

**Stage de Master 1 « Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité »**

Réalisé à l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage

Parc Micropolis – 05000 Gap

Mars - Juillet 2011

---

**Analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup  
(*Canis lupus*) dans les Alpes françaises**





# Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement mon encadrant de stage, Christophe Duchamp, pour son soutien, ses nombreux conseils scientifiques et techniques, et pour les orientations de travail qu'il m'a suggérées.

Je remercie également mon tuteur de stage universitaire, Olivier Duriez, pour la relecture de mon projet de stage.

J'adresse mes sincères remerciements à Thibault Saubusse pour son soutien et sa précieuse aide en statistiques.

Merci également à Clément Calenge, statisticien à l'ONCFS, pour les entretiens téléphoniques qu'il a bien voulu m'accorder et pour les conseils qu'il m'a apporté à ces occasions.

Je remercie Eric Marboutin pour l'intérêt qu'il a manifesté à l'égard de mon travail.

Je tiens à remercier l'ensemble du personnel de l'ONCFS basé à Gap pour son chaleureux accueil et pour les nombreux échanges très enrichissants que nous avons partagé.

Enfin, je remercie toutes les personnes que je n'ai pas pu citer (personnel de la Fédération des Chasseurs des Hautes Alpes, agents du Parc National du Mercantour, etc.) pour le partage de leurs expériences professionnelles.

A la mémoire d'Alexis, un ami très cher.



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction.....</b>	<b>1</b>
1.1	Etat de l'art.....	1
1.2	Contexte du stage.....	3
1.3	Objectifs et missions du stage.....	4
<b>2</b>	<b>Matériel et méthode.....</b>	<b>5</b>
2.1	Aire d'étude.....	5
2.2	Recueil des données.....	5
2.2.1	Récolte des échantillons sur le terrain.....	5
2.2.2	Analyses génétiques.....	5
2.2.3	Analyses coprologiques.....	5
2.3	Présentation du jeu de données et pré-traitements.....	6
2.4	Analyses spatio-temporelles du régime alimentaire du loup dans les Alpes françaises.....	7
2.4.1	Analyses inter-meutes : comparaison du régime de neuf meutes à situations contrastées.....	7
2.4.1.1	<i>Etude des variations des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime.....</i>	<i>7</i>
2.4.1.2	<i>Analyse des niches trophiques.....</i>	<i>8</i>
2.4.1.3	<i>Analyse de la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du prédateur..</i>	<i>9</i>
2.4.2	Analyses intra-meutes : mise en évidence du phénomène de report de prédation.....	9
2.4.2.1	<i>Fréquences d'occurrences relatives.....</i>	<i>9</i>
2.4.2.2	<i>Analyse en composantes principales.....</i>	<i>10</i>
2.4.3	Identification des facteurs responsables des variations du régime alimentaire.....	10
<b>3</b>	<b>Résultats.....</b>	<b>10</b>
3.1	Analyse comparative du régime alimentaire de neuf meutes de loups.....	10
3.1.1	Etude des variations des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime.....	10
3.1.2	Analyse des niches trophiques.....	11
3.1.3	Analyse de la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du prédateur.....	12
3.2	Analyses intra-meutes : mise en évidence du phénomène de report de prédation ...	13



3.2.1	Fréquences d'occurrences relatives.....	13
3.2.2	Analyse en composantes principales.....	14
<b>3.3</b>	<b>Identification des facteurs responsables des variations du régime alimentaire.....</b>	<b>15</b>
<b>4</b>	<b>Discussion.....</b>	<b>16</b>
4.1	Analyse comparative du régime alimentaire de neuf meutes à situations contrastées .....	16
4.2	Analyse du phénomène de report de prédation interannuel.....	17
4.3	Recueil des données et analyse du régime par les fréquences d'occurrences : limites. .....	18
4.4	Identification des facteurs de variations du régime alimentaire et implication pour la gestion des écosystèmes.....	19
4.5	Conclusion.....	20





