

Les Loups noirs de la Sainte-Baume sont-ils des hybrides ?

Par **Fabrice Roda¹**
& **Jean-Noël Philibert²**

¹ Parc National de Port-Cros, 181 allée du Castel Sainte-Claire, BP 70220, 83406 Hyères Cedex.

² Fédération Départementale des Chasseurs du Var, Place Georges Clémenceau, 21 rue de Tielt, 83170 Brignoles, France.



20 échantillons de fèces déposées par les loups dans le massif de la Sainte-Baume. Quinze échantillons ont permis un génotypage individuel. Huit individus ont pu être identifiés, quatre mâles et quatre femelles. L'analyse des génotypes a montré qu'aucun d'entre eux n'étaient des hybrides de première ou seconde génération. Le génotype de la femelle dominante était proche du génotype d'une femelle au pelage noir abattue dans les Alpes françaises.

Résumé

Une meute de loups noirs a été observée pour la première fois dans le massif de la Sainte-Baume (Provence, France). Des pièges-photos ont été utilisés pour détailler et comparer les phénotypes des loups gris et des loups noirs. Nous avons également utilisé un chien de détection pour pouvoir collecter rapidement des échantillons génétiques. Le mâle du couple dominant présentait un phénotype typique de Loup gris, tandis que la femelle avait un pelage noir. Nous avons collecté

Une brève histoire du Loup en Provence

Le Loup est connu depuis le Pléistocène en Provence (CRÉGUT-BONNOURE, 1995 ; BOUDADI-MALIGNE, 2010). Dans la seconde moitié du XVIII^e siècle, des récompenses élevées ont été distribuées pour l'abattage des loups, pratique qui va perdurer jusqu'à l'éradication du loup au début du XX^e siècle en France. En conséquence, les derniers loups gris ont été tués en France

au début du XX^e siècle (CREGUT-BONNOURE & ORSINI, 1998). Officiellement, le loup réapparaît en France dans le Mercantour en 1992 même si des chasseurs et éleveurs locaux signalaient sa présence déjà depuis quelques années. Depuis cette date et sa réapparition dans les Alpes françaises, le loup recolonise son ancienne aire d'occupation qui comprenait toute la France métropolitaine (PEILLON & CARBONE, 1993 ; VALIÈRE *et al.*, 2003 ; CIUCCI *et al.*, 2009 ; Louvrier *et al.*, 2018). En France, le retour du loup se produit dans des régions où les activités d'élevage sont intenses. Dans ces régions, les déprédations du loup sur le cheptel domestique peuvent être considérables (> 12 000 têtes en 2019), et avoir un retentissement économique et social important (Données DDT(M)-DREAL Auvergne Rhône-Alpes 2019). Le Loup gris est protégé en France (European commission 2006) et le gouvernement français doit relever le défi d'atténuer les conflits entre les humains et la faune sauvage, de réduire les dommages sur le bétail et d'assurer la conservation des loups (TREVES *et al.*, 2009 ; CHAPRON & TREVES, 2016). Les autorités françaises ont mis en place un programme de régulation de l'espèce dans le but de réduire les déprédations sur le bétail tout en s'assurant de la viabilité de la population de loups sur le long terme (CHAPRON *et al.*, 2003). Plus de 100 loups sont aujourd'hui tués légalement chaque année ; un chiffre récemment (juin 2022) relevé à 174 loups. Dans les zones nouvellement colonisées par le Loup, la tolérance envers cette espèce est particulièrement peu élevée car les gens ne sont pas accoutumés aux déprédations sur les troupeaux, et ces derniers sont souvent peu protégés (CHAPRON *et al.*, 2014).

De l'hybridation chez les loups

Récemment, l'hybridation des loups est devenue un sujet brûlant en France. L'hybridation est définie comme étant le mélange de deux taxons distincts, mais étroitement liés, qui peut avoir une incidence profonde sur les caractéristiques génétiques et l'évolution de l'espèce (GOMPERT & BUERKLE, 2016). L'hybridation d'origine anthropique est généralement perçue comme une menace à la conservation de la biodiversité. L'hybridation d'origine anthropique est définie comme l'hybridation volontaire ou accidentelle facilitée par la gestion de la faune sauvage par les humains (ALLENDORF *et al.*, 2001). En Eurasie, les loups (*C. lupus*) peuvent s'hybrider à l'état sauvage avec les chacals dorés étroitement apparentés (*C. aureus* ; FREEDMAN *et al.*, 2014 ; MOURA *et al.*, 2014). Les Loups peuvent également se reproduire avec succès avec des chiens domestiques ; l'hybridation des loups x chiens se produit régulièrement en Europe (VILÀ *et al.*, 2003 ; GODINHO *et al.*, 2011 ; RANDI *et al.*, 2014 ; KUSAK *et al.*, 2018). En France, 11,3 % des loups sont des hybrides (DUCHAMP & QUENEY, 2018). La méthodologie utilisée est fondée sur l'analyse bayésienne et ne permet pas de distinguer de façon fiable les hybrides des loups au-delà de la première ou de la deuxième génération (DUCHAMP & QUENEY, 2018 ; PILOT *et al.*, 2018). Les hybrides entre les loups et les chiens sont fertiles ; l'introggression du génome du Chien dans la population de loups constitue un grave problème de conservation (BOITANI, 2003 ; RANDI, 2008). En conséquence, les autorités européennes recommandent d'éliminer les hybrides Loup x Chien (CONSEIL DE L'EUROPE, 2014). Sur la base de cette recommandation européenne,

un collectif d'éleveurs et de politiciens conteste depuis quelques années la surveillance des loups réalisée par les autorités françaises et affirme que tous les loups français sont des hybrides (ONCFS, 2018) ; certains politiciens prétendent donc les éliminer (SÉNAT, 2017).

L'hybridation Loup x Chien peut se refléter au niveau phénotypique. Trois caractéristiques phénotypiques (robe noire, griffes blanches et éperon sur les pattes postérieures) sont généralement considérées comme étant des indicateurs permettant de soupçonner une hybridation (GALAVERNI *et al.*, 2017). En Amérique du Nord, les phénotypes de loups noirs sont courants et peuvent concerner localement 50 % ou plus de la population (GIPSON *et al.*, 2002 ; HEDRICK *et al.*, 2014). La base moléculaire de la couleur noire chez les loups américains provient de l'allèle dominant Kb sur le locus de la protéine bêta-defensine (les loups homozygotes pour l'allèle récessif k sont gris). L'allèle K noir résulte de l'introgession génétique de génome de chiens chez les loups (ANDERSON *et al.*, 2009). Contrairement à l'Amérique du Nord, le phénotype noir est rare en Europe : sur la base d'un échantillon de 700 Loups provenant de Russie, de Biélorussie, de Ukraine, de Lituanie et de Bulgarie, un seul loup a été trouvé avec une fourrure noire (W. Jedrzejewski, tel que rapporté dans APOLLONIO *et al.*, 2004). Dans une étude récente, RANDI *et al.* (2014) ont montré que tous les échantillons prélevés en Croatie et dans les Carpates correspondaient à des phénotypes gris. Une exception européenne se trouve dans les Apennins du Nord (Italie), où les loups noirs se rencontrent à une fréquence non négligeable. Dans une zone de 3300 km², 22 % des loups observés présentaient une fourrure entièrement noire (APOLLONIO *et al.*, 2004) ; l'haplotype Kb a été trouvé

chez des loups italiens mélaniques d'origine hybride (CANIGLIA *et al.*, 2013). De 1992 à 2016, les autorités françaises n'ont détecté aucun loup présentant un phénotype atypique (ONCF, 2016). Entre 2016 et 2019, les bergers et les chasseurs de grand gibier ont signalé des observations sporadiques de loups présentant des phénotypes atypiques, mais il n'y avait pas de photographies à l'appui de ces observations. En 2019, une louve noire a été tuée à « La Malle » (Alpes-Maritimes) ; le rapport d'expertise a conclu que la louve était un Loup italo-alpin pur (ONCF, 2019). La même année, un deuxième loup au phénotype atypique a été tué à « Montmeyran » (Drôme) ; l'analyse génétique a révélé un hybride Loup x Chien (ONCFS, 2020). Un troisième loup au phénotype atypique a été tué dans le nord du Var (Canjuers), mais l'analyse génétique n'a pas encore été publiée. En général et avec un consensus en Europe, un phénotype atypique permet de soupçonner une hybridation Loup x Chien, mais des analyses génétiques restent nécessaires pour assigner un loup à une classe génétique (Loup, Chien ou hybride ; GALAVERNI *et al.*, 2017 ; PILOT *et al.*, 2018).

