termes de concurrence pour les ressources (Seehausen, 2004 ; Vanak et Gompper, 2009) et de transmission de maladies des chiens (Prager *et al.*, 2012 ; Woodroffe *et al.*, 2012), mais aussi sur les humains et le bétail par la transmission de pathogènes du Loup africain aux Chiens domestiques (Lahmar *et al.*, 2009). Ainsi, les zones d'hybridation entre les Chiens africains et les Loups africains (mais aussi les Loups éthiopiens) seront des sites d'étude importants pour comprendre le rôle qu'ils jouent dans la résilience et la transmission de pathogènes.

Notre étude est également la première à montrer un niveau de différenciation (valeurs Φ_{ST} et F_{ST} significatives) entre les populations de Loups africains d'Afrique du Nord (Algérie) et d'Afrique de l'Ouest (Sénégal), séparées par environ 4000 km. Aucune différenciation n'a été observée entre les populations voisines d'Algérie et de Tunisie (Eddine *et al.*, 2020). Bien que nos résultats puissent être un effet de l'isolement par la distance (voir Eddine *et al.*, 2020) et d'un échantillonnage lacunaire, un effort d'échantillonnage supplémentaire en Afrique du Nord et en Afrique de l'Ouest devrait permettre de tester plus précisément l'hypothèse de différenciation que nous formulons ici. Comme les Loups gris, les Loups africains sont censés se déplacer sur de longues distances, ce qui peut favoriser l'hybridation à longue distance et limiter le nombre de populations différenciées (Karssene *et al.*, 2018). Cependant, les comportements très différents observés chez les Loups africains sur le même site (par exemple, meutes familiales contre individus isolés ; Gaubert *et al.*, 2012 ; Baarman, 2015), associés à l'hétérogénéité du paysage (comprenant également diverses pratiques de gestion du paysage) et des ressources dans la répartition du Loup africain, peuvent entraîner diverses perturbations de brassage à longue distance (comme observé chez les Loups gris ; Geffen *et al.*, 2004 ; Blanco et Cortés, 2007 ; Montana *et al.*, 2017) qui devront être étudiées davantage.

Conclusion

En dépit d'un nombre d'échantillons relativement restreint (Loups gris et Chiens domestiques africains), la présente étude permet de conclure sur des niveaux de diversité génétique figurant parmi les plus élevés au sein du groupe *Canis*. Cette diversité varie toutefois significativement selon les régions géographiques, où les populations de Loups africains du Nord-ouest (Algérie et Sénégal) ont montré les niveaux les plus élevés que les populations de l'Est (Éthiopie). En outre, un niveau de différenciation significatif a été obtenu (valeurs Φ ST et FST significatives) entre les populations de Loups africains d'Afrique du Nord (Algérie) et d'Afrique de l'Ouest (Sénégal), distantes d'environ 4000 km.

L'hypothèse de l'origine hybride du Loup africain se trouve ici confortée par deux faits importants. D'une part, deux haplotypes du chromosome Y sont partagés entre les Loups gris et les Loups africains, ce qui laisse présager la présence d'un ancêtre commun, ou l'existence d'un flux de gènes entre les deux espèces. D'autre part, plusieurs introgressions de gènes de Loup gris ont été détectés au sein des populations sénégalaises et algériennes, imputables aux hybridations avec les Chiens domestiques.

Pour la première fois des zones d'hybridation entre les Chiens domestiques africains et les Loups africains sont décrites, ce qui représente une contribution majeure à la compréhension de l'histoire évolutive de ces derniers. Ces interactions ont été observées au Sénégal ainsi qu'en Éthiopie, dans des régions où les conditions environnementales et les pratiques d'élevage favorisent les contacts entre ces deux groupes. L'hybridation présumée détectée au Sénégal a été génétiquement confirmée, avec un individu présentant un ADN mitochondrial de Loup africain et un génotype majoritaire de Chien domestique, le flux de gènes se produisant entre Chiens domestiques mâles et Loups africains femelles (l'ADN mitochondrial étant d'hérédité matrilineaire).

Ces découvertes ont des implications majeures pour la conservation des Loups africains. Elles soulignent l'importance de prendre en compte les zones d'hybridation dans les stratégies de conservation et mettent en évidence les conséquences potentielles sur la transmission de pathogènes et la structure génétique des populations. Cela pourrait entraîner la dilution génétique des lignées géographiquement confinées et/ou uniques de Loups africains, ou favoriser la compétition interspécifique pour des ressources alimentaires manquantes dans des habitats dégradés.

Partie troisième :

Régime trophique du Loup africain

Lorsque le loup chasse, il honore un pacte millénaire avec la terre, où la prédation est à la fois un acte de nécessité et un symbole de l'ordre naturel.

Les déchets de l'homme sont devenus la nouvelle proie du loup moderne, adapté à la jungle urbaine.

Introduction

La reconnaissance récente du statut d'espèce à part entière du Loup africain met en évidence la nécessité de réviser notre compréhension de son écologie, de ses interactions avec son environnement et des menaces qui pèsent sur sa survie. Comprendre son régime alimentaire est essentiel pour éclairer cette révision.

L'alimentation est un élément central de la biologie de tout animal, influençant sa répartition, son comportement, sa reproduction, et sa dynamique de population (Trites et Joy, 2005). L'évaluation des habitudes alimentaires des carnivores est un outil incontournable tant pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes, mais aussi pour élaborer des stratégies de conservation efficaces, notamment pour préserver les ressources dont dépend l'espèce (Drouet-Hoguet, 2007).

L'étude du régime alimentaire des mammifères carnivores implique l'utilisation de diverses méthodes, chacune présentant ses propres avantages et limites. Parmi les approches les plus couramment utilisées, on peut citer l'observation directe de l'animal entrain de chasser ou de se nourrir (Drouet-Hoguet, 2007 ; Matthews et al., 2019), les captures photographiques automatiques (caméras-pièges) offrant des informations visuelles sur les modes d'alimentation ou les techniques de chasse (Cremonesi et al., 2021; Behnke, 2015; Wagnon et Serfass, 2017 ; McCarthy et al., 2018), ou encore les méthodes indirectes consistant à analyser les excréments ou les régurgitations (Di Silvestre et al., 2000; Kaunda and Skinner, 2003; Perret, 2003 ; Nogales and Medina, 2009 ; Majumder et al., 2011 ; Matthews et al., 2019) . Le choix de ces méthodes peut être conditionné par les mœurs de l'espèce étudiée ou la disponibilité des indices dans la zone étudiée.

Historiquement, les études des régimes alimentaires de plusieurs espèces étaient basées sur l'identification du contenu stomacal d'individus abattus, ce qui peut conduire à la déstabilisation des populations notamment vulnérables et indirectement l'écosystème, en plus du risque de trouver parfois des estomacs vides (Spalding, 1964 ; Murie et Lavigne, 1986 ; Perez et Bigg, 1986 ; *in* Trites et Joy, 2005 ; Gautier-Hion et al., 1980 ; Rosecchi et Nouaze, 1987 ; Lodé, 1989). Plus récemment, une plus grande importance a été accordée au développement de méthodes non invasives pour déterminer le régime alimentaire (Gautier-Hion et al., 1980 ; Katona et Altbäcker, 2002 ; McFadden et al., 2006 ; Giannatos et al., 2010 ; Bošcovič et al., 2013). Au premier plan de ces techniques alternatives se trouve l'analyse des excréments, c'est-à-dire l'identification et la quantification des parties identifiables ayant transité par le système digestif des mammifères (Ricci et al., 1998 ; Atkinson et al., 2002 ; Katona et Altbäcker, 2002 ; Santos et al., 2003; Forman, 2005; Bisceglia et al., 2008; Di Domenico et al., 2012; Mondal et al., 2012 ; Selvan et al., 2013 ; Torre et al., 2013 ; Gobble et Harvey, 2015 ; Newsome et al., 2016).

Dans le présent travail, nous avons opté pour l'analyse des fèces. Méthode largement adoptée dans la recherche sur le régime trophique des carnivores, elle est d'une efficacité avérée, en plus d'être particulièrement utile pour obtenir des données sur une grande échelle spatiale et temporelle, tout en minimisant l'impact sur les populations étudiées.

L'objectif central de cette étude est d'approfondir notre compréhension des besoins spécifiques du Loup africain par rapport à son environnement et de sa plasticité face aux changements et perturbations causés par les activités anthropiques. Les écosystèmes abritant le Loup africain sont de plus en plus soumis à des pressions telles que la déforestation, l'urbanisation, la chasse, et d'autres activités liées à l'expansion humaine (Bellard et al., 2012 ; Mantyka-Pringle et al., 2012 ; Brito et al., 2014 ; Durant et al., 2014). Ces perturbations ont un impact considérable sur la disponibilité des ressources naturelles dont dépend cette espèce.

En analysant le régime alimentaire du Loup africain à partir de l'analyse des excréments, nous cherchons à répondre à des questions cruciales, telles que :

- Quelles sont les principales proies consommées par le Loup africain dans son environnement naturel, et comment ces choix alimentaires sont-ils influencés par la disponibilité des ressources et la saisonnalité ?
- Comment les variations dans le régime alimentaire du Loup africain peuvent-elles refléter son adaptation aux changements environnementaux ?
- Dans quelle mesure l'étude du régime alimentaire permet de mettre en évidence la capacité du Loup africain à s'ajuster aux perturbations anthropiques de son milieu ?

I. Matériel et méthodes

1. Choix et limites de la méthode d'analyse des fèces

Pour examiner en détail la composition du régime alimentaire du Loup africain et sa stratégie d'acquisition des ressources, nous avons opté pour l'analyse des fèces, collectées sur deux sites distincts au cours d'un cycle saisonnier biannuel. En contraste avec l'approche directe, qui requiert des observations fréquentes de l'animal malgré sa nature discrète et nocturne, ainsi qu'un investissement considérable en termes de temps, l'analyse des fèces présente plusieurs avantages notables. Elle se distingue par sa simplicité d'application, couvrant un spectre d'observation plus vaste, étant donné la facilité de localisation et l'abondance des excréments. De plus, elle permet une bonne estimation de la composition de la diète alimentaire.

Cependant, il est reconnu que des biais inhérents à cette méthode existent également. Tout d'abord, l'identification des fragments non digérés est souvent difficile (par exemple les poils, les plumes, les fragments d'arthropodes, etc.), en particulier chez les espèces ayant un régime alimentaire diversifié (Mills, 1992 *in* Drouet-Hoguet, 2007). De plus, les résultats inhérents de l'analyse des matières fécales sous forme de fréquences d'occurrence et relative de certaines proies ne fournit que des valeurs approximatives, car ne prenant pas en compte la taille des proies (Henschel et Skinner, 1990). En général, la fréquence d'occurrence d'un item donné dans le régime alimentaire conduit à surestimer les petites proies, qui peuvent dominer en nombre mais, lorsqu'on les calcule en termes de biomasse, constituent une source de nourriture de moindre importance, voire accidentelle (Reynolds et Aebischer, 1991 ; Zabala-Albizua et Zuberogitia, 2003 ; Klare et al., 2011 ; Di Domenico et al., 2012).

Ainsi, pour remédier à ces limites, et pour avoir une estimation plus réaliste de la valeur énergétique des items ingérés, nous avons complété l'analyse qualitative du régime alimentaire (fréquences d'occurrences) par une analyse quantitative prenant en compte le poids des proies consommées (biomasses relatives). Dans cette méthode proposée par Lockie (1959), le poids des constituants particuliers séparés des matières fécales est déterminé. En multipliant le poids de ces restes non digérés par un facteur approprié caractérisant la digestibilité d'un constituant donné (le rapport entre le poids de la nourriture consommée et le poids des restes dans les matières fécales), la biomasse consommée peut être calculée.

2. Collecte des fèces

Durant cette étude, nous avons récolté **1246 fèces** sur deux sites distincts, Tlemcen (**748 fèces**) et El Kala (**498 fèces**) (Tab. 13). Cette récolte s'est étalée sur deux années consécutives, du printemps 2016 au printemps 2018. Pour garantir la représentativité de nos échantillons, nous avons effectué la collecte des fèces par saison, et les quantités collectées sont répertoriées dans le Tableau ci-dessous.

Tableau 13. Nombre de fèces collectées en fonction des saisons et des régions d'étude

	Printemps 2016	Été 2016	Automne 2016	Hiver 2017	Printemps 2017	Été 2017	Automne 2017	Hiver 2018	Printemps 2018	Total
Tlemcen	38	146	103	77	118 *	103	108	55	0	748
El Kala	120	52	51	46	38	43 *	0	81	67	498

* les cases grisées correspondent à la partie relative à l'analyse de la biomasse.

Le nombre total de fèces analysé par la méthode des biomasses correspond donc à **482 fèces** pour Tlemcen et **230 fèces** pour El Kala, soit un total de **712 fèces**.

Les zones d'étude sont parcourues en empruntant des pistes de plusieurs kilomètres, fréquentées par les Loups africains et y laissant un nombre considérable d'indices de présence (forte présence d'empreintes, traces de prédation, crottes, urines ...). Les fèces sont reconnues grâce à plusieurs critères, notamment l'endroit de dépôt, la couleur, la taille, la forme, ou encore l'odeur (Jedrzejewski et Sidorovich, 2010). Elles sont souvent déposées sur des endroits proéminents, tels que des buissons végétaux, des pierres, des talus, ou à même le sol. Elles sont reconnaissables par leur forme grande et allongée constituée d'un à plusieurs morceaux se terminant souvent en pointe avec une herbacée quasi intacte (Amroun et *al.*, 2014). Elles sont de longueur variable oscillant entre 6 et 20 cm et d'un diamètre maximum de 25 mm (Amroun et *al.*, 2014 ; Eddine et *al.*, 2017). Leur couleur et leur forme sont relatives aux aliments ingérés, elles peuvent donc se présenter sous forme de cylindre mais encore d'amas (Khidas, 1986). Aussi, leur forte odeur caractéristique est souvent un critère déterminant pour leur reconnaissance.

Par ailleurs, il convient de souligner que des situations de confusion peuvent éventuellement surgir avec les déjections canines (chien domestique) ou celles d'autres carnivores sympatriques. Les crottes de chiens sont généralement plus grosses, aux extrémités arrondies et une odeur caractéristique ; tandis que celles des renards sont plus petites, plus torsadées et allongées ; celles des genettes et des mangoustes sont déposées en amas sur des latrines ; alors que celles des hyènes sont reconnues par leur couleur blanchâtre, déposées en amas de plusieurs disques plus ou moins aplatis (K. Mallil, comm. pers.). Ainsi, pour minimiser le risque d'erreur, nous avons écarté systématiquement toutes les fèces d'origine douteuse. Parallèlement, les crottes anciennes, dégradées, effritées ou incomplètes ne sont pas collectées afin de préserver l'intégralité des données relatives aux biomasses.

Le protocole de récolte consiste à prendre la totalité de la crotte dans un sac en plastique individuel, numéroté et étiqueté de la date de collecte et de la station correspondante.

3. Typage moléculaire des fèces

Afin de vérifier l'appartenance des crottes au Loup africain, un sous-échantillon de 33 fèces a été prélevé au hasard depuis les fèces récoltées et a fait l'objet d'une identification moléculaire. L'ADN recherché dans les excréments est déjà naturellement en faible quantité (cellules de l'épithélium arraché lors de l'expulsion) et a déjà subi plusieurs cycles jour/nuit dans la nature avant sa récolte. Il est alors primordial de ne pas surajouter de contrainte quant à sa manipulation et sa conservation (Leonard et *al.*, 2008). De ce fait, la manipulation des excréments à cette étape du protocole s'est faite dans des conditions sanitaires très strictes, à savoir le port d'une blouse, de masque et de gants à usage unique, la désinfection de la paillasse à chaque échantillon, afin d'éviter toute pollution ou contamination entre échantillons.

Nous avons prélevé environ 25 mg de chaque crotte à l'aide d'une spatule à usage unique et mis dans des tubes à ECBU stériles. Les échantillons sont ensuite fixés dans de l'éthanol absolu dilué à 75° pendant 24h, puis séchés à l'air libre et conservés à 4°C dans les mêmes tubes avec des sachets de gel de silice afin d'éviter la formation de moisissures (Taberlet et *al.*, 1999 ; Leonard et *al.*, 2008 ; Frosch et *al.*, 2014). L'extraction, l'amplification et l'analyse de l'ADN s'est faite suivant le protocole d'extraction de l'ADN dégradé, décrit dans la partie dédiée à la génétique des populations (partie II) et dans l'Annexe 3, au laboratoire de l'ISEM (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier), sur la plateforme d'ADN dégradé (ADNdeg), en suivant les procédures standard pour éviter toute contamination (Frantz et *al.*, 2003; Frosch et *al.*, 2014; Karssene et *al.*, 2018).

4. Traitement au laboratoire

Les matières fécales sont soumises à un traitement selon la méthode sèche, qui permet de se débarrasser de toute matière fécale et de séparer les fragments solides. Cette approche, largement documentée par plusieurs auteurs (Pontier *et al.*, 2002 ; Santos *et al.*, 2003 ; Bonnaud *et al.*, 2007; Farhadinia *et al.*, 2012 ; Lanszki *et al.*, 2016), s'est avérée efficace dans ce type d'études.

Le processus commence par la pesée des fèces à l'aide d'une balance de laboratoire, d'une précision de 0,01 g, pour obtenir leur poids brut initial. Elles sont ensuite séchées et stérilisées dans une étuve à 120°C pendant 24h, éliminant ainsi tout risque de transmission de pathogènes lors de leur manipulation. Une deuxième pesée est effectuée pour déterminer le poids sec de chaque échantillon. Les échantillons sont ensuite trempés dans de l'eau pendant 24 heures pour les ramollir, puis lessivés sous un jet d'eau à travers un tamis de mailles de 0,5 mm. Cette étape permet d'éliminer les matières fécales et de séparer les fragments grossiers non digérés (débris osseux, poils, plumes, graines, etc.). Les éléments récupérés sont ensuite disposés sur des feuilles de papier et laissés à sécher à l'air libre pendant 48 à 72h, puis pesés à nouveau pour déterminer le poids global de la biomasse non digérée. En dernier lieu, les fragments non digérés sont triés et séparés en différentes catégories alimentaires, en fonction de leur nature et de leur provenance (i.e. mammifères, oiseaux, végétaux, déchets, arthropodes, reptiles, minéraux, autre). Chaque catégorie est alors pesée séparément et rangée dans une boîte de Pétri individuelle en vue de l'identification de ses items.

Etant donné que la majorité des crottes de Loup sont constituées de restes de proies mammaliennes, un effort considérable est consenti pour l'identification de cette catégorie. L'identification des mammifères s'est faite grâce à l'analyse des poils, des fragments osseux, des sabots, des griffes et des dents retrouvées dans les excréments. L'identité spécifique des poils est déterminée en examinant la structure de la cuticule qui caractérise chaque espèce. La détermination est réalisée par l'observation microscopique (microscope optique à grossissement variable de (10×4), (10×10) et (10×40)) de la structure des écailles qui composent l'empreinte laissée par le poil sur une fine couche de vernis à ongles transparent appliquée sur une lame en verre. Les observations sont ensuite comparées à des clés d'identification publiées (Faliu *et al.*, 1980 ; Keller, 1980 ; Debrot *et al.*, 1982). En parallèle, nous avons constitué notre propre catalogue de référence en collectant des échantillons de poils provenant d'animaux sauvages et domestiques propres à chaque région d'étude.

L'identification des mammifères, particulièrement les rongeurs, est complétée par la comparaison des caractéristiques de la denture aux clés de référence publiées (Chaline *et al.*, 1974 ; Gaisler *et al.*, 1995 ; Charissou, 1999 ; Rolland, 2008 ; Boireau, 2009 ; Couzi, 2011) et à la collection des crânes et des mâchoires récoltés par nos soins sur le terrain, à l'aide d'une loupe binoculaire à grossissement variable (10×0,7 à 4,5).

Les éléments végétaux sont identifiés par observation visuelle ou sous loupe binoculaire des différents organes du végétal par comparaison aux références collectées sur le terrain, ou avec l'aide précieuse de spécialistes en la matière (Dr Abdelkader-Nabil Benghanem, Ecole Nationale des Sciences Agronomiques (ANSA) d'El Harrach, Alger ; Mme Melilia Mesbah, laboratoire d'écologie et environnement, université de Béjaia). Nous avons également eu recours à des guides illustrés de la flore (Maire, 1952 ; 1953 ; 1955 ; 1957 ; 1958 ; 1959 ; 1961 ; 1962 ; 1963a ; 1963b ; 1964 ; 1965 ; 1967 ; 1977 ; Quézel et Santa, 1962 ; 1963 ; Bonnier et Douin, 1999a ; 1999b ; Ozenda, 2006 ; Rameau *et al.*, 2008).

La détermination des arthropodes est réalisée par analyse comparative des pièces chitineuses à celles d'une collection de référence personnelle et en s'appuyant sur des ouvrages illustrés de

ce groupe (Auber, 1945, 1953, 1959 ; Villiers, 1945 ; Chopard, 1947 ; Berland, 1958 ; Zahradnik et Severa, 1984 ; McGavin, 2000 ; Dierl et Ring, 2014).

Les reptiles sont identifiés sur la base des écailles et de la morphologie des fragments osseux, en comparaison à une clé de détermination personnelle des mâchoires des principales espèces présentes dans les régions d'étude, et en nous aidant de références publiées (Devillers et Clairambault, 1976 ; Charissou, 1999 ; Grassé, 2000).

La détermination des débris de plumes et duvets n'est pas aisée, en raison d'une part, de l'état du matériel retrouvé et d'autre part, de l'absence d'une clé de référence. Pour cette classe, nous nous sommes orientés par l'utilisation de guides de terrain (Brown et *al.*, 1995 ; Fraigneau, 2022).

5. Traitement numérique des données

5.1. Méthodes qualitatives

Les méthodes qualitatives tiennent compte du nombre d'apparition de chaque aliment consommé par le Loup africain, rapporté soit au nombre de crottes analysées (occurrences relatives), soit au nombre total d'items recensés (abondances relatives).

5.1.1. Nombre d'échantillons et qualité d'échantillonnage

Les descriptions des régimes alimentaires ont reposé sur aussi peu que 10 excréments, jusqu'à plus de 1000 excréments (par exemple, Olesiuk et *al.*, 1990 ; Riemer et Brown, 1997 ; Patterson et *al.*, 1998 ; Pontier et *al.*, 2002 ; Sinclair et Zeppelin, 2002 ; Bartoszewicz et Zalewski, 2003 ; Zabala-Albizua et Zuberogoitia 2003). La question de savoir combien d'excréments sont suffisants pour détecter des différences spatiotemporelles du régime alimentaire n'est souvent pas prise en compte, mais elle a des implications pour l'interprétation des résultats. En effet, en optant pour une taille d'échantillon réduite, on peut passer à côté d'informations capitales et tirer des conclusions inexactes sur le régime, tandis qu'avec un échantillon trop grand, on risque de gaspiller du temps et des ressources financières inutilement (Trites et Joy, 2005).

Afin de vérifier que la taille de notre échantillon est suffisamment représentative, nous avons appliqué l'indice de la qualité d'échantillonnage (Q). Il s'agit du rapport entre le nombre d'items/espèces rencontrés une seule fois sur le nombre total de fèces analysées. Si cet indice est grand, il faudra augmenter le nombre de relevés. Plus le rapport est petit, plus la qualité de l'échantillonnage est bonne (Blondel, 1979 ; Ramade, 1984).

Celui-ci est exprimé par la formule suivante :

$$Q = a / N$$

a : nombre d'items rencontrés une seule fois dans l'ensemble des fèces analysées ;

N : nombre total de fèces analysées.

5.1.2. Nombre d'apparitions (*ni*)

C'est le nombre de fois qu'un item ou une catégorie alimentaire se rencontre dans l'ensemble des fèces analysées.

5.1.3. Fréquence (abondance) relative (FR)

C'est un paramètre important pour la description de la composition du régime trophique d'une espèce. La fréquence relative représente le nombre d'occurrences d'un item divisé par le nombre total d'occurrences de tous les items de proies multiplié par 100 (Ramade, 2003 ;

Melero *et al.*, 2008 ; Giannatos *et al.*, 2010). Cet indice mesure l'importance relative de chaque proie ou item dans le régime alimentaire sans tenir compte du nombre de fèces (Loveridge et Macdonald, 2003). Il est exprimé par la formule suivante :

$$FR = \frac{ni}{Ni} \times 100$$

Où : ni est le nombre d'apparitions de chaque catégorie alimentaire ;

Ni est le nombre total d'apparitions de toutes les catégories alimentaires.

Suivant la valeur de l'abondance relative d'un item, il sera classé de la façon suivante :

- Si $FR > 75\%$, l'item est très abondant ;
- Si $50\% < FR \leq 75\%$, l'item est abondant ;
- Si $25\% < FR \leq 50\%$, l'item est commun ;
- Si $5\% < FR \leq 25\%$, l'item est rare ;
- Si $FR \leq 5\%$, l'item est accidentel.

On peut évaluer cette dominance soit en nombre d'apparitions, soit en biomasse (Faurie *et al.*, 2012).

5.1.4. Fréquence d'occurrence (FO)

Le pourcentage d'occurrence des proies est calculé pour mesurer à quelle fréquence un loup se nourrit d'un type de nourriture particulier. Appelée aussi indice de constance, indice de présence, ou encore fréquence absolue, c'est le rapport, exprimé en pourcentage, entre le nombre de fèces contenant un item donné (ni) et le nombre total de fèces analysées (N) (Dajoz, 1985 ; Zabala-Albizua et Zuberogoita, 2003). Elle est calculée par la formule suivante :

$$FO = \frac{ni}{N} \times 100$$

Où : ni est le nombre d'apparitions de chaque catégorie alimentaire ;

N est le nombre total de fèces analysées.

Du Rietz (s.d. ; *in* Faurie *et al.*, 2012) range les fréquences d'occurrence en 5 classes ou indices de présence :

- La classe I où la fréquence est comprise entre 0 et 20%, l'item est très rare ou accidentel ;
- La classe II avec une fréquence comprise entre 20 et 40%, l'item est accessoire ;
- La classe III où la fréquence est comprise entre 40 et 60%, l'item est régulier ;
- La classe IV où la fréquence est comprise entre 60 et 80%, l'item est constant ;
- La classe V où la fréquence est comprise entre 80 et 100%, l'item est omniprésent.

5.2. Méthode quantitative : biomasse relative

La fréquence d'occurrence et la fréquence relative produisent des erreurs dans la mesure où les excréments collectés en série peuvent contenir des particules d'un seul gros repas (par exemple, Floyd *et al.*, 1978 *in* (Loveridge and Macdonald, 2003), tandis que les petits éléments couramment consommés (par exemple, les insectes et les fruits) peuvent être surestimés (Atkinson *et al.*, 2002). Une méthode alternative consiste à déterminer la biomasse consommée (B) à partir du volume de nourriture restant dans les excréments (Floyd *et al.*, 1978 ; Meriwether et Johnson, 1980 ; Putman, 1984).

Pour estimer la masse fraîche de la nourriture ingérée (Reynolds et Aebischer, 1991), tous les restes alimentaires secs ont été pesés séparément (mesurés avec une précision de 0,01 g) et

la masse des restes alimentaires a été multipliée par un facteur de conversion approprié (c'est-à-dire le coefficient de digestibilité), tel que résumé à partir de données de la littérature, pour donner la masse moyenne de la nourriture initialement ingérée pour chaque type de nourriture (Goszczyński, 1974 ; Jedrzejewski and Jedrzejewska, 1992; Lanszki *et al.*, 2006, 2013, 2016 ; Lanszki et Heltai, 2010). Le facteur de correction est ce nombre qui, multiplié par le poids total de la matière non digérée, convertira la matière non digérée en poids total de proie d'origine mangée (Lockie, 1959). Les coefficients de digestibilité utilisés ici sont consignés dans le Tableau 14.

Tableau 14. coefficients de digestibilité utilisés pour obtenir la masse de nourriture consommée à partir du volume restant non digéré dans les excréments (données compilées depuis (Goszczyński, 1974 ; Jedrzejewski and Jedrzejewska, 1992 ; Atkinson *et al.*, 2002 ; Loveridge et Macdonald, 2003 ; Sidorovich *et al.*, 2006 ; Lanszki *et al.*, 2016). Un coefficient de 1 est utilisé pour les déchets, car aucune autre valeur n'était disponible, la proportion digestible des déchets varie probablement considérablement. Idem pour les plantes, car ne représentant aucun apport calorique.

Catégorie alimentaire/proie	Constituants	Coefficient de digestibilité
Grands mammifères sauvages	Sanglier, Porc-épic, Cervidés, Mouflon	118
Ongulés domestiques	Bœuf, Mouton, Chèvre	118
Mammifères de taille moyenne	Lagomorphes, hérissons, mangoustes	50
Micromammifères	Rongeurs et Insectivores	23
Oiseaux	Oiseaux sauvages et domestiques	35
Reptiles	Lézards, serpents et tortues	18
Poissons	—	25
Invertébrés et mollusques	Arthropodes, escargots	5
Fruits et graines	Fruits sauvages et cultivés	14
Plantes	Végétaux non énergétiques	1
Matières non organiques	Déchets et matières minérales	1

Cette analyse du régime alimentaire en termes de biomasse ingérée est nettement plus précise et représentative que celle obtenue par le simple calcul des fréquences d'occurrences. Elle fournit une estimation plus réaliste de la valeur énergétique des items ingérés (Klare *et al.*, 2011 ; Lanszki *et al.*, 2006), tandis que la méthode des fréquences relatives surestime l'importance des petites proies alors qu'elle sous-estime celle des grosses proies (Klare *et al.*, 2011; Reynolds and Aebischer, 1991; Zabala-Albizua et Zuberogoitia, 2003). Par ailleurs, elle nécessite une analyse des fèces plus élaborée. Ces estimations de biomasse étant longues et fastidieuses elles ont été réalisées uniquement sur une partie des fèces analysées, couvrant la période du printemps 2016 au printemps 2017 pour la région de Tlemcen (**482 fèces**) et de l'été 2016 à l'été 2017 pour la région d'El Kala (**230 fèces**), soit un total de **712 fèces**.

5.3. Indices écologiques de structure

5.3.1. Indice de diversité de Shannon (1948)

Parmi les nombreux indices de diversité proposés, l'indice de Shannon (1948) est sans doute le plus utilisé. Il exprime le mieux la diversité des peuplements. Il présente l'avantage de n'être subordonné à aucune hypothèse en préalable sur la distribution des espèces et des individus (Blondel, 1979 ; Legendre et Legendre, 1979 ; Barbault, 1981). Il convient bien à l'étude comparative des peuplements. Il est indépendant de la taille de l'échantillon et prend compte à

la fois la richesse spécifique et l'abondance relative de chaque espèce, permettant ainsi de caractériser l'équilibre du peuplement d'un écosystème. Dans notre cas, il est appliqué pour rendre compte de l'étendue du spectre alimentaire du Loup africain et de l'équilibre des fréquences relatives des différents items alimentaires le composant.

Il a pour expression :

$$H' = - \sum_{i=1}^n P_i \times \log_2 P_i$$

Où : $P_i = n_i/N$, correspondant à la fréquence relative de chaque item alimentaire ;
 n : nombre total d'items alimentaires identifiés.

Les valeurs de H' varient de 0, dans le cas d'un régime dominé quantitativement par un seul item ($\log_2 1 = 0$), à 4,5 ou 5 bits/item pour les régimes les plus diversifiés (Faurie *et al.*, 2012).

5.3.2. Indice d'équirépartition (ou d'équitabilité) de Piélu (1966)

L'équitabilité, nommée aussi régularité (Frontier, 1976 ; Faurie *et al.*, 2012 ; Tirard *et al.*, 2016) est introduite en écologie numérique par Piélu (Dajoz, 1996). Le degré d'équitabilité est estimé par un indice E qui est égal au rapport entre la diversité réelle (H') et la diversité théorique maximale (H_{\max}) :

L'équitabilité a pour formule mathématique :

$$E = H'/H_{\max}$$

$$H_{\max} = \log_2 S$$

S : représente le nombre total de catégories/items alimentaires.

L'indice d'équitabilité varie de 0 à 1. Il tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur un seul item alimentaire (un item domine largement le spectre alimentaire, l'espèce est dite spécialiste), tandis qu'elle tend vers 1 lorsque tous les items ont la même abondance (l'espèce est alors qualifiée de généraliste) (Ramade, 1994).

6. Traitement statistique des données

Nous avons appliqué le test du khi-deux afin de déterminer si les variables du régime alimentaire sont dépendantes des variations saisonnières et régionales. Il est appliqué aussi bien dans le cas du régime global que dans le régime saisonnier.

II. Résultats

1. Caractéristiques des fèces

1.1. Typage moléculaire des fèces

Les fèces ayant fait l'objet d'une identification moléculaire afin de vérifier leur appartenance, ont toutes montré des ADN mitochondriaux similaires à ceux du Loup africain (résultats non présentés), comparativement à la base de données Genbank (NCBI) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) et à une base de référence (P. Gaubert, données non publiées).

1.2. Qualité d'échantillonnage

L'indice de la qualité d'échantillonnage, obtenu par le rapport entre le nombre d'items rencontrés une seule fois sur l'ensemble des fèces analysées, tel que mentionné dans le Tableau ci-dessous, nous indique des valeurs proches de 0 pour les deux régions d'étude. La taille de l'échantillon analysé est donc suffisamment représentative des variations du régime du Loup africain.

Tableau 15. calcul de la qualité d'échantillonnage par région d'étude

	TLEMCEM	EL KALA
<i>Items uniques</i>	80	54
<i>Nombre de fèces</i>	748	498
<i>Q</i>	0,11	0,11

1.3. Poids frais et sec des fèces

Les résultats des pesées des fèces durant les différentes phases de leur traitement sont consignés dans le Tableau ci-dessous.

Tableau 16. Variation des poids des fèces en fonction de l'étape de traitement

	Poids initial				Poids sec				Biomasse			
	moyenne	Ecart-type	Max.	Min.	moyenne	Ecart-type	Max.	Min.	moyenne	Ecart-type	Max.	Min.
Tlemcen	22,33	12,24	166,53	1,50	14,88	7,50	76,78	0,92	8,20	5,74	59,39	0,17
El Kala	15,54	9,93	78,80	1,05	12,11	7,71	64,43	0,81	5,33	3,53	34,36	0,24

Nous remarquons d'après ces résultats que le poids des fèces varie considérablement d'une région à l'autre et d'une phase à l'autre. Cependant, quel que soit l'étape considérée, les valeurs les plus élevées sont notées à Tlemcen.

Le poids initial est en moyenne de $22,33 \pm 12,24$ g à Tlemcen et de $15,54 \pm 9,93$ g à El Kala. Le poids maximum obtenu est de 166,53 g à Tlemcen et 78,80 g à El Kala, et le minimum est de 1,50g et 1,05 g respectivement pour Tlemcen et El Kala.

Le poids sec varie respectivement entre $14,88 \pm 7,5$ g et $12,11 \pm 7,71$ g à Tlemcen et El Kala. Les valeurs maximales sont de 76,78 g et 68,43 g, tandis que les minimales sont de 0,92 et 0,81 g respectivement à Tlemcen et El Kala.

Le poids de la biomasse nette varie entre $8,20 \pm 5,74$ g à Tlemcen et $5,33 \pm 3,53$ g à El Kala. Les valeurs maximales et minimales sont respectivement de l'ordre de 59,39 et 0,17 g à Tlemcen et de 34,36 et 0,24 g à El Kala.

1.4. Nombre d'items par fèces

Le Tableau 17 représente le nombre d'items alimentaires par fèces. Autrement dit, les occurrences des items dans chaque échantillon considéré.

Tableau 17. Variation du nombre de catégories alimentaires par fèces et par région.

N ^{bre} catégories/fèces	TLEMCCEN		EL KALA	
	N	FR (%)	N	FR (%)
1	92	12,30	66	13,25
2	195	26,07	131	26,31
3	243	32,49	146	29,32
4	152	20,32	115	23,09
5	52	6,95	28	5,62
6	12	1,60	10	2,01
7	2	0,27	2	0,40
Total fèces	748		498	
Total catégories	2165		1440	

Nous remarquons d'après ce Tableau que parmi les 9 catégories alimentaires identifiées dans le régime global (hormis les minéraux ; se référer au Tableau 18), le nombre de catégories présentes à la fois dans un même échantillon varie de 1 à 7. Notons également que 79% des crottes, aussi bien à Tlemcen qu'à El Kala, contiennent entre 2 et 4 items.

Nous pouvons noter par ailleurs que le nombre total de catégories alimentaires obtenu à Tlemcen en termes d'occurrence (2165) est supérieur à celui obtenu à El Kala (1440). Ceci est relatif au nombre d'échantillons analysés dans les deux régions et qui est plus important pour Tlemcen.

2. Régime alimentaire du Loup africain

2.1. Composition du régime global

Les résultats d'analyse du régime alimentaire du Loup africain montrent que son spectre alimentaire est composé de neuf catégories distinctes, à savoir les mammifères, les fruits, les plantes, les arthropodes, les oiseaux, les déchets, les reptiles, les mollusques et les poissons. Cette dernière catégorie n'est cependant répertoriée que dans la région d'El Kala.

Une dixième catégorie est notée à la fin du Tableau 18, regroupant les minéraux (cailloux, terre, sable, etc.), mais n'est pas prise en compte dans le calcul des fréquences relatives, tant elle n'apporte aucun surplus énergétique à l'animal.

Afin de vérifier la variabilité du régime global du Loup entre régions, nous avons appliqué le test du khi-deux. Les résultats révèlent qu'il y a des **différences significatives** entre le régime observé à Tlemcen et celui d'El Kala ($\chi^2 = 73,14$; ddl = 7 ; VC = 18,31 ; seuil d'erreur = 5%).

Fréquences relatives

Le nombre total d'items recensés à travers l'analyse des fèces est respectivement de 2838 et 1869 à Tlemcen et El Kala. A la différence du nombre d'items obtenu dans le Tableau 17 (nbre de catégories/fèces), celui-ci prend en compte aussi bien la présence de la catégorie considérée mais aussi du nombre d'espèces que chacune contient.

Tableau 18. Composition du spectre alimentaire global du Loup africain dans les régions de Tlemcen et El Kala, exprimée en fréquences relatives et occurrences.

	TLEMCCEN				EL KALA			
	Ni	FR (%)	N	FO (%)	Ni	FR (%)	N	FO (%)
MAMMIFERES	552	19,45	539	72,06	345	18,46	335	67,27
Mammifères de grande taille	343	12,09	343	45,86	128	6,85	128	25,70
Mammifères domestiques	136	4,79	136	18,18	124	6,63	124	24,90
Mammifères de taille moyenne	28	0,99	28	3,74	13	0,70	13	2,61
Micromammifères	38	1,34	38	5,08	64	3,42	64	12,85
Indéterminé	7	0,25	7	0,94	16	0,86	16	3,21
FRUITS	762	26,85	457	61,10	582	31,14	378	75,90
Fruits forestiers	365	12,86	365	48,80	431	23,06	431	86,55
Fruits cultivés	365	12,86	365	48,80	122	6,53	122	24,50
Fruits indéterminés	32	1,13	32	4,28	29	1,55	29	5,82
PLANTES	559	19,70	447	59,76	256	13,70	214	42,97
Plantes identifiées	534	18,82	534	71,39	239	12,79	239	47,99
Plantes indéterminées	25	0,88	25	3,34	17	0,91	17	3,41
ARTHROPODES	510	17,97	340	45,45	391	20,92	267	53,61
Insectes	439	15,47	439	58,69	363	19,42	363	72,89
Arachnides	52	1,83	52	6,95	20	1,07	20	4,02
Crustacés	1	0,04	1	0,13	5	0,27	5	1,00
Myriapodes	6	0,21	6	0,80	2	0,11	2	0,40
Indéterminé	12	0,42	12	1,60	1	0,05	1	0,20
OISEAUX	198	6,98	198	26,47	87	4,65	87	17,47
Domestiques	111	3,91	111	14,84	11	0,59	11	2,21
Sauvages	69	2,43	69	9,22	60	3,21	60	12,05
Indéterminés	18	0,63	18	2,41	16	0,86	16	3,21
DECHETS	177	6,24	104	13,90	151	8,08	103	20,68
REPTILES	54	1,90	54	7,22	16	0,86	16	3,21
Sauriens	39	1,37	39	5,21	14	0,75	14	2,81
Ophidiens	7	0,25	7	0,94	1	0,05	1	0,20
Chéloniens	8	0,28	8	1,07	0	0,00	0	0,00
Indéterminé	0	0,00	0	0,00	1	0,05	1	0,20
MOLLUSQUES	26	0,92	26	3,48	34	1,82	33	6,63
POISSONS	0	0,00	0	0,00	7	0,37	7	1,41
MINERAUX	114	-	114	15,24	20	-	20	4,02
TOTAL	2838	100	2165	-	1869	100	1440	-

Ni : nombre d'apparitions de chaque items alimentaire considéré ;

N : nombre de fèces contenant la catégorie ou l'item alimentaire considéré ;

FR : rapport du nombre d'apparitions d'un item sur le total de tous les items ;

FO : rapport du nombre de fèces contenant l'item sur le nombre total de fèces.

La catégorie des fruits, ou végétaux énergétiques, occupe la première place dans le spectre global, avec des fréquences relatives respectives de 26,85% à Tlemcen et 31,14% à El Kala. C'est une catégorie **commune**. Ils sont divisés en parts égales entre fruits forestiers et fruits cultivés pour la région de Tlemcen, soit 12,86% chacun. Cependant, les fruits forestiers sont largement prépondérants à El Kala, soit 23,06%, contre 6,53% de fruits cultivés.

En seconde position, les mammifères totalisent 19,45% et 18,46% du spectre alimentaire global du Loup respectivement à Tlemcen et El Kala. Si l'on se réfère aux classes des fréquences relatives, ils sont dits **rare**s dans le spectre alimentaire global du Loup. Cette catégorie est scindée, en fonction de la taille et de la provenance des espèces consommées en trois catégories. Les mammifères de grande taille, à l'exemple du sanglier et du mouflon, comptent pour 12,09% du régime à Tlemcen et seulement 6,85% à El Kala. Les espèces domestiques apparaissent respectivement avec 4,79% et 6,63% à Tlemcen et El Kala. Les mammifères de taille moyenne, tels que les lagomorphes et les hérissons, apportent une part négligeable n'atteignant pas les 1% dans les deux stations. Les micromammifères (rongeurs et musaraignes) sont sensiblement plus représentés à El Kala avec 3,42%, pour seulement 1,34% à Tlemcen. Les espèces n'ayant pas pu être identifiées (i.e. 0,25% pour Tlemcen et 0,86% pour El Kala) représentent soit des fèces ne contenant que des fragments osseux indifférenciés, ou des poils dont l'empreinte n'a pas pu être clairement reconnue.

Les plantes, ou végétaux non énergétiques, regroupent tous les fragments végétaux n'ayant a priori aucun apport énergétique pour l'animal. Elles sont répertoriées avec une fréquence plus importante à Tlemcen (19,7% ; pour 13,7% à El Kala) et sont dites **rare**s pour les deux régions. Une partie de ces plantes n'a pas pu être identifiée à cause de la dégradation avancée et de la fragmentation importante du matériel végétal.

La catégorie des arthropodes à Tlemcen regroupe 510 unités (FR 17,97%), avec des sous-catégories telles que les insectes, les arachnides, les crustacés, les myriapodes, et une catégorie indéterminée. À El Kala, les arthropodes totalisent 391 unités (FR 20,92%). Ces fréquences sont classées parmi les catégories **rare**s. Bien que la proportion soit plus élevée qu'à Tlemcen, la catégorie des insectes reste dominante dans les deux stations.

La catégorie des oiseaux qui se retrouve en cinquième position dans le régime de *C. lupaster*, avec une fréquence de 6,98% à Tlemcen (catégorie **rare**) et 4,65% à El Kala (catégorie **accidentelle**), se subdivise en oiseaux domestiques (*Gallus gallus*), sauvages et indéterminés. Les fréquences de celles-ci présentent des différences notables entre régions.

Les déchets inorganiques totalisent une fréquence de 8,08% à El Kala et 6,24% à Tlemcen.

Les reptiles, mollusques et poissons sont des catégories **accidentelles** dans le spectre alimentaire du Loup. Les reptiles, avec 1,90% et 0,86% respectivement à Tlemcen et El Kala, sont classés en Sauriens (lézards), Ophidiens (serpents) et Chéloniens (tortues). Ces derniers ne sont répertoriés que pour la région de Tlemcen.

Fréquences d'occurrence

Les fréquences d'occurrence des différentes catégories alimentaires nous fournissent des renseignements supplémentaires quant à la constance des items consommés. Nous noterons que les catégories des mammifères et des fruits sont **constantes** dans les deux régions d'étude, avec des fréquences d'occurrence se situant entre 60 et 80%. Toutefois, si l'on considère les sous-catégories de chaque partie, les classes des occurrences changent considérablement. Cette partie des résultats sera détaillée dans le régime spécifique.

Les arthropodes et les plantes sont des items **réguliers**, (classe variant de 40 à 60%) avec des occurrences respectives de 45,45% et 59,76% à Tlemcen et de 53,61% et 42,97% à El Kala.

La catégorie des oiseaux marque une différence notable entre les deux régions, puisqu'elle est **accessoire** à Tlemcen (FO : 26,47%) et **accidentelle** à El Kala (FO : 17,47%).

A l'inverse, les déchets sont une catégorie **accidentelle** à Tlemcen (FO : 13,90%) et **accessoire** à El Kala (FO : 20,68%).

Par ailleurs, toutes les autres catégories, en l'occurrence les reptiles, les mollusques, les poissons et les minéraux, apparaissent avec des fréquences inférieures à 20% et sont de ce fait **accidentelles**.

2.2.Composition du régime spécifique

2.2.1. Mammifères

Le spectre alimentaire des proies mammaliennes englobe 21 espèces, dans les deux régions considérées. Nous notons une richesse spécifique de 19 à Tlemcen et de 16 à El Kala. Ces espèces sont classées en fonction de leur taille et de leur origine, en quatre catégories :

- Les grands mammifères, contenant le porc-épic (*Hystrix cristata*), le sanglier (*Sus scrofa*), le cerf daim (*Dama dama*), le mouflon (*Ammotragus lervia*) et le Loup africain (*C. lupaster*) ;
- Les mammifères domestiques englobent les ovins (*Ovis aries*), les bovins (*Bos taurus*) et les caprins (*Capra hircus*) ;
- Les mammifères de taille moyenne sont représentés par les lagomorphes (*Oryctolagus cuniculus* et *Lepus capensis*), le hérisson (*Atelerix algirus*) et la mangouste (*Herpestes ichneumon*) ;
- Enfin, les micromammifères englobent les rongeurs tels que le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), les souris sauvage et domestique (*Mus spretus* et *M. musculus domesticus*), le surmulot (*Rattus norvegicus*), le rat rayé (*Lemniscomys barbarus*), la gerbille champêtre (*Gerbillus campestris*), le lérot (*Eliomys quercinus*) et enfin les insectivores tels que la musaraigne (*Crocidura sp.*) et la pachyure étrusque (*Suncus etruscus*).

Par ailleurs, le test du χ^2 révèle qu'il existe des **différences significatives** dans le taux de consommation des mammifères entre les deux régions ($\chi^2 = 133,41$; ddl = 10 ; VC = 18,31 ; seuil d'erreur = 5%).

Fréquences relatives

L'histogramme de la Fig. 27 illustre les variations des fréquences relatives des proies mammaliennes dans les deux régions d'étude. Il en ressort des différences notables quant à l'abondance des espèces d'une région à l'autre.

Le sanglier apparaît comme une **espèce commune** dans les deux régions, avec des abondances relatives proches de 24,46 et 26,09% dans les deux régions. Tandis que le porc-épic est nettement plus abondant à Tlemcen (FR : 25,91%), il est de ce fait un item **commun**. Sa fréquence de consommation à El Kala (FR : 8,41%) le classe comme espèce **rare**. Le mouflon et le daim ne sont présents que dans le régime de Tlemcen (réserve de chasse) avec des fréquences respectives de 7,61% et 0,72%, ils sont de ce fait des proies **rare et accidentelle**.

La présence du loup dans les fèces analysées est notée à hauteur de 3,44% à Tlemcen et 2,61% à El Kala, sa présence est donc **accidentelle**.

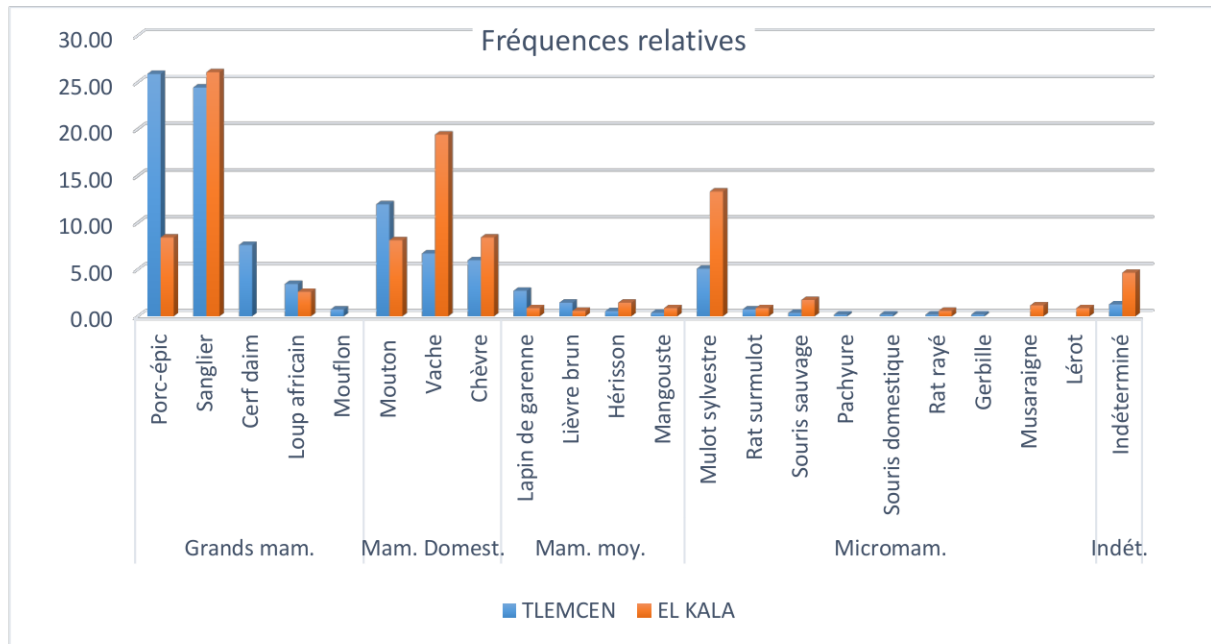


Figure 27. Variations globales des fréquences relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.

Les mammifères domestiques occupent une part importante dans le régime du carnivore, on note 24,64% à Tlemcen et 35,94% à El Kala. A Tlemcen, les ovins occupent le rang d'espèce **rare** avec 11,96%, suivis des bovins 6,70% et des caprins 5,98%. A El Kala, ce sont les bovins qui sont le plus convoités (19,42%), mais restent tout de même **rares**, suivis des ovins et des caprins avec 8% chacun.

Les mammifères de taille moyenne sont **accidentels** dans les deux régions d'étude.

Les micromammifères totalisent des fréquences contrastées dans les deux régions. En dépit d'une présence rare (6,88% à Tlemcen et 18,55% à El Kala), le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* se distingue du spectre à El Kala avec une fréquence de 13,33% (espèce **rare**), contre seulement 5,07% à Tlemcen (espèce **accidentelle**). Toutes les autres espèces de micromammifères sont **accidentelles**.

Fréquences d'occurrence

La Figure ci-dessous illustre les variations des fréquences d'occurrence des espèces mammaliennes consommées par le Loup. Le constat résultant de l'analyse de ces données est que toutes les espèces montrent des occurrences **accidentelles**, puisque toutes les valeurs obtenues sont inférieures à 20%.

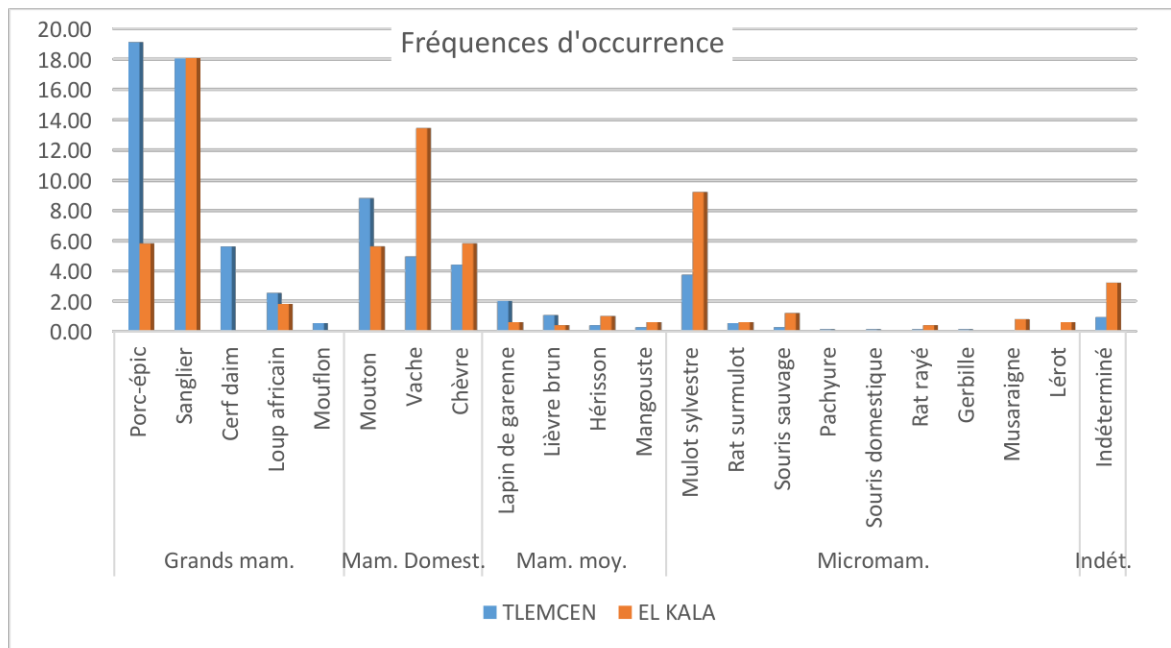


Figure 28. Variations globales des fréquences d'occurrence des proies mammaliennes dans le régime alimentaire du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.

2.2.2. Fruits

Le test du khi 2 révèle qu'il existe des **variations hautement significatives** de la composition du régime alimentaire en végétaux énergétiques entre les régions de Tlemcen et d'El Kala ($\chi^2 = 535,27$; ddl = 24 ; VC = 36,42 ; seuil = 5%).

Fréquences relatives

La Figure 29 représente les variations des fréquences relatives des fruits consommés par le Loup africain. A la différence des plantes, ces items représentent tous les végétaux contenant des graines ou des fruits et qui a priori représentent une valeur énergétique positive.

Les fruits forestiers, totalisant une fréquence importante de 75,05% à El Kala (**item très abondant**) et 47,90% à Tlemcen (**item commun**), sont représentés par 21 espèces au total, dont 16 à Tlemcen et 15 à El Kala. A Tlemcen, le palmier nain (*Chamaerops humilis*) et le caroubier (*Ceratonia siliqua*), avec respectivement 19,29% et 10,10%, sont les espèces les plus recherchées, mais sont néanmoins **rare**s. A El Kala, l'oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*) et le myrte (*Myrtus cummunis*) se distinguent avec des fréquences relatives respectives de 33,68% (espèces **commune**) et 15,46% (espèces **rare**).

Avec un total de 24 espèces, les fruits cultivés sont consommés à hauteur de 47,90% à Tlemcen et 20,96% à El Kala, ce qui en fait respectivement un item **commun** et **rare**. A Tlemcen, on compte 23 espèces parmi lesquelles la figue (*Ficus carica*) est la plus prisée avec 13,25% (espèce **rare**). A El Kala, on compte seulement 19 espèces avec des fréquences relatives inférieures à 5%, et donc toutes **rare**s.

Les espèces indéterminées totalisent des fréquences respectives de 4,20% à Tlemcen et 4,98% à El Kala (items **rare**s). Les espèces 1, 2 et 3 sont communes aux deux régions, tandis que les autres (indéterminé, sp. 4, 5, 6 et 7) sont propres à chacune d'entre elles.

Fréquences d'occurrence

Les variations des fréquences d'occurrence des végétaux énergétiques sont rapportées dans l'histogramme ci-dessous (Fig. 30).

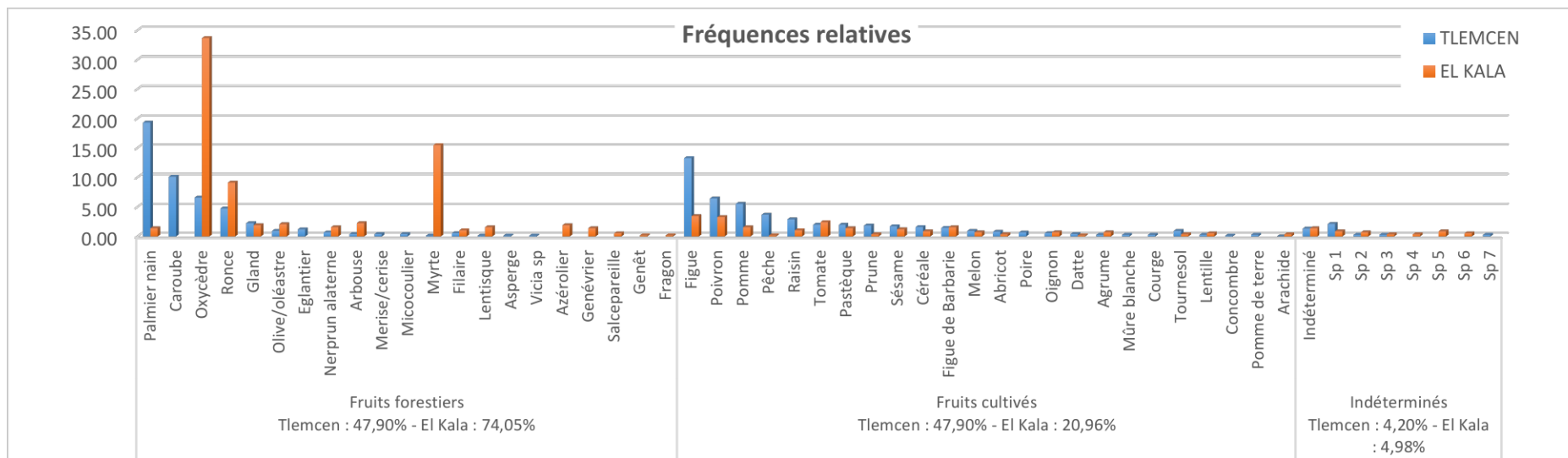


Figure 29. Variations globales des fréquences relatives des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire du Loup africain.

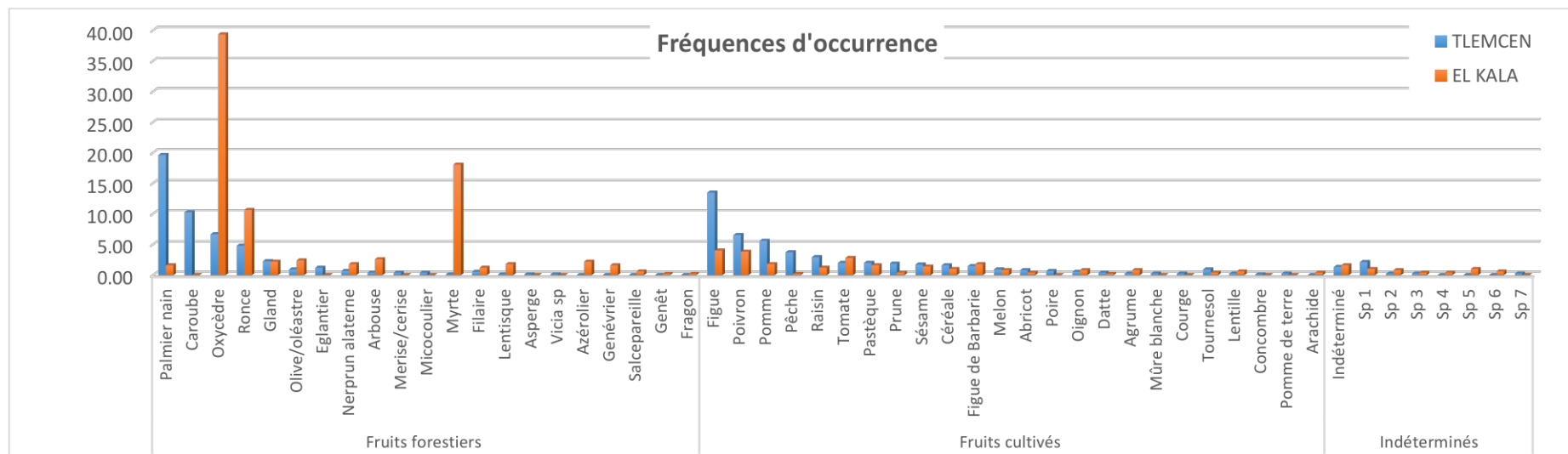


Figure 30. Variations globales des fréquences d'occurrence des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire du Loup africain.

A l'instar des fréquences relatives, quelques espèces végétales ressortent du spectre global de la consommation des végétaux énergétiques. A Tlemcen, on compte le palmier nain à la limite d'un indice de présence **accessoire** (FO : 19,65%), et le caroubier comme espèce **accidentelle** (FO : 10,29%). A El Kala, l'oxycèdre est présent de manière quasi **régulière** dans les relevés (FO : 39,36%), accompagnés du myrte (FO : 18,07%) et de la ronce (*Rubus sp.*) (FO : 10,64%) comme espèces **accidentelles**.

Les fruits cultivés représentent tous des fréquences d'occurrence inférieures à 20% et ce, dans les deux régions. Ils sont de ce fait des items **accidentels**.

2.2.3. Plantes

La catégorie des plantes englobe toutes les espèces végétales répertoriées dans le spectre alimentaire du Loup africain, mais qui ne sont représentées que par des parties végétales (feuilles, tiges, écorces, etc.) n'ayant à priori aucun apport énergétique considérable pour l'animal.

Par ailleurs, le test du khi 2 indique que les différences de consommation des espèces végétales non énergétique entre la région de Tlemcen et d'El Kala sont **significatives** ($\chi^2 = 51,69$; ddl = 4 ; VC = 9,49 ; seuil = 5%).