# Table des annexes

<b>Annexe 1.</b> Principe du codage flou.....	I
<b>Annexe 2.</b> Parts relatives des ongulés sauvages, des ongulés domestiques et des autres proies dans le régime alimentaire de chacune des neuf meutes étudiées.....	I
<b>Annexe 3.</b> Matrice de dissimilarité D construite à partir des indices de Pianka inter-meutes, support de la classification ascendante hiérarchique.....	II
<b>Annexe 4.</b> Sélection du meilleur critère d'agrégation – parmi le lien complet, le lien simple, le lien moyen et le critère de Ward – par le calcul de la Norme 2.....	II
<b>Annexe 5.</b> Corrélations des modalités des trois variables instrumentales (Année, Saison, Meute) avec les axes (ou composantes) formant le premier plan de l'ACP-VI.....	III
<b>Annexe 6.</b> Variations interannuelles des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime alimentaire des trois meutes de loups du Mercantour.....	IV
<b>Annexe 7.</b> Valeurs des paramètres associés à chaque facteur et interaction de facteurs du modèle sélectionné s'ajustant le mieux aux données.....	VI



# 1 Introduction

## 1.1 Etat de l'art

Progressivement extirpé de son aire de répartition historique en Europe occidentale au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle (Breitenmoser, 1998), le loup gris, *Canis lupus*, a néanmoins réussi à se maintenir au travers de quelques populations à l'instar de celles d'Italie composées d'une centaine d'individus au début des années 1970 (Boitani, 1984). En expansion numérique et géographique depuis les années 1980 (Ciucci & Boitani, 1991 ; Francisci & Guberti, 1993), ces dernières ont peu à peu colonisé la péninsule vers le nord de la chaîne des Appenins (Fabbri *et al.*, 2007) jusqu'à atteindre le versant français des Alpes du Sud en 1992 (Houard & Lequette, 1993 ; Poulle *et al.*, 1998).

Depuis cette date, le processus de recolonisation par le loup du territoire français est suivi par l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et son Réseau de correspondants Grands Carnivores Loup/Lynx. Ce dispositif de collecte d'indices de présence du loup est stratifié sur deux niveaux, incluant un monitoring extensif déployé aujourd'hui sur 31 départements pour détecter la présence du prédateur, et un suivi intensif et systématique au sein des zones de présence permanente attestées de l'espèce pour mesurer les paramètres démographiques (Duchamp & Marboutin, 2007 ; Duchamp *et al.*, soumis). Couplés à l'utilisation d'outils moléculaires non invasifs (Valière & Taberlet, 2000 ; Valière, 2002 ; Valière *et al.*, 2003 ; Fabbri *et al.*, 2007), ces indicateurs biologiques témoignent de l'évolution démographique et spatiale positive du prédateur en France, essentiellement dans le massif alpin.

Au-delà des études menées sur la dynamique numérique (Cubaynes *et al.*, 2010) et spatiale (Marboutin *et al.*, 2010) de l'espèce à l'échelle du territoire français, une meilleure connaissance des habitudes alimentaires du loup, élevé au rang de compétiteur de l'homme (Breitenmoser, 1998), revêt un intérêt scientifique et politique certain (Graham *et al.*, 2004). La prédation lupine sur les espèces cynégétiques d'une part, et sur les troupeaux domestiques d'autre part, est en effet au cœur de vives controverses. Aussi, la mesure quantitative de la part des ongulés domestiques *versus* sauvages prédatés ainsi que sa variabilité dans l'espace et dans le temps est-elle une donnée déterminante pour l'ajustement des mesures de gestion conservatoire du loup gris en France.

Le régime alimentaire du loup a déjà fait l'objet de nombreux travaux dans diverses régions du monde marquées par l'établissement ou la recolonisation de territoires par l'espèce (e.g.