Description des phénotypes de loups en France

Comme leur nom vernaculaire l'indique, le pelage des loups gris est typiquement composé de nuances de gris, avec un dégradé allant du gris foncé au beige clair (ou roux selon les individus et la saison) depuis le dos vers le ventre. Au niveau de la tête, les loups ont un masque facial

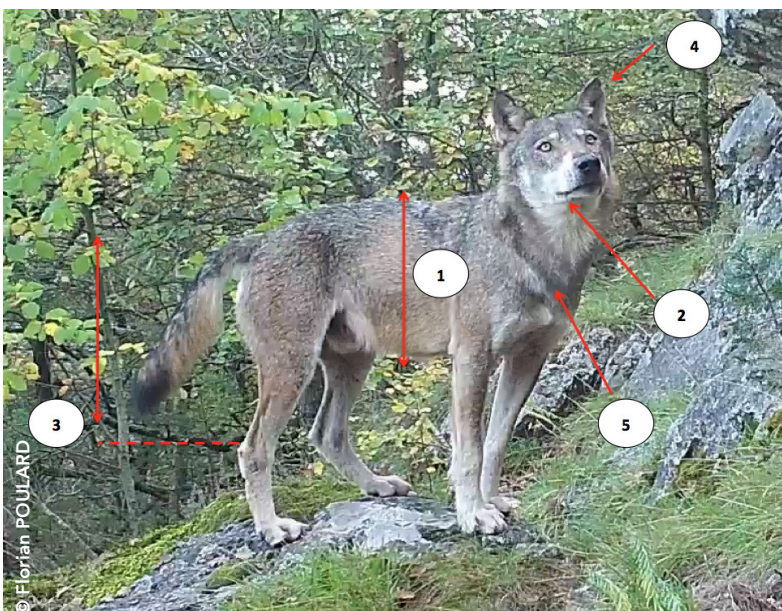


Figure 1.
Phénotype caractéristique du Loup gris, vue de profil.
1 : pelage allant d'un gris foncé sur le dos à une couleur beige sur le ventre. 2 : masque facial blanc. 3 : queue courte ne dépassant pas le tarse de la patte postérieure, bout de la queue noire. 4 : oreilles courtes et arrondies. 5 : poitrail gris.

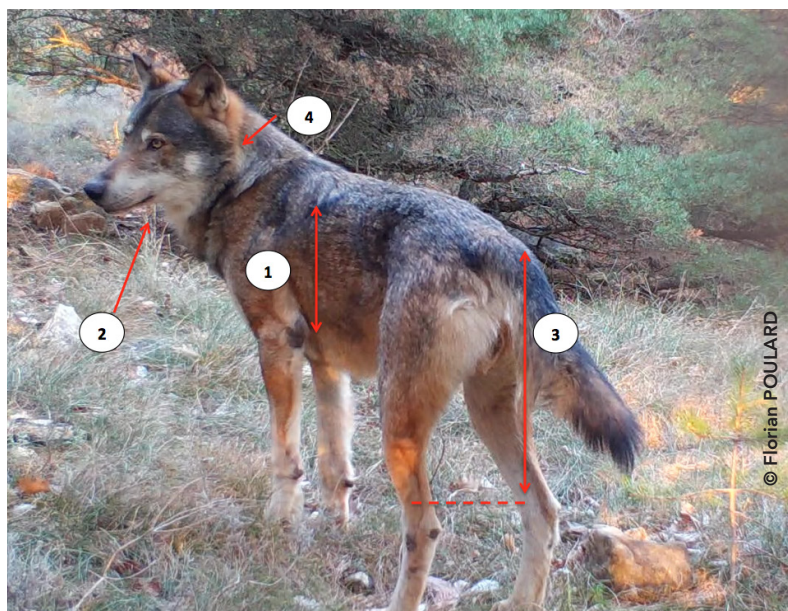


Figure 2.
Phénotype caractéristique du Loup gris, vue de trois-quarts dos. 1 : pelage allant d'un gris foncé sur le dos à une couleur rousse/fauve sur le ventre. 2 : masque facial blanc. 3 : queue courte ne dépassant pas le tarse de la patte postérieure, bout de la queue noire. 4 : oreilles courtes et arrondies.

blanc caractéristique (**Figure 1** et **Figure 2**).

Les loups de lignée italienne sont très majoritaires en France, même si certains échantillons génétiques correspondant à une lignée dite « balte » ou d'Europe du Nord (haplotype w1) ont été trouvés récemment (RODA *et al.*, 2021). Dans la lignée italienne, des bandes noires longitudinales sont également bien visibles sur les pattes antérieures chez la plupart des individus (**Figure 3**).

Pendant l'été 2021 un loup mâle est pris en photo dans un territoire du Parc Naturel Régional de la Sainte-Baume, dans une zone qui n'est pas encore occupée par une meute (**Figure 4**). Ce loup mâle au pelage typique est accompagné d'une femelle au pelage atypique, noir (**Figure 5**). L'analyse du phénotype de la femelle ne permet pas de trancher entre une louve, une chienne type berger belge malinois ou un hybride Chien x Loup.



Figure 3.
Phénotype caractéristique d'un loup gris de lignée italienne, vue de face. Un liseré noir dans le sens longitudinal est bien visible sur la patte antérieure, de couleur beige. Ce liseré est visible chez la plupart des loups de lignée italienne, mais peut être présent chez des loups d'autres lignées.

