

ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU CHACAL DORÉ DANS LE PARC NATIONAL DU DJURDJURA (KABYLIE, ALGÉRIE)

Mansour AMROUN^{1*}, Djedjiga OUBELLIL¹ & Philippe GAUBERT²

SUMMARY. — *Trophic ecology of the Golden Jackal in Djurdjura National Park (Kabylie, Algeria).* — Since the rediscovery of the African Wolf, a certain level of uncertainty surrounds the ecological status of the golden Jackal in northern Africa. We characterized the trophic spectrum of the ‘Golden Jackal’ phenotype (distinct from the ‘African Wolf’ phenotype) and its possible seasonal variations in relation with availability of resources (waste included) in the Djurdjura National Park (DNP), northern Algeria. The analysis of 360 faeces collected over one year shows that 91 % of the items consumed by the Golden Jackal belong to five categories: mammals (27 %), non-energetic plants (20 %), energetic plants (19 %), arthropods (16 %) and waste (10 %). Our results confirm that the Golden Jackal is a generalist and opportunistic predator, with mammals representing the principal energy source. The Golden Jackal in PND shows an original predilection for the mammalian preys of medium size (Wild Boar — the main contributor in terms of biomass — Barbary Macaque and Sheep). This illustrates its potential for maximizing net energy gain (hunting cost vs. biomass supply) thanks to its capacity to reach larger preys. The high indices of trophic diversity observed throughout the year suggest dietary habits following levels of resource availability rather than strict seasonal “specializations”. The existence of peaks of consumption of Wild Boars and Barbary Macaques outside ‘critical’ seasons (spring and winter) together with the weak probability to feed on carcasses (absence of local hunting activities) support the hypothesis of an active hunting of these preys by the Golden Jackal. However, this would imply a behaviour of co-operative hunting seldom observed in Maghreb. The high representation of plants in the trophic spectrum of the Golden Jackal confirms that the diet of the Carnivores from the Mediterranean areas generally includes more vegetable material than in northern latitudes. Waste (as well as livestock and poultry) is a weak contributor to the diet of the Golden Jackal. This is potentially linked to the quality of the habitat and to the important availability of food items in the DNP.

RÉSUMÉ. — Depuis la redécouverte du Loup africain, une incertitude entoure le statut écologique du Chacal doré en Afrique du Nord. Nous avons souhaité caractériser le spectre trophique du phénotype ‘Chacal doré’ (distinct du phénotype ‘Loup africain’) ainsi que ses éventuelles variations saisonnières en rapport avec la disponibilité des ressources dans le Parc National du Djurdjura (PND), en Algérie du nord. L’analyse de 360 fèces récoltées sur une année montre que 91 % des items consommés par le Chacal doré appartiennent à cinq catégories : les mammifères (27 %), les plantes non énergétiques (20 %), les plantes énergétiques (19 %), les arthropodes (16 %) et les déchets (10 %). Nos résultats confirment le comportement de prédateur généraliste et opportuniste du Chacal doré, les mammifères représentant la principale source énergétique. Le Chacal doré présente dans le PND une prédilection originale pour les proies mammaliennes de tailles moyennes (Sanglier — principal contributeur en termes de biomasse — Magot et Mouton). Ceci illustre son potentiel de maximisation du gain d’énergie net (coût de la chasse vs. apport en biomasse) grâce à sa capacité d’accéder à des proies plus grosses. Les indices de diversité trophique élevés observés tout au long de l’année suggèrent des tendances alimentaires suivant la disponibilité des ressources plutôt que des « spécialisations » saisonnières strictes. L’existence de pics de consommation du Sanglier et du Magot hors des saisons « critiques » (printemps et hiver) ainsi que la probabilité faible de trouver des carcasses (absence de chasse villageoise) soutiennent l’hypothèse d’une chasse active de ces proies par le Chacal doré. Ceci implique toutefois un comportement de chasse coopérative rarement observé au Maghreb. La forte représentation des plantes observée dans le spectre trophique du Chacal doré confirme que le régime

¹ Université de Tizi-Ouzou, Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie. Email: man_amroun@yahoo.fr / dj_oubellil@yahoo.fr

* Auteur correspondant.

² Institut des Sciences de l’Evolution - IRD UMR 226, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon – CC 64, 34095 Montpellier cedex 05, France. Email: philippe.gaubert@univ-montp2.fr

alimentaire des Carnivores dans les régions méditerranéennes inclut généralement plus de matériel végétal que dans les latitudes septentrionales. Les déchets ménagers (ainsi que le bétail et la volaille) sont de faibles contributeurs au régime alimentaire du Chacal doré. Ceci est potentiellement lié à la qualité de l'habitat et à la disponibilité importante des items alimentaires dans le PND.

Selon Macdonald & Sillero-Zubiri (2004), le Chacal doré (*Canis aureus* L. 1758) représente l'espèce la plus largement répandue parmi les trois espèces de chacals présentes sur le continent africain (incluant *C. adustus* et *C. mesomelas*). L'aire de répartition du Chacal doré s'étend du Sénégal jusqu'à la corne de l'Afrique de l'Est et le nord de la Tanzanie, et recouvre l'ensemble de l'Afrique du Nord. L'espèce est également présente hors d'Afrique sur une large zone allant de la péninsule Arabique à la région Indochinoise et le sud-est de l'Europe, via le Moyen-Orient (Moehlman & Jhala, 2013). Récemment, des études génétiques ont démontré l'existence d'une lignée mitochondriale propre à une sous-espèce de loup (le Loup africain *Canis lupus lupaster* Hemprich & Ehrenberg, 1832) coexistant avec le Chacal doré sur une large portion de son aire de répartition (Rueness *et al.*, 2011 ; Gaubert *et al.*, 2012). Les résultats suggèrent que le Chacal doré pourrait s'hybrider localement avec le Loup africain ou qu'il représente un 'éco-morphotype' particulier de ce dernier (Gaubert *et al.*, 2012). Nous emploierons ici le terme 'Chacal doré' pour définir un phénotype auquel est probablement lié un mode de vie distinct de celui du Loup africain (voir Matériels et Méthodes), sans prendre position sur le statut taxonomique du Chacal doré en Afrique du Nord.

Sur le continent africain, le Chacal doré occupe une grande variété d'habitats, allant des zones semi-désertiques, savaniques, boisées et montagneuses (Poché *et al.*, 1987 ; Fuller *et al.*, 1989 ; Yalden *et al.*, 1996) jusqu'aux milieux fortement anthropisés (MacDonald, 1979 ; Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991 ; Khidas *et al.*, 1993 ; Amroun *et al.*, 2006). Dans certaines régions, il est devenu le carnivore le plus abondant suite à la raréfaction ou à la disparition des grands prédateurs (Amroun *et al.*, 2006). Le Chacal doré a une organisation sociale extrêmement flexible. Cette dernière 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, les chacals peuvent avoir un mode de vie solitaire ou semi-grégaire (Moehlman & Jhala, 2013).