Muszynska, 1996 ; Jedrzejewski *et al.*, 2002 ; Bübarsepp & Valdmann, 2003 ; Knappwost, 2006 ; Stahler *et al.*, 2006 ; Barja, 2009 ; Wiebe *et al.*, 2009). Les auteurs mettent en exergue la relation entre la composition du régime et la diversité, l'abondance et la vulnérabilité des proies (e.g. Huggard, 1993, Meriggi & Lovari, 1996). Capitani *et al.* (2004) présument également un lien entre le régime alimentaire du prédateur et son stade de colonisation sur le territoire. Outre la place prépondérante occupée par les ongulés sauvages dans l'alimentation des populations lupines étudiées, l'impact sur les troupeaux domestiques est-il largement démontré saisonnièrement (e.g. Brangi *et al.*, 1991 ; Meriggi & Lovari, 1996 ; Ciucci & Boitani, 1998 ; Migli *et al.*, 2005). Ce phénomène de déprédation sur les ongulés domestiques est expliqué par divers facteurs tels que la densité de loups sur le territoire (Harper, 2005 ; Kaartinen *et al.*, 2009), le chevauchement des aires de répartition des populations lupines avec les zones de présence du bétail (Treves *et al.*, 2004), l'abondance et la vulnérabilité des troupeaux liées aux traditions d'élevage locales (Kackensky, 1996), la grande adaptabilité du loup aux conditions locales (Peterson & Ciucci *in* Mech & Boitani, 2003), ou encore la faible disponibilité voire l'absence de proies sauvages (Vos, 2000 ; Sidorovich, 2003 ; Migli *et al.*, 2005). Dans le contexte d'une activité importante et traditionnelle d'élevage ovin extensif dans les alpes françaises, Duchamp *et al.* (2004) et MEEDAT & MAP (2008) montrent que les ongulés domestiques peuvent constituer une part significative du régime alimentaire du loup selon le type de pastoralisme développé localement. Delaigue (2006) mentionne d'autre part l'effet de la taille de la meute – nombre d'individus dans le groupe social – sur l'importance du phénomène de déprédation sur le bétail. La part des ongulés domestiques dans le régime alimentaire des meutes de petite taille semble être plus importante que dans les meutes composées d'un grand nombre d'individus. L'auteur explique cette tendance par le fait qu'une meute de grande taille est capable de se structurer pour chasser de grosses proies - difficiles à capturer pour de petites meutes -, limitant ainsi les attaques aux troupeaux.

En France, les études sur le régime alimentaire du loup ont débuté dès 1995 au travers du développement de clés de détermination spécifiques au cortège de proies disponibles dans les zones de colonisation du prédateur. Les analyses coprologiques réalisées par l'ONCFS portent sur plus de 1300 échantillons (référencés de 1995 à 2009), supports à l'analyse descriptive spatio-temporelle des préférences alimentaires du loup. Par leurs travaux, Poulle *et al.* (1997), Bertrand (2003), puis Delaigue (2006) mettent en évidence la prépondérance des ongulés sauvages dans le régime du loup ainsi que le phénomène de report de prédation. Ces auteurs démontrent en outre une diminution significative de la part relative du mouflon dans le régime alimentaire des meutes du massif du Mercantour au cours du temps, accompagnée d'une augmentation des parts relatives



d'autres espèces d'ongulés sauvages à l'instar du chamois et du chevreuil. Les auteurs restent cependant à des échelles locales. Duchamp *et al.* (2004) estiment la variabilité de la part relative des ongulés domestiques - *versus* sauvages - prédatés à l'échelle des Alpes mais n'intègre, ni la dimension de meute, ni la disponibilité relative de chaque espèce proie.

## 1.2 Contexte du stage

Le Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée « Prédateurs - Animaux déprédateurs » (CNERA PAD) constitue l'une des cinq unités d'études et de recherche appliquée de l'ONCFS. Le CNERA PAD est chargé de mettre en œuvre un programme pluriannuel de recherche focalisé sur les espèces prédatrices en France. Il a notamment pour mission de conduire des recherches sur la biologie de ces espèces chassables ou protégées et sur leurs interactions avec les activités anthropiques (agricoles, cynégétiques, touristiques).