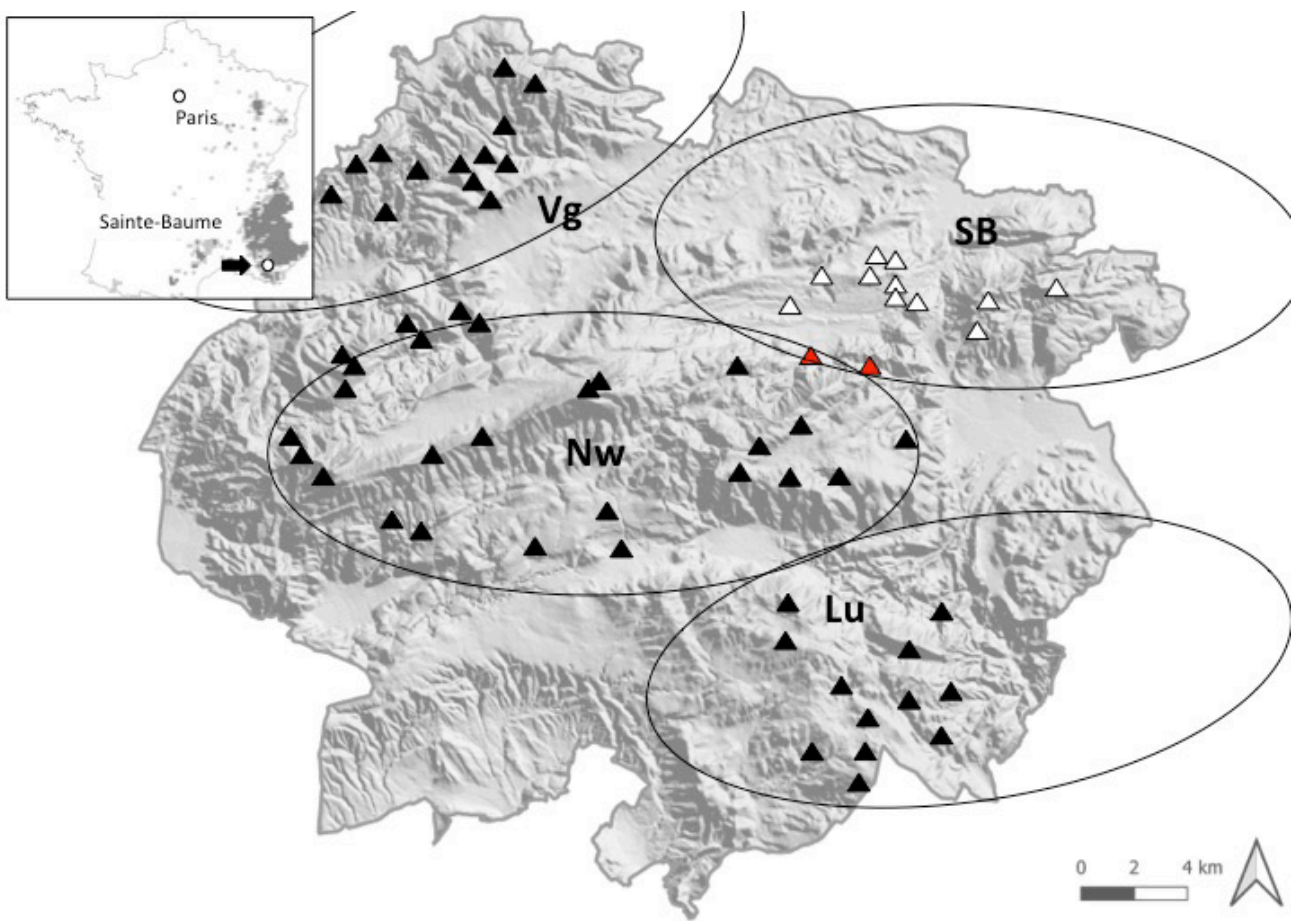


Figure 4. Aire d'étude, montrant les territoires des 4 meutes présentes dans le Parc Naturel Régional de la Sainte-Baume. Les limites administratives du Parc sont en gris clair. Les triangles blancs indiquent des sites de marquage qui ont été échantillonnés à l'aide du chien de détection pour la présente étude ; les triangles noirs indiquent des sites de marquage connus des meutes adjacentes. Les triangles rouges indiquent des sites où des excréments ont été collectés sur la limite des deux territoires des meutes Neowise et Sirius Black. Nw : meute Neowise ; Lu : meute Lupi ; Vg : Meute Véga ; SB : meute Sirius Black. Les sites de marquages des meutes Lu, SB et Vg en dehors des limites du parc ne sont pas montrés.

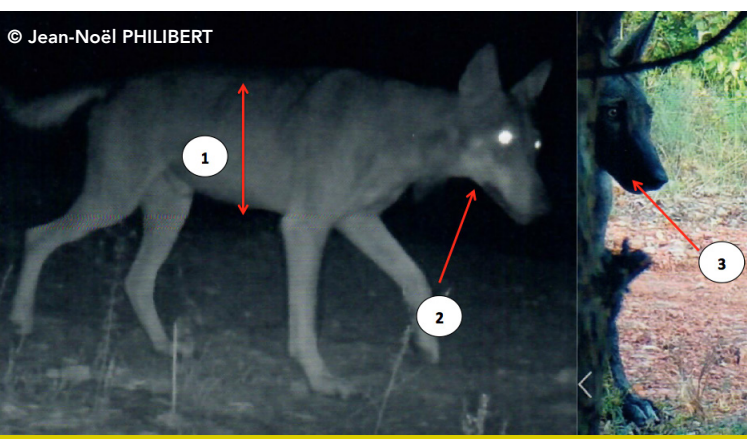


Figure 5. Premiers clichés des adultes reproducteurs de la meute Sirius Black . À gauche le mâle présente une coloration typique du Loup gris (1) contraste entre le dos foncé et le ventre plus clair et (2) masque facial blanc. La femelle a un pelage noir et ne présente pas de masque facial blanc (3). Le phénotype seul de la femelle ne permet pas de déterminer si il s'agit d'une louve au pelage atypique, d'une chienne type berger belge ou d'une hybride Chien x Loup gris..

Nous décidons d'enquêter sur cette meute potentielle, afin de déterminer si une reproduction a pu avoir lieu entre ces deux individus. La FDC83 place un ensemble de pièges photos sur la zone ; à la fin du mois d'août les relevés permettent de mettre en évidence qu'une reproduction a eu lieu, et que quatre sur les six louveteaux ont un pelage atypique ! C'est la première fois qu'en France une meute comportant plusieurs loups au phénotype atypique est recensée et fait l'objet d'une étude scientifique. Nous décidons de faire appel à un chien de détection entraîné pour pouvoir rapidement récolter des échantillons génétiques de bonne qualité et pouvoir mener une enquête génétique sur cette meute, baptisée pour l'occasion « Sirius Black ».

Sirius Black, une meute de loups noirs

Des clichés de bonne qualité permettent d'attester qu'une reproduction a eu lieu, et que quatre jeunes louveteaux au pelage noir atypique (sur une portée comprenant 6 louveteaux) sont présents dans le territoire du Parc Naturel Régional de la Sainte-Baume (**Figure 6**). Au sein de la même portée cohabitent des animaux au pelage typique de loups gris et d'autres au pelage atypique noir (**Figure 7**). En vieillissant le pelage des louveteaux ayant un phénotype « noir » s'éclaircit légèrement, exhibant une palette de couleurs entre l'argenté foncé et le gris-bleu/noir. Un contraste important apparaît entre la couleur à l'intérieur des pattes, beige comme chez les loups gris typiques, et le reste du pelage beaucoup plus foncé. Le ventre est également plus clair que le dos, tendant vers le beige ou le roux (**Figure 8**).

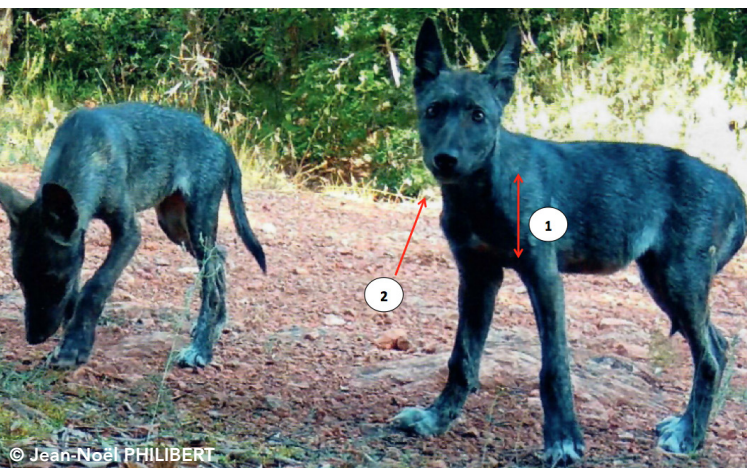


Figure 6. Deux louveteaux au pelage noir atypique (meute Sirius Black). (1) la couleur noire du pelage est uniforme chez ces louveteaux, il n'y a pas de contraste entre le dos et le ventre et (2) le masque facial blanc est absent chez ces louveteaux, tout comme chez leur génitrice. Le pelage peut être décrit comme étant d'un « gris-bleuté » (louveteau de droite) ou « argenté-noir » (louveteau de gauche), couleurs déjà décrites chez les loups nord-américains (GIPSON *et al.*, 2002). Notez le bout des pattes blanches.