Le Chacal doré est considéré comme le représentant le moins spécialisé du genre *Canis* (Clutton-Brock *et al.*, 1976). Sa taille moyenne (environ 800-900 cm [tête + corps] pour 10-15 kg ; Moehlman & Jhala, 2013) en fait une espèce opportuniste capable de se nourrir d'un large éventail d'items, en rapport étroit avec leurs disponibilités locales et leurs saisonnalités (Macdonald, 1979 ; Goszczynski, 1986 ; Khidas, 1990 ; Clode & MacDonald, 1995 ; Yom Tov *et al.*, 1995 ; Kaunda, 1998 ; Lanszki & Heltai, 2002 ; Mukherjee *et al.*, 2004 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Giannatos *et al.*, 2010). L'apport énergétique est principalement constitué par les Mammifères (des petits ruminants aux micromammifères). Toutefois, le Chacal doré peut consommer localement une part significative de végétaux et fruits, arthropodes, reptiles et oiseaux (Moehlman & Jhala, 2013). L'espèce a également une propension à être charognarde ou prédatrice du bétail (Macdonald, 1979 ; Poche *et al.*, 1987 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Lanszki *et al.*, 2009 ; Giannatos *et al.*, 2010 ; Rotem *et al.*, 2011), particulièrement dans les habitats anthropisés. Dans ce dernier cas, les densités de populations peuvent être relativement importantes, grâce à l'abondance de ressources trophiques « artificielles » (Raichev *et al.*, 2013).

En Afrique de l'Est, la coexistence entre les trois espèces de chacals semble possible grâce à une partition spatiale et temporelle (partielle) des habitats et des ressources trophiques, ainsi qu'à la grande diversité des proies disponibles (Fuller *et al.*, 1989 ; Wayne *et al.*, 1989). Bien que le degré de recouvrement de la niche trophique du Chacal doré avec celles d'autres Carnivores africains soit peu connu, une étude en Algérie a montré un chevauchement important avec la Genette commune (*Genetta genetta*), principalement dû à des comportements opportunistes similaires chez les deux espèces tout au long de l'année (Amroun *et al.*, 2006).

Le Chacal doré représente le méso-carnivore le plus abondant dans le nord algérien (Clutton-Brock *et al.*, 1976 ; Heltai *et al.*, 2004). À l'échelle de son aire de répartition, le Chacal doré est en léger déclin, excepté dans les zones protégées (Jhala & Moehlman, 2008).

Contrairement à d'autres régions d'Afrique où l'espèce décline (e.g. Maroc ; Cuzin, 1996, 2003) en raison des changements de pratiques agricoles et d'élevage, de l'urbanisation et des actes de destruction délibérée (piégeages, empoisonnement) (Jhala & Moehlman, 2008), les populations algériennes restent relativement abondantes (Amroun *et al.*, 2006). Étant donné l'incertitude entourant le statut écologique du Chacal doré vis-à-vis du Loup africain, il nous a paru intéressant de caractériser le spectre trophique du phénotype 'Chacal doré' ainsi que ses éventuelles variations saisonnières en rapport avec la disponibilité des ressources, notamment influencées par les apports anthropiques et la transformation des habitats dans le versant nord du Parc National du Djurdjura (Kabylie, Algérie du nord).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le régime alimentaire du Chacal doré a été étudié dans la forêt de Darna (36° 28'-36°30' N ; 04°15'-04°17' E), au sein du Parc National du Djurdjura (PND) en Kabylie, Algérie, selon un transect traversant une mosaïque de milieux (habitats ouverts, maquis et forêt). Le PND fait partie de la chaîne montagneuse du Djurdjura, distante de 50 km de la ville de Tizi-Ouzou. Le site d'étude est soumis à une influence climatique méditerranéenne humide (pluviométrie moyenne annuelle : 1371mm), et est composé d'une yeuseraie à Chêne vert (*Quercus ilex*) dont le taux de recouvrement varie de 60 à 80 % (voir Amroun *et al.*, 2014 pour une description plus détaillée).

Le PND est entouré de plusieurs villages où certaines pratiques telles que le pâturage (ovins, caprins et même bovins), la coupe de bois, et le braconnage sont réelles. D'autre part, la périphérie de notre site d'étude est caractérisée par un grand nombre de décharges villageoises non contrôlées, auxquelles le Chacal doré semble pouvoir accéder (Amroun, obs. pers.). La fréquentation touristique du PND résulte également en la présence de déchets alimentaires abandonnés par les visiteurs.

Les observations réalisées sur le PND nous permettent d'affirmer que ce sont des populations au phénotype 'Chacal doré' (petite taille, pelage court et clair, absence de tache blanche sur le poitrail, comportement pseudo-grégaire; voir Gaubert *et al.*, 2012) qui ont été échantillonnées. Des individus plus gros et au comportement solitaire, potentiellement identifiables aux loups africains, n'ont pas été observés. Bien qu'il existe une incertitude autour de l'identité génétique des populations de chacals du PND, nous faisons ici l'hypothèse que le phénotype 'Chacal doré' est lié à un type de comportement — différent de celui du Loup africain (tel qu'observé au Sénégal sur un site où les phénotypes chacals et loups vivent en sympatrie; Gaubert *et al.*, 2012) — et donc de régime alimentaire. Toutefois, et malgré nos précautions, nous ne pouvons pas garantir que quelques crottes de Loup africain n'aient pas été considérées dans notre analyse.

Nous avons récolté 360 fèces sur une année (décembre 2009 à novembre 2010) en empruntant les pistes et les zones fréquentées par les chacals (forte présence d'empreintes fraîches, notamment en période humide). D'autre part, les crottes de chacals dorés sont souvent déposées sur des endroits surélevés ou proéminents, sur certains végétaux, pierres ou troncs d'arbre. Les fèces récoltées sont reconnaissables par leur forme allongée constituée d'un à plusieurs morceaux se terminant souvent en pointe avec une herbacée quasi intacte. Elles sont de longueur variable (6-12 cm) et d'un diamètre maximum de 2 cm. Les crottes déposées autour des villages et celles qui n'étaient pas fraîches n'ont pas été collectées, afin d'éviter les possibles risques de confusion avec des chiens errants. La méthodologie relative au protocole de terrain est détaillée dans Amroun *et al.* (2014). Une fois au laboratoire, les crottes ont été traitées selon la méthode « humide » (Ruiz-Olmo & Lopez-Martin, 1993). Les restes de proies et d'items ont été classés en 10 catégories : mammifères, plantes énergétiques, plantes non énergétiques, arthropodes, oiseaux domestiques, oiseaux sauvages, mollusques (gastéropodes), œufs, reptiles et déchets. Les mammifères ont été identifiés grâce à différentes clés (Day, 1966 ; Debrot *et al.*, 1982 ; Faliu *et al.*, 1979 ; Keller, 1978, 1980, 1981a, 1981b ; Roger, 1991). Les plumes d'oiseaux ont été identifiées d'après Day (1966). La détermination des dents et des os a été facilitée par les clés de Chalaine *et al.* (1974) et Erome & Aulagnier (1982). Les végétaux et les graines des fruits ont été déterminés par comparaison avec les collections constituées par Laribi (2000). À noter que des végétaux énergétiques tels que l'Arbousier (*Arbustus unedo*) sont consommés par le Chacal doré, mais n'ont pas pu être quantifiés après lavage.

La composition trophique pour et au sein de chaque catégorie a été exprimée suivant trois fréquences relatives :

– La fréquence d'occurrence (FO), indiquant le nombre de fèces contenant un item divisé par le nombre total de fèces collectés et analysés (Amroun *et al.*, 2006 ; Zabala & Zuberogoitia, 2003).

– La fréquence relative d'occurrence (RO), représentant le nombre d'occurrences d'un item divisé par le nombre total d'occurrences de tous les items de proies multiplié par 100 (Giannatos *et al.*, 2010 ; Melero *et al.*, 2008). Cet indice montre l'occurrence relative de chaque proie dans le régime du chacal sans tenir compte du nombre de fèces (Loveridge & Macdonald, 2003).