Le CNERA PAD est composé de trois équipes : « petits carnivores », « ours » et « loup/lynx », équipe au sein de laquelle a été réalisé ce stage de cinq mois, à Gap. Celle-ci est notamment chargée du développement d'outils de suivi du loup et du lynx, deux grands prédateurs en phase de recolonisation du territoire français depuis trois décennies avec :

- un suivi patrimonial dont la stratégie d'échantillonnage est stratifiée sur deux échelles spatiales réalisé via un Réseau de correspondants Grands Carnivores Loup/Lynx chargé de produire des indicateurs robustes de mesure de l'état de conservation des espèces ;
- des programmes d'études et recherches dédiés spécifiquement à l'estimation de paramètres démographiques et à la modélisation de systèmes biologiques.

L'objectif sous-jacent à de tels suivis est l'amélioration des connaissances sur la dynamique spatio-temporelle des populations de loups et de lynx en France et plus largement, sur la biologie et l'écologie de ces deux espèces en interaction avec les activités humaines. Ces recherches s'inscrivent dans un objectif de gestion appliquée pour alimenter le processus de décision (MEEDAT & MAP, 2008) en matière de gestion des espèces, des espaces et des interactions avec les activités anthropiques. L'analyse du régime alimentaire du loup en France, l'objet de ce stage, s'inscrit dans ce projet global.





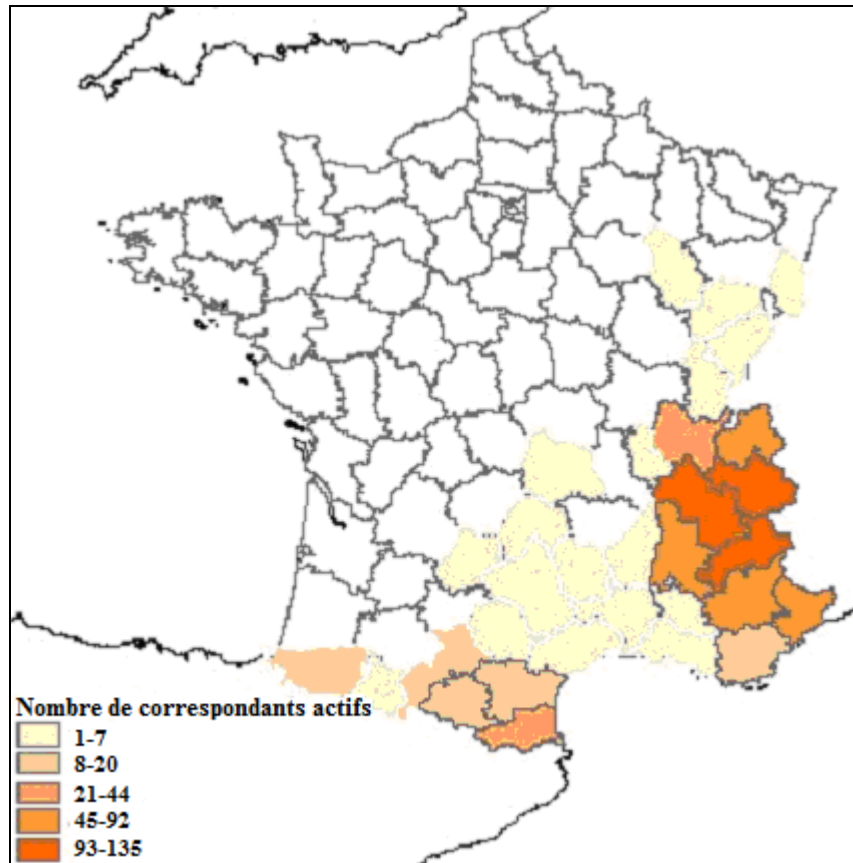
### 1.3 Objectifs et missions du stage

L'objectif de la présente étude s'inscrit dans la continuité de travaux français menés par Poulle *et al.* (1997), Bertrand (2003), Duchamps *et al.* (2004) et Delaigue (2006). Il consiste à :