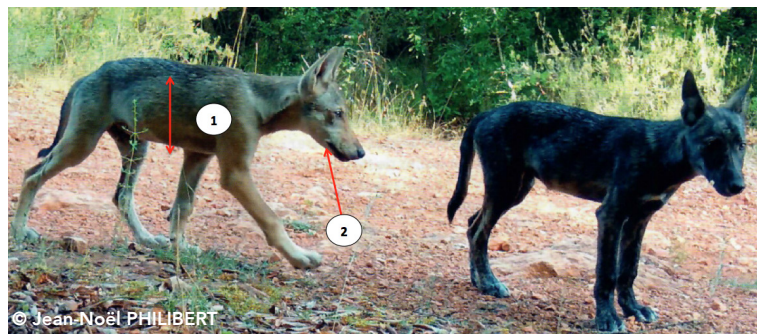


Figure 7. Deux louveteaux de la même portée ayant des phénotypes différents (meute Sirius Black). Le louveteau de gauche a un phénotype typique de Loup gris avec (1) un contraste marqué entre le dos et le ventre et (2) un masque facial blanc. Le second louveteau (à droite) a un pelage atypique noir uniforme.

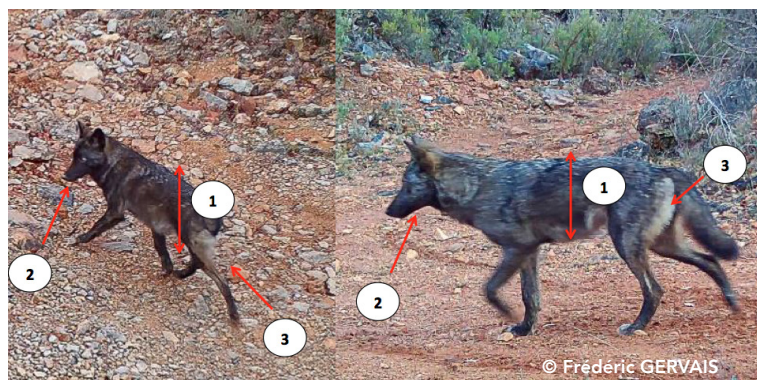


Figure 8. Deux clichés montrant des jeunes loups ayant atteint leur taille adulte (meute Sirius Black). Malgré l'allure du pelage atypique globalement noir, on distingue (1) une différence de coloration entre le dos (plus foncé) et le ventre (plus clair, qui tend vers le beige/roux). Les individus adultes n'ont (2) aucun masque facial blanc ; l'intérieur de leurs pattes est (3) beige comme les individus au phénotype caractéristique du Loup gris (comparer avec les Figures 1 et 2).

Deux demi-journées de prospection sur le territoire de la meute Sirius Black et en limite du territoire de la meute Neowise ont permis la récolte de vingt échantillons de fèces, pour une distance parcourue totale de 25,3 km. Dix-neuf génotypes sur les 20 testés ont pu être associés à l'espèce Loup gris (*Canis lupus*), soit 95 % des échantillons testés ; 17 échantillons sur 20 ont pu être associés à l'haplotype w22 caractéristique de la population franco-italienne de Loup gris.

Pour les 3 échantillons restants, aucun haplotype de lignée italienne ou autre n'a pu être associé aux échantillons. Quinze échantillons sur les 20 analysés ont permis d'aboutir à un génotypage individuel, correspondant à 8 loups distincts (et 7 recaptures, **Figure 9**). Neuf échantillons sur 20 étaient associés à des individus reproducteurs dominants, indiquant un biais en faveur des individus alphas dans la collecte d'échantillons.

L'analyse bayésienne de 22 marqueurs microsatellites, réalisée selon le protocole décrit dans DUCHAMP & QUENEY (2018) par le laboratoire Antagène (<https://www.antagene.com>), n'a pas permis de montrer de trace d'hybridation récente (première ou deuxième génération).

Dix-neuf échantillons ont ainsi été assignés à la population de Loups gris avec une probabilité proche de 100% (médiane 99,8 %). Aucun échantillon n'a été associé à une race de Chien domestique (*Canis familiaris*). Parmi les échantillons testés, trois ont été récoltés en limite du territoire de la meute Neowise. Ces trois échantillons sont des recaptures d'individus déjà connus de la meute Neowise : deux échantillons étaient rattachés à la femelle dominante et un au mâle dominant. Tous les autres échantillons ont été rattachés à des loups de la meute Sirius Black (**Figure 8**). Parmi ceux-ci, quatre échantillons ont été rattachés au mâle reproducteur de la meute Sirius Black, et deux échantillons à la femelle reproductrice.

Une analyse factorielle de données mixtes (FAMD) a permis de montrer que le génotype de la femelle reproductrice au pelage noir de la meute Sirius Black était très proche de celui d'une louve noire tuée dans les Alpes en 2019 (ONCFS, 2019).

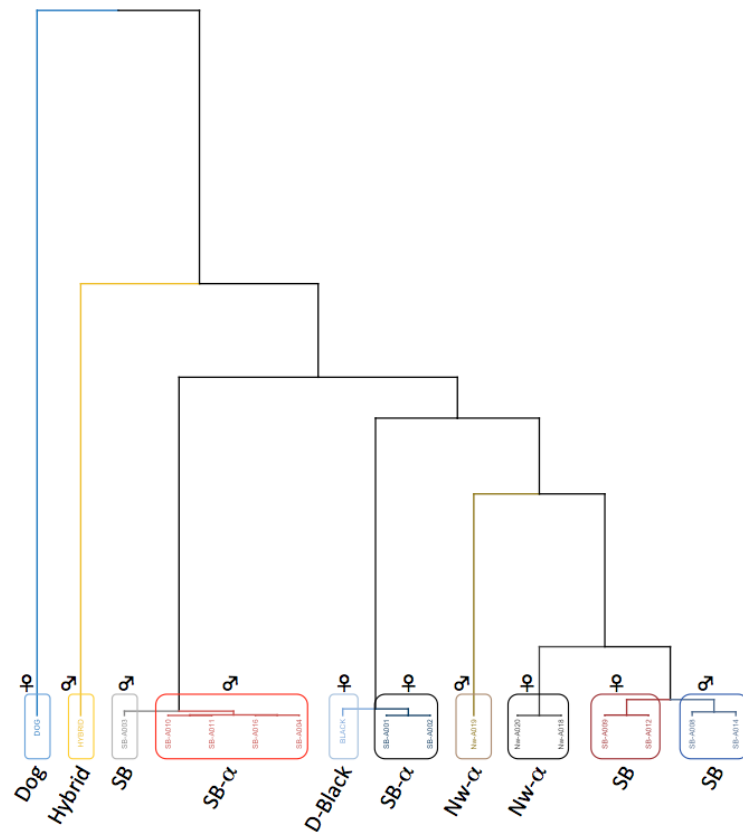


Figure 9. Résultats de l'analyse factorielle de données mixtes (FAMD). Chaque échantillon d'excrément a été analysé pour étudier les similitudes génotypiques entre les individus. Chaque couleur est attribuée à un génotype de loup ; un génotype de loup peut correspondre à plusieurs échantillons de fèces (c.-à-d., recapture du même loup). Les génotypes de loups ont été comparés aux génotypes d'hybrides de Chien x Loup et de Chien à des fins d'illustration. Chien : génotype d'un chien errant dans les Alpes, ayant un régime alimentaire similaire à celui de loups. Hybride : génotype d'un loup hybride tué par les autorités françaises en 2019 (ONCFS, 2020). SB-a : génotype des loups reproducteurs de la meute Sirius Black. SB : génotypes des jeunes loups de la meute Sirius Black. Nw-a : génotypes des loups reproducteurs de la meute de loups Neowise. D-Black : génotype d'une louve noire tuée par les autorités françaises en 2019 (ONCFS, 2019).