– Le pourcentage de biomasse fraîche prélevée (PB), calculé en utilisant le facteur de correction de Weaver (1993). Les facteurs de digestibilité utilisés sont ceux d'Atkinson *et al.* (2002), Lanszki *et al.* (2006) et Santos *et al.* (2007). L'estimation des poids moyens des proies consommées par le chacal est basée sur Palomares & Delibes (1991), Reynolds & Aebischer (1991) et Santos *et al.* (2007). L'usage de la biomasse ingérée fournit une estimation plus réaliste de la valeur énergétique des items ingérés (Lanszki *et al.*, 2006 ; Klare *et al.*, 2011). En effet, la méthode des fréquences relatives surestime l'importance des petites proies alors qu'elle sous-estime celle des grosses proies (Corbett, 1989 ; Reynolds & Aebischer, 1991 ; Weaver, 1993 ; Ciucci *et al.*, 1996 ; Mills, 1996 ; Zabala & Zuberogoitia, 2003 ; Klare *et al.*, 2011).

Deux indices ont été utilisés pour quantifier la diversité du régime alimentaire : i) l'indice de Shannon et Weaver : $H' = -\sum Pi \log_2 Pi$, où Pi est la fréquence relative d'apparition de chaque catégorie alimentaire. Il varie de 0 à n (Daget, 1976), et ii) l'indice d'équitabilité : $J' = H'/H_{max}$, où $H_{max} = \log_2 S$, avec S = nombre total de catégories alimentaires. Il varie de 0 à 1 en fonction du degré de spécialisation du régime. Les valeurs proches de 1 indiquent une tendance généraliste, et celles proches de 0 une tendance spécialiste. Ces indices ont une valeur relative et sont à interpréter en fonction des contextes étudiés, notamment des ressources disponibles (Legendre & Legendre, 1998).

Nous avons distingué quatre saisons, à savoir la saison estivale (juin à août), la saison automnale (septembre à novembre), la saison hivernale (décembre à février) et la saison printanière (mars à mai). Il a été fait usage du test du χ^2 (BiostaTGV ; <http://marne.u707.jussieu.fr/biostatgv/>) pour comparer les tendances saisonnières ainsi que la diversité trophique par catégorie (hors saisonnalité).

RÉSULTATS

Au total, nous avons identifié 1544 items à partir des 360 fèces (Tabl. I). Il ressort que plus de 91 % des items consommés (FO) appartiennent à cinq catégories : les mammifères (27 %), les plantes énergétiques (20 %), les plantes non énergétiques (19 %), les arthropodes (16 %) et les déchets (10 %). Les oiseaux, leurs œufs, les gastéropodes et les reptiles totalisent seulement 8,5% du régime global (Fig.1). En termes de pourcentage de biomasse (PB), la catégorie des mammifères arrive largement en tête (59 %), suivie par les plantes énergétiques (44 %) et non énergétiques (43 %), les arthropodes (36 %) et les déchets (22 %).

TABLEAU I

Fréquences relatives des diverses catégories alimentaires du régime du Chacal doré dans la région de Darna (Parc du Djurdjura).

Catégories	Items	N	FO (%)	RO (%)	P.B.
	<i>Apodemus sylvaticus</i>	53	3,43	14,72	7,64
	<i>Rattus norvegicus</i>	1	0,06	0,28	0,14
	<i>Erinaceus algirus</i>	2	0,13	0,56	1,01
	<i>Mus musculus</i>	13	0,84	3,61	1,87
	<i>Hystrix cristata</i>	20	1,3	5,56	2,88
Mammifères	<i>Lepus capensis</i>	9	0,58	2,5	1,30
	Rongeurs + Lagomorphes	98	6,34	27,23	14,84
	<i>Ovis aries</i>	68	4,4	18,89	9,80
	<i>Capra hircus</i>	7	0,45	1,94	1,01
	Mammifères Domestiques	75	4,85	20,83	10,81
	<i>Vulpes vulpes</i>	6	0,39	1,67	0,87
	<i>Macaca sylvanus</i>	90	5,83	25	12,98
	<i>Sus scrofa</i>	143	9,26	39,72	20,62
	Mammifères moyens	239	15,48	66,39	34,47
Total Mammifères	Total	412	26,68	114,44	59,40
	Cucurbitacées	8	0,52	2,22	1,40
	Moracées	112	7,25	31,11	16,15
	Oléacées	4	0,26	1,11	0,58
	Palmacées	5	0,32	1,39	0,72
	Plantes Papilionacées	6	0,39	1,67	0,87
	Energétiques Rosacées	62	4,02	17,22	8,94
	Rutacées	1	0,06	0,28	0,14
	Solanacées	92	5,96	25,56	13,26
	Vitacées	7	0,45	1,94	1,01
	Fagacées	5	0,32	1,39	1,15
	Total Plantes énergétiques	302	19,55	83,89	43,54
	Plantes Non Ulmacées	7	0,45	1,94	1,01
	Energétiques Poacées	289	18,72	80,28	41,66
	Total Plantes Non Energétiques	296	19,17	82,22	42,67
Total Plantes		598	38,72	166,11	86,21

Catégories		Items	N	FO (%)	RO (%)	P.B.
		Acrididae	52	3,37	14,44	0,29
		Anisolabididae	2	0,13	0,56	0,29
		Buthidae	2	0,13	0,56	0,29
		Carabidae	16	1,04	4,44	2,31
Arthropodes		Curculionidae	12	0,78	3,33	1,73
		Mantidae	1	0,06	0,28	0,14
		Scarabeidae	156	10,1	43,33	22,49
		Scolopendridae	6	0,39	1,67	0,87
		Tettigonidae	3	0,19	0,83	0,43
	Total	Arthropodes		250	16,19	69,44
		Sauvages	39	2,53	10,83	5,62
Oiseaux		Domestiques	19	1,23	5,28	2,74
	Total	Oiseaux	58	3,76	16,11	8,36
Œufs			56	3,63	15,56	8,07
Gastéropodes			9	0,58	2,5	1,30
Reptiles			8	0,52	2,22	1,15
Déchets			153	9,91	42,5	22,06
Total			1544			

N: Nombre d'items individuels; FO: Fréquence d'occurrence; RO: Fréquence relative d'occurrence; P.B: Pourcentage de biomasse.

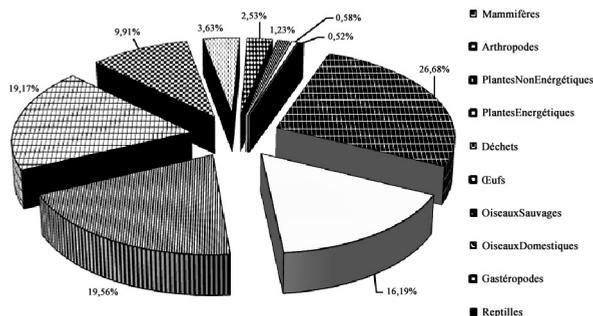


Figure 1. — Composition (FO) du régime alimentaire global du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura).

L'analyse statistique montre une influence significative des variations saisonnières sur le régime du Chacal doré ($\chi^2 = 50,60$; P-value = 0,05 ; ddl = 27). La consommation de mammifères est importante en toute saison exceptée en été où une légère baisse est notée (Fig. 2). Les plantes (énergétiques et non énergétiques) sont aussi prélevées avec des taux notables en toute saison. La part des plantes énergétiques durant l'automne est supérieure à celle observée en période printanière, alors que pour les plantes non énergétiques le taux hivernal est maximum (taux minimal : automne). Les arthropodes sont moins présents en hiver (9,8 %) alors qu'en automne leur taux est assez élevé (13,6 %). La consommation des déchets est la plus importante en hiver et au printemps.