- (1) caractériser la variabilité spatiale du régime alimentaire du loup entre espèces sauvages et domestiques ainsi qu'au sein des espèces sauvages en intégrant la dimension territoriale des meutes ;
- (2) identifier d'éventuels reports de prédation interannuels au sein des meutes. Il s'agit de mettre en exergue des phénomènes dit de « switching » d'espèces proies dans le régime alimentaire du prédateur au cours du temps ;
- (3) expliquer les variations de la composition du régime alimentaire en étudiant l'effet de facteurs tels que la meute, la taille de la meute, l'année et la saison. La problématique majeure inhérente à la présence du loup sur le territoire français étant reliée au phénomène de déprédation sur les troupeaux domestiques, ce travail a été orienté vers l'identification des facteurs impliqués dans les variations de la part des ongulés domestiques dans le régime du prédateur. En outre, si la taille de la meute se révélait avoir un effet significatif, négatif ou positif (Delaigue, 2006), sur la consommation d'ongulés domestiques par le loup, de nouvelles orientations en matière de gestion de l'espèce pourraient être suggérées.

Le travail mis en œuvre pour atteindre ce triple objectif a consisté à :

- (1) Enrichir le jeu de données pré-existant via la réalisation pratique d'analyses coprologiques en laboratoire sur la base de techniques largement documentées par ailleurs sur les carnivores (Putman, 1984 ; Reynold & Aebischer 1991 ; Cleary *et al.*, 2009 ; Hartova-Nentvichova, 2010) et améliorées par l'équipe pour les besoins d'adaptation au contexte français.
- (2) Choisir et appliquer les outils statistiques permettant de mettre en évidence (a) la variabilité spatio-temporelle de la composition en espèces proies du régime alimentaire du loup à l'échelle du massif alpin français, et (b) les facteurs explicatifs de cette variabilité.



**Figure 1.** Carte de répartition des correspondants du Réseaux Grands Carnivores Loup/Lynx sur le territoire français (Source : ONCFS).



**Figure 2.** Collecte de fèces en période hivernale (Source : ONCFS).

## 2 Matériel et méthode

### 2.1 Aire d'étude

Le présent travail a été consacré à l'analyse du régime alimentaire de neuf meutes de loups installées dans le massif alpin français. Quatre sont établies au cœur du Mercantour, dans les massifs de Haute Tinée, Moyenne Tinée, Vésubie-Tinée et Vésubie-Roya. Les cinq autres meutes sont situées dans les massifs du Vercors Ouest, Vercors Hauts Plateaux, Belledonne, Queyras et Béal-Traversier. Ces différents massifs se distinguent notamment par leur disponibilité en ongulés sauvages et par le type de pastoralisme exercé dans les alpages – transhumant *versus* résident du Nord au Sud (Ernoult *et al.*, 2003). La disponibilité en ongulés domestiques varie en outre d'un massif à l'autre selon la durée de pâturage du bétail propre à chaque catégorie d'unité pastorale.

### 2.2 Recueil des données

#### 2.2.1 Récolte des échantillons sur le terrain

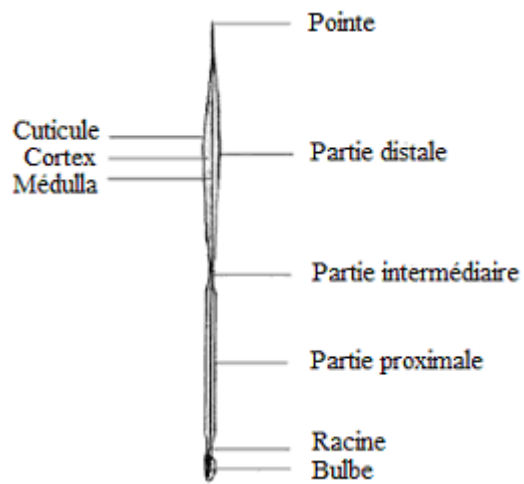
Depuis le retour du loup sur le territoire français en 1992, la collecte de fèces est assurée par le Réseau de correspondants Grands Carnivores Loup/Lynx déployé sur 31 départements (Figure 1). Au cours des différents protocoles de suivis hivernaux et estivaux les excréments sont récoltés et stockés individuellement dans des sacs plastifiés (Figure 2) - de façon à prévenir tout risque de pollution génétique –, référencés, et congelés, avant d'être soumis à des analyses génétiques et coprologiques en laboratoire.