Les Loups noirs sont-ils d'origine hybride ?

L'apparition de loups noirs en Provence met en lumière la question de l'hybridation Loup x Chien en France. L'association du phénotype « noir » avec l'hybridation a été confirmée dans une étude récente de GALAVERNI *et al.*, (2017) en Italie voisine, conformément aux hypothèses antérieures émises concernant les loups d'Amérique du Nord (ANDERSON *et al.*, 2009). Ce phénotype est probablement un signal d'introgession de génome de Chien dans le patrimoine génétique du Loup. Il convient de noter que nos résultats ne montrent pas que les loups noirs « ne sont pas des hybrides », mais qu'ils « ne sont pas des hybrides de première ou de deuxième génération ». VON HOLDT *et al.*, (2013) ont démontré que la méthodologie utilisée ne permet pas, en effet, de distinguer de façon fiable les « hybrides » vs les « loups purs » au-delà de la deuxième génération ; cette affirmation fait consensus en Europe (DUCHAMP & QUENEY, 2018 ; PILOT *et al.*, 2018). Dans certains cas (comme dans notre étude), les individus portant un pelage noir ne peuvent être identifiés comme étant des hybrides. Cela indique que l'événement d'hybridation à l'origine de la mutation ayant donné le phénotype « noir » a pris naissance plusieurs générations dans le passé, et que la plupart des allèles dérivés des chiens chez ces individus se sont perdus au fil de croisements successifs, ce qui a donné lieu à des génomes de loups presque purs (GALAVERNI *et al.*, 2017). En d'autres termes, l'origine de ce phénotype chez le Chien est quasi-certaine et est suffisante pour soupçonner un événement d'hybridation, mais une évaluation génétique est nécessaire pour assigner un individu à une classe de Loup ou d'hybride. L'hybridation

anthropique est considérée comme une menace mondiale pour la biodiversité, en particulier dans les lieux dominés par l'homme où la diffusion croissante d'espèces domestiques pourrait accroître le risque d'hybridation et d'introgession dans le patrimoine génétique des animaux sauvages (ALLENORF *et al.*, 2001). Les foyers connus de l'hybridation Chien x Loup près des frontières de la France sont situés dans la région de la Maremme (Toscane occidentale, comme décrit dans CANIGLIA *et al.*, 2013). Dans cette région, la contribution prédominante de chiens dans le patrimoine génétique semble provenir des Bergers allemands, qui ont représenté de façon intéressante la race la plus commune en Italie au cours des dernières décennies (GALAVERNI *et al.*, 2017). En France, de nombreuses hybridations de Loup x Chien ont eu lieu récemment, puisque 11,3 % des loups français sont des hybrides de première ou seconde génération (DUCHAMP & QUENEY, 2018). Les facteurs d'hybridation entre les canidés sauvages et domestiques sont multiples et probablement complexes. Tout d'abord, le retour des loups se produit en France dans les zones d'élevage intensif de moutons et où les interactions Loup x Chien sont potentiellement nombreuses. Les autorités françaises encouragent l'utilisation de chiens de protection (CDP) ; dans certaines régions de Provence, les CDP sont largement utilisés et sont plus nombreux que les loups sauvages, par exemple sur le plateau de Canjuers (FR, obs. pers.). Les CDP sont les derniers chiens domestiques à rester en contact avec leurs homologues ancestraux (loups) et les deux « cousins » sont en interaction constante sur les pâturages, soit indirectement (contacts olfactifs, visuels et auditifs) soit directement (rencontres physiques). Les comportements d'agression sont plus fréquents (65,7 %) que les autres types

de comportement regroupés (34,3 %), comme l'ont démontré LANDRY *et al.*, 2021. Cependant, dans 3,3 % de ces événements, l'interaction Loup/Chien n'est pas belliqueuse et peut inclure l'invitation au jeu, l'investigation sociale et la tolérance. Ces interactions non agressives, bien que rares, peuvent mener à une hybridation potentielle qui est une source de préoccupation majeure en Europe (HINDRIKSON *et al.*, 2016). Deuxièmement, le prélèvement excessif de loups (y compris le tir de défense réglementé et le braconnage) est une menace couramment identifiée chez les populations de loups européens (HINDRIKSON *et al.*, 2016). La conséquence la plus importante est la restriction du flux génétique qui peut entraîner une dérive génétique et une consanguinité considérable. L'hybridation Chien x Loup augmente lorsque la pression anthropique est forte sur les populations de loups, en particulier sur le front de colonisation du Loup et dans les régions où la mortalité des loups due à l'homme est élevée (GODINHO *et al.*, 2011 ; LEONARD *et al.*, 2014 ; HINDRIKSON *et al.*, 2016). Un autre facteur qui peut jouer un rôle important dans l'hybridation Loup x Chien est la perturbation de la structure sociale (VALDMANN *et al.*, 2004 ; JEDRZEWSKI *et al.*, 2005). La régulation des loups par les tirs de défenses réglementés en particulier dans les populations de petite taille, isolées ou en lisière de l'aire de présence, peut être un facteur important entraînant l'hybridation (LEONARD *et al.*, 2014). De telles populations de loups en lisière de l'aire de présence existent en France dans les zones nouvellement colonisées en dehors des Alpes françaises (RODA *et al.*, 2021). Une analyse de données récentes (période 2008-2018) montre que l'hybridation en France s'est produite dans trois foyers situés dans les Alpes françaises : un en Tinée, un autre

en Maurienne et le dernier dans le Vercors (DUCHAMP & QUENEY, 2018). Il est intéressant de noter que ces trois « foyers d'hybridation » se sont produits dans des régions où la régulation par les autorités françaises est courante (GRETE, 2021).

Utilisation d'un chien de détection et de pièges photographiques : rapide et efficace !

Comme on pouvait s'y attendre (CUBAYNES *et al.*, 2010), nous avons constaté un biais dans la collecte d'échantillons en faveur des individus dominants reproducteurs, en raison de leur plus forte activité de marquage. En effet, la moitié des excréments échantillonnés provenaient de loups reproducteurs. Les patrons de défécation et le marquage olfactif des loups ont fait l'objet de nombreuses études. Le marquage olfactif est considéré comme un mécanisme de défense du territoire chez les loups (ZUB *et al.*, 2003 ; MECH & BOITANI, 2010). Les loups marquent leur territoire de marques visuelles (grattage, dépôt de fèces) et olfactives (urine, fèces et sécrétions des sacs anaux et des glandes interdigitales ; MECH & BOITANI, 2010). Les membres de la meute accumulent ces marques en bordure de leur territoire ou à proximité des lieux de rendez-vous (ZUB *et al.*, 2003 ; BARJÀ *et al.*, 2005 ; MECH & BOITANI, 2010 ; STENGLIN *et al.*, 2011 ; RODA *et al.*, 2022). Ce biais est un avantage dans un contexte d'enquête génétique sur un événement potentiel d'hybridation, car les individus dominants sont généralement les seuls individus à se reproduire dans une meute (MECH & BOITANI, 2010). Les résultats de cette étude mettent en évidence l'utilité de l'intégration de données simultanées provenant de sources