Les proies de mammifères principalement consommées par le Chacal doré sont, dans l'ordre décroissant, le Sanglier (*Sus scrofa* ; FO = 9,3 %), le Magot (*Macaca sylvanus* ; 5,8 %), le Mouton (*Ovis aries* ; 4,4 %) et le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* ; 3,4 %) (Fig. 3). Le Sanglier est le principal contributeur en termes de biomasse (PB = 55 %), suivi par le Magot

(21 %), le Mouton (16 %) et le Mulot sylvestre (9 %). L'analyse statistique de la diversité trophique mammalienne s'est révélée significative ($\chi^2 = 49,36$; P-value = 0,05 ; ddl = 30).

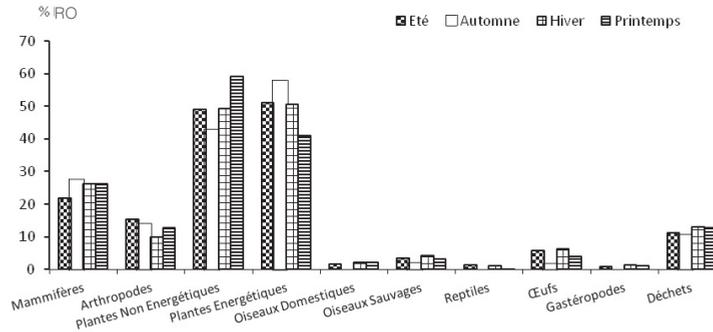


Figure 2. — Variations saisonnières (RO) des différentes catégories alimentaires dans le régime du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura).

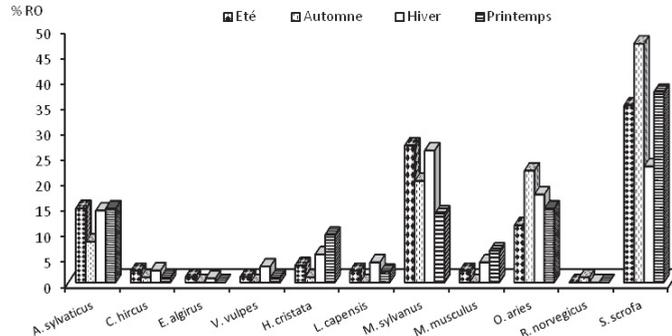


Figure 3. — Variations saisonnières (RO) des proies mammaliennes dans le régime du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura).

Au sein des mammifères, la variation saisonnière des proies consommées est très significative ($\chi^2 = 49,36$; P-value = 0,01 ; ddl = 30). Les proportions occupées par le Sanglier sont plus importantes et significatives en automne (47 %) et hiver (22,8 %). Le Magot constitue la deuxième proie la plus représentée, participant au régime du Chacal doré avec une fréquence maximale en hiver dépassant celle du Sanglier (26 %) ; il est le moins prélevé au printemps (13,5 %). Le Mouton est prélevé en toutes saisons dans des proportions relativement importantes, avec un pic en automne de 22 %. Le Mulot sylvestre contribue quant à lui dans des proportions quasi similaires durant toutes les saisons (> 14 %), excepté en automne où son taux est de 8 %. Le Porc-épic de son côté est le plus représenté au printemps (9,4 %).

Si l'on regroupe les mammifères en trois sous-catégories (petits mammifères « rongeurs et lagomorphes », moyens mammifères et mammifères domestiques), l'analyse montre une différence significative entre les saisons ($\chi^2 = 18,02$; P-value = 0,05 ; ddl = 6). Les moyens mammifères apparaissent comme la sous-catégorie dominante de proies consommées tout au long de l'année ($RO_{moy} = 41,5$ %), avec le plus faible taux en automne (Fig. 4). Les mammifères domestiques représentent une moyenne de 18 % des items consommés, et atteignent leur niveau le plus bas en hiver (13,5 %). Les petits mammifères représentent une moyenne de 24 %, et sont dominants au printemps (32 %) alors qu'ils sont les moins prélevés en automne (10 %).

Au sein des végétaux (plantes non énergétiques + plantes énergétiques), la corrélation entre les saisons et la consommation des items est très significative ($\chi^2 = 47,40$; P-value = 0,00 ; ddl = 33).

Les Poacées sont dominantes tout au long de l'année, avec un pic au printemps (RO = 59 %) (Fig. 5). Les Moracées et les Rosacées montrent leurs fréquences les plus élevées en automne (32 %) et en été (26 %), respectivement. Les Solanacées sont plus régulièrement consommées à travers les saisons, et atteignent leur contribution la plus élevée en hiver (21 %).

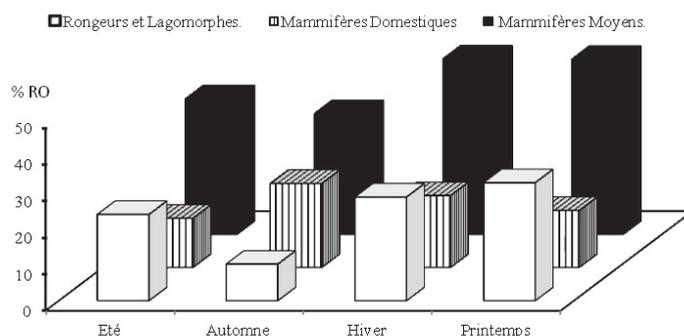


Figure 4.— Variations saisonnières (RO) des trois sous-catégories de mammifères dans le régime du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura).

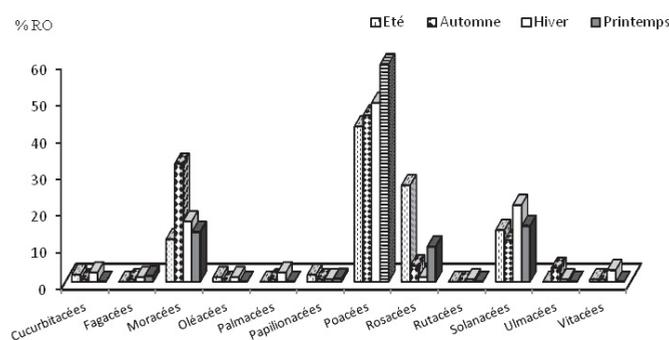


Figure 5.— Variations saisonnières (RO) des diverses familles de plantes (énergétiques et non énergétiques) dans le régime du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura).

La dépendance entre les saisons et la consommation des proies arthropodiennes est très significative ($\chi^2 = 36,41$; P-value = 0,00; ddl = 24). Les *Scarabaeidae* sont majoritaires tout au long de l'année, avec une fréquence minimale de RO = 35 % en automne contre une fréquence maximale de 82 % au printemps (Fig. 6). Les *Acrididae* sont plus prélevés en automne et au printemps, avec des seuils dépassant 44 %. Dans un registre moindre, les *Carabidae* sont plus consommés en automne (12 %) alors que les *Curculionidae* le sont au printemps (9 %).

La richesse spécifique des items consommés est élevée mais variable selon les saisons, allant de $H' = 3,22$ en été à $H' = 4,18$ en hiver (Tab. II). L'indice d'équitabilité présente sa valeur la plus faible en été (0,62) et la plus forte en hiver (0,80).