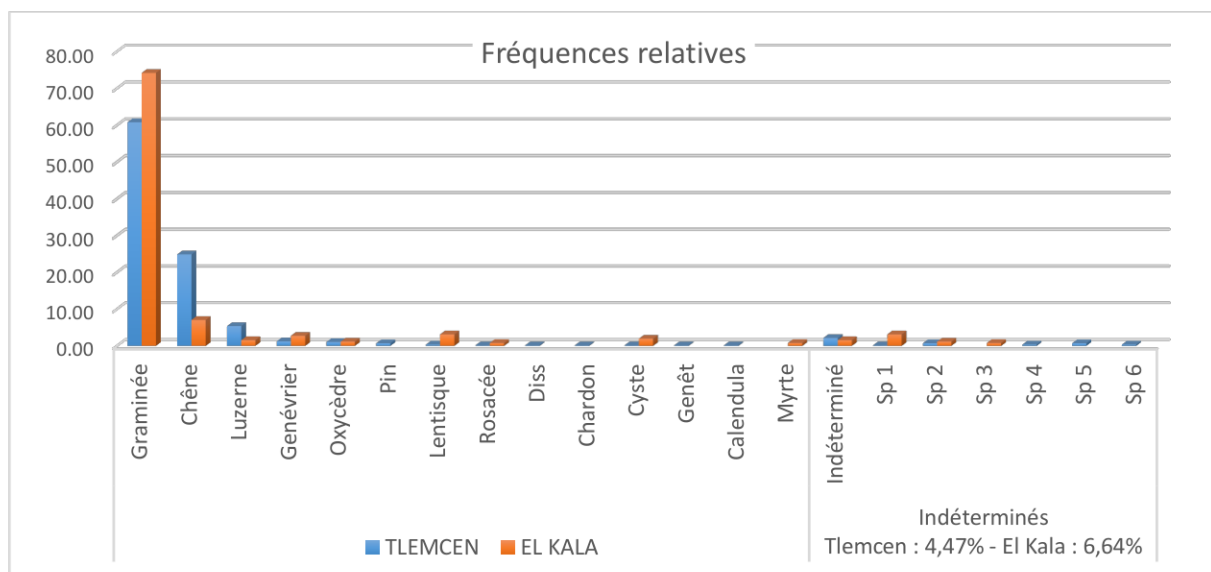


Figure 31. Variations globales des fréquences relatives des plantes dans le régime alimentaire du Loup africain.

Fréquences relatives

L'histogramme ci-dessus reflète les fréquences relatives de consommation des végétaux non énergétiques par le Loup. Nous remarquons que la plus grande partie de ce spectre est représentées par les graminées ou poacées. Avec des fréquences respectives de 60,82% et 74,22% à Tlemcen et El Kala, cet item est considéré comme **abondant**. Les feuilles de chênes, toutes espèces confondues, se retrouvent en seconde position dans la région de Tlemcen (FR : 24,87%), elles sont donc **communes**. Toutes les autres espèces, à savoir la luzerne (*Medicago sp.*), le genévrier (*Juniperus sp.*), l'oxycèdre (*J. oxycedrus*), le pin (*Pinus sp.*), le lentisque (*Pistacia lentiscus*), les rosacées (*Rosa sp.*), le diss (*Ampelodesmos mauritanicus*), le chardon (*Carduus sp.*), le ciste (*Cistus sp.*), le genêt (*Calicotome sp.*), le Calendula (*Calendula sp.*) et le

myrte (*Myrtus communis*), dont les abondances relatives sont inférieures à 5% sont des espèces **accidentelles**.

Fréquences d'occurrence

Les occurrences relatives des plantes répertoriées dans le spectre alimentaire du Loup sont relativement faibles. Excepté les graminées qui sont **régulières** à Tlemcen (FO : 45,45%) et **accessoires** à EL Kala (FO : 38,15%), toutes les autres espèces sont accidentelles avec des FO ne dépassant pas les 20%.

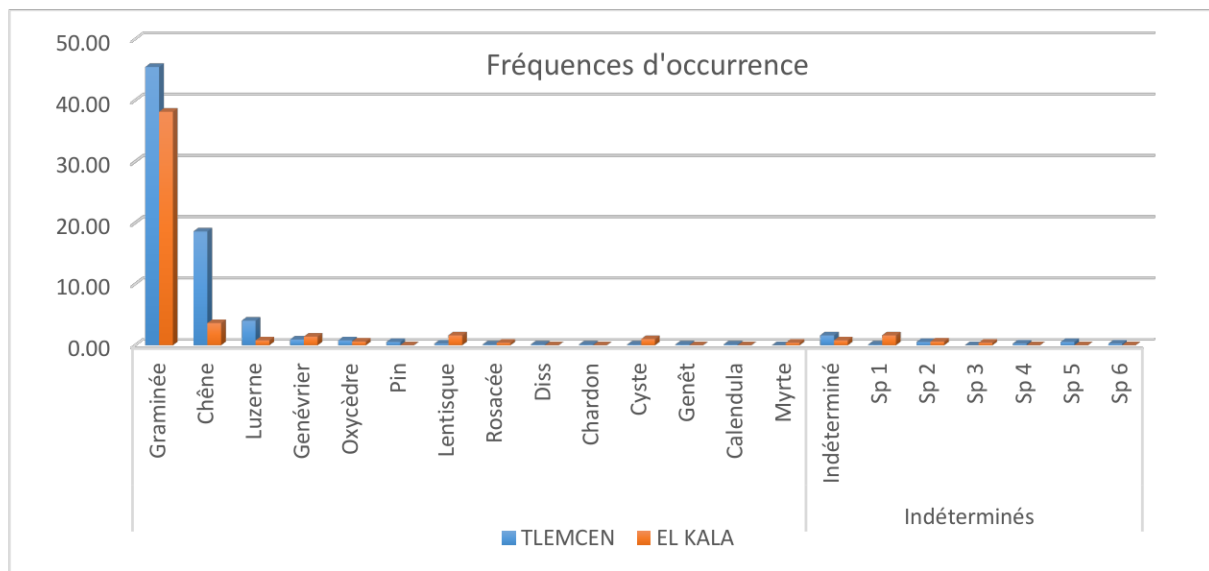


Figure 32. Variations globales des fréquences d'occurrence des plantes dans le régime alimentaire du Loup africain.

2.2.4. Arthropodes

L'embranchement des arthropodes est représenté par quatre sous-ordres/classes : les insectes, les arachnides, les myriapodes et les crustacés. Nous ajoutons à ces catégories un groupe d'indéterminés, contenant à la fois des spécimens adultes et des immatures (larves, nymphes) (Figs. 33 et 34).

La consommation des arthropodes dans les deux régions d'étude montre des différences **significatives**, mises en évidence par le test du khi 2 ($\chi^2 = 29,77$; ddl = 8 ; VC = 15,51 ; seuil = 5%).

Fréquences relatives

La classe des insectes occupe la majeure partie du spectre alimentaire des arthropodes. Avec des abondances de 86,08% à Tlemcen et 92,84% à El Kala, elle s'élève au rang de la catégorie **très abondante**.

Parmi les insectes, plus de la moitié des espèces sont des coléoptères. Ces derniers totalisent une fréquence de 50,78% à Tlemcen et 54,48% à El Kala, ils sont donc considérés comme un item **abondant**. On note également une consommation soutenue d'hyménoptères, soit 16% (espèces **rares**) pour chaque station, ils sont essentiellement composés de fourmis. Les orthoptères, représentés essentiellement par les criquets et les sauterelles et dans une moindre mesure par les courtilières, sont consommés à hauteur de 13,74% à Tlemcen et 14,07% à El

Kala, ils sont de ce fait considérés comme des items **rares**. Les autres insectes sont faiblement représentés avec des abondances relatives inférieures à 5%, ils sont donc **accidentels**. Nous y retrouvons : les mantoptères (mantes religieuses), les hétéroptères (punaises), les diptères (mouches), les odonates (libellules), ainsi que des immatures de diptères (pupes de mouches), de coléoptères (taupins), de lépidoptères (yponomeutes) et d'hyménoptères.

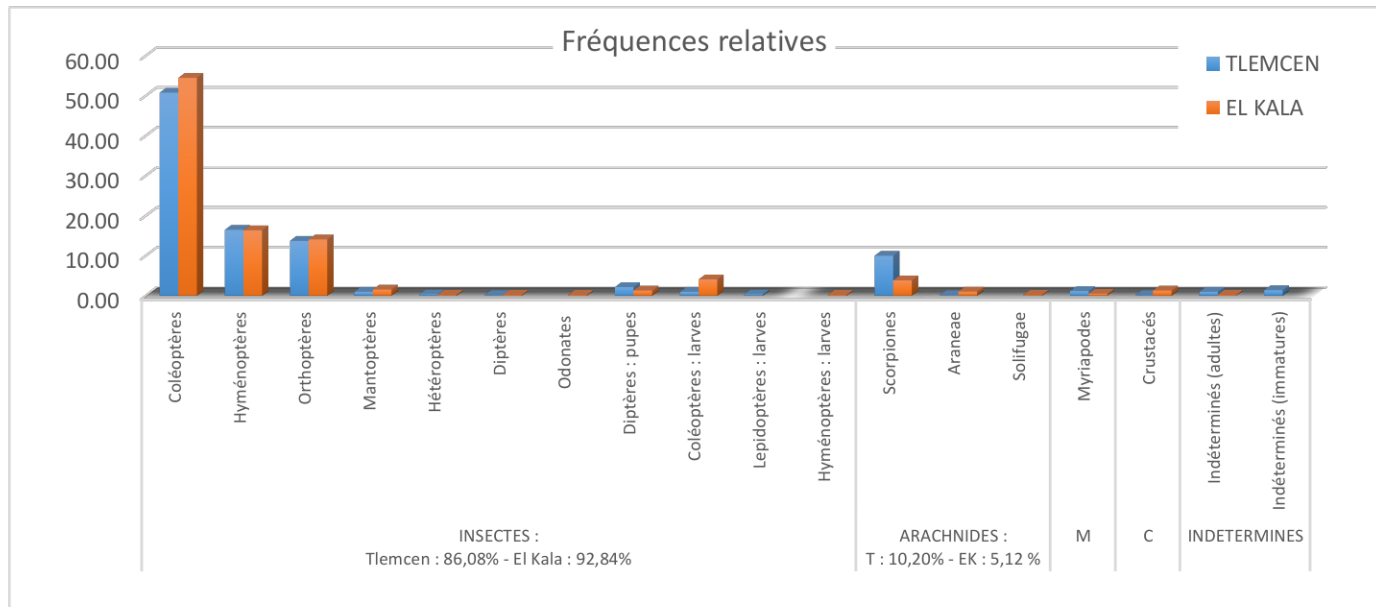


Figure 33. Variations globales des fréquences relatives des arthropodes dans le régime alimentaire du Loup africain.

La classe des arachnides totalise des abondances relatives respectives de 10,20% à Tlemcen et 5,12% à Tlemcen, elle est de ce fait considérée comme un item **rare**. Ses représentants principaux sont les scorpiones (FR : 10,0% à Tlemcen, espèce **rare** ; FR : 3,84% à El Kala, espèce **accidentelle**), et avec des apparitions **accidentelles** les araneae (araignées) et les solifugae (solifuges) (une apparition chacun).

Les myriapodes (scolopendres, iules) et les crustacés (crabes, crevettes, cloportes) sont également des catégories **accidentelles** dans les deux régions, avec des abondances n'excédant pas les 1,18%.

Fréquences d'occurrence

En termes d'occurrence relative, les coléoptères se distinguent par une présence **accessoire** à Tlemcen (FO : 34,63%) et **régulière** à EL Kala (FO : 42,77%). Les hyménoptères et les orthoptères, avec des FO fluctuant entre 9,36 et 12,85% entre les deux régions, restent des items **accidentels**, à l'instar de tous les autres groupes d'arthropodes recensés dans le régime.

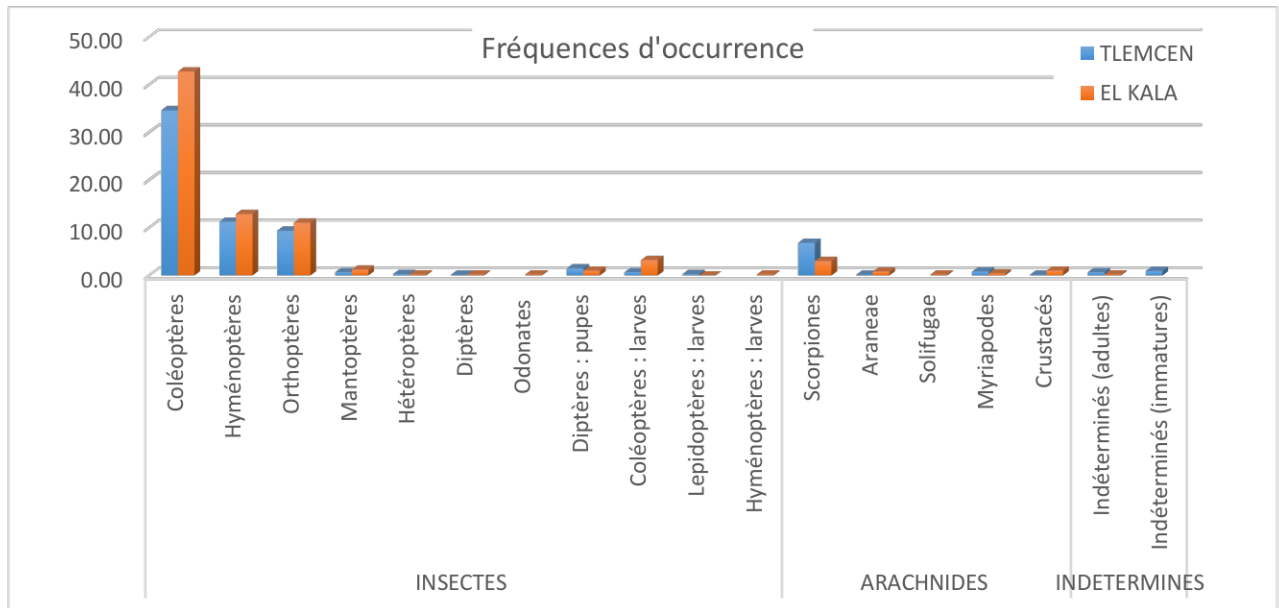


Figure 34. Variations globales des fréquences d'occurrence des arthropodes dans le régime alimentaire du Loup africain.

2.2.5. Oiseaux

La consommation des oiseaux est très contrastée dans les deux régions. Le test du khi-deux démontre d'ailleurs qu'il y a des différences **significatives** dans leur fréquence de consommation ($\chi^2 = 46,54$; ddl = 2 ; VC = 5,99 ; seuil = 5%).

Fréquence relative

Selon la Figure 35, les oiseaux domestiques (*Gallus gallus*) sont consommés à hauteur de 56% à Tlemcen, ils sont donc considérés comme un item **abondant**. Tandis qu'à El Kala, leur fréquence d'abondance n'est que de 12,64%, ils sont alors **rare**s.

A l'inverse, les oiseaux sauvages sont **abondants** à El Kala (FR : 69%) et sont **communs** à Tlemcen (FR : 35%).

Le pourcentage des oiseaux indéterminés est sensiblement plus élevé à El Kala, avec 18,39%, pour seulement 9,09% à Tlemcen. Ils restent tout de même **rare**s.

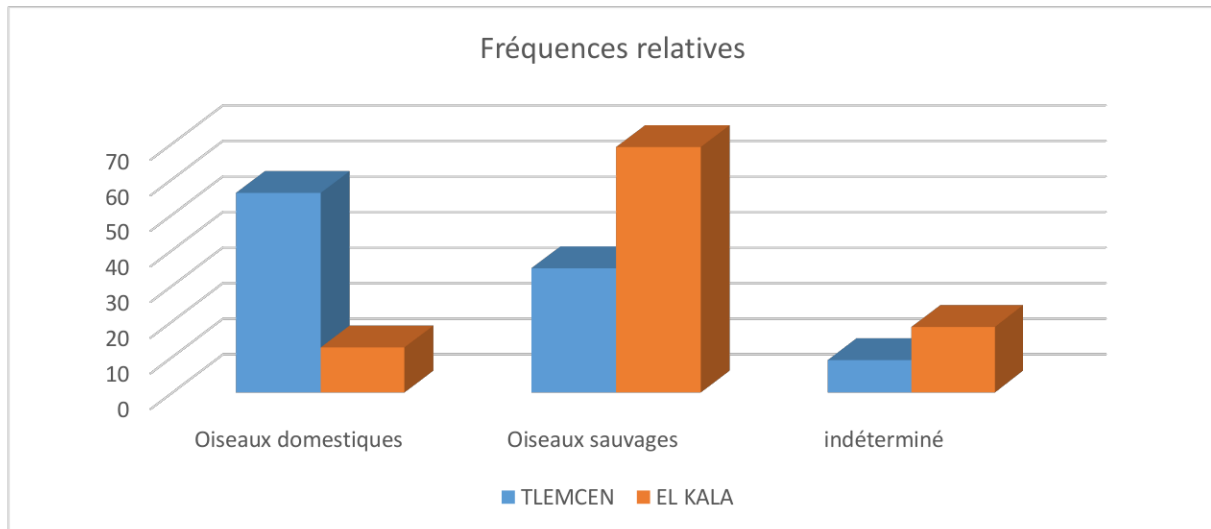


Figure 35. Variations globales des fréquences relatives des oiseaux dans le régime alimentaire du Loup africain.

Fréquence d'occurrence

Nous constatons d'après la Figure 36, que toutes les catégories d'oiseaux identifiées ont des occurrences accidentelles dans le régime global du Loup africain, avec des occurrences relatives n'excédant pas les 14,84%.

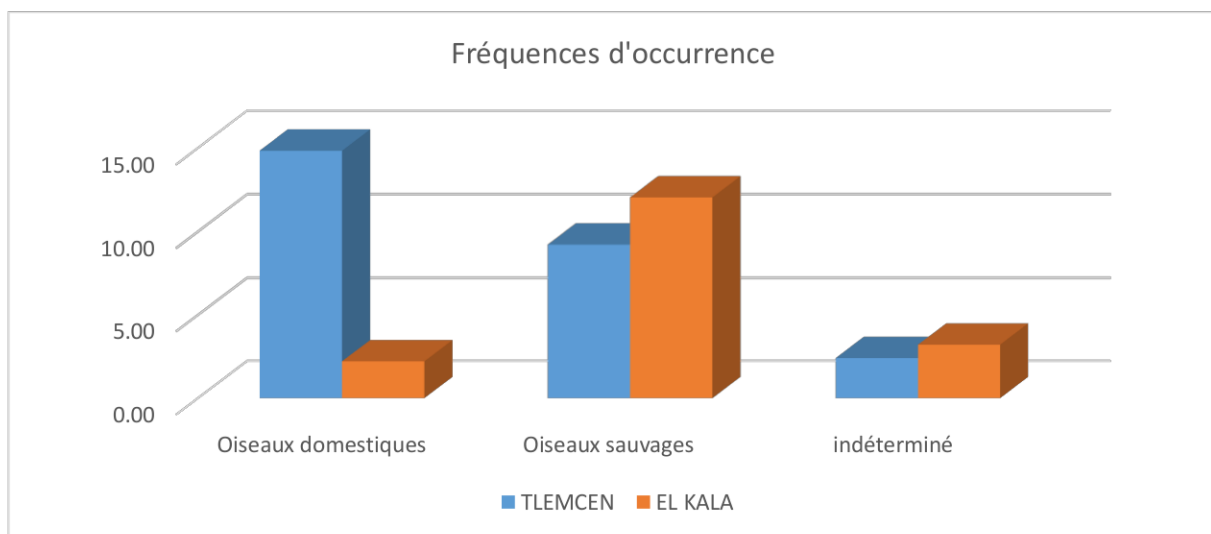


Figure 36. Variations globales des fréquences d'occurrence des oiseaux dans le régime alimentaire du Loup africain.

2.2.6. Déchets

Les résultats du test statistique du khi-deux montrent qu'il existe des variations **significatives** de la consommation des déchets entre Tlemcen et El Kala ($\chi^2 = 40,57$; ddl = 8 ; VC = 15,51 ; seuil = 5%).

Abondance relative

Nous constatons à la lecture de l'histogramme 37, que les sacs en plastique ont une fréquence relative élevée dans les deux régions (35,59% à Tlemcen, 33,77% à El Kala). C'est un item **abondant**. Les autres types de plastiques, incluant des fils de pêche, du téflon et des

emballages divers, totalisent des FR de 8,47% à Tlemcen et 9,27% à El Kala, c'est une catégorie **rare**.

Tous les autres types de déchets recensés dans la diète alimentaire du carnivore sont soit **rare**s ou **accidentels**, en fonction des régions :

- Les coquilles d'œufs apparaissent avec 16,38% à Tlemcen (**rare**), pour seulement 3,97% à El Kala (**accidentel**) ;
- L'aluminium, correspondant dans la grande majorité des cas aux emballages de fromages, apparait avec la même fréquence de 15% dans les deux régions (item **rare**) ;
- Le papier (incluant le carton) est **rare** dans les deux régions, mais plus abondant à El Kala (17,88% pour El Kala et 6,78% pour Tlemcen) ;
- Les crottes incluent soit des bouses de vaches, soit des crottes de lagomorphes, elles totalisent 9,60% des déchets à Tlemcen (item **rare**) et 2,65% à El Kala (item **accidentel**) ;
- Les textiles, incluant des bouts de tissus, des cordes ou de la laine, sont retrouvés à hauteur de 5,65% à Tlemcen (item **rare**) et 4,64% à El Kala (item **accidentel**) ;
- Les produits hygiéniques regroupent les lingettes, les couches pour nourrissons, les protections hygiéniques et le coton. Ils sont considérés comme **rare**s à Tlemcen (FR : 6,62%) et seulement **accidentels** à Tlemcen (FR : 1,69%) ;
- Les catégories restantes sont **accidentelles** dans les deux sites étudiés, elles comprennent des débris de verre, des poils humains, des préservatifs, des éponges, des mégots de cigarette, voire même des bagues d'oiseaux.

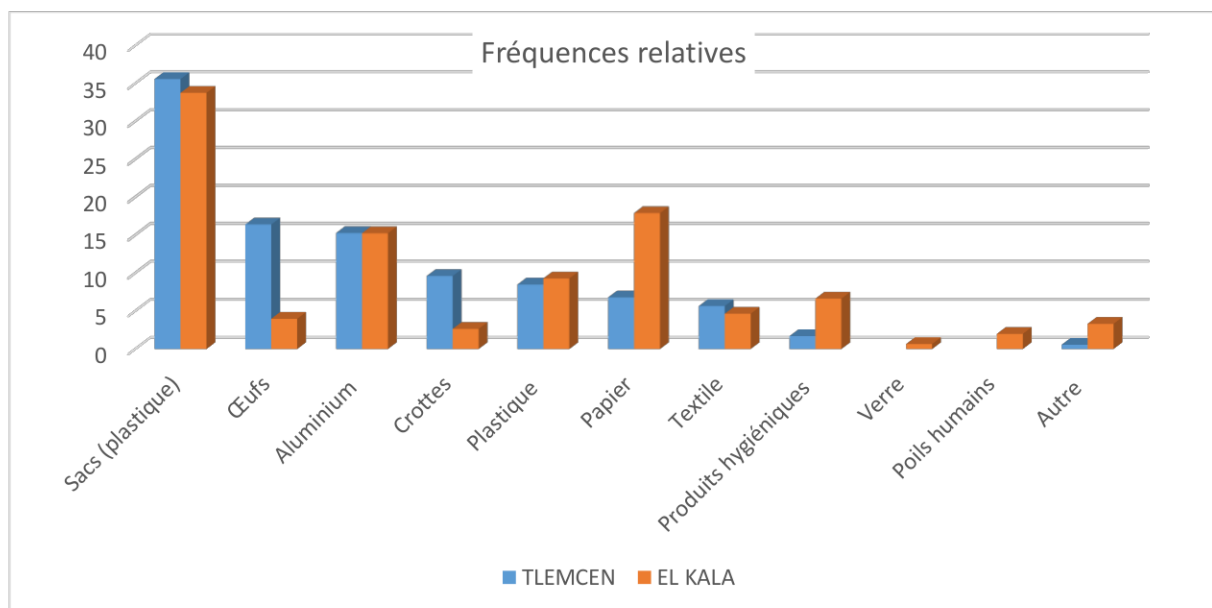


Figure 37. Variations globales des fréquences relatives des déchets dans le régime alimentaire du Loup africain.

Occurrence relative

En dépit d'une occurrence **accessoire** des déchets à El Kala et **accidentelle** à Tlemcen (se référer au Tableau 18), les différents types de déchets ont des indices de présence n'excédant pas les 10%, ce qui nous permet de les classer comme des items **accidentels** (Fig. 38). De petites variations des occurrences entre les régions sont tout de même notées.

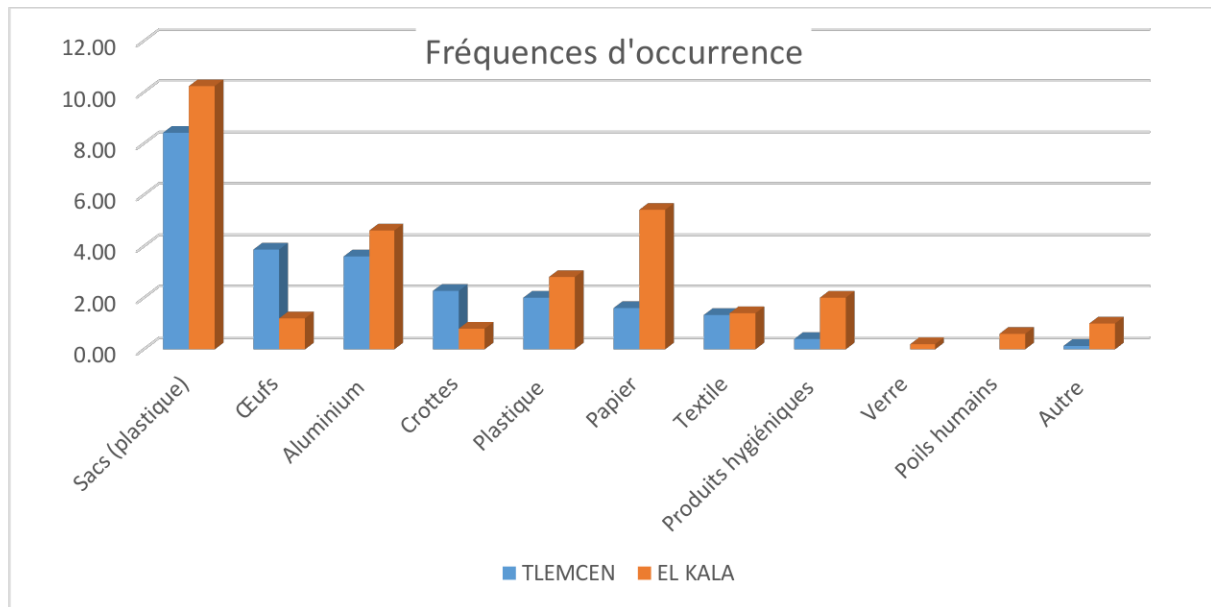


Figure 38. Variations globales des fréquences d'occurrence des déchets dans le régime alimentaire du Loup africain.

2.2.7. Reptiles

La signification des différences entre régions dans la consommation des arthropodes n'a pas pu être testée avec le khi-deux, car leur présence dans le régime n'est pas significative et que des disparités trop importantes au sein de ce groupe existent (les sauriens sont largement dominants par rapport aux autres catégories de reptiles).

Abondance relative

La Figure 39 montre que les sauriens (lézards) occupent la majeure partie du spectre herpétologique chez le Loup africain. Avec une fréquence relative de 72,22% à Tlemcen, ils sont qualifiés **d'abondants**. Tandis qu'à El Kala ils sont **très abondants**, avec une FR de 87,5%.

Les ophidiens (serpents) sont **rares** dans les deux régions avec des fréquences respectives de 12,96% et 6,25% à Tlemcen et El Kala.

Les chéloniens (tortues) ne sont présents que dans la région de Tlemcen avec une fréquence **rare** de 14,81%.

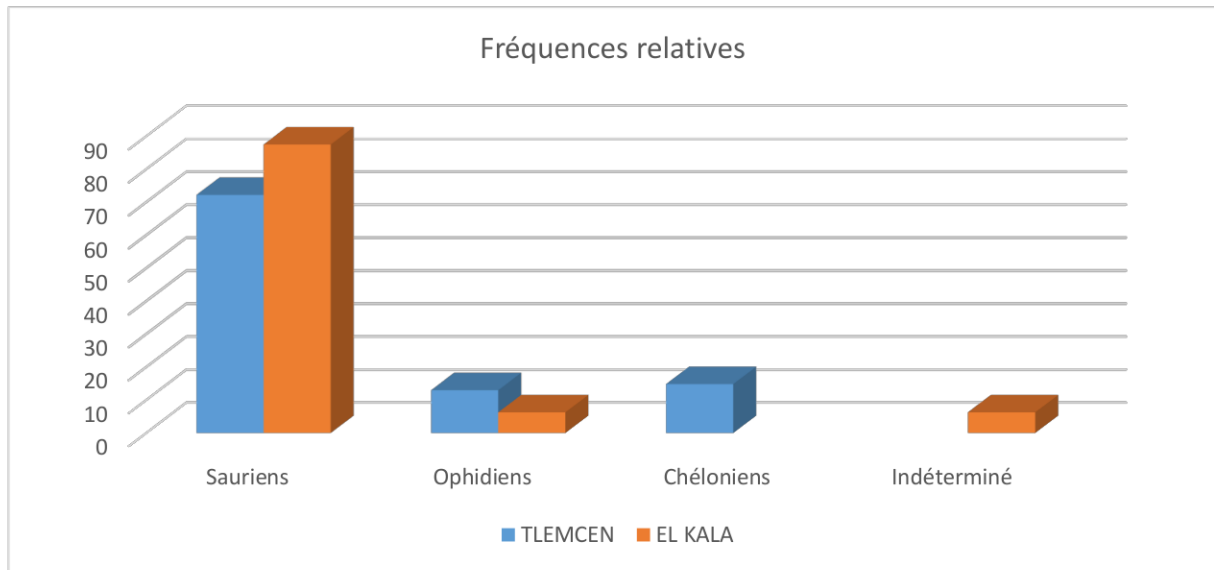


Figure 39. Variations globales des fréquences relatives des reptiles dans le régime alimentaire du Loup africain.

Occurrence relative

Les fréquences d'occurrence des reptiles dans l'ensemble des crottes analysées, tel que l'atteste la Figure 40, montrent que le prélèvement de ces items est **accidentel**, quel qu'en soit le groupe ou la région considérés.

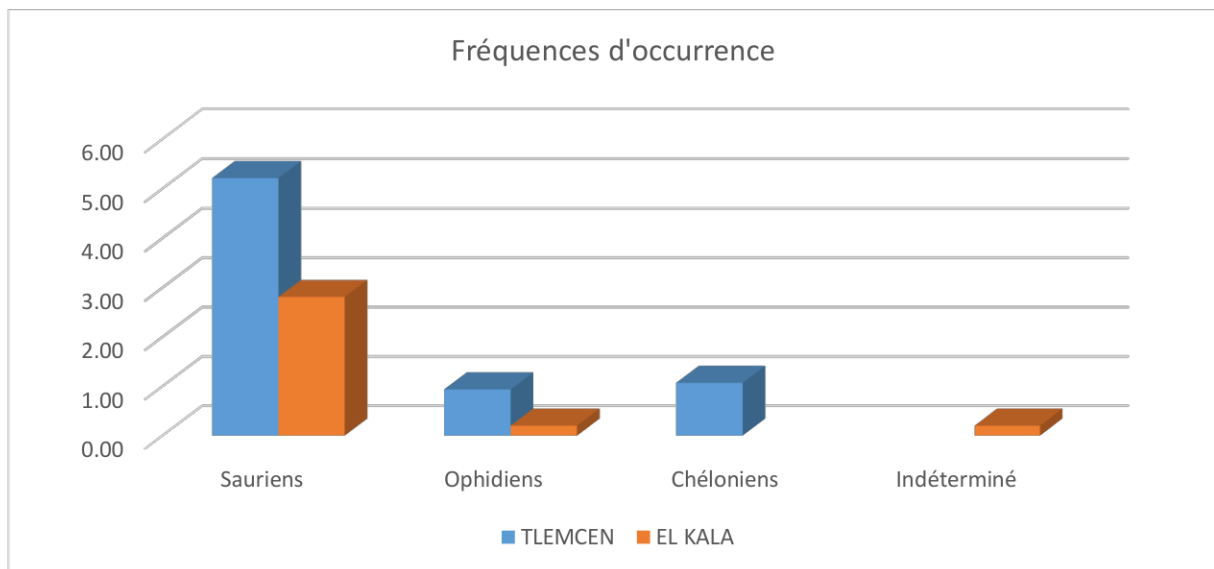


Figure 40. Variations globales des fréquences d'occurrence des reptiles dans le régime alimentaire du Loup africain.

3. Régime saisonnier du Loup africain

3.1. Variations du régime global saisonnier

Afin d'appuyer les résultats des variations du régime saisonnier du Loup africain, le test du χ^2 a été appliqué pour les résultats de chaque région. Nous constatons alors que pour le régime saisonnier global, les variations saisonnières des catégories alimentaires consommées sont **hautement significatives**, aussi bien pour Tlemcen ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 128,82$; ddl = 18 ; VC $_{\text{Tlemcen}} = 28,87$; seuil = 5%), que pour El Kala ($\chi^2_{\text{El Kala}} = 43,35$; ddl = 18 ; VC $_{\text{El Kala}} = 28,87$; seuil = 5%).

Fréquence relative

Les résultats de l'analyse des variations saisonnières du régime global du Loup africain sont consignés dans le Tableau de l'Annexe 5 et la Figure 41.

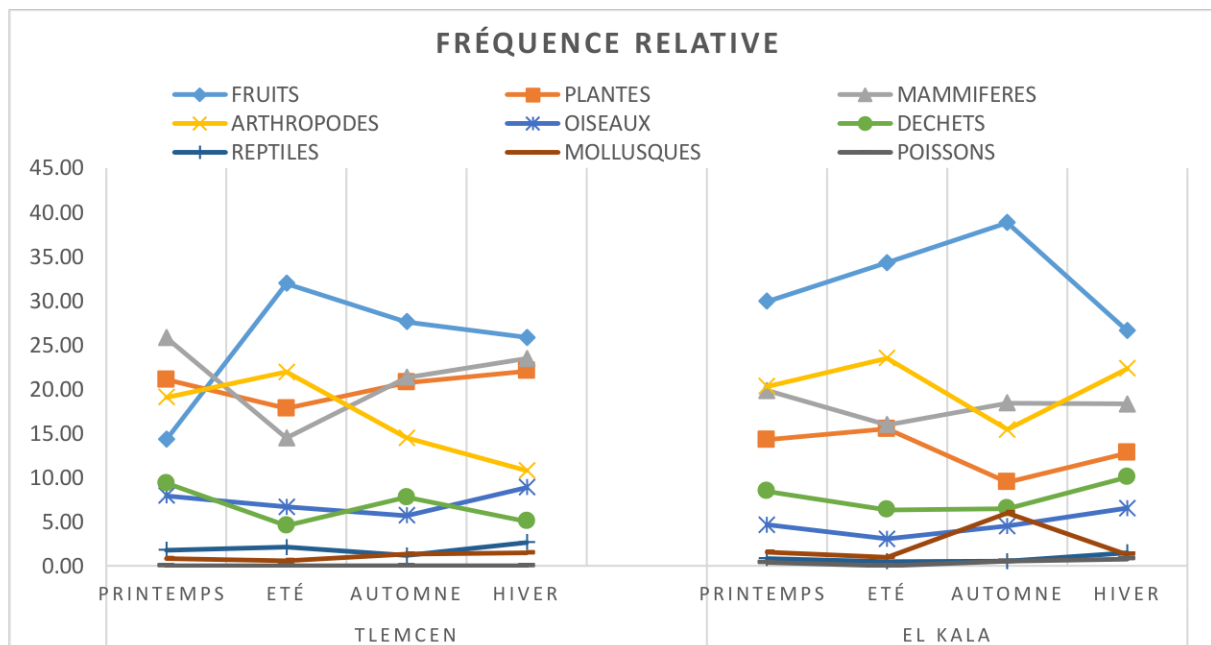


Figure 41. Fluctuations saisonnières du régime global du Loup africain, exprimées en abondances relatives.

Il ressort de la lecture de ces courbes qu'il existe des fluctuations spatiales et saisonnières notables des différents items consommés par le Loup.

Nous constatons que les fruits sont l'item le plus abondant dans les deux régions, en dépit des variations saisonnières. Excepté la saison du printemps à Tlemcen, où l'item est **rare**, il demeure **commun** durant les autres saisons. Les valeurs maximales sont enregistrées en été à Tlemcen (FR : 31,93%) et en automne à El Kala (38,81%).

Avec des fréquences inférieures à 25%, la consommation saisonnière des plantes est rare, les valeurs maximales sont enregistrées en hiver à Tlemcen (FR : 22,01%) et en été à El Kala (FR : 15,49%).

La consommation saisonnière des mammifères est caractérisée de **rare**, excepté au printemps à Tlemcen (FR : 25,79%) où elle est **commune**.

Les arthropodes se caractérisent par des abondances **rare**s. Ils sont plus recherchés en été dans les deux régions (Tlemcen : 21,93% ; El Kala : 23,47%).

Les oiseaux et les déchets se caractérisent par un taux de consommation fluctuant entre **rare** et **accidentel**. Leur abondance maximale est enregistrée au printemps à Tlemcen (oiseaux : 7,94% ; déchets : 9,33%) et en hiver à El Kala (oiseaux : 6,52% ; déchets : 10,03%).

Les reptiles, les mollusques et les poissons apparaissent de façon **accidentelle** dans le régime saisonnier du Loup, excepté les mollusques qui sont répertoriés comme **rare**s durant la saison automnale à El Kala (FR : 5,97%).

Fréquence d'occurrence

Les occurrences saisonnières des catégories alimentaires consommées par le Loup africain sont illustrées dans les courbes ci-dessous et les valeurs sont rapportées en Annexe 6. Nous remarquons l'existence de fluctuations importantes entre les saisons et entre les régions.

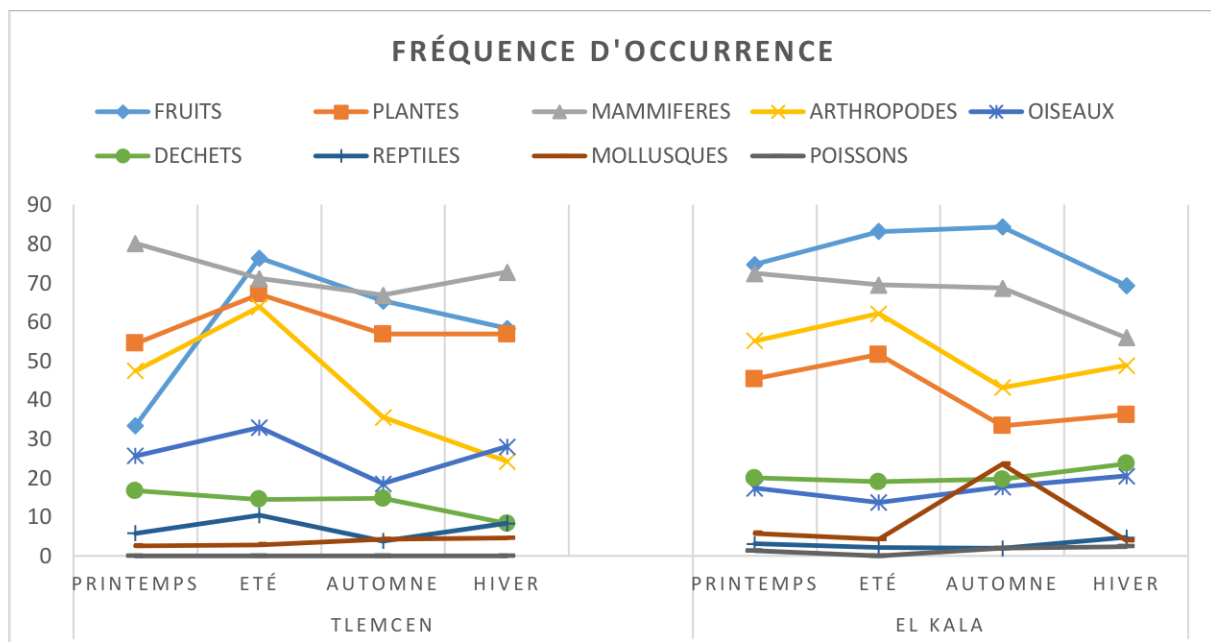


Figure 42. Fluctuations saisonnières du régime global du Loup africain, exprimées en occurrences relatives.

Il ressort de la lecture de la Figure que la consommation des végétaux énergétiques est fortement contrastée à Tlemcen. Les fréquences d'occurrences varient d'**item accessoire** au printemps (FO : 33,33%) à **constant** en été et en automne (respectivement 76,31% et 65,4%). A El Kala, les fréquences d'occurrence sont nettement plus élevées et varient de **constantes** en hiver et printemps (avec respectivement 69,29% et 74,67%) à **omniprésentes** en été en automne (respectivement 83,16% et 84,31%).

En seconde position, les mammifères sont consommés de façon **omniprésente** au printemps à Tlemcen (FO : 80,13%) et **constante** pour les autres saisons (été : 71,08% ; automne : 66,82% ; hiver : 72,73%). A El Kala, ils sont **constants** entre les printemps et l'automne (printemps : 72,44% ; été : 69,47% ; automne : 68,63%) et **réguliers** en hiver (FO : 55,91%).

A Tlemcen, les végétaux non énergétiques apparaissent de manière **régulière** dans les prélèvements saisonniers, de l'automne (FO : 56,87%) au printemps (FO : 54,49%), et de manière **constante** en été (FO : 67,07%). A El Kala, ils sont **réguliers** au printemps (FO : 45,33%) et en été (51,58%), puis diminuent en item **accessoire** en automne (33,33%) et en hiver (36,22%).

L'occurrence des arthropodes dans le régime saisonnier des deux régions est fortement contrastée. A Tlemcen, ils sont répertoriés de manière **accessoire** en hiver et en automne (FO : 24,24% et 35,55% dans l'ordre), puis de manière **régulière** au printemps (FO : 47,44%) et enfin **constante** en été (FO : 63,86%). A El Kala, on les retrouve de façon **régulière** dans les prélèvements, de l'automne au printemps (FO : 43,14% en automne ; 48,82% en hiver ; 55,11% au printemps), et de façon **constante** en été (FO : 62,11%).

La présence des oiseaux dans les prélèvements saisonniers est **accessoire** à Tlemcen. Elle fluctue entre 25,64% au printemps et 32,94% en été. Elle baisse cependant à catégorie **accidentelle** en automne avec 18,48%. A El Kala, leur présence est **accidentelle** durant toutes les saisons, excepté l'hiver où elle passe à **accessoire** (FO : 20,47%).

Les catégories des déchets, reptiles, mollusques et poissons sont retrouvées de manière **accidentelle** dans les prélèvements saisonniers, et ce dans les deux régions. Nous notons par ailleurs deux valeurs exceptionnelles, à savoir l'occurrence des déchets en hiver à El Kala (FO : 23,62%) et des mollusques en automne à El Kala également (FO : 23,53%), elles passent alors à catégories **accessoires**.

3.2. Variations spécifiques du régime saisonnier

3.2.1. Mammifères

L'application du test χ^2 sur les résultats des variations saisonnières des proies mammaliennes met en évidence l'existence de différences **significatives** dans la consommation des mammifères en fonction des variations saisonnières (Tlemcen : $\chi^2 = 48,50$; ddl = 18 ; VC = 28,87 ; seuil = 5%. El Kala : $\chi^2 = 31,20$; ddl = 9 ; VC = 16,92 ; seuil = 5%).

Fréquences relatives

Le Tableau 19 comprend les résultats de variations des fréquences relatives des proies mammaliennes dans le régime saisonnier du Loup entre les deux régions d'étude. Des fluctuations importantes sont observées entre les espèces.

Nous constatons à la lecture de ce tableau que les grands mammifères apparaissent avec des fréquences **abondantes** dans le régime saisonnier à Tlemcen. Leur fréquence varie entre 59,59% en automne et 64,62% au printemps. Cependant, on note des fréquences **communes** à El Kala pour l'hiver (FR : 34,25%), le printemps (40,12%) et l'été (41,18%) et **rare** pour l'automne (21,62%). La consommation du porc-épic décroît à Tlemcen du printemps à l'hiver et passe d'espèce commune à rare. Tandis qu'à El Kala elle est rare durant toutes les saisons. Le sanglier apparaît comme espèce commune au printemps et en automne à Tlemcen, ainsi qu'au printemps, en été et en hiver à El Kala. Il devient rare en été et hiver à Tlemcen et en automne à El Kala. La consommation du mouflon et du cerf daim, espèces exclusivement présentes à la réserve de chasse de Tlemcen, est accidentelle durant toutes les saisons, sauf en hiver dans le cas du cerf daim (FR : 15,31%, espèce rare). L'apparition du Loup africain, quant à lui, reste accidentelle en dépit des variations saisonnières.

Tableau 19. Abondances relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.

Fréquences Relatives (%)	TLEMCCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Mammifères de grande taille	64,62	63,48	59,59	60,20	40,12	41,18	21,62	34,25
Porc-épic <i>Hystrix cristata</i>	29,23	28,09	24,66	19,39	8,98	10,29	5,41	6,85
Sanglier <i>Sus scrofa</i>	28,46	24,16	25,34	18,37	29,34	25,00	10,81	27,40
Cerf daim <i>Dama dama</i>	4,62	5,62	7,53	15,31	0,00	0,00	0,00	0,00
Loup africain <i>Canis lupaster</i>	2,31	5,06	1,37	5,10	1,80	5,88	5,41	0,00
Mouflon <i>Ammotragus lervia</i>	0,00	0,56	0,68	2,04	0,00	0,00	0,00	0,00
Mammifères domestiques	14,62	28,65	28,77	24,49	39,52	36,76	29,73	30,14
Mouton <i>Ovis aries</i>	4,62	11,24	18,49	13,27	9,58	7,35	0,00	9,59
Vache <i>Bos taurus</i>	6,92	7,87	4,11	8,16	20,96	17,65	24,32	15,07
Chèvre <i>Capra hircus</i>	3,08	9,55	6,16	3,06	8,98	11,76	5,41	5,48
Mammifères de taille moyenne	10,77	2,25	4,11	4,08	4,79	2,94	0,00	4,11
Lapin de garenne <i>Oryctolagus cuniculus</i>	7,69	1,12	0,68	2,04	0,60	1,47	0,00	1,37
Lièvre brun <i>Lepus capensis</i>	1,54	1,12	1,37	2,04	0,60	0,00	0,00	1,37
Hérisson <i>Atelerix algirus</i>	0,77	0,00	1,37	0,00	1,80	1,47	0,00	1,37
Mangouste <i>Herpestes ichneumon</i>	0,77	0,00	0,68	0,00	1,80	0,00	0,00	0,00
Micromammifères	9,23	5,62	6,16	7,14	10,78	13,24	45,95	27,40
Mulot sylvestre <i>Apodemus sylvaticus</i>	8,46	3,37	4,11	5,10	7,19	8,82	27,03	24,66
Rat surmulot <i>Rattus norvegicus</i>	0,00	1,12	0,68	1,02	0,60	1,47	2,70	0,00
Souris sauvage <i>Mus spretus</i>	0,00	0,56	0,68	0,00	1,20	0,00	5,41	2,74
Pachyure <i>Suncus etruscus</i>	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Souris domestique <i>Mus musculus</i>	0,00	0,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rat rayé <i>Lemniscomys barbarus</i>	0,00	0,00	0,00	1,02	1,20	0,00	0,00	0,00
Gerbille champêtre <i>Gerbillus campestris</i>	0,00	0,00	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Musaraigne <i>Crociodura sp.</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,81	0,00
Lérot <i>Eliomys quercinus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,60	2,94	0,00	0,00
Indéterminé	0,77	0,00	1,37	4,08	4,79	5,88	2,70	4,11
TOTAL	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

La consommation des mammifères domestiques est **commune** durant toutes les saisons à El Kala et devient **rare** durant le printemps et l'hiver à Tlemcen. Par ailleurs, les espèces composant ce groupe sont prélevées avec des fréquences **rare**s, voire **accidentelles** dans les deux régions. On note tout de même que les bovins sont plus prisés à El Kala, tandis que ce sont les ovins qui sont plus consommés à Tlemcen.

Les mammifères de taille moyenne montrent des fréquences accidentelles durant toutes les saisons et dans les deux régions, excepté au printemps à Tlemcen, où ils sont majoritairement représentés par le lapin de garenne (FR : 7,69%). On note également qu'ils sont totalement absents pendant l'automne à El Kala.

Le groupe des micromammifères est fortement prisé par le Loup, surtout à El Kala. Dans cette dernière, les abondances relatives de l'automne et de l'hiver (respectivement 45,95% et 27,40%) font référence à un item **commun**. Durant les autres saisons et dans la région de Tlemcen, c'est un item **rare**. Parmi les 9 espèces composant le groupe des micromammifères, le mulot sylvestre se distingue par son **abondance**. A El Kala, on note une fréquence **commune** en automne (FR : 27,03%) et **rare** durant les autres saisons. Tandis qu'à Tlemcen, l'abondance la plus élevée est notée au printemps (FR : 8,46%). Deux autres espèces de micromammifères attirent notre attention dans le régime automnal à El Kala, à savoir la musaraigne (FR : 10,81%) et la souris sauvage (FR : 5,41%). Toutes les autres espèces sont **accidentelles**.

Fréquence d'occurrence

Les variations des fréquences d'occurrence des proies mammaliennes dans le régime saisonnier du Loup africain sont consignées dans le Tableau 20.

Tableau 20. Occurrences relatives des proies mammaliennes dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.

Fréquences d'occurrences (%)	TLEMCCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Mammifères de grande taille	53,85	45,38	41,23	44,70	29,78	29,47	15,69	19,69
Porc-épic <i>Hystrix cristata</i>	24,36	20,08	17,06	14,39	6,67	7,37	3,92	3,94
Sanglier <i>Sus scrofa</i>	23,72	17,27	17,54	13,64	21,78	17,89	7,84	15,75
Cerf daim <i>Dama dama</i>	3,85	4,02	5,21	11,36	0,00	0,00	0,00	0,00
Loup africain <i>Canis lupaster</i>	1,92	3,61	0,95	3,79	1,33	4,21	3,92	0,00
Mouflon <i>Ammotragus lervia</i>	0,00	0,40	0,47	1,52	0,00	0,00	0,00	0,00
Mammifères domestiques	12,18	20,48	19,91	18,18	29,33	26,32	21,57	17,32
Mouton <i>Ovis aries</i>	3,85	8,03	12,80	9,85	7,11	5,26	0,00	5,51
Vache <i>Bos taurus</i>	5,77	5,62	2,84	6,06	15,56	12,63	17,65	8,66
Chèvre <i>Capra hircus</i>	2,56	6,83	4,27	2,27	6,67	8,42	3,92	3,15
Mammifères de taille moyenne	8,97	1,61	2,84	3,03	3,56	2,11	0,00	2,36
Lapin de garenne <i>Oryctolagus cuniculus</i>	6,41	0,80	0,47	1,52	0,44	1,05	0,00	0,79
Lièvre brun <i>Lepus capensis</i>	1,28	0,80	0,95	1,52	0,44	0,00	0,00	0,79
Hérisson <i>Atelerix algirus</i>	0,64	0,00	0,95	0,00	1,33	1,05	0,00	0,79
Mangouste <i>Herpestes ichneumon</i>	0,64	0,00	0,47	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00
Micromammifères	7,69	4,02	4,27	5,30	8,00	9,47	33,33	15,75
Mulot sylvestre <i>Apodemus sylvaticus</i>	7,05	2,41	2,84	3,79	5,33	6,32	19,61	14,17
Rat surmulot <i>Rattus norvegicus</i>	0,00	0,80	0,47	0,76	0,44	1,05	1,96	0,00
Souris sauvage <i>Mus spretus</i>	0,00	0,40	0,47	0,00	0,89	0,00	3,92	1,57
Pachyure <i>Suncus etruscus</i>	0,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Souris domestique <i>Mus musculus</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rat rayé <i>Lemniscomys barbarus</i>	0,00	0,00	0,00	0,76	0,89	0,00	0,00	0,00
Gerbille champêtre <i>Gerbillus campestris</i>	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Musaraigne <i>Crocidura sp.</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,84	0,00
Lérot <i>Eliomys quercinus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	2,11	0,00	0,00
Indéterminé	0,64	0,00	0,95	3,03	3,56	4,21	1,96	2,36

Les mammifères de grande taille se caractérisent par une occurrence **régulière** durant les quatre saisons à Tlemccen, tandis qu'à El Kala ils varient d'une occurrence **accidentelle** en automne (15,69%) et en hiver (19,69%), à une occurrence **accessoire** au printemps (29,78%) et en été (29,78%). Au printemps, le porc-épic (FO : 24,36%) et le sanglier (FO : 23,72%) apparaissent comme espèces **accessoires** à Tlemccen, tandis que toutes les autres espèces sont **accidentelles**. A El Kala, seul le sanglier apparaît comme espèce **accessoire** au printemps (FO : 21,78%), alors que les autres espèces sont **accidentelles**.

Concernant les mammifères domestiques, ils sont **accidentels** à Tlemccen, excepté en été (FO : 20,48%) ; et **accessoires** à El Kala, sauf en hiver (FO ; 17,32%). Les trois espèces composant ce groupe apparaissent avec des occurrences accidentelles durant les quatre saisons des deux régions.

Les mammifères de taille moyenne et les micromammifères ont également une occurrence saisonnière **accidentelle**, voire nulle, dans les deux régions, à l'exception de l'automne à El Kala, où les micromammifères sont **accessoires** (FO : 33,33%).

3.2.2. Végétaux énergétiques

Les variations de consommation saisonnière des fruits sont **hautement significatives**, aussi bien à Tlemcen qu'à El Kala, d'après les résultats du test χ^2 ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 345,83$; ddl = 12 ; $VC_{\text{Tlemcen}} = 21,03$; $\chi^2_{\text{El Kala}} = 200,43$; ddl = 12 ; $VC_{\text{El Kala}} = 21,03$).

Abondance relative

Dans la région d'El Kala, les fruits forestiers sont consommés à des fréquences **très abondantes** de l'automne au printemps, et **abondantes** durant l'été (FR : 54,79%). Tandis qu'à Tlemcen, ils sont **très abondants** en automne (FR : 82,54%), **abondants** en hiver et printemps (FR : 73,15% et 61,11% respectivement) et **rare**s en été (FR : 21,88%) (Tab. 21).

A Tlemcen, les fruits du palmier nain sont **abondants** en automne (52,38%), **communs** en hiver (35,19%), **rare**s au printemps (11,11%) et **accidentels** en été (0,51%). Tandis qu'à El Kala, ils sont **accidentels** durant toutes les saisons, voire **absents** en été.

La caroube est **commune** au printemps (27,78%) à Tlemcen et **rare** durant les autres saisons. A El Kala, elle est **inexistante**.

L'oxycèdre est consommé en **abondance** à El Kala pendant l'hiver (64,15%), **communément** en automne et au printemps (37,18% et 31,35% respectivement) et **rarement** en été (13,7%). A Tlemcen et revanche, il est **rare** de l'automne au printemps et **accidentel** en été (3,82%).

A cela s'ajoutent deux espèces **communes** à El Kala, à savoir les mûres sauvages (ronce) avec une fréquence estivale de 24,66% et les myrtes avec une fréquence printanière de 29,76%.

Toutes les autres espèces forestières recensées ont des fréquences saisonnières **rare**s ou **accidentelles**.

Concernant les fruits cultivés, nous constatons que leur fréquence maximale est enregistrée en été à Tlemcen (FR : 72,26%), ils sont de ce fait **abondants**. Ils sont **communs** au printemps à Tlemcen (FR : 33,33%) et en été à El Kala (FR : 39,73%). Durant les autres saisons, ils sont **rare**s.

Les figues apparaissent avec une abondance de 21,12% à Tlemcen et de 9,59% à El Kala pendant la saison estivale, elles sont qualifiées de **rare**s. A cela vient s'ajouter le poivron et la pomme, également avec des fréquences **rare**s à Tlemcen au printemps et en été.

Deux espèces cultivées sont également qualifiées de **rare**s dans le régime saisonnier d'El Kala, à savoir la tomate au printemps (FR : 5,13%) et la pastèque en été (FR : 5,48%).

Toutes les autres espèces ont des abondances saisonnières accidentelles.

Tableau 21. Abondance relative des végétaux énergétiques dans le régime saisonnier.

Fréquences Relatives (%)	TLEMEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Fruits forestiers	61,11	21,88	82,54	73,15	78,57	54,79	83,33	83,02
Palmier nain <i>Chamaerops humilis</i>	11,11	0,51	52,38	35,19	0,40	0,00	2,56	4,72
Caroube <i>Ceratonia siliqua</i>	27,78	5,85	10,58	12,96	0,00	0,00	0,00	0,00
Oxycèdre <i>Juniperus oxycedrus</i>	6,94	3,82	10,05	10,19	31,35	13,70	37,18	64,15
Ronce <i>Rubus sp.</i>	1,39	7,63	1,06	2,78	4,37	24,66	6,41	0,94
Gland <i>Quercus sp.</i>	6,94	1,27	2,12	2,78	2,38	1,37	0,00	2,83
Olive/oléastre <i>Olea europaea</i>	2,78	0,25	0,53	2,78	2,78	0,68	1,28	2,83
Eglantier <i>Rosa canina</i>	1,39	0,00	1,06	5,56	0,00	0,00	0,00	0,00
Nerprun alaterne <i>Rhamnus alaternus</i>	1,39	1,02	0,00	0,00	0,00	6,16	0,00	0,00
Arbouse <i>Arbutus unedo</i>	0,00	0,00	1,59	0,00	0,79	0,68	12,82	0,00
Merise/cerise <i>Prunus avium/cerasus</i>	0,00	0,76	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Micocoulier <i>Celtis australis</i>	0,00	0,00	1,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrte <i>Myrtus communis</i>	0,00	0,00	0,53	0,00	29,76	0,68	12,82	3,77
Filaire <i>Phillyrea angustifolia</i>	1,39	0,25	0,53	0,93	0,79	0,68	2,56	0,94
Lentisque <i>Pistacia lentiscus</i>	0,00	0,00	0,53	0,00	2,38	0,68	2,56	0,00
Asperge <i>Asparagus acutifolius</i>	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Vicia sp.</i>	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Azérolier <i>Crataegus azarolus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,19	2,74	5,13	0,00
Genévrier <i>Juniperus communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79	2,74	0,00	1,89
Salcepareille <i>Smilax aspera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,19	0,00	0,00	0,00
Genêt <i>Calicotome sp.</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00
Fragon <i>Ruscus aculeatus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94
Fruits cultivés	33,33	72,26	17,46	22,22	14,29	39,73	16,67	14,15
Figue <i>Ficus carica</i>	2,78	21,12	5,29	5,56	0,00	9,59	6,41	0,94
Poivron <i>Capsicum annum</i>	12,50	8,14	2,12	3,70	3,97	2,05	3,85	2,83
Pomme <i>Malus domestica</i>	0,00	8,91	1,59	3,70	0,79	4,79	0,00	0,00
Pêche <i>Prunus persica</i>	0,00	6,62	1,06	0,00	0,00	0,68	0,00	0,00
Raisin <i>Vitis vinifera</i>	0,00	4,83	0,53	1,85	0,00	4,11	0,00	0,00
Tomate <i>Solanum lycopersicum</i>	2,78	2,04	1,59	1,85	2,38	1,37	5,13	1,89
Pastèque <i>Citrullus lanatus</i>	0,00	3,82	0,00	0,00	0,00	5,48	0,00	0,00
Prune <i>Prunus domestica</i>	0,00	3,05	0,53	0,93	0,00	1,37	0,00	0,00
Sésame <i>Sesamum indicum</i>	4,17	2,29	0,53	0,00	1,59	1,37	0,00	0,94
Céréale	0,00	2,29	1,06	0,93	1,19	0,68	0,00	0,94
Figue de Barbarie <i>Opuntia ficus-indica</i>	0,00	2,80	0,00	0,00	0,40	2,74	0,00	3,77
Melon <i>Cucumis melo</i>	0,00	1,78	0,00	0,00	0,00	2,74	0,00	0,00
Abricot <i>Prunus armeniaca</i>	0,00	1,27	0,53	0,00	0,00	1,37	0,00	0,00
Poire <i>Pyrus communis</i>	0,00	1,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Oignon <i>Allium cepa</i>	1,39	0,76	0,00	0,00	0,79	0,68	0,00	0,94
Datte <i>Phoenix dactylifera</i>	2,78	0,00	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94
Agrume <i>Citrus sp.</i>	0,00	0,00	1,06	0,00	1,19	0,00	1,28	0,00
Mûre blanche <i>Morus alba</i>	2,78	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Courge <i>Cucurbita sp.</i>	1,39	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Tournesol <i>Helianthus annuus</i>	2,78	0,25	1,06	1,85	0,40	0,68	0,00	0,00
Lentille <i>Lens culinaris</i>	0,00	0,25	0,00	0,93	1,19	0,00	0,00	0,00
Concombre <i>Cucumis sativus</i>	0,00	0,00	0,00	0,93	0,00	0,00	0,00	0,00
Pomme de terre <i>Solanum tuberosum</i>	0,00	0,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Arachide <i>Arachis hypogaea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	0,94
Indéterminés	5,56	5,85	0,00	4,63	7,14	5,48	0,00	2,83
Indéterminé	2,78	1,27	0,00	2,78	1,19	1,37	0,00	2,83
Sp 1	0,00	3,82	0,00	0,93	0,00	3,42	0,00	0,00
Sp 2	1,39	0,00	0,00	0,93	1,59	0,00	0,00	0,00
Sp 3	1,39	0,25	0,00	0,00	0,79	0,00	0,00	0,00
Sp 4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79	0,00	0,00	0,00
Sp 5	0,00	0,00	0,00	0,00	1,59	0,68	0,00	0,00
Sp 6	0,00	0,00	0,00	0,00	1,19	0,00	0,00	0,00
Sp 7	0,00	0,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
TOTAL	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Occurrence relative

A Tlemcen, *Chamearops humilis* se caractérise par une occurrence **régulière** dans le régime automnal (FO : 46,92%) et **accessoire** dans le régime hivernal (FO : 28,79%) (Tab. 22).

A El Kala, *Juniperus oxycedrus* se caractérise par une occurrence **régulière** en automne et en hiver (FO respectives de 56,86 et 53,54%) et **accessoire** au printemps et en été (FO respectives de 35,11% et 21,05%). Dans la même région, d'autres espèces ont des occurrences saisonnières accessoires, à savoir la ronce au printemps (FO : 37,89%), l'arbouse en automne (FO : 19,61%) et le myrte au printemps et en automne (FO respectives de 33,33% et 19,61%).

Parmi les fruits cultivés, la figue est répertoriée avec une occurrence accessoire en été à Tlemcen (FO : 33,33%).

Toutes les autres espèces végétales, sauvages et cultivées, ont des occurrences saisonnières accidentelles dans les deux régions d'étude, avec des valeurs inférieures à 20%.

3.2.3. Végétaux non énergétiques

Le test du khi-deux, appliqué aux variations saisonnières des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire du loup africain, nous permet de statuer que les différences sont **non significatives** pour la région de Tlemcen, autrement dit, que les fluctuations saisonnières n'influencent pas sur le taux de prélèvement des végétaux non énergétiques ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 13,59$; ddl = 9 ; VC_{Tlemcen} = 16,92). Tandis que pour la région d'El Kala, ces variations saisonnières sont **significatives** ($\chi^2_{\text{El Kala}} = 11,24$; ddl = 3 ; VC_{El Kala} = 7,81).

Fréquence relative

Nous constatons d'après les résultats présentés dans le Tableau 23, que les fréquences relatives des graminées est importante durant toutes les saisons et pour les deux régions. A Tlemcen, elles varient entre 59,82% en été et 62,26% au printemps, elles sont qualifiées d'**abondantes**. Pour El Kala, elles varient d'**abondantes** en été (59,09%) à **très abondantes** entre l'automne (84,21%) et le printemps (76,67%).

Les feuilles de chêne sont prélevées à des fréquences **communes** à Tlemcen, en automne (26,76%), au printemps (25,47%) et en été (20,09%). A El Kala, les sont prélevées de manière **rare** durant toutes les saisons (FR entre 5,26% pour l'automne et 10,61% pour l'été).