d'information distinctes pour les loups (enregistrement pièges photos, utilisation d'un chien de détection pour recueillir rapidement des échantillons fécaux et analyses génétiques d'échantillons fécaux). La combinaison de l'utilisation de pièges photos et d'analyses génétiques n'est pas nouvelle. Dans la plupart des cas, les deux méthodes sont exécutées en parallèle pour recueillir le plus de données possible (KARANTH *et al.*, 2006 ; LONG *et al.*, 2007 ; DUCHAMP *et al.*, 2012 ; MATTIOLI *et al.*, 2018). Cependant, en raison de l'absence de marques distinctives sur la fourrure du Loup gris, il n'est généralement pas possible d'associer un phénotype à un génotype. En d'autres termes, les données obtenues par deux méthodes différentes ne sont généralement pas intégrées (c'est-à-dire qu'elles sont utilisées pour obtenir des estimations indépendantes de la taille de la population et non pour recueillir des renseignements complémentaires sur des individus particuliers). L'analyse des excréments produits par des individus visuellement identifiables permettrait d'obtenir tous les détails sur la structure des groupes locaux et sur la nature des couples reproducteurs (CANU *et al.*, 2017). Dans notre étude, nous avons pu obtenir des données qui se complètent et s'optimisent mutuellement. Tout d'abord, nous avons identifié des individus présentant des phénotypes particuliers et confirmé les résultats par génotypage non invasif (comparaison avec d'autres génotypes d'individus avec un phénotype « noir »). Deuxièmement, nous avons obtenu des données sur la composition de la meute (nombre d'individus observés avec piège photo) et leur parenté (analyses génétiques). Troisièmement, nous avons exploré la possibilité d'une hybridation potentielle d'animaux identifiés ayant un phénotype atypique grâce à des analyses génétiques réalisées sur des fèces

récoltées à l'aide du chien de détection. Quatrièmement et surtout, nous avons obtenu les échantillons génétiques en deux demi-journées grâce à l'utilisation du chien de détection, donc dans un laps de temps très court. Dans un contexte de fortes tensions liées au sujet brûlant de l'hybridation en France, la rapidité dans l'obtention des résultats est fondamentale. Une grande partie de la tension en France sur le sujet de l'hybridation est due au délai extrême dans la publication des résultats génétiques ; actuellement, l'Office Français de la Biodiversité publie des données génétiques avec un retard moyen de deux à quatre ans. À ce jour (juin 2022), aucun rapport sur le génotype du Loup n'a été publié depuis 2018 (DUCHAMP & QUENEY, 2018). D'ailleurs, le Ministère de l'Environnement a noté dans un récent rapport que les résultats génétiques devraient être partagés rapidement, sinon certains acteurs continueront de confondre le public avec les fausses nouvelles (Rapport CGED/CGAAER, 2019).

Conclusion

Cette étude est la première à détailler les phénotypes de loups noirs en France. Nous avons utilisé une méthode combinée intégrant piège photo et chien de détection pour recueillir rapidement des échantillons génétiques d'ADN de Loup. L'utilisation combinée d'un chien de détection et de pièges photos a permis de recueillir des données de façon non invasive. Nous concluons que l'utilisation conjointe de pièges photos et d'un chien de détection pour recueillir des échantillons d'ADN est un bon outil pour réagir rapidement à une situation d'urgence en cas de soupçon d'hybridation Loup x Chien.

Remerciements

Nous remercions Frédéric Gervais, Florian Poulard et Suzanne Van Oye-Zach qui nous ont fourni gracieusement les clichés qui illustrent cet article. Un remerciement tout particulier à la Fédération Départementale des Chasseurs du Var qui a financé la pose de pièges-photographiques et a financé les analyses génétiques indépendantes : cette étude n'aurait pu avoir lieu sans son support logistique et financier. La chienne de détection Newt a été initialement dressée et utilisée pendant 3 ans par l'Office Français de la Biodiversité : nous sommes donc reconnaissants à l'Office Français de

la Biodiversité sans qui une partie de ce travail n'aurait pu voir le jour. Nous remercions Gaëtan Ayache et le Parc Naturel Régional de la Sainte-Baume qui nous ont fourni une aide cartographique. Nous remercions également tous les naturalistes, stagiaires et chasseurs qui de près ou de loin ont contribué à cette étude. Nous remercions Patrice Van Oye qui a relu le manuscrit, et l'équipe de Plume de naturalistes pour la mise en page de l'article. Et bien sûr nous remercions Newt, fidèle compagnon, inlassable chienne de détection : bonne lignée, bon chien, bon travail !

Bibliographie

ALLENDORF, F. W., LEARY, R. F., SPRUELL, P., AND WENBURG, J. K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16, 613–622. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02290-X

ANDERSON, T. M., VONHOLDT, B. M., CANDILLE, S. I., MUSIANI, M., GRECO, C., STAHLER, D. R., SMITH, D. W., PADHUKASAHASRAN, B., RANDI, E., LEONARD, J. A., BUSTAMANTE, C. D., OSTRANDER, E. A., TANG, H., WAYNE, R. K., BARSH, G. S. 2009. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science*. 323. 1339–1343.

APOLLONIO, M., MATTIOLI, L., SCANDURA, M. 2004. Occurrence of black wolves in the Northern Apennines, Italy. *Acta Theriologica* 49 (2). 281–285.

BARJA, I., MIGUEL, F. J., & BARCENA, F. 2005. Faecal marking behaviour of Iberian wolf in different zones of their territory. *Folia Zool.*, 54(1–2): 21–29

BOITANI L. 1992. Wolf research and conservation in Italy. *Biological Conservation* 61: 125–132.

BOITANI, L. 2003. Wolf conservation and recovery. in *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*, eds L. D. Mech and L.

Boitani (Chicago: University of Chicago Press), 317–340.

BOUDADI-MALIGNE, M. 2010. Les *Canis* pleistocènes du sud de la France: approche biosystématique, évolutive et biochimique. Thèse. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00908031>

CANIGLIA R, FABBRI E, GRECO C, GALAVERNI M, MANGHI L, BOITANI L, SFORZI A, RANDI E. 2013. Black coats in an admixed wolf dog pack is melanism an indicator of hybridization in wolves?. *Eur J Wildl Res.* 59: 543–555.

CHAPRON, G., KACZENSKY, P., LINNELL, J.D.C., ARX, VON, M., HUBER, D., ANDRÉN, H., LÓPEZ-BAO, J.V., ADAMEC, M., ÁLVARES, F., ANDERS, O., BALČIAUSKAS, L., BALYS, V., BEDŮ, P., BEGO, F., BLANCO, J.C., BREITENMOSE, U., BRØSETH, H., BUFKA, L., BUNIKYTE, R., CIUCCI, P., DUTSOV, A., ENGLEDER, T., FUXJÄGER, C., GROFF, C., HOLMALA, K., HOXHA, B., ILIOPOULOS, Y., IONESCU, O., JEREMIĆ, J., JERINA, K., KLUTH, G., KNAUER, F., KOJOLA, I., KOS, I., KROFEL, M., KUBALA, J., KUNOVAC, S., KUSAK, J., KUTAL, M., LIBERG, O., MAJIĆ, A., MÄNNIL, P., MANZ, R., MARBOUTIN, E., MARUCCO, F., MELOVSKI, D., MERSINI, K., MERTZANIS, Y., MYSŁAJEK, R.W., NOWAK, S., ODDEN, J., OZOLINS, J., PALOMERO, G., PAUNOVIĆ, M., PERSSON, J., POTOČNIK, H., QUENETTE, P.-Y., RAUER, G., REINHARDT, I., RIGG, R., RYSER, A., SALVATORI, V., SKRIBINŠEK, T., STOJANOV, A., SWENSON, J.E., SZEMETHY, L., TRAJČE, A., TSINGARSKA-SEDEFČEVA, E., VÁŇA, M., VEEROJA, R., WABAKKEN, P., WÖLFL, M., WÖLFL, S., ZIMMERMANN, F., ZLATANOVA, D., BOITANI, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346, 1517–1519. doi:10.1126/science.1257553

CHAPRON, G., TREVES, A., 2016. Blood does not buy goodwill: allowing culling increases poaching of a large carnivore. *Proc. Biol. Sci.* 283. doi:10.1098/rspb.2015.2939

CHAPRON, G., LEGENDRE, S., FERRIÈRE, R., CLOBERT, J., HAIGHT, R., 2003. Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes rendus Biologies* 326, 575–587.