TABEAU II

Diversité spécifique (H') et indice d'équitabilité (J') du régime du Chacal doré en fonction des saisons dans la région de Darna (Parc du Djurdjura)

	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Moyenne
H' (en bits)	3,22	3,83	4,18	3,81	3,76
$J' = H'/H_{max}$	0,62	0,74	0,80	0,73	0,72

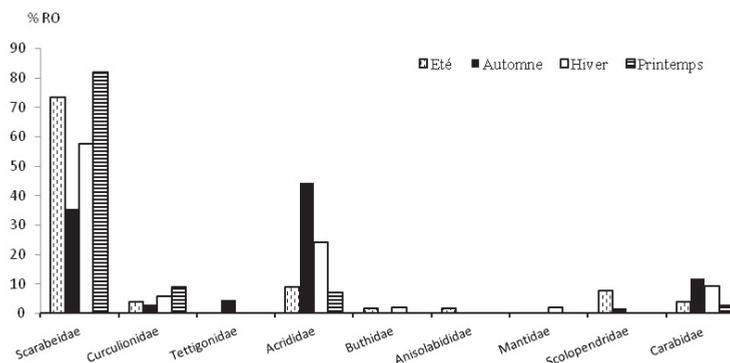


Figure 6.— Variations saisonnières (RO) des diverses familles d'arthropodes dans le régime du Chacal doré dans la région de Darna (Djurdjura)

DISCUSSION

DIVERSITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU CHACAL DORÉ DANS LA RÉGION DU DJURDJURA

Suite à l'extinction des grands Carnivores du Maghreb (Aulagnier, 1992), le Chacal doré est devenu le prédateur dominant la chaîne trophique terrestre (avec le Loup africain récemment redécouvert, notamment en Algérie ; Gaubert *et al.*, 2012). Notre étude dans la région de Djurdjura révèle que le Chacal doré montre un large spectre alimentaire et des valeurs importantes d'indices de diversité trophique (Fig. 2 ; Tabs. I & II). Ceci confirme le comportement de prédateur généraliste et opportuniste du Chacal doré, capable de s'adapter aux ressources disponibles dans son habitat (Khidas, 1990 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Moehlman & Jhala, 2013). Bien que cela n'était pas l'objectif de notre présente étude, il sera intéressant d'évaluer le niveau de recouvrement trophique entre le Chacal doré et le Loup africain dans des régions, comme l'est algérien (Gaubert *et al.*, 2012), où les deux phénotypes pourraient vivre en sympatrie.

Il ressort de notre étude que 91 % des items consommés par le Chacal doré appartiennent à seulement cinq catégories, incluant les mammifères (27 %), les plantes énergétiques (20 %), les plantes non énergétiques (19 %), les arthropodes (16 %) et les déchets (10 %). Les mammifères représentent la principale source énergétique (biomasse), comme constaté dans des études précédentes, notamment en Afrique (McShane & Grettenberger, 1984b ; Khidas, 1990 ; Amroun *et al.*, 2006). Un de nos résultats les plus marquants est la dominance du Sanglier, principal contributeur en termes de biomasse dans le régime alimentaire du Chacal doré (Tab. I). Une telle dominance n'avait jamais été reportée pour l'espèce (voir Demeter & Spassov, 1993 ; Lanszki & Heltai, 2002 ; Radovic & Kovacic, 2010), y compris en Kabylie (Khidas, 1990 ; Amroun *et al.*, 2006). Les indices de présence du Sanglier sont très nombreux, notamment dans la zone forestière du PND. La décroissance des activités de chasse au Sanglier depuis une vingtaine d'années pourrait être responsable d'une augmentation de leurs effectifs dans le Djurdjura, profitant au Chacal doré.

Un autre patron marquant du spectre trophique du Chacal doré est la proportion de primates prélevés. Le Magot est le deuxième contributeur, en termes de fréquence et de biomasse, au spectre des proies mammaliennes (Tab. I). Une autre étude dans la même région avait déjà reporté une fréquence importante de singes dans le régime alimentaire du Chacal doré (Khidas, 1986). Les indices de présence des magots dans le PND sont nombreux, et l'on comptabilise une dizaine de groupes sur le site d'étude (Amroun, obs. pers.).

Malgré la présence d'élevages à la périphérie du PND, la proportion d'animaux domestiques prélevés par le Chacal doré est relativement faible, contrairement aux données de la littérature (Osborn & Helmy, 1980 ; Mc Shane & Grettenberger, 1984 ; Khidas, 1990 ; Giannatos

et al., 2006 ; Lanszki *et al.*, 2006, 2009 ; Nadeem *et al.*, 2012 ; Raichev *et al.*, 2013 ; mais voir aussi Lanszki & Heltai, 2002 ; Mukherjee *et al.*, 2004 ; Markov & Lanszki, 2012). Le Mouton est seulement le troisième contributeur au spectre des proies mammaliennes. Les oiseaux domestiques ont une contribution encore plus mineure (Tab. I).

De façon surprenante, le Mulot sylvestre n'est que quatrième contributeur au spectre des proies mammaliennes du Chacal doré (Tab. I), alors que de nombreuses études l'identifient comme l'une des ressources principales du canidé (Wyman, 1967 ; Moehlman, 1983, 1986, 1989 ; Khan & Beg, 1986 ; Lanszki & Heltai, 2002 ; Mukherjee *et al.*, 2004 ; Lanszki *et al.*, 2006 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Jaeger *et al.*, 2007 ; Simeneh, 2010 ; mais voir Radovic & Kovacic, 2010). Le biotope forestier du PND constitue pourtant le milieu de prédilection du Mulot sylvestre (Fons *et al.*, 1986 ; Khidas *et al.*, 1999). Tout comme pour les prélèvements relativement faibles du Mouton, un tel résultat pourrait être la conséquence de la forte densité de sangliers disponibles dans le PND.

Le Chacal doré sur notre site d'étude présente ainsi une prédilection originale pour les proies mammaliennes de tailles moyennes (Sanglier : 30-135 kg ; Magot : 5-17 kg ; Mouton : 45-60 kg). 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 (Carbone *et al.*, 1999, 2007). 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. Le Chacal doré se situe à la limite de la zone de transition des 15-20 kg (10-15 kg ; Moehlman & Jhala, 2013). Notre étude illustre de façon évidente le potentiel des méso-carnivores, tels que les chacals mais aussi 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).

La forte représentation des plantes (plantes non énergétiques et énergétiques = 39 %) dans le régime du Chacal doré dans le Djurdjura 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 (Rosalino & Santos-Reis, 2009). Nos résultats confirment également les études réalisées sur la niche trophique des chacals africains (Atkinson *et al.*, 2002 ; Goldenberg *et al.*, 2010 ; Forbes, 2011) et notamment le Chacal doré (Mc Shane & Grettenberger, 1984 ; Simeneh, 2010 ; Amroun *et al.*, 2006), où la part des végétaux peut être prépondérante. Les plantes non énergétiques telles que les Poacées faciliteraient la digestion des autres aliments (notamment en éliminant les poils du tractus digestif) et promouvraient l'élimination des toxines dans les tissus (Morris, 1996 ; Sanchez & Rodrigues, 2008). Elles contribueraient également à l'apport d'eau journalier chez les Carnivores (Amroun *et al.*, 2014). Les plantes énergétiques (ici, principalement les Moracées, Rosacées et Solanacées) sont quant à elles génératrices de calories, et constituent des apports d'appoint à certaines périodes de l'année (Khidas, 1986 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Simeneh, 2010).