#### 2.2.2 Analyses génétiques

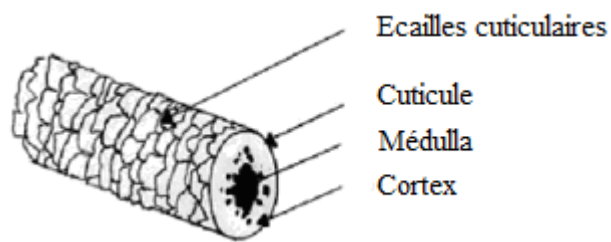
Les fèces collectés sont soumis à des analyses génétiques au Laboratoire d'Ecologie Alpine consistant en l'extraction et l'exploitation de l'information génétique contenue dans les échantillons. L'analyse de l'ADN mitochondrial issu des cellules épithéliales de l'intestin permet en outre de déterminer l'espèce à l'origine de l'indice ainsi que sa lignée génétique (Valière & Taberlet, 2000 ; Valière, 2002 ; Valière *et al.*, 2003). Seuls les excréments de loup sont conservés.

#### 2.2.3 Analyses coprologiques

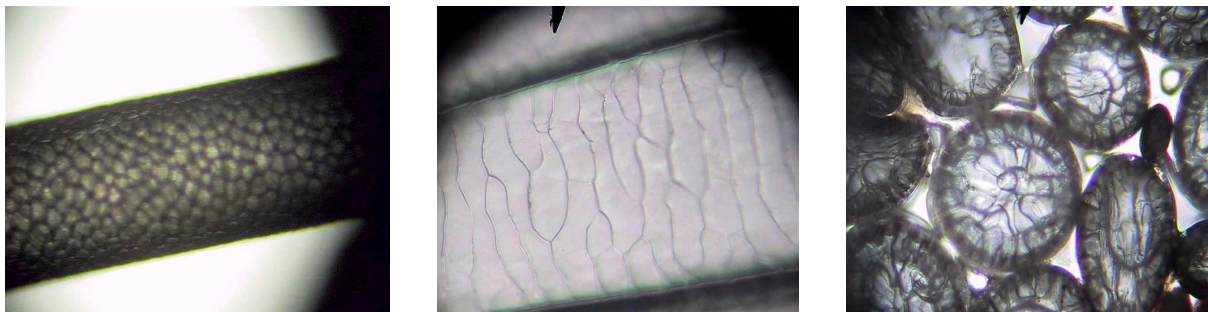
L'examen micro-histologique du matériel fécal constitue une technique largement utilisée dans l'étude du régime alimentaire des carnivores (Putman, 1984 ; Reynolds & Aebischer, 1991) et respecte une procédure standardisée. Une phase préliminaire d'étuvage à 70°C pendant 48 heures permet le séchage et la stérilisation du matériel fécal, prévenant ainsi tout risque de transmission de