CIUCCI, P., REGGIONI, W., MAIORANO, L., BOITANI, L., 2009. Long Distance Dispersal of a Rescued Wolf From the Northern Apennines to the Western Alps. *Journal of Wildlife Management* 73, 1300–1306. doi:10.2193/2008-510

COUNCIL OF EUROPE. 2014. Recommandation n°173 du Comité permanent, adoptée le 5 décembre 2014, sur les croisements entre les Loups gris sauvages (*Canis lupus*) et les chiens domestique (*Canis lupus familiaris*). <https://rm.coe.int/1680746989>

CRÉGUT-BONNOURE, E. 1995. La faune de grands mammifères en Provence de la fin du Pléistocène supérieur à l'Holocène. *Forêt Méditerranéenne*, XVI (3). 233-238. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03557047/document>

CRÉGUT-BONNOURE, E., ORSINI, P. 1998. Sur la présence du loup en Provence aux environs de 1920. *Faune de Provence*, 24-25. 137-141.

CUBAYNES, S., PRADEL, R., CHOQUET, R., DUCHAMP, C., GAILLARD, J.-M., LEBRETON, J.D., MARBOUTIN, E., MIQUEL, C., REBOULET, A.M., POILLOT, C., TABERLET, P., GIMENEZ, O., 2010. Importance of Accounting for Detection Heterogeneity When Estimating Abundance: the Case of French Wolves. *Conservation Biology* 24, 621–626. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01431.x

DEMATTEO, K.E., DAVENPORT, B., WILSON, L.E., 2019. Back to the basics with conservation detection dogs: fundamentals for success. *Wildlife biology* 1, 1–9. doi.org/10.2981/wlb.00584

DONNÉES DDT(M)-DREAL AUVERGNE RHÔNE ALPES, 2019. Données sur les dommages: comparatif 2017-2018-2019. http://www.auvergne-rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/20200327_donnees_dommages_2019.pdf

DUCHAMP, C., BOYER, J., BRIAUDET, P.E., LEONARD, Y., P, BATAILLE, A., DAHIER, T., DELACOUR, G., MILLISHER, G., MIQUEL, C., POILLOT, C., MARBOUTIN, E., 2012. A dual frame survey to assess time–and space–related changes of the colonizing wolf population in France. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 23, 14–28.

DUCHAMP, C. & QUENEY G., 2018. Le suivi génétique des loups en 2018. Bilan de la 1ère année de mise en œuvre du nouveau marché public. 1-19. https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/LE-SUIVI-GENETIQUE-DES-LOUPS-EN-2018_201903.pdf

FREEDMAN AH, GRONAU I, SCHWEIZER RM, ORTEGA-DEL VECCHYO D, HAN E, SILVA PM, GALAVERNI M, FAN Z, MARX P, LORENTE-GALDOS B, ET AL. 2014. Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genet.* 10:e1004016.

GALAVERNI M, CANIGLIA R, FABBRI E, MILANESI P, RANDI E. 2016. One, no one, or one hundred thousand: how many wolves are there currently in Italy?. *Mammal Res.* 61:13–24.

GALAVERNI, M., CANIGLIA, R., PAGANI, L., FABBRI, E., BOATTINI, A., RANDI, E. 2017. Disentangling timing admixture, patterns of introgression, and phenotypic indicators in a hybridizing wolf population. *Mol. Biol. Evol.* 34 (9). 2324-2339.

GIBSON, P. S., BANGS, E. E., BAILEY, T. N., BOYD, D. K., CLUFF, H. D., SMITH, D. W., JIMINEZ, M. D. 2002. Color patterns among wolves in Western North America. *Wildlife Bulletin Society*, 30 (3). 821-830.

GODINHO, R., LLANEZA, L., BLANCO, J. C., LOPES, S., ÁLVARES, F., GARCÍA, E. J., PALACIOS, V., CORTÉS, Y., TELEGNON 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. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x

GOMPERT, Z., AND BUERKLE, C. A. 2016. What, if anything, are hybrids: enduring truths and challenges associated with population structure and gene flow. *Evol. Appl.* 9, 909–923. doi: 10.1111/eva.12380

GRENTE, O. 2021. Understanding the depredation process in grey wolf (*Canis lupus*) an its interactions with lethal measures: focus on the French Alpine Arc. Thèse pour le grade de docteur de l'université de Montpellier. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03558247>

HEDRICK, P. W., STAHLER, D. R., DEKKER, D. 2014. Heterozygote advantage in a finite population : black color in wolves. *Journal of heredity* 105 (4). 457-465.

HINDRIKSON, M., REMM, J., PILOT, M., GODINHO, R., STRONEN, A. V., BALTRUNAITÉ, A., CZARNOMSKA, S. D., LEONARD, J. A., RANDI, E., NOWAK, C., AKESSON, M., LOPEZ-BAO, J. V., ALVARES, F., LLANEZA, L., ECHEGARAY, J., VILÀ, C., OZOLINS, J., RUNGIS, D., ASPI, J., PAULE, L., SKRBINSEK, T., SAARMA, U. 2016. WOLF population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological reviews*, 92 (3). 1601-1629.

JEDRZEJEWSKI, W., BRANICKI, W., VEIT, C., MEDUGORAC, I., PILOT, M., BUNEVICH, A. N., JEDRZEJEWSKA, B., SCHMIDT, K., THEUERKAUF, J., OKARMA, H., GULA, R., SZYMURA, L., FORSTER, M. 2005. Genetic diversity and relatedness within packs in an intensively hunted population of wolves (*Canis lupus*).

Acta Theriologica, 50. 3-22.

KARANTH, K.U., NICHOLS, J.D., KUMAR, N.S., HINES, J.E., 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture–recapture sampling. *Ecology* 87, 2925–2937. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2925:ATPDUP]2.0.CO ;2

KUSAK, J., FABBRI, E., GALOV, A., GOMERČIĆ, T., ARBANASIĆ, H., CANIGLIA, R., GALAVERNI M., RELJIC S., HUBER D., RANDI E. 2018. Wolf-dog hybridization in Croatia. *Vet. Arh.* 88, 375–395. doi: 10.24099/vet.arhiv.170314

LANDRY, J. M., BORELLI, J. L., DROUILLY, M. 2021. Interactions between livestock guarding dogs and wolves in the southern French Alps. *Journal of vertebrate biology*, 69 (3). 1-18.

LEONARD, J. A., ECHEGARY, J., RANDI, E., VILÀ, C. 2014. Impact of hybridization on the conservation of wild canids. In: Free ranging dogs and wildlife conservation (Ed. M.E. Gompter). Oxford University Press. 170-184.