Notre étude confirme également que le Chacal doré, comme la plupart des Carnivores opportunistes présents dans la région méditerranéenne, consomme une part relativement importante (16 %) d'arthropodes (Delibes *et al.*, 1989 ; Hamdine *et al.*, 1993 ; Virgos *et al.*, 1999 ; Rosalino & Santos-Reis, 2002 ; Amroun *et al.*, 2006, 2014). Les fréquences d'apparition des arthropodes dans le Djurdjura sont très proches de celles rapportées par Mukherjee *et al.* (2004) en Inde et Giannatos *et al.* (2009) en Grèce. Du fait de leur disponibilité pendant la majorité de l'année et de leur facilité d'accès, les arthropodes constituent sur notre site d'étude une source d'énergie non négligeable (PB = 43) pour le Chacal doré. De plus, la chitine recouvrant les arthropodes pourrait jouer le rôle de facilitateur du transit intestinal (Lucherini *et al.*, 1988).

Les déchets ménagers sont seulement le cinquième contributeur au régime du Chacal doré (10 %). Le comportement de charognards observé dans les décharges à la périphérie du PND, parfois en pleine journée (Khidas, 1986 ; Amroun *et al.*, 2006), ne semble pas, d'après notre étude, impliquer une forte consommation relative de déchets. Toutefois, nos résultats peuvent avoir été biaisés par notre protocole d'échantillonnage limitant la collecte des fèces proches

des villages. En effet, il a été montré que les déchets organiques pouvaient constituer les principales ressources alimentaires de certaines populations de chacals dorés (McDonald, 1979 ; Yom Tov *et al.*, 1995).

Étant donné le comportement généraliste et opportuniste du Chacal doré, un certain degré de recouvrement avec les niches trophiques d'autres Carnivores est attendu. C'est le cas pour la Genette commune dans le Djurdjura (Amroun *et al.*, 2006). Toutefois, nous suggérons que localement, la compétition interspécifique est minimisée par la spécialisation du Chacal doré sur les mammifères de tailles moyennes, peu accessibles aux petits Carnivores, mais aussi par un faible recouvrement des périodes d'activités (nocturne *vs.* diurne), comme cela a été observé chez des espèces de chacals sympatriques (Fuller *et al.*, 1989 ; Loveridge & McDonald, 2003). Nous avons pu remarquer que dans cette région du Djurdjura, le Chacal doré prélevait le Renard roux. Bien que ce dernier ait pu être consommé à l'état de charogne, il a été suggéré que les interactions avec le Chacal doré peuvent résulter dans la mise à mort du Renard roux (Palomares & Caro, 1999), notamment au Maghreb (MacDonald, 1987) où l'espèce est présente dans de faibles densités (Amroun, obs. pers.).

VARIATION SAISONNIÈRE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU CHACAL DORÉ DANS LE DJURDJURA

Des variations saisonnières au sein des principales catégories alimentaires consommées par le Chacal doré dans le PND ont pu être mises en évidence par notre étude, comme l'on pouvait s'y attendre chez un Carnivore au régime opportuniste et généraliste (Storch *et al.*, 1990 ; Amroun *et al.*, 2006 ; Lanszki *et al.*, 2009). Toutefois, les indices de diversité trophique élevés (H' et J' ; Tab. II) 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 ; Figs. 5 & 6). Les valeurs de H' obtenues dans ce travail sont supérieures à celles rapportées par Amroun *et al.* (2006) au niveau de deux autres régions de la Kabylie. Elles sont les plus élevées en hiver, ce qui peut s'expliquer par le fait qu'un prédateur généraliste tel que le Chacal doré a tendance à élargir son spectre trophique devant la baisse de la disponibilité de certaines proies (Perry & Pianka, 1997).

Plutôt qu'un mode de vie opportuniste et charognard, comme traditionnellement proposé dans la littérature (Raichev *et al.*, 2013), nous proposons que le Chacal doré dans le PND suit un régime alimentaire impliquant au moins partiellement la recherche active (et donc la chasse) de mammifères sauvages tels que le Sanglier et le Magot. Notre hypothèse s'appuie sur différentes observations : 1) les mammifères représentent la catégorie la plus consommée et la plus énergétique tout au long de l'année (les végétaux sont plus représentés en été et en automne, mais restent moins énergétiques) ; 2) les mammifères les plus consommés sont la sous-catégorie des moyens mammifères, et particulièrement le Sanglier et le Magot ; 3) au sein des mammifères, leurs fréquences de prélèvement restent majoritaires toute l'année; et 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). Nous reconnaissons toutefois que « l'effet charognard » — une seule proie tuée est consommée par plusieurs individus et à plusieurs reprises — ainsi que la mise à disposition d'une certaine quantité de carcasses par le braconnage et les destructions directes et indirectes (voir ci-dessous) peuvent avoir en partie biaisé nos estimations.

Malgré tout, le Chacal doré reste le prédateur semblant dominer la chaîne trophique de la zone d'étude. Par conséquent, il ne bénéficie pas des proies tuées par d'autres Carnivores (voir Selva *et al.*, 2005). La faible consommation des sangliers par les populations locales, la baisse des activités de chasse au Sanglier dans la région et l'absence d'un pic de consommation de l'espèce au printemps (naissances), soutiennent l'hypothèse d'une chasse active — régulière ou non — des sangliers par les chacals dorés. Une telle hypothèse implique un comportement de chasse coopérative, le Chacal doré pouvant tuer des proies quatre à cinq fois plus lourdes que lui lorsqu'il chasse en paire ou en groupe (Moehlman & Jhala, 2013). Toutefois, un tel comportement a rarement été observé au Maghreb (Khidas, 1990). Pour des raisons similaires, le prélèvement des magots serait probablement actif et non particulièrement focalisé sur les jeunes

ou les vieux individus, comme cela avait été auparavant suggéré (Khidas, 1990). Le magot est une espèce vulnérable en hiver du fait des conditions environnementales extrêmes (enneigement et manque de ressources), aussi les individus vieux et malades sont probablement les plus prélevés. Toutefois, nous n'excluons pas que la consommation de primates soit favorisée par les destructions directes constatées depuis quelques années dans la zone d'étude, les villageois n'hésitant pas à protéger leurs jardins et potagers quotidiennement visités par les groupes de magots (Amroun, obs. pers.).

La représentation du Mouton tout au cours de l'année dans le régime du Chacal doré suggère un mode de prélèvement ne ciblant pas les agneaux en particulier (plus fortes représentations en automne et en hiver). Dans le PND, le degré de disponibilité des ongulés domestiques pourrait dépendre du type d'élevage pratiqué dans la région (traditionnel extensif) et des aléas liés aux conditions sanitaires (par exemple, épidémies de fièvre catarrhale ; Amroun, obs. pers.).

CONCLUSION

Notre étude montre que le Chacal doré dans le PND présente une large niche trophique de type carnivore généraliste et opportuniste, mais privilégiant l'accès aux mammifères d'un poids considérable. Nos résultats illustrent la capacité du Chacal doré à adapter son régime alimentaire en fonction des ressources disponibles (Lanszki *et al.*, 2006), notamment vers des grandes proies comme le Sanglier. Le changement ('switching') observé dans notre étude suivrait la théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture ('optimal foraging'), qui postule qu'un prédateur choisit ses proies de façon à ce que le rapport bénéfices / coûts énergétiques soit le plus élevé (Krebs & Davis, 1993). Nous pensons que le radio-tracking pourrait nous renseigner plus avant sur les modalités d'exploitation des ressources par le Chacal doré en Kabylie et sur ses interactions potentielles avec le Loup africain.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Mr M. Bensidhoum pour sa précieuse collaboration durant les sorties sur le terrain ainsi que les quatre relecteurs anonymes d'une première version de notre texte. Cette étude a été réalisée dans le cadre du Programme CNEPRU (MESRS) n° F 00520110039.