D'autres espèces de plantes non énergétiques apparaissent de manière sporadique avec des fréquences **rare**s. Nous citons la luzerne en été à Tlemcen (FR : 8,22%), les feuilles de genévrier en été à El Kala (FR : 10,61%), les feuilles de lentisque à El Kala en été et en automne (FR respectives de 6,06% et 5,25%), le ciste à El Kala en automne et en hiver (FR respectives de 5,26% et 5,88%), en enfin l'espèce indéterminée 1 qui est prélevées à hauteur de 5,83% au printemps à El Kala.

Toutes les autres espèces ont des fréquences d'apparition **accidentelles**, quel que soit la saison ou la région considérées.

Tableau 22. Occurrence relative des végétaux énergétiques dans le régime alimentaire saisonnier du Loup africain.

Fréquences d'Occurrence (%)	TLEMSEN				EL KALA				
	Printemps	Été	Automne	Hiver	Printemps	Été	Automne	Hiver	
Fruits forestiers									
Palmier nain	<i>Chamaerops humilis</i>	5,13	0,80	46,92	28,79	0,44	0,00	3,92	3,94
Caroube	<i>Ceratonia siliqua</i>	12,82	9,24	9,48	10,61	0,00	0,00	0,00	0,00
Oxycèdre	<i>Juniperus oxycedrus</i>	3,21	6,02	9,00	8,33	35,11	21,05	56,86	53,54
Ronce	<i>Rubus sp.</i>	0,64	12,05	0,95	2,27	4,89	37,89	9,80	0,79
Gland	<i>Quercus sp.</i>	3,21	2,01	1,90	2,27	2,67	2,11	0,00	2,36
Olive/oléastre	<i>Olea europaea</i>	1,28	0,40	0,47	2,27	3,11	1,05	1,96	2,36
Eglantier	<i>Rosa canina</i>	0,64	0,00	0,95	4,55	0,00	0,00	0,00	0,00
Nerprun alaterne	<i>Rhamnus alaternus</i>	0,64	1,61	0,00	0,00	0,00	9,47	0,00	0,00
Arbouse	<i>Arbutus unedo</i>	0,00	0,00	1,42	0,00	0,89	1,05	19,61	0,00
Merise/cerise	<i>Prunus avium/cerasus</i>	0,00	1,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Micocoulier	<i>Celtis australis</i>	0,00	0,00	1,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrte	<i>Myrtus communis</i>	0,00	0,00	0,47	0,00	33,33	1,05	19,61	3,15
Filaire	<i>Phillyrea angustifolia</i>	0,64	0,40	0,47	0,76	0,89	1,05	3,92	0,79
Lentisque	<i>Pistacia lentiscus</i>	0,00	0,00	0,47	0,00	2,67	1,05	3,92	0,00
Asperge	<i>Asparagus acutifolius</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Vicia sp	<i>Vicia sp.</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Azérolier	<i>Crataegus azarolus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	4,21	7,84	0,00
Genévrier	<i>Juniperus communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	4,21	0,00	1,57
Salcepareille	<i>Smilax aspera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00
Genêt	<i>Calicotome sp.</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	0,00	0,00	0,00
Fragon	<i>Ruscus aculeatus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
Fruits cultivés									
Figue	<i>Ficus carica</i>	1,28	33,33	4,74	4,55	0,00	14,74	9,80	0,79
Poivron	<i>Capsicum annum</i>	5,77	12,85	1,90	3,03	4,44	3,16	5,88	2,36
Pomme	<i>Malus domestica</i>	0,00	14,06	1,42	3,03	0,89	7,37	0,00	0,00
Pêche	<i>Prunus persica</i>	0,00	10,44	0,95	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00
Raisin	<i>Vitis vinifera</i>	0,00	7,63	0,47	1,52	0,00	6,32	0,00	0,00
Tomate	<i>Solanum lycopersicum</i>	1,28	3,21	1,42	1,52	2,67	2,11	7,84	1,57
Pastèque	<i>Citrullus lanatus</i>	0,00	6,02	0,00	0,00	0,00	8,42	0,00	0,00
Prune	<i>Prunus domestica</i>	0,00	4,82	0,47	0,76	0,00	2,11	0,00	0,00
Césame	<i>Sesamum indicum</i>	1,92	3,61	0,47	0,00	1,78	2,11	0,00	0,79
Céréale		0,00	3,61	0,95	0,76	1,33	1,05	0,00	0,79
Figue de Barbarie	<i>Opuntia ficus-indica</i>	0,00	4,42	0,00	0,00	0,44	4,21	0,00	3,15
Melon	<i>Cucumis melo</i>	0,00	2,81	0,00	0,00	0,00	4,21	0,00	0,00
Abricot	<i>Prunus armeniaca</i>	0,00	2,01	0,47	0,00	0,00	2,11	0,00	0,00
Poire	<i>Pyrus communis</i>	0,00	2,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Oignon	<i>Allium cepa</i>	0,64	1,20	0,00	0,00	0,89	1,05	0,00	0,79
Datte	<i>Phoenix dactylifera</i>	1,28	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
Agrume	<i>Citrus sp.</i>	0,00	0,00	0,95	0,00	1,33	0,00	1,96	0,00
Mûre blanche	<i>Morus alba</i>	1,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Courge	<i>Cucurbita sp.</i>	0,64	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Tournesol	<i>Helianthus annuus</i>	1,28	0,40	0,95	1,52	0,44	1,05	0,00	0,00
Lentille	<i>Lens culinaris</i>	0,00	0,40	0,00	0,76	1,33	0,00	0,00	0,00
Pomme de terre	<i>Solanum tuberosum</i>	0,00	0,00	0,00	0,76	0,00	0,00	0,00	0,00
Arachide	<i>Arachis hypogaea</i>	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Indéterminés									
Indéterminé		1,28	2,01	0,00	2,27	1,33	2,11	0,00	2,36
Sp 1		0,00	6,02	0,00	0,76	0,00	5,26	0,00	0,00
Sp 2		0,64	0,00	0,00	0,76	1,78	0,00	0,00	0,00
Sp 3		0,64	0,40	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,00
Sp 4		0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,00
Sp 5		0,00	0,00	0,00	0,00	1,78	1,05	0,00	0,00
Sp 6		0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00
Sp 7		0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tableau 23. Abondance relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier.

Fréquences Relatives (%)		TLEMCCEN				EL KALA			
		Printemps	Été	Automne	Hiver	Printemps	Été	Automne	Hiver
Graminée	<i>Poaceae</i>	62,26	59,82	61,27	60,87	76,67	59,09	84,21	84,31
Chêne	<i>Quercus sp.</i>	25,47	20,09	26,76	32,61	5,83	10,61	5,26	5,88
Luzerne	<i>Medicago sp.</i>	4,72	8,22	4,23	1,09	0,83	4,55	0,00	0,00
Genévrier	<i>Juniperus sp.</i>	0,94	1,37	1,41	1,09	0,00	10,61	0,00	0,00
Oxycèdre	<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,94	1,37	0,00	2,17	0,00	4,55	0,00	0,00
Pin	<i>Pinus sp.</i>	1,89	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Lentisque	<i>Pistacia lentiscus</i>	0,94	0,00	0,00	1,09	1,67	6,06	5,26	1,96
Rosacée	<i>Rosaceae</i>	0,94	0,00	0,00	0,00	1,67	0,00	0,00	0,00
Diss	<i>Ampelodesmos mauritanicus</i>	0,00	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Chardon	<i>Asteraceae</i>	0,00	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ciste	<i>Cistus sp.</i>	0,00	0,46	0,00	0,00	0,83	0,00	5,26	5,88
Genêt	<i>Calicotome sp.</i>	0,00	0,00	0,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Calendula	<i>Calendula sp.</i>	0,00	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrte	<i>Myrtus communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,83	1,52	0,00	0,00
Indéterminés		1,89	6,39	5,63	1,09	11,67	3,03	0,00	1,96
Sp indéterminé		0,94	2,28	3,52	1,09	2,50	0,00	0,00	1,96
Sp 1		0,00	0,46	0,00	0,00	5,83	1,52	0,00	0,00
Sp 2		0,00	0,91	1,41	0,00	2,50	0,00	0,00	0,00
Sp 3		0,00	0,00	0,00	0,00	0,83	1,52	0,00	0,00
Sp 4		0,94	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sp 5		0,00	1,37	0,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sp 6		0,00	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
TOTAL		100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Fréquence d'occurrence

Les occurrences relatives, rapportées dans le Tableau 24, révèlent que seules les graminées ont une occurrence significative dans le régime saisonnier. Dans la région de Tlemcen, elles totalisent des fréquences supérieures à 40% durant les quatre saisons, elles sont dites **régulières**. Pour la région d'El Kala en revanche, elles ont des fréquences accessoires en automne et en hiver (FO respectives de 31,37% et 33,86%), et régulières au printemps et en été (FO respectives de 40,89% et 41,05%).

Hormis les feuilles de chênes qui apparaissent en hiver à Tlemcen comme espèce accessoire (FO : 22,73%), toutes les autres espèces végétales non énergétiques ont des occurrences accidentelles dans le régime saisonnier.

Tableau 24. Occurrence relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier.

Fréquences d'Occurrence (%)		TLEMEN				EL KALA			
		Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Graminée	<i>Poaceae</i>	42,31	52,61	41,23	42,42	40,89	41,05	31,37	33,86
Chêne	<i>Quercus sp.</i>	17,31	17,67	18,01	22,73	3,11	7,37	1,96	2,36
Luzerne	<i>Medicago sp.</i>	3,21	7,23	2,84	0,76	0,44	3,16	0,00	0,00
Genévrier	<i>Juniperus sp.</i>	0,64	1,20	0,95	0,76	0,00	7,37	0,00	0,00
Oxycèdre	<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,64	1,20	0,00	1,52	0,00	3,16	0,00	0,00
Pin	<i>Pinus sp.</i>	1,28	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Lentisque	<i>Pistacia lentiscus</i>	0,64	0,00	0,00	0,76	0,89	4,21	1,96	0,79
Rosacée	<i>Rosaceae</i>	0,64	0,00	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,00
Diss	<i>Ampelodesmos mauritanicus</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Chardon	<i>Asteraceae</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cyste	<i>Cistus sp.</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,44	0,00	1,96	2,36
Genêt	<i>Calicotome sp.</i>	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Calendula	<i>Calendula sp.</i>	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrte	<i>Myrtus communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	1,05	0,00	0,00
Indéterminé		1,28	5,62	3,79	0,76	6,22	2,11	0,00	0,79
Indéterminé		0,64	2,01	2,37	0,76	1,33	0,00	0,00	0,79
Sp 1		0,00	0,40	0,00	0,00	3,11	1,05	0,00	0,00
Sp 2		0,00	0,80	0,95	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00
Sp 3		0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	1,05	0,00	0,00
Sp 4		0,64	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sp 5		0,00	1,20	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sp 6		0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

3.2.4. Arthropodes

Conformément aux autres catégories alimentaires consommées par le loup africain, les arthropodes répondent à des variations saisonnières **significatives** dans les deux régions considérées ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 27,00$; ddl = 9 ; VC_{Tlemcen} = 16,92 ; $\chi^2_{\text{El Kala}} = 14,89$; ddl = 6 ; VC_{El Kala} = 12,59).

Abondance relative

D'après le Tableau 25, nous constatons que les insectes occupent la part la plus importante du spectre alimentaire saisonnier des arthropodes. Ils sont qualifiés de **très abondants** durant les quatre saisons. Leur abondance relative fluctue entre 81,85% en été et 92,93% en automne à Tlemcen, et entre 88% en été et 95,91% au printemps à El Kala.

La classe des insectes est représentée par 8 ordres distincts, parmi lesquels les coléoptères montrent les fréquences relatives les plus significatives. Ils sont **abondants** dans les deux régions et pour toutes les saisons, sauf en été, où ils passent à une abondance **commune**. Le même recul est observé pour les deux régions, avec une abondance relative similaire de 40%.

Nous notons également la présence commune des hyménoptères pendant la saison estivale à El Kala, avec une fréquence relative de 26%.

Les autres ordres d'insectes sont faiblement représentés dans le régime saisonnier, ils enregistrent des abondances **rares**, voire **accidentelles**.

Les arachnides répertoriés dans le régime saisonnier du Loup sont principalement représentés par les scorpions. On note des fréquences significatives en été pour les deux régions, soit 15,19% à Tlemcen et 9% à El Kala. Cette espèce est considérée comme **rare** par rapport à l'ensemble des items.

Tous les autres groupes répertoriés sont consommés à des fréquences accidentelles, durant les quatre saisons.

Tableau 25. Abondance relative des végétaux non énergétiques dans le régime saisonnier.

Fréquences Relatives (%)	TLEMSEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
INSECTES	88,54	81,85	92,93	91,11	95,91	88,00	93,55	92,13
Coléoptères	58,33	40,00	67,68	62,22	60,23	40,00	61,29	57,30
Hyménoptères	12,50	20,00	11,11	15,56	14,04	26,00	9,68	12,36
Orthoptères	9,38	17,78	8,08	11,11	14,62	19,00	12,90	7,87
Mantoptères	4,17	0,00	1,01	0,00	2,34	1,00	0,00	1,12
Hétéroptères	1,04	0,00	1,01	0,00	0,58	0,00	0,00	0,00
Diptères	0,00	0,37	0,00	0,00	0,00	0,00	3,23	0,00
Odonates	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
Diptères : pupes	2,08	1,85	3,03	2,22	0,58	1,00	3,23	2,25
Coléoptères : larves	0,00	1,85	0,00	0,00	3,51	0,00	3,23	10,11
Lépidoptères : larves	1,04	0,00	1,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hyménoptères : larves	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,12
ARACHNIDES	4,17	15,56	4,04	4,44	2,34	10,00	6,45	4,49
Scorpiones	4,17	15,19	4,04	4,44	2,34	9,00	6,45	0,00
Araneae	0,00	0,37	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	3,37
Solifugae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,12
MYRIAPODES	2,08	0,37	1,01	4,44	0,58	0,00	0,00	1,12
CRUSTACES	1,04	0,00	0,00	0,00	1,17	2,00	0,00	1,12
INDETERMINES	4,17	2,22	2,02	0,00	0,00	0,00	0,00	1,12
Indéterminés (adultes)	3,13	0,74	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,12
Indéterminés (immatures)	1,04	1,48	2,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
TOTAL	100	100	100	100	100	100	100	100

Occurrence relative

Les occurrences relatives des insectes ne sont pas calculées ici, tant il est extrêmement difficile de séparer tous les fragments individuellement. De plus, la plupart des échantillons contiennent plusieurs genres au même temps, ce qui peut induire des redondances dans les calculs.

Par ailleurs, l'ordre des coléoptères est recensé dans une grande partie des fèces. On lui attribue une occurrence **régulière** pendant le printemps, l'été et l'hiver à El Kala (FO respectives de 45,78%, 42,11% et 40,16%) et pendant l'été à Tlemcen (FO : 43,37%). Il devient **accessoire** au printemps, automne et hiver à Tlemcen (FO respectives de 35,90%, 31,75% et 21,21%) et en automne à El Kala (FO : 37,25%).

Pendant la saison estivale, et ce dans les deux régions, deux autres ordres se démarquent par une occurrence **accessoire**, à savoir les hyménoptères (FO : 21,69% à Tlemcen et 27,37% à El Kala) et les orthoptères (FO : 19,28% à Tlemcen et 20% à El Kala).

Durant la même saison, la classe des arachnides, principalement représentés par l'ordre des scorpiones, se distingue des autres items par des occurrences respectives de 16,87% à Tlemcen et 10,53% à El Kala.

Toutes les autres espèces d'arthropodes composant le spectre saisonnier ont des occurrences **accidentelles**.

Tableau 26. Occurrence relative des arthropodes dans le régime alimentaire saisonnier.

Fréquences d'Occurrence (%)	TLEMEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
INSECTES	-	-	-	-	-	-	-	-
Coléoptères	35,90	43,37	31,75	21,21	45,78	42,11	37,25	40,16
Hyménoptères	7,69	21,69	5,21	5,30	10,67	27,37	5,88	8,66
Orthoptères	5,77	19,28	3,79	3,79	11,11	20,00	7,84	5,51
Mantoptères	2,56	0,00	0,47	0,00	1,78	1,05	0,00	0,79
Hétéroptères	0,64	0,00	0,47	0,00	0,44	0,00	0,00	0,00
Diptères	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	1,96	0,00
Odonates	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00
Diptères : pupes	1,28	2,01	1,42	0,76	0,44	1,05	1,96	1,57
Coléoptères : larves	0,00	2,01	0,00	0,00	2,67	0,00	1,96	7,09
Lépidoptères : larves	0,64	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hyménoptères : larves	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
ARACHNIDES	2,56	16,87	1,90	1,52	1,78	10,53	3,92	3,15
Scorpions	2,56	16,47	1,90	1,52	1,78	9,47	3,92	0,00
Araneae	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	1,05	0,00	2,36
Solifugae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
MYRIAPODES	1,28	0,40	0,47	1,52	0,44	0,00	0,00	0,79
CRUSTACES	0,64	0,00	0,00	0,00	0,89	2,11	0,00	0,79
INDETERMINEES	2,56	2,41	0,95	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
Indéterminés (adultes)	1,92	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
Indéterminés (immatures)	0,64	1,61	0,95	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

3.2.5. Oiseaux

Le test statistique khi-deux montre que la consommation des oiseaux à Tlemcen répond à des variations saisonnières **non significatives** ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 4,64$; ddl = 3 ; VC_{Tlemcen} = 7,81). Cependant, nous n'avons pas pu tester ces variations pour la région d'El Kala, en raison de la disparité des nombres d'apparition entre catégories d'oiseaux.

Fréquence relative

Le Tableau ci-dessous indique que les oiseaux domestiques sont **abondants** de la saison estivale à la saison hivernale à Tlemcen (FR respectives de 53,66%, 61,54% et 67,57%), tandis qu'à El Kala ils sont **rare**s durant toutes les saisons (FR de 11,54% à 15,38%) et **absents** en automne.

A l'inverse, dans la région d'El Kala, les oiseaux sauvages sont **communs** en automne (FR : 44,44%), **abondants** au printemps (FR : 15,38%) et **très abondants** en été et en hiver (FR similaire de 84,62%). Tandis qu'à Tlemcen, ils sont rares en hiver (FR : 24,32%) et communs les autres saisons.

La part saisonnière des oiseaux indéterminés est assez élevée durant le printemps et l'automne à El Kala et durant le printemps à Tlemcen. Ils ont une abondance **rare**. Pendant les autres saisons, ils sont **accidentels**.

Tableau 27. Abondance relative des oiseaux dans le régime saisonnier.

Fréquences Relatives (%)	TLEMCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Oiseaux domestiques	45,00	53,66	61,54	67,57	15,38	15,38	0,00	11,54
Oiseaux sauvages	35,00	40,24	33,33	24,32	58,97	84,62	44,44	84,62
indéterminé	20,00	6,10	5,13	8,11	25,64	0,00	55,56	3,85
TOTAL	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Occurrence relative

L'occurrence relative des oiseaux dans le régime saisonnier du Loup africain, tel que rapportée dans le Tableau ci-dessous, est toujours **accidentelle**.

Tableau 28. Occurrence relative des oiseaux dans le régime alimentaire saisonnier.

Fréquence d'Occurrence (%)	TLEMCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Oiseaux domestiques	11,54	17,67	11,37	18,94	2,67	2,11	0,00	2,36
Oiseaux sauvages	8,97	13,25	6,16	6,82	10,22	11,58	7,84	17,32
indéterminé	5,13	2,01	0,95	2,27	4,44	0,00	9,80	0,79

3.2.6. Déchets

D'après les résultats du χ^2 , les variations saisonnières de la consommation des déchets sont **non significatives**, et ce similairement dans les deux régions considérées ($\chi^2_{Tlemcen} = 8,44$; ddl = 6 ; VC_{Tlemcen} = 12,59 ; $\chi^2_{El Kala} = 1,48$; ddl = 3 ; VC_{El Kala} = 7,81).

Abondance relative

Parmi les déchets recensés dans le régime saisonnier du Loup africain, les sachets en plastique occupent la part la plus importante. Ils apparaissent comme élément **commun** durant les quatre saisons à Tlemcen, ainsi qu'au printemps et en été à El Kala. Dans cette dernière région, ils sont moins consommés en été (item **rare**) (FR : 22,22%) et sont **abondants** en automne (FR : 53,85%).

La consommation des œufs demeure **rare** durant toutes les saisons, sauf en hiver à Tlemcen où elle passe à **commune** (FR : 28,57%).

Durant l'été à El Kala, l'aluminium apparaît comme item **commun** avec une fréquence de 25,93%.

L'abondance des autres types de déchets est qualifiée de **rare** ou d'**accidentelle** durant les quatre saisons.

Tableau 29. Abondance relative des déchets dans le régime saisonnier.

Fréquences Relatives (%)	TLEMCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Sacs (plastique)	31,91	39,29	37,74	28,57	32,39	22,22	53,85	37,50
Œufs	12,77	17,86	13,21	28,57	4,23	7,41	7,69	0,00
Aluminium	19,15	8,93	20,75	9,52	16,90	25,93	7,69	7,50
Croûtes	10,64	10,71	3,77	19,05	4,23	0,00	7,69	0,00
Plastique	12,77	3,57	9,43	9,52	8,45	14,81	0,00	10,00
Papier	6,38	12,50	3,77	0,00	15,49	18,52	15,38	22,50
Textile	6,38	7,14	3,77	4,76	4,23	3,70	0,00	7,50
Produits hygiéniques	0,00	0,00	5,66	0,00	8,45	0,00	7,69	7,50
Verre	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70	0,00	0,00
Poils humains	0,00	0,00	0,00	0,00	2,82	0,00	0,00	2,50
Autre	0,00	0,00	1,89	0,00	2,82	3,70	0,00	5,00
Total	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Fréquence d'occurrence

Nous constatons à la lecture du Tableau 30, que l'occurrence relative des différents types de déchets dans le régime saisonnier du Loup africain est très faible. Elle est qualifiée d'accidentelle dans tous les cas de figure.

Tableau 30. Occurrence relative des déchets dans le régime saisonnier.

Fréquences d'Occurrence (%)	TLEMCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Sacs (plastique)	9,62	8,84	9,48	4,55	10,22	6,32	13,73	11,81
Œufs	3,85	4,02	3,32	4,55	1,33	2,11	1,96	0,00
Aluminium	5,77	2,01	5,21	1,52	5,33	7,37	1,96	2,36
Croûtes	3,21	2,41	0,95	3,03	1,33	0,00	1,96	0,00
Plastique	3,85	0,80	2,37	1,52	2,67	4,21	0,00	3,15
Papier	1,92	2,81	0,95	0,00	4,89	5,26	3,92	7,09
Textile	1,92	1,61	0,95	0,76	1,33	1,05	0,00	2,36
Produits hygiéniques	0,00	0,00	1,42	0,00	2,67	0,00	1,96	2,36
Verre	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00
Poils humains	0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,79
Autre	0,00	0,00	0,47	0,00	0,89	1,05	0,00	1,57

3.2.7. Reptiles

Nous n'avons pas pu appliquer le test du χ^2 sur les variations saisonnières de la consommation des reptiles, car cette catégorie représente une part négligeable du régime (nombre insuffisant).

Abondance relative

Nous constatons à la lecture du Tableau 31, que l'abondance des lézards dans le régime saisonnier est très importante. Ces derniers sont **très abondants** au printemps et en été dans la région de Tlemcen (FR respectives de 77,78% et 80,77%), ainsi qu'au printemps à El Kala (FR : 85,71%), ils représentent la totalité du spectre herpétologique durant l'automne et l'hiver dans cette même région (FR : 100%).

A Tlemcen, les serpents sont présents avec des fréquences rares du printemps à l'automne (FR de 11,11% à 19,23%) et sont absents en hiver. A El Kala, ils ne sont présents qu'en été, avec pour la moitié du total des reptiles répertoriés.

Les tortues ne sont prélevées que dans la région de Tlemcen, avec une abondance commune en automne et en hiver (FR respectives de 37,50% et 36,36%).

Tableau 31. Abondance relative des reptiles dans le régime alimentaire saisonnier.

Fréquences Relatives (%)	TLEMCCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Sauriens	77,78	80,77	50,00	63,64	85,71	50,00	100,00	100,00
Ophidiens	11,11	19,23	12,50	0,00	0,00	50,00	0,00	0,00
Chéloniens	11,11	0,00	37,50	36,36	0,00	0,00	0,00	0,00
Indéterminé	0,00	0,00	0,00	0,00	14,29	0,00	0,00	0,00
Total	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Fréquence d'occurrence

Les occurrences relatives des différents groupes de reptiles dans le régime saisonnier sont toutes accidentelles, tel que l'atteste les valeurs rapportées dans le Tableau 32.

Tableau 32. Occurrence relative des reptiles dans le régime alimentaire saisonnier.

Fréquences d'Occurrence (%)	TLEMCCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
Sauriens	4,49	8,43	1,90	5,30	2,67	1,05	1,96	4,72
Ophidiens	0,64	2,01	0,47	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00
Chéloniens	0,64	0,00	1,42	3,03	0,00	0,00	0,00	0,00
Indéterminé	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	0,00	0,00	0,00

4. Résultats des biomasses

Dans cette partie des résultats, nous présentons une comparaison entre les fréquences relatives et les biomasses relatives des catégories alimentaires ingérées par le Loup africain (Tab. 33). Il est à rappeler que les pesées relatives aux biomasses n'ont été effectuées que sur une partie des fèces récoltées, soit 482 fèces pour Tlemcen et 230 pour El Kala, totalisant ainsi 712 échantillons (se référer au Tab. 13, matériels et méthodes). De ce fait, l'analyse des abondances relatives devait être refaite pour ce sous-échantillon.

4.1. Biomasse du régime global

A la comparaison des fréquences relatives et des biomasses relatives du régime global (Tab. 33 et Fig. 43), nous constatons des différences notables sur l'ensemble des catégories alimentaires.

La différence la plus marquante réside dans les fréquences de consommation des mammifères. On passe littéralement d'une abondance **rare** à une biomasse **abondante** à Tlemcen (B : 71,89%) voire **très abondante** à El Kala (B : 77,17%).

Parmi les mammifères, les espèces sauvages de grande taille occupent la plus grande part de la biomasse relative dans la région de Tlemcen, avec une valeur de 50,62%, ils sont **abondants**. A El Kala, nous retrouvons à parts presque égales les grands mammifères sauvages et les ongulés domestiques (B : 37,89% et 36,61% respectivement), ils sont **communs**. Cependant, les abondances relatives de ces deux catégories de mammifères sont largement en dessous des biomasses, elles sont dites **rare**s avec des fréquences variant entre 6,44% et 14,75%.

Quant aux mammifères de taille inférieure, ils sont **accidentels**, que l'on considère leur biomasse ou leur abondance relative, et ce indifféremment des régions d'étude.

En seconde position dans les biomasses relatives, nous retrouvons les fruits avec des valeurs de 24,53% pour Tlemcen et 17,26% pour El Kala. Ils sont dits **rare**s, aussi bien en terme de biomasse qu'en termes d'abondances relatives.

Les oiseaux, les plantes, les déchets, les arthropodes, les mollusques, les reptiles et les poissons apparaissent tous avec des valeurs de biomasses **accidentelles** aussi bien à El Kala qu'à Tlemcen, avec des valeurs largement inférieures au seuil de 5%. Tandis qu'en se penchant sur les abondances relatives, nous constatons que les oiseaux (FR : 8,10% à Tlemcen et 7,67% à El Kala), les plantes (21,19% à Tlemcen et 16,06% à El Kala) et les arthropodes (15,84% à Tlemcen et 19,10% à El Kala) ont une fréquence **rare** dans les deux régions, auxquels s'ajoutent les déchets à El Kala avec une fréquence **rare** également (FR : 6,80%).

Tableau 33. Comparaison des abondances relatives et des biomasses relatives du régime global.

	TLEMEN				EL KALA			
	Ni	B	F(%)	B(%)	Ni	B	F(%)	B(%)
MAMMIFERES	342	101000,09	24,73	71,87	160	37773,69	23,15	77,17
Grands Mammifères sauvages	204	71139,84	14,75	50,62	53	18546,06	7,67	37,89
Ongulés domestiques	89	26273,88	6,44	18,70	59	17921,84	8,54	36,61
Mammifères moyens	22	2581,5	1,59	1,84	4	116	0,58	0,24
Micromammifères	27	1004,87	1,95	0,72	44	1189,79	6,37	2,43
FRUITS	318	34473,46	22,99	24,53	159	8449,98	23,01	17,26
OISEAUX	112	4166,75	8,10	2,96	53	2310	7,67	4,72
Sauvages	46	910	3,33	0,65	36	1028,3	5,21	2,10
Domestiques	51	3071,95	3,69	2,19	5	1147,3	0,72	2,34
Indéterminé	15	184,8	1,08	0,13	12	134,4	1,74	0,27
PLANTES	293	144,51	21,19	0,10	111	27,29	16,06	0,06
DECHETS	49	40,43	3,54	0,03	47	67,98	6,80	0,14
ARTHROPODES	219	426,3	15,84	0,30	132	252,85	19,10	0,52
REPTILES	36	271,8	2,60	0,19	9	54,36	1,30	0,11
MOLLUSQUES	14	9,45	1,01	0,01	18	7,45	2,60	0,02
POISSONS	0	0	0,00	0,00	2	4	0,29	0,01
TOTAL	1383	140532,79	100,00	100,00	691	48947,6	100,00	100,00

La Figure ci-dessous représente une visualisation graphique des abondances relatives et les biomasses relatives des principales catégories alimentaires ingérées par le Loup africain dans les deux régions. Les valeurs numériques sont représentées dans le Tableau précédent.

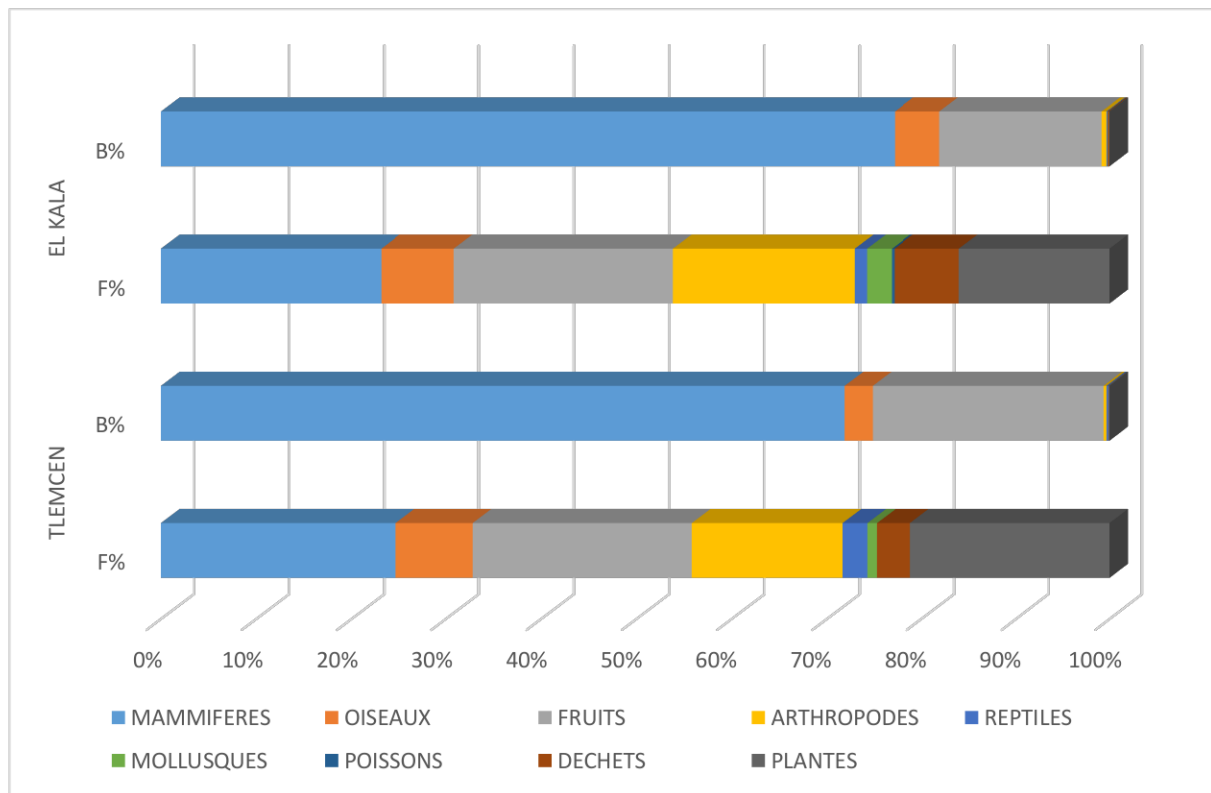


Figure 43. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives du régime global entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.

Nous avons testé si les différences d'expression des fréquences des catégories alimentaires par le biais de la méthode dite classique (fréquences relatives) et de la méthode des biomasses, sont significatives par le biais du test du khi-deux. Ce dernier a révélé qu'il y a des **différences significatives** entre les deux méthodes, et ce pour les deux régions d'étude ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 67,76$; ddl = 4 ; VC $_{\text{Tlemcen}} = 9,49$; $\chi^2_{\text{El Kala}} = 74,32$; ddl = 4 ; VC $_{\text{El Kala}} = 9,49$).

Le même test a également été appliqué uniquement pour les biomasses relatives en fonction des régions. Là encore, les résultats révèlent qu'il y a des **différences hautement significatives** entre les variations des biomasses ingérées à Tlemcen de celles ingérées à El Kala ($\chi^2 = 9611,45$; ddl = 11 ; VC = 19,68).

4.2. Variations globales des biomasses des proies mammaliennes

Le test statistique du χ^2 met en évidence des **différences significatives** entre l'expression des fréquences relatives en proies mammaliennes et l'expression des biomasses relatives. Les différences sont plus soutenues à El Kala ($\chi^2_{\text{El Kala}} = 33,39$; ddl = 5 ; VC $_{\text{El Kala}} = 11,07$) qu'à Tlemcen ($\chi^2_{\text{Tlemcen}} = 13,24$; ddl = 6 ; VC $_{\text{Tlemcen}} = 12,59$).

Par ailleurs, la Figure 44 et l'Annexe 7 illustrent les variations des fréquences relatives et des biomasses relatives des proies mammaliennes consommées par le Loup à Tlemcen et à El Kala.

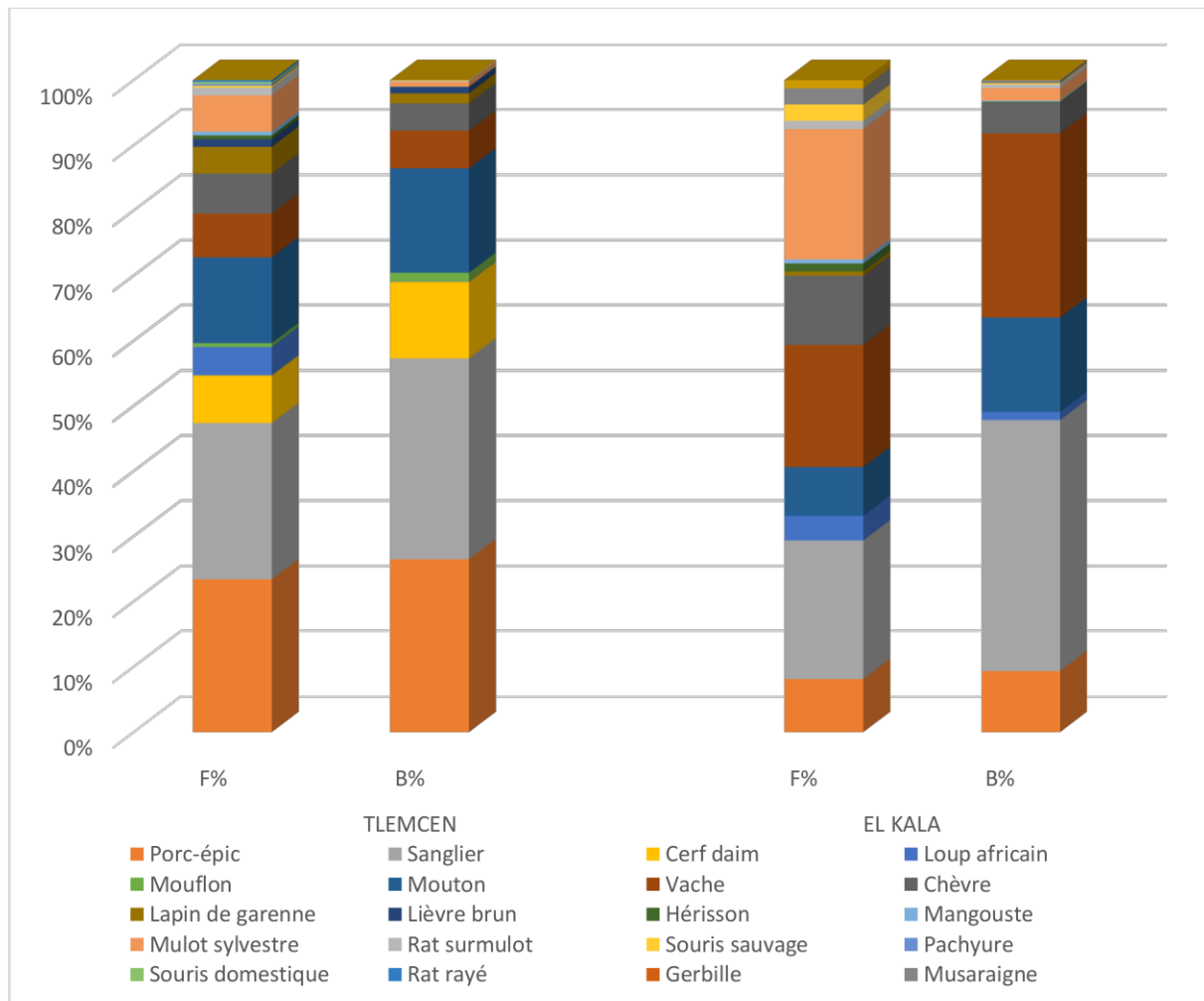


Figure 44. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives des proies mammaliennes entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.

Nous remarquons que les mammifères de grande taille occupent la majeure partie du régime dans les deux régions. Leur biomasse s'élève à 70,44% à Tlemcen (item **abondant**) et 49,10% à El Kala (item **commun**). En première position, le sanglier est présent de manière soutenue dans les deux régions. Sa biomasse est nettement supérieure à fréquence d'apparition. Il apparaît comme une espèce **commune** en termes de biomasse et **rare** en termes d'abondance relative. En deuxième position, nous retrouvons le porc-épic avec une consommation nettement plus soutenue à Tlemcen, avec des fréquences d'abondance et de biomasse respectives de 23,39% et 26,47%. L'espèce est classée dans l'ordre comme **rare** et **commune**. A El Kala en revanche, ses fréquences ne dépassent pas les 9,35%, elle est classée comme **rare**. Le cerf daim apparaît exclusivement à Tlemcen avec une biomasse relative de 11,75%, il est également **rare**. Les autres espèces de grands mammifères sont toutes accidentelles, notamment le Loup africain.

Les mammifères domestiques occupent une part très importante dans le régime du Loup à El Kala, leur biomasse totalise 47,45%. Tandis qu'à Tlemcen, elle s'élève à 26,01%. Ils sont dits **communs**. Parmi cette catégorie, le mouton apparaît comme une espèce **rare** dans les deux régions (biomasses relatives de 16,04% à Tlemcen et 14,47% à El Kala). Les bovins sont **communs** à El Kala (Biomasse relative : 28,27%), mais restent **rare**s à Tlemcen (Biomasse

relative : 5,78%). Les caprins sont **accidentels** en termes de biomasse relative dans les deux régions, mais **rare**s en termes d'abondance.

Les mammifères de taille moyenne sont **accidentels** dans les deux régions. Ils sont représentés avec des fréquences inférieures à 5%, par le lapin de garenne, le lièvre brun, le hérisson et la mangouste.

Quant aux micromammifères, ils sont nettement plus significatifs en termes d'abondance relative. Leur biomasse est toujours **accidentelle**, que ce soit en considérant les variations d'espèces ou de régions. Le cas le plus frappant est celui du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), qui apparaît dans 20% de l'ensemble des espèces mammaliennes à El Kala (abondance relative), alors que sa biomasse n'atteint pas les 2%. Il est donc **accidentel**.

Les biomasses relatives des végétaux, des arthropodes et des déchets n'ont pas été calculées, en raison de l'impossibilité de séparer tous les petits fragments ou petites graines par espèce. De ce fait, seule la biomasse totale pour chaque catégorie et par fèces a été représentée dans le Tableau du régime global (Tab. 33).

5. Part réelle des déchets dans le régime global

Lors de l'analyse de la composition globale et spécifique du régime alimentaire du Loup africain, force est de constater que plusieurs catégories alimentaires ingérées proviennent de déchets humains. Nous présentons dans cette partie la composition du spectre alimentaire en regroupant dans la catégorie de déchets tout item provenant éventuellement de décharges ou issus de cadavres d'élevages humains. Ces résultats sont consignés dans le Tableau 34.

La lecture du Tableau ci-dessous nous permet de constater que la part des déchets est largement prédominante dans le régime du Loup. De l'ensemble des fèces analysées, 82,22% à Tlemcen et 76,10% à El Kala d'entre elles contiennent des déchets. Avec de telles occurrences, ces derniers sont considérés comme **omniprésents** à Tlemcen et **constants** à El Kala.

Les végétaux énergétiques (fruits et légumes) provenant de l'alimentation humaine apparaissent comme item **accessoire** dans l'ensemble des crottes analysées à Tlemcen (FO : 25,53%) et comme item **accidentel** à El Kala (FO : 17,27%).

Les mammifères domestiques, englobant bovins, ovins et caprins, ont une occurrence **accidentelle** à Tlemcen (FO : 18,18%) et **accessoire** à El Kala (FO : 24,90%).

Les oiseaux domestiques, représentés par les poules (*Gallus gallus*) totalisent des occurrences plus élevées à Tlemcen (FO : 14,84%), par rapport à El Kala (FO : 2,21%). Ils restent tout de même **accidentels** dans les deux cas de figure.

Les autres déchets organiques, en l'occurrence les œufs, les poissons et les crottes ont des occurrences **accidentelles** dans les deux régions.

Les arthropodes apparaissent en deuxième position dans l'occurrence relative du régime global. Ils sont considérés comme un item **constant** dans les deux stations (FO respectives de 68,18% à Tlemcen et 78,51% à El Kala).

Tableau 34. Variations du régime alimentaire global du Loup africain en fonction de la quantité réelle de déchets ingérés.

CATEGORIES ALIMENTAIRES	TLEMCCEN			EL KALA		
	Ni	FR (%)	FO (%)	Ni	FR (%)	FO (%)
DECHETS	615	21,67	82,22	379	20,28	76,10
Fruits	191	6,73	25,53	86	4,60	17,27
Mammifères domestiques	136	4,79	18,18	124	6,63	24,90
Oiseaux domestiques	111	3,91	14,84	11	0,59	2,21
Œufs	29	1,02	3,88	6	0,32	1,20
Poissons	0	0,00	0,00	7	0,37	1,41
Crotttes	17	0,60	2,27	4	0,21	0,80
Déchets inorganiques	131	4,62	17,51	141	7,54	28,31
ARTHROPODES	510	17,97	68,18	391	20,92	78,51
Insectes	439	15,47	58,69	363	19,42	72,89
Arachnides	52	1,83	6,95	20	1,07	4,02
Crustacés	1	0,04	0,13	5	0,27	1,00
Myriapodes	6	0,21	0,80	2	0,11	0,40
Indéterminé	12	0,42	1,60	1	0,05	0,20
FRUITS	571	20,12	61,10	496	26,54	75,90
Fruits forestiers	365	12,86	48,80	431	23,06	86,55
Fruits cultivés	174	6,13	23,26	36	1,93	7,23
Indéterminé	32	1,13	4,28	29	1,55	5,82
PLANTES	559	19,70	59,76	256	13,70	42,97
Plantes	534	18,82	71,39	239	12,79	47,99
Indéterminé	25	0,88	3,34	17	0,91	3,41
MAMMIFERES	416	14,66	55,61	221	11,82	44,38
Mammifères de grande taille	343	12,09	45,86	128	6,85	25,70
Mammifères de taille moyenne	28	0,99	3,74	13	0,70	2,61
Micromammifères	38	1,34	5,08	64	3,42	12,85
Indéterminé	7	0,25	0,94	16	0,86	3,21
OISEAUX	87	3,07	11,63	76	4,07	15,26
Sauvages	69	2,43	9,22	60	3,21	12,05
Indéterminés	18	0,63	2,41	16	0,86	3,21
REPTILES	54	1,90	7,22	16	0,86	3,21
Sauriens	39	1,37	5,21	14	0,75	2,81
Ophidiens	7	0,25	0,94	1	0,05	0,20
Chéloniens	8	0,28	1,07	0	0,00	0,00
Indéterminé	0	0,00	0,00	1	0,05	0,20
MOLLUSQUES	26	0,92	3,48	34	1,82	6,83
MINERAUX	114	-	15,24	20	-	4,02
TOTAL	2838	100	-	1869	100	-

La catégorie des fruits est classée en troisième position dans le spectre global du Loup africain. Avec des occurrences relatives de 61,10% et 75,90% respectivement à Tlemcen et El Kala, ils sont **constants**. Il est à préciser que les fruits cultivés considérés ici, ont une provenance probable des vergers présents dans les régions d'étude. Cependant, ils pourraient aussi provenir des déchets, mais il n'y a aucun moyen de vérifier leur provenance.

Les mammifères occupent la quatrième place dans le spectre alimentaire du Loup africain, après les plantes non énergétiques. Leur occurrence relative indique que c'est une catégorie **constante** dans les deux stations d'étude. Les mammifères de grande taille sont les plus

occurents parmi ce groupe (FO respectives de 45,86% à Tlemcen, item **régulier** ; 25,70% à El Kala, item **accessoire**).

Les oiseaux, les reptiles et les mollusques restent des catégories **accidentelles**, avec des abondances et des occurrences relatives inférieures à 5%/20%.

Afin d'appuyer le contraste des variations de la quantité réelle de déchets dans le régime alimentaire et son incidence sur le régime global, nous avons appliqué le test du khi² sur ces résultats. Les résultats révèlent l'existence de différences **significatives** dans la fréquence de consommation des déchets entre les deux régions d'étude ($\chi^2 = 88,02$; ddl = 5 ; VC = 11,07 ; seuil d'erreur = 5%).

Nous avons également appliqué le khi² sur les variations globales du régime après reconsidération de la part des déchets. Là encore, il révèle qu'il existe des **différences significatives** du régime global entre les deux régions d'étude ($\chi^2 = 325,44$; ddl = 19 ; VC = 30,14 ; seuil d'erreur = 5%).

6. Parasitologie

Pendant les analyses des fèces, nous avons constaté un certain nombre de parasites. Ils sont au nombre de 138 sur l'ensemble des fèces (Tab. 35).

Les mites apparaissent dans la grande majorité des cas. Elles totalisent des occurrences respectives de 10,43% et 10,44% à Tlemcen et à El Kala. Ce sont des lépidoptères retrouvés soit sous forme adulte soit sous forme larvaire.

Les tiques, parasites externes des mammifères, sont retrouvés 5 fois dans les fèces de Tlemcen et 2 fois dans les fèces d'El Kala.

Un ténia, ou ver plathelminthe, est retrouvé une seule fois dans l'une des fèces analysées à Tlemcen.

Tableau 35. Fréquences relatives et d'occurrence des parasites retrouvés dans les fèces du Loup africain.

	Tlemcen			El Kala		
	Ni	FR (%)	FO (%)	Ni	FR (%)	FO (%)
Mites	78	92,86	10,43	52	96,30	10,44
Tiques	5	5,95	0,67	2	3,70	0,40
Ténias	1	1,19	0,13	0	0,00	0,00
Total	84	100,00	11,23	54	100,00	10,84

7. Indices de diversité et d'équirépartition

7.1. Régime global

Les indices de diversité et d'équirépartition appliqués au régime global et spécifique du Loup africain sont consignés dans le Tableau ci-dessous. Les valeurs de H' indiquent une diversité élevée variant de 1,13 à 4,25 bits à Tlemcen et entre 0,67 et 3,82 bits à El Kala. Nous remarquons que pour les deux régions d'étude, les indices de diversité les plus bas sont répertoriés pour la catégorie des reptiles, tandis que les plus élevées sont notées pour les végétaux énergétiques.

Quant aux indices d'équitabilité, ils varient de 0,42 à 0,85 pour Tlemcen et de 0,42 à 0,81 pour El Kala. Nous remarquons ici que les valeurs d'équitabilité les plus basses sont notées pour la catégorie des plantes (végétaux non énergétiques), et ce en raison de la prédominance des graminées dans ces relevés. Les autres espèces végétales étant peu consommées. L'indice d'équitabilité des reptiles à El Kala est également réduit, en raison de la prédominance des lézards dans les relevés alimentaires.

Tableau 36. Indices de diversité et d'équitabilité des différentes catégories alimentaires composant le régime global du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.

	Indice de diversité (H')		Equitabilité (E)	
	Tlemcen	El Kala	Tlemcen	El Kala
Régime global	2,56	2,53	0,85	0,80
Mammifères	3,12	3,18	0,72	0,78
Fruits	4,25	3,82	0,78	0,71
Plantes	1,78	1,66	0,42	0,45
Arthropodes	2,24	2,16	0,57	0,54
Oiseaux	1,31	1,20	0,83	0,75
Déchets	2,64	2,82	0,83	0,81
Reptiles	1,13	0,67	0,71	0,42

7.2. Régime saisonnier

Les indices de diversité et d'équitabilité ont également été appliqués pour le régime saisonnier global et spécifique, dans les deux régions d'étude. Les résultats sont consignés dans les Tableaux 37 et 38.

Nous remarquons que les indices de diversité du régime global saisonnier oscillent entre 2,37 et 2,63 bits, ce qui représente des valeurs relativement élevées. Pour les mammifères, les indices de diversité les plus élevés sont notés en hiver à Tlemcen et en été à El Kala. Les fruits représentent les valeurs de diversité les plus élevées de toutes les catégories, notamment pour la saison estivale (4,16 et 3,94 bits respectivement à Tlemcen et El Kala). Les déchets représentent également des indices de diversité relativement élevés, supérieures à 2,03 bits. Cependant, les reptiles montrent les valeurs les plus basses de diversité (de 0 à 1,41 bits).

Tableau 37. Indices de diversité des différentes catégories alimentaires composant le régime saisonnier du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.

H'	Tlemcen				El Kala			
	Printemps	été	Automne	Hiver	Printemps	été	Automne	Hiver
Régime global	2,60	2,48	2,54	2,57	2,54	2,37	2,49	2,63
Mammifères	2,89	2,94	2,99	3,26	3,07	3,13	2,89	2,83
Fruits	3,66	4,16	2,78	3,40	3,32	3,94	2,99	2,35
Plantes	1,62	1,98	1,58	1,37	1,47	2,06	0,88	0,91
Arthropodes	2,19	2,29	1,75	1,72	1,87	2,18	1,87	2,18
Oiseaux	1,51	1,26	1,18	1,17	1,37	0,62	0,99	0,74
Déchets	2,59	2,45	2,59	2,34	2,85	2,65	2,03	2,54
Reptiles	0,99	0,71	1,41	0,95	0,59	1,00	0,00	0,00

Concernant les indices d'équitabilité, nous remarquons d'après le tableau ci-après, que le régime saisonnier global présente une équitabilité élevée, dépassant les 0,79 et atteignant 0,87 au printemps à Tlemcen. Nous notons par ailleurs que les plantes représentent des valeurs d'équitabilité basses, avec des valeurs souvent inférieures à 0,50. Ce même constat est établi pour les oiseaux et les reptiles à El Kala.

Tableau 38. Indices d'équitabilité des différentes catégories alimentaires composant le régime saisonnier du Loup africain, à Tlemcen et à El Kala.

E	Tlemcen				El Kala			
	Printemps	été	Automne	Hiver	Printemps	été	Automne	Hiver
Régime global	0,87	0,83	0,85	0,86	0,80	0,79	0,79	0,83
Mammifères	0,76	0,77	0,73	0,86	0,77	0,87	0,87	0,82
Fruits	0,83	0,82	0,60	0,77	0,68	0,81	0,81	0,55
Plantes	0,49	0,50	0,53	0,49	0,42	0,65	0,44	0,39
Arthropodes	0,61	0,66	0,53	0,66	0,56	0,69	0,67	0,61
Oiseaux	0,95	0,79	0,74	0,74	0,86	0,39	0,63	0,47
Déchets	0,92	0,87	0,82	0,91	0,86	0,88	0,79	0,85
Reptiles	0,62	0,71	0,89	0,95	0,59	1,00	0,00	0,00

III. Discussion

1. Identification moléculaire des crottes et qualité d'échantillonnage

Malgré la pertinence de l'analyse coprologique pour déterminer le régime alimentaire des carnivores et améliorer la compréhension de l'écologie des prédateurs, l'identification des excréments sur le terrain, reposant généralement sur la morphologie et le contexte (Larson et al., 2015 ; Lonsinger et al., 2015), peut entraîner une identification subjective et induire des résultats d'analyse biaisés, notamment dans les zones où cohabitent des prédateurs sympatriques de taille similaire (i.e. Chien domestique) (Davison et al., 2002 ; Chame, 2003 ; Reed et al., 2004 ; Lovari et al., 2009 ; Harrington et al., 2010 ; Mahmood et al., 2013 ; Lonsinger et al., 2015). Pour pallier en partie à ce problème, nous avons eu recours à l'échantillonnage génétique non invasif, permettant une identification précise du prédateur (Dalén et al., 2004 ; Beja-Pereira et al., 2009 ; De Barba et al., 2014 ; Morin et al., 2016 ; Mallil et al., 2020). Nous avons comparé l'identification sur le terrain avec l'identification de l'ADN mitochondrial de 33 excréments récoltés, qui correspondaient entièrement au Loup africain. Cependant, pour des raisons financières et temporelles, cette vérification n'a pas pu être menée sur un échantillon plus grand, voire sur toutes les fèces analysées pour le régime alimentaire.

Par ailleurs, en dépit de la complémentarité des méthodes qualitatives (fréquences d'apparition et d'occurrence) et quantitatives (biomasses relatives) de l'analyse du régime alimentaire, plusieurs difficultés persistent quant à l'identification exhaustive des aliments consommés par le carnivore, d'autant plus que son alimentation est extrêmement diversifiée. Ceci rend ardu la comparaison des résultats entre études et entre carnivores du même rang trophique. Il serait judicieux de mener une identification plus poussée de la fraction microscopique des excréments, qui ne peut être analysée visuellement (Reynolds et Aebischer, 1991 ; Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000).

2. Régime global

Suite à l'extinction des grands carnivores du Maghreb, tels que le lion, le léopard, ou l'ours brun, *Canis lupaster* est devenu le prédateur dominant la chaîne trophique terrestre (Aulagnier, 1992). De plus, sa reconsidération taxonomique récente laisse des lacunes considérables quant à ses modalités d'exploitation des ressources trophiques. Notre étude dans les régions de Tlemcen et d'El Kala révèle que le Loup africain montre un large spectre alimentaire et des valeurs importantes d'indices de diversité trophique (Tabs. 18 et 36). L'analyse de son régime alimentaire fait ressortir 2838 items alimentaires à Tlemcen et 1869 à El Kala. Ceci démontre le comportement de prédateur généraliste et opportuniste, tel que signalé dans des études antérieures (Khidas, 1990 ; Amroun et al., 2006 ; Moehlman et Jhala, 2013 ; Eddine et al., 2017). Nos résultats confirment la capacité du Loup africain à adapter son régime alimentaire en fonction des variations spatiales et temporelles de la disponibilité des proies (Malo et al., 2004 ; Amroun et al., 2014). Un tel comportement caractérise également les Canidés de taille comparable, tels que le chacal doré (Radović et Kovačić, 2010 ; Borkowski et al., 2011 ; Bošković et al., 2013 ; Mahmood et al., 2013), le loup gris (Ansorge et al., 2006 ; Wagner et al., 2012), le chacal à chabraque (*Canis mesomelas*) (Kaunda et Skinner, 2003), le coyote (Álvarez-Castañeda et González-Quintero, 2004 ; Prugh, 2005 ; Grajales-Tam et González-Romero, 2014), voire même le renard roux (*Vulpes vulpes*) (Dell'Arte et Leonardi, 2005 ;

Perrine, 2005 ; Hartová-Nentvichová et al., 2010 ; Díaz-Ruiz et al., 2013), ou encore le renard du Bengale (*Vulpes bengalensis*) (Home et Jhala, 2009).

2.1. Mammifères

Parmi les huit catégories composant le spectre alimentaire de *C. lupaster*, les mammifères occupent la première position en termes de biomasse et de fréquence d'occurrence (Figs. 27, 28, 44 et Tab. 33). Un de nos résultats les plus marquants est la dominance du sanglier et du porc-épic, principaux contributeurs en termes de biomasse dans son régime alimentaire. La prévalence du sanglier a déjà été rapportée précédemment par Amroun et al. (2014) en Kabylie et par Eddine et al. (2017) à Tlemcen. Cependant, la consommation accrue du porc-épic, nettement plus prononcée dans la région de Tlemcen (26,47% de la biomasse des proies mammaliennes), relève d'un résultat original. Il nous a été donné de constater durant nos sorties que les indices de présence de ces deux espèces sont très nombreux, notamment au sein de la réserve de chasse de Tlemcen. Les conditions écologiques favorables seraient des facteurs déterminants pour le maintien de tels effectifs. De plus, la décroissance des activités de chasse dans ces régions depuis une vingtaine d'années et la faible consommation des sangliers par les populations locales pourraient être des facteurs supplémentaires d'une augmentation de leurs effectifs, profitant au Loup africain (Amroun et al., 2014).

Le Loup africain présente ainsi une prédilection originale pour les proies mammaliennes de grande taille tels que le sanglier et le porc-épic (sanglier : 33-320 kg ; porc-épic : 10-27 kg ; d'après Aulagnier et al., 2016), auxquels s'ajoutent le daim européen (*Dama dama*) et le mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*) au sein de la réserve de chasse de Tlemcen (daim : 46-80 kg ♂, 25-52 kg ♀ ; mouflon : 100-140 kg ♂, 40-55kg ♀ ; d'après Aulagnier et al., 2016). Des études théoriques montrent que chez les carnivores, la transition de la consommation des petites (< 2 kg) aux grandes proies (> 10 kg) peut être prédite par la maximisation du gain d'énergie net entre le coût énergétique de la chasse et l'apport en quantité de biomasse (Krebs et Davis 1993 ; Carbone et al., 1999, 2007 ; Malo et al., 2004). Le modèle prédit que pour un prédateur pesant au-delà de 15-20 kg, le gain d'énergie net est supérieur en se nourrissant de grandes proies plutôt que de petites proies (Jędrzejewska et Jędrzejewski, 1998 ; Moehlman et Jhala, 2013 ; Amroun et al., 2014). Notre étude illustre de façon évidente le potentiel des méso-carnivores, tels que les loups mais aussi les chacals et les lynx, à passer d'un régime alimentaire principalement basé sur les petites proies vers la consommation majoritaire de plus grandes proies, en fonction des ressources disponibles (Carbone et al., 2007 ; Amroun et al., 2014).

Malgré tout, *C. lupaster* reste le prédateur semblant dominer la chaîne trophique de la majorité des écosystèmes algériens. Par conséquent, il ne bénéficie pas des proies tuées par d'autres carnivores (voir Selva et al., 2005). Nous proposons à l'aune de ces résultats, que le Loup africain suit un régime alimentaire impliquant au moins partiellement la recherche active (et donc la chasse) de mammifères sauvages. Cette hypothèse se base sur différentes observations, telles qu'appuyées par Amroun et al. (2014) : 1) les mammifères représentent la catégorie la plus consommée et la plus énergétique tout au long de l'année. 2) les mammifères les plus consommés sont la sous-catégorie des grands mammifères sauvages, et particulièrement le sanglier et le porc-épic. 3) au sein des mammifères, leurs fréquences de prélèvement restent majoritaires toute l'année. 4) leurs pics de consommation ne correspondent pas nécessairement à des périodes de mises-bas (printemps) ou de conditions climatiques

extrêmes pouvant affecter la survie des individus les plus faibles (hiver). Une telle hypothèse implique un comportement de chasse coopérative, le Loup africain pouvant tuer des proies quatre à cinq fois plus lourdes que lui lorsqu'il chasse en paire ou en groupe (Khidas, 1990 ; Moehlman et Jhala, 2013). Toutefois, un tel comportement a rarement été observé au Maghreb (Amroun *et al.*, 2014).

Nous reconnaissons toutefois que « l'effet charognard » — une seule proie tuée est consommée par plusieurs individus et à plusieurs reprises (Amroun *et al.*, 2014) — ainsi que la mise à disposition d'une certaine quantité de carcasses par l'apport des déchets anthropiques, en particulier concernant les animaux domestiques (Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000), peuvent avoir en partie biaisé nos estimations.

Par ailleurs, il est évident que la distinction conventionnelle entre prédateurs et charognards peut être trompeuse tant en ce qui concerne les interactions interspécifiques que les flux d'énergie se déroulant au sein des réseaux trophiques (Pereira *et al.*, 2014). Schaller (1972) distingue quatre façons par lesquelles les carnivores se procurent leur nourriture : (i) la prédation additive (c'est-à-dire la chasse aux animaux en bonne santé) ; (ii) la prédation compensatoire (c'est-à-dire la prédation sur les jeunes, les vieux ou les animaux malades vulnérables à la mortalité pour d'autres causes, favorisant ainsi la survie du reste de la population de proies) ; (iii) le cleptoparasitisme (c'est-à-dire le fait de voler les proies d'autres carnivores) ; (iv) le charognage (c'est-à-dire se nourrir d'animaux morts de maladie, de malnutrition ou d'autres causes, ou des restes de proies tuées par des prédateurs). Les carnivores individuels peuvent présenter plusieurs, voire tous ces modèles alimentaires, ce qui montre qu'il peut exister un continuum entre les stratégies de prédation et de charognage non seulement au niveau interspécifique mais aussi au niveau intraspécifique.

Une proportion importante du régime alimentaire du Loup est constituée d'ongulés domestiques. Ce phénomène largement rapporté dans les données de la littérature (Osborn et Helmy, 1980 ; Mc Shane et Grettenberger, 1984 ; Khidas, 1990 ; Yom-Tov *et al.*, 1995 ; Lanszki et Heltai, 2002 ; Mukherjee *et al.*, 2004 ; Giannatos *et al.*, 2005 ; 2010 ; Lanszki *et al.*, 2006, 2009 ; Markov et Lanszki, 2012 ; Nadeem *et al.*, 2012 ; Raichev *et al.*, 2013), conforte d'une part l'hypothèse de charognage et appuie d'autre part le caractère opportuniste du prédateur en exploitant les ressources qui s'offrent à lui (DeVault *et al.*, 2003 ; Selva *et al.*, 2005 ; Wilson et Wolkovich, 2011 ; Pereira *et al.*, 2014). En effet, les deux régions d'étude offrent des disponibilités importantes en bétail, variables selon le type d'élevage pratiqué dans chacune d'elles. La part des moutons, exprimée en biomasse et en fréquence d'occurrence et relative, s'élève à 24,64% à Tlemcen, ce qui coïncide avec la prépondérance des élevages ovins dans cette région. A El Kala, c'est l'élevage bovin de type extensif qui est le plus répandu et ceci se reflète parfaitement dans les résultats, où les bovins représentent 35,94% de la fréquence relative globale. La proportion de bétail dans le régime alimentaire des canidés peut différer d'une région à l'autre et dépend de plusieurs facteurs tels que l'abondance des proies sauvages et le degré de protection du bétail (Genov et Vassilev, 1991 ; Lanszki *et al.*, 2009 ; Nadeem *et al.*, 2012). En plus de la probabilité de prélèvement de ces animaux par la chasse active, d'autres épisodes ponctuels pourraient augmenter leur taux de mortalité, tels que les intempéries ou des aléas liés aux conditions sanitaires (par exemple, épidémies de fièvre catarrhale ou de fièvre aphteuse) (voir Holveck, 2002 ; Couacy-Hymann *et al.*, 2006 ; Perrin *et al.*, 2010 ; Rossi *et al.*, 2012). Il est important de souligner que l'hiver de l'année 2017 a été particulièrement rigoureux à Tlemcen, où une longue période d'enneigement a causé un taux de mortalité très élevé chez

les ovins et les bovins. Plusieurs carcasses ont été retrouvées durant nos investigations de terrain, au sein et en dehors de la réserve de chasse.