**Figure 3.** Schéma de la structure d'un poil (d'après Faliu *et al.*, 1979)



**Figure 4.** Schéma d'une coupe transversale de poil (d'après Teerink, 1991).

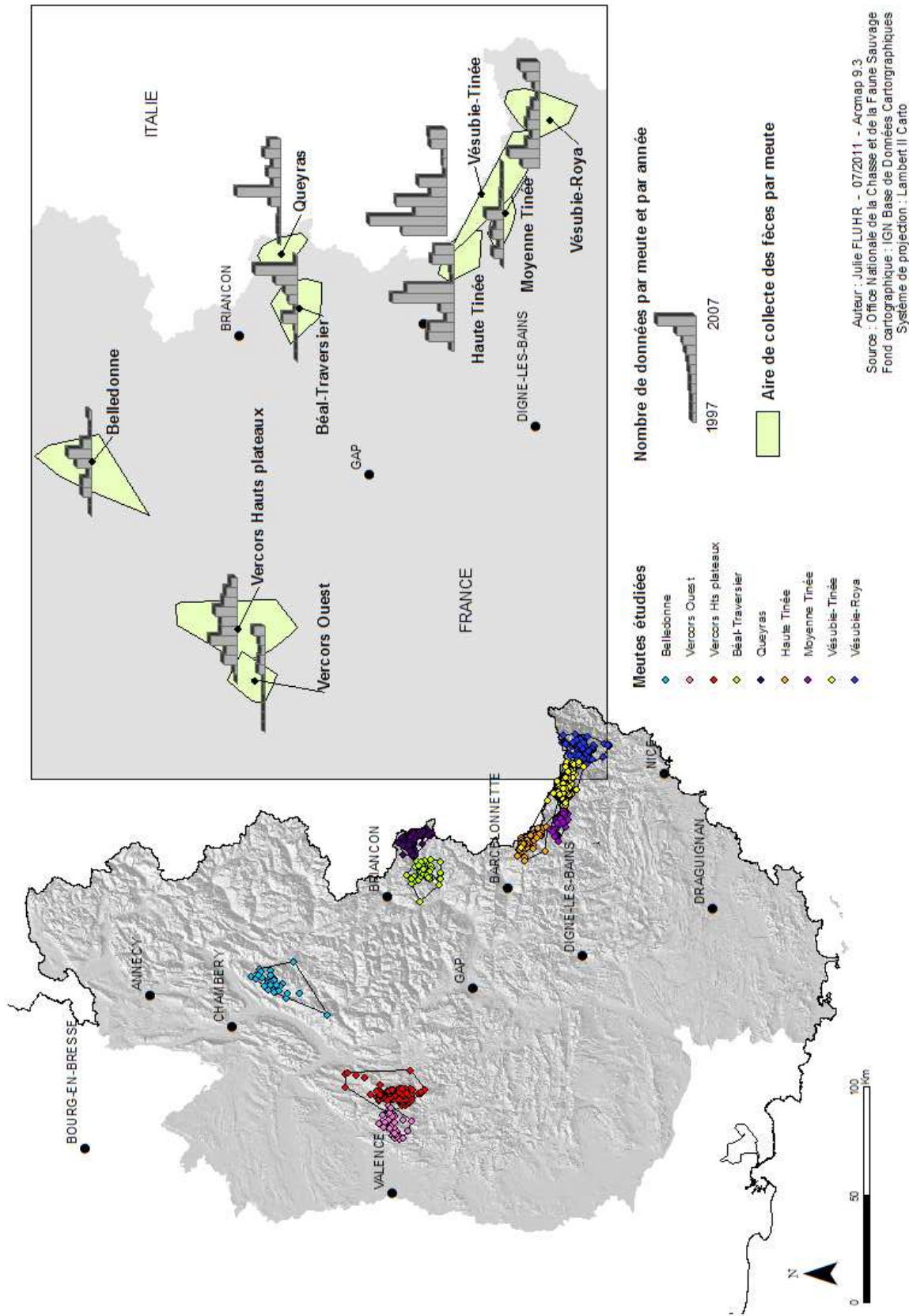


**Figure 5.** Observation de la médulla, des écailles et d'une coupe transversale d'un poil de cerf au microscope (de gauche à droite)