RÉFÉRENCES

- AMROUN, M., BENSIDHOUM, M., DELATTRE, P. & GAUBERT, P. (2014). — Feeding habits of the common genet (*Genetta genetta*) in the area of Djurdjura, north of Algeria. *Mammalia*, 78: 35-43.
- 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. *Mammalia*, 40: 247-254.
- ATKINSON, R.P.D., MACDONALD, D.W. & KAMIZOLA, R. (2002). — Dietary opportunism in side striped jackals *Canis adustus* Sundevall. *J. Zool. (Lond.)*, 257: 129-139.
- AULAGNIER, S. (1992). — *Zoogéographie des mammifères du Maroc*. Université de Montpellier, Montpellier.
- 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.
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, D. & SAINT-GIRONS, M.C. (1974). — *Les proies des rapaces : petits mammifères et leur environnement*. Editions Doin, Paris.
- CIUCCI, P., BOITANI, L., PELLICIONI, E.R., ROCCO, M. & GUY, I. (1996). — A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wild. Biol.*, 2: 37-48.
- CLUTTON-BROCK, J., CORBETT, G.B., & HILLS M. (1976). — A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 29: 117-199.
- CORBET, L.K. (1989). — Assessing the diet of dingoes from feces: a comparison of three methods. *J. Wildl. Manag.*, 53: 343-346.
- CLODE, D. & MACDONALD, D.W. (1995). — Evidence for food competition between mink and otter on the Scottish Islands. *J. Zool. (Lond.)*, 237: 435-44.

- CUZIN, F. (1996). — Répartition actuelle et statut des grands mammifères sauvages du Maroc (Primates, Carnivores, Artiodactyles). *Mammalia*, 60: 101-124.
- 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.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris.
- DAY, M.G. (1966). — Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool. (Lond.)*, 148: 201-217.
- DEBROT, S., FIVAZ, G., MERMOD, C. & WEBER, J.M. (1982). — *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- DELIBES, M., RODRIGUEZ, A. & PARRENO, F. (1989). — Food of the common genet (*Genetta genetta*) in northern Africa. *J. Zool. (Lond.)*, 218: 321-326.
- DEMETER, A. & SPASSOV, N. (1993). — *Canis aureus* Linnaeus 1758. Pp 107-138 in: J. Niethammer & F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- EROME, G. & AULAGNIER, S. (1982). — Contribution à l'identification des proies des rapaces. *Le Bièvre*, 4: 129-135.
- FALIU, L., LIGNEUREUX, Y., BARRAT, J., RECH, J. & SAUTET, J.Y. (1979). — Étude en microscopie optique des poils (Pili) de la faune pyrénéenne sauvage en vue de leur détermination. *Anat. Histol. Embryol.*, 8: 307-317.
- FONS, R., GRABULOSA, I., SAINT-GIRONS, M.C., GALAN-PUCHADES, M.T. & FELIU, C. (1988). — Incendie et cicatrization des écosystèmes méditerranéens. Dynamique du repeuplement en micromammifères. *Vie Milieu*, 38: 259-280.
- 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.
- FULLER, T.K., BIKNEVICIUS, A.R., KAT, P.W., VAN VALKENBURGH, B. & WAYNE, R.K. (1989). — The ecology of three sympatric jackal species in the Rift Valley of Kenya. *Afr. J. Ecol.*, 27: 313-323.
- GAUBERT, P., BLOCH, C., BENYACCOUB, S., ABDELHAMID, A., PAGANI, P., DJAGOUN, C.A.M.S., 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.
- GIANNATOS, G., ALABAYRAK, T. & ERDOGAN, A. (2006). — Status of the caracal in protected areas in south-western Turkey. *Cat News*, 45: 23-24.
- GIANNATOS, G., KARYPIDOU, A., LEGAKIS, A. & POLYMERI, R. (2010). — Golden jackal (*Canis aureus* L.) diet in Southern Greece. *Mamm. Biol.*, 75: 227-232.
- GOLDENBERG, M., GOLDENBERG, F., FUNK, S.M., HENSCHER, J. & MILLES, E. (2010). — Diet composition of Black-backed jackals, *Canis mesomelas* in the Namib desert. *Folia Zool.*, 59: 93-101.
- GOSZCZYNSKI, J. (1986). — Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriol.* 31: 79-95.
- 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.
- HELTAI, M., SZUCS, E., LANSZKI, J. & SZABO, L. (2004). — Az aranysakál (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) új előfordulásai Magyarországon (The golden jackal's new occurrences in Hungary). *Állattani Közlemények*, 89: 43-52.
- JAEGER, M.M., HAQUE, E., SULTANA, P. & BRUGGERS, R.L. (2007). — Daytime cover, diet and space-use of golden jackals (*Canis aureus*) in agro-ecosystems of Bangladesh. *Mammalia*, 71: 1-10.
- JHALA, Y.V. & MOEHLMAN, P. (2004). — Golden Jackal *Canis aureus*. Pp 156-161. In: C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann & D. MacDonald (eds.). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge.
- JHALA, Y. & MOEHLMAN, P.D. (2008). — *Canis aureus*. In: *IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>.
- KAUNDA, S.K.K. (1998). — *Black-backed jackal (Canis mesomelas) predation on impala (Aepyceros melampus) at Mokolodi Nature reserve, Botswana*. Magister Scientiae (Zoology), University of Pretoria.
- KAUNDA, S.K.K. & SKINNER, J.D. (2003). — Black-backed jackal diet at Mokolodi Nature reserve, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 41: 39-46.
- KELLER, A. (1978). — Détermination des mammifères de la Suisse par le pelage: I. Talpidae et Soricidae. *Rev. Suisse Zool.*, 85: 758-761.
- 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.
- KELLER, A. (1981a). — Détermination des mammifères de la Suisse par le pelage: V. Carnivora, VI. Artiodactyla. *Rev. Suisse Zool.*, 88: 803-820.
- KELLER, A. (1981b). — Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: IV. Cricetidae et Muridae. *Rev. Suisse Zool.*, 88: 463-473.
- KHAN, A.A. & BEG, M.A. (1986). — Food of some mammalian predators in the cultivated areas of Punjab. *Pakistan J. Zool.*, 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*. Université des Sciences et de la technologie d'Alger, Alger.