La prédation qu'exerce le Loup africain sur le bétail dans les zones rurales peut entraîner des problèmes similaires à ceux rencontrés en Europe avec les loups gris (Francisci et Guberti, 1993 ; Meriggi et Lovari, 1996 ; Jędrzejewski et *al.*, 2002 ; Iliopoulos et *al.*, 2009, Stoyanov et *al.* 2014), ou encore avec les chacals dorés (Kryštufek, 1984 ; Genov et Vassilev, 1991 ; Bošković et *al.*, 2013), et exposer ce prédateur à une persécution importante, pouvant entraîner le déclin de ses populations. Les agriculteurs perçoivent ce prédateur comme une menace croissante pour leur bétail. Eddine et *al.* (2017) estiment d'ailleurs le nombre de loups tués entre 2014 et 2016 pour le territoire de Tlemcen à 200 individus, soit par piégeage, par fusillade, ou par empoisonnement aux abords des fermes et des vergers par les agriculteurs qui défendaient leur bétail.

Les mammifères de taille moyenne et petite (*i.e.* lagomorphes, rongeurs et insectivores) ne sont pas particulièrement recherchés par le Loup africain dans notre étude. Toutes les espèces composant ce groupe apparaissent avec des fréquences d'occurrence et relatives accidentelles, à l'exception du mulot, alors que de nombreuses études identifient les micromammifères comme l'une des ressources principales des mésocarnivores (Wyman, 1967 ; Moehlman, 1983, 1986, 1989 ; Khan et Beg, 1986 ; Sillero-Zubiri et *al.*, 1995 ; Lanszki et Heltai, 2002 ; Mukherjee et *al.*, 2004 ; Amroun et *al.*, 2006 ; Lanszki et *al.*, 2006 ; Jaeger et *al.*, 2007 ; Simeneh, 2010 ; Radović et Kovačić, 2010 ; Chourasia et *al.*, 2012 ; Markov et Lanszki, 2012). Un tel résultat ne serait non pas imputable à de faibles densités des rongeurs dans les régions d'étude, mais la conséquence de la forte disponibilité des proies de grande taille (sanglier, porc-épic, daim, ongulés domestiques) et à la capacité du Loup africain à les chasser (voir ci-dessus).

2.2. Végétaux

Les végétaux représentent une catégorie constante dans le régime alimentaire du Loup africain. En considérant les fréquences relatives et d'occurrence, les fruits apparaissent comme la catégorie principale de son menu (occurrences de 61,10% à Tlemcen et 75,90% à El Kala). Les fruits forestiers comptent pour la moitié des végétaux énergétiques à Tlemcen et sont d'autant plus prélevés à El Kala avec $\frac{3}{4}$ de la fréquence globale. Parmi eux, les espèces les plus convoitées sont le palmier nain (*Chamaerops humilis*), le caroubier (*Ceratonia siliqua*), l'oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*) et le myrte (*Myrtus communis*). Nous avons même répertorié de nombreuses fèces contenant pour seul item l'une de ces espèces. A Tlemcen par exemple, nous avons relevé 14 fèces contenant exclusivement du palmier nain, 7 fèces ne contenant que de l'oxycèdre et 4 que de la caroube. A El Kala, c'est l'oxycèdre qui apparaît comme item unique dans 34 échantillons analysés, suivi du myrte qui apparaît dans 6 fèces. Ce constat nous laisse conclure sur la forte valeur calorique de ces espèces, pouvant couvrir les besoins énergétiques journaliers de l'animal. Elles constituent des apports d'appoint facilement accessibles à certaines périodes de l'année (Khidias, 1986 ; Amroun et *al.*, 2006 ; Simeneh, 2010). Riches en sucres et nutriments, elles pourraient constituer une source de subsistance pendant les périodes de baisse des proies carnées (Yoshimura et *al.*, 2021), bien que le remplacement de la nourriture animale par des fruits puisse être soumis à des contraintes physiologiques (Larivière et *al.*, 2001).

La forte prévalence des fruits dans le régime du Loup africain dans nos régions d'étude, est conforme à l'hypothèse selon laquelle le régime des carnivores dans les régions à influence méditerranéenne inclut généralement plus de matériel végétal que dans les latitudes septentrionales (Virgós et *al.*, 1999 ; Goszczynski et *al.*, 2000 ; Rosalino et Santos-Reis, 2009). Nos résultats confirment également les études réalisées sur la niche trophique des chacals africains, à l'instar de *Canis aureus*, *C. adustus* ou *C. mesomelas* (Mc Shane et Grettenberger, 1984 ; Atkinson et *al.*, 2002 ; Goldenberg et *al.*, 2010 ; Simeneh, 2010 ; Forbes, 2011 ; Amroun et *al.*, 2014), ou d'autres mésocarnivores en Europe méditerranéenne (Balasubramanian et Bole, 1993 ; Serafini et Lovari, 1993 ; Rosalino et Santos-Reis, 2002, 2008 ; Rosalino et *al.*, 2002 ; Amroun et *al.*, 2006 ; Radović et Kovačić, 2010), où la part des végétaux peut être prépondérante.

Parmi la grande variété de végétaux énergétiques identifiés, la plupart sont des fruits charnus (par exemple le fruit de l'oxycèdre, de l'arbousier, les mûres, les figues, les raisins...) (Herrera, 1987), pour lesquels les carnivores semblent avoir une préférence gustative apparente (Rosalino et Santos-Reis, 2008). Plusieurs travaux soulignent le rôle prépondérant des mammifères carnivores dans la dispersion des graines (Herrera, 1989 ; Perea et *al.*, 2013). Herrera (1989) soutient l'hypothèse selon laquelle il existe une relation étroite entre les caractéristiques des fruits et leur dispersion par les carnivores. Il stipule que les plantes dispersées par les carnivores tendent à avoir des fruits grands, riches en pulpe (avec une teneur élevée en fibres et faible en protéines et minéraux), parfumés et qui tombent généralement au sol après maturation. Ces caractéristiques, associées à un faible nombre de graines par unité de pulpe, augmentent la visibilité des fruits et réduisent la probabilité que les graines soient détruites par les dents des carnivores, garantissant ainsi que les vecteurs de dispersion efficaces ne détruisent pas les graines. Par ailleurs, l'utilisation commune de ces espèces par les carnivores pourrait être une conséquence de leur large distribution méditerranéenne (Gonzalez, 1995) et de leur structure végétale (forme arbustive), les rendant ainsi plus disponibles et accessibles aux carnivores, y compris ceux qui ne grimpent pas bien (Rosalino et Santos-Reis, 2008 ; Mahmood et *al.*, 2013).

Nos résultats font état d'une consommation constante de plantes non énergétiques, sous forme de feuilles, d'écorces ou de brindilles retrouvées intactes dans les fèces. Nous proposons plusieurs hypothèses concernant la présence de ces parties végétales dans les fèces : a) elles sont ingérées volontairement par l'animal et pourraient ainsi avoir un rôle purgatif ou d'apport en vitamines ou en eau (Hoppe-Dominik, 1988 ; Sueda et *al.*, 2008 ; Tatara et Doi, 1994 ; Xiong et *al.*, 2016) ; b) le feuillage est ingéré au même temps que les fruits recherchés activement par le prédateur (comme pour le cas, par exemple, de l'oxycèdre ou du myrte) ; c) elles sont ingérées accidentellement pendant la consommation de carcasses d'animaux (Avenant et Nel, 2002 ; De Villa Meza et *al.*, 2002 ; Krofel et *al.*, 2011) ; ou enfin d) elles sont ramassées accidentellement par nous-mêmes pendant la récolte des fèces.

D'autre part, cette catégorie de végétaux non énergétiques est largement dominée par les feuilles de graminées. Ce phénomène est largement documenté notamment chez les carnivores stricts (Kapfer et *al.*, 2011 ; Shehzad et *al.*, 2012 ; Montalvo et *al.*, 2020 ; Yoshimura et *al.*, 2020 ; 2021). Elles joueraient un rôle dans la facilitation de la digestion des aliments d'origine carnée, l'élimination des toxines dans les tissus et des poils du tractus digestif (Morris, 1996 ; Sanchez et Rodrigues, 2008). Paradoxalement, d'autres études expérimentales suggèrent que l'ingestion de cellulose, composant les parois cellulaires des plantes, peut être désavantageuse,

car elle diminue la digestibilité de la matière sèche et de l'énergie (Edwards et *al.*, 2001 ; Prola et *al.*, 2010). En effet, la cellulose est difficilement digérée par les carnivores, leur système digestif n'y étant pas adapté (Stevens et Hume, 2004 ; Yoshimura et *al.*, 2021). De plus, plusieurs plantes contiennent des composés toxiques en tant que stratégie de défense contre les prédateurs (Dearing et *al.*, 2005 ; Shrestha et *al.*, 2011).

Deux principales hypothèses ont été avancées pour expliquer la signification adaptative de la consommation de plantes chez les carnivores. Tout d'abord, l'hypothèse de l'automédication (Hart, 2008) suggère que de nombreux animaux utilisent des plantes pour lutter contre les parasites ou les maladies (Huffman et Canon, 2000 ; Arjo et *al.*, 2002 ; Huffman, 2003 ; Hart et Hart, 2018). Sueda et *al.* (2008) ont observé une fréquence accrue de la consommation de plantes chez de jeunes chiens dans une enquête par questionnaire, suggérant que cela pourrait être une stratégie pour renforcer leur immunité face aux parasites et aux agents pathogènes. Dans le même ordre d'idée, Bosch et *al.* (2015) suggèrent que la consommation d'herbes est considérée comme un agent de nettoyage contre les parasites intestinaux tels que les nématodes et les ténias chez les canidés. Ensuite, l'hypothèse de l'évacuation des poils (Shultz, 2019 ; Yoshimura et *al.*, 2020) avance que les carnivores ingèrent souvent leurs propres poils lors du toilettage, ainsi que ceux de leurs proies, et que la consommation de plantes faciliterait l'expulsion des boules de poils (Herbst et Mills, 2010 ; Shultz, 2019).

Enfin, afin d'inférer le rôle des carnivores dans la consommation des plantes, leur relation avec celles-ci, leur écologie comportementale, ainsi que leur impact sur la conservation des écosystèmes, il serait opportun de fournir des données précises sur la signification adaptative de cette consommation, en déterminant la proportion de végétaux consommés (notamment la fraction indéterminée) à l'aide des méthodes moléculaires récemment développées (Monterroso et *al.*, 2019 ; Yoshimura et *al.*, 2021).

2.3. Arthropodes

Dans la suite de la composition du spectre alimentaire du Loup africain, notre étude confirme que, comme la plupart des carnivores opportunistes présents dans la région méditerranéenne, celui-ci consomme une part régulière (FO 45,45% à Tlemcen et 53,61% à El Kala) d'arthropodes (Macdonald, 1980 ; Ciampalini et Lovari, 1985 ; Robertson et Whelan, 1987 ; Delibes et *al.*, 1989 ; Calisti et *al.*, 1990 ; Lunney et *al.*, 1990 ; Cavallini et Lovari, 1991 ; Hamdine et *al.*, 1993 ; Patalano et Lovari, 1993 ; Lovari et *al.*, 1994, 1996 ; Lucherini et *al.*, 1995 ; Virgos et *al.*, 1999 ; Rosalino et Santos-Reis, 2002 ; Amroun et *al.*, 2006, 2014). Ces fréquences sont comparables à celles rapportées à Tlemcen (Eddine, 2017), et également pour le chacal doré en Inde (Mukherjee et *al.*, 2004) et en Grèce (Giannatos et *al.*, 2010), et le renard roux (Ricci et *al.*, 1998). Ces résultats confirment une fois de plus la grande plasticité comportementale du Loup africain et une relation étroite entre l'abondance de la nourriture et la composition de son spectre alimentaire (Doncaster et *al.*, 1990 ; Cavallini et Lovari, 1991 ; Ferrari et Weber, 1995), modulant son alimentation à la fois dans l'espace et dans le temps. Les arthropodes représentent même la source principale de nourriture pour plusieurs vertébrés (Fallaci et *al.*, 1992), tels que les hérissons. Ils seraient une source d'énergie non négligeable (Bell, 1990 ; Amroun et *al.*, 2014) et la chitine qui les recouvre pourrait jouer le rôle de facilitateur du transit intestinal (Lucherini et *al.*, 1988 ; Ricci et *al.*, 1998).

L'utilisation de certains invertébrés, principalement les coléoptères, sont des bioindicateurs pertinents du cycle de vie et du rythme d'activité du prédateur (Chelazzi et al., 1990 ; Colombini et Chelazzi, 1991 ; Colombini et al., 1991, 1994 ; Scapini et al., 1992 ; Fallaci et al., 1994, 1996 ; Ricci et al., 1998). En effet, certains carnivores, tels que le renard roux, restreignent leurs activités à la nuit ou au jour, ou l'étendent aux deux périodes, en fonction du rythme d'activité des insectes prédatés (activité diurne-nocturne, sites de repos diurnes et saisonniers) (Colombini et Chelazzi, 1991 ; Colombini et al., 1991, 1994 ; Fallaci et al., 1994).

Parmi les arthropodes, les coléoptères semblent être systématiquement recherchés par le Loup africain (occurrences de 34,63% à Tlemcen et 42,77% à El Kala), en raison de leur grande taille et de leur disponibilité tout au long de l'année en fonction des conditions climatiques (Fallaci et al., 1997 ; Giannatos et al., 2010). De plus, nos régions d'étude présentent une disponibilité particulièrement élevée de scarabées bousiers, relatifs aux élevages extensifs de bétail.

Avec leur odorat bien développé, les canidés sont capables de flairer les agrégats d'insectes sous les débris organiques ou d'autres sites de repos où les coléoptères se trouvent pendant la phase de reproduction ou d'émergence (Colombini, 1989 ; Ricci et al., 1998). Ceci explique la forte abondance des coléoptères dans certaines crottes de Loup africain. De même, tant pour les coléoptères que pour les autres invertébrés, les catégories ingérées accidentellement peuvent être distinguées de celles prélevées délibérément (Pandolfi et al., 1991). Les catégories de petite taille sont sporadiquement ingérées lorsque le prédateur se nourrit de plantes ou de charognes, tels que *Phaleria spp.*, *Xanthomus spp.*, Diptera et Dermaptera. Un exemple similaire est donné par *Otiiorhynchus sp.*, qui est occasionnellement ingéré lorsque le renard se nourrit de baies de *J. oxycedrus* (Ricci et al., 1998).

2.4. Oiseaux

Les oiseaux occupent la cinquième position du spectre alimentaire global du Loup africain dans les deux régions d'étude (voir Tab. 18). Ceux-ci ont été départagés selon leur provenance en oiseaux sauvages et oiseaux domestiques. Ces derniers totalisent plus de la moitié (fréquence relative de 56,06%) des prises aviaires à Tlemcen, tandis qu'à El Kala ce sont les oiseaux sauvages qui occupent la majeure partie du spectre (fréquence relative de 68,97%). En termes d'occurrence, la catégorie des oiseaux est accessoire à Tlemcen (FO : 26,47%) et accidentelle à El Kala (FO : 17,47%). La présence de restes d'oiseaux dans les fèces du loup dépend de la disponibilité et de l'accessibilité de leurs carcasses car il n'est pas facile pour un mammifère tel que le Loup de capturer un oiseau, même s'ils essaient de le faire mais échouent souvent (Kaunda et Skinner, 2003).

Par ailleurs, la présence significative d'oiseaux sauvages dans le régime alimentaire du loup africain dans la région d'El Kala trouve son origine dans l'abondance de zones humides d'envergure internationale, qui servent d'habitat à une remarquable diversité aviaire. Ces milieux, réputés pour leur richesse écologique, accueillent une multitude d'espèces, parmi lesquelles certaines choisissent les roseaux comme lieu de nidification, offrant ainsi une proie aisée au prédateur (Lanszki et al., 2009 ; Stoyanov, 2012). En effet, la disposition favorable de ces écosystèmes favorise la concentration d'oiseaux vulnérables, exposés du fait de leur habitat en milieu aquatique. Par conséquent, le loup africain, évoluant dans cet environnement propice

à la capture de telles proies, bénéficie d'une opportunité alimentaire conséquente, où la présence abondante et facilement accessible d'oiseaux constitue un élément essentiel de son régime alimentaire.

Dans la région de Tlemcen, la consommation plus soutenue d'oiseaux domestiques peut engendrer plusieurs hypothèses : 1) tout d'abord, il est plausible que ces volailles soient consommées sous forme de charognes, notamment depuis les décharges sauvages qui prolifèrent dans la région, étant donné l'activité avicole importante qui y est pratiquée, ce qui permet au loup africain de se sustenter aisément vu son opportunisme trophique ; 2) de même, il est envisageable que les loups prédatent directement depuis les poulaillers, profitant de la proximité géographique avec les zones habitées où ces infrastructures sont présentes en nombre ; 3) en outre, la présence d'une base militaire au sein même de la réserve de chasse pourrait également contribuer à cette dynamique alimentaire, les déchets produits par cette entité étant susceptibles d'attirer les prédateurs opportunistes tels que le Loup africain. Ainsi, la consommation prédominante de poules domestiques dans cette région peut s'expliquer par une combinaison de facteurs, allant de la disponibilité des charognes aux sources directes de nourriture à proximité des zones habitées et des installations militaires.

Des résultats similaires sont répertoriés pour de nombreuses espèces de canidés, où les oiseaux (sauvages et/ou domestiques) occupent une part significative du régime alimentaire. C'est le cas notamment pour le chacal doré en Asie, présentant des parts très élevées d'oiseaux consommés sur l'ensemble de son aire de répartition (Khan, 1982 ; Nadeem et al., 2012 ; Mahmood et al., 2013 au Pakistan ; Bokowski et al., 2011 en Israël ; Lanszki et al., 2006 en Hongrie ; Mukherjee et al., 2004 en Inde), le chacal à chabraque au Botswana (Kaunda et Skinner, 2003), le loup à crinière *Chrysocyon brachyurus* au Brésil (Santos et al., 2003), le loup gris en Finlande (Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000), le dhole *Cuon alpinus* (Selvan et al., 2013), mais aussi le Loup africain en Algérie (Amroun et al., 2014 ; Eddine et al., 2017).

2.5. Déchets

La part réelle des déchets dans le spectre alimentaire de *Canis lupaster*, occupe une place à la fois prédominante et préoccupante, comme le montrent les fréquences d'occurrence obtenues lors de notre étude (82,22% à Tlemcen et 76,10% à El Kala, comme indiqué dans le Tableau 34). Ces valeurs élèvent les déchets en deuxième position du spectre alimentaire global après les végétaux et bien avant les mammifères, les arthropodes et les oiseaux. Ils englobent une variété de sources, notamment les déchets organiques issus des carcasses d'animaux (ongulés domestiques, volailles et poissons), des restes de fruits, de légumes et d'œufs, mais aussi les excréments et les déchets inorganiques tels que les emballages plastiques.

Le régime alimentaire du Loup africain comprend donc une part largement prédominante de déchets, remettant en question la manière dont les données sont traitées et interprétées (voir la part des déchets dans la première partie des résultats, Tab. 18). Les déchets organiques, notamment les fruits, les mammifères domestiques, les oiseaux domestiques, les œufs et les poissons, constituent une source importante de nourriture. Ce phénomène est loin d'être inédit dans le comportement alimentaire des carnivores, puisque plusieurs travaux soulignent leur importance (Bibikov, 1982 ; Salvador et Abad 1987, Lesniewicz et Perzanowski 1989, Cuesta et al., 1991 ; Okarma, 1995 ; Meriggi et al., 1996 ; Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000 ; Vos,

2000 ; Pezzo et *al.*, 2003 ; Capitani et *al.*, 2004 ; Radović et Kovačić, 2010). Il a même été montré qu'ils pouvaient constituer les principales ressources alimentaires de certaines populations de canidés (McDonald, 1979 ; Yom-Tov et *al.*, 1995 ; Radović et Kovačić, 2010).

Nous soulignons ici la part importante de fruits cultivés et/ou commercialisés dans le menu du prédateur. L'ingestion entre autres fruits, du piment, des pépins de pommes et d'agrumes, des noyaux de dattes, de pastèque, de tomate et de céréales, issus soit des milieux cultivés ou bien des déchets ménagers, implique inévitablement la fréquentation par le Loup des milieux anthropisés et des décharges (Radović et Kovačić, 2010). Des déchets inorganiques sont ingérés accidentellement ou volontairement par la même occasion, à l'exemple des sacs en plastique qui sont retrouvés intacts dans les crottes (occurrence de 8,42% dans les crottes de Tlemcen et 10,24% dans celles d'El Kala), de feuilles d'aluminium (souvent des emballages de fromage), des bouts de tissu, des lingettes, du coton, du papier, etc. Des tels relevés ont préalablement été rapportés pour le Chacal doré en Asie (Poche et *al.*, 1987 ; Jhala et Moehlman, 2004 ; Giannatos et *al.*, 2009 ; Mahmood et *al.*, 2013).

En revanche, il est remarquable de constater que les loups africains se livrent à la consommation d'excréments, un comportement jusqu'alors inédit, à notre connaissance. Observé dans 17 fèces à Tlemcen et 4 à El Kala, ce phénomène suscite une réflexion sur les motivations qui pourraient inciter ce prédateur à adopter ce comportement. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées à cet égard : 1) les Loups pourraient être attirés par les bouses de vaches en raison de la présence de nutriments essentiels, notamment les restes de végétaux ; 2) ils pourraient être attirés par leur odeur et susciter un comportement exploratoire de nouvelles sources de nourriture ; ou enfin 3) il est probable que le comportement de chasse active des coléoptères bousiers produise comme effet secondaire la consommation accidentelle des excréments eux-mêmes.

Dans la région d'El Kala, un autre phénomène singulier a été observé : le loup semble se livrer à la consommation de poisson, un comportement peu commun pour cette espèce, sinon signalé pour le Chacal doré en Europe (Radović et Kovačić, 2010). L'identification des écailles retrouvées dans les crottes a permis de révéler que les poissons consommés par les loups dans cette zone sont principalement des cyprinidés, à l'exception d'un seul percidé. Les cyprinidés sont adaptés à la vie dans les eaux stagnantes ou peu profondes, ils sont abondants dans les lacs de la région. La présence du percidé en revanche ne peut être expliquée que par un apport anthropique (déchets ménagers), puisque cette famille n'est pas répertoriée dans la région.

Par ailleurs, nous avons constaté durant nos sorties qu'une quantité importante de poisson d'eau douce (principalement du barbeau et de la carpe) était pêchée et abandonnée sur les rives du lac, probablement à cause de sa faible valeur économique et nutritionnelle, constituant ainsi une source de nourriture facilement accessible pour le Loup. De surcroît, le comportement du loup ne se limite pas aux seules zones lacustres. Il a été observé à plusieurs reprises rôdant dans le cordon dunaire, où ses indices de présence sont abondants. Plus encore, la présence accidentelle de coquillages, d'oursins et de sable dans son régime alimentaire, témoigne de son exploration jusqu'à la mer, démontrant ainsi une plasticité remarquable dans son comportement alimentaire et sa capacité d'adaptation à des habitats variés, au-delà de ses préférences traditionnelles. Un tel comportement a été décrit pour le Chacal doré en Grèce (Lanszki et *al.*, 2009).

In fine, la consommation croissante d'aliments d'origine anthropique, incluant les déchets non enterrés dans les décharges sauvages, les volailles mortes éliminées par des agriculteurs élevant des poules et des dindes, les carcasses d'animaux domestiques ou les restes d'abattage, ou la nourriture laissée par les touristes sur les sites de pique-nique, reflète une série de réalités préoccupantes. D'une part, la persécution par les communautés pastorales dans les milieux anthropisés à la suite de la prédation du bétail est probablement le plus grand défi pour les loups africains. Plusieurs études documentent *Canis lupaster* comme l'un des plus importants prédateurs du bétail (McShane et Grettenberger, 1984 ; Marino, 2003 ; Yihune et al., 2008 ; Atickem et al., 2010 ; Simeneh, 2010). En conséquence, les agriculteurs peuvent être enclins à prendre des mesures radicales, découlant de leur volonté légitime à protéger leur bétail, en les empoisonnant ou en les chassant (Salvador et Abad, 1987 ; Lesniewicz et Perzanowski, 1989 ; Meriggi et al., 1996 ; Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000). D'autre part, la modification croissante des milieux naturels, exacerbée par l'apport massif de déchets ménagers, impacte significativement le comportement alimentaire du Loup africain. Ce dernier, attiré par une source de nourriture abondante et facile d'accès, tend à se détourner de son rôle traditionnel de prédateur et de régulateur naturel (Bibikov, 1982 ; Okarma, 1995 ; Gade-Jørgensen et Stagegaard, 2000 ; Kaunda et Skinner, 2003). En « switchant » sur une alimentation basée sur les déchets humains plutôt que sur ses proies naturelles, il compromet son propre équilibre écologique et celui de son environnement. Cette transition vers une alimentation opportuniste peut avoir des conséquences néfastes sur la biodiversité locale, en perturbant les interactions au sein des écosystèmes et en favorisant la prolifération de certaines espèces (sangliers par exemple) au détriment d'autres (Brillhart et Kaufman, 1995 ; Lovari et al., 1996 ; Tremblay et al., 1998 ; Fedriani et al., 2001 ; Farias et Kittlein, 2008). Enfin, il est couramment supposé que la forte disponibilité de déchets est responsable de l'augmentation des populations de loups, étant donné l'absence quasi totale de superprédateurs pour réguler leur expansion, à l'exception notable de la hyène rayée (Yom-Tov et Mendelsohn, 1988 ; Yom-Tov et al., 1995 ; Mendelsohn et Yom-Tov, 1999 ; Fedriani et al., 2001 ; Yom-Tov, 2003 ; Borkowski et al., 2011), dont le rôle reste toutefois à déterminer malgré les observations sporadiques réalisées (K. Mallil, comm. pers.).

2.6. Autres items

Les reptiles et les mollusques représentent une part minime de l'alimentation du Loup africain. Outre son caractère opportuniste, la consommation sporadique de ces items, probablement limitée aux situations où d'autres sources de nourriture font défaut, est conditionnée par leur disponibilité dans l'environnement. Ainsi, lorsque les proies principales abondent, les loups ont peu de raison de se tourner vers de telles alternatives.

De nombreux travaux de recherche ont déjà mis en évidence cette tendance chez de nombreux carnivores. Nous citons à titre d'exemple ceux de Kaunda et Skinner (2003), Mukherjee et al. (2004), Lanszki et al. (2006), Borkowski et al. (2011), Mahmood et al. (2013). Ricci et al. (1998) rapportent que la consommation des gastéropodes est imputable à leur disponibilité dans le milieu, ils peuvent être disponibles toute l'année selon les conditions climatiques et sont généralement plus actifs après les précipitations.

Par ailleurs, la présence importante de minéraux dans les fèces de Loup peut susciter plusieurs réflexions quant à son comportement et aux habitats qu'il fréquente. Dans un premier

temps, elle pourrait refléter un comportement fouisseur du carnivore, à vouloir rechercher et déterrer des proies sous terre, il ingère alors accidentellement des minéraux (Ricci *et al.*, 1998). Ensuite, il est probable qu'il ingère accidentellement des cailloux lorsqu'il consomme sa proie, ils peuvent être attachés à la fourrure ou à la peau de la proie ou être présents dans l'estomac ou les intestins de celle-ci. Enfin, Les loups peuvent également consommer occasionnellement des matières non nutritives (terre, cailloux), pour faciliter le processus de digestion.

3. Régime saisonnier

Des variations saisonnières hautement significatives au sein des principales catégories alimentaires consommées par le Loup africain ont pu être mises en évidence par notre étude, comme l'on pouvait s'y attendre chez un carnivore au régime opportuniste et généraliste. Cela a été démontré, entre autres, pour le chacal doré (Volozheninov, 1972 ; Lanszki *et al.*, 2006). Le changement ('switching') observé dans notre étude suivrait la théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture ('optimal foraging'), qui stipule qu'un prédateur choisit les types de proies en fonction d'un compromis entre les coûts et les bénéfices qui donneront le bénéfice net maximal à l'individu (Krebs et Davies, 1987, 1993 ; Perry et Pianka, 1997). La rentabilité des proies peut changer avec le temps, car une diminution de la biomasse des proies augmentera les coûts de recherche de la proie préférée à travers un temps de recherche accru (Krebs et Davies, 1987 ; Begg *et al.*, 2003). D'une autre manière, cette théorie prédit que les animaux choisiront des aliments qui rapportent des rendements énergétiques égaux ou supérieurs à l'énergie dépensée pour localiser, capturer et consommer cet aliment (Pyke *et al.*, 1977), et que les prédateurs généralistes passeront à des proies alternatives lorsque les aliments préférés ne sont plus aussi disponibles (Taylor, 1984 ; Ben-David *et al.*, 1997). Cela suggère que la diversité alimentaire peut également augmenter pendant les périodes de forte disponibilité des proies (Begg *et al.*, 2003).

Toutefois, les indices de diversité trophique élevés (H' et E ; Tabs. 37 et 38) suggèrent qu'il n'existe pas de « spécialisations » saisonnières strictes, mais plutôt des tendances alimentaires saisonnières suivant la disponibilité des ressources (voir par exemple la répartition saisonnière des plantes énergétiques et des arthropodes) (Mahmood *et al.*, 2013). Les indices de diversité saisonniers obtenus dans cette étude sont inférieurs à ceux obtenus par Amroun *et al.* (2014) dans le Djurdjura et supérieurs à ceux de Eddine (2017) dans la réserve de chasse de Tlemcen. Ils sont le plus élevés en été pour la plupart des catégories essentielles, telles que les mammifères, les plantes énergétiques et les arthropodes. Ils le sont au printemps pour les oiseaux et les déchets (voir Tab. 37). En revanche, les déchets et les reptiles montrent les indices de diversité les plus élevés en automne, pendant que les autres catégories sont à leur niveau de diversité le plus bas. Ceci s'explique sans doute par le fait que le prédateur a tendance à élargir son spectre trophique devant la baisse de la disponibilité de certaines proies (Perry et Pianka, 1997).

Nos résultats démontrent que les loups africains tendent à différencier leur régime alimentaire en fonction des caractéristiques environnementales locales, de l'abondance relative et de la vulnérabilité des proies, à l'instar des autres carnivores de même rang trophique (Meriggi et Lovari, 1996 ; Ciucci *et al.*, 1996 ; Capitani *et al.*, 2004). Ces facteurs pourraient expliquer les proportions d'utilisation des différentes catégories alimentaires en fonction des fluctuations saisonnières. Dans le cas de notre étude, les mammifères sont prélevés avec une

fréquence maximale au printemps, tant à Tlemcen qu'à El Kala. Outre le fait que *C. lupaster* cible systématiquement cette catégorie, la saison printanière coïncide avec la période de reproduction ou de mise bas de nombreuses proies mammaliennes, les rendant ainsi plus vulnérables à la prédation (Jedrzejewski *et al.*, 2000). En ce qui concerne les végétaux énergétiques, ils sont plus recherchés en été à Tlemcen, en raison de leur grande disponibilité dans les déchets anthropiques (la moitié de ces items étant représentés par des fruits cultivés provenant des restes alimentaires). Tandis qu'à El Kala, c'est en automne que les fruits sont plus fréquemment prélevés, correspondant à la saison de maturation des baies de l'oxycèdre, principale espèce consommée par le carnivore. Les graminées sont plus récoltées en hiver à Tlemcen, en phase avec leur saison de développement lorsque les conditions climatiques sont favorables. Cependant, elles apparaissent avec une fréquence maximale en été à El Kala, laissant ainsi supposer que l'animal les recherche activement pour pallier au manque d'eau durant la saison sèche. Les arthropodes sont davantage prélevés en été, en raison de leur forte disponibilité et de la diminution des catégories alimentaires essentielles, et représentent une bonne alternative énergétique (phénomène de « switching »). Les oiseaux et les déchets constituent des items occasionnels et de bons compléments énergétiques saisonniers. Ils sont prélevés en fonction de leur disponibilité dans l'environnement. Par exemple, les oiseaux atteignent leur pic de prélèvement au printemps, pendant la saison de reproduction. Enfin, les mollusques enregistrent un pic automnal significatif à El Kala, correspondant à une période d'activité intense suivant les précipitations (Ricci *et al.*, 1998).

3.1.Mammifères

De nombreuses études rapportent que les grands canidés consomment généralement les ongulés sauvages comme proies préférentielles (Meriggi *et al.*, 1991, 1996 ; Okarma *et al.*, 1995 ; Olsson *et al.*, 1997 ; Bergerud et Elliott, 1998 ; Jedrzejewski *et al.*, 2000 ; Capitani *et al.*, 2004 ; Hovens et Tungalakutja, 2005 ; Lanszki *et al.*, 2009). Cependant, là où ces proies ne sont pas suffisamment disponibles ou sont absentes, les loups montrent une grande flexibilité et une adaptation aux conditions locales. Dans ce cas, le bétail, les petits mammifères ou les déchets peuvent jouer un rôle principal dans leur régime alimentaire (Meriggi *et al.*, 1991 ; Peters, 1993 ; Heptner et Naumov, 1998 ; Vos, 2000 ; Capitani *et al.*, 2004). Nos résultats suivent la même tendance, puisque les mammifères sauvages occupent les parts les plus importantes du régime saisonnier.

Le sanglier représente une part relativement constante du régime, avec un prélèvement plus important au printemps, coïncidant avec la période des naissances des marcassins, faisant d'eux des proies faciles et abondantes pour le loup africain. Plusieurs auteurs rapportent que les sangliers de < 30 kg étaient positivement sélectionnés par les loups et plus chassés que les adultes (Salvador et Abad, 1987 ; Jedrzejewski *et al.*, 1992, 2002 ; Meriggi *et al.*, 1996 ; Mattioli *et al.*, 1995 ; Capitani *et al.*, 2004). De plus, ces mêmes auteurs suggèrent que les valeurs plus élevées observées au printemps, dépendaient à la fois de l'occurrence des nouvelles naissances et de l'augmentation consécutive de la vulnérabilité des subadultes. En effet, pendant cette période, ces derniers perdent la protection parentale car les femelles ne peuvent plus s'occuper d'eux, et ils commencent à se disperser du groupe familial, s'exposant ainsi au risque de prédation. Par ailleurs, Capitani *et al.* (2004) suggèrent que la sélection printanière et estivale des jeunes sangliers, pourrait être un comportement commun lié à la nécessité d'adapter

les stratégies de chasse avant et après la mise-bas des loups. Puisque la durée des déplacements des couples reproducteurs est compromise durant cette période (Harrington et Mech, 1982), la sélection des marcassins, proies plus vulnérables et moins coûteuses à chasser, pourrait également se produire, permettant aux loups de chasser individuellement et de réduire le temps de chasse (Capitani et al., 2004). Suivant le même raisonnement, la consommation essentiellement printanière et estivale du porc-épic correspond à la période de mise-bas et de sevrage des jeunes, moment où ces derniers sont particulièrement vulnérables et facilement capturés par les loups africains. Pendant cette période cruciale, leur mobilité est réduite et leur vigilance diminue, ce qui les rend plus accessibles aux prédateurs. De plus, les jeunes porcs-épics sont moins aptes à se défendre contre les attaques des prédateurs en raison de leur taille plus petite, de leur inexpérience et de leur dépendance à l'égard de leur mère pour la protection.

Dans la région de Tlemcen, le daim et le mouflon sont plus prélevés en hiver. Il a été observé que la mortalité des ongulés sauvages, notamment les sangliers, était fortement influencée par les facteurs environnementaux tels que la profondeur de la neige et la disponibilité de glands (Okrama et al., 1995). En extrapolant cette situation aux daims et aux mouflons, on peut expliquer pourquoi ces deux espèces sont plus vulnérables en hiver. Les conditions hivernales peuvent créer un environnement plus précaire pour les cerfs daims et les mouflons, en limitant leur accès aux ressources alimentaires disponibles. De plus, la réduction de la couverture végétale et la diminution des températures hivernales peuvent également accroître la demande énergétique de ces espèces pour maintenir leur température corporelle, ce qui augmente leur vulnérabilité à la prédation.

Le prélèvement de bétail est notable dans nos deux régions d'étude tout au long de l'année. À Tlemcen, il est davantage observé en été et en automne, vraisemblablement en raison de sa disponibilité accrue et de la diminution des autres ressources trophiques pendant ces saisons. En revanche, à El Kala, la consommation de bétail diminue progressivement du printemps à l'hiver. En automne, le bétail devient la principale source de nourriture pour le Loup africain dans cette région, probablement en raison de la diminution du nombre de sangliers pendant cette période. Il est clairement établi dans la littérature que les carnivores opportunistes montrent une grande flexibilité et une adaptation aux conditions locales, lorsque les proies sauvages composant habituellement leur régime venaient à manquer. Dans ce cas, le bétail, les petits mammifères ou les déchets peuvent jouer un rôle principal dans leur régime alimentaire (Meriggi et al., 1991 ; Peters, 1993 ; Heptner et Naumov, 1998 ; Vos, 2000). Pereira et al. (2014) avancent trois possibilités dans ce cas de figure : (i) les carnivores peuvent tirer parti des segments temporairement vulnérables des populations de proies, tels que les nouveau-nés, les femelles gestantes et les mâles distraits ou affaiblis par la reproduction, (ii) passer aux restes de carcasses laissées par d'autres carnivores ou volées par ceux-ci, ou (iii) exploiter les petits animaux et les sources de nourriture non animales.

3.2. Fruits

La plupart des études, à l'exception de Hounscome et Delahay (2005), qui se sont concentrés sur la consommation d'oiseaux, ont montré que les régimes alimentaires des carnivores dans les latitudes du sud ou dans les zones influencées par la Méditerranée sont généralement plus diversifiés et/ou comprennent plus de matière végétale. Cette information est importante pour comprendre la plasticité écologique des espèces, surtout lorsqu'il s'agit de prédateurs à large

distribution vivant dans des environnements où le type et l'abondance des ressources alimentaires changent constamment (Rosalino et al., 2005). De tels changements sont typiques des environnements méditerranéens (Blondel et Aronson, 1999), où les fruits revêtent une importance particulière en tant que ressources alimentaires pour les mésocarnivores (Kruuk et de Kock, 1981 ; Such et Calabuig, 2003 ; Rosalino et al., 2005). De plus, la région méditerranéenne n'est pas climatiquement homogène, avec des gradients nord-sud (de l'Euro-Sibérie au Sahara) et est-ouest (d'Irano-Turanien/Arabe à la Macaronésie/Atlantique) (Blondel et Aronson, 1999) qui contraignent le type de fruits et leur saison de maturation, et influencent par conséquent leur disponibilité et leur utilisation en tant que ressources alimentaires pour les carnivores (Rosalino et Santos-Reis, 2009).

Nos résultats corroborent les constatations des auteurs précédemment mentionnés. En effet, les végétaux énergétiques consommés par *C. lupaster* sont en adéquation avec leur saison de maturation. Par exemple, le palmier nain est principalement consommé en automne, période où ses fruits parviennent à maturité et renferment le plus de réserves énergétiques. Le genévrier oxycèdre est consommé tout au long de l'année, mais ses fréquences varient selon les saisons, augmentant significativement lors de sa période de maturation. Les mûres sauvages, ou fruits de la ronce, sont récoltées en été, durant leur saison de fructification. Le myrte, quant à lui, est prélevé à l'automne et au printemps.

Par ailleurs, la période estivale se distingue par une plus grande abondance de fruits cultivés, coïncidant avec la période de récolte des fruits humains (avec une part importante de déchets). Parmi ceux-ci, on retrouve la figue, la pomme, le raisin, et la figue de barbarie. Certains fruits ne sont consommés qu'en été, notamment le melon, la pastèque, la pêche, l'abricot et la poire.

Les fruits et les légumes comme composante fréquente, montrent à nouveau l'importance de la présence humaine sur le régime alimentaire du Loup africain (Radović et Kovačić, 2010). Pendant l'été et l'automne, les loups visitent souvent les champs, les vignobles et les vergers, s'approchant même des humains en plein jour (K. Mallil, comm. pers.). L'importance des fruits et des légumes est plus prononcée au printemps et en automne. Les résultats de cette recherche coïncident avec ceux de Khidas (1986) qui rapporte que pendant les saisons où les fruits sont comestibles, ils peuvent être trouvés dans 40% des excréments du Loup africain en Algérie (anciennement rapporté Chacal doré) (dans cette recherche, les excréments de l'été et de l'automne contenaient respectivement 31% et 54,8% de restes de fruits). Il a également mentionné le figuier (*Ficus carica L.*) et le genévrier (*Juniperus oxycedrus L.*) comme les plantes les plus importantes, tandis que dans nos résultats, le palmier nain, l'oxycèdre et le myrte sont les plus importants, avec des disparités régionales très prononcées.

3.3. Plantes

Les résultats du test statistique du khi-deux révèlent que les végétaux non énergétiques, notamment les graminées, sont consommés de manière indépendante de leurs variations saisonnières dans l'environnement. Ainsi, aucune différence significative n'est observée entre leur fréquence d'occurrence et leur disponibilité saisonnière.

Les graminées sont consommées à des fréquences élevées tout au long de l'année, soulignant leur importance dans l'alimentation des loups africains. Elles jouent un rôle crucial dans la digestion et fournissent à l'animal de l'eau et des vitamines essentielles (Morris, 1996 ;

Sanchez et Rodrigues, 2008 ; Kapfer et *al.*, 2011 ; Shehzad et *al.*, 2012 ; Montalvo et *al.*, 2020 ; Yoshimura et *al.*, 2021).

Nos résultats mettent en évidence la capacité du loup africain à se nourrir aussi bien de fruits que de feuilles de certaines espèces végétales, telles que le genévrier et le myrte. Cependant, nous observons que ces deux parties ne sont pas consommées systématiquement ensemble, suggérant que ces feuilles pourraient jouer un rôle spécifique dans le processus de digestion de l'animal.

3.4.Arthropodes

L'étude de l'alimentation du Loup africain dans les deux régions révèle une dépendance significative à l'égard des insectes tout au long de l'année. Les résultats montrent que les coléoptères, en particulier, sont plus abondants en automne, ce qui pourrait être lié à leur saison de reproduction. De plus, les fourmis et les orthoptères sont principalement consommés en été, tandis que les mantoptères sont plus fréquemment ingérés au printemps. Les arachnides, en particulier les scorpions, dominent en été dans les deux régions étudiées, ce qui suggère une préférence saisonnière pour ces proies.

Ces observations corroborent les conclusions antérieures de Radović et Kovačić (2010), qui ont souligné l'importance des insectes dans le régime alimentaire du chacal doré en Croatie, particulièrement pendant l'été et l'automne. De plus, les résultats de cette étude rejoignent ceux de Lamprecht (1978), qui a identifié les insectes des ordres Orthoptera, Coleoptera et Dictyoptera comme des composantes importantes du régime alimentaire saisonnier des chacals dans le Serengeti.

Les travaux de Ricci et *al.* (1998) contribuent de façon importante à notre compréhension de la consommation des arthropodes par les carnivores, en les désignant comme bioindicateurs du rythme d'activité journalière et saisonnière de recherche alimentaire chez ces derniers. En effet, leur étude a montré que pendant l'hiver, la consommation des arthropodes était basse, en raison de leur rythme d'activité réduit aux journées ensoleillées (Colombini et Chelazzi, 1991 ; Colombini et *al.*, 1991, 1994 ; Fallaci et *al.*, 1994, 1996). Alors que du printemps à l'automne, période de la reprise d'activité des insectes, et plus particulièrement les coléoptères, leur prélèvement était plus important (Ciampalini et Lovari, 1985 ; Ricci et *al.*, 1998).

Les observations de Ciampalini et Lovari (1985), Cavallini et Lovari (1991) et Lovari et *al.* (1994), rejoignant celles de Ricci et *al.* (1998), suggèrent que les variations saisonnières dans le régime alimentaire des carnivores sont étroitement liées aux cycles de vie des différentes espèces d'invertébrés. Par exemple, les espèces d'arthropodes actives pendant la journée étaient prédominantes dans l'alimentation des renards pendant l'hiver, tandis que les espèces diurnes prévalaient pendant l'été, alors qu'au printemps des espèces actives tant de jour que de nuit ont été trouvées dans les fèces (Ricci et *al.*, 1998).

Les arthropodes jouent un rôle crucial dans l'alimentation des carnivores, avec des variations saisonnières dans leur abondance et leur préférence. Ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte la dynamique saisonnière dans l'étude des régimes alimentaires des carnivores et mettent en lumière les interactions complexes entre les différentes espèces et leur environnement.

3.5. Oiseaux

L'analyse statistique des variations saisonnières de la consommation des oiseaux par le test du χ^2 , a révélé qu'il n'y a pas de variation significative dans la consommation saisonnière de cet item. Ceci peut s'expliquer par leur occurrence durant toute l'année, comme cela a été souligné dans d'autres études (Radović et Kovačić, 2010). A Tlemcen, l'approvisionnement des oiseaux domestiques se fait par les déchets ménagers, ce qui ne conditionne pas leur fluctuation saisonnière. En revanche, leur occurrence élevée en été et en hiver laisse supposer que pendant cette période où les ressources alimentaires principales pourraient manquer, le loup « switch » sur cette disponibilité.

Dans la région d'El Kala, les oiseaux sauvages occupent une place prépondérante dans le régime alimentaire saisonnier du Loup, notamment en été et en hiver. Plusieurs facteurs pourraient expliquer cette tendance. Premièrement, pendant l'hiver, la région reçoit un afflux d'espèces migratrices, ce qui augmente leur disponibilité dans l'environnement et offre ainsi une source de nourriture plus facilement accessible pour les prédateurs. Deuxièmement, la saison estivale correspond à la période d'émergence des juvéniles de nombreux oiseaux sauvages, qui représentent des proies particulièrement vulnérables à la prédation (Mallil, 2012). Cette hypothèse est corroborée par une observation importante d'oiseaux indéterminés durant l'été, les plumes retrouvées dans les crottes étant principalement du duvet, ce qui indique des stades juvéniles.

Cependant, il convient de mettre en évidence une réserve quant à l'interprétation des données relatives à la présence importante d'espèces indéterminées. Lorsque les plumes retrouvées sont du duvet, il est quasiment impossible d'attribuer l'espèce à un groupe spécifique. Dans de tels cas, les méthodes moléculaires deviennent indispensables pour une identification précise. De plus, il existe des risques d'erreur liés à une identification trop vague, notamment lorsque des espèces se ressemblent. Dans ces situations également, les méthodes moléculaires permettent une identification plus exhaustive et fiable (voir Shi et *al.*, 2021 ; Stapleton et *al.*, 2022 ; Wang et *al.*, 2022 ; Kamenova et *al.*, 2024).

3.6. Reptiles

En dépit de leur prélèvement rare, l'analyse de nos résultats révèle des schémas saisonniers intéressants concernant la consommation de sauriens, de serpents et de tortues par les loups dans les régions de Tlemcen et d'El Kala. Tout d'abord, l'observation selon laquelle les sauriens sont plus consommés en été à Tlemcen et en hiver à El Kala soulève des questions sur les facteurs environnementaux et biologiques influençant cette variation saisonnière. Une hypothèse possible est que les sauriens ont des cycles de reproduction saisonniers, avec une activité accrue pendant les mois chauds (Cooper, 2002). Cette activité accrue pendant l'été à Tlemcen pourrait rendre les sauriens plus facilement disponibles comme proies pour les loups. En revanche, à El Kala, où les hivers sont plus doux, les sauriens pourraient être plus actifs pendant cette période, ce qui les rendrait plus accessibles aux prédateurs comme les loups (Gür et *al.*, 2018 ; Özkan et Bülbül, 2021 ; Özgül et *al.*, 2022).

En ce qui concerne les serpents, leur consommation en été dans les deux régions, avec une préférence exclusive pour cette saison à El Kala, pourrait être liée à l'augmentation de leur activité métabolique et de leur recherche de proies pendant les mois chauds (Özgül et Gül,

2024). Les températures plus élevées favorisent probablement une plus grande disponibilité de serpents comme proies pour les loups (Seebacher et Franklin, 2005).

Quant à la consommation des tortues en hiver, plusieurs hypothèses peuvent être avancées. Premièrement, l'entrée en hibernation des tortues pendant les mois d'hiver pourrait les rendre plus vulnérables à la prédation par les loups (Özgül et Gül, 2021), qui sont capables de les déterrer grâce à leur odorat bien développé. De plus, la diminution de la disponibilité d'autres proies pendant la saison hivernale pourrait inciter les loups à se tourner vers les tortues comme source alternative de nourriture.

4. Biomasses

L'étude comparative des variations du régime alimentaire du Loup africain dans les régions de Tlemcen et d'El Kala met en lumière des différences significatives entre les approches qualitative (abondances et occurrences relatives) et quantitative (biomasses) utilisées, ainsi que des divergences marquées dans les estimations de biomasse entre les deux régions. Ces résultats soulèvent des questions importantes sur la fiabilité et la pertinence des différentes approches méthodologiques pour évaluer le régime alimentaire des prédateurs, soulignées également par des études antérieures (Corbett, 1989 ; Ciucci et *al.*, 1996 ; Fedriani et Travaini, 2000 ; Zabala & Zuberogoitia, 2003 ; Migli et *al.*, 2005). De même, Klare et *al.* (2011) indiquent que plus le régime alimentaire est hétérogène, plus les désaccords entre différentes méthodes sont importants. Ainsi, le choix de la méthode peut avoir un impact significatif sur les résultats de l'analyse et peut conduire à des conclusions très différentes sur l'écologie d'une espèce.

Tout d'abord, examinons les différences entre les méthodes qualitative et quantitative. L'approche qualitative, basée sur les fréquences relatives et d'occurrence, met l'accent sur la présence des différents types d'aliments dans les échantillons, sans tenir compte de leur quantité. En revanche, l'approche quantitative, qui utilise la méthode des biomasses, évalue la contribution des aliments en fonction de leur masse, prenant ainsi en compte à la fois leur présence et leur importance relative. L'impact du choix de la méthode d'analyse sur les résultats de cette étude est particulièrement notable lorsqu'il s'agit de déterminer la contribution des mammifères au régime alimentaire. En effet, l'inclusion de la taille des proies (biomasses) et de leur fréquence d'apparition permet une évaluation plus précise de leur importance nutritionnelle pour le Loup africain, mettant en lumière l'utilité complémentaire des approches qualitative et quantitative dans ce contexte.

Même si les végétaux énergétiques montrent des résultats de fréquences relatives et d'estimation de biomasse largement similaires, un défi important réside dans le fait que la partie digérée des fruits représente une part significativement plus importante que les graines et les écorces. Cela soulève des questions sur la manière de quantifier précisément la contribution énergétique des végétaux dans le régime alimentaire du Loup, et suggère peut-être la nécessité d'approches plus sophistiquées pour tenir compte de cette complexité.

En ce qui concerne les arthropodes, qui occupent une part importante du régime alimentaire selon l'analyse des fréquences relatives (voir Loveridge et Macdonald, 2003) mais deviennent des éléments accidentels selon la méthode des biomasses, cette disparité peut s'expliquer par leur petite taille, qui ne contribue que de manière marginale à la biomasse totale. Cependant, cette observation souligne également l'importance de prendre en compte la contribution

énergétique réelle de ces petites proies, même si elles ne représentent pas une part significative de la biomasse totale.

Par conséquent, il est impératif de reconnaître les biais et les limitations de chaque méthode d'analyse. Les méthodes de fréquence d'occurrence (examinée dans Klare et al., 2011), bien qu'elles puissent surestimer l'importance des petits éléments alimentaires, car elles pondèrent également la présence des petits et grands éléments alimentaires dans les fèces de manière égale (Weaver, 1993 ; Loveridge et Macdonald, 2003 ; Klare et al., 2011), peuvent néanmoins fournir des informations utiles sur les éléments alimentaires rares et contribuer à notre compréhension de l'écologie d'un carnivore (Yoshimura et al., 2021). Cependant, leur fiabilité d'un point de vue écologique est discutable, surtout lorsqu'elles sont utilisées comme seule méthode d'analyse (Zabala et Zuberogitia, 2003). Les modèles de calcul de biomasse, bien que plus précis, nécessitent des données spécifiques (notamment les coefficients de digestibilité) et peuvent être limités par l'absence de modèles adaptés à l'espèce étudiée (Klare et al., 2011).

In fine, la meilleure approximation du régime alimentaire réel peut être obtenue en utilisant un modèle de calcul de biomasse qui a été développé pour la même espèce, ou pour une espèce étroitement apparentée avec un spectre alimentaire similaire. Lorsqu'un tel modèle n'est pas disponible, le volume ou la masse des composants du régime alimentaire dans les excréments devraient être utilisés. Pour documenter les éléments alimentaires rares, les données de fréquence d'occurrence pourraient également être fournies (Klare et al., 2011).

5. Parasitologie

Les données recueillies dans notre étude révèlent la présence de parasites, notamment des tiques et des ténias, dans les échantillons de crottes collectés. Ces résultats soulignent l'importance de poursuivre les recherches sur l'incidence des endo et ectoparasites chez les loups africains et les carnivores sauvages, en appliquant les méthodes appropriées pour une évaluation précise, afin de comprendre leur écologie et leur santé et de développer des stratégies de gestion permettant de prévenir les risques pour la santé animale et humaine.

Nos observations mettent en lumière une forte prévalence des mites dans les échantillons de crottes, suggérant que ce parasitisme est plus lié aux crottes elles-mêmes qu'au régime alimentaire du Loup. Le traitement des crottes lors de leur analyse peut introduire des parasites, soulignant ainsi l'importance de prendre des précautions pour prévenir les risques pour la santé liés à cette manipulation.

Les données de la littérature fournissent un contexte plus large sur l'incidence des parasites chez les carnivores sauvages. Par exemple, l'étude menée par Villalobos-Segura et al. (2020) a révélé que l'ordre des Carnivora présentait la plus grande occurrence de vers parasites et que la masse corporelle de l'hôte avait une corrélation négative significative avec la richesse en parasites. De même, Yoshimura et al. (2021) suggéraient que les petits félidés pourraient être plus vulnérables aux parasites que les espèces plus grandes. De plus, l'utilisation des plantes par les carnivores pour contrôler les parasites intestinaux, tels que les nématodes et les ténias chez les canidés (Huffman, 2003 ; de Roode et al., 2013 ; Bosch et al., 2015 ; Hart et Hart, 2018), pourrait avoir un impact sur la présence et non-présence de certains parasites dans les crottes. Un autre aspect important pourrait être élucidé par la présence des ectoparasites, lorsque l'hôte effectue son auto-toilettage pour se débarrasser des ectoparasites tels que les tiques et les

puces, il ingère une quantité importante de ses propres poils (Hart et Hart, 2018). Ainsi, l'observation des poils de loups dans les crottes analysées pourrait être expliquée en partie par ce phénomène. On pourrait même en déduire que la quantité de poils ingérés est corrélée à la charge parasitaire de l'animal et donc de l'intensité du toilettage (Yoshimura et *al.*, 2021).

L'étude d'Ebani et *al.* (2023) souligne également l'importance des parasites transmis par les arthropodes chez les carnivores sauvages, mettant en évidence les risques pour la santé animale et humaine associés à ces infections. Ces résultats soulignent la nécessité de mieux comprendre l'épidémiologie des maladies transmises par les arthropodes chez les carnivores sauvages pour développer des stratégies de prévention efficaces.

Enfin, les données de Jenkins et *al.* (2014) sur la présence de *Taenia* chez les renards en Australie fournissent un exemple de la relation complexe entre les carnivores et leurs parasites. Cette étude met en évidence la nécessité d'adopter de nouvelles stratégies de contrôle pour prévenir la transmission de parasites des renards aux moutons.

6. Approche moléculaire

L'étude du régime alimentaire du Loup africain s'est avérée complexe, nécessitant une combinaison de méthodes qualitatives et quantitatives. Malgré l'apport précieux de ces approches, l'identification taxonomique des items ingérés par l'animal restait un défi majeur. C'est dans ce contexte que nous avons initié un travail sur la détermination moléculaire du régime, en l'occurrence le métabarcoding.

Cette approche prometteuse s'appuie sur l'analyse de séquences d'ADN extraites de l'environnement (ici, les fèces du Loup) pour identifier les taxons présents (voir aussi Casper et *al.*, 2007 ; Valentini et *al.*, 2008 ; Andersen et *al.*, 2012 ; Pompanon et *al.*, 2012 ; Shehzad et *al.*, 2012 ; Taberlet et *al.*, 2012 ; Mumma et *al.*, 2016 ; Corse et *al.*, 2015, 2017). Cette technique révolutionne l'étude des régimes alimentaires en offrant plusieurs avantages : (a) elle permet une identification plus fine des espèces consommées, y compris celles dont les restes sont fragmentaires ou difficiles à identifier morphologiquement, tels que les os, les plumes et les fragments d'arthropodes ; (b) elle offre la possibilité de détecter des espèces rares ou peu abondantes, qui pourraient passer inaperçues par des méthodes traditionnelles ; (c) elle permet d'identifier l'ensemble des proies consommées, y compris celles qui ne sont pas directement observées dans les fèces ; (d) enfin, elle permet d'obtenir des résultats plus objectifs et reproductibles que les méthodes d'identification basées sur l'observation morphologique.

L'application du métabarcoding à notre étude a généré un ensemble de données en cours de traitement. L'analyse de ces données permettra d'obtenir une meilleure compréhension du régime alimentaire du Loup africain, en précisant la composition et la diversité des proies consommées. Les résultats de l'analyse ne sont pas présentés dans la présente thèse. Ils feront l'objet d'une publication ultérieure dédiée à cette thématique. Cette publication permettra de partager les avancées méthodologiques et les résultats obtenus avec la communauté scientifique et apportera une contribution significative à la compréhension du rôle écologique de l'espèce et à sa conservation.

Conclusion

La présente étude offre une perspective approfondie sur le régime alimentaire du Loup africain (*Canis lupaster*) dans les régions de Tlemcen et d'El Kala (Algérie), mettant en lumière sa remarquable plasticité comportementale et trophique. Les résultats obtenus révèlent un large spectre alimentaire, caractérisé par une grande variabilité spatiale et temporelle. L'analyse de 1246 excréments de ce prédateur a permis de documenter 2838 items alimentaires à Tlemcen et 1869 à El Kala, illustrant ainsi leur comportement de prédateur opportuniste. Cette flexibilité trophique est une adaptation stratégique permettant à l'espèce de s'ajuster aux fluctuations de la disponibilité des proies dans son environnement.

Parmi les huit catégories composant le spectre alimentaire de *Canis lupaster* (mammifères, fruits, plantes, arthropodes, oiseaux, déchets, reptiles et mollusques), les mammifères se démarquent en termes de biomasse et de fréquence d'occurrence. Plus spécifiquement, le sanglier (*Sus scrofa*) et le porc-épic (*Hystrix cristata*) occupent une place prépondérante dans le régime alimentaire du Loup africain, soulignant sa prédilection pour les proies mammaliennes de moyenne à grande taille procurés par la chasse, qui contribuent significativement à l'apport énergétique du prédateur.

Les végétaux énergétiques constituent une composante qualitative et quantitative constante du régime alimentaire du Loup africain, avec une prédominance des fruits forestiers, notamment ceux du palmier nain, du caroubier, de l'oxycèdre et du myrte. Cette consommation de fruits s'explique par leur haute valeur calorique et leur disponibilité saisonnière propre au climat méditerranéen, ce qui lui permet de varier son alimentation et de combler ses besoins énergétiques tout au long de l'année. Il consomme également des plantes non énergétiques, essentiellement des feuilles de graminées, afin de faciliter la digestion des aliments carnés en favorisant l'élimination des parasites intestinaux et des poils du tractus digestif.

L'un des aspects les plus préoccupants du régime alimentaire du Loup africain est la consommation importante de déchets anthropiques, soulignant les conséquences de la modification des habitats naturels et de l'apport massif de déchets anthropiques sur le comportement alimentaire de cette espèce. En effet, les déchets, qu'ils soient d'origine organique (carcasses d'animaux, fruits et légumes, œufs) ou inorganique (emballages plastiques), occupent la deuxième place du spectre alimentaire après les végétaux. Cette tendance, observée dans les deux régions d'étude, attire le loup vers les milieux anthropisés et les décharges, ce qui soulève des préoccupations quant à son rôle écologique de prédateur, et sa conservation. Cette transition vers une alimentation opportuniste peut avoir des conséquences néfastes sur la biodiversité locale, en perturbant les interactions au sein des écosystèmes et en favorisant la prolifération de certaines espèces au détriment d'autres. De plus, il est clairement admis que la forte disponibilité de déchets est responsable de l'augmentation des populations de loups, étant donné l'absence de superprédateurs naturels pour réguler leur expansion dans la plupart des milieux algériens.

Les arthropodes, et plus précisément les coléoptères, constituent une part régulière du spectre alimentaire de *C. lupaster* en termes d'occurrence. Ils sont consommés opportunément, en fonction de leur disponibilité dans l'environnement, de leur rythme d'activité et de leur saisonnalité. Cependant, leur biomasse ne représente qu'une portion marginale du poids total des proies ingérées, vraisemblablement à cause de leur petite taille. Ils sont toutefois une source

d'énergie non négligeable et la chitine qui les recouvre pourrait jouer le rôle de facilitateur du transit intestinal.

Les oiseaux constituent une source de nourriture secondaire pour le Loup africain, avec une importance variable selon les régions et selon les saisons. Les oiseaux sauvages sont plus prélevés à El Kala, en fonction de leur disponibilité accrue et de leur activité de reproduction et de migration. Les volailles sont quant à elles plus prisées à El Kala, en raison d'un apport stable depuis les déchets ménagers et les décharges sauvages. Cependant, une bonne partie de ces items n'a pas pu être identifiée, en raison de l'absence de méthodes appropriées.

En outre, la présence sporadique de reptiles, de mollusques et de poissons dans le régime alimentaire du Loup africain témoigne de sa capacité à exploiter une gamme diversifiée de ressources alimentaires en fonction de leur disponibilité dans l'environnement.

Par ailleurs, notre étude révèle des variations saisonnières significatives dans le régime alimentaire du Loup africain, tout aussi diversifiées que son régime global, reflétant sa capacité à s'adapter aux conditions environnementales changeantes. La consommation des différentes catégories alimentaires fluctue en fonction de la disponibilité des proies, des caractéristiques environnementales locales et de la vulnérabilité des proies. Par exemple, les mammifères sont prélevés avec une fréquence maximale au printemps, correspondant à la période de reproduction ou de mise bas de nombreuses proies mammaliennes. De même, les fruits sont plus fréquemment prélevés en été et en automne, en fonction de leur maturation et de leur disponibilité, tandis que les arthropodes sont davantage consommés en été en fonction de leur période d'activité et en raison de la diminution des catégories alimentaires essentielles.