LONG, R.A., DONOVAN, T.M., MACKEY, P., ZIELINSKI, W.J., BUZAS, J.S., 2007. Comparing Scat Detection Dogs, Cameras, and Hair Snares for Surveying Carnivores. *Journal of Wildlife Management* 71, 2018–2025. doi:10.2193/2006-292

LOUVRIER, J., DUCHAMP, C., LAURET, V., MARBOUTIN, E., CUBAYNES, S., CHOQUET, R., MIQUEL, C., GIMENEZ, O., 2018. Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. *Ecography* 41, 647–660. doi:10.1111/ecog.02874

MATTIOLI, L., CANU, A., PASSILONGO, D., SCANDURA, M., APOLLONIO, M., 2018. Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture-recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring.

Front Zool 15, 38. doi:10.1186/s12983-018-0281-x

MECH, L.D., BOITANI, L., 2010. *Wolves*. University of Chicago Press.

MOURA A. E., TSINGARSKA E., DABROWSKI M. J., CZARNOMSKA S. D., JEDRZEJEWSKA 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.

ONCFS, 2016. Observations de loups noirs : des informations un peu obscures ! Bulletin du Réseau Loup n°34. https://www.loupfrance.fr/pdf/Bulletin-Reseau-Loup-2016-N34_loup.noir;fiabilite;hybridation.pdf

ONCFS, 2018. Hybridation de la population de loups en France : l'ONCFS assume les méthodes avec lesquelles il travaille. Communiqué de presse. <https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Communiqué-de-presse-03-07-2018-Hybridation-de-la-population-de-loups-en-France-l'ONCFS-assume-les-méthodes-avec-lesquelles-il-travaille.pdf>

ONCS, 2019. Rapport d'expertise. https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/expertise-Genet_D0619010_def.pdf

ONCFS, 2020. Rapport d'expertise. <https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Rapport-expertise-génétique-OFB-dépouille-Montmeyran-8.08.2019.pdf>

PEILLON A., CARBONE, G., 1993. Bienvenue aux loups. *Terre Sauvage* 73, 23-43.

PILOT, M., BRANICKI, W., JEDRZEJEWSKI, W., GOSZCZYNSKI, J., JEDRZEJEWSKA, B., DYKYV, I., SHKVYRYA, M., TSINGARSKA, E. 2010. Phylogeographic history of the grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology*, 10:104. 1-11.

PILOT M., GRECO C., VONHOLDT B. M., JEDRZEJEWSKA B., RANDI E., JEDRZEJEWSKI W.,

- SIDOROVICH V. E., OSTRANDER E., WAYNE R. K. 2014.** Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves. *Heredity* 112:428–442.
- PILOT, M., GRECO, C., VONHOLDT, B. M., RANDI E., JEDRZEJEWSKI, W., SIDOROVICH, V. E., KONOPINSKI, 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. *Evolutionary applications*, 11. 662-680.
- PRITCHARD, J. K., STEPHENS, M., DONELLY, P. 2000.** Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155. 945-959.
- RANDI, E. 2008.** Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Mol. Ecol.* 17, 285–293. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x
- RANDI E., HULVA P., FABBRI E., GALAVERNI M., GALOV A., KUSAK J., BIGI D., BOLFIKOVA B. C., SMETANOVA M., CANIGLIA R. 2014.** Multilocus detection of wolf x dog hybridization in Italy, and guidelines for marker selection. *PLoS One* 9:e86409.
- RAPPORT CGEDD/CGAAER. 2019.** Rapport CGEDD n°012414-P, CGAAER n°18097. Le loup et les activités d'élevage: comparaison européenne dans le cadre du plan national d'action 2018/2023. <https://www.vie-publique.fr/sites/default/files/rapport/pdf/271785.pdf>
- RODA, F., SENTILLES, J., MOLINS, C., DUCHAMP, C., HANSEN, É., JEAN, N., 2021.** Wolf scat detection dog improves wolf genetic monitoring in new French colonized areas. *Journal of Vertebrate Biology*, 69 (3).
- RODA, F., POULARD, F., AYACHE, G., NASI, N., D'ANTUONI, C., MATHIEU, R., CHEYLAN, G. 2022.** How do seasonal changes in wolf defecation patterns affect scat detection probabilities of trained dog surveys. *Preprint*. 1-13. DOI: 10.13140/RG.2.2.31728.94723
- SÉNAT, 2017.** Question écrite n°02075 de Mme Martine Berthet (Savoie – Les Républicains). Journal Officiel du Sénat du 16/11/2017. 3558. <https://www.senat.fr/questions/base/2017/qSEQ171102075.html>
- SENTILLES, J., DELRIEU, N., QUENETTE, P.-Y., 2016.** Un chien pour la détection de fèces : premiers résultats pour le suivi de l'ours brun dans les Pyrénées. *Faune Sauvage* 312, 22–26.
- SMITH, D.A., RALLS, K., HURT, A., ADAMS, B., PARKER, M., DAVENPORT, B., SMITH, M.C., MALDONADO, J.E., 2003.** Detection and accuracy rates of dogs trained to find scats of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Animal Conservation forum* 6, 339–346. doi:10.1017/S136794300300341X
- STATHAM, M. J., WOOLLETT (SMITH), D. A., FRESQUEZ, S., PFEIFFER, J., RICHMOND, J., WHITELAW, A., RICHARDS, N. L., WESTPHAL, M. F., SACKS, B. N., 2020.** Noninvasive identification of herpetofauna: pairing conservation dogs and genetic analysis. *Journal of wildlife management* 84, 66-74.
- STENGLEIN, J. L., WAITS, L. P., AUSBAND, D. E., ZAGER, P., & MACK, C. M. 2011.** Estimating gray wolf reproduction: implications for wolf monitoring. *PLoS One*, 9(3), e93015.
- TREVES, A., WALLACE, R.B., WHITE, S., 2009.** Participatory planning of interventions to mitigate human-wildlife conflicts. *Conservation Biology* 23, 1577–1587. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01242.x
- VALDMANN, H., LAANETU, N., KORSTEN, M. 2004.** Group size changes and age/sex composition of harvested wolves (*Canis lupus*) in Estonia. *Baltic forestry* 10. 83-86.

VALIÈRE, N., FUMAGALLI, L., GIELLY, L., MIQUEL, C., LEQUETTE, B., POULLE, M. L., WEBER, J. M., ARLETTAZ, R., TABERLET, P. 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal conservation*, 6. 83-92.

VILÀ, C., WALKER, C., SUNDQVIST, A.-K., FLAGSTAD, Ø., ANDERSONE, Z., CASULLI, A., CASULLI A., VALDMANN H., HALVERSON, J, HELLEGREN H. 2003. Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids. *Heredity* 90, 17-24. doi: 10.1038/sj.hdy.6800175

VONHOLDT, B.M., POLLINGER, J.P., EARL, D.A., PARKER, H.G., OSTRANDER, E.A., WAYNE, R.K. 2013. Identification of recent hybridization between gray wolves and domesticated dogs by SNP genotyping. *Mamm Genome*, 24. 80-88.

WASSER, S.K., DAVENPORT, B., RAMAGE, E.R., HUNT, K.E., PARKER, M., CLARKE, C., STENHOUSE, G., 2004. Scat detection dogs in wildlife research and management: application to grizzly and black bears in the Yellowhead Ecosystem, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 82, 475-492. doi:10.1139/z04-020

ZUB, K., THEUERKAUF, J., JĘDRZEJSKI, W., JĘDRZEJSKA, B., SCHMIDT, K., & KOWALCZYK, R. 2003. Wolf pack territory marking in the Białowieża Primeval Forest (Poland). *Behaviour*, 140: 635-648.

Pour citer cet article :

RODA, F. & J-N. PHILIBERT. 2022.
Les Loups noirs de la Sainte-Baume
sont-ils des hybrides ?
Plume de Naturalistes 6 : 141-154.

Pour télécharger tous les articles
de Plume de Naturalistes :
www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510