- 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 (Algérie). *Mammalia*, 57: 207-212.
- KHIDAS, K., KHAMMES, N. & KHELLOUFI, S. (1999). — Répartition spatiale et sélection de l'habitat chez le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) et la souris sauvage (*Mus spretus* Lataste, 1883) en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Sciences & Technologie* (Revue de l'Université Mentouri, Constantine, Algérie), 12: 59-64.
- KLARE, U., KAMLER, J.F. & MACDONALD, D.W. (2011). — A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mamm. Rev.*, 41: 294-312.
- KOWALSKI, K., & RZEBIK-KOWALSKA, B. (1991). — *Mammals of Algeria*. Polish Academy of Sciences, Varsovie.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1993). — *An introduction to behavioural ecology*. 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 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.
- LANSZKI, J. & HELTAI, M. (2002). — Feeding habits of golden jackals and red fox in south-western Hungary during winter and spring. *Mamm. Biol.*, 67: 129-136.
- LANSZKI, J., HELTAI, M. & SZABO, 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.
- LARIBI, M. (2000). — *Contribution à l'étude phytosociologique des formations caducifoliées à Quercus canariensis Wild. et Quercus afares Pom. du massif forestier d'Ath Ghobri-Akfadou (Grande Kabylie)*. Thèse de Magister, Université Mouloud Mammeri, Tizi-Ouzou.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998). — *Numerical ecology*. 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.
- LOVERIDGE, A.J. & MACDONALD, D.W. (2003). — Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *J. Zool. (Lond.)*, 259: 143-153.
- 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.
- MACDONALD, D.W. (1979). — The flexible social system of the golden jackal *Canis aureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5: 17-38.
- MACDONALD, D.W. (1987). — *Running with the fox*. Unwin Hyman, London.
- MACDONALD, D.W. & SILLERO-ZUBIRI, C. (2004). — *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, Oxford.
- MARKOV, G. & LANSZKI, J. (2012). — Diet composition of the golden jackal, *Canis aureus* in an agricultural environment. *Folia Zool.*, 61: 44-48.
- MC SHANE, T.O. & GRETTEMBERGER, J.F. (1984). — Food of the golden jackal (*Canis aureus*) in central Niger. *Afr. J. Ecol.*, 22: 49-53.
- MELERO, Y., PALAZON, S., BONESI, L. & GOSALBEZ, J. (2008). — Feeding habits of three sympatric mammals in NE Spain: the American mink, the spotted genet, and the Eurasian otter. *Acta Theriol.* 53: 263-273.
- MILLS, M.G. (1996). — Methodological advances in capture, census, and food habits studies on large African carnivores behavior, ecology, and evolution. Pp 223-242 in: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Vol. 2. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- MOEHLMAN, P.D. (1983). — Socioecology of silverbacked and golden jackals (*Canis mesomelas* and *Canis aureus*). Pp 423-453 in: J.F. Eisenberg & D.G. Kleiman (eds). *Recent advances in the study of mammalian behavior*. American Society of Mammalogists – Special publication 7.
- MOEHLMAN, P.D. (1986). — Ecology of cooperation in canids. Pp 64-86, in: D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham (eds). *Ecological aspects of social evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MOEHLMAN, P.D. (1989). — Intraspecific variation in canid social systems. Pp 143-163 in: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Vol. 1. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- MOEHLMAN, P.D. & JHALA, Y.V. (2013). — *Canis aureus* Golden Jackal. Pp 35-38 in: J. Kingdon & M. Hoffmann (eds). *Mammals of Africa. Vol. 5. Carnivores, Pangolins, Equids and Rhinoceroses*. Bloomsbury, London.
- MOREY, P.S., GESE, E.M. & GEHRT, S.D. (2007). — Spatial and temporal variation in the diet of coyotes in the Chicago metropolitan area. *Am. Midl. Nat.*, 158: 147-161.
- MORRIS, D. (1996). — *Cat world: A feline encyclopaedia*. Edbury Press, London.
- MUKHERJEE, S., GOYAL, S.P., JOHNSINGH, A.J.T. & PITMAN, R.P.L. (2004). — The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis catus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *J. Zool. (Lond.)*, 262: 405-411.
- 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. *Turk. J. Zool.*, 36: 798-805.
- OSBORN, D. & HELMY, I. (1980). — The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). *Fieldiana Zool., New Series* 5: 1-579.
- PALOMARES, F. & DELIBES, M. (1991). — Alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineta *Genetta genetta* en la Reserva Biológica de Doñana, S.O. de la Península Iberica. *Doñana Acta Vertebr.*, 18: 5-20.

- PALOMARES, E. & CARO, T.M. (1999). — Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am. Nat.*, 153: 492-508.
- PERRY, G. & PIANKA, E.R. (1997). — Animal foraging: past, present and future. *T.R.E.E.*, 12: 360-364.
- POCHE, R.M., EVANS, S.J., SULTANA, P., HAGUE, M.E., STERNER, R. & SIDIQUE, M.A. (1987). — Notes on the golden jackal (*Canis aureus*) in Bangladesh. *Mammalia*, 51: 259-270.
- RADOVIC, A. & KOVACIC, D. (2010). — Diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L.) on the Peljesac Peninsula, Dalmatia, Croatia. *Periodicum Biologorum*, 112: 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.
- 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*. *Mamm. Rev.*, 21: 97-122.
- ROGER, M. (1991). — *Analyse d'un système proies – prédateur: le modèle « lapin – petits rongeurs – putois »*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- 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.
- ROTEM, G., BERGER, H., KING, R., BAR (KUTIEL), P. & SALTZ, D. (2011). — The effects of anthropogenic resources on the space-use patterns of golden jackal. *J. Wildl. Manage.*, 75: 132-136.
- RUENESS, E.K., ASMYHR, M.G., SILLERO-ZUBIRI, C., MACDONALD, D.W., BEKELE, A., ET AL. (2011). — The cryptic African wolf *Canis aureus lupaster* is not a golden jackal and is not endemic to Egypt. *PLoS ONE*, 6: e16385.
- RUIZ-OLMO, J. & LOPEZ-MARTIN, J.M. (1993). — Note on the diet of the common genet (*Genetta genetta* L.) in Mediterranean riparian habitats of N.E. Spain. *Mammalia*, 57: 607-610.
- 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, M.J., PINTO, B.M. & SANTOS-REIS, M. (2007). — Trophic niche partitioning between two native and two exotic carnivores in SW Portugal. *Web ecology*, 7: 53-62.
- SELVA, N., JEDRZEJEWSKA, B., JEDRZEJEWSKI, W. & WAJRAK, A. (2005). — Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Can. J. Zool.*, 83: 1590-1601.
- SIMENEH, G. (2010). — *Habitat use and diet of Golden jackal (Canis aureus) and human - carnivore conflict in Guassa community conservation area*. MENZ, Addis Ababa.
- STORCH, I., LINDSTROM, E. & DE JOUNGE, J. (1990). — Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriol.*, 35: 311-320.
- URIOS, V., RAMIREZ, C., GALLARDO, M. & RGUIBI IDRISSE, H. (2012). — Detectan al lobo en Marruecos gracias al uso del foto-trampeo. *Quercus*, 319: 14-15.
- VIRGOS, E., LLORENTE, M. & CORTES, Y. (1999). — Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mamm. Rev.*, 29: 119-128.
- WAYNE, R.K., BENVENISTE, R.E., JANCZEWSKI, D.N. & O'BRIEN, S.J. (1989). — Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. Pp 465-494 in: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Vol. 1. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- WEAVER, J.L. (1993). — Redefining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *J. Wildl. Manage.*, 57: 534-538.
- WYMAN, J. (1967). — The jackals of the Serengeti. *Animals*, 10: 79-83.
- 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.
- YOM-TOV, Y., ASHKENAZI, S. & VINER, O. (1995). — Cattle predation by the golden jackal *Canis aureus* in the Golan heights, Israel. *Biol. Cons.*, 73: 19-22.
- ZABALA, J. & ZUBEROGOITIA, I. (2003). — Badger, *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora), diet assessed through scat-analysis: a comparison and critique of different methods. *Folia Zool.*, 52: 23-30.