La méthode des biomasses est une approche quantitative qui permet d'estimer l'importance relative des différentes catégories alimentaires dans le régime du Loup africain. Cette méthode prend en compte la taille des proies et leur fréquence d'occurrence dans les fèces du prédateur. Elle permet de mieux refléter leur contribution réelle à l'apport énergétique du Loup car offrant une évaluation plus précise de l'apport énergétique de chaque catégorie alimentaire que les méthodes qualitatives basées uniquement sur la fréquence d'occurrence et l'abondance relative. De plus, elle permet de comparer les régimes alimentaires des Loups dorés africains de différentes régions, même si la composition des proies varie, et ainsi de mieux cerner l'impact écologique des différentes populations sur les espèces proies et l'équilibre des écosystèmes. Cependant, la collecte de données sur la taille des proies et leur occurrence peut être laborieuse, de plus que l'estimation de leur biomasse nécessite des modèles spécifiques à chaque espèce et à chaque région (coefficients de digestibilité adaptés). La méthode des biomasses peut également surestimer l'importance des proies de grande taille et sous-estimer l'importance des proies de petite taille.

L'étude du régime alimentaire du Loup africain nécessite donc une approche holistique et intégrative. La combinaison de méthodes qualitatives et quantitatives permet d'obtenir une analyse plus précise et complète des habitudes alimentaires du prédateur. Il est également important de prendre en compte les limitations et les biais potentiels de chaque méthode pour garantir la fiabilité des résultats. De nouvelles technologies et de nouvelles méthodes d'analyse, telles que le métabarcoding permettent d'obtenir des informations plus précises et plus complètes sur les habitudes alimentaires de ce prédateur fascinant.

Les études sur le régime alimentaire du Loup africain ont des implications importantes pour sa conservation. Elles soulignent également les défis posés par la dépendance croissante aux déchets et la nécessité de mieux comprendre les interactions entre les prédateurs et leur environnement pour garantir la conservation de cette espèce emblématique. La gestion des habitats et des populations des proies essentielles, ainsi que la mise en place de mesures pour réduire les conflits entre les Loups et les humains, sont des éléments clés pour assurer la survie de ce prédateur. De plus, des recherches approfondies sont nécessaires pour mieux comprendre les interactions entre le Loup et les carnivores sympatriques, l'impact du changement climatique sur son régime alimentaire et le développement de méthodes d'étude plus précises et moins contraignantes.

*Discussion et
conclusion g n rales*

Discussion et conclusion générales

La cohabitation entre les activités humaines et la faune sauvage est une préoccupation croissante dans le domaine de la conservation, et l'étude de leurs interactions est essentielle pour comprendre et atténuer les conflits potentiels. L'expansion démographique humaine a considérablement rapproché les populations humaines et la faune sauvage, créant des zones d'interface où les interactions sont de plus en plus fréquentes. Dans ce contexte, les activités anthropiques telles que la gestion des déchets, l'élevage intensif et extensif de bétail, ainsi que d'autres pratiques agricoles, ont un impact significatif sur les populations animales sauvages. En d'autres termes, l'augmentation des sources alimentaires d'origine anthropique (déchets ménagers, élevage de bétail et de volailles, cadavres provenant de ces élevages jetés de manière illicite dans la nature, braconnage...), mises à la disposition de la faune sauvage, contribuent fortement à influencer les interactions entre espèces et à modifier les structures des chaînes trophiques, particulièrement pour des espèces à large valence écologique (Drouet-Hoguet, 2007 ; Ronnenberg *et al.*, 2017).

L'étude sur les chacals dorés dans les hauteurs du Golan (Israël) offre un exemple concret de ces interactions complexes (Yom-Tov *et al.*, 1995). Les résultats révèlent que les chacals dorés prédatent le bétail, ce qui entraîne des pertes économiques substantielles pour les agriculteurs locaux. Cependant, cette prédation élevée est directement liée à la disponibilité accrue de nourriture d'origine anthropique, notamment les déchets alimentaires provenant des activités humaines (Rowe-Rowe, 1983 ; Kamler *et al.*, 2002, 2012). En effet, la large population de chacals dans la région est artificiellement soutenue par ces sources de nourriture, ce qui contribue à augmenter les interactions entre les chacals et le bétail domestique. Cette situation induit un cercle vicieux dans lequel les activités humaines alimentent indirectement les conflits entre l'homme et la faune sauvage. D'une part, les pratiques agricoles et la gestion des déchets fournissent une source abondante de nourriture pour les animaux sauvages, favorisant ainsi leur augmentation de population (Leakey *et al.*, 1999 ; Mendelsshon et Yom-Tov, 1999 ; Fedriani *et al.*, 2001 ; Yom-Tov, 2003 ; Borkowski *et al.*, 2011). D'autre part, cette augmentation de la population animale conduit à des conflits accrus avec les activités humaines, telles que les attaques de bétail, entraînant des répercussions économiques et écologiques négatives (McShane et Grettenberger, 1984 ; Marino, 2003 ; Hovens et Tungalaktuja, 2005 ; Yihune *et al.*, 2008 ; Atickem *et al.*, 2010 ; Simeneh, 2010 ; Kamler *et al.*, 2012 ; Shehzad *et al.*, 2012, 2015 ; Selvan *et al.*, 2013). Il est également important de noter que les réponses des humains à ces conflits peuvent aggraver la situation. Par exemple, l'empoisonnement illégal utilisé par certains agriculteurs pour réduire les dommages au bétail peut avoir des effets dévastateurs sur la faune sauvage non ciblée, perturbant ainsi les équilibres écologiques fragiles de ces écosystèmes (Mendelsohn, 1962 ; Cadbury, 1991).

Les Canidés sont caractérisés par une dispersion mondiale spectaculaire, ils ont connu un événement de radiation évolutive lorsque les lignées ont pu atteindre l'Eurasie et l'Amérique du Sud il y a environ 11 millions d'années (Lovette & Bermingham, 1999 ; Schluter, 2000 ; Rabosky et Lovette, 2008 ; Losos, 2011 ; Porto *et al.*, 2023). Un grand nombre d'espèces apparues en un laps de temps réduit suggère que les canidés ont connu des événements d'opportunité écologique dans les zones de dispersion, ce qui implique que les différences dans les paramètres écologiques entre les continents, ainsi que la variation de taille entre les Canidae et les autres carnivores, peuvent être responsables de la variation dans la dynamique des clades. Porto *et al.* (2023) suggèrent que l'augmentation des prairies et de la nouvelle faune herbivore

qui l'accompagnait ont été les principales forces responsables de la diversification des loups en Amérique du Nord, tandis que les niches vides et l'absence de concurrents peuvent expliquer le succès des canidés en Afrique et en Amérique du Sud. L'interaction avec d'autres carnivores a probablement également affecté la dynamique de diversification des canidés.

L'histoire évolutive du Loup africain n'en demeure pas moins spectaculaire. En effet, l'expansion démographique de cette espèce généraliste et opportuniste pourrait refléter l'augmentation de la disponibilité alimentaire survenue à la révolution humaine néolithique (Finlay et al., 2007 ; Heller et al., 2012 ; Eddine et al., 2020). Cette révolution néolithique correspond à la propagation des établissements humains et des activités pastorales en Afrique du Nord, notamment la domestication des plantes et des animaux (Ehret, 2002 ; Kuper et Kröpelin, 2006 ; DeMenocal et Tierny, 2012), favorisée par l'optimum climatique de l'Holocène (Thompson et al., 2006 ; Kröpelin et al., 2008), qui a transformé les conditions arides du désert en environnements de type savane, favorisant l'établissement de colonies humaines et le développement régional des activités pastorales (Kuper et Kröpelin, 2006). La combinaison de changements induits par l'homme et de la dynamique climatique en Afrique du Nord a eu des conséquences profondes et durables sur la distribution et la dynamique des espèces, des communautés et des paysages (Bateman et Fleming, 2012 ; Vigne et al., 2012 ; Henne et al., 2013 ; McClure, 2013 ; Sykes et al., 2013 ; Šálek et al., 2015).

L'écologie comportementale du Loup africain a été quelque peu négligée par les études menées antérieurement en Afrique, et ce en raison de sa considération erronée comme une sous-espèce du chacal doré eurasiatique (*Canis aureus*), largement distribué et bien étudié (Rueness et al., 2011 ; Viranta et al., 2017 ; Gopalakrishnan et al., 2018 ; Alvares et al., 2019 ; Gutema et al., 2022). La détermination de la taille de son domaine vital, des modalités d'utilisation des habitats, de cohabitation avec les espèces sympatriques et de ses patterns d'activité sont d'une importance capitale pour planifier des mesures de conservation efficaces (Creel et Creel, 2002 ; Loveridge et Macdonald, 2003 ; Mattisson et al., 2013). Par ailleurs, il est souvent rapporté que les loups africains sont plus souvent inféodés aux zones proches des établissements humains qu'aux habitats plus naturels (Gutema et al., 2022). Cette faculté d'adaptation à la fragmentation de son habitat et aux perturbations anthropiques, représente aussi un avantage quant à l'exploitation des ressources alimentaires d'origine anthropique. Dans les paysages dominés par l'homme, la densité des carnivores dépend des ressources anthropiques disponibles. Lorsque celles-ci sont abondantes et que la persécution humaine est faible, les grands carnivores peuvent atteindre des densités supérieures à celles de leur habitat naturel, alors que dans les zones protégées, la densité des carnivores est fortement liée à la biomasse des proies naturelles disponibles (Yirga et al., 2017).

Cependant, il y a un revers important à cette promiscuité des populations sauvages aux habitats anthropisés. Cette situation favorise l'hybridation des populations de loups avec les chiens errants, ce qui représente une menace sérieuse pour la pureté génétique de l'espèce. Rappelons que toutes les espèces appartenant au genre *Canis* partagent le même nombre de chromosomes ($2n = 78$) (Wayne et al., 1987) et s'hybrident à l'état sauvage (vonHoldt et al., 2011 ; Rutledge et al., 2015). Le chien domestique, en tant que descendant du loup gris (Viranta et al., 2017), s'accouple avec des canidés sauvages (Wronski et Macasero, 2008 ; Koshravi et al., 2013), y compris le loup éthiopien (Gotelli et al., 1994), pour produire des descendants fertiles dans la nature ou en captivité (Wayne et al., 1995 ; Vilà et Wayne, 1999). Notre

publication sur la génétique des populations de loups africains, apporte dans ce contexte le premier cas d'hybridation de *Canis lupaster* avec les chiens domestiques (Mallil et al., 2020).

L'introgression de gènes canins peut diluer le patrimoine génétique unique du Loup africain, le rendant plus vulnérable aux changements environnementaux, et altérant ses traits adaptatifs. Le principal problème de conservation lié à l'hybridation est la réduction significative ou la perte d'adaptations spécifiques qui pourraient conduire à l'extinction de populations déjà petites et fragmentées si l'introgression est suffisamment fréquente. Il est établi dans l'histoire évolutive des Canidés, qu'en réponse à la crise de la fragmentation des habitats, les petites populations se sont diluées par hybridations avec des populations d'espèces plus abondantes (Allendorf et al., 2001 ; Seehausen, 2004 ; Yellapu, 2021). C'est ainsi que les populations mondiales de loups gris sont menacées par l'hybridation avec les chiens (Bassi et al., 2017), les loups rouges avec les coyotes et les loups mexicains avec les chiens et les coyotes. Bien que les hybridations marquent un tournant décisif dans l'évolution des Canidés (Gopalakrishnan et al., 2018), il en découle un risque réel de perte de biodiversité due à l'homogénéisation génétique, à la compétition interspécifique entre espèces sympatriques pour la nourriture et à la propagation des maladies. Cette compétition intense au sein d'une communauté de carnassiers exceptionnellement diversifiée, comprenant des espèces plus grandes et plus petites que des chacals, pourrait avoir induit une évolution convergente vers une forme plus petite et plus omnivore de type chacal à partir de formes plus grandes et plus carnivores de type loup, donnant naissance au Loup africain (Van Valkenburg et Wayne, 1994 ; Van Valkenburg et al., 2004 ; Koepfli et al., 2015 ; Slater, 2015).

Ainsi, les Canidés ont supporté une forte proportion du conflit entre les humains et les carnivores. Les canidés les plus prolifiques et adaptables, comme le chacal et le coyote, se sont bien comportés malgré cette compétition, tandis que les membres les plus spécialisés de la famille, comme le loup éthiopien, sont menacés d'extinction. Cependant, quel que soit le statut passé ou présent d'une espèce de canidé particulière, nous pouvons être sûrs que l'avenir présentera de nouveaux problèmes à mesure que les populations humaines se développeront, empiéteront sur l'habitat naturel et convertiront une plus grande partie de la Terre à leur goût. Qu'il s'agisse de la perte d'habitat, de la concurrence directe ou de la propagation de la maladie (à la fois des canidés aux humains comme dans le cas de la rage, ou des animaux domestiques aux canidés, comme le parvovirus canin des chiens domestiques aux loups), l'augmentation de la pression humaine signifie que les canidés font face à une situation d'avenir incertaine (Sillero-Zubiri et al., 2004).

Le réchauffement climatique est l'un des défis environnementaux les plus sérieux auxquels les écosystèmes du monde entier sont confrontés. Le désert du Sahara en Afrique du Nord est considéré comme l'une des zones les plus touchées par le changement climatique, ce qui entraînera probablement le retrait probable de l'écosystème méditerranéen et une augmentation de la désertification (Loarie et al., 2009 ; Ward, 2009 ; Durant et al., 2012). Les résultats de Karssene et al. (2017 et 2018) suggèrent que le Loup africain pourrait être l'espèce canine la plus affectée en Tunisie par l'effet du réchauffement en cours, entraînant une réduction de sa distribution spatiale et un déplacement continu de son aire de répartition. De plus, cet effet se ressentira sur toutes ses populations, en raison de l'absence de barrières géographiques importantes.

A la lumière de tous ces résultats, force est de constater que les menaces pesant sur les Canidés en général et le Loup africain en particulier sont multiples. La perte et la dégradation des habitats représentent une menace majeure, combinées à la chasse non réglementée et aux collisions routières, la propagation d'épizooties et de maladies infectieuses, mais aussi les phénomènes d'hybridation avec les chiens errants pouvant menacer l'intégrité génétique de l'espèce et entraîner des niveaux de consanguinité élevés, malgré la grande diversité génétique actuelle.

Le Loup africain (*Canis lupaster*) est désormais une espèce emblématique de la biodiversité d'Afrique du Nord, présente dans divers habitats et jouant un rôle primordial de superprédateur dans la majorité des écosystèmes qu'il occupe. Ce travail de thèse s'intéresse à la variabilité génétique, à la capacité d'adaptation, au régime alimentaire et aux interactions de ce prédateur avec les milieux anthropisés.

Durant cette thèse, nous avons réalisé une étude comparative de la variabilité génétique des populations de loups d'Afrique du Nord avec celles d'autres régions d'Afrique et d'Europe. L'analyse de séquences d'ADN mitochondrial et des marqueurs microsatellites a révélé une diversité génétique importante au sein des populations de loups africains sur l'ensemble de leur aire de répartition figurant parmi les plus élevées au sein du groupe *Canis*, en dépit d'un nombre d'échantillons relativement restreint. Cette diversité suit une variation géographique significative, où les populations de Loups africains du Nord-ouest (Algérie et Sénégal) ont montré les niveaux les plus élevés que les populations de l'Est (Éthiopie). En outre, un niveau de différenciation significatif a été obtenu (valeurs Φ_{ST} et F_{ST} significatives) entre les populations de Loups africains d'Afrique du Nord (Algérie) et d'Afrique de l'Ouest (Sénégal), distantes d'environ 4000 km.

Cela suggère une histoire évolutive à la fois riche et complexe, marquée par des fragmentations et des expansions de son aire de répartition, accompagnée d'une potentielle résilience face aux changements environnementaux (et des adaptations uniques à différents habitats). Cette faculté extraordinaire à s'adapter à divers types d'environnements et de conditions est certainement cruciale pour la survie de l'espèce dans des paysages en constante évolution. L'hypothèse de l'origine hybride du Loup africain (Gopalakrishnan et al., 2018) se trouve ici confortée par deux faits importants. D'une part, deux haplotypes du chromosome Y sont partagés entre les Loups gris et les Loups africains, ce qui laisse présager la présence d'un ancêtre commun, ou l'existence d'un flux de gènes entre les deux espèces. D'autre part, plusieurs introgressions de gènes de Loup gris ont été détectés au sein des populations sénégalaises et algériennes, imputables aux hybridations avec les Chiens domestiques.

Pour la première fois des zones d'hybridation entre les Chiens domestiques africains et les Loups africains sont décrites, ce qui représente une contribution majeure à la compréhension de l'histoire évolutive de ces derniers. Ces interactions ont été observées au Sénégal ainsi qu'en Éthiopie, dans des régions où les conditions environnementales et les pratiques d'élevage favorisent les contacts entre ces deux groupes. L'hybridation présumée détectée au Sénégal a été génétiquement confirmée, avec un individu présentant un ADN mitochondrial de Loup africain et un génotype majoritaire de Chien domestique, le flux de gènes se produisant entre Chiens domestiques mâles et Loups africains femelles (l'ADN mitochondrial étant d'hérédité matrilinéaire).

Le loup africain montre une faculté extraordinaire à s'adapter à différents types d'environnements et de conditions, notamment au niveau de son régime alimentaire. Il est capable d'exploiter une diversité de niches écologiques, incluant à la fois des espèces sauvages (ongulés, fruits sauvages, oiseaux et arthropodes) et des espèces inféodées aux activités humaines (bétail, déchets), dont le prélèvement est orienté en fonction de la disponibilité spatio-temporelle.

L'un des aspects les plus préoccupants du régime alimentaire du Loup africain est la consommation importante de déchets anthropiques, soulignant les conséquences de la modification des habitats naturels et de l'apport massif de déchets anthropiques sur le comportement alimentaire de cette espèce. En effet, les déchets, qu'ils soient d'origine organique (carcasses d'animaux, fruits et légumes, œufs) ou inorganique (emballages plastiques), occupent la deuxième place du spectre alimentaire après les végétaux. Cette tendance, observée dans les deux régions d'étude, montre l'attraction du Loup pour les milieux anthropisés et les décharges, ce qui soulève des préoccupations quant à son rôle écologique de prédateur, et sa conservation. Cette transition vers une alimentation plus « anthropique » peut avoir des conséquences néfastes sur la biodiversité locale, en perturbant les interactions au sein des écosystèmes et en favorisant la prolifération de certaines espèces au détriment d'autres. De plus, il est clairement admis que la forte disponibilité de déchets est responsable de l'augmentation des populations de loups, étant donné l'absence de superprédateurs pour réguler leur expansion dans la plupart des milieux algériens.

Par ailleurs, le Loup est de plus en plus attiré par les milieux anthropisés, au prix d'une nourriture abondante et facilement accessible, induisant ainsi des problèmes majeurs pour l'espèce et pour les populations humaines. L'hybridation dans les milieux anthropisés avec les chiens errants menace la pureté génétique de l'espèce. De plus, l'augmentation des interactions entre loups et humains peut générer des conflits, notamment liés à la prédation du bétail. Le changement de comportement alimentaire vers les déchets anthropiques peut avoir des impacts négatifs sur l'intégrité des écosystèmes naturels et sur la survie des populations de loups (persécution).

Les études sur le régime alimentaire du Loup africain ont des implications importantes pour sa conservation. Elles soulignent également les défis posés par la dépendance que nous supposons croissante aux déchets et la nécessité de mieux comprendre les interactions entre les prédateurs et leur environnement pour garantir la conservation de cette espèce emblématique. La gestion des habitats et des populations de proies, ainsi que la mise en place de mesures pour réduire les conflits entre les Loups et les humains, sont des éléments clés pour assurer la survie de ce prédateur. De plus, des recherches approfondies sont nécessaires pour mieux comprendre les interactions entre le Loup et les carnivores sympatriques, l'impact du changement climatique sur son régime alimentaire et le développement de méthodes d'étude modernes, plus précises et moins contraignantes.

Enfin, les résultats obtenus dans cette étude, aussi bien sur la génétique des populations de loups africains, mais aussi la variabilité spatiale et temporelle de leur régime trophique, ont des implications majeures pour leur conservation. Nous insistons sur l'impérieuse nécessité de prendre des mesures concrètes pour la conservation du Loup africain en Afrique du Nord. Ceci nécessite la récolte de données biologiques additionnelles, afin de réévaluer le statut de conservation de l'espèce. Cette mission implique une collaboration étroite entre les

scientifiques, les gestionnaires de la faune sauvage et les populations locales. Plusieurs actions s'avèrent cruciales, notamment instaurer un statut de protection officiel pour l'espèce, mettre en place des programmes de suivi et de protection des populations, la gestion des conflits entre loups et humains de manière proactive et efficace et l'amélioration de la gestion des déchets anthropiques dans les zones où les loups interagissent avec les activités humaines. Elles soulignent l'importance de prendre en compte les zones d'hybridation dans les stratégies de conservation et mettent en évidence les conséquences potentielles sur la transmission de pathogènes et la structure génétique des populations. Cela pourrait entraîner la dilution génétique des lignées géographiquement confinées et/ou uniques de Loups africains, ou favoriser la compétition interspécifique pour des ressources alimentaires manquantes dans des habitats dégradés.

*Références
bibliographiques*

- Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S.H., Hermansen, J.S., Hewitt, G., Hudson, A.G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Möst, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A.W., Parisod, C., Pfennig, K., Rice, A.M., Ritchie, M.G., Seifert, B., Smadja, C.M., Stelkens, R., Szymura, J.M., Väinölä, R., Wolf, J.B.W., Zinner, D., 2013. Hybridization and speciation. *J. Evol. Biol.* 26, 229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Adams, J.R., Waits, L.P., 2007. An efficient method for screening faecal DNA genotypes and detecting new individuals and hybrids in the red wolf (*Canis rufus*) experimental population area. *Cons Genet.* 8, 123–131.
- Allen, B.L., 2017. Challenges and opportunities for the study and conservation of large carnivores. *Food Webs* 12, 1–2. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.09.001>
- Allen, B.L., Fleming, P.J.S., Allen, L.R., Engeman, R.M., Ballard, G., Leung, L.K.P., 2013. As clear as mud : a critical review of evidence for the ecological roles of Australian dingoes. *Biological Conservation* 159, 158–174.
- Allen, G.A., 1939. A checklist of African mammals. *Bull Mus Comp Zool.* ; 83 : 3–763.
- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P., Wenburg, J.K., 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16, 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Alvarez, M.N., Godelle, M.B., Kjellberg, M.F., Chav, M.J., Petit, M.R., 2019. Utilisation des marqueurs cytoplasmiques et des discordances cyto-nucléaires pour l'étude des processus évolutifs, démographiques et écologiques.
- Álvarez-Castañeda, S.T., González-Quintero, P., 2005. Winter–spring food habits of an island population of Coyote *Canis Latrans* in Baja California, México. *J. Arid Environ.* 60, 397–404. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.07.007>
- Amroun, M., 2005. *Compétition alimentaire entre le chacal *Canis aureus* et la Genette *Genetta genetta* dans deux sites de Kabylie : conséquences prévisibles des modifications de milieux*. Thèse de doctorat d'Etat en Biologie. Univ. De Tizi-Ouzou, Tizi-Ouzou 107p.
- Amroun, M., Giraudoux, P., Delattre, P., 2006. A comparative study of the diets of two sympatric carnivores – the golden jackal (*Canis aureus*) and the common genet (*Genetta genetta*) – in Kabylia, Algeria / Etude comparative des régimes alimentaires de deux carnivores sympatriques – le chacal doré (*Canis aureus*) et la genette commune (*Genetta*

- genetta*) – en Kabylie, Algérie. *Mammalia* 70.
<https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.040>
- Amroun, M., Oubellil, D., Gaubert, P., 2014. Ecologie trophique du Chacal doré dans le Parc National du Djurdjura (Kabylie, Algérie). *Terre et Vie*, 69 : 304 – 317.
<https://doi.org/10.3406/revec.2014.1753>
- Andersen, K., Bird, K.L., Rasmussen, M., Haile, J., Breuning-Madsen, H., Kjaer, K.H., Orlando, L., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., 2012. Meta-barcoding of ‘dirt’ DNA from soil reflects vertebrate biodiversity: META-BARCODING OF ‘DIRT’ DNA FROM SOIL. *Mol. Ecol.* 21, 1966–1979. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05261.x>
- Anderson, J., Winton, W.E., 1902. *Zoology of Egypt, Mammalia*. Hugh rees ltd, London.
- Anderson, E., 1949. *Introgressive Hybridization*. John Wiley & Sons, New York.
- Anderson, T.M., vonHoldt, B.M., Candille SI, Musiani M, Greco C, Stahler DR, Smith DW, Padhukasahasram B, Randi E, Leonard JA, Bustamante CD, Ostrander EA, Tang H, Wayne RK, Barsh GS, 2009. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science* 323:1339–1343.
- Anonyme, 1988. Projet d’aménagement cynégétique de la réserve de chasse Moutas –wilaya de Tlemcen. *Lescomplekt-engineering*, 04, Sofia, 99p.
- Anonyme, 2008. Phase A du Plan de Gestion II (Plan quinquennal 2009-2014) : Approche descriptive et analytique. Direction Générale des Forêts. Parc National d’El Kala. 29p.
- Anonyme, 2010. Plan de gestion II, 2006-2010. Parc national de Tlemcen. 108 p.
- Anonyme, 2017. Stat. El Tarf. https://www.citypopulation.de/en/algeria/admin/36_el_tarf/
- Ansorge, H., Kluth, G., Hahne, S., 2006. Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Gemany. *Acta Theriol.* 51(1): 99-106.
- Aoudi, H., 1989. *La végétation de l’Algérie Nord – orientale : histoire des influences anthropiques et cartographie à 1/200000*. Thèse doctorat. Université de Grenoble. 107 p.
- Ardalan A, Kluetsch CFC, Zhang A-B, Erdogan M, Uhlén M, Houshmand M, Tepeli C, Ashtiani SRM, Savolainen P., 2011. Comprehensive study of mtDNA among Southwest

- Asian dogs contradicts independent domestication of wolf, but implies dog–wolf hybridization. *Ecol Evol* 1:373–385.
- Arjo, W.M., Pletscher, D.H., Ream, R.R., 2002. Dietary overlap between wolves and coyotes in Northwestern Montana. *Journal of Mammology*, 83 : 754–766
- Atickem A, Williams S, Bekele A, Thirgood S, 2010. Livestock predation in the Bale Mountains, Ethiopia. *Afr J Ecol* 48:1076–1082 Bannasch DL, Bannasch MJ, Ryun JR, Famula TR, Pedersen NC (2005) Y chromosome haplotype analysis in purebred dogs. *Mamm Genome* 16:273–280.
- Atickem, A., Simeneh, G., Bekele, A., Mekonnen, T., Sillero-Zubiri, C., Hill, R.A. and Stenseth, N.C. 2017. Livestock predation and diet of African wolf in the Guassa Mountains of Ethiopia. *African Journal of Ecology* 55: 632–639.
- Atkinson, R.P.D., Macdonald, D.W., Kamizola, R., 2002. Dietary opportunism in side-striped jackals *Canis adustus* Sundevall. *J. Zool.* 257, 129–139. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000729>
- Auber, L., 1945. *Atlas des Coléoptères de France. Fascicule I : Carabes, Staphylins, Dytiques, Scarabées*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 83 p.
- Auber, L., 1953. *Atlas des Coléoptères de France. Fascicule II : Ténébrions, Bupestres, Lampyres, Coccinelles, Taupins, Longicornes*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 83 p.
- Auber, L., 1959. *Atlas des Coléoptères de France. Fascicule III : Longicornes, Chrysomèles, Charançons*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 89 p.
- Aulagnier, S., 1992. *Zoogéographie des mammifères du Maroc : de l'analyse spécifique à la typologie de peuplement à l'échelle régionale*. Thèse de doctorat, université de Montpellier II, Montpellier. 210 p.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F., Zima, J., Chevallier, J., Norwood, J., Valera Simo, J., 2016. *Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé, Paris. 271 p.
- Avenant, N.L., Nel, J.A.J., 2002. Among habitat variation in prey availability and use by caracal *Felis caracal*. *Mammalian Biology*, 67(1) : 18–33. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00002>

- Baarman, J., 2015. The wild canids along the Senegal River in the Senegal Delta. SYLVATROP consulting. 25p.
- Babali, B., 2014. *Contribution à une étude phytoécologique des monts de Moutas (Tlemcen, Algérie occidentale) : Aspects syntaxonomique, biogéographique et dynamique*. Thèse de Doctorat, Université de Tlemcen, 160 p.
- Bagchi, S., and Mishra, C., 2006. Living with large carnivores : predation on livestock by the snow leopard (*Uncia uncia*). *Journal of Zoology*, 268 : 217–224.
- Barbault, R., 1981. *Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits*. Ed. Masson, Paris. 208 p.
- Barrientos, R., Virgós, E., 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecologica*, 30 : 107– 116.
- Bartoszewicz, M., et Zalewski, A., 2003. American mink, *Mustela vison* diet and predation on waterfowl in the Slonsk Reserve, western Poland. *Folia Zoologica* 52, 225–238.
- Bassi, E., Canu, A., Firmo, I., Mattioli, L., Scandura, M., Apollonio, M., 2017. Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Glob. Ecol. Conserv.* 9, 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.11.002>
- Bateman, P.W., Fleming, P.A., 2012. Big city life : carnivores in urban environments. *J. Zool.* 287, 1–23. (<https://doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x>)
- Beaux O., 1927 – Studien über neugeborene Säugetiere (äussere Form), Carnivora fissipedia. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik*, 54: 1-38.
- Behnke, R., 2015. *A camera-trap based inventory to assess species composition of large- and medium-sized terrestrial mammals in a Lowland Amazonian rainforest in Loreto, Peru: a comparison of wet and dry season*. Master thesis in Wildlife Ecology & Wildlife Management. University of Natural Resources and Life Sciences (BOKU) in Vienna, Austria. 43 p.
- Beja-Pereira, A.R., Oliveira, P.C., Alves, M.K., Schwartz, G., Luikart., 2009. Advancing ecological understandings through technological transformations in noninvasive genetics. *Molecular Ecology Resources* 9 : 1279–1301.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on future biodiversity. *Ecol Lett* 15 : 365–377.

- Benaissa, H., Benabdelli, K., 2019. Evaluation de l'impact du parcours sur la végétation du Parc national de Tlemcen (Algérie nord-occidentale). *Geo-Eco-Trop.*, 43 (1) : 129-136.
- Benameur-Hasnaoui, H., Bounaceur, F., Ouabed, A., Aulagnier, S., 2019. Présence relictuelle de l'hyène rayée *Hyaena hyaena* (Mammalia, hyaenidae) dans l'extrême nord-ouest algérien. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 141 (1) : 51-59.
- Bencherif, K., 2012. Analyse d'un paysage multifonctionnel dans la zone périurbaine de la ville de Tlemcen. Le parc national de Tlemcen-Algérie. *SHS Web Conf.* 3, 01002 : 1-7. DOI: 10.1051/shsconf/20120301002
- Ben-David, M., Flynn, R.W. & Schell, D.M., 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens : evidence from stable isotope analysis. *Oecologia (Berl.)* 111 : 280–291.
- Benest, M., 1985. *Evolution de la plate forme de l'ouest algérien et du Nord-Est marocain au cours du Jurassique supérieur et au début du crétacé : stratigraphie, milieu de dépôt et dynamique de sédimentation*. Thèse de Doctorat, Université de Claude Bernard. Lyon, 367 p.
- Benoit M., 1984. Le Séno-Mango ne doit pas mourir. Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris.
- Benson, J.F., Patterson, B.R., Wheeldon, T.J., 2012. Spatial genetic and morphologic structure of wolves and coyotes in relation to environmental heterogeneity in a *Canis* hybrid zone. *Molecular Ecology* 21, 5934–5954. <https://doi:10.1111/mec.12045>
- Benyacoub, S., Louanchi, M., Baba Ahmed, R., et al., 1998. *Plan directeur de gestion du parc national d'El Kala et du complexe des zones humides*. Projet GEF (Global Environment Facility) – Banque Mondiale. 220 p + 28 cartes.
- Bergerud, A.T., Elliott, J.P. 1998. Wolf predation in multiple-ungulate system in northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 76, 1551- 1568.
- Berland, L., 1958. *Atlas des Hyménoptères de France, Belgique, Suisse. Tome premier : Tenthredes, Parasites, Porte-aiguillon (Béthylides)*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 155 p.
- Bertè, D.F., 2017. Remarks on the skull morphology of *Canis lupaster* Hemprich and Herenberg, 1832 from the collection of the Natural History Museum “G. Doria” of Genoa, Italy. *Nat. Hist. Sci.* 4, 19. <https://doi.org/10.4081/nhs.2017.318>

- 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.
- Bisceglia, S.B.C., Pereira, J.A., Teta, P., Quintana, R.D., 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *J. Arid Environ.* 72, 1120–1126. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.11.003>
- Blanco JC, Cortés Y, 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J Zool* 273:114–124.
- Blondel, J., 1979. *Biogéographie et écologie*. Ed. Masson, Paris. 173 p.
- Blondel, J., Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford Univ. Press.
- Böcker, F., Weber, H. & Collet, S, 2023. First documentation of golden jackal (*Canis aureus*) reproduction in Germany. *Mamm Res* 68, 249–252. <https://doi.org/10.1007/s13364-022-00666-y>
- Bohling JH, Waits LP, 2011. Assessing the prevalence of hybridization between sympatric *Canis* species surrounding the red wolf (*Canis rufus*) recovery area in North Carolina. *Mol Ecol* 20:2142–2156.
- Boireau, J., 2009. Clé de détermination des crânes de micromammifères en Bretagne. *Groupe Mammalogique Breton*, www.gmb.asso.fr, V6, déc. 2009.
- Boitani L., Lovari S. & Vigna Taglianti A., 2003 – *Fauna d'Italia. Mammalia III. Carnivora: Artiodactyla*. edizioni Calderini, Bologna.
- Bonnaud, E., Bourgeois, K., Vidal, E., Kayser, Y., Tranchant, Y., Legrand, J., 2007. Feeding Ecology of a Feral Cat Population on a Small Mediterranean Island. *J. Mammal.* 88, 1074–1081. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-031R2.1>
- Bonnier, G. et Douin, R., 1999a. *La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier. France, Suisse, Belgique et pays voisins*. Volume 1 : illustrations. Ed. Belin, Paris. 376 p.
- Bonnier, G. et Douin, R., 1999b. *La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier. France, Suisse, Belgique et pays voisins*. Volume 2 : illustrations. Ed. Belin, Paris. 732 p.

- Borg, B.L., Arthur, S.M., Broman, N.A., Cassidy, K.A., McIntyre, R., Smith D.W., Prugh, L.R. 2016. Implications of harvest on the boundaries of protected areas for large carnivore viewing opportunities. *PLoS One* 11 (4) : e0153808. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153808>
- Borkowski, J., Zalewski, A., Manor, R., 2011. Diet Composition of Golden Jackals in Israel. *Ann. Zool. Fenn.* 48, 108–118. <https://doi.org/10.5735/086.048.0203>
- Bosch, G., Hagen-Plantinga, E.A., & Hendriks, W.H., 2015. Dietary nutrient profiles of wild wolves : Insights for optimal dog nutrition ? *British Journal of Nutrition*, 113 (S1) : S40–S54. <https://doi.org/10.1017/S0007114514002311>
- Bošcovič, I., Šperanda, M., Florijančić, T., Šprem, N., Ozimec, S., Degmečić, D., Jelkić, D., 2013. Dietary Habits of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in the Eastern Croatia. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 78 (3), 245-248.
- Bouazza, M., Benabadji, N., 2010. - *Changements climatiques et menaces sur la végétation en Algérie occidentale. Changements climatiques et biodiversité.* Vuibert – APAS. Paris. p:101 – 110.
- Bouazza, M., Mahboubi, A., Loisel, R., Benabadji, N. 2001. Bilan de la flore de la région de Tlemcen (Oranie- Algérie). *Revue Forêt méditerranéenne* .XXII n°2 : 130-136.
- Bouazza, N., 2021. *Analyse de la diversité phytoécologique du chêne zeen (Quercus faginea subsp. tlemcenensis (DC.) : cas de la réserve de Moutas (Tlemcen, Algérie occidentale).* Thèse de doctorat 3e cycle, université de Sidi Belabbes. 165 p.
- Bougherara, A., 2010. Identification et suivi des paysages et de leur biodiversité dans la wilaya d'El Tarf (Algérie) à partir des images Landsat, Spot et Aster. *Revue Télédétection*, 9 (3-4) : 225-243.
- Boumaza, H.B., 2012. *Vers une gestion durable des ressources en eau du parc national de Tlemcen.* Thèse de magister en hydraulique, université de Tlemcen.
- Brahamia, K., Semouk, A., 2010. Activité touristique dans un espace fragile-cas du Parc National d'El Kala. *El-Tawassol* n° 26. Juin 2010.
- Brahmia, Z., 2002. *Rôle fonctionnel du lac Oubeira et du lac Mellah (parc national d'El-Kala) pour les oiseaux marins.* Mémoire de magister, université d'Annaba. 81 p.

- Brichetaux J., 1954. *Esquisse pédologique de la région de Tlemcen – Terni*. Publi., in annales de list. Agricole et services de recherche et d'expérimentations Agricole de l'Algérie, 29 p.
- Brillhart, D.E. & Kaufman, D.W., 1995. Spatial and seasonal variation in prey use by coyotes in north-central Kansas. *The Southwestern Naturalist*, 40: 160–166.
- Brito, J.C., Godinho, R., Martínez-Freiria, F., Pleguezuelos, J.M., Rebelo, H., Santos, X., Vale, C.G., Velo-Antón, G., Boratyński, Z., Carvalho, S.B., Ferreira, S., Gonçalves, D.V., Silva, T.L., Tarroso, P., Campos, J.C., Leite, J.V., Nogueira, J., Álvares, F., Sillero, N., Sow, A.S., Fahd, S., Croche, P.A., Carreanza, S., 2014. Unravelling biodiversity, evolution and threats to conservation in the Sahara-Sahel. *Biol. Rev.* 89, 215–231.
- Brown, R., Ferguson, J., Lawrence, M. et Lees, D., 1995. *Reconnaitre les plumes, les traces et les indices des oiseaux*. Ed. Bordas Nature, Paris. 232 p.
- Byrd, K., 2002. Mirrors and Metaphors: Contemporary Narratives of the Wolf in Minnesota. *Ethics, Place & Environment* 5 : 50-65.
- Cadbury, J., 1991. *Persecution : birds of prey and owls in the UK 1979-1989*. RSPB/NCC, Sandy.
- Calisti, M., Ciampalini, B., Lovari, S., Lucherini, M., 1990. Food habits and trophic niche variation of the red fox *Vulpes vulpes* (L., 1758) in a Mediterranean coastal area. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 45: 309–320.
- Capitani, C., Bertelli, I., Varuzza, P., Scandura, M., and Apollonio, M., 2004. A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian Biology* 69: 1–10.
- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C., & Macdonald, D.W., 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*, 402: 286-288.
- Carbone, C., Teacher, A. & Roxcliffe, J.M., 2007. The costs of carnivory. *PLoS Biol*, 5: e22.
- Carmichael, L.E., Nagy, J.A., Larter, N.C., & Strobeck, C., 2001. Prey specialization may influence patterns of gene flow in wolves of the Canadian Northwest. *Molecular Ecology*, 10 (12) : 2787-2798.
- Casper, R.M., Jarman, S.N., Deagle, B.E., Gales, N.J., Hindell, M.A., 2007. Detecting prey from DNA in predator scats: A comparison with morphological analysis, using

- Arctocephalus seals fed a known diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 347, 144–154.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.04.002>
- Castelló, J.R., 2018. *Canids of the world. Wolves, Wild Dogs, Foxes, Jackas, Coyotes, and their Relatives*. Princeton University Press. 331 p.
- Cavallini, P. & Lovari, S., 1991. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes* (L., 1758). *Journal of Zoology*, London, 223: 323–339.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint-Girons, M.C., 1974. *Les proies des rapaces : petits mammifères et leur environnement*. Ed. Doin, Paris. 141 p.
- Chame, M., 2003. Terrestrial mammal feces : a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98 : 71–94.
- Charissou, I., 1999. Identification des restes trouvés dans les pelotes de réjection des rapaces. *EPOPS Scientifique – la revue des naturalistes du Limousin*, supplément 44 (1), 3 – 31.
- Chelazzi, L., Colombini, I., Bertin, G., Cianfanelli, A., Fallaci, M., Lucarelli, E. & Mascagni, A., 1990. Gli artropodi del tombolo antistante la Laguna di Burano (GR) : ambiente, microclima e primi dati sul popolamento animale. *Redia*, 73: 307–345.
- Chopard, L., 1947. *Aptérygotes et Orthoptères de France*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 111 p.
- Chourasia, P., Mondal, K., Sankar, K., & Qureshi, Q., 2012. Food habits of golden jackal (*Canis aureus*) and striped hyena (*Hyaena hyaena*) in Sariska Tiger Reserve, western India. *World Journal of Zoology*, 7: 106–112.
- Ciampalini, B. & Lovari, S., 1985. Food habits and trophic niche overlap of the badger (*Meles meles* L.) and the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in a Mediterranean coastal area. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50: 226–234.
- 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*. *Wildlife Biology*, 2: 37–48.
- Colombini, I., 1989. *Eco-etologia del carabide predatore Eurynebria complanata (Linnaeus, 1767) (Insecta, Coleoptera) nella diverse fasi del ciclo biologico*. Ph. D. dissertation, University of Florence, Italy. 286 pp.

- Colombini, I., Chelazzi, L., 1991. A comparison between the life cycles of different populations of *Eurynebria complanata* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Carabidae). *Elytron Supplement*, 5: 5–14.
- Colombini, I., Chelazzi, L., Fallaci, M. & Palesse, L., 1994. Zonation and surface activity of some Tenebrionid beetles living on a Mediterranean sandy beach. *Journal of Arid Environments*, 28: 215–230.
- Colombini, I., Chelazzi, L., Fallaci, M., Lucarelli, E. & Mascagni, A., 1991. La coleottero fauna del tombolo antistante la Laguna di Burano (GR) : dinamica di popolazione e zonazione delle cinque famiglie piu numerose. *Redia*, 74: 87–109.
- Cooper, K.E., 2002. Molecular biology of thermoregulation. Some historical perspectives on thermoregulation. *J. Appl. Physiol.*, 92 : 1717–1724.
- Corbett, L.K., 1989. Assessing the diet of dingoes from feces : a comparison of 3 methods. *The Journal of Wildlife Management*, 53: 343–346.
- Corse, E., Megléczy, E., Archambaud, G., Ardisson, M., Martin, J., Tougard, C., Chappaz, R., Dubut, V., 2017. A from-benchtup-to-desktop workflow for validating HTS data and for taxonomic identification in diet metabarcoding studies. *Mol. Ecol. Resour.* 17. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12703>
- Corse, E., Valladares, S., Planas, M., Chamorro, A., Pintado, J., 2015. Analysis of the diet of the long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus* by 18SrDNA amplification of prey in faeces. *Aquac. Nutr.* 21, 528–540. <https://doi.org/10.1111/anu.12189>
- Couacy-Hymann, E., Aplogan, G.L., Sanagaré, O., Compaoré, Z., Karimu, J., Awoueme, K.A., Seini, A., Martin, V., Valarcher, J.F., 2006. Étude retrospective de la fièvre aphteuse en Afrique de l’Ouest de 1970 à 2003. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 2006, 25 (3): 1-26.
- Couzi, L., 2011. Identifier les petits mammifères non-volants, Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia d’Aquitaine. Clé d’identification des restes de petits mammifères Réalisée dans le cadre de l’Atlas des mammifères d’Aquitaine coordonné par : *Cistude Nature et la LPO Aquitaine*. LPO Aquitaine/www.faune-aquitaine.org. 24 p.
- Creel, S., Creel, N.M., 2002. *The African wild dog : behavior, ecology, and conservation*. Princeton University Press.
- Cremonesi, G., Bisi, F., Gaffi, L., Zaw, T., Naing, H., Moe, K., Aung, Z., Mazzamuto, M.V., Gagliardi, A., Wauters, L.A., Preatoni, D.G., Martinoli, A., 2021. Camera Trapping to

- Assess Status and Composition of Mammal Communities in a Biodiversity Hotspot in Myanmar. *Animals* 11, 880. <https://doi.org/10.3390/ani11030880>
- Cuesta, L., Barcena, F., Palacios, F., and Reig, S., 1991. The trophic ecology of the Iberian wolf (*Canis lupus signatus* Cabrera 1907). A new analysis of stomach's data. *Mammalia* 55: 240–254.
- Cuzin, F., 2003. *Les grands mammifères du Maroc méridional (Haut Atlas, Anti Atlas et Sahara). Distribution, écologie et conservation*. Thèse de doctorat de l'École pratique des hautes Études, Montpellier.
- Dajoz, R., 1985. *Précis d'écologie. Ecologie fondamentale et appliquée*. 5ème édition Gauthier Villard, Paris. 505 p.
- Dajoz, R., 1996. *Précis d'écologie*. Ed. Dunod, Paris. 551 p.
- Dalén, L., Fuglei, E.V.A., Hersteinsson, P., Kapel, C.M., Roth, J.D., Samelius, G., Angerbjörn, A., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species : the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84 (1) : 79-89.
- Dalén, L., Götherström, A., and Angerbjörn, A., 2004. Identifying species from pieces of faeces. *Conservation Genetics*, 5:109–111.
- Davison, A., Birks, J.D.S., Brookes, R.C., Braithwaite, T.C., Messenger, J.E., 2002. On the origin of faeces: morphological versus molecular methods for surveying rare carnivores from their scats. *Journal of Zoology*, 257:141–143.
- De Barba, M., Adams, J.R., Goldberg, C.S., Stansbury C.R., Arias, D., Cisneros, R., and Waits, L.P., 2014. Molecular species identification for multiple carnivores. *Conservation Genetics Resources*, 6: 821–824.
- De Belair, G., 1990. *Structure, fonctionnement et perspectives de gestion de quatre écosystèmes lacustres et marécageux (El Kala, Est-Algérien)*. Thèse de Doctorat d'état. Université de Montpellier II, France. 193p.
- De Villa Meza, A.A., Martinez Meyer, E., & López González, C.A., 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico. *American Midland Naturalist*, 148(1) : 146–154.
- Dearing, M.D., Foley, W.J., McLean, S., 2005. The influence of plant secondary metabolites on the nutritional ecology of herbivorous terrestrial vertebrates. *Annual Review of*

- Ecology, Evolution, and Systematics*, 36 (1): 169–189.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152617>
- Debrot, S., Fivaz, G., Mermod, C., Weber, J.M., 1982. *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Institut de zoologie, université de Neuchâtel, Suisse. 208 p.
- DeCandia A, Gaughran S, Caragiulo A, Amato G, 2016. A novel molecular method for noninvasive sex identification of order Carnivora. *Conserv Genet Resour* 8:119–121.
- Delibes, M., Rodriguez, A. & Parreno, F., 1989. Food of the common genet (*Genetta genetta*) in northern africa. *J. Zool. (Lond.)*, 218: 321-326.
- Dell'Arte, G.L., Leonardi, G., 2005. Effects of habitat composition on the use of resources by the red fox in a semi arid environment of North Africa. *Acta Oecologica* 28 (2005) 77–85.
- DeMenocal, P.B., Tierney, J.E., 2012. Green Sahara : African humid periods paced by Earth's orbital changes. *Nat. Educ. Knowl.* 3, 12.
- DeVault, TL, Rhodes, OE, Shivik, JA, 2003. Scavenging by vertebrates : behavioural, ecological and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102: 225–234.
- Devillers, C., Clairambault, P., 1976. *Précis de zoologie : Vertébrés. Tome 1 : anatomie comparée*. Ed. Masson (2^e édition), Paris. 468 p.
- Di Domenico, G., Tosoni, E., Boitani, L., Ciucci, P., 2012. Efficiency of scat-analysis lab procedures for bear dietary studies: The case of the Apennine brown bear. *Mamm. Biol.* 77, 190–195. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.01.002>
- Di Silvestre, I., Novelli, O., Bogliani, G., 2000. Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal: Food of the spotted hyaena in Senegal. *Afr. J. Ecol.* 38, 102–107. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2000.00220.x>
- Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J.L., María López-Martín, J., Ferreira, C., Ferreras, P., 2013. Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Rev.* 43, 59–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00206.x>
- Dierl, W. et Ring, W., 2014. *Insectes de France et d'Europe*. Ed. Delachaux et Niestlé, Paris. 237 p.

- Doncaster, C.P., Dickman, C.R. & MacDonald, D.W., 1990. Feeding ecology of red fox (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy*, 71: 188–194.
- Doyle J, 1991. DNA protocols for plants. In: Hewitt GM, Johnston AWB, Young JPW (eds) *Molecular techniques in Taxonomy*. Springer, Berlin, pp 283–293.
- Drouet-Hoguet, N., 2007. *Influence des activités anthropogéniques sur le régime alimentaire et la réponse numérique de la hyène tachetée en savane arborée dystrophique dominée par l'éléphant*. Thèse de doctorat, université Claude Bernard – Lyon 1. 152 p.
- Duchauffour P.H., 1977. *Pédologie 1. Pédogenèse et classification*. Ed. Masson, Paris, 477 p.
- Durand, E.Y., Patterson, N., Reich, D., Slatkin, M., 2011. Testing for Ancient Admixture between Closely Related Populations. *Mol. Biol. Evol.* 28, 2239–2252. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr048>
- Durant, S.M., Craft, M.E., Hilborn, R., Bashir, S., Hando, J., Thomas, L., 2011. Long-term trends in carnivore abundance using distance sampling in Serengeti National Park. *Tanzan. J. Appl. Ecol.* 48 (6), 1490–1500.
- Durant, S.M., Pettoirelli, N., Bashir, S., Woodroffe, R., Wachter, T., de Ornellas, P., Ransom, C., Abaigar, T., Abdelgadir, M., El Alqamy, H., Beddiaf, M., Belbachir, F., Belbachir-Bazi, A., Berbash, A.A., BeudelsJamar, R.C., Boitani, L., Breitenmoser, C., Cano, M., Chardonnet, P., Collen, B., Cornforth, W.A., Cuzin, F., Gerngross, P., Haddane, B., Hadjeloum, M., Jacobson, A., Jebali, A., Lamarque, F., Mallon, D., Minkowski, K., Monfort, S., Ndoassal, B., Newby, J.E., Ngakoutou, B.E., Niagate, B., Purchase, G., Samaïla, S., Samna, A.K., Sillero-Zubiri, C., Soultan, A.E., Price, M.R.S., Baillie, J.E.M., 2012. Forgotten biodiversity in desert ecosystems. *Science*, 336 : 1379–1380.
- Durant, S.M., Wachter, T., Bashir, S., Woodroffe, R., de Ornellas, P., Ransom, C., Newby, J.E., Abáigar, T., Abdelgadir, M., El Alqamy, H., Baillie, J., Beddiaf, M., Belbachir, F., Belbachir-Bazi, A., Berbash, A.A., Bemadjim, N.E., Beudels-Jamar, R.C., Boitani, L., Breitenmoser, C., Cano, M., Chardonnet, P., Collen, B., Cornforth, W.A., Cuzin, F., Gerngross, P., Haddane, B., Hadjeloum, M., Jacobson, A., Jebali, A., Lamarque, F., Mallon, D., Minkowski, K., Monfort, S., Ndoassal, B., Niagate, B., Purchase, G., Samaïla, S., Samna, A.K., Sillero-Zubiri, C., Soultan, A.E., Price, M.R.S., Pettoirelli, N., 2014. Fiddling in biodiversity hotspots while deserts burn? Collapse of the Sahara's megafauna. *Divers. Distrib.*, 20 : 114–122.
- Earl, D.A., VonHoldt, B.M., 2012. Structure Harvester : a website and program for visualizing Structure output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361.

- Ebani, V.V., Nardoni, S., Mancianti, F., 2023. Arthropod-Borne Pathogens in Wild Canids. *Vet. Sci.* 10, 165. <https://doi.org/10.3390/vetsci10020165>
- Eddine, A., 2017. *Eco-éthologie et diversité génétique du Loup doré d'Afrique (Canis anthus) en Algérie*. Thèse de doctorat en foresterie, université de Tlemcen.
- Eddine, A., Mostefai, N., Smet, K.D., Klees, D., Ansorge, H., Karssene, Y., Nowak, C., Leer, P.V.D., 2017. Diet composition of a Newly Recognized Canid Species, the African Golden Wolf (*Canis anthus*), in Northern Algeria. *Ann. Zool. Fenn.* 54, 347–356. <https://doi.org/10.5735/086.054.0506>
- Eddine, A., Rocha, R.G., Mostefai, N., Karssene, Y., De Smet, K., Brito, J.C., Klees, D., Nowak, C., Cocchiararo, B., Lopes, S., Leer, P.V.D., Godinho, R., 2020. Demographic expansion of an African opportunistic carnivore during the Neolithic revolution. *Biol Lett* 16:20190560
- Edwards, M.S., Gaffney, M., & Bray, R.E., 2001. Influence of fiber source on apparent digestibility, rate of passage and fecal consistency in small felids fed a beef based carnivore diet. *Proceedings of the Fourth Conference on Zoo and Wildlife Nutrition*, 71–80.
- Ehret, C., 2002. *The civilizations of Africa : A history to 1800*. Oxford, UK: James Currey Publishers.
- Ellerman J.R. & Morrison-Scott T.C.S., 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758-1946*. trustees of the British Mus. pub., London.
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pickett, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R., Wardle, D.A., 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333 : 301–306.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol Ecol Not* 14:2611–2620
- Excoffier L, Lischer H, 2015. *Arlequin ver. 3.5. 2: an integrated software package for population genetics data analysis*. Institute of Ecology and Evolution, University of Berne, Switzerland

- Faliu, L., Ligneureux, Y., Barrat, J., Rech, J. et Sautet, J.Y., 1979. Etude en microscopie optique des poils (Pili) de la faune pyrénéenne sauvage en vue de leur détermination. *Anat. Histol. Embryol.* 8, 307-317.
- Fallaci, M., Chelazzi, L. & Colombini, I., 1992. Gli artropodi nelle diete di alcuni vertebrati di un ambiente litorale della Toscana meridionale. S.IT.E. *Quinto Congresso Nazionale, Milano 21–25 September 1992, Abstracts* : 189.
- Fallaci, M., Colombini, I., Chelazzi, L., 1994. An analysis of the Coleoptera living along Tyrrhenian beach-dune system: abundances, zonation and ecological indices. *Vie et Milieu*, 44: 243–256.
- Fallaci, M., Colombini, I., Palesse, L., Chelazzi, L., 1997. Spatial and temporal strategies in relation to environmental constraints of four tenebrionids inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *Journal of Arid Environments*, 37: 45–64.
- Fallaci, M., Colombini, I., Taiti, S. & Chelazzi, L., 1996. Environmental factors influencing the surface activity and zonation of *Tylos europaeus* (Crustacea: Oniscidea) on a Tyrrhenian sandy beach. *Marine Biology*, 125: 751–763.
- Farhadinia, M.S., Hosseini-Zavarei, F., Nezami, B., Harati, H., Absalan, H., Fabiano, E., Marker, L., 2012. Feeding ecology of the Asiatic cheetah *Acinonyx jubatus venaticus* in low prey habitats in northeastern Iran: Implications for effective conservation. *J. Arid Environ.* 87, 206–211. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.05.002>
- Farias, A.A. & Kittlein, M.J., 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*), and human induced changes in prey base. *Ecological Research* 23: 543–550.
- Faurie, C., Ferra, C., Médori, P., Dévaux, J., et Hemptinne, J-L., 2012. *Ecologie : approche scientifique et pratique*. Ed. Tec & Doc-Lavoisier (6^e édition), Paris. 488 p.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K. & Sauvajot, R.M., 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals ? An example with coyotes in southern California. *Ecography* 24: 325–331.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M., York, E.C., 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125 : 258–270.
- Fedriani, J.M., Travaini, A., 2000. Predator trophic guild assignment : the importance of the method of diet quantification. *Revue d'écologie*, 55: 129–139.

- Felsenstein J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791
- Ferguson, W.W., 1981. The systematic position of *Canis aureus lupaster* (Carnivora : Canidae) and the occurrence of *Canis lupus* in North Africa, Egypt and Sinai. *Mammalia* 45. <https://doi.org/10.1515/mamm.1981.45.4.459>
- Ferrando A, Lecis R, Domingo-Roura X, Ponsà M (2008) Genetic diversity and individual identification of reintroduced otters (*Lutra lutra*) in north-eastern Spain by DNA genotyping of spraints. *Cons Biol* 9:129–139
- Ferrari, N. & Weber, J.M., 1995. Influence of the abundance of food resources on the feeding habits of the red fox, *Vulpes vulpes*, in western Switzerland. *Journal of Zoology, London*, 236: 117–129.
- Finlay, E.K. et al., 2007. Bayesian inference of population expansions in domestic bovines. *Biol. Lett.* 3, 449–452. (<https://doi:10.1098/rsbl.2007.0146>)
- Fleming, P.J.S., Nolan, H., Jackson, S.M., Ballard, G.-A., Bengsen, A., Brown, W.Y., Meek, P.D., Mifsud, G., Pal, S.K., Sparkes, J., 2017. Roles for the Canidae in food webs reviewed: Where do they fit? *Food Webs* 12, 14–34. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.03.001>
- Flower S.S., 1932 – Notes on the recent mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 369-450.
- Floyd, T. J., Mech, L. D. et Jordan, P. A., 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. *J. Wildl. Manage.* 42, 528–532.
- Forbes, R.W., 2011. *The diet of black-backed jackal (Canis mesomelas) on two contrasting land-use types in the Eastern Cape Province, South Africa and the validation of a new analytic method of mammalian hair identification*. Masters thesis, Rhodes university, Grahamstown.
- Forman, D.W., 2005. An assessment of the local impact of native predators on an established population of British water voles (*Arvicola terrestris*). *J. Zool.* 266, 221–226. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006795>
- Fraigneau, C., 2022. *Reconnaitre facilement les plumes*. Ed. Delachaux et Niestlé, Paris. 192 p.

- Francisci, F. & Guberti, V., 1993. Recent trends of wolves in Italy as apparent from kill figures and specimens. — In: Promberger, C. & Schroder, W. (eds.), *Wolves in Europe: status and perspectives: Proceedings of the Workshop “Wolves in Europe — Current Status and Prospects”*, Held in Oberammergau, Germany, April 2nd–5th, 1992: 91–102. Munich Wildlife Society, Munich.
- Frantz, A.C., Pope, L.C., Carpenter, P.J., Roper, T.J., Wilson, G.J., Delahay, R.J., Burke, T., 2003. Reliable microsatellite genotyping of the Eurasian badger (*Meles Meles*) using faecal DNA. *Mol. Ecol.* 12, 649–1661. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01848.x>
- Fritts, S. H., Stephenson, R. O., Hayes, R. D. & Boitani, L. 2003 : Wolves and humans. In : Mech, L. D. & Boitani, L. (eds.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, pp. 289-316. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Frontier, S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l’analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.* 1(3), 35-48.
- Frosch, C., Dutsov, A., Zlatanova, D., Valchev, K., Reiners, T.E., Steyer, K., Pfenninger, M., Nowak, C., 2014. Noninvasive genetic assessment of brown bear population structure in Bulgarian mountain regions. *Mamm. Biol.* 79, 268–276. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.04.001>
- Gade-Jørgensen, I., Stagegaard, R., 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriol. (Warsz.)* 45, 537–547. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-52>
- Gaisler, J., Zejda, J., Porlier, B., Cuisin, M., 1995. *La grande encyclopédie des mammifères, Grandes encyclopédies*. Grund, Paris.
- Galov, A., Fabbri, E., Caniglia, R., Arbanasić, H., Lapalombella, S., Florijančić, T., Bošković, I., Galaverni, M., Randi, E., 2015. First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers. *R Soc Open Sci* 2:150450
- García-Moreno, J., Matocq, M.D., Roy, M.S., Geffen, E., Wayne, R.K., 1996. Relationships and genetic purity of the endangered Mexican wolf based on analysis of microsatellite loci. *Cons Biol* 10:376–389
- Gaubert, P., Bloch, C., Benyacoub, S., Abdelhamid, A., Pagani, P., Djagoun, C.A., Couloux, A., Dufour, S., 2012. Reviving the African wolf *Canis lupus lupaster* in North and West Africa: a mitochondrial lineage ranging more than 6,000 km wide. *PLoS ONE* 7:e42740

- Gaubert, P., Patel, R.P., Veron, G., Goodman, S.M., Willsch, M., Vasconcelos, R., Lourenço, A., Sigaud, M., Justy, F., Joshi, B.D., Fickel, J., Wilting, A., 2017. Phylogeography of the small Indian civet and origin of introductions to western Indian Ocean islands. *J Hered* 108:270–279.
- Gautier-Hion, A., Emmons, L.H., Dubost, G., 1980. A comparison of the diets of three major groups of primary consumers of Gabon (primates, squirrels and ruminants). *Oecologia* 45, 182–189. <https://doi.org/10.1007/BF00346458>
- Geffen, E., Anderson, M.J., Wayne, R.K., 2004. Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Mol Ecol* 13:2481–2490.
- Genov, P., Vassilev, K., 1991. Density and damages caused by jackal (*Canis aureus* L.) to livestock in southern Bulgaria. *Bulgarian Academy of Sciences* 24: 58–65.
- Gese, E.M., Knowlton, F.F., Adams, J.R., Beck, K., Fuller, T.K., Murray, D.L., Steury, T.D., Stoskopf, M.K., Waddell, W.T., Waits, L.P., 2015. Managing hybridization of a recovering endangered species: the red wolf *Canis rufus* as a case study. *Curr Zool* 61:191–205
- Giannatos, G., Karypidou, A., Legakis, A., Polymeni, R., 2010. Golden jackal (*Canis aureus* L.) diet in Southern Greece. *Mamm. Biol.* 75, 227–232. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.003>
- Giannatos, G., Marinos, Y., Maragou, P., Catsadorakis, G., 2005. The status of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Greece. *Belg. J. Zool.*, 135 (2) : 145-149.
- Gibble, C.M., Harvey, J.T., 2015. Food habits of harbor seals (*Phoca vitulina richardii*) as an indicator of invasive species in San Francisco Bay, California. *Mar. Mammal Sci.* 31, 1014–1034. <https://doi.org/10.1111/mms.12214>
- Gil, P., 2016. *Social ecology of the African golden wolf in NW Senegal: insights from ecological and molecular non-invasive tools*. In: MSc Thesis. University of Porto.
- Godinho, R., Llaneza, L., Blanco, J.C., Lopes, S., Alvares, F., García, E.J., Palacios, V., Cortés, Y., Talegon, J., Ferrand, N., 2011. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Mol Ecol* 20: 5154–5166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x>
- Goldenberg, M., Goldenberg, F., Funk, S.M., Henschel, J. & Millesi, E., 2010. Diet composition of blackbacked jackals, *Canis mesomelas* in the namib desert. *Folia Zool.*, 59: 93-101.

- Goldstein, D.B., Schlötterer, C., 1999. *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198504085.001.0001>
- Gonzalez, G.L., 1995. *La guía de Incafo de los arboles y arbustos de la Península Ibérica*. Incafo Archivo Fotográfico, Madrid, Spain.
- Gopalakrishnan S, Sinding M-HS, Ramos-Madriral J, Niemann J, Samaniego Castruita JA, Vieira FG, Carøe C, Montero MDM, Kuderna L, Serres A, González-Basallote VM, Liu Y-H, Wang G-D, Marques-Bonet T, Mirarab S, Fernandes C, Gaubert P, Koepfli K-P, Budd J, Rueness EK, Heide-Jørgensen MP, Petersen B, Sicheritz-Ponten T, Bachmann L, Wiig Ø, Hansen AJ, Gilbert MTP (2018) Interspecific gene flow shaped the evolution of the genus *Canis*. *Curr Biol* 28:3441–3449.
- Goszczyński, J., 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriol. (Warsz.)* 19, 1–18. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.74-1>
- Gotelli, D., Sillero-Zubiri, C., Applebaum, G.D., Girman, D., Roy, M., García-Moreno, J., Ostrander, E., Wayne, R.K., 1994. Molecular genetics of the most endangered canid : the Ethiopian wolf, *Canis simensis*. *Mol Ecol.*, 3 : 301–12.
- Goudet, J., 2001. FSTAT, version 2.9.3. *A program to estimate and test gene diversities and fixation indices*. Lausanne University, Lausanne, Switzerland. <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
- Gür, H.K., Bülbül, U., Kutrup, B., 2018. Is the Spiny-tailed Lizard *Darevskia rudis* (Bedriaga, 1886) Active All Year? *Ecologia Balkanica*, 10 (1) : 47-51.
- Grajales-Tam, K.M., González-Romero, A., 2014. Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 553–564. <https://doi.org/10.7550/rmb.35226>
- Grassé, P-P., 2000. *Zoologie. Vertébrés*. Ed. Dunod (3^e édition), Paris. 198 p.
- Gray, A.P., 1954. Mammalian hybrids—a check-list with bibliography. *Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks*.
- Green, J.S., Gipson, P.S., 1994. *Feral dogs, the handbook: prevention and control of wildlife damage*. pp C77–C81.
- Guo, S.W., Thompson, E.A., 1992. Performing the exact tests of Hardy–Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48:361–372

- Gutema, T.M., Atickem, A., Tsegaye, D., Bekele, A., Sillero-Zubiri, C., Marino, J., Kasso, M., Venkataraman, V.V., Fashing, P.J., Stenseth, N.C., 2019. Foraging ecology of African wolves (*Canis lupaster*) and its implications for the conservation of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *R Soc Open Sci* 6:190772
- Gutema, T.M., Atickem, A., Bekele, A., Sillero-Zubiri, C., Kasso, M., Tsegaye, D., Venkataraman, V.V., Fashing, P.J., Zinner, D., Stenseth, N.C., 2018. Competition between sympatric wolf taxa: an example involving African and Ethiopian wolves. *R. Soc. Open Sci.* 5, 172-207. <https://doi.org/10.1098/rsos.172207>
- Gutema, T.M., Atickem, A., Tsegaye, D., Chala, D., Bekele, A., Sillero-Zubiri, C., Marino, J., Zinner, D., Venkataraman, V.V., Fashing, P.J., Stenseth, N.C., 2022. Home range, habitat use, and activity patterns of African wolves (*Canis lupaster*) in the Ethiopian highlands. *Glob. Ecol. Conserv.* 40, e02324. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02324>
- Hailer, F., Leonard, J.A., 2008. Hybridization among three native North American *Canis* species in a region of natural sympatry. *PLoS ONE* 3:e3333
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser* 41:95–98
- Haltenorth, T., Diller, H., 1980. *A field guide to the mammal of Africa including Madagascar*. London: Collins, pp 57-58.
- Hamdine, W., Thévenot, M., Sellami, M., De Smet, K., 1993. Régime alimentaire de la genette (*Genetta genetta* Linné, 1758) dans le parc national du Djurdjura, Algérie. *Mammalia*, 57: 9-18.
- Harrington, F.H., Mech, L.D., 1982. Patterns of homesites attendance in two Minnesota wolf packs. In: *Wolves of the World-Perspective of Behaviour, Ecology, and Conservation*. Ed. by F. H. Harrington and P. C. Paquet. Parkridge, New Jersey : Noyes Publications. Pp. 81-105.
- Harrington, L.A., Harrington, A.L., Hughes, J., Stirling, D., Macdonald, D.W., 2010. The accuracy of scat identification in distribution surveys : American mink, *Neovison vison*, in the northern highlands of Scotland. *European Journal of Wildlife Research*, 56 : 377–384.
- Hart, B.L., Hart, L.A., 2018. How mammals stay healthy in nature: the evolution of behaviours to avoid parasites and pathogens. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 373 (1751) : 201-205.

- Hart, B.L., 2008. Why do dogs and cats eat grass? *Veterinari Medicina*, 103 (12) : 648–649.
- Hartová-Nentvichová, M., Šálek, M., Červený, J., Koubek, P., 2010. Variation in the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats: Effects of altitude and season. *Mamm. Biol.* 75, 334–340. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.09.003>
- Hayward, M.W., Somers, M.J. (Eds.), 2009. *Reintroduction of Top-Order Predators*, 1st ed. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444312034>
- Heller, R., Brüniche-Olsen, A., Siegismund, H.R., 2012. Cape buffalo mitogenomics reveals a Holocene shift in the African human–megafauna dynamics. *Mol. Ecol.* 21, 3947–3959. (<https://doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05671.x>)
- Henne, P.D., Elkin, C., Colombaroli, D., Samartin, S., Bugmann, H., Heiri, O., Tinner, W., 2013. Impacts of changing climate and land use on vegetation dynamics in a Mediterranean ecosystem : insights from paleoecology and dynamic modeling. *Landsc. Ecol.*, 28 : 819–833. (<https://doi:10.1007/s10980012-9782-8>).
- Hennelly, L., Habib, B., Lyngdoh, S., 2015. Himalayan Wolf and Feral Dog Displaying Mating Behavior in Spiti Valley, India, and Potential Conservation Threads from Sympatric Feral Dogs. *Canid Biology and Conservation*, 18 : 33-36.
- Henschel, J., Skinner, J., 1990. The diet of the spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in The Kruger National Park. *Afr. J. Ecol.* 28, 69–82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1990.tb01138.x>
- Heppenheimer, E., Harrigan, R.J., Rutledge, L.Y., Koepfli, K-P., DeCandia, A.L., Brzeski, K.E., Benson, J.F., Wheeldon, T., Patterson, B.R., Kays, R., Hohenlohe, P.A., Von Holdt, B.M., 2018. Population genomic analysis of North American Eastern wolves (*Canis lycaon*) supports their conservation priority status. *Genes* 9:606
- Heptner, V.G., Naumov, N.P., 1998. *The Wolf*. In : *Mammals of the Soviet Union*. Vol. II/1a. Ed. by V. G. Heptner. New Hampshire: Science Publishers Inc. Pp. 212-221.
- Herbst, M., Mills, M.G.L.L., 2010. The feeding habits of the southern african wildcat, a facultative trophic specialist, in the Southern Kalahari (K galagadi Transfrontier Park, South Africa/Botswana). *Journal of Zoology*, 280 (4) : 403–413. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00679.x>
- Herrera, C.M., 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, 57: 305–331.

- Herrera, C.M., 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in an undisturbed Mediterranean habitat. *Oikos*, 55 : 250–262.
- Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A., Saarma, U., 2012. Bucking the trend in wolf-dog hybridization: first evidence from Europe of hybridization between female dogs and male wolves. *PLoS ONE* 7:e46465
- Hoffmann, M., Atickem, A., 2019. *Canis lupaster*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : eT118264888A118265889. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20191.RLTS.T118264888A118265889.en>
- Holveck, T., 2002. *La fièvre aphteuse*. Thèse de doctorat en pharmacie, université de Nancy.
- Home, C., Jhala, Y.V., 2009. Food habits of the Indian fox (*Vulpes bengalensis*) in Kutch, Gujarat, India. *Mamm. biol.* 74 : 403–411.
- Hoogstraal, H., 1964. A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). 3. Carnivora, Hyracoidea, Perissodactyla and Artiodactyla. *Journal of the egyptian public Health Association*, 38: 205-239.
- Hoppe-Dominik, B., 1988. Grass-eating leopards: Wolves turned into sheep? *Naturwissenschaften*, 75(1) : 49–50.
- Hounsome, T., Delahay, R., 2005. Birds in the diet of the Eurasian badger *Meles meles*: a review and meta-analysis. *Mammal review*, 35 (2) :199 - 209 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2004.00061.x>
- Hovens, J.P.M., Tungalakutja, K., 2005. Seasonal fluctuations of the wolf diet in the Hustai National Park (Mongolia). *Mamm. Biol.* 70, 210–217. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2004.12.003>
- Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K., 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Mol Ecol Res* 9:1322–1332
- Huffman, M.A., 2003. Animal self-medication and ethnomedicine : exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 62 : 371–381.
- Huffman, M.A., Canon, J.M., 2000. Self-induced increase of gut motility and the control of parasitic infections in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 22(3) : 329–346.

- Hufnagl E., 1972. *Libyan Mammals*. The Oleander press, Cambridge.
- Iacolina, L., Scandura, M., Gazzola, A., Cappai, N., Capitani, C., Mattioli, L., Vercillo, F., Apollonio, M., 2010. Y-chromosome microsatellite variation in Italian wolves: a contribution to the study of wolf-dog hybridization patterns. *Mamm Biol* 75:341–347.
- Iliopoulos, Y., Sgardelis, S., Koutis, V., Savaris, D., 2009. Wolf depredation on livestock in central Greece. *Acta Theriologica*, 54 : 11–22.
- Irwin, D.M., Kocher, T.D., Wilson, A.C., 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *J Mol Evol* 32:128-144.
- Jaeger, M.M., Haque, E., Sultana, P. & Bruggers, R.L., 2007. Daytime cover, diet and spaceuse of golden jackals (*Canis aureus*) in agro-ecosystems of Bangladesh. *Mammalia*, 71 : 1-10.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., 1998. *Predation in vertebrate communities*. Springer Verlag, Berlin: 1–450.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Biatowieza National Park, Poland. *Ecography* 15, 212–220. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1992.tb00027.x>
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., Ruprecht, A.L., 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia*, 90 : 27-36.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, C., Musiani, M., 2000. Prey selection and predation by wolves in BPF, Poland. *J. Mammalogy* 81, 197-212.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83: 1341–1356.
- Jędrzejewski, W., Sidorovich, V., 2010. *The Art of Tracking Animals*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieza.
- Jenkins, D.J., Urwin, N.A.R., Williams, T.M., Mitchell, K.L., Lievaart, J.J., Armua-Fernandez, M.T., 2014. Red foxes (*Vulpes vulpes*) and wild dogs (dingoes (*Canis lupus dingo*) and dingo/domestic dog hybrids), as sylvatic hosts for Australian *Taenia hydatigena* and

- Taenia ovis*. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 3, 75–80.
<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.03.001>
- Jhala, Y.V., and Moehlman, P.D., 2004. Golden jackal (*Canis aureus*). In : C. Sillero Zubiri, M. Hoffman and D.W. Macdonald (eds.), *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Groups. 325 pp.
- Jhala, Y.V., Moehlman, P.D., 2008. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: *Canis aureus*. e.T3744A10054631.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T3744A10054631.en>
- Johnson, W.E., Fuller, T.K., Franklin, W.L. 1996. Sympatry in canids: a review and assessment. Pp. 189– 218. In : J.L. Gittleman, ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Johnson, W.J., 1980. Food Habits of the Red Fox in Isle Royale National Park, Lake Superior. *Am. Midl. Nat.* 84, 568–572. <https://doi.org/10.2307/2423874>
- Jones, M.E., Barmuta, L.A., 1998. Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores : a hypothesis of competition. *Journal of Animal Ecology*, 67: 410–421.
- Kalinowski, S.T., 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol Ecol Not* 5:187–189.
- Kamenova, S., Meyer, P., Brysting, A.K., Rescia, L., Folkow, L.P., Sundset, M.A., Coissac, E., Gussarova, G., 2024. DNA metabarcoding diet analysis in ruminants is quantitative and integrates feeding over several weeks. <https://doi.org/10.1101/2024.02.01.577814>
- Kamler, J.F., Gipson, P.S., Perchellet, C.C., 2002. Seasonal food habits of coyotes in northeastern Kansas. *Prairie Naturalist*, 34: 75-83.
- Kamler, J.F., Stenkewitz, U., Klare, U., Jacobsen, N.F., Macdonald, D.W., 2012. Resource partitioning among cape foxes, bat-eared foxes, and black-backed jackals in South Africa: Resource Partitioning by Foxes and Jackals. *J. Wildl. Manag.* 76, 1241–1253.
<https://doi.org/10.1002/jwmg.354>
- Kapfer, P.M., Streby, H.M., Gurung, B., Simcharoen, A., McDougal, C.C., & Smith, J.L.D., 2011. Fine-scale spatio-temporal variation in tiger *Panthera tigris* diet: effect of study duration and extent on estimates of tiger diet in Chitwan National Park, Nepal. *Wildlife Biology*, 17(3) : 277–285. <https://doi.org/10.2981/10-127>

- Karssene, Y., Chammem, M., Khorchani, T., Nouira, S., Li, F., 2017. Global warming drives changes in carnivore communities in the North Sahara Desert. *Clim. Res.* 72, 153–162. <https://doi.org/10.3354/cr01463>
- Karssene, Y., Chammem, M., Nowak, C., De Smet, K., Castro, D., Eddine, A., Lopes, S., Muñoz-Fuentes, V., Cocchiararo, B., Klees, D., Van Der Leer, P., Nouira, S., Godinho, R., 2018. Noninvasive genetic assessment provides evidence of extensive gene flow and possible high movement ability in the African golden wolf. *Mamm. Biol.* 92, 94–101. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.05.002>
- Katona, K., Altbäcker, V., 2002. Diet estimation by faeces analysis: sampling optimisation for the European hare. *Folia Zool.* 51 (1), 11 - 15.
- Kaunda, S.K.K., Skinner, J.D., 2003. Black-backed jackal diet at Mokolodi Nature Reserve, Botswana: Diet of black-backed jackals in Botswana. *Afr. J. Ecol.* 41, 39–46. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2003.00405.x>
- Kays, R., Curtis, A., Kirchman, J.J., 2010. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biol Lett* 6:89–93
- Kebede, Y., 2017. A Review on: Distribution, Ecology and Status of Golden Jackal (*Canis aureus*) in Africa.
- Kefi-Ben Atig, R., Hsouna, S., Beraud-Colomb, E., Abdelhak, S., 2009. Adn mitochondrial : proprietes et applications. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 86 (1-4).
- Keimer L., 1954. *Jardins zoologiques d'Égypte. Cahiers D'histoire Égyptienne.* 1954; 6:81–159.
- Keller, A., 1980. Détermination des mammifères de la Suisse par le pelage: II. Diagnose des familles. III. Lagomorpha, rodentia. *Rev. Suisse Zool.* 87, 781-796.
- Khan, A.A., Beg, M.A., 1986. Food of some mammalian predators in the cultivated areas of Punjab. *Pakistan Journal of Zoology*, 18 : 71-79.
- Khidas, K., 1986. *Étude de l'organisation sociale et territoriale du chacal Canis aureus Wagner 1841, dans le Parc National du Djurdjura.* Thèse, université des Sciences et de la Technologie d'Alger, Alger.

- Khidas, K., 1989. Le chacal *Canis aureus* Linnaeus 1758. Institut national d'enseignement supérieur de Biologie – Tizi-Ouzou. Unité de recherche de Biologie et d'Agro-Foresterie. Laboratoire d'Ecologie des Vertébrés Supérieurs (section : Mammalogie). 15 p.
- Khidas, K., 1990. Contribution à la connaissance du chacal doré et facteurs modulant l'organisation sociale et territoriale de la sous-espèce algérienne (*Canis aureus algirensis* Wagner, 1941). *Mammalia*, 54: 363-375.
- Khidas, K., 1993. Distribution des rongeurs en Kabylie du Djurdjura (Algerie). *Mammalia*, 57: 207-212.
- Klare, U., Kamler, J.F., Macdonald, D.W., 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet: Comparison of scat-analysis methods. *Mammal Rev.* 41, 294–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00183.x>
- Klüttsch, C.F.C., Seppälä, E.H., Fall, T., Uhlén, M., Hedhammar, Å., Lohi, H., Savolainen, P., 2011. Regional occurrence, high frequency but low diversity of mitochondrial DNA haplogroup d1 suggests a recent dog-wolf hybridization in Scandinavia. *Anim Genet* 42:100–103
- Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Paabo, S., Villablanca, F.X., Wilson, A.C., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:6196-6200
- Koepfli, K-P., Pollinger, J., Godinho, R., Robinson, J., Lea, A., Hendricks, S., Schweizer, R.M., Thalmann, O., Silva, P., Fan, Z., Yurchenko, A.A., Dobrynin, P., Makunin, A., Cahill, J.A., Shapiro, B., Álvares, F., Brito, J.C., Geffen, E., Leonard, J.A., Helgen, K.M., Johnson, W.E., O'Brien, S.J., Van Valkenburgh, B., Wayne, R.K., 2015. Genome-wide evidence reveals that African and Eurasian golden jackals are distinct species. *Curr Biol* 25:2158–2165
- Kopaliani, N., et al., 2014. Gene Flow Between Wolf and Shepherd Dog Populations in Georgia (Caucasus). *Journal of Hereditary*, 105, <https://doi:10.1093/jhered/esu014> .
- Koshravi, R., Rezaei, H.R., Kaboli, M., 2013. Detecting hybridization between Iranian wild wolf (*Canis lupus pallipes*) and free-ranging domestic dog (*Canis familiaris*) by analysis of microsatellite markers. *Zoolog Sci.*, 30 : 27–34.
- Kowalski, K., Rzebik-Kowalska, B., 1991. *Mammals of Algeria*. Cracovie, Pologne : Institute of Systematics and evolution of animals. 370 p.
- Krebs, C.J., 1989. *Ecological Methodology*. London : Harper Collins Publishers.

- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Krebs, J.R., Davis, N.B., 1993. *An introduction to behavioral ecology*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krofel, M., Huber, D., Kos, I., 2011. Diet of Eurasian lynx *Lynx lynx* in the northern Dinaric Mountains (Slovenia and Croatia). *Acta Theriologica*, 56 (4): 315–322. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0032-2>
- Kröpelin, S. et al., 2008. Climate-driven ecosystem succession in the Sahara : the past 6000 years. *Science* 320,765–768. (<https://doi:10.1126/science.1154913>)
- Kruuk, H., De Kock, L., 1981. Food and habitat of badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, northern Italy. *Z. SaÈ ugetierkunde* 46, 295- 301.
- Kryštufek, B., 1984. Šakali v severni Dalmaciji. *Lovec*, 7: 207-208.
- Kryštufek, B., Tvrtković, N., 1990. Variability and identity of the jackals (*Canis aureus*) of Dalmatia. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 91 (B) : 7-25.
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K (2018) MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol Biol Evol* 35:1547–1549
- Kuper R, Kröpelin S., 2006. Climate-controlled Holocene occupation in the Sahara: motor of Africa's evolution. *Science*, 313 : 803–807. (<https://doi:10.1126/science.1130989>)
- Kurtén B., 1965. The Carnivora of the Palestine caves. *Acta Zool Fenn.* 1965;107:1–74.
- Lahmar, S., Boufana, B.S., Lahmar, S., Inoubli, S., Guadraoui, M., Dhibi, M., Bradshaw, H., Craig, P.S., 2009. *Echinococcus* in the wild carnivores and stray dogs of northern Tunisia: the results of a pilot survey. *Ann Trop Med Parasitol* 103:323–331.
- Lamprecht, J., 1978. The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. A hypothesis. *Z. Tierpsychol.* 46, 337-343
- Lanszki, J., Giannatos, G., Heltai, M., Legakis, A., 2009. Diet composition of golden jackals during cub-rearing season in Mediterranean marshland in Greece. *Mamm. Biol.* 74, 72–75. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.03.004>

- Lanszki, J., Heltai, M., 2002. Feeding habits of golden jackal and red fox in south-western Hungary during winter and spring. *Mammalian Biology*, (67) 129–136.
- Lanszki, J., Heltai, M., 2010. Food preferences of golden jackals and sympatric red foxes in European temperate climate agricultural area (Hungary). *Mamm.* 74, 267–273. <https://doi.org/10.1515/mamm.2010.005>.
- Lanszki, J., Heltai, M., Szabó, L., 2006. Feeding habits and trophic niche overlap between sympatric golden jackal (*Canis aureus*) and red fox (*Vulpes vulpes*) in the Pannonian ecoregion (Hungary). *Can. J. Zool.* 84, 1647–1656. <https://doi.org/10.1139/z06-147>.
- Lanszki, J., Kurys, A., Nagyapáti, N., Szabó, L., Cirovic, D., Penezic, A., Heltai, M., 2013. Feeding habits of the golden jackal (*Canis aureus*) on the basis of new examinations. *Review on Agriculture and Rural Development* vol. 2. (1) ISSN 2063-4803, 515 - 525.
- Lanszki, J., Kurys, A., Szabó, L., Nagyapáti, N., Porter, L.B., Heltai, M., 2016. Diet composition of the golden jackal and the sympatric red fox in an agricultural area (Hungary). *Folia Zool.* 65, 310–322. <https://doi.org/10.25225/fozo.v65.i4.a3.2016>.
- Larbes, S., 1990. *Contribution à l'étude du régime alimentaire en relation avec les disponibilités et du comportement prédateur chez le chacal (Canis aureus L.)*. Mémoire d'études supérieures en Biologie, université de Tizi-Ouzou.
- Laribi, M., 2016. *Les mares temporaires du Nord-Est de la Grande Kabylie : diversité phytocoenotique, floristique et conservation*. Thèse doctorat en sciences biologiques. Université de Tizi-Ouzou. 288 p.
- Larivière, S., Crête, M., Huot, J., Patenaude, R., Price, C., Thomas, D.W., 2001. Influence of food shortage during the summer on body composition and reproductive hormones in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3) : 471–477.
- Larson, R.N., Morin, D.J., Wierzbowska, I.A., Crooks, K.R., 2015. Food habits of coyotes, gray foxes, and bobcats in a coastal southern California urban landscape. *Western North American Naturalist*, 75:339–347.
- Le Berre, M., 1990. *La faune du Sahara 2 : Mammifères*. Edition Raymond Chabaud, Le Chevalier. 359 p.
- Leakey, L.N., Milledge, S.A.H., Leakey, S.M., Edung, J., Haynes, P., Kiptoo, D.K., McGeorge, A., 1999. Diet of striped hyaena in northern Kenya. *Afr. J. Ecol.* 37, 314–326. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00180.x>

- Leakey, L.S.B., 1969. *Animals of East Africa*. Nat. Geogr. SOC. Washington.
- Legendre, L. et Legendre, P. 1979. *Ecologie numérique. Volume 1 : Le traitement multiple des données écologiques*. Ed. Masson, Paris. 197 p.
- Lehman N, Eisenhawer A, Hansen K, Mech LD, Peterson R, Gogan PJP, Wayne RK (1991) Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. *Evolution* 45:104–119.
- Leonard, Y., Boyer, J., Moris, P., 2008. Du terrain au labo, où le cheminement d'un échantillon. In : Leonard, Y., Duchamp, C., Marboutin, E., Moris, P., (eds). *Le Réseau et la génétique : quand on déroule la pelote de la connaissance !* Bulletin de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, janvier 2008, 18, spécial génétique. <https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/18-0108.pdf>
- Leroy, G., 2011. Genetic diversity, inbreeding and breeding practices in dogs: results from pedigree analyses. *Vet J* 189:177–182
- Lesniewicz, K., Perzanowski, K., 1989. The winter diet of wolves in Bieszczady Mountains. *Acta Theriologica* 34: 373-380.
- Letreuch-Belaroussi, A., 2002. *Compréhension du processus de dégradation de la subéraie de Tlemcen et possibilités d'installation d'une réserve forestière*. Thèse de Magistère. Univ. Tlemcen. Algérie. 205p.
- Librado, P., Rozas, J., 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinf* 25:1451–1452
- Liu Y-H, Wang L, Xu T, Guo X, Li Y, Yin T-T, Yang H-C, Yang H, Adeola AC, Sanke OJ, Otecko NO, Wang M, Ma Y, Charles OS, Sinding M-HS, Gopalakrishnan S, Samaniego JA, Hansen AJ, Fernandes C, Gaubert P, Budd J, Dawuda PM, Rueness EK, Jiang L, Zhai W, Gilbert MTP, Peng M-S, Qi X, Wang G-D, Zhang Y-P, 2017. Whole-genome sequencing of African dogs provides insights into adaptations against tropical parasites. *Mol Biol Evol* 35:287–298.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052–1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- Lockie, J.D., 1959. The Estimation of the Food of Foxes. *J. Wildl. Manag.* 23, 224. <https://doi.org/10.2307/3797647>

- Lodé, T. 1989. *Dynamique des relations trophiques de Mustela putorius et de ces proies : Significations adaptatives des variabilités interindividuelles des stratégies de prédation*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes. 165 p.
- Lonsinger, R.C., Gese, E.M., Waits, L.P., 2015. Evaluating the reliability of field identification and morphometric classifications for carnivore scats confirmed with genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 39 : 593–602.
- Losos, J.B., 2011. *Lizards in an evolutionary tree*. University of California Press.
- Loukkas, 2006. Atlas des parcs nationaux alériens. Ed. Diwane, 91p.
- Lovari, S., Boesi, R., Minder, I., Mucci, N., Randi, E., Dematteis, A. & Ale, S.B., 2009. Restoring a keystone predator may endanger a prey species in a human altered ecosystem : the return of the snow leopard to Sagarmatha National park. *Animal Conservation*, 12: 559–570.
- Lovari, S., Lucherini, M. & Crema, G., 1996. Individuals variations in diet, activity and habitat use of red foxes in mediterranean rural area. *Journal of Wildlife Research* 1 : 24–31.
- Lovari, S., Valier, P. & Ricci-Lucchi, M., 1994. Ranging behaviour and activity of red foxes in relation to environmental variables, in a Mediterranean mixed pinewood. *Journal of Zoology, London*, 232: 323–339.
- Loveridge, A.J., Macdonald, D.W., 2003. Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *J. Zool.* 259, 143–153. <https://doi.org/10.1017/S0952836902003114>
- Lovette, I.J., & Bermingham, E., 1999. Explosive speciation in the New World Dendroica warblers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 266 (1429) : 1629–1636.
- Luccherini, M., Lovari, S., Crema, G. & Cavallini, P., 1988. Relationships between the activity of male foxes *Vulpes vulpes* and food availability in a Mediterranean coastal area. *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina*, 14: 419-424.
- Lucherini, M., Lovari, S., Crema, G., 1995. Habitat use and ranging behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a Mediterranean rural area : is shelter availability a key factor? *Journal of Zoology, London*, 237: 577–591.

- Lunney, D., Triggs, B., Eby, P. & Ashby, E., 1990. Analysis of faeces of dogs *Canis familiaris* and foxes *Vulpes vulpes* (Canidae : Carnivora) in coastal forest near Bega, New South Wales. *Australian Wildlife Research*, 17: 61–68.
- Macdonald, D.W., 1979. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 17–38. <https://doi.org/10.1007/BF00302692>
- Macdonald, D.W., 1980. The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, *Lumbricus terrestris*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 52: 171–200.
- Macdonald, D.W., 1992. *The velvet claw: a natural history of the carnivores*. BBC Books, London, UK.
- Macdonald, D.W., Creel, S., Mills, M.G.L., 2004. Canid societies. Pp. 85–106 in D.W. Macdonald et C. Sillero- Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Macdonald, D.W., Sillero-Zubiri, C., 2004. *The Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Mahmood, T., Niazi, F., Nadeem, M.S., 2013. Diet Composition Of Asiatic Jackal (*Canis aureus*) In Margallah Hills National Park, Islamabad, Pakistan. *J Anim Plant Sci*.
- Maire, R., 1952. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 1. Ed. Lechevalier, Paris. 366 p.
- Maire, R., 1953. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 2. Ed. Lechevalier, Paris. 374 p.
- Maire, R., 1955. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 3. Ed. Lechevalier, Paris. 399 p.
- Maire, R., 1957. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 4. Ed. Lechevalier, Paris. 333 p.
- Maire, R., 1958. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 5. Ed. Lechevalier, Paris. 307 p.
- Maire, R., 1959. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 6. Ed. Lechevalier, Paris. 397 p.

- Maire, R., 1961. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 7. Ed. Lechevalier, Paris. 329 p.
- Maire, R., 1962. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 8. Ed. Lechevalier, Paris. 303 p.
- Maire, R., 1963a. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 9. Ed. Lechevalier, Paris. 300 p.
- Maire, R., 1963b. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 10. Ed. Lechevalier, Paris. 336 p.
- Maire, R., 1964. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 11. Ed. Lechevalier, Paris. 335 p.
- Maire, R., 1965. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 12. Ed. Lechevalier, Paris. 407 p.
- Maire, R., 1967. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 13. Ed. Lechevalier, Paris. 365 p.
- Maire, R., 1977. *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume 14. Ed. Lechevalier, Paris. 397 p.
- Majumder, A., Sankar, K., Qureshi, Q., Basu, S., 2011. Food habits and temporal activity patterns of the Golden Jackal *Canis aureus* and the Jungle Cat *Felis chaus* in Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *J. Threat. Taxa*. 3(11): 2221–2225.
- Mallil, K., 2012. *Comparaison des caractéristiques du régime alimentaire et de l'occupation de l'espace de la Genette (Genetta genetta L.1758) dans deux milieux du Nord algérien : Parcs Nationaux du Djurdjura et d'El-Kala*. Thèse de magister en écologie animale, université de Tizi-Ouzou.
- Mallil, K., Justy, F., Rueness, E.K., Dufour, S., Totis, T., Bloch, C., Baarman, J., Amroun, M., Gaubert, P., 2020. Population genetics of the African wolf (*Canis lupaster*) across its range: first evidence of hybridization with domestic dogs in Africa. *Mamm. Biol.* 100, 645–658. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00059-1>
- Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L., Virgós, E., 2004. A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *J. Zool.* 263, 401–407. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005448>

- Mantyka-Pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Glob Change Biol*, 18 : 1239–1252.
- Marino, J., Sillero-Zubiri, C. 2013. *Canis simensis*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Marino, J., 2003. Threatened Ethiopian wolves persist in small isolated Afroalpine enclaves. *Oryx*. 37: 62–71.
- Markov, G., Lanszki, J., 2012. Diet composition of the golden jackal, *Canis aureus* in an agricultural environment. *Folia Zool.* 61, 44–48. <https://doi.org/10.25225/fozo.v61.il.a7.2012>
- Matallah, S., Abbas, K., Bouju, S., 2015. Le rôle clé du gardiennage des troupeaux dans la gestion durable des ressources pastorales du Nord-Est algérien. *Les Cahiers d'Outre Mer* 271:349–373.
- Matthews, J., Ridley, A., Kaplin, B., Grueter, C., 2019. A comparison of fecal sampling and direct feeding observations for quantifying the diet of a frugivorous primate. *Curr. Zool.* 66. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz058>
- Mattioli, L., Apollonio, M., Mazzarone, V., Centofanti, E., 1995. Wolf food habits and wild ungulate availability in the Foreste Casentinesi National Park ; Italy. *Acta Theriol.* 40, 387-402.
- Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J.D., Rauset, G.R., Pedersen, H.C., 2013. Home range size variation in a recovering wolf population : evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia*, 173 (3) : 813–825.
- Mc Shane, T.O., Grettenberger, J.F., 1984. Food of the golden jackal (*Canis aureus*) in central niger. *Afr. J. Ecol.*, 22: 49-53.
- McCarthy, M.S., Després-Einspenner, M., Samuni, L., Mundry, R., Lemoine, S., Preis, A., Wittig, R.M., Boesch, C., Köhl, H.S., 2018. An assessment of the efficacy of camera traps for studying demographic composition and variation in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* 80, e22904. <https://doi.org/10.1002/ajp.22904>
- McClure, S.B., 2013. Domesticated animals and biodiversity : early agriculture at the gates of Europe and long-term ecological consequences. *Anthropocene*, 4 : 57 – 68. (<https://doi:10.1016/J.ANCENE.2013.11.001>)

- McFadden, K.W., Sambrotto, R.N., Medellín, R.A., Gompper, M.E., 2006. Feeding habits of endangered pygmy raccoons (*Procyon pygmaeus*) based on stable isotope and fecal analyses. *J. Mammal.* 87, 501–509. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-150R1.1>
- McGavin, G., 2000. *Insectes : araignées et autres arthropodes terrestres*. Ed. Bordas, Paris. 256 p.
- McShane, T.O., Grettenberger, J.F., 1984. Food of the golden jackal (*Canis aureus*) in central Niger. *Afr J Ecol.*, 22:49–53.
- Mech, L.D., 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biological Conservation*, 150 : 143–149.
- Mech, L.D., Boitani, L. (eds), 2003. *Wolves: behavior, ecology and conservation*. pp. 472. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Meghraoui, F.Z., 2013. *Contribution à l'étude du cortège floristique des chênes dans la réserve de chasse de Moutas- Tlemcen*. Mémoire de fin d'étude. Département d'écologie et environnement. Univ. Abou Bakr Belkaid, Tlemcen. 68p.
- Melero, Y., Palazón, S., Bonesi, L., Gosálbez, J., 2008. Feeding habits of three sympatric mammals in NE Spain: the American mink, the spotted genet, and the Eurasian otter. *Acta Theriologica* 53 (3), 263–273. PL ISSN 0001–7051.
- Mendelssohn, H. & Yom-Tov, Y., 1999. A report of birds and mammals which have increased in their distribution and abundance in Israel due to human activity. *Israeli Journal of Zoology* 45: 35–47.
- Mendelssohn, H., & Yom-Tov, Y., 1999. *Fauna Palestina : mammalia of Israel*. Israel Academy of Science and Humanities, Jerusalem.
- Mendelssohn, H., 1962. Mass destruction of bird-life owing to secondary poisoning from insecticides and rodenticides. *Atlant. Nat.*, 17 : 247-8.
- Mengel, R.M., 1971. A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in *Canis*. *J Mamm* 52:316–336.
- Meriggi, A. & Lovari, S., 1996. A review of wolf predation in southern Europe : does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology*, 33: 1561–1571.

- 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.
- Meriggi, A., Rosa, P., Brangi, A., Matteucci, C., 1991. Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriol.* 36, 141-151.
- Meriwether, D. et Johnson, M.K., 1980. Mammalian prey digestibility by coyotes. *J. Mammal.* 61, 774–775.
- Migli, D., Youlatos, D., Iliopoulos, Y., 2005. Winter food habits of wolves in central Greece. *Journal of Biological Research*, 4 : 217–220.
- Moehlman, P.D., Jhala, Y.V., 2013. Golden jackal (*Canis aureus*). In: Kingdon, J. & Hoffmann, M. (eds.), *Mammals of Africa*. Vol.5. Carnivores, Pangolins, Equids and Rhinoceroses. pp 35-38. Bloomsbury, London, UK.
- Moehlman, P.D., Hayssen, V., 2018. *Canis aureus* (Carnivore: Canidae). *Mammalian Species* 50: 14-25.
- Moehlman, P.D., 1983. Socioecology of silverbacked and golden jackals (*Canis mesomelas* and *Canis aureus*). *Advances in the study of mammalian behavior*, 7 : 423-453.
- Moehlman, P.D., 1987. Social organization in jackals: The complex social system of jackals allows the successful rearing of very dependent young. *American Scientist* 75 : 366-375.
- Moehlman, P.D., 1989. Intraspecific variation in canid social systems. In : Gittleman, J. L. (eds.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. pp. 143-163. Coronell University Press, Inthaca, NY, USA.
- Mondal, P.C.K., Sankar, K., Qureshi, Q., 2012. Food Habits of Golden Jackal (*Canis aureus*) and Striped Hyena (*Hyaena hyaena*) in Sariska Tiger Reserve, Western India. *World Journal of Zoology* 7 (2), 106-112. DOI: 10.5829/idosi.wjz.2012.7.2.63139
- Montalvo, V., Sáenz-Bolaños, C., Cruz, J.C., Hagnauer, I., & Carrillo, E., 2020. Consumption of wild rice (*Oryza latifolia*) by free-ranging jaguars, pumas, and ocelots (Carnivora-Felidae) in northwestern Costa Rica. *Food Webs*, 1(22), e00138. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00138>
- Montana, L., Caniglia, R., Galaverni, M., Fabbri, E., Ahmed, A., Bolfíková, B.Č., Czarnomska, S.D., Galov, A., Godinho, R., Hindrikson, M., Hulva, P., Jędrzejewska, B., Jelenčič, M., Kutal, M., Saarma, U., Skrbinšek, T., Randi, E., 2017. Combining phylogenetic and

- demographic inferences to assess the origin of the genetic diversity in an isolated wolf population. *PLoS ONE* 12:e0176560–e0176560
- Monterroso, P., Godinho, R., Oliveira, T., Ferreras, P., Kelly, M.J., Morin, D.J., 2019. Feeding ecological knowledge : the underutilised power of faecal DNA approaches for carnivore diet analysis (pp. 97112). *Mammal Review Blackwell Publishing Ltd*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/mam.12144%4010.1111/%28ISSN%291365-2907.mammal-review-editors-choice>
- Monzón, J., Kays, R., Dykhuizen, D.E., 2014. Assessment of coyote–wolf–dog admixture using ancestry-informative diagnostic SNPs. *Mol Ecol* 23:182–197
- Morin, D.J., Higdon, S.D., Holub, J.L., Montague, D.M., Fies, M.L., Waits, L.P., Kelly, M.J., 2016. Bias in carnivore diet analysis resulting from misclassification of predator scats based on field identification. *Wildl. Soc. Bull.* 40, 669–677. <https://doi.org/10.1002/wsb.723>
- Morin, P.A., Moore, J.J., Chakraborty, R., Jin, L., Goodall, J., & Woodruff, D.S., 1994. Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science*, 265 (5176) : 1193-1201.
- Morris, D., 1996. *Cat world: A feline encyclopaedia*. Edbury Press, London.
- Moura, A.E., Tsingarska, E., Dąbrowski, M.J., Czarnomska, S.D., Jędrzejewska, B., Pilot, M., 2014. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conserv. Genet.* 15, 405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>
- Mukherjee, S., Goyal, S.P., Johnsingh, A.J.T., Pitman, M.R.P.L., 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *J. Zool.* 262, 405–411. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004783>
- Mumma, M.A., Adams, J.R., Zieminski, C., Fuller, T.K., Mahoney, S.P., Waits, L.P., 2016. A comparison of morphological and molecular diet analyses of predator scats. *J. Mammal.* 97, 112–120. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv160>
- Nadeem, M.S., Naz, R., Shah, S.I., Beg, M.A., Kayani, A.R., Mushtaq, M. & Mahmood, T., 2012. Season- and locality-related changes in the diet of Asiatic jackal (*Canis aureus*) in Potohar, Pakistan. *Turkish Journal of Zoology*, 36: 798–805.

- Nassef, M., 2003. *The ecology and evolution of the golden jackal (Canis aureus): investigating a cryptic species*. University of Leeds, Leeds.
- Newsome, T.M., Boitani, L., Chapron, G., Ciucci, P., Dickman, C.R., Dellinger, J.A., López-Bao, J.V., Peterson, R.O., Shores, C.R., Wirsing, A.J., Ripple, W.J., 2016. Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Rev.* 46, 255–269. <https://doi.org/10.1111/mam.12067>
- Nogales, M., Medina, F.M., 2009. Trophic ecology of feral cats (*Felis silvestris f. catus*) in the main environments of an oceanic archipelago (Canary Islands): An updated approach. *Mamm. Biol.* 74, 169–181. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.10.002>
- Novaro, A.J., Funes, M.C., and Susan Walker, R., 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation*, 92 : 25–33.
- O'Brien, S.J., 1994. A role for molecular genetics in biological conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(13) : 5748-5755.
- 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, B., Jedrzejewska, W., Krasinski, Z., Milkowski, L., 1995. The role of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in BPF, Poland. *Acta Theriol.* 40, 197-217.
- Olesiuk, P.F., Bigg, M.A., Ellis, G.M., Crockford, S.J., et Wigen, R.J., 1990. An assessment of the feeding habits of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Strait of Georgia, British Columbia, based on scat analysis. Department of Fisheries and Oceans, *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1730, 1–135.
- Olsson, O., Wirtberg, J., Andersson, M., Wirtberg, I., 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation on moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in south central Scandinavia. *Wildl. Biol.* 3, 13-23.
- Osborn, D., Helmy, I., 1980. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). *Fieldiana Zool., New Series*, 5: 1-579.
- Ostrander, E.A., Mapa, F.A., Yee, M., Rine, J., 1995. One hundred and one new simple sequence repeat-based markers for the canine genome. *Mamm Genome* 6:192–195.
- Ostrander, E.A., Sprague, G.F., Rine, J., 1993. Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA) markers for genetic mapping in dog. *Genomics* 16:207–213.

- Ouelmouhoub, S., 2002. *Contribution à l'étude des subéraies dans la région d'El Kala : dynamique post-incendie des successions végétales et leur biodiversité*. Thèse Magister Sciences Agronomiques, INA-El Harrach. 79p.
- Ouelmouhoub, S., 2005. *Gestion multi-usage et conservation du patrimoine forestier : cas des subéraies du parc national d'El Kala (Algérie)*. Thèse Master of Science CIHEAM-IAMM n°78, Institut Agronomique Méditerranéen de Montpellier, 129 p.
- Owen-Smith, N., Mills, M.G.L., 2008. Predator-prey size relationships in an African large-mammal food web. *J. Anim. Ecol.* 77, 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01314.x>
- Ozenda, P., 2006. *Les végétaux : organisation et diversité biologique*. 2^e édition Dunod, Paris. 516 p.
- Özgül, C.N., Gül, Ç., 2021. Mapping of *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 (Reptilia: Testudinidae) Living in Bozcaada According to Habitat Preferences. Conference: *International Symposium on Biodiversity Research*.
- Özgül, C.N., Gül, Ç., 2024. Mapping of Amphibian and Reptile species living in Bozcaada (Tenedos) Island, Türkiye, according to habitat and environmental changes. *Biodiversity Journal*, 15(1) : 3-18. <https://DOI:10.31396/Biodiv.Jour.2024.15.1.3.18>
- Özgül, C.N., Kurtul, D., Gül, Ç., Tosunoğlu, M., 2022. Unusual Winter Activity of Some Amphibian and Reptile Species Living in Bozcaada (Çanakkale, Türkiye). *Journal of Anatolian Environmental and Animal Sciences*, 7 (3): 244-250. <https://DOI:10.35229/jaes.1123314>
- Özkan, H., Bülbül, U., 2021. The Winter Activity of the Endemic Lizard Species, *Anatololacerta danfordi* (Günther, 1876). *Journal of the Institute of Science and Technology*, 11(1) : 99-105. <https://DOI:10.21597/jist.775094>
- Pacheco, C., López-Bao, J.V., García, E.J., Lema, F.J., Llaneza, L., Palacios, V., Godinho, R., 2017. Spatial assessment of wolf-dog hybridization in a single breeding period. *Scientific Reports* 7:42475. DOI: 10.1038/srep42475.
- Palomares F, Godoy JA, Piriz A, O'Brien SJ (2002) Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Mol Ecol* 11:2171-2182.
- Pandolfi, M., Gabucci, L. & Gubellini, L., 1991. Invertebrati nella dieta della volpe (*Vulpes vulpes*) in Italia centrale. *Histrix*, 3: 95–98.

- Patalano, M. & Lovari, S., 1993. Food habits and trophic niche overlap of the wolf *Canis lupus* (L. 1758) and the red fox *Vulpes vulpes* (L. 1758) in a Mediterranean mountain area. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 48: 279–294.
- Patterson, B.R., Benjamin, L.K., et Messier, F., 1998. Prey switching and feeding habits of eastern coyotes in relation to snowshoe hare and white-tailed deer densities. *Canadian Journal of Zoology* 76, 1885–1897.
- Peakall R, Smouse PE, 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Not* 6:288–295.
- Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez-Esteban, A., Fedriani, J.M., 2013. Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122, 943–951. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20940.x>
- Pereira, L., Owen-Smith, N., Moleon, M., 2014. Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: seasonal, regional and intra-guild comparisons. *Mammal review*, 44: 44-55. <https://doi:10.1111/mam.12005>
- Perret, E., 2003. *Impact de la prédation des grands carnivores (loup *Canis lupus* et lynx *Lynx lynx*) sur les populations d'ongulés sauvages (espèces Nord-Paléarctique)*. Rapport de recherche bibliographique, DESS Ingénierie documentaire. 76 p.
- Perrin, J.-B., Ducrot, C., Vinard, J.-L., Morignat, E., Calavas, D., 2010. Modélisation de la mortalité bovine en vue d'estimer l'impact de l'épizootie de fièvre catarrhale ovine en France (2007-2009).
- Perrine, J.D., 2005. Ecology of Red Fox (*Vulpes vulpes*) in the Lassen Peak Region of California, USA.
- Perry, G., Pianka, E.R., 1997. Animal foraging : past present and future. *Trends Ecol. Evol.* 12: 360–364.
- Peters, G., 1993. *Canis lupus* (Linnaeus, 1758) - Wolf. In : *Handbuch der Säugetiere Europas*. Vol. 5/I. Ed. by J. Niethammer and F. Krapp. Wiesbaden: Aula Verlag. Pp. 47-106
- Pezzo, F., Parigi, L., and Fico, R., 2003. Food habits of wolves in central Italy based on stomach and intestine analyses. *Acta Theriologica*, 48: 265–270.
- Phillips, R.B., Winchell, C.S., Schmidt, R.H., 2007. Dietary overlap of an alien and native carnivore on San Clemente Island, California. *Journal of Mammalogy*, 88 : 173–180.

- Piganeau, G., Eyre-Walker, A., 2004. Reanalysis of the indirect evidence for recombination in human mitochondrial DNA. *Heredity*, 92, 282- 288.
- Piganeau, G., Eyre-Walker, A., 2009. Evidence for variation in the effective population size of animal mitochondrial DNA. *PLoS ONE* 4: e4396.
- Pilot, M., Greco, C., vonHoldt, B.M., Randi, E., Jędrzejewski, W., Sidorovich, V.E., Konopiński, M.K., Ostrander, E.A., Wayne, R.K., 2018. Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evol Appl* 11:662–680.
- Poche, R.M., Evans, S.J., Sultana, P., Haque, M.E., Sterner, R., and Siddique, M.A., 1987. Notes on the Golden jackal (*Canis aureus*) in Bangladesh. *Mammalia*, 51: 259-270.
- Polzin, T., Daneshmand, S.V., 2008. Network 4.5.1.0. User guide, date: 27 December 2008 ed. Fluxus Technology, Clare.
- Pompanon, F., Deagle, B.E., Symondson, W.O.C., Brown, D.S., Jarman, S.N., Taberlet, P., 2012. Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing: NGS DIET ANALYSIS. *Mol. Ecol.* 21, 1931–1950. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05403.x>
- Pontier, D., Say, L., Debias, F., Bried, J., Thioulouse, J., Micol, T., Natoli, E., 2002. The diet of feral cats (*Felis catus* L.) at five sites on the Grande Terre, Kerguelen archipelago. *Polar Biol.* 25, 833–837. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0424-5>
- Porto, L.M.V., Etienne, R.S., Maestri, R., 2023. Evolutionary radiation in canids following continental colonizations. *Evolution* 77, 971–979. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad015>
- Prager, K.C., Mazet, J.A.K., Dubovi, E.J., Frank, L.G., Munson, L., Wagner, A.P., Woodroffe, R., 2012. Rabies virus and canine distemper virus in wild and domestic carnivores in northern Kenya: are domestic dogs the reservoir? *EcoHealth* 9:483–498
- Pritchard, J.K., 2010. Documentation for structure software: version 2.3. Department of Human Genetics, Chicago.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959.

- Prola, L., Dobenecker, B., Mussa, P.P., & Kienzle, E., 2010. Influence of cellulose fibre length on faecal quality, mineral excretion and nutrient digestibility in cat. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 94 (3) : 362–367. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2008.00916.x>
- Prugh, L.R., 2005. Coyote prey selection and community stability during a decline in food supply. *Oikos* 110, 253–264. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13478.x>
- Putman, R.J., 1984. Facts from faeces. *Mammal Rev.* 14, 79–97.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L., 1977. Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137–154.
- Quézel, P., 1976. Les forêts du pourtour méditerranéen. *In* : Forêts et maquis méditerranéens : Ecologie, conservation et aménagement. *Note tech. du MAB n° 2*, UNESCO : 9 – 33.
- Quézel, P., 1979. La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *Forêt. Médit.*, 1(1) : 7 – 18.
- Quézel, P., Santa, S., 1962. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tome 1. Edition du Centre National de la Recherche Scientifique – CNRS, Paris. 1090 p.
- Quézel, P., Santa, S., 1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tome 2. Edition du Centre National de la Recherche Scientifique – CNRS, Paris. 1170 p.
- Raachi, M.L., 2007. *Étude préalable pour une gestion intégrée des ressources du bassin versant du lac Tonga au Nord-est algérien*. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en géographie. Université du Québec, Montréal. 175 p.
- Rabosky, D.L., Lovette, I.J., 2008. Explosive evolutionary radiations : Decreasing speciation or increasing extinction through time ? *Evolution (N. Y)*, 62 : 1866–1875.
- Radović, A., Kovačić, D., 2010. Diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L.) on the Peljesac Peninsula, Dalmatia, Croatia. *Period Biol* 2, 219–224
- Raichev, E.G., Tsunoda, H., Newman, C., Masuda, R., Georgiev, D.M., Kaneko, Y., 2013. The Reliance of the Golden Jackal (*Canis aureus*) on Anthropogenic Foods in winter in Central Bulgaria. *Mammal Study* 38, 19–27. <https://doi.org/10.3106/041.038.0102>
- Ramade, F., 1984. *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. Ed. Mc Graw - Hill, Paris. 397 p.

- Ramade, F., 1994. *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*. Ediscience international, Paris. 821 p.
- Ramade, F., 2003. *Eléments d'écologie fondamentale*. 3ème édition, Dunod, Paris. 190 p.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E., et Keller, R., 2008. *Flore forestière française : guide écologique illustré. Volume 3 : région méditerranéenne*. Institut pour le développement forestier – CNPPF, Ministère de l'agriculture et de la pêche – DGFAR, AGROPARISTECH – ENGREF, Inventaire forestier national. Dijon-Quetigny, Darantiere. 2426 p.
- Randi, E., 2011. Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mamm Rev* 41:99–111
- Randi, E., Hulva, P., Fabbri, E., Galaverni, M., Galov, A., Kusak, J., Bigi, D., Bolfiková, B.Č., Smetanová, M., Caniglia, R., 2014. Multilocus detection of wolf x dog hybridization in Italy, and guidelines for marker selection. *PLoS ONE* 9:e86409
- Raymond, M., Rousset, F., 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280–1283
- RCT, 2017. Réserve de Chasse de Tlemcen. En ligne: <http://reservebio-tlm.com/index.php?id=1&r=presentation>
- Reed, J.E., Baker, R.J., Ballard, W.B., Kelly, B.T., 2004. Differentiating Mexican gray wolf and coyote scats using DNA analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 32: 685–692.
- 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 Rev.* 21, 97–122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00113.x>
- Ricci, S., Colombini, I., Fallaci, M., Scoccianti, C., Chelazzi, L., 1998. Arthropods as bioindicators of the red fox foraging activity in a Mediterranean beach-dune system. *J. Arid Environ.* 38, 335–348. <https://doi.org/10.1006/jare.1997.0347>
- Riemer, S.D., Brown, R.F., 1997. Prey of pinnipeds at selected sites in Oregon identified by scat (fecal) analysis, 1983–1996. Oregon Department of Fish and Wildlife, *Technical Report*, 97-6-02 : 1–38.
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D.,

- Wirsing, A.J., 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* 343, 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Risbey, D.A., Calver, M.C., and Short, J., 1999. The impact of cats and foxes on the small vertebrate fauna of Heirisson Prong, Western Australia. I. Exploring potential impact using diet analysis. *Wildlife Research*, 26 : 621–630.
- Robertson, P.A. & Whelan, J., 1987. The food of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Co. Kildare, Ireland. *Journal of Zoology, London*, 213: 740–743.
- Rolland, C., 2008. Clé d'identification des micromammifères de Rhône-Alpes. Identification à partir des restes osseux contenus dans les pelotes de réjection des rapaces. *CORA Faune Sauvage*. 54 p.
- Ronnenberg, K., Habbe, B., Gräber, R., Strauß, E., Siebert, U., 2017. Coexistence of wolves and humans in a densely populated region (Lower Saxony, Germany). *Basic Appl. Ecol.* 25, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.08.006>
- Rosalino, L.M. & Santos-Reis, M., 2002. Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* in a man-made landscape of central Portugal. *Mammalia*, 66: 195-205.
- Rosalino, L.M. & Santos-Reis, M., 2009. Fruit consumption by carnivores in Mediterranean Europe. *Mamm. Rev.*, 39: 67-78.
- Rosalino, L.M., Loureiro, F., Macdonald, D.W., Santos-Reis, M., 2005. Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. *Mamm. Biol.* 70, 12–23. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00172>
- Rosalino, L.M., Loureiro, F., Santos-Reis, M., Macdonald, D.W., 2002. First data on the social and spatial structure of an Eurasian badger (*Meles meles* L., 1758) population in a cork oak woodland (SW Portugal). *Revista Biol. (Lisboa)* 20: 147-154.
- Rosalino, L.M., Santos-Reis, M., 2002. Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* (Carnivora: Viverridae) in a semi-natural landscape of central Portugal. *Mamm* 66, 195–206. <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.2.195>
- Rosalino, L.M., Santos-Reis, M., 2008. Fruit consumption by carnivores in Mediterranean Europe. *Mammal Rev.* 39 (1): 67-78.
- Rosecchi, E., Nouaze, Y., 1987. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trau. Inst. Pêches marit.* 49, 111–123.

- Rossi, S., Gibert, P., Bréard, E., Moinet, M., Hars, J., Maillard, D., Wanner, M., Klein, F., Mastain, O., Mathevet, P., Bost, F., 2012. Circulation et impact des virus de la fièvre catarrhale ovine (fco) chez les ruminants sauvages en France.
- Rouag, R., Benyacoub, S., 2006. Inventaire et écologie des reptiles du parc national d'El Kala. *Bull. soc. Herp. Fr.*, 117 : 25-40.
- Roubet, C., 2005. « Kef Messiouer », Encyclopédie berbère [En ligne], 27 | 2005, document K37, mis en ligne le 01 juin 2011, consulté le 14 août 2023. URL : <http://journals.openedition.org/encyclopedieberbere/1330> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/encyclopedieberbere.1330>
- Rousset, F., 2017. *Genepop* version 4.7.0. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, France.
- Roy, M.S., Geffen, E., Smith, D., Ostrander, E.A., Wayne, R.K., 1994. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Mol Biol Evol* 11(4):553–570
- Rueness, E.K., Asmyhr, M.G., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D.W., Bekele, A., Atickem, A., Stenseth, N.C., 2011. The cryptic African wolf: *Canis aureus lupaster* is not a golden jackal and is not endemic to Egypt. *PLoS ONE* 6:e16385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016385>
- Rueness, E.K., Trosvik, P., Atickem, A., Sillero-Zubiri, C., Trucchi, E., 2015. The African wolf is a missing link in the wolf-like canid phylogeny (preprint). *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1101/017996>
- Rutledge, L.Y., Devillard, S., Boone, J.Q., Hohenlohe, P.A., White, B.N., 2015. RAD sequencing and genomic simulations resolve hybrid origins within North American *Canis*. *Biol Lett*. <https://doi:10.1098/rsbl.2015.0303> .
- Saleh, M., Younes, M., Sarhan, M., Abdel-Hamid, F., 2018. Melanism and coat colour polymorphism in the Egyptian Wolf *Canis lupaster* Hemprich & Ehrenberg (Carnivora: Canidae) from Egypt. *Zool Middle East* 64:1–12.
- Šálek, M., Drahníková, L., Tkadlec, E., 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mamm. Rev.*, 45 : 1–14. (<https://doi:10.1111/mam.12027>).
- Salvador, A., Abad, P.L., 1987. Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in Leon province, Spain. *Mammalia* 51: 45-52.

- Sanchez, M., Rodrigues, P., 2008. Feeding habits of the genet *Genetta genetta* in an Iberian continental wetland. *Hystrix (It. J. Mamm.)*, 19: 133-142.
- Santos, E.F., Setz, E.Z.F., Gobbi, N., 2003. Diet of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and its role in seed dispersal on a cattle ranch in Brazil. *J. Zool.* 260, 203–208. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003650>
- Scapini, F., Chelazzi, L., Colombini, I., Fallaci, M., 1992. Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach. *Marine Biology*, 112: 573–581.
- Schaller, G.B., 1972. *The Serengeti Lion : a Study of Predator Prey Relations*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Schluter, D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford Univ. Press.
- Schonewald-Cox, C., Azari, R., Blume, S., 1991. Scale, variable density, and conservation planning for mammalian carnivores. *Conserv. Biol.* 5, 491-495.
- Schwarz, E., 1926a. Über Typenexemplare von Schakalen. *Senckenbergiana, Frankfurt a.M.*, 8: 39-47.
- Schwarz, E., 1926b. Der Schakal der Galla-Hochländer. Variationsstudien an Säugetieren, I. *Senckenbergiana, Frankfurt a.M.*, 8: 155-158.
- Schwarz, G., 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann Stat* 6:461–464.
- Seebacher, F., Franklin, C.E., 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: A review. *J Comp Physiol B*, 175: 533–541. <https://DOI:10.1007/s00360-005-0007-1>
- Seehausen, O., 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 19, 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Sekkoum, S., Maachou, H.M., 2018. Le parc national de Tlemcen (Algérie) : un potentiel touristique sous-exploité. *Études Caribéennes*. <https://doi.org/10.4000/etudescaribeennes.12450>
- Selva, N.J., Edrzejewska, B.J., Edrzejewski, W., Wajrak, A., 2005. Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1590–1601.

- Selvan, K.M., Veeraswami, G.G., Hussain, S.A., 2013. Dietary preference of the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). *Mamm. Biol.* 78, 486–489. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.08.007>
- Setzer H.W., 1961 – The canids (Mammalia) of Egypt. *Journal of the egyptian public Health Association*, 36: 113-118.
- Sharma, D.K., Maldonado, J.E., Jhala, Y.V., Fleischer, R.C., 2004. Ancient wolf lineages in India. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0071>
- Shehzad, W., McCarthy, T.M., Pompanon, F., Purevjav, L., Coissac, E., Riaz, T., & Taberlet, P., 2012. Prey Preference of Snow Leopard (*Panthera uncia*) in South Gobi, Mongolia. *PLoS One*, 7(2) : e32104. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032104>
- Shehzad, W., Nawaz, M.A., Pompanon, F., Coissac, E., Riaz, T., Shah, S.A., Taberlet, P., 2015. Forest without prey: livestock sustain a leopard *Panthera pardus* population in Pakistan. *Oryx* 49, 248–253. <https://doi.org/10.1017/S0030605313001026>
- Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E.M., Wasser, S.K., 2021. Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conserv Genet* 22, 293–305. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01337-2>
- Shrestha, B., Reed, J.M., Starks, P.T., Kaufman, G.E., Goldstone, J.V., Roelke, M.E., O'Brien, S.J., Koepfli, K.P., Frank, L.G., Court, M.H., 2011. Evolution of a major drug metabolizing enzyme defect in the domestic cat and other felidae : Phylogenetic timing and the role of hypercarnivory. *PLoS One*, 6(3) : e18046 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018046>
- Shultz, D., 2019. Mystery solved ? Why cats eat grass. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aaz0485>
- Sidorovich, V.E., Sidorovich, A.A., Izotova, I.V., 2006. Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mamm. Biol.* 71, 74–89. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.12.001>
- Sillero-Zubiri, C., 1996. Records of honey badger, *Mellivora capensis*, in Afroalpine habitat, above 4,000 m. *Mammalia* 60 : 323–325.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., Macdonald, D.W., (eds) 2004. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. x + 430 p.

- Sillero-Zubiri, C., Tattersall, F.H., Macdonald, D.W., 1995. Bale Mountains rodent communities and their relevance to the Ethiopian wolf (*Canis simensis*). *Afr. J. Ecol.* 33, 301–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1995.tb01041.x>
- Simeneh, G., 2010. *Habitat use and diet of golden jackal (Canis aureus) and human carnivore conflict in Guassa community conservation area, Menz.* M. Sc. Thesis. Addis Ababa : Addis Ababa University.
- Sinclair, E.H., et Zeppelin T.K., 2002. Seasonal and spatial differences in diet in the western stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Journal of Mammalogy* 83, 973–990.
- Slater, G.J., 2015. Iterative adaptive radiations of fossil canids show no evidence for diversity-dependent trait evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112, 4897–4902.
- Smith, P.F., Konings, A.D., Kornfield, I.R.V., 2003. Hybrid origin of a cichlid population in Lake Malawi : implications for genetic variation and species diversity. *Molecular Ecology*, 12(9) : 2497-2504.
- Smouse, P.E., Peakall, R., 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82:561–573
- Spasov, N., Stoyanov, S., 2014. On the specific taxonomic status of the “Egyptian” wolf-jackal *Canis lupaster*. In: *First international Jackal Symposium – Book of Abstracts, Veliko Gradiste, Serbia*, 20 p.
- Stapleton, T.E., Weinstein, S.B., Greenhalgh, R., 2022. Successes and limitations of quantitative diet metabarcoding in a small, herbivorous mammal. *Molecular ecology resources*, 22 (2). <https://10.1111/1755-0998.13643>
- Stevens, C.E., Hume, D.I., 2004. *Comparative physiology of the vertebrate digestive system.* Cambridge University Press (CUP).
- Stimpson CM, Lister A, Parton A, Clark-Balzan L, Breeze PS, Drake NA, Groucutt HS, Jennings R, Scerri EML, White TS, et al. 2016. Middle Pleistocene vertebrate fossils from the Nefud Desert, Saudi Arabia: implications for biogeography and palaeoecology. *Quat Sci Rev.* 2016;143:13–36. <https://doi:10.1016/j.quascirev.2016.05.016>
- Stoyanov, E., Grozdanov, A., Stanchev, S., Peshev, H., Vangelova, N. & Peshev, D., 2014. How to avoid depredation on livestock by wolf — theories and tests. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 20 (Supplement 1) : 129–134.

- Stoyanov, S., 2012. Golden jackal (*Canis aureus*) in Bulgaria, current status, distribution, demography and diet. International symposium on hunting, “modern aspect of sustainable management of game population”. *Zemun- Belgrade*, Serbia, 22: 22-24.
- Sueda, K.L.C., Hart, B.L., Cliff, K.D., 2008. Characterisation of plant eating in dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 111 (1–2) : 120 – 132. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.05.018>
- Sundqvist, A.K., Ellegren, H., Olivier, M., Vilà, C., 2001. Y chromosome haplotyping in Scandinavian wolves (*Canis lupus*) based on microsatellite markers. *Mol Ecol* 10:1959–1966
- Sykes, N., Carden, R.F., Harris, K., 2013. Changes in the size and shape of fallow deer—evidence for the movement and management of a species. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 23 : 55–68. (<https://doi:10.1002/oa.1239>)
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding: next-generation DNA metabarcoding. *Mol. Ecol.* 21, 2045–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x>
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., Waits, L.P., Bouvet, J., 1996. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucl Acids Res* 24:3189–3194.
- Taberlet, P., Waits L.P., et Luikart G., 1999. Noninvasive genetic sampling: look before you leap. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 323-327.
- Tatara, M., Doi, T., 1994. Comparative analyses on food habits of Japanese marten, Siberian weasel and leopard cat in the Tsushima islands, Japan. *Ecological Research*, 9(1) : 99–107. <https://doi.org/10.1007/BF02347247>
- Taylor, R.J., 1984. *Predation*. London : Chapman & Hall.
- Thompson, L.G., Mosley-Thompson, E., Brecher, H., Davis, M., León, B., Les, D., Lin, P-N., Mashiotta, T., Mountain, K., 2006. Abrupt tropical climate change : past and present. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103 : 10 536–10 543. (<https://doi:10.1073/PNAS.0603900103>)
- Tirard, C., Abbadie, L., Laloi, D., et Koubbi, P., 2016. *Ecologie*. Ed. Dunod, Paris. 509 p.

- Toonen, R.J., Shayne, H., 2001. Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM® 377 automated sequencer using a membrane comb and STRand software. *Biotechniques* 31:1320–1324.
- Torre, I., Arrizabalaga, A., Freixas, L., Ribas, A., Flaquer, C., Díaz, M., 2013. Using scats of a generalist carnivore as a tool to monitor small mammal communities in Mediterranean habitats. *Basic Appl. Ecol.* 14, 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.01.005>
- Toubal, O., 1986. *Phytoécologie, biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie nord-orientale). Cartographie au 1/25000.* Thèse de doctorat 3^e cycle, université de Grenoble. 109 p.
- Trécolle, G., Camps, G., 1993. « Chacal », in 12 | Capsa – Cheval, Aix-en-Provence, Edisud (« Volumes », no 12) , 1993 [En ligne], mis en ligne le 01 mars 2012, consulté le 27 décembre 2014. URL: <http://encyclopedieberbere.revues.org/2099>
- Tremblay, J.-P., Crête, M., Huot, J., 1998. Summer foraging behaviour of eastern coyotes in rural versus forest landscape : a possible mechanism of source-sink dynamics. *Ecoscience* 5: 172–182.
- Treves, A., Karanth, K.U., 2003. Human-Carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17 : 1491-1499.
- Trites, A.W., Joy, R., 2005. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *J. Mammal.* 86, 704–712.
- Urios Moliner, V., Donat-Torres, M.P., Ramírez Castillo, C.A., Monroy-Vilchis, O., Rguibi Idrissi, H., 2016. The analysis of the canid mitochondrial genome studied in Morocco shows that it is neither wolf (*Canis lupus*) nor Eurasian jackal (*Canis aureus*) (preprint). *PeerJ PrePrints*. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.1763v1>
- Valentini, A., Miquel, C., Nawaz, M.A., Bellemain, E., Coissac, E., Pompanon, F., Gielly, L., Cruaud, C., Nascetti, G., Wincker, P., Swenson, J.E., Taberlet, P., 2009. New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the trn L approach. *Mol. Ecol. Resour.* 9, 51–60. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02352.x>
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, DPM., Shipley, P., 2004. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Not* 4:535–538

- Van Valkenburgh, B., 1989. Carnivore dental adaptations and diet: A study of trophic diversity within guilds. In : Gittleman, J. (eds) : *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution*. pp. 410-433. Cornell University Press, New York, USA.
- Van Valkenburgh, B., Wayne, R.K., 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology* 75, 1567–1581.
- Van Valkenburgh, B., Wang, X., Damuth, J., 2004. Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science* 306, 101–104.
- Vanak, A.T., Gompper, M.E., 2009. Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mamm Rev* 39:265–283
- Verhoeven, K.J.F., Simonsen, K.L., McIntyre, L.M., 2005. Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108:643–647
- Vigne, J-D., et al., 2012. First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 109, 8445–8449. (<https://doi:10.1073/PNAS.1201693109>).
- Vilà, C., Amorim, I.R., Leonard, J.A., Posada, D., Castroviejo, J., et al., 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology* 8: 2089–2103.
- Vilà, C., Walker, C., Sundqvist, A-K., Flagstad, O., Andersone, Z., Casulli, A., Kojola, I., Valdmann, H., Halverson, J., Ellegren, H., 2003. Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids. *Heredity* 90:17–24
- Vilà, C., Wayne, R.K., 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conserv. Biol.* 13 : 195-198.
- Villalobos-Segura, M.C., García-Prieto, L., Rico-Chávez, O., 2020. Effects of latitude, host body size, and host trophic guild on patterns of diversity of helminths associated with humans, wild and domestic mammals of Mexico. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 13, 221-230. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.10.010>
- Villiers, A., 1945. *Atlas des Hémiptères de France. Fascicule I : Hétéroptères, Gymnocérates*. Ed. Boubée & Cie, Paris. 83 p.
- Viranta, S., Atickem, A., Werdelin, L., Stenseth, N.C., 2017. Rediscovering a forgotten canid species. *BMC Zool* 2:6 <https://doi.org/10.1186/s40850-017-0015-0>

- Virgos, E., Llorente, M. & Cortes, Y., 1999. Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet : a literature review. *Mamm. Rev.*, 29 : 119-128.
- Volozheninov, N.N., 1972. Feeding of *Canis aureus aureus*, *Vulpes vulpes flavescens* and *Felis chaus oxianus* in south Uzbekistan. *Zoologicheskij Zhurnal* 51: 1048-1053.
- vonHoldt, B.M., Aardema, M.L., 2020. Updating the bibliography of interbreeding among *Canis* in North America. *J Hered* 111:249–262
- vonHoldt, B.M., Cahill, J.A., Fan, Z., Gronau, I., Robinson, J., Pollinger, J.P., Shapiro, B., Wall, J., Wayne, R.K., 2016. Whole-genome sequence analysis shows that two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf. *Sci Adv* 2:e1501714
- vonHoldt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, Reynolds A, Bryc K, Brisbin A, Knowles JC, Mosher DS, Spady TC, Elkahloun A, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Greco C, Randi E, Bannasch D, Wilton A, Shearman J, Musiani M, Cargill M, Jones PG, Qian Z, Huang W, Ding Z-L, Zhang Y-P, Bustamante CD, Ostrander EA, Novembre J, Wayne RK., 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464:898–902.
- vonHoldt, B.M., Pollinger, J.P., Earl, D.A., Knowles, J.C., Boyko, A.R., Parker, H., Geffen, E., Pilot, M., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., 2011. A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Res.*, 21(1) : 294 – 305.
- Vos, J., 2000. Food habits and livestock depredation of two Iberian wolf packs (*Canis lupus signatus*) in the north of Portugal. *Journal of Zoology, London*, 251: 457–462.
- Wagner, C., Holzapfel, M., Kluth, G., Reinhardt, I., Ansorge, H., 2012. Wolf (*Canis lupus*) feeding habits during the first eight years of its occurrence in Germany. *Mammalian Biology*, 77: 196–203. <http://doi:10.1016/j.mambio.2011.12.004>
- Wagnon, C.J., Serfass, T.L., 2017. Use of Camera Traps Provides Insight into the Feeding Ecology of Red Foxes (*Vulpes vulpes*). *Can. Field-Nat.* 131, 19–22. <https://doi.org/10.22621/cfn.v131i1.1950>
- Wallach, A.D., Johnson, C.N., Ritchie, E.G., O'Neill, A.J., 2010. Predator control promotes invasive dominated ecological states. *Ecology Letters* 13: 1008–1018. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01492.x>

- Wang, Q., Wang, Z., Zheng, K., Zhang, P., Shen, L., Chen, W., Fan, P., Zhang, L., 2022. Assessing the diet of a predator using a DNA Metabarcoding Approach. *Front. Ecol. Evol.* 10 : 902412. <https://doi:10.3389/fevo.2022.902412>
- Ward, D., 2009. *Biology of Deserts*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Wayne, R.K., Jenks, S.M., 1991. Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature* 351:565–568
- Wayne, R.K., Lehman, N., Fuller, T.K., 1995. Conservation genetics of the gray wolf. *Ecology and conservation of wolves in a changing world*, (35), 399-407.
- Wayne, R.K., Nash, W.G., O'Brien, S.J., 1987. Chromosomal evolution of the Canidae. *Cytogenet Cell Genet.* 44:134–41.
- Weaver, J.L., 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *Journal of Wildlife Management*, 57(3) : 534. <https://doi.org/10.2307/3809278>
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370
- Wilson, E.E., Wolkovich, E.M., 2011. Scavenging : how carnivore and carrion structure communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 26 : 129–135.
- Woodroffe, R., Prager, K.C., Munson, L., Conrad, P.A., Dubovi, E.J., Mazet, J.A.K., 2012. Contact with domestic dogs increases pathogen exposure in endangered African wild dogs (*Lycaon pictus*). *PLoS ONE* 7:e30099–e30099
- Woodroffe, R., Sillero-Zubiri, C., 2012. *Lycaon pictus*, African Wild Dog. The IUCN Red List of Threatened Species 2012 : e.T12436A16711116. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T12436A16711116.en>
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A., 2005. People and wildlife: conflict or coexistence? In : Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. (eds.), *The impact of human-wildlife conflict on natural systems*.
- Wronski, T., Macasero, W., 2008. Evidence for the persistence of Arabian Wolf (*Canis lupus pallipes*) in the Ibx Reserve, Saudi Arabia and its preferred prey species. *Zool Middle East.*, 45 : 11–18.
- Wyman, J., 1967. The jackals of the Serengeti. *Animals* 10:79–83.

- Xiong, M., Shao, X., Long, Y., Bu, H., Zhang, D., Wang, D., Li, S., Wang, R., Yao, M., 2016. Molecular analysis of vertebrates and plants in scats of leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) in southwest China. *Journal of Mammalogy*, 97(4), 1054–1064. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw061>
- Yalden, D.W., Largen, M.J., Kock, D., Hillman, J.C., 1996. Catalogue of the mammals of Ethiopia and Eritrea. 7. Revised checklist, zoogeography and conservation. *Trop. Zool.* 9, 73–164. <https://doi.org/10.1080/03946975.1996.10539304>
- Yellapu, S., 2021. *Population genetic structure and hybridization within genus Canis in India*. Thèse de doctorat en wildlife science, Saurashtra University, Rajkot (Gujarat).
- Yihune, M., Bekele, A., Ashenafi, Z.T., 2008. Human-Ethiopian wolf conflict in and around the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *Int J Ecol Environ Sci.* 34 : 149–55.
- Yirga G, Leirs H, De Iongh HH, Asmelash T, Gebrehiwot K, Vos M, Bauer H. 2017 Densities of spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) and African golden wolf (*Canis anthus*) increase with increasing anthropogenic influence. *Mamm. Biol.* 85,60–69. (doi:10.1016/j.mambio.2017.02.004)
- Yom-Tov, Y., 2003. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years. *Functional Ecology* 17: 323–327.
- Yom-Tov, Y., Ashkenazi, S., Viner, O., 1995. Cattle predation by the golden jackal in the Golan Heights, Israel. *Biological Conservation* 73: 19–22.
- Yoshimura, H., Hirata, S., Kinoshita, K., 2021. Plant-eating carnivores : multi-species analysis on factors influencing the frequency of plant occurrence in obligate carnivores. *Ecology and Evolution*, 11: 10968–10983. <https://doi.org/10.1002/ece3.7885>
- Yoshimura, H., Qi, H., Kikuchi, D.M., Matsui, Y., Fukushima, K., Kudo, S., Ban, K., Kusano, K., Nagano, D., Hara, M., Sato, Y., Takatsu, K., Hirata, S., & Kinoshita, K., 2020. The relationship between plant-eating and hair evacuation in snow leopards (*Panthera uncia*). *PLoS One*, 15(7) : e0236635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236635>
- Young, J.K., Ma, Z., Laudati, A., Berger, J., 2015. Human–Carnivore interactions: Lessons learned from communities in the American West. *Human Dimensions of Wildlife* 20 : 349–366.
- Zabala-Albizua, J., Zuberogoitia, I., 2003. Badger, *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora), diet assessed through scat-analysis : A comparison and critique of different methods. *Folia Zool.* -Praha- 52, 23–30.

Zahradnik, J. et Severa, F., 1984. *Guide des Insectes*. Ed. Hatier, S.A., Fribourg (Suisse). 318 p.

Zammarano F.E., 1930. Le Colonie italiane di diretto dominio. Fauna e caccia. Ministero delle Colonie, Roma.

Zapata, S. C., Travaini, A., Ferreras, P., Delibes, M., 2007. Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *Eur J Wildl Res*, 53 : 276 – 286
<https://DOI10.1007/s10344-007-0095-1>

Annexes

ANNEXE 1 : Protocole d'extraction de l'ADN génomique à partir de tissus frais

Kit « DNeasy blood and tissue kit » (QIAGEN, Courtaboeuf, France)

Quick-Start Protocol**DNeasy® Blood & Tissue Kit**

The DNeasy Blood & Tissue Kit (cat. nos. 69504 and 69506) can be stored at room temperature (15–25°C) for up to 1 year.

For more information, please refer to the *DNeasy Blood & Tissue Handbook*, which can be found at www.qiagen.com/handbooks.

For technical assistance, please call toll-free 00800-22-44-6000, or find regional phone numbers at www.qiagen.com/contact.

Notes before starting

- Perform all centrifugation steps at room temperature (15–25°C).
- Redissolve any precipitates in Buffer AL and Buffer ATL.
- Add ethanol to Buffer AW1 and Buffer AW2 concentrates.
- Equilibrate frozen tissue or cell pellets to room temperature.
- Preheat an incubator to 56°C.
- Refer to the handbook for pretreatment of fixed tissue, insect, bacterial, or other material.

- 1a. **Tissue:** Cut tissue (≤ 10 mg spleen or ≤ 25 mg other tissue) into small pieces, and place in a 1.5 ml microcentrifuge tube. For rodent tails, use 1 (rat) or 2 (mouse) 0.4–0.6 cm lengths of tail. Add 180 μ l Buffer ATL. Add 20 μ l proteinase K, mix by vortexing, and incubate at 56°C until completely lysed. Vortex occasionally during incubation. Vortex 15 s directly before proceeding to step 2.
- 1b. **Nonnucleated blood:** Pipet 20 μ l proteinase K into a 1.5 ml or 2 ml microcentrifuge tube. Add 50–100 μ l anticoagulant-treated blood. Adjust volume to 220 μ l with PBS. Proceed to step 2.
- 1c. **Nucleated blood:** Pipet 20 μ l proteinase K into a 1.5 ml or 2 ml microcentrifuge tube. Add 5–10 μ l anticoagulant-treated blood. Adjust volume to 220 μ l with PBS. Proceed to step 2.

January 2011



Sample & Assay Technologies

Quick-Start Protocol

- 1d. **Cultured cells:** Centrifuge a maximum of 5×10^6 cells for 5 min at $300 \times g$ (190 rpm). Resuspend in $200 \mu\text{l}$ PBS. Add $20 \mu\text{l}$ proteinase K. Proceed to step 2. *→ 4 μl Alkaline*
2. Add $200 \mu\text{l}$ Buffer AL. Mix thoroughly by vortexing. Incubate blood samples at 56°C for 10 min.
3. Add $200 \mu\text{l}$ ethanol (96–100%). Mix thoroughly by vortexing.
4. Pipet the mixture into a DNeasy Mini spin column placed in a 2 ml collection tube. Centrifuge at $\geq 6000 \times g$ (8000 rpm) for 1 min. Discard the flow-through and collection tube.
5. Place the spin column in a new 2 ml collection tube. Add $500 \mu\text{l}$ Buffer AW1. Centrifuge for 1 min at $\geq 6000 \times g$. Discard the flow-through and collection tube.
6. Place the spin column in a new 2 ml collection tube, add $500 \mu\text{l}$ Buffer AW2, and centrifuge for 3 min at $20,000 \times g$ (14,000 rpm). Discard the flow-through and collection tube.
7. Transfer the spin column to a new 1.5 ml or 2 ml microcentrifuge tube.
8. Elute the DNA by adding $200 \mu\text{l}$ Buffer AE to the center of the spin column membrane. Incubate for 1 min at room temperature ($15\text{--}25^\circ\text{C}$). Centrifuge for 1 min at $\geq 6000 \times g$.
9. **Optional:** Repeat step 8 for increased DNA yield.

For up-to-date licensing information and product-specific disclaimers, see the respective QIAGEN® kit handbook or user manual.

Trademarks: QIAGEN®, DNeasy® (QIAGEN Group). 1066955 01/2011
© 2011 QIAGEN, all rights reserved.



ANNEXE 2 : Protocole d'extraction de l'ADN génomique à partir des poils

Protocole standard CTAB/chloroforme-isoamylique (Doyle, 1991)

1. Préparation du tampon d'extraction à base de CTAB :

Mettre dans un Falcone de 50 ml :

- 1g CTAB (ou bromure de cetyltriméthylammonium)
- 14ml NaCl
- 2ml EDTA 0.5M
- 5ml TRIS ph8 1M
- compléter jusqu'à 50ml de volume en eau. Réserver au frigo
- mettre le Bétamercaptoéthanol au moment de l'utilisation.

Indications :

- Le CTAB est une sorte de détergent qui s'attaque aux lipides cellulaires afin de les lyser.
- Le NaCl sert à catalyser les réactions et à précipiter l'ADN.
- L'antioxydant Bétamercaptoéthanol, est ajouté au dernier moment au tampon.

2. Extraction de l'ADN :

- découper les bulbes des poils (on peut utiliser également des tissus, des plumes, etc.) en quantité suffisante et avec le moins d'impuretés possibles, dans des tubes Eppendorf.
- mettre à sécher dans un speedvack, pour enlever toute trace d'éthanol ayant servi à conserver les échantillons.
- broyer les échantillons au « Issue lyser », après avoir mis une bille métallique dans chaque tube.
- rajouter 800 µl de CTAB dans chaque tube, plus 20 µl de Protéinase K.
- mettre à chauffer au bain-marie, pendant 3 à 4h, à température de 60 à 65°C. Les cellules sont lysées durant cette étape et l'ADN libéré.
- remuer de temps à autre pour optimiser l'action de la PK.
- ajouter 5 µl de PK aux tissus les plus rigides ou n'ayant pas été digérés. Remettre au bain-marie 30 à 60 mn.

Préparation du chloroforme / alcool isoamylique :

- Pour 20µl de chloroforme, ajouter 1 µl d'alcool isoamylique (24/1).
Remarque : cette substance étant extrêmement volatile, elle doit être pipetée avec agilité et en penchant la pipette pour avoir le volume exact. Aussi, elle doit être manipulée sous une hotte aspirante.
- ajouter 800µl de chloroforme/alcool isoamylique à chaque tube. Ceci correspond au même volume de CTAB utilisé.
- mélanger doucement par inversion pendant 5mn (PTR-60 Grant-bio).
- centrifuger à 8000rpm/10mn.
- récupérer le surnageant, avec une extrême précaution pour ne pas prendre le chloroforme, risquant d'inhiber toute réaction ultérieure.

- ajouter à ce surnageant $\frac{3}{4}$ de son volume en isopropanol froid (-20°C), mélanger par inversion, manuellement.
- à cette étape, on peut voir se former une méduse (pelote) d'ADN blanchâtre.
- laisser reposer 30mn au congélateur, ou toute la nuit au réfrigérateur.
Note : si on laisse les tubes au congélateur toute la nuit, la température très basse va précipiter aussi bien les brins d'ADN que tous les petits brins d'ARN, ce qui donnera des PCR « moins propres » et saturées.
- centrifuger à 13000 rpm / 10mn.
- verser le surnageant, faire attention à ne pas perdre le culot d'ADN collé au fond du tube.
- rincer le culot avec 500 μl d'éthanol 70° .
- centrifuger à 13000 rpm/10mn.
- éliminer l'alcool, sécher les tubes au speedvack.
- reprendre l'ADN dans un volume d'eau correspondant à la taille du culot. Ex : pour les culots les plus grands ajouter 100 μl d'eau ; pour les plus petits voire invisibles, 30 μl .

ANNEXE 3 : Protocole d'extraction de l'ADN dégradé

Protocole expérimental : kit d'extraction QIAGEN « Isolation of DNA from stool for Human DNA Analysis (QIAamp DNA Stool Handbook 06/2012) ».

Protocol: Isolation of DNA from Stool for Human DNA Analysis

Lysis conditions in this protocol are optimized to increase the ratio of human DNA to nonhuman DNA. Nonhuman DNA is not excluded by this procedure.

Important points before starting

- All centrifugation steps should be carried out at room temperature (15–25°C) at 20,000 x g (approximately 14,000 rpm). Increase the centrifugation time proportionately if your centrifuge cannot provide 20,000 x g (e.g., instead of centrifuging for 5 min at 20,000 x g, centrifuge for 10 min at 10,000 x g).
- The 2 ml tubes used in step 4 should be wide enough to accommodate an InhibitEX Tablet.

Things to do before starting

- Ensure that Buffer AW1 and Buffer AW2 have been prepared according to the instructions on the labels.
- Mix all buffers before use.
- If a precipitate has formed in Buffer ASL or Buffer AL, dissolve by incubating at 70°C.
- Prepare a 70°C water bath for use in step 11.

Procedure

1. Weigh 180–220 mg stool in a 2 ml microcentrifuge tube (not provided) and place tube on ice.

This protocol is optimized for use with 180–220 mg stool but can also be used with smaller amounts. There is no need to reduce the amounts of buffers or InhibitEX matrix when using smaller amounts of stool. For samples >220 mg, see "Protocol: Isolation of DNA from Larger Volumes of Stool", page 30.

If the sample is liquid, pipet 200 µl into the microcentrifuge tube. Cut the end of the pipet tip to make pipetting easier.

If the sample is frozen, use a scalpel or spatula to scrape bits of stool into a 2 ml microcentrifuge tube on ice.

Note: When using frozen stool samples, take care that the samples do not thaw until Buffer ASL is added in step 2 to lyse the sample; otherwise the DNA in the sample may degrade. After addition of Buffer ASL, all following steps can be performed at room temperature (15–25°C).

2. Add 1.6 ml Buffer ASL to each stool sample. Vortex continuously for 1 min or until the stool sample is thoroughly homogenized.
3. Centrifuge sample at full speed for 1 min to pellet stool particles.
4. Pipet 1.4 ml of the supernatant into a new 2 ml microcentrifuge tube (not provided) and discard the pellet.

Note: It is important to vortex the samples thoroughly. This helps ensure maximum DNA concentration in the final eluate.

Note: The 2 ml tubes used should be wide enough to accommodate an InhibitEX Tablet.

Transferring small quantities of pelleted material will not affect the procedure.

5. Add 1 InhibitEX Tablet to each sample and vortex immediately and continuously for 1 min or until the tablet is completely suspended. Incubate suspension for 1 min at room temperature (15–25°C) to allow inhibitors to adsorb to the InhibitEX matrix.
6. Centrifuge sample at full speed for 3 min to pellet stool particles and inhibitors bound to InhibitEX matrix.

Note: For most samples, 3 min centrifugation is sufficient. With some samples, however, centrifugation for 3 min may result in a pellet that is not sufficiently compact. Therefore it may be difficult to remove enough supernatant to transfer 600 µl supernatant after the next centrifugation step (step 9). In these cases, we recommend to centrifuge for 6 min.

Note: When processing more than 12 samples, for this step and step 7 we recommend processing batches of no more than 12 samples each. This is because the pellets formed after centrifugation will break up quickly if the supernatant is not removed immediately.

7. Immediately after the centrifuge stops, pipet all of the supernatant into a new 1.5 ml microcentrifuge tube (not provided) and discard the pellet. Centrifuge the sample at full speed for 3 min.

Transferring small quantities of pelleted material from step 6 will not affect the procedure.

8. Pipet 25 µl proteinase K into a new 2 ml microcentrifuge tube (not provided).
9. Pipet 600 µl supernatant from step 7 to the 2 ml microcentrifuge tube containing proteinase K.
10. Add 600 µl Buffer AL and vortex for 15 s.

Note: Do not add proteinase K directly to Buffer AL.

It is essential that the sample and Buffer AL are thoroughly mixed to form a homogeneous solution.

11. Incubate at 70°C for 10 min.

Centrifuge briefly to remove drops from the inside of the tube lid (optional).

12. Add 600 μ l of ethanol (96–100%) to the lysate, and mix by vortexing.
Centrifuge briefly to remove drops from the inside of the tube lid (optional).
13. Label the lid of a new QIAamp spin column provided in a 2 ml collection tube. Carefully apply 600 μ l lysate from step 12 to the QIAamp spin column without moistening the rim. Close the cap and centrifuge at full speed for 1 min. Place the QIAamp spin column in a new 2 ml collection tube, and discard the tube containing the filtrate.
Close each spin column to avoid aerosol formation during centrifugation.
If the lysate has not completely passed through the column after centrifugation, centrifuge again until the QIAamp spin column is empty.
14. Carefully open the QIAamp spin column, apply a second aliquot of 600 μ l lysate and centrifuge at full speed for 1 min. Place the QIAamp spin column in a new 2 ml collection tube, and discard the tube containing the filtrate.
Close each spin column to avoid aerosol formation during centrifugation.
If the lysate has not completely passed through the column after centrifugation, centrifuge again until the QIAamp spin column is empty.
15. Repeat step 14 to load the third aliquot of the lysate onto the spin column.
16. Carefully open the QIAamp spin column and add 500 μ l Buffer AW1. Close the cap and centrifuge at full speed for 1 min. Place the QIAamp spin column in a new 2 ml collection tube, and discard the collection tube containing the filtrate.
17. Carefully open the QIAamp spin column and add 500 μ l Buffer AW2. Close the cap and centrifuge at full speed for 3 min. Discard the collection tube containing the filtrate.
Note: Residual Buffer AW2 in the eluate may cause problems in downstream applications. Some centrifuge rotors may vibrate upon deceleration, resulting in the flow-through, which contains Buffer AW2, contacting the QIAamp spin column. Removing the QIAamp spin column and collection tube from the rotor may also cause flow-through to come into contact with the QIAamp spin column.
18. **Recommended:** Place the QIAamp spin column in a new 2 ml collection tube (not provided) and discard the old collection tube with the filtrate. Centrifuge at full speed for 1 min.
This step helps to eliminate the chance of possible Buffer AW2 carryover.

19. Transfer the QIAamp spin column into a new, labeled 1.5 ml microcentrifuge tube (not provided). Carefully open the QIAamp spin column and pipet 200 μ l Buffer AE directly onto the QIAamp membrane. Close the cap and incubate for 1 min at room temperature, then centrifuge at full speed for 1 min to elute DNA.

Note: When using eluates in PCR, for maximum PCR robustness we highly recommend adding BSA to a final concentration of 0.1 μ g/ μ l to the PCR mixture. For maximum PCR specificity we recommend using HotStarTaq *Plus* DNA Polymerase (see ordering information on page 38). For best results in downstream PCR, use the minimum amount of eluate possible in PCR; the volume of eluate used as template should not exceed 10% of the final volume of the PCR mixture. Also, note that high amounts of template DNA may inhibit the PCR.

DNA yield is typically 15–60 μ g but, depending on the individual stool sample and the way it was stored, may range from 5 to 100 μ g. DNA concentration is typically 75–300 ng/ μ l.

For more information about elution and how to determine DNA yield, purity, and length, see the Appendix, page 36.

For long-term storage, we recommend keeping the eluate at -20°C .

Extraction de l'ADN génomique à partir d'échantillons de matières fécales en utilisant le kit QIAamp DNA Stool Mini Kit. (Modifié à partir QIAamp * ADN Manuel)

JOUR 1:

Avant de commencer

- ⇒ Si un précipité est formé dans le tampon ASL, dissoudre par incubation à 55 ° C ou 70 ° C.
- ⇒ Nettoyer la paillasse et les pipettes pour éliminer l'ADN exogène à l'eau de Javel.
- ⇒ UV 2.0 ml tubes (2 tubes par échantillon)
- ⇒ UV il est conseillé de mettre le petit matériel aux UVs.

Vous ne devez jamais utiliser le même embout ou quoi que ce soit d'autre avec deux échantillons différents. La contamination croisée est un gros problème avec les échantillons d'excréments, en raison de la faible quantité et la mauvaise qualité de l'ADN.

Procédure

1. Faire des tranches minces 200 mg (0,5 ml) de matière fécale de l'extérieur d'un excrément + nouvelle lame de rasoir, pincettes stérilisées, et une boîte de Pétri.

Les quantités de matières fécales que vous allez utiliser dépendent de la quantité que vous avez. Si vous avez juste 200mg (0,5 ml) de matières fécales ou moins, vous commencez l'extraction avec la moitié de ce que vous avez. Il est toujours important de préserver au moins un peu de l'échantillon à ré-extraire si nécessaire.

2. Si votre échantillon est solide, mettre la matière fécale dans le tube et ajouter 1,5 ml de tampon ASL dans chaque tube.
3. Si votre échantillon est composé principalement de poils, verser environ 4,0 ml de tampon ASL dans la bte de Petri à plat avec la matière fécale. Laissez tremper un peu pour dissoudre la matière solide ci-joint puis hachez les poils. Recueillir les liquides et aliquotes 1,5 ml dans chaque tube de 2 ml.
4. Répéter les étapes 1 à 3 pour chaque échantillon. Nettoyer la zone de travail avec l'eau de Javel et le changement gants entre les échantillons.
5. Vortex les tubes en continu pendant 15 sec.
6. Incuber à 55 à 65 ° C sur un agitateur (22rpm) pendant une nuit.
7. Laver la pince avec l'eau de Javel et de les stériliser avant de les remettre dans le tiroir.

Remarque: lors de l'utilisation des échantillons de selles congelés, attendre jusqu'à ce qu'ils soient totalement décongelés, mais ne pas décongeler avec l'ajout de Tampon ASL. Autrement, l'ADN dans l'échantillon peut se dégrader.

JOUR 2:

Avant de commencer

- ⇒ Veiller à ce que le tampon AW1 et tampon AW2 soient préparés selon les instructions du fabricant + vérifier étiquette.
- ⇒ Si un précipité est formé dans le tampon AL, dissoudre par incubation à 55 ° C ou 70 ° C.
- ⇒ chauffer tampon AE à 70 ° C et continuer à chauffer pendant l'extraction.
- ⇒ placez de l'éthanol à 100% dans le congélateur pour une utilisation dans l'étape 11.
- ⇒ Nettoyer la paillasse et les pipettes à l'eau de Javel.
- ⇒ Petits matériels sous UVs.
- ⇒ Faire les étiquettes avec numéro de l'échantillon et les mettre dans vos tubes finaux. Ou numéroter les tubes.

PS: Ne jamais utiliser le même embout ou quoi que ce soit entre deux échantillons différents.

Procédure

1. Centrifuger les échantillons pendant 3 min à 13 300 tours par minute. Dans cette étape, on aura 2 tubes par échantillon.
2. 1,5 ml du surnageant à transférer dans un tube de 2,0 ml, si plus, on utilise un deuxième tube.

A ce stade, les surnageant provenant des tubes échantillons en double sont reliées entre elles.

3. Ajouter une pastille Inhibitex au tube rempli de 1,5 ml du surnageant. Ajouter un morceau proportionnel de tablette pour le second tube. Couper la tablette à l'aide d'une lame de rasoir neuve et une pince dans une boîte de Pétri, en évitant de le toucher.

1 ml = utiliser 2/3 comprimé

750ml = utilisation ½ comprimé

500ml = utilisation 1/3 comprimé

4. Vortex en continu pendant 1 min ou jusqu'à ce que le comprimé soit complètement suspendu. Incuber la suspension pendant 1 min à température ambiante pour permettre aux inhibiteurs d'adsorber au Inhibitex matrice.

5. centrifuger 12 min à 13 300 tours par minute afin de culoter la tablette.

Plus de tours peuvent être nécessaires pour récupérer un max de surnageant. Traiter 4-6 tubes remettre les autres 4 min supplémentaires.

6. préparer 2 tubes (2 ml) avec 25 ul de la protéinase K.

7. Transfert 600 ul surnageant au tube 2 ml avec ProtK et, si plus, utiliser la deuxième tube. Mélanger délicatement à la main pour former une solution homogène.

A ce stade, les surnageant provenant des tubes échantillons en double sont reliées entre elles.

8. Ajouter 600 ul de tampon AL au tube avec 600 ul de surnageant + ProtK. La quantité de tampon AL doit être la même que la quantité de surnageant. Par conséquent, la qte de tampon AL doit être réduite si le surnageant dans le tube est inférieur à 600 ul.

9. Vortex pendant 15 secondes.

10. Incuber à 70 ° C pendant 15 min.

11. Ajouter 600 ul d'éthanol à 100% (ou autant d'éthanol que tampon AL ajouté à l'étape 8).

12. Vortex pendant 15 secondes.

13. Nommer le couvercle d'une nouvelle colonne QIAamp prévu + un tube de collecte de 2 ml.

14. Transfert 600ul lysat de l'étape 12 à la colonne QIAamp placée sur un tube collecteur

15. Centrifuger à 13300 rpm pendant 1 min et jeter le filtrat après chaque transfert.

Fermez chaque colonne afin d'éviter la formation d'aérosols lors de la centrifugation. Si le lysat n'est pas complètement passé à travers la colonne après centrifugation, centrifuger à nouveau jusqu'à ce que le Colonne QIAamp soit vide.

16. Répétez les étapes 14 et 15 jusqu'à ce que tout le lysat soit passé ds la colonne.

17. Transférer la colonne QIAamp dans un tube collecteur propre et ajouter 500 ul de AW1

18. Centrifuger à 13300 rpm pendant 1 min.

19. Transférer la colonne QIAamp dans un tube collecteur propre et ajouter 500 ul de AW2

20. Centrifuger à 13 300 tours par minute pendant 2 min.

21. Transfert de nouveau sur la colonne QIAamp dans un tube de collecteur propre, centrifugé à 13rpm pendant 2 minutes pour sécher la colonne.

Cette étape permet d'éliminer le risque de récupération du tampon AW2.

22. Transférer la colonne QIAamp dans un nouveau tube Eppendorf de 1,5 ml.

23. Ouvrir la colonne QIAamp et déposer 60 ul de tampon AE (chauffée) directement sur la membrane. Fermer le bouchon et incuber pendant 40 min à température ambiante.

24. Centrifuger à 8000 rpm pendant 3 min.

25. Dans le même tube, déposer plus 60 ul de tampon AE et mettre directement sur la membrane. Fermer le capuchon et incuber pendant 15 min à température ambiante.

26. Centrifuger à 8000 rpm pendant 3 min.

27. Toujours dans le même tube, déposer

plus 60 ul de tampon AE directement sur la membrane. Fermer le bouchon et incuber pendant 15 min à température ambiante.

28. Centrifuger à 8000 rpm pendant 3 min.

29. À cette étape, vous aurez 180 ul de l'ADN dans un tube avec la même concentration.

30. Transfert de 90 ul de l'ADN dans un nouveau tube Eppendorf de 1,5 ml.

31. Maintenant que vous avez 2 tubes d'ADN prêt à l'emploi, un comme STOCK et un autre à garder.

L'extraction d'ADN des excréments est très sensible à l'erreur, en raison du faible montant et mauvaise ADN qualité.

ANNEXE 4 : arbres phylogénétiques basés sur les alignements de fragments cytb1 (Fig. 4A), CR1 (Fig. 4B), cytb2 (Fig. 4C) et CR2 (Fig. 4D).

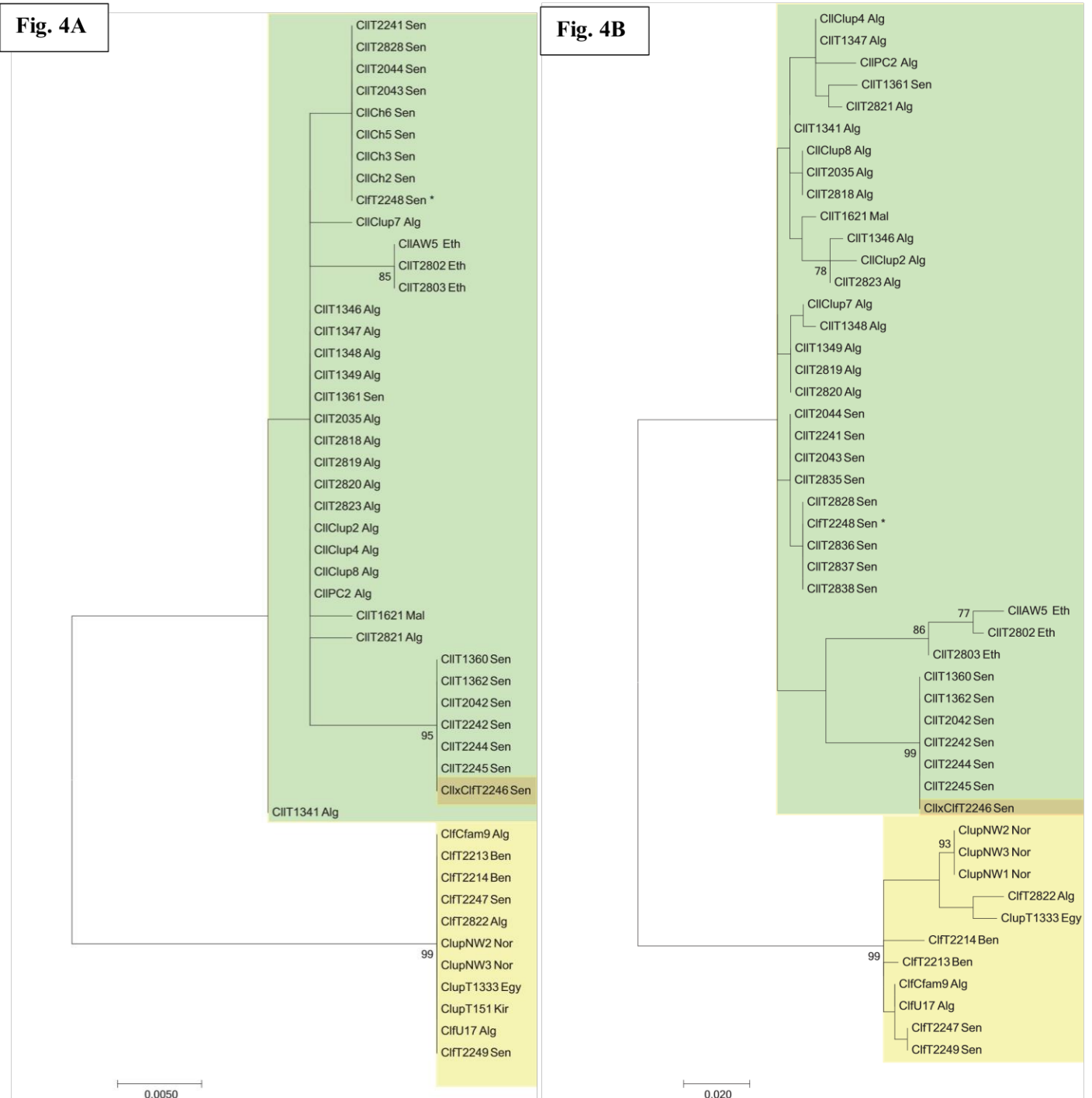


Fig. 4C

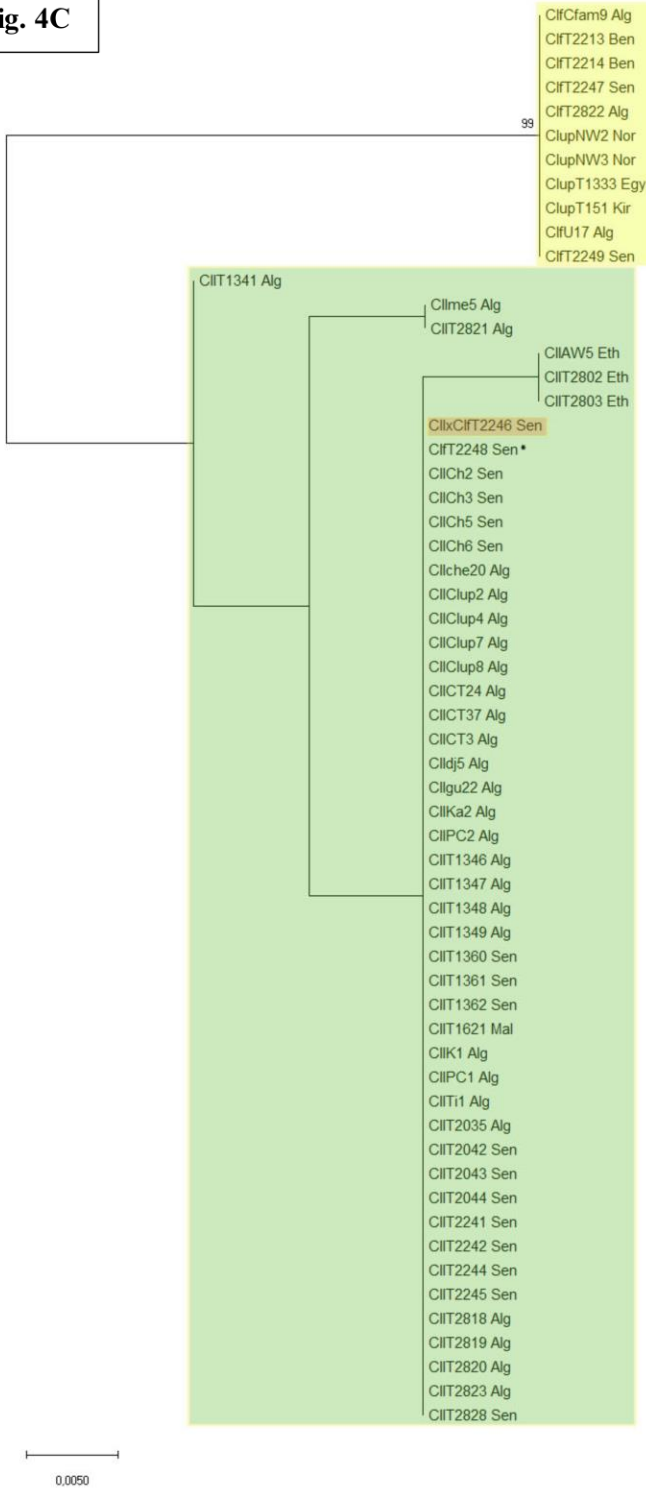
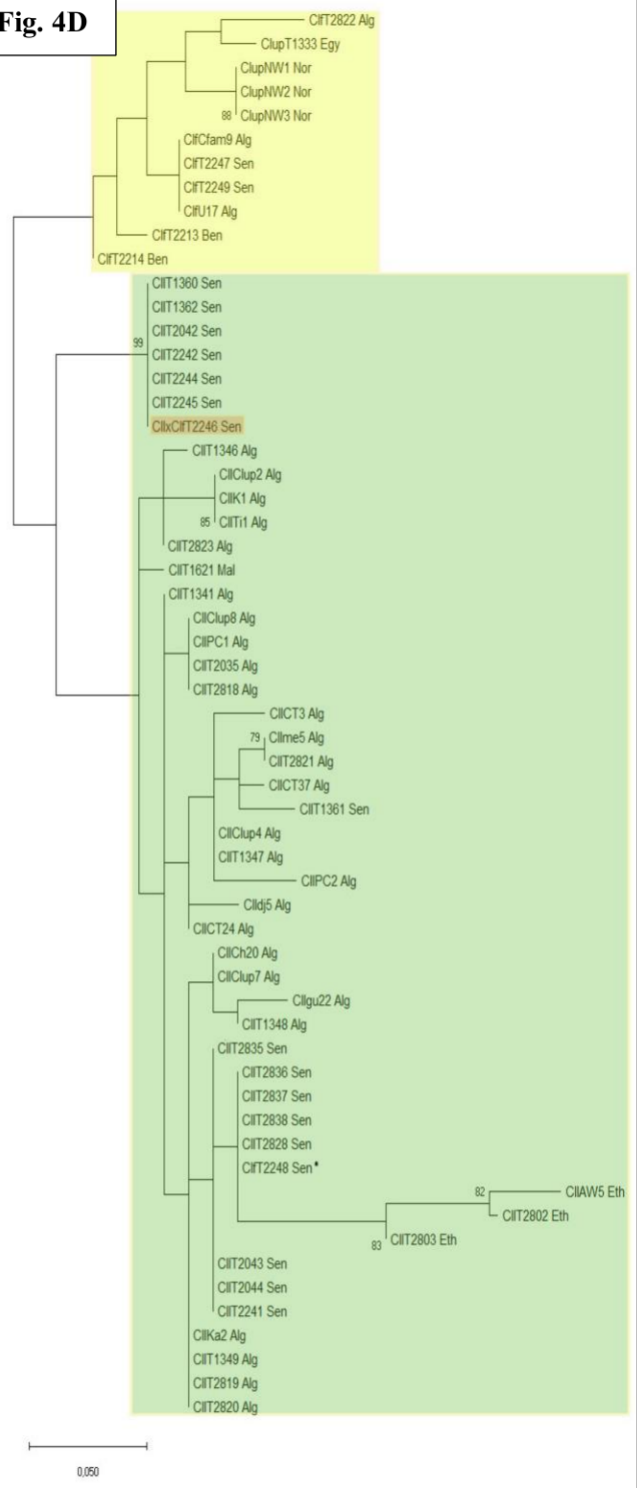


Fig. 4D



ANNEXE 5. Variations du régime saisonnier global du Loup africain, exprimées en fréquences relatives

Fréquences Relatives (%)	TLEMCEM				EL KALA			
	Printemps	Été	Automne	Hiver	Printemps	Été	Automne	Hiver
FRUITS	14,29	31,93	27,59	25,84	29,89	34,27	38,81	26,57
Fruits forestiers	8,73	6,99	22,77	18,90	23,49	18,78	32,34	22,06
Fruits cultivés	4,76	23,07	4,82	5,74	4,27	13,62	6,47	3,76
Fruits indéterminés	0,79	1,87	0,00	1,20	2,14	1,88	0,00	0,75
PLANTES	21,03	17,79	20,73	22,01	14,23	15,49	9,45	12,78
Plantes	20,63	16,65	19,56	21,77	12,57	15,02	9,45	12,53
Plantes indéterminées	0,40	1,14	1,17	0,24	1,66	0,47	0,00	0,25
MAMMIFERES	25,79	14,46	21,31	23,44	19,81	15,96	18,41	18,30
Mammifères de grande taille	16,67	9,18	12,70	14,11	7,95	6,57	3,98	6,27
Mammifères domestiques	3,77	4,14	6,13	5,74	7,83	5,87	5,47	5,51
Mammifères de taille moyenne	2,78	0,32	0,88	0,96	0,95	0,47	0,00	0,75
Micromammifères	2,38	0,81	1,31	1,67	2,14	2,11	8,46	5,01
Indéterminé	0,20	0,00	0,29	0,96	0,95	0,94	0,50	0,75
ARTHROPODES	19,05	21,93	14,45	10,77	20,28	23,47	15,42	22,31
Insectes	16,87	17,95	13,43	9,81	19,45	20,66	14,43	20,55
Arachnides	0,79	3,41	0,58	0,48	0,47	2,35	1,00	1,00
Crustacés	0,20	0,00	0,00	0,00	0,24	0,47	0,00	0,25
Myriapodes	0,40	0,08	0,15	0,48	0,12	0,00	0,00	0,25
Indéterminé	0,79	0,49	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
OISEAUX	7,94	6,66	5,69	8,85	4,63	3,05	4,48	6,52
Domestiques	3,57	3,57	3,50	5,98	0,71	0,47	0,00	0,75
Sauvages	2,78	2,68	1,90	2,15	2,73	2,58	1,99	5,51
Indéterminés	1,59	0,41	0,29	0,72	1,19	0,00	2,49	0,25
DECHETS	9,33	4,55	7,74	5,02	8,42	6,34	6,47	10,03
REPTILES	1,79	2,11	1,17	2,63	0,83	0,47	0,50	1,50
Sauriens	1,39	1,71	0,58	1,67	0,71	0,23	0,50	1,50
Ophidiens	0,20	0,41	0,15	0,00	0,00	0,23	0,00	0,00
Chéloniens	0,20	0,00	0,44	0,96	0,00	0,00	0,00	0,00
Indéterminé	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00
MOLLUSQUES	0,79	0,57	1,31	1,44	1,54	0,94	5,97	1,25
POISSONS	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,00	0,50	0,75
TOTAL	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

ANNEXE 6. Variations du régime saisonnier global du Loup africain, exprimées en fréquences d'occurrence

Occurrences relatives (%)	TLEMCEN				EL KALA			
	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver
FRUITS	33,33	76,31	65,40	58,33	74,67	83,16	84,31	69,29
PLANTES	54,49	67,07	56,87	56,82	45,33	51,58	33,33	36,22
MAMMIFERES	80,13	71,08	66,82	72,73	72,44	69,47	68,63	55,91
ARTHROPODES	47,44	63,86	35,55	24,24	55,11	62,11	43,14	48,82
OISEAUX	25,64	32,93	18,48	28,03	17,33	13,68	17,65	20,47
DECHETS	16,67	14,46	14,69	8,33	20,00	18,95	19,61	23,62
REPTILES	5,77	10,44	3,79	8,33	3,11	2,11	1,96	4,72
MOLLUSQUES	2,56	2,81	4,27	4,55	5,78	4,21	23,53	3,94
POISSONS	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,00	1,96	2,36
MINERAUX	18,59	16,06	13,27	12,88	1,78	13,68	3,92	0,79

ANNEXE 7. Comparaison des biomasses relatives et des fréquences relatives des proies mammaliennes entre les régions de Tlemcen et d'El Kala.

	TLEMCCEN		EL KALA	
	F%	B%	F%	B%
Grands Mammifères sauvages	59,65	70,44	33,13	49,10
Porc-épic	23,39	26,47	8,13	9,35
Sanglier	23,98	30,83	21,25	38,49
Cerf daim	7,31	11,75	0,00	0,00
Loup africain	4,39	0,07	3,75	1,27
Mouflon	0,58	1,32	0,00	0,00
Ongulés domestiques	26,02	26,01	36,88	47,45
Mouton	13,16	16,04	7,50	14,47
Vache	6,73	5,78	18,75	28,27
Chèvre	6,14	4,19	10,63	4,70
Mammifères moyens	6,43	2,56	2,50	0,31
Lapin de garenne	4,09	1,53	0,63	0,00
Lièvre brun	1,17	0,97	0,00	0,00
Hérisson	0,58	0,04	1,25	0,14
Mangouste	0,58	0,02	0,63	0,16
Micromammifères	7,89	0,99	27,50	3,15
Mulot sylvestre	5,56	0,71	20,00	1,94
Rat surmulot	1,17	0,17	1,25	0,55
Souris sauvage	0,29	0,10	2,50	0,16
Pachyure	0,29	0,00	0,00	0,00
Souris domestique	0,29	0,00	0,00	0,00
Rat rayé	0,29	0,01	0,00	0,00
Gerbille	0,00	0,00	0,00	0,00
Musaraigne	0,00	0,00	2,50	0,44
Lérot	0,00	0,00	1,25	0,05

Résumé

La présente étude est menée sur une espèce de Canidé nouvellement décrite en Afrique du Nord, le Loup africain *Canis lupaster* Hemprich et Ehrenberg, 1832, dans deux régions contrastées de l'Algérie : la région de Tlemcen, englobant le parc national et la réserve de chasse, et la région d'El Kala, représentée par son vaste parc national. Deux aspects importants y sont abordés : la génétique des populations du Loup africain, ainsi que son régime trophique.

Pour l'étude de la génétique des populations, nous avons génotypé les loups africains sur toute leur aire de répartition, ainsi que les chiens domestiques africains et les loups gris de référence. Les loups nord-ouest africains ont montré : (1) la plus grande diversité génétique telle qu'observée à partir de loci microsatellites et de marqueurs mitochondriaux + du chromosome Y, et (2) des signes possibles d'hybridation passée avec les loups gris. Nous avons aussi détecté deux zones d'hybridation récente entre les chiens domestiques et les loups africains, au nord-ouest du Sénégal et au centre de l'Éthiopie. Les hybrides présentaient des haplotypes d'ADN mitochondrial des loups africains, suggérant une directionnalité du flux génique entre les chiens africains mâles et loups africains femelles. Les chiens errants et les chiens de bergers présents dans les habitats dégradés occupés par les loups africains a pu favoriser l'hybridation. Nos résultats fournissent des preuves que, suite à l'origine hybride de *C. lupaster*, le génome du loup africain est toujours soumis à l'hybridation avec les descendants de *C. lupus*. Cela pourrait conduire à la dilution génétique des lignées de loups africains endémiques, comme en Afrique de l'Est, mais pourrait également impliquer la prévalence de maladies et la compétition pour les ressources avec les chiens domestiques. Notre étude est également la première à montrer un niveau significatif de différenciation (Φ ST et FST) entre les loups d'Afrique du Nord et d'Afrique de l'Ouest. Un criblage génétique plus large des loups africains sur toute leur aire de répartition devrait représenter de manière plus précise leur dynamique de populations et les enjeux potentiels liés au flux génique avec les chiens domestiques.

Le régime alimentaire du Loup africain montre un niveau de diversité aussi important. L'analyse de 1246 fèces, récoltées sur deux années et sur deux régions, a permis d'identifier 2838 items à Tlemcen et 1869 items à El Kala, réparties en 8 catégories : les mammifères, les fruits, les plantes, les arthropodes, les oiseaux, les déchets, les reptiles et les mollusques, auxquelles s'ajoutent les poissons à El Kala et les minéraux comme catégorie non énergétique. Ces résultats mettent en lumière sa remarquable plasticité comportementale et trophique. Ils révèlent un large spectre alimentaire, caractérisé par une grande variabilité spatiale et temporelle, adaptation stratégique lui permettant de s'ajuster aux fluctuations de la disponibilité des proies dans son environnement et soulignant son caractère opportuniste. Le sanglier occupe une place de prédilection dans sa diète, il représente la biomasse la plus importante de toutes les proies ingérées. Les déchets occupent une place inquiétante dans le spectre alimentaire, reflétant à la fois sa fréquentation croissante pour les milieux anthropisés, pouvant être à l'origine d'une forte persécution à l'égard de l'espèce (conflits autour du bétail notamment).

À l'heure actuelle, plusieurs actions s'avèrent cruciales, notamment instaurer un statut de protection officiel pour l'espèce, mettre en place des programmes de suivi et de protection des populations, la gestion des conflits entre loups et humains de manière proactive et efficace et l'amélioration de la gestion des déchets anthropiques dans les zones où les loups interagissent avec les activités humaines. Elles soulignent l'importance de prendre en compte les zones d'hybridation dans les stratégies de conservation et mettent en évidence les conséquences potentielles sur la transmission de pathogènes et la structure génétique des populations.

Mots clés : *Canis lupaster*, hybridations, conflits homme-faune, déchets, diversité génétique, diversité alimentaire.

Abstract

This study focuses on a recently described species of Canid in North Africa, the African Wolf (*Canis lupaster* Hemprich and Ehrenberg, 1832), in two contrasting regions of Algeria: Tlemcen, encompassing the national park and game reserve, and El Kala, represented by its vast national park. Two important aspects are addressed: the population genetics of the African Wolf and its trophic ecology.

African wolves were sequenced and genotyped across their entire range, along with African domestic dogs and reference samples of grey wolves. Northwest African wolves exhibited: (1) the greatest genetic diversity as observed from microsatellite loci and mitochondrial + Y-chromosome markers, and (2) possible signs of past hybridization with grey wolves. Two recent hybridization zones between domestic dogs and African wolves were detected, in northwestern Senegal and central Ethiopia. The hybrids displayed mitochondrial DNA haplotypes of African wolves, suggesting a directional gene flow from male African dogs to female African wolves. The roaming of stray and shepherd dogs in degraded habitats occupied by African wolves may have facilitated hybridization. Our findings provide evidence that, following the hybrid origin of *C. lupaster*, the genome of the African wolf is still subject to hybridization with descendants of *C. lupus*. This could lead to genetic dilution of endemic African wolf lineages, particularly in East Africa, and may also imply disease prevalence and competition for resources with domestic dogs. Our study is also the first to demonstrate a significant level of differentiation (Φ ST and FST) between North African and West African wolves. A broader genetic screening of African wolves across their range should more accurately depict their population dynamics and the potential stakes related to gene flow with domestic dogs.

The dietary analysis of the African wolf shows a similarly high level of diversity. The examination of 1,246 fecal samples collected over two years and from two regions identified 2,838 items in Tlemcen and 1,869 items in El Kala, distributed across 8 categories: mammals, fruits, plants, arthropods, birds, waste, reptiles, and mollusks, with the addition of fish in El Kala and minerals as a non-energetic category. These results highlight its remarkable behavioral and trophic plasticity, revealing a broad dietary spectrum characterized by spatial and temporal variability, a strategic adaptation allowing it to adjust to prey availability fluctuations in its environment, emphasizing its opportunistic nature. The wild boar occupies a preferred place in its diet, representing the most significant biomass of all ingested prey. Waste occupies a concerning place in the dietary spectrum, reflecting both its increasing presence in anthropized environments, which could lead to severe persecution of the species (particularly conflicts over livestock).

At present, several actions are deemed crucial, including establishing an official protection status for the species, implementing monitoring and protection programs for populations, managing conflicts between wolves and humans proactively and effectively, and improving the management of anthropogenic waste in areas where wolves interact with human activities. These actions underscore the importance of considering hybridization zones in conservation strategies and highlight potential consequences on pathogen transmission and population genetic structure.

Keywords : *Canis lupaster*, hybridization, human-wildlife conflicts, waste, genetic diversity, dietary diversity.



Population genetics of the African wolf (*Canis lupaster*) across its range: first evidence of hybridization with domestic dogs in Africa

Kahina Mallil¹ · Fabienne Justy² · Eli K. Rueness³ · Sylvain Dufour⁴ · Thibaut Totis^{5,7} · Cécile Bloch^{4,8} · Janette Baarman^{4,9} · Mansour Amroun¹ · Philippe Gaubert⁶

Received: 6 March 2020 / Accepted: 4 August 2020
© Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde 2020

Abstract

Despite the known genetic permeability among wolf-like canids, there is currently no evidence of gene flow between the recently acknowledged African wolf (*Canis lupaster*) and domestic dogs (*C. lupus familiaris*). We genotyped African wolves across their range, together with African domestic dogs and ‘reference’ grey wolves (*C. l. lupus*; not occurring in Africa). Northwestern African wolves showed (1) the greatest genetic diversity as observed from microsatellite loci and mitochondrial + Y-chromosome markers, and (2) possible signs of past admixture with grey wolves. We detected two zones of hybridization between domestic dogs and African wolves, in northwestern Senegal and central Ethiopia. Hybrids were intermediary in the nuclear genetic space separating African wolves from domestic dogs (and grey wolves), and were in majority assigned to domestic dogs in STRUCTURE. Hybrids showed mitochondrial DNA haplotypes of African wolves, suggesting gene flow directionality between male African dogs and female African wolves. The roaming of feral and shepherds’ dogs in degraded habitats occupied by African wolves may have promoted hybridization. Our results provide evidence that, subsequent to the possible hybrid origin of *C. lupaster*, the genome of the African wolf is still subject to admixture with *C. lupus* descendants. This could lead to the genetic dilution of endemic African wolf lineages, such as in eastern Africa, but may also imply disease prevalence and competition for resources with domestic dogs. Our study also is the first to show a significant level of differentiation (Φ_{ST} and F_{ST}) between North African and West African wolves. Wider genetic screening of African wolves across their range should depict more accurately their population dynamics and the potential stakes related to gene flow with domestic dogs.

Keywords Africa · African wolf · *Canis lupaster* · Domestic dog · Hybridization · Population genetics

Handling editor: Laura Iacolina.

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s42991-020-00059-1>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Kahina Mallil
mallikahina@gmail.com

✉ Philippe Gaubert
philippe.gaubert@univ-tlse3.fr

¹ Laboratoire Ecologie et Biologie des Ecosystèmes Terrestres (EBIOT), Université de Tizi-Ouzou, Tizi Ouzou, Algérie

² Institut des Sciences de l’Evolution de Montpellier (ISEM), UM-CNRS-IRD-EPHE, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France

³ Department of Biosciences, University of Oslo, Blindernvn. 31, 0316 Oslo, Norway

⁴ SYLVATROP, 26 Route de Vannes, 44100 Nantes, France

⁵ Unité Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, IRD, UCN, UA, Muséum National d’Histoire Naturelle, 61 Rue Buffon, CP 53, 75231 Paris Cedex 05, France

⁶ Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB), CNRS/UPS/IRD, Université Toulouse III Paul Sabatier, Bâtiment 4R1, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9, France

⁷ Present Address: 22 Rue des Remparts, 41110 Saint-Aignan sur Cher, France

⁸ Present Address: EAGLE Senegal, Dakar, Senegal

⁹ Present Address: Kaarnatie 7, 00410 Helsinki, Finland

Introduction

Wolf-like canids representing the genus *Canis* are an iconic, worldwide-distributed and ubiquitous group of mammalian carnivores that emerged recently, less than 1 Mya (Gopalakrishnan et al. 2018). Their evolutionary history and taxonomic boundaries have been the subject of intense scientific debates, notably because of the genetic permeability among *Canis* taxa, and of high conservation stakes as in the case of the grey wolf *C. lupus* and the Ethiopian wolf *C. simensis* (Allendorf et al. 2001; Bohling and Waits 2011; Hailer and Leonard 2008; Pilot et al. 2018; vonHoldt and Aardema 2020; vonHoldt et al. 2016).

Inter-species hybridization within the genus *Canis* has long been documented (Gray 1954; Mengel 1971), and seminal cases on the genetic identification of hybrids in mammalian carnivores targeted wolf-like canids from North America (Lehman et al. 1991; Wayne and Jenks 1991). Within *Canis*, long-term hybridization among grey wolves, coyotes (*C. latrans*) and domestic dogs, combined with local selective pressures, have led to the fixation of phenotypically distinct and genetically isolated taxa in North America (Gese et al. 2015; Heppenheimer et al. 2018). Such levels of gene flow have likely introduced beneficial, local adaptive variation in wild populations (Anderson et al. 2009; Kays et al. 2010; Monzón et al. 2014). In Europe and Asia, reports of hybridization among grey wolves, domestic dogs and golden jackals (*C. aureus*) further exemplify the permeability to gene flow within the genus *Canis* (Galov et al. 2015; Godinho et al. 2011; Pacheco et al. 2017; Pilot et al. 2018; Randi 2011; Vila et al. 2003).

The African continent, where four large canids were traditionally delineated (the Ethiopian wolf, the golden jackal, the side-striped jackal *C. adustus* and the black-backed jackal *C. mesomelas*), has recently been subject to a reinterpretation of the evolutionary history of wolf-like canids. Ferguson (1981) was the first to formally introduce the presence of a “small desert race” of grey wolf in northern Africa—the North African wolf *C. lupus lupaster*—that would co-exist with the African golden jackal. Seminal genetic investigations based on mitochondrial DNA have suggested that the phenotypes attributed to both the African wolves and African golden jackals actually belonged to the same lineage, closely related to the grey wolf and distinct from the Eurasian golden jackals (Gaubert et al. 2012; Nassef 2003; Rueness et al. 2011), as also supported by comparative morphology (Ferguson 1981; Viranta et al. 2017) and nuclear genomics (Rueness et al. 2015). Additional genomic assessments confirmed the phylogenetic distinction between the African wolf lineage and the (Eurasian) golden jackal, and considered the former as a distinct species of wolf-like canid, sister-species of coyotes and grey

wolves (Gopalakrishnan et al. 2018; Koepfli et al. 2015). There is clear support for *C. lupaster* being the appropriate species name of this recently re-erected taxon (Gaubert et al. 2012; Viranta et al. 2017), and we advocate the use of the common name ‘African wolf’ *contra* the misleading ‘African golden wolf’ (Gopalakrishnan et al. 2018; Koepfli et al. 2015), which would wrongly imply that the African wolf phenotypic spectrum is strictly golden jackal-like (see Gaubert et al. 2012). Interestingly, Gopalakrishnan et al. (2018) proposed that reticulated evolution between ancestors of grey and Ethiopian wolves was at the origin of the African wolf lineage, highlighting further the potential role of gene flow in shaping the evolution of wolf-like species around the world.

The African wolf shows high genetic diversity and extensive gene flow at the local scale (Eddine et al. 2020; Gaubert et al. 2012; Karssene et al. 2018), and weak levels of population differentiation at the regional scale, with the exception of the Kenyan + Ethiopian lineage that appears clearly distinct from western and northern African wolf populations (Gopalakrishnan et al. 2018; Koepfli et al. 2015). So far, past signatures of hybridization have been only detected at the extralimital range of the African wolf (from Egypt, including Sinai; Gopalakrishnan et al. 2018; Liu et al. 2017), involving both Middle East grey wolves and African domestic dogs. Even though interactions may be frequent between African wolves and African domestic dogs (Gaubert et al. 2012; Saleh et al. 2018), there is no confirmed evidence of current gene flow. Moreover, the observed differences in behavior and phenotypes involving solitary, typical wolf-like individuals *vs.* golden jackal-like family packs, have so far not been confirmed on genetic grounds, thus suggesting high phenotypic/behavioral plasticity in the African wolf (Gaubert et al. 2012), in turn rendering difficult the detection of hybrids.

Understanding geographic structuring and gene flow with other taxa may prove important for any future conservation/management strategies applied to a ‘new’ taxon such as the African wolf. Here, we sequenced and genotyped African wolf populations across their range, together with African domestic dogs, one putative African wolf x domestic dog hybrid and Eurasian grey wolves to (1) evaluate the prevalence of hybrids across the African wolf’s range, and (2) further assess population structure across the range of the African wolf.

Materials and methods

Biological sampling and DNA extraction

Our study totalizes 62 samples of wolf-like representatives, mostly from Africa (ca. 94%). We collected 48 samples of

African wolf (*C. lupaster*) from western, northern and eastern Africa, including northwestern Senegal (16 individuals/6 localities), northeastern Mali (1/1), northern Algeria (28/22) and central Ethiopia (3/2) (Table S1). We also collected eight samples of African domestic dogs (*C. l. familiaris*) from northern Algeria, northwestern Senegal and southern Benin. One African wolf x domestic dog hybrid identified on phenotypic grounds in Senegal was also included in the study. Five grey wolves (*C. l. lupus*) from Sinai, Egypt (1; Gaubert et al. 2012) and Eurasia (4; Kirghizstan and Norway) were also sampled as 'reference' samples (i.e. as wild ancestors of the African domestic dogs). Samples were of diverse nature and quality, including—from most to less frequent—biopsies from dead animals (tissue and skin), faeces, ear punches from decomposed carcasses, moulted hairs and sun-dried material (skin and cranial connective tissues) (Table S1).

Genomic DNA was extracted from 'fresh' samples (biopsies and ear punches; $N=33$) with the DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN, Courtaboeuf, France), following the manufacturer's recommendations. Hairs ($N=8$) were extracted using a standard CTAB/chloroform-isoamyl protocol (Doyle 1991). Degraded samples ($N=10$) were processed in an isolated, dedicated platform (Plateforme ADN degrade—Labex CeMEB, Université de Montpellier, France), with negative controls all through the extraction steps. Sun-dried skins and connective tissues were extracted using the DNeasy Blood and Tissue Kit, adding 4 μ l of DTT (1 M) and an additional 20 μ l of proteinase K during the lysis. For each faecal sample ($N=11$), ca. 200 mg was reduced to powder with the Bullet Blender[®] Homogenizer using two to three stainless steel balls (Next Advance, Troy, NY, USA) in 2 ml Safe-Lock[®] tubes (Eppendorf, Montesson, France) for 2–3 min at speed 10. Genomic DNA was extracted with the QIAamp DNA Stool Mini Kit (QIAGEN) following the manufacturer's recommendations. Final DNA elution was made twice ($2 \times 50 \mu$ l H₂O) to maximize DNA recovery.

PCR amplification and nucleotide sequencing

We amplified two mitochondrial fragments and adapted our primer amplification strategy according to DNA quality. For fresh samples, we amplified a 402 bp cytochrome *b* fragment (cytb) and a 288–295 bp control region fragment (CR) following Gaubert et al. (2012). From the alignment of a series of cytb and CR sequences obtained for several representatives of wolf-like taxa (data not shown), we designed two specific primer pairs using the Primer3 web platform (<https://primer3.ut.ee/>) to amplify shorter fragments from degraded samples (cytb2—158 bp; CR2—125–126 bp; Table 1). PCR cycle conditions followed Gaubert et al. (2017).

PCR products were sequenced in both directions on an A3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) at Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, Université de Montpellier, France). Nucleotide sequences were aligned by eye in BioEdit 7.1.3 (Hall 1999) and the new haplotypes were deposited in Genbank (accession numbers MT108904–MT108920).

Gender identification of our samples was done via PCR visualization through agarose gel electrophoresis using the co-amplification of a 176 bp SRY segment (σ) and a 245 bp ZFX control (σ / ω), as detailed in DeCandia et al. (2016).

Microsatellite genotyping

We genotyped our samples using eight autosomal loci (CXX.172, CXX.204, CXX.225, CXX.250, CXX.2, 468, 502, 622; Ostrander et al. 1993, 1995) and two Y-linked loci (99,035, MS34B; Bannasch et al. 2005; Sundqvist et al. 2001) originally developed in domestic dogs (Table S2), but for most of them extensively used in wolf-like canids population genetics and hybrid detection (e.g., Adams and Waits 2007; García-Moreno et al. 1996; Gottelli et al. 1994; Hindrikson et al. 2012; Iacolina et al. 2010; Roy et al. 1994).

Samples were genotyped through two multiplex PCRs using the Multiplex PCR Kit (QIAGEN). Multiplex 1

Table 1 Primer pairs used to amplify the two mitochondrial gene fragments (cytochrome *b* and control region) in *Canis* spp.

Gene	Primer pairs	Primer sequence	Annealing T°	Fragment length (bp)	Source
Cytochrome <i>b</i>	GVL14724	GATATGAAAAACCATCGTTG	50 °C	402	Modified from Irwin et al. (1991)
	H15149	CTCAGAATGATATTTGTCCTCA			Modified from Kocher et al. (1989)
	cytb2FCanis	TAGGAGTATGCTTRATTCTAC	54 °C	158	This study
	cytb2RCanis	TATAGGCCTCGTCTACATG			This study
Control region	CR1F	CCACTATCAGCACCCAAAGC	61 °C	288–295	Palomares et al. (2002)
	CR2R	CCCGGAGCGAGAAGAGG			Palomares et al. (2002)
	CR2FCanis	GTACGTCGTGCATTARTGGYTT	61 °C	125–126	This study
	CR2RCanis	ACATTACGAGCAAGGRTTGATG			This study

(M1) included loci CXX.204, CXX.250, 468, MS34B and CXX.225, and multiplex 2 (M2) included loci 99035, 502, CXX.2, CXX.172 and 622. Multiplexing reactions were performed with 2X QIAGEN Multiplex PCR Master Mix (1X final concentration), 0.1–0.2 mM primer mix (forward and reverse) and c. 10–20 ng DNA template for a final volume of 10 μ l. PCR cycling conditions followed the manufacturer's recommendations, with an annealing temperature of 57 °C and 38 cycles for both mixes. Random singleplex PCRs on all the loci were performed to check the accuracy of the multiplexing approach. For degraded and faecal DNAs, we followed the modified multiple-tube approach detailed in Ferrando et al. (2008) to circumvent genotyping errors due to null/false alleles and allelic dropout (Taberlet et al. 1996). We performed a minimum of three PCR replicates per locus and sample. PCR products were analysed on an A3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) at ISEM and allele size was scored with STRand v. 2.4.109 (Toonen and Shayne 2001; <https://www.vgl.ucdavis.edu/STRand>). Genotyped individuals totalized at least six autosomal loci.

Analysis of nucleotide sequences

Because cytb + CR coverage was sometimes partially overlapping among individuals, we used four different alignments of mitochondrial DNA (mtDNA) sequences to cross-validate our phylogenetic and genetic diversity analyses: (1) 402 bp cytb sequences (cytb1; $N=48$); (2) 158 bp cytb sequences (cytb2; $N=59$); (3) 297 bp CR sequences (CR1; $N=48$); (4) 126 bp CR sequences (CR2; $N=59$). Here, Cytb2 and CR2 included the short nucleotide sequences obtained from the degraded DNA samples.

Genetic diversity indices for African wolf populations (Algeria, Senegal and Ethiopia), grey wolves and African domestic dogs were calculated in DNASP v. 6.12.01 (Librado and Rozas 2009), including haplotype number (h), haplotype diversity (H_d), nucleotide diversity (π) and average number of nucleotide differences (k).

Phylogenetic analysis assignment between all the mtDNA sequences of the African wolf and grey wolf + domestic dog lineages (for mitochondrial tree partitions within *Canis*, see Gaubert et al. 2012) was done using maximum likelihood (ML) phylogenetic analysis in MEGA v. 10.0.2 (Kumar et al. 2018). Because the tree topologies based on the four alignments were similar (see “Results”), we also conducted a phylogenetic analysis on the concatenated dataset ($N=60$; 699 bp). Best-fit models of sequence evolution were selected for each dataset using the BIC scores (Schwarz 1978), as follows: cytb1 = T92, cytb2 = K2, CR1 = HKY + G + I, CR2 = T92 + G, concatenated = T92 + G + I. Node support along the trees was estimated with 1,000 bootstrap replicates (Felsenstein 1985).

To assess haplotype distribution among the African wolf and grey wolf + domestic dog lineages, we used the most informative mtDNA alignments (cytb1 and CR1) and built median-joining networks in Network v. 5.0.1.1 (<https://www.fluxus-engineering.com>), with $\epsilon=0$ to minimize alternative median networks (Polzin and Daneshmand 2008). Haplotypes were collapsed with DNASP.

We also used cytb1 and CR1 to compute pairwise Φ_{ST} (pairwise difference distances) in ARLEQUIN v. 3.5.2.2 (Excoffier and Lischer 2015), and estimate differentiation among African wolves (Algeria, Senegal, Ethiopia), grey wolves and African domestic dogs. Significance levels ($P < 0.05$) of pairwise Φ_{ST} values were computed from 10,000 random permutations.

Analysis of microsatellites

The eight autosomal loci were examined for misscoring, allele dropout and null alleles using MICROCHECKER v.2.2.3. (Van Oosterhout et al. 2004) in the two best represented geographic populations (Algeria— $N=18$; Senegal— $N=16$). We used GENEPOP v. 4.7.0 (Rousset 2017) to perform exact tests of deviation from Hardy–Weinberg equilibrium and linkage disequilibrium among loci (Guo and Thompson 1992) in the Algerian and Senegalese populations. Significance levels were calculated by the Markov-chain method using 10,000 dememorization steps, 500 batches and 1000 subsequent iterations per batch to keep the standard error estimates < 0.01 (Raymond and Rousset 1995).

Genetic diversity was measured for all populations ($N=47$) as the average number alleles (N_a), effective number of alleles (N_e), observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities for each geographic population using GenAIEx v. 6.5 (Peakall and Smouse 2006) and FSTAT v. 2.9.3.2 (Goudet 2001). We applied the rarefaction method implemented in HP-RARE v. June-6–2006 (Kalinowski 2005) to estimate allelic richness (A_R) and private allelic richness (PA_R) (minimum sample size = 6 genes). We calculated the inbreeding coefficient (F_{IS}) (Weir and Cockerham 1984) for each population using FSTAT with 10,000 permutations. We used the false discovery rate (FDR) technique to eliminate false assignment of significance by chance under $\alpha=0.05$ (Verhoeven et al. 2005). The multilocus tagging option was run in GenAIEx to assess the proportion of identical genotypes in our dataset (sub-option ‘Matches’).

Genetic diversity in the two Y-chromosome loci was measured as the number of different and effective alleles (N_a^* , N_e^*), Shannon's allele information index (I), haplotypic diversity (h), and unbiased haplotypic diversity (uh) in GenAIEx. The two Y-chromosome loci were also jointly scored as haplotypes (99035 + MS34B) and their respective frequencies estimated across each population.

We used the autosomal loci to carry out principal component analysis (PCoA) among individuals, by calculating a squared distance matrix (Φ) (Smouse and Peakall 1999) in GenAEx.

We estimated genetic differentiation among populations by pairwise estimates of F_{ST} (identical to the extended θ_{WC}) (Weir and Cockerham 1984). We assessed significant departure from zero using 10,000 permutations in ARLEQUIN.

We used STRUCTURE v.2.3.4 (Pritchard 2010; Pritchard et al. 2000) to assess population structure among African wolves, European grey wolves and African domestic dogs, combining the eight autosomal loci (diploid) and the two Y-chromosome loci (haploid). A second analysis excluding the Y-chromosome loci was run in order to assess the potential influence of Y-chromosome loci on the output of STRUCTURE (notably because Y-chromosome loci involved a fair level of missing data). We performed 20 independent runs for $K=1-8$ using 10^5 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations and burnin = 10^4 , assuming admixture and uncorrelated allele frequencies. Given the large intra-population variance, the unbalanced sampling among populations and the weak structuring signal observed when running STRUCTURE with genetic information only (data not shown), we used prior population information using the LOCPRIOR model (Hubisz et al. 2009). Based on F_{ST} values (see “Results”) and geographic proximity, we delimited four ‘populations’ (African wolves from Algeria–Senegal–Mali, African wolves from Ethiopia, grey wolves, and African domestic dogs), excluding the putative hybrid (T2246). We estimated the most likely K value using the ΔK method (Evanno et al. 2005) as implemented in Structure Harvester (Earl and VonHoldt 2012).

Results

Nucleotide sequences

The different ML phylogenetic trees based on the four mitochondrial sequence alignments and the concatenated dataset yielded similar topologies (although less supported with the shorter alignments cytb2 and CR2), where African wolves (from Algeria, Senegal, Mali and Ethiopia) and grey wolves + African domestic dogs clustered into two distinct lineages (Fig. 1, Figs S1 and S2). Although there was no clear phylogenetic pattern within each lineage, two clusters were consistently identifiable in African wolves, including a Senegalese lineage with no specific geographic delimitation and the Ethiopian lineage. One domestic dog from Senegal (T2248) was phylogenetically assigned to the African wolf. The hybrid specimen from Senegal that was identified *a priori* on phenotypic grounds (T2246) also grouped with the African wolf lineage.

We detected 4 new cytb1 haplotypes and 11 new CR1 haplotypes in the African wolf, and 3 new CR1 haplotypes in the African domestic dog (Table S1). Haplotype networks showed a similar, clear-cut separation between African wolf and grey wolf + African domestic dog haplogroups (cytb1-CR1: 12–20 mutations; Fig. 2), with a single cytb1 haplotype for grey wolves + African domestic dogs (vs. eight CR1 haplotypes). The hybrids T2246 and T2248—as detected from the phylogenetic analysis—clustered with African wolves. Within the African wolf lineage, there was no strong geographic structure, although haplotypes were in general unique to each country. The most common cytb1 haplotype (H4— $N=14$) was shared between Algeria and Senegal. Within the African wolf haplogroup, the 19 CR1 haplotypes were evenly distributed in terms of relative frequencies and none was shared between Algeria and Senegal. Mutation numbers separating haplotypes within African wolves ranged between 1–3 (cytb1) and 1–8 (CR1). The Ethiopian lineage and the distinct Senegalese lineage (H3-H7_{cytb1}/H8-H19-H22-H23_{CR1}) showed the greatest distances from the rest of the African wolves (Fig. 2).

Molecular sexing established the presence of 24 ♀ and 25 ♂ in our dataset (eight feces and five degraded tissues could not be sexed), with only two conflicts occurring between visual and molecular diagnostics (Table S1).

The genetic diversity indices based on the four mitochondrial sequence alignments generally yielded similar values and trends (Table S3). Grey wolves had the lowest genetic diversity values, whereas Algerian and Senegalese populations of African wolf generally had the highest values, followed by Ethiopian individuals of African wolf and African domestic dogs. The overall measure of genetic differentiation among populations was high ($\Phi_{STcytb1-CR1}=0.898-0.718$; $P<0.001$). Genetic variability among populations (cytb1-CR1: 90–72%) was greater than the variability within populations (10–28%). All the pairwise comparisons showed a significant level of differentiation ($P<0.05$; Table S4) with cytb1 and CR1, except between grey wolves and African domestic dogs (cytb1). We observed the highest Φ_{ST} values for African wolves vs. grey wolves + domestic dogs ($>0.889-0.786$), and the lowest Φ_{ST} values among African wolf populations ($<0.569-0.494$), with intermediary values for the pair Ethiopian–Algerian populations of African wolf (0.855–0.668).

Microsatellites

There was no evidence of mis-scoring, large allele dropout or null alleles in the Algerian and Senegalese populations ($P>0.05$; data not shown). There was no significant departure from Hardy–Weinberg equilibrium. Linkage disequilibrium was only detected between the pair of loci 502-CXX.172 in the Algerian population. All the individuals

Fig. 1 Midpoint rooted maximum likelihood phylogenetic tree of African wolves, grey wolves and African domestic dogs based on the concatenated cytochrome *b* and control region sequences. Values at nodes correspond to bootstrap support > 75%. Horizontal bar indicates 1.0% divergence. Clup = Grey wolf; Clf = African domestic dog; CII = African wolf. Sample numbers refer to Table S1. Yellow box = cluster “grey wolves/African domestic dogs”; green box = cluster “African wolves”; asterisks = African wolf × African domestic dog hybrids identified *a priori* (T2246) and *a posteriori* (T2248)

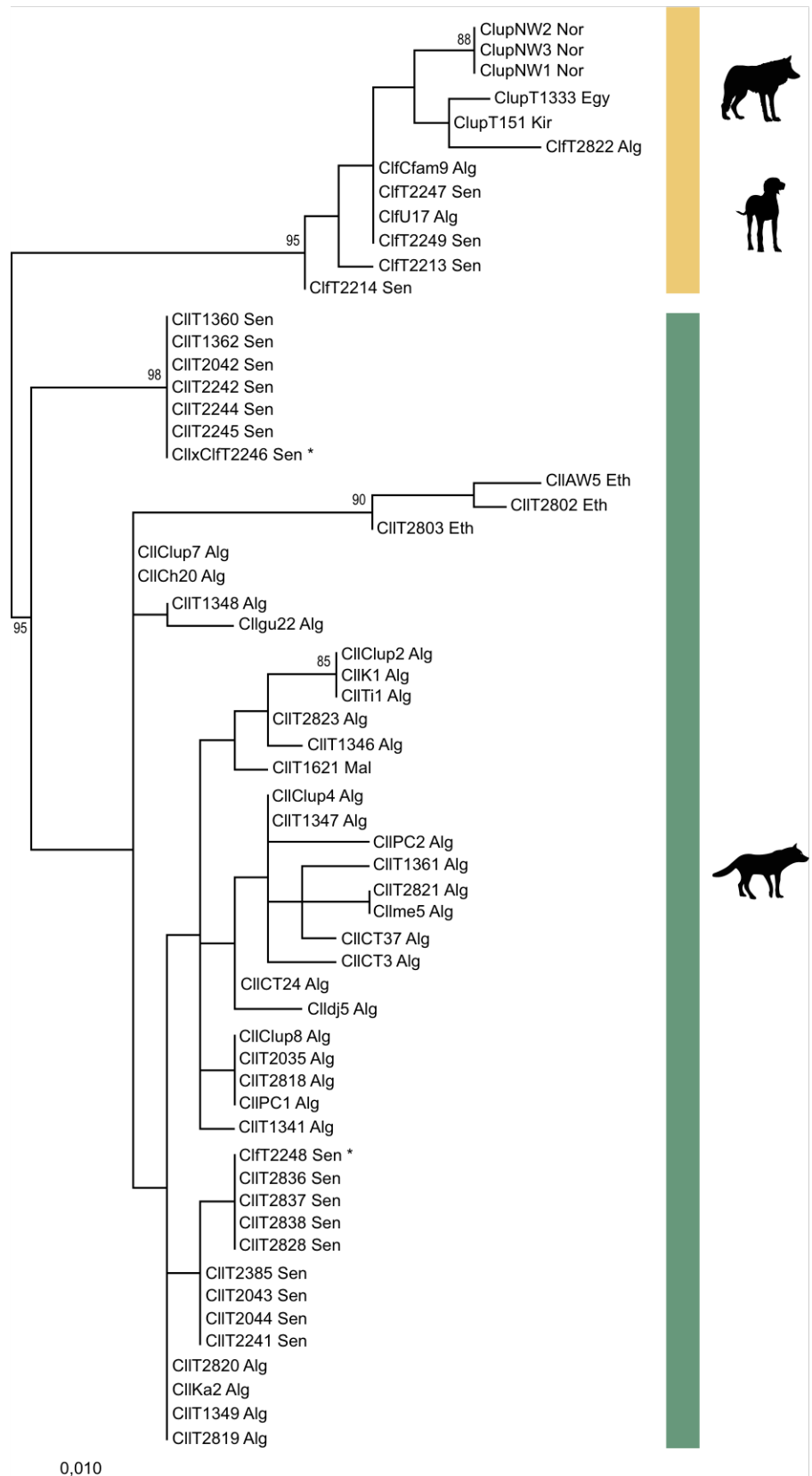
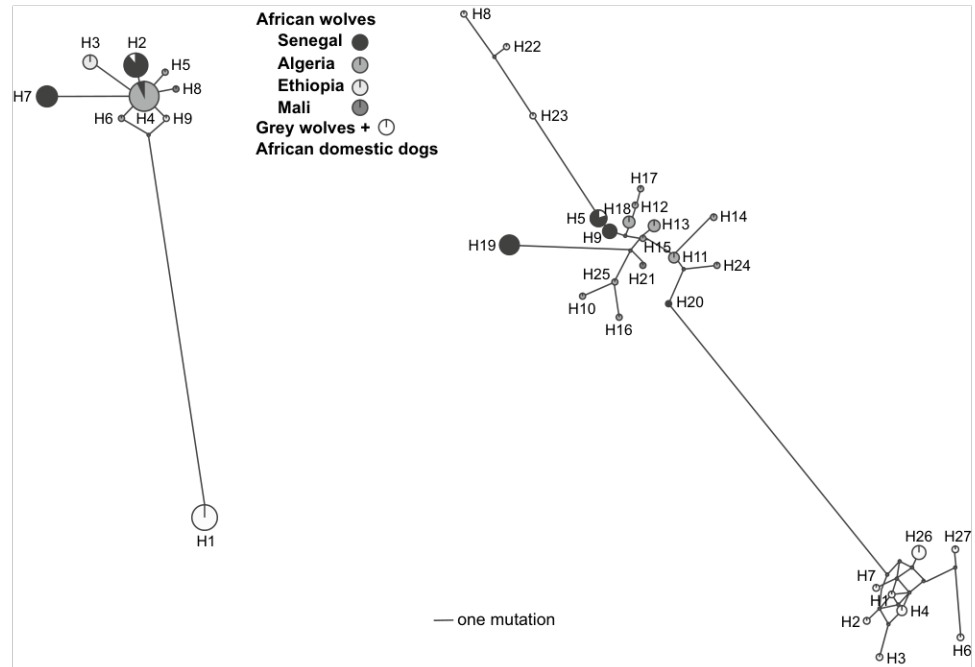


Fig. 2 Haplotype networks between African wolves, grey wolves and African domestic dogs based on *cytb1* (left) and CR1 (right). Haplotype numbers refer to Table S1. Size of circles reflects the number of samples for a given haplotype (e.g., H6_{*cytb1*} represents one sample). Small grey circles without numbers are hypothesized (missing) haplotypes



showed unique genotypes. All the diversity indices pointed out to higher genetic diversity in the Algerian and Senegalese populations (African wolves) compared to Ethiopian (African) wolves, grey wolves and African domestic dogs (Table 2). In Algerian-Senegalese populations, the

effective number of alleles was approximately twice as high as in the other ‘populations’ (5.01–5.67 vs. 2.71–2.83). African domestic dogs had the highest inbreeding coefficient value ($F_{IS} = 0.226$). The trend was similar in the two Y-chromosome loci (Table 3), except that grey wolves

Table 2 Genetic diversity among African wolves (Algeria, Senegal and Ethiopia), grey wolves and African domestic dogs, based on autosomal loci

	N	N_a	N_e	H_e	H_o	A_R	PA_R	F_{IS}
African wolves—Algeria	18	9.250	5.668	0.783	0.800	4.08	0.84	0.009
African wolves—Senegal	16	6.875	5.006	0.744	0.812	3.79	0.85	-0.060
African wolves—Ethiopia	3	3.125	2.713	0.590	0.625	3.13	0.46	0.143
Grey wolves	4	3.375	2.828	0.559	0.656	3.03	0.59	-0.030
Domestic dogs—Africa	6	3.500	2.819	0.581	0.504	2.90	0.37	0.226*

N_a average number of alleles, N_e effective number of alleles, H_e expected heterozygosity, H_o observed heterozygosity, A_R allelic richness, PA_R private allelic richness, F_{IS} inbreeding coefficient

* $P < 0.05$

Table 3 Genetic diversity among African wolves (Algeria, Senegal), grey wolves and African domestic dogs, based on Y-chromosome loci

	Locus	N	N_a^*	N_e^*	I	h	uh
African wolves—Algeria	99035	5	4	3.57	1.33	0.72	0.90
	MS34B	5	4	3.57	1.33	0.72	0.90
African wolves—Senegal	99035	11	4	3.10	1.24	0.68	0.75
	MS34B	11	4	2.69	1.17	0.63	0.69
Grey wolves	99035	3	3	3.00	1.10	0.67	1.00
	MS34B	3	2	1.80	0.64	0.44	0.67
Domestic dogs—Africa	99035	4	2	1.60	0.56	0.38	0.50
	MS34B	4	1	1.00	0.00	0.00	0.00

N_a^* number of different alleles, N_e^* number of effective alleles, I Shannon’s Information Index, h haplotype diversity, uh unbiased haplotype diversity

Fig. 3 Principal components analysis (PCoA) between individuals of African wolves, grey wolves and African domestic dogs based on autosomal loci

also shared the highest genetic diversity values with the Algerian-Senegalese populations (unbiased haplotypic diversity $u_h = 0.67\text{--}1.00$) relative to African domestic dogs (0.00–0.50).

Principal component analysis (PCoA) plots showed genetic structure among ‘populations’ (Fig. 3), with African wolves (Algeria, Senegal, Mali and Ethiopia) and grey wolves + African domestic dogs separating along PCI (c. 12% of explained variance). The African wolves from Ethiopia and the putative hybrid T2246 from Senegal had an intermediary placement between the two groups, although T2246 was slightly closer to grey wolves and African dogs on PCI and III (c. 18.4% cumulated).

The overall measure of genetic differentiation among all populations was high ($F_{ST} = 0.206$; $P = 0.001$). Genetic variability within populations (88%) was greater than the variability among populations (12%). All the pairwise comparisons showed a significant level of differentiation ($P < 0.05$; Table S5). We observed the highest F_{ST} values (> 0.200) between African wolves and grey wolves + domestic dogs, and the lowest F_{ST} value (0.019) between Algerian and Senegalese wolf populations.

The Y-chromosome haplotypes (99035 + MS34B) were private to Algerian wolves (H1–H5; $N = 5\text{♂}$) and African domestic dogs (H6–H7; $N = 4\text{♂}$). The Senegalese wolves (H11–H14; $N = 9\text{♂}$) and the grey wolves (H10; $N = 1\text{♂}$) had both private haplotypes as well as two shared haplotypes (H8–H9; $N = 4\text{♂}$) (Fig. S3).

The Bayesian clustering analyses conducted with STRU CTURE on the combined dataset (autosomal + Y-chromosome loci) and the autosomal loci alone yielded similar results (Figs. 4 and S4). The most likely K value was 2, whereas the highest $\text{Ln Pr}(X|K)$ value was for $K = 3$ (Fig. S5). $K = 2$ separated (1) African wolves from Algeria, Senegal and Mali (North and West African wolves: NAW) from (2) African wolves from Ethiopia (AWE), grey wolves (GW) and African domestic dogs (ADD).

At $K = 2$, admixed individuals of African wolves were detected in NAW (4 in Algeria, 2 in Senegal) and in AWE (1) (Table S1; Fig. 4; Fig. S4). The hybrid from Senegal (T2246) was mostly assigned to the cluster grouping AWE + GW + ADD. At $K = 3$, GW were distinguished from AWE and ADD, with the hybrid T2246 and AWE mostly assigned to ADD, whereas the six NAW individuals were admixed with GW. At $K = 4$, AWE were assigned a distinct cluster mixed with ADD. Because K values between 5 and 8 did not result in further clustering pattern within the dataset, we consider $K = 4$, which delineates among African wolves from northwestern Africa (NAWA), African wolves from

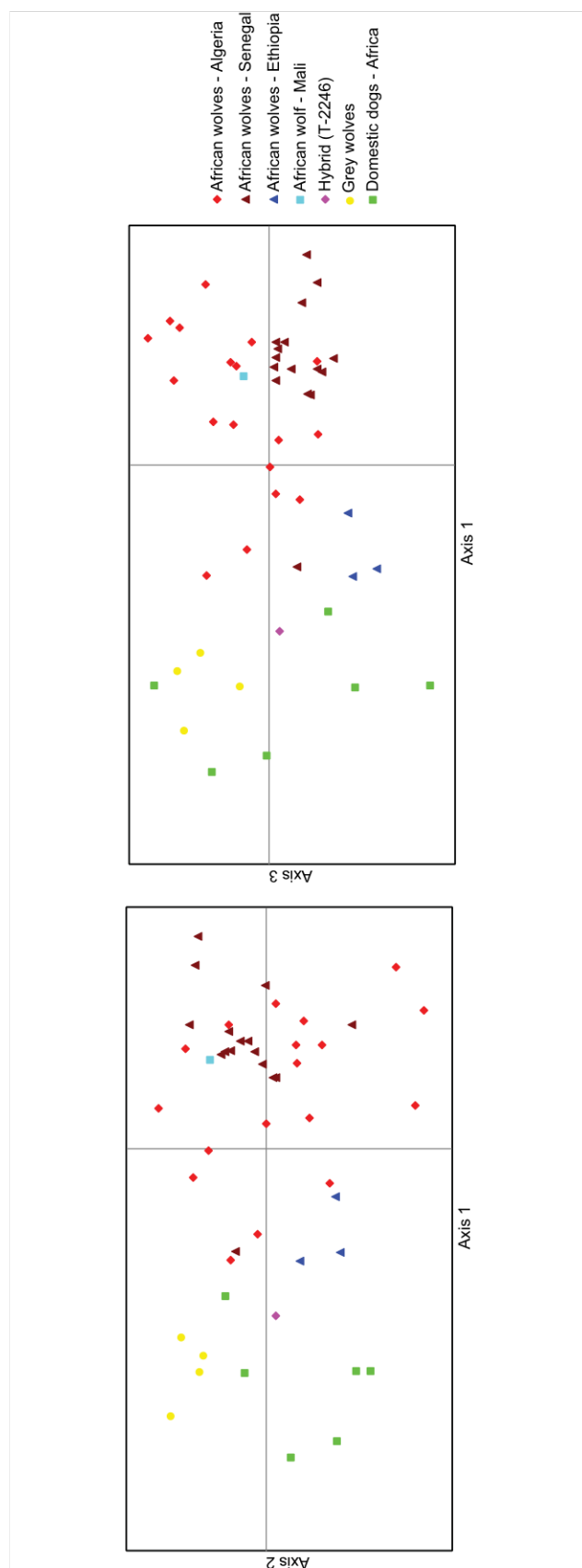
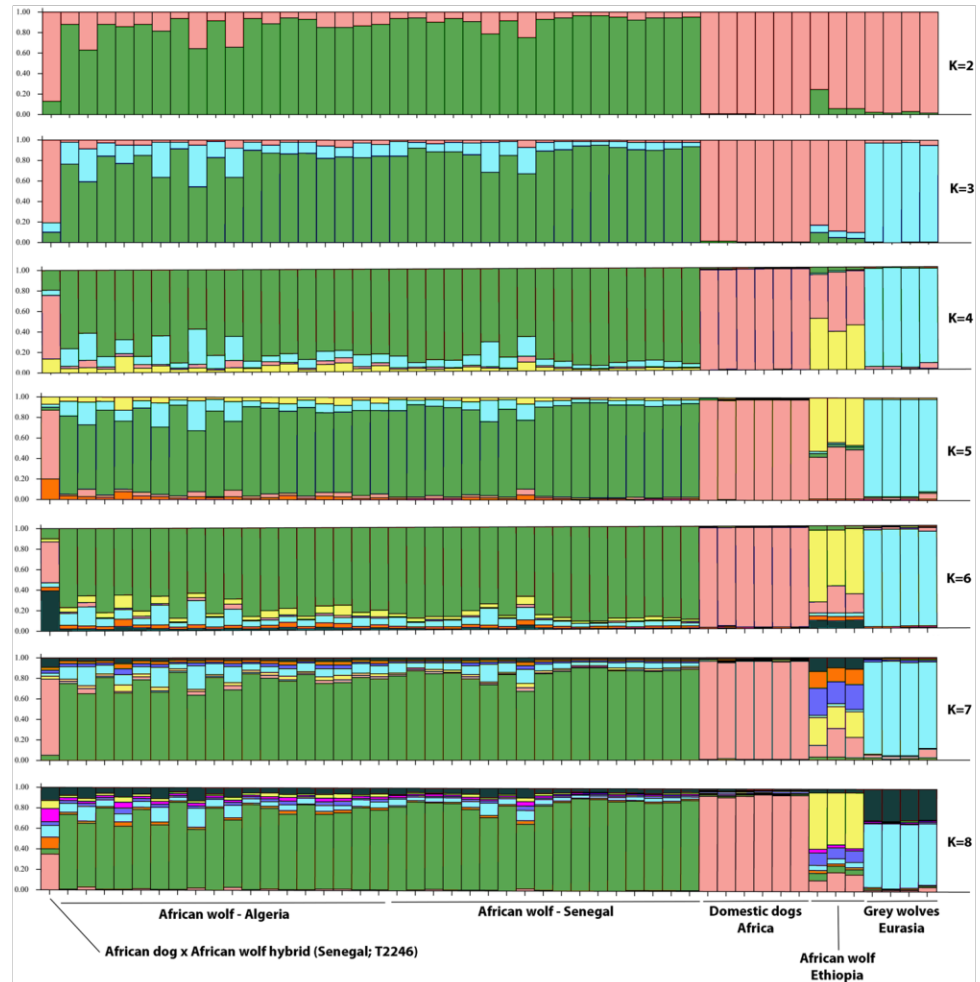


Fig. 4 Plots of the probabilistic assignments inferred in STRU CTURE among individuals of African wolves, African domestic dogs, grey wolves and their hybrids, using autosomal + Y-chromosome loci. Each individual is represented by a vertical bar. K varies from 2 to 8



Ethiopia (AWE; admixed), African domestic dogs (ADD) and grey wolves (GW), to parentally assign the detected hybrids. As such, the six individuals of NAWW show signs of admixture with grey wolves, whereas the hybrid T2246 from Senegal is highly admixed with African domestic dogs. All three AWE were admixed with African domestic dogs.

Discussion

Our approach combining mtDNA sequencing and autosomal/heterosomal genotyping confirmed several genetic diversity trends observed in previous studies, including large-scale genomic investigations. Although our study included a relatively reduced sample set of African dogs and grey wolves that may have biased estimates of genetic diversity and differentiation, we see this congruence with previous investigations as a token of the reliability of our data. African domestic dogs generally showed the lowest diversity estimates with a high level of inbreeding as observed in domestic dogs in general (Leroy 2011; Liu et al.

2017; vonHoldt et al. 2010), whereas northwestern African wolf populations (from Algeria and Senegal) had the greatest genetic diversity (Gaubert et al. 2012; Karsene et al. 2018). The Senegalese wolves shared two Y-chromosome haplotypes with the grey wolves and introgressed African wolves were detected in Senegal and Algeria, in line with a scenario of historical gene flow between northwestern African wolves and grey wolves (Gopalakrishnan et al. 2018). However, this last result should be interpreted with caution, as it may also originate from the relative lack of resolutive power of our microsatellite set at $K=2$.

The analysis of mtDNA data (phylogenetic trees, haplotype networks and Φ_{ST} values) confirmed the clear-cut separation between the lineages of African wolves and grey wolves + African domestic dogs (Gaubert et al. 2012; Koepfli et al. 2015; Rueness et al. 2011), and by the same occasion the usefulness of this marker to assess gene flow directionality between wolves and dogs (Ardalan et al. 2011; Klütsch et al. 2011). The analysis of nuclear markers (PCoA, F_{ST} values) also suggested differentiation between the two lineages, with a few remarkable exceptions.

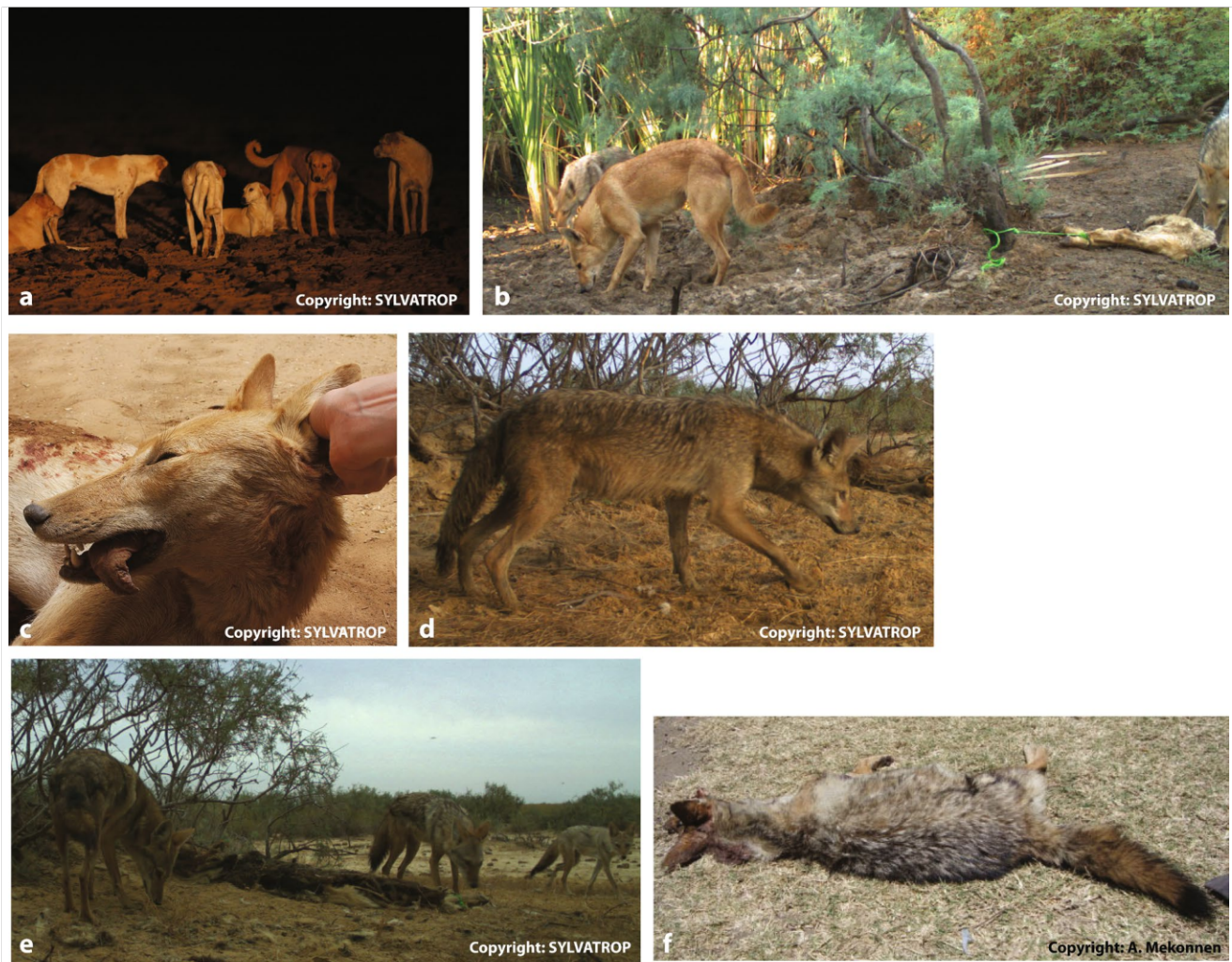


Fig. 5 Phenotypic variation among African wolves, domestic dogs and their hybrids. **a** Pack of feral African dogs, Senegal (C. Bloch); **b** a potential African wolf \times domestic dog hybrid foraging with two African wolf-like individuals, Senegal (J. Baarman); **c** hybrid T2246,

Senegal (C. Bloch); **d** individual without the stripes or blotches typical of African wolves, Senegal (J. Baarman); **e** two wolf-like individuals feeding on the same site with a smaller, jackal-like individual, Senegal (J. Baarman); **f** Hybrid AW5, Ethiopia (A. Mekonnen)

Our main contribution to the population genetic assessment of the African wolf resides in the detection of gene flow between African domestic dogs and African wolves across their range. In Africa, hybridization between wild *Canis* and domestic dogs had only been reported in the endangered Ethiopian wolf (Gottelli et al. 1994). Recently, Gopalakrishnan et al. (2018) identified a grey wolf \times African wolf hybrid from Sinai (Asia), at the extralimital, northeastern range of the African wolf.

We detected a first zone of hybridization between African wolves and domestic dogs in northwestern Senegal (Kheune). The putative hybrid (a female; Fig. 5) was genetically confirmed as having an African wolf mitogenome and a genotype dominated by the domestic dog. We discovered another case of hybridization through the ‘misplacement’

of a female domestic dog within the African wolf mtDNA lineage (genotype not available).

We also identified a second zone of hybridization in central Ethiopia. The three African wolves from Ethiopia (Ziway and Arussi) occupied an intermediary position in the genetic space between the African wolves and domestic dogs + grey wolves (PCoA). The hybrid status of these African wolves was supported by the assignment analyses, where the three individuals (two females and one unsexed individual) were mostly assigned to domestic dogs.

Interactions between African dogs and African wolves have not directly been reported. Gene flow between grey wolves and domestic dogs is common (Ardalan et al. 2011; Vilà and Wayne 1999), but had to date never been genetically characterized between domestic dogs and African

wolves, although phenotypic evidence is available from at least Egypt and Senegal (Saleh et al. 2018; C. Bloch, pers. obs.). In northwestern Senegal, hybrids were found in a zone where large cowherds followed by shepherds (Peuls) and their packs of dogs graze in the bush. This zone is also daily patrolled by important packs of feral dogs (> 10 individuals) looking for food (including dead cows; Gaubert et al. 2012; C. Bloch, pers. obs.), thus creating a favourable place for African dog × African wolf interactions. The presence of feral and shepherds' dogs, together with the occurrence of the African wolf in degraded habitats, may have also favoured admixture in Ethiopia (Atickem et al. 2010; Gutema et al. 2019), although in this case gene flow between African wolves and Ethiopian wolves already admixed with African dogs cannot be excluded (see Gottelli et al. 1994).

Remarkably, all the hybrids showed mtDNA sequences diagnostic of the African wolf. Such pattern may reflect the directionality of gene flow as occurring between male African dogs and female African wolves. This directionality stands as a 'golden rule' between domestic dogs and grey wolves (e.g., Godinho et al. 2011). In Kheune, male African dogs have been observed fighting with male African wolves to mate with female African wolves during the time of heat (C. Bosch, pers. obs.). Although distinguishing among F1–F2 hybrids and backcrosses was not addressed here, at least one hybrid is likely not F1 (T_{2246} ; $T_q > 0.862$). Thus, next generation hybrids and/or backcrosses might sometimes be interfering with this directionality, as also observed between grey wolves and domestic dogs (Godinho et al. 2011; Randi et al. 2014).

Our results suggest that subsequent to the hybrid origin of African wolves involving ancestors of the Ethiopian wolf and the grey wolf (Gopalakrishnan et al. 2018), the genome of African wolves is still subject to ongoing admixture with descendants of *C. lupus* (i.e. African domestic dogs). Despite the fact that we already detected two areas where gene flow occurs between African dogs and African wolves, we might have depicted only a portion of the reality. Indeed, feral dogs are supposedly common in Africa (Green and Gipson 1994). Together with the dogs accompanying the practices of modern pastoralism (Benoit 1984; Matalah et al. 2015), they may actively contribute to promote hybridization in different parts of the range of the African wolf, especially since the latter seems to frequently occur in degraded habitats (Amroun et al. 2014; Gutema et al. 2019) where domestic dogs typically roam. This could cause the genetic dilution of geographically confined and/or unique lineages of African wolves, such as in Ethiopia (and Kenya; see Gopalakrishnan et al. 2018; Koepfli et al. 2015), where we recovered 100% of hybrids. Because our knowledge on the phylogeography of the African wolf is still fragmentary,

it is urgent to further delineate the distribution and nature of the different African wolf's geographic lineages and assess levels of gene flow with African dogs (and potentially other canids).

Interactions with African dogs may also have deleterious consequences for the African wolf through competition for resources (Vanak and Gompper, 2009) and disease transmission from dogs (Prager et al. 2012; Woodroffe et al. 2012), but also on humans and cattle through pathogen transmission from African wolves to African dogs (Lahmar et al. 2009). Thus, zones of hybridization between African dogs and African wolves (but also Ethiopian wolves) shall be important study sites to understand the role that they play in pathogenic resilience and transmission.

Our study is also the first to show some level of differentiation (significant Φ_{ST} and F_{ST} values) between North African (Algeria) and West African (Senegal) populations of African wolves, separated by c. 4000 km. No differentiation was observed between the neighbouring Algerian and Tunisian populations (Eddine et al. 2020). Although our results could be an effect of isolation by distance (see Eddine et al. 2020) and sampling gap, additional sampling in North and West Africa should be able to more accurately test the hypothesis of differentiation that we are here positing. As grey wolves, African wolves are supposed to roam across long distances, which may promote long-range admixture and limit the number of differentiated populations (Karssene et al. 2018). However, the strikingly different behaviours observed within African wolves on the same site (e.g. family packs vs. isolated individuals; Gaubert et al. 2012), together with the heterogeneity of the landscape (also including various landscape management) and resources within the African wolf's range, may involve various disruptions from long-range admixture (as observed in grey wolves; Blanco and Cortés 2007; Gefen et al. 2004; Montana et al. 2017) that will have to be further investigated.

Acknowledgements We thank the following persons for participating in the sampling effort: K. Difallah (Setif, Algeria), S. Benyacoub (Station Biologique d'El Mellah, Université d'Annaba, Algeria), A. Abdelhamid (Saint Katherine Protectorate, Nature Conservation Sector, Egyptian Environmental Affairs Agency, Egypt), C.A.M.S. Djagoun (Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, Benin), N. Lescureux (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, France), and G. Dobigny (Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Montpellier, France). Laboratory work at ISEM was conducted on the GenSeq platform of LabEx CeMEB (Centre Méditerranéen Environnement et Biodiversité). We thank the staff of the Service de Systématique Moléculaire, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, for their assistance during the early phases of the project and related laboratory work. M. Balastre helped with the graphical design of the figures. Two reviewers provided helpful comments on an early draft of the manuscript.

Author contributions PG, EKR and MA designed the study. KM, SD, EKR, CB, MA and PG collected the genetic samples. KM, FJ, TT and PG did the laboratory work. KM, FJ and PG conducted data treatment and analysis. CB and JB photographed the phenotypes. All the co-authors participated in the writing of the manuscript.

Funding PG and TT were partly supported by the Action Transversale Muséum 'Biodiversité actuelle et fossile', MNHN Paris. KM and PG received support from 'Soutien aux missions de développement au Sud', IRD/ISEM Montpellier. KM was funded by the program 'Stages de perfectionnement en France', Université de Tizi-Ouzou, Algeria.

Availability of data and material The new sequences have been deposited in GenBank.

Code availability Not applicable.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethics approval Not applicable.

Consent to participate Not applicable.

Consent for publication All co-authors confirm their consent for the publication of the present study.

References

- Adams JR, Waits LP (2007) An efficient method for screening faecal DNA genotypes and detecting new individuals and hybrids in the red wolf (*Canis rufus*) experimental population area. *Cons Genet* 8:123–131
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *TREE* 16:613–622
- Amroun M, Oubellil D, Gaubert P (2014) Ecologie trophique du Chacal doré dans le Parc National du Djurdjura (Kabylie, Algérie). *Terre et Vie* 69:304–317
- Anderson TM, vonHoldt BM, Candille SI, Musiani M, Greco C, Stahler DR, Smith DW, Padhukasahasram B, Randi E, Leonard JA, Bustamante CD, Ostrander EA, Tang H, Wayne RK, Barsh GS (2009) Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science* 323:1339–1343
- Ardalan A, Klutsch CFC, Zhang A-B, Erdogan M, Uhlén M, Houshmand M, Tepeli C, Ashtiani SRM, Savolainen P (2011) Comprehensive study of mtDNA among Southwest Asian dogs contradicts independent domestication of wolf, but implies dog–wolf hybridization. *Ecol Evol* 1:373–385
- Atickem A, Williams S, Bekele A, Thirgood S (2010) Livestock predation in the Bale Mountains, Ethiopia. *Afr J Ecol* 48:1076–1082
- Bannasch DL, Bannasch MJ, Ryun JR, Famula TR, Pedersen NC (2005) Y chromosome haplotype analysis in purebred dogs. *Mamm Genome* 16:273–280
- Benoit M (1984) Le Séno-Mango ne doit pas mourir. Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris
- Blanco JC, Cortés Y (2007) Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J Zool* 273:114–124
- Bohling JH, Waits LP (2011) Assessing the prevalence of hybridization between sympatric *Canis* species surrounding the red wolf (*Canis rufus*) recovery area in North Carolina. *Mol Ecol* 20:2142–2156
- DeCandia A, Gaughran S, Caragiulo A, Amato G (2016) A novel molecular method for noninvasive sex identification of order Carnivora. *Conserv Genet Resour* 8:119–121
- Doyle J (1991) DNA protocols for plants. In: Hewitt GM, Johnston AWB, Young JPW (eds) *Molecular techniques in Taxonomy*. Springer, Berlin, pp 283–293
- Earl DA, VonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361
- Eddine A, Rocha RG, Mostefai N, Karssene Y, Smet KD, Brito JC, Klees D, Nowak C, Cocchiararo B, Lopes S, Leer PVD, Godinho R (2020) Demographic expansion of an African opportunistic carnivore during the Neolithic revolution. *Biol Lett* 16:20190560
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620
- Excoffier L, Lischer H (2015) Arlequin ver. 3.5. 2: an integrated software package for population genetics data analysis. Institute of Ecology and Evolution, University of Berne, Switzerland
- Felsenstein J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791
- Ferguson WW (1981) The systematic position of *Canis aureus lupaster* (Carnivora: Canidae) and the occurrence of *Canis lupus* in North Africa, Egypt and Sinai. *Mammalia* 45:459–466
- Ferrando A, Lecis R, Domingo-Roura X, Ponsà M (2008) Genetic diversity and individual identification of reintroduced otters (*Lutra lutra*) in north-eastern Spain by DNA genotyping of spraints. *Cons Biol* 9:129–139
- Galov A, Fabbri E, Caniglia R, Arbanasić H, Lapalombella S, Florijančić T, Bošković I, Galaverni M, Randi E (2015) First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers. *R Soc Open Sci* 2:150450
- García-Moreno J, Matocq MD, Roy MS, Geffen E, Wayne RK (1996) Relationships and genetic purity of the endangered Mexican wolf based on analysis of microsatellite loci. *Cons Biol* 10:376–389
- Gaubert P, Bloch C, Benyacoub S, Abdelhamid A, Pagani P, Djagoun CA, Couloux A, Dufour S (2012) Reviving the African wolf *Canis lupus lupaster* in North and West Africa: a mitochondrial lineage ranging more than 6,000 km wide. *PLoS ONE* 7:e42740
- Gaubert P, Patel RP, Veron G, Goodman SM, Willsch M, Vasconcelos R, Lourenço A, Sigaud M, Justy F, Joshi BD, Fickel J, Wilting A (2017) Phylogeography of the small Indian civet and origin of introductions to western Indian Ocean islands. *J Hered* 108:270–279
- Geffen E, Anderson MJ, Wayne RK (2004) Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Mol Ecol* 13:2481–2490
- Gese EM, Knowlton FF, Adams JR, Beck K, Fuller TK, Murray DL, Steury TD, Stoskopf MK, Waddell WT, Waits LP (2015) Managing hybridization of a recovering endangered species: the red wolf *Canis rufus* as a case study. *Curr Zool* 61:191–205
- Godinho R, Llaneza L, Blanco JC, Lopes S, Alvares F, García EJ, Palacios V, Cortés Y, Talegon J, Ferrand N (2011) Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Mol Ecol* 20:5154–5166
- Gopalakrishnan S, Sinding M-HS, Ramos-Madrugal J, Niemann J, Samaniego Castruita JA, Vieira FG, Carøe C, Montero MDM, Kuderna L, Serres A, González-Basallote VM, Liu Y-H, Wang G-D, Marques-Bonet T, Mirarab S, Fernandes C, Gaubert P, Koepfli K-P, Budd J, Rueness EK, Heide-Jørgensen MP, Petersen B, Sicheritz-Ponten T, Bachmann L, Wiig Ø, Hansen AJ, Gilbert

- MTP (2018) Interspecific gene flow shaped the evolution of the genus *Canis*. *Curr Biol* 28:3441–3449
- Gottelli D, Sillero-Zubiri C, Applebaum GD, Roy MS, Girman DJ, Garcia-Moreno J, Ostrander EA, Wayne RK (1994) Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Mol Ecol* 3:301–312
- Goudet J (2001) FSTAT, version 2.9.3. A program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Lausanne University, Lausanne, Switzerland. <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
- Gray AP (1954) Mammalian hybrids—a check-list with bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks
- Green JS, Gipson PS (1994) Feral dogs, the handbook: prevention and control of wildlife damage. pp C77–C81. <https://digitalcommons.unl.edu/icwdmhandbook/35>
- Guo SW, Thompson EA (1992) Performing the exact tests of Hardy–Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48:361–372
- Gutema TM, Atickem A, Tsegaye D, Bekele A, Sillero-Zubiri C, Marino J, Kasso M, Venkataraman VV, Fashing PJ, Stenseth NC (2019) Foraging ecology of African wolves (*Canis lupaster*) and its implications for the conservation of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *R Soc Open Sci* 6:190772
- Hailer F, Leonard JA (2008) Hybridization among three native North American *Canis* species in a region of natural sympatry. *PLoS ONE* 3:e3333
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser* 41:95–98
- Heppenheimer E, Harrigan RJ, Rutledge LY, Koepfli K-P, DeCandia AL, Brzeski KE, Benson JF, Wheelon T, Patterson BR, Kays R, Hohenlohe PA, Von Holdt BM (2018) Population genomic analysis of North American Eastern wolves (*Canis lycaon*) supports their conservation priority status. *Genes* 9:606
- Hindrikson M, Männil P, Ozolins J, Krzywinski A, Saarma U (2012) Bucking the trend in wolf-dog hybridization: first evidence from Europe of hybridization between female dogs and male wolves. *PLoS ONE* 7:e46465
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Mol Ecol Res* 9:1322–1332
- Iacolina L, Scandura M, Gazzola A, Cappai N, Capitani C, Mattioli L, Vercillo F, Apollonio M (2010) Y-chromosome microsatellite variation in Italian wolves: a contribution to the study of wolf-dog hybridization patterns. *Mamm Biol* 75:341–347
- Kalinowski ST (2005) HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol Ecol Not* 5:187–189
- Karssene Y, Chammem M, Nowak C, de Smet K, Castro D, Eddine A, Lopes S, Muñoz-Fuentes V, Cocchiararo B, Klees D, Van Der Leer P, Nouria S, Godinho R (2018) Noninvasive genetic assessment provides evidence of extensive gene flow and possible high movement ability in the African golden wolf. *Mamm Biol* 92:94–101
- Kays R, Curtis A, Kirchman JJ (2010) Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biol Lett* 6:89–93
- Klütsch CFC, Seppälä EH, Fall T, Uhlén M, Hedhammar Å, Lohi H, Savolainen P (2011) Regional occurrence, high frequency but low diversity of mitochondrial DNA haplogroup d1 suggests a recent dog-wolf hybridization in Scandinavia. *Anim Genet* 42:100–103
- Koepfli K-P, Pollinger J, Godinho R, Robinson J, Lea A, Hendricks S, Schweizer RM, Thalmann O, Silva P, Fan Z, Yurchenko AA, Dobrynin P, Makunin A, Cahill JA, Shapiro B, Álvares F, Brito JC, Geffen E, Leonard JA, Helgen KM, Johnson WE, O'Brien SJ, Van Valkenburgh B, Wayne RK (2015) Genome-wide evidence reveals that African and Eurasian golden jackals are distinct species. *Curr Biol* 25:2158–2165
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K (2018) MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol Biol Evol* 35:1547–1549
- Lahmar S, Boufana BS, Lahmar S, Inoubli S, Guadraoui M, Dhibi M, Bradshaw H, Craig PS (2009) *Echinococcus* in the wild carnivores and stray dogs of northern Tunisia: the results of a pilot survey. *Ann Trop Med Parasitol* 103:323–331
- Lehman N, Eisenhauer A, Hansen K, Mech LD, Peterson R, Gogan PJP, Wayne RK (1991) Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. *Evolution* 45:104–119
- Leroy G (2011) Genetic diversity, inbreeding and breeding practices in dogs: results from pedigree analyses. *Vet J* 189:177–182
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinf* 25:1451–1452
- Liu Y-H, Wang L, Xu T, Guo X, Li Y, Yin T-T, Yang H-C, Yang H, Adeola AC, Sanke OJ, Otecko NO, Wang M, Ma Y, Charles OS, Sinding M-HS, Gopalakrishnan S, Samaniego JA, Hansen AJ, Fernandes C, Gaubert P, Budd J, Dawuda PM, Rueness EK, Jiang L, Zhai W, Gilbert MTP, Peng M-S, Qi X, Wang G-D, Zhang Y-P (2017) Whole-genome sequencing of African dogs provides insights into adaptations against tropical parasites. *Mol Biol Evol* 35:287–298
- Matallah S, Abbas K, Bouju S (2015) Le rôle clé du gardiennage des troupeaux dans la gestion durable des ressources pastorales du Nord-Est algérien. *Les Cahiers d'Outre Mer* 271:349–373
- Mengel RM (1971) A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in *Canis*. *J Mamm* 52:316–336
- Montana L, Caniglia R, Galaverni M, Fabbri E, Ahmed A, Bolfiková BČ, Czarnomska SD, Galov A, Godinho R, Hindrikson M, Hulva P, Jędrzejewska B, Jeleničič M, Kutal M, Saarma U, Skrbinšek T, Randi E (2017) Combining phylogenetic and demographic inferences to assess the origin of the genetic diversity in an isolated wolf population. *PLoS ONE* 12:e0176560–e0176560
- Monzón J, Kays R, Dykhuizen DE (2014) Assessment of coyote–wolf–dog admixture using ancestry-informative diagnostic SNPs. *Mol Ecol* 23:182–197
- Nassef M (2003) The ecology and evolution of the golden jackal (*Canis aureus*): investigating a cryptic species. University of Leeds, Leeds
- Ostrander EA, Sprague GF, Rine J (1993) Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA)_n markers for genetic mapping in dog. *Genomics* 16:207–213
- Ostrander EA, Mapa FA, Yee M, Rine J (1995) One hundred and one new simple sequence repeat-based markers for the canine genome. *Mamm Genome* 6:192–195
- Pacheco C, López-Bao JV, García EJ, Lema FJ, Llaneza L, Palacios V, Godinho R (2017) Spatial assessment of wolf-dog hybridization in a single breeding period. *Sci Rep* 7:42475
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Not* 6:288–295
- Pilot M, Greco C, vonHoldt BM, Randi E, Jędrzejewski W, Sidorovich VE, Konopiński MK, Ostrander EA, Wayne RK (2018) Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evol Appl* 11:662–680
- Polzin T, Daneshmand SV (2008) Network 4.5.1.0. User guide, date: 27 December 2008 ed. Fluxus Technology, Clare
- Prager KC, Mazet JAK, Dubovi EJ, Frank LG, Munson L, Wagner AP, Woodroffe R (2012) Rabies virus and canine distemper virus in wild and domestic carnivores in northern Kenya: are domestic dogs the reservoir? *EcoHealth* 9:483–498

- Pritchard JK (2010) Documentation for structure software: version 2.3. Department of Human Genetics, Chicago
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Randi E (2011) Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mamm Rev* 41:99–111
- Randi E, Hulva P, Fabbri E, Galaverni M, Galov A, Kusak J, Bigi D, Bolfíková BČ, Smetanová M, Caniglia R (2014) Multilocus detection of wolf x dog hybridization in Italy, and guidelines for marker selection. *PLoS ONE* 9:e86409
- Raymond M, Rousset F (1995) An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280–1283
- Rousset F (2017) Genepop version 4.7.0. Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier, France
- Roy MS, Geffen E, Smith D, Ostrander EA, Wayne RK (1994) Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Mol Biol Evol* 11(4):553–570
- RuNESS EK, Asmyhr MG, Sillero-Zubiri C, Macdonald DW, Bekele A, Atickem A, Stenseth NC (2011) The cryptic African wolf: *Canis aureus lupaster* is not a golden jackal and is not endemic to Egypt. *PLoS ONE* 6:e16385
- RuNESS EK, Trosvik P, Atickem A, Sillero-Zubiri C, Trucchi E (2015) The African wolf is a missing link in the wolf-like canid phylogeny. *bioRxiv*, 017996
- Saleh M, Younes M, Sarhan M, Abdel-Hamid F (2018) Melanism and coat colour polymorphism in the Egyptian Wolf *Canis lupaster* Hemprich & Ehrenberg (Carnivora: Canidae) from Egypt. *Zool Middle East* 64:1–12
- Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. *Ann Stat* 6:461–464
- Smouse PE, Peakall R (1999) Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82:561–573
- Sundqvist AK, Ellegren H, Olivier M, Vilà C (2001) Y chromosome haplotyping in Scandinavian wolves (*Canis lupus*) based on microsatellite markers. *Mol Ecol* 10:1959–1966
- Taberlet P, Griffin S, Goossens B, Questiau S, Manceau V, Escaravage N, Waits LP, Bouvet J (1996) Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucl Acids Res* 24:3189–3194
- Toonen RJ, Shayne H (2001) Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM[®] 377 automated sequencer using a membrane comb and STRand software. *Biotechniques* 31:1320–1324
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Not* 4:535–538
- Vanak AT, Gompper ME (2009) Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mamm Rev* 39:265–283
- Verhoeven KJF, Simonsen KL, McIntyre LM (2005) Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108:643–647
- Vila C, Walker C, Sundqvist A-K, Flagstad O, Andersone Z, Casulli A, Kojola I, Valdmann H, Halverson J, Ellegren H (2003) Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids. *Heredity* 90:17–24
- Vilà C, Wayne RK (1999) Hybridization between wolves and dogs. *Cons Biol* 13:195–198
- Viranta S, Atickem A, Werdelin L, Stenseth NC (2017) Rediscovering a forgotten canid species. *BMC Zool* 2:6
- vonHoldt BM, Aardema ML (2020) Updating the bibliography of interbreeding among *Canis* in North America. *J Hered* 111:249–262
- vonHoldt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, Reynolds A, Bryc K, Brisbin A, Knowles JC, Mosher DS, Spady TC, Elkhoun A, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Greco C, Randi E, Bannasch D, Wilton A, Shearman J, Musiani M, Cargill M, Jones PG, Qian Z, Huang W, Ding Z-L, Zhang Y-P, Bustamante CD, Ostrander EA, Novembre J, Wayne RK (2010) Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464:898–902
- vonHoldt BM, Cahill JA, Fan Z, Gronau I, Robinson J, Pollinger JP, Shapiro B, Wall J, Wayne RK (2016) Whole-genome sequence analysis shows that two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf. *Sci Adv* 2:e1501714
- Wayne RK, Jenks SM (1991) Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature* 351:565–568
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370
- Woodroffe R, Prager KC, Munson L, Conrad PA, Dubovi EJ, Mazet JAK (2012) Contact with domestic dogs increases pathogen exposure in endangered African wild dogs (*Lycaon pictus*). *PLoS ONE* 7:e30099–e30099
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *J Mol Evol* 32:128–144
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Paabo S, Villablanca FX, Wilson AC (1989) Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:6196–6200
- Palomares F, Godoy JA, Piriz A, O'Brien SJ (2002) Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Mol Ecol* 11:2171–2182

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.