maladies anthroponosiques. Dilacéré dans une solution aqueuse, l'excrément est ensuite soumis à une étape de tamisage pour séparer les fractions microscopiques des éléments macroscopiques. Seuls les macro-restes – poils, os, végétaux et minéraux – sont conservés et leurs proportions respectives sont estimées visuellement. La détermination de la (ou des) proie(s) consommée(s) par le loup repose dès lors sur l'analyse microscopique des poils, peu altérés par le processus de digestion (Faliu *et al.*, 1979). Clés de détermination (Duchamp *et al.*, in prep.) et atlas de références à l'appui (Debrot, 1982 ; Teerink *et al.*, 1991), l'observation des caractères macroscopiques, de la médulla, des structures écailleuses et des coupes transversales des poils (Figures 3, 4 et 5), conduit à l'identification de la (ou des) espèce(s) proie(s) associée(s). Ces analyses ont fait partie intégrante du stage.

### **2.3 Présentation du jeu de données et pré-traitements**

Le jeu de données brut consiste en 1357 excréments d'origine lupine - résultats génétiques à l'appui - collectés sur la période 1995-2009 à l'échelle des Alpes Françaises. A chacun des fèces sont associés sa date de prélèvement, sa localisation, sa meute d'appartenance et sa composition (une à deux espèces proies). Présente dans 25% des excréments, la seconde espèce proie a été prise en compte dans l'étude du régime alimentaire. Certaines analyses statistiques ont nécessité le regroupement des items alimentaires en quatre grandes catégories : ongulés sauvages (mouflon, chamois, bouquetin, chevreuil, cerf, sanglier, non identifié), ongulés domestiques (mouton, chèvre, vache, cheval, non identifié), autres (micromammifère, lagomorphe, marmotte, renard, mustélide), et non identifié. Après détermination de la part des espèces non identifiées, cette dernière catégorie ne renseignant en rien sur la composition du régime alimentaire a finalement été retirée. Dans le même ordre d'idée, les ongulés sauvages et domestiques non identifiés ont respectivement été redistribués au sein des catégories « ongulés sauvages » et « ongulés domestiques » par le biais d'un codage flou (Calenge, comm. pers. ; Chevenet *et al.*, 1994) (Annexe 1). D'autre part, les années 1995-1996 (début de la colonisation du loup) et 2007-2008 (échantillons en cours de traitement) pour lesquelles peu de données étaient disponibles (7%) ont été retirées du jeu de données (n = 1205).



**Figure 6.** Répartition spatiale des neuf meutes de loups étudiées et disponibilités des données associées pour l'étude du régime alimentaire.

## 2.4 Analyses spatio-temporelles du régime alimentaire du loup dans les Alpes françaises

### 2.4.1 Analyses inter-meutes : comparaison du régime de neuf meutes à situations contrastées

Le premier objectif du présent travail a consisté à étudier la variabilité du régime alimentaire entre différentes meutes de loups présentes dans les Alpes françaises. Compte tenu de la disponibilité des données inhérente à chacune des meutes, cette première phase d'analyse du régime a été menée sur neuf d'entre-elles (Figure 6). Quatre de ces meutes sont localisées dans le massif du Mercantour et plus particulièrement en Haute-Tinée (n = 228 échantillons), en Moyenne Tinée (n = 52), en Vésubie-Roya (n = 131) et en Vésubie-Tinée (n = 286). Les cinq autres meutes sont présentes sur les massifs du Béal-Traversier (n = 102), de Belledonne (n = 64), du Queyras (n = 114), du Vercors Hauts Plateaux (n = 131) et du Vercors Ouest (n = 33). L'analyse comparative du régime alimentaire inter-meutes a consisté à (1) visualiser les variations des fréquences relatives des différentes espèces proies dans le régime, (2) analyser la diversité des niches trophiques, (3) explorer la variabilité spatio-temporelle de la composition du régime, et (4) rechercher les facteurs explicatifs de la probabilité d'occurrence des ongulés domestiques *versus* sauvages dans le régime alimentaire du prédateur.

#### 2.4.1.1 Etude des variations des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime

Les fréquences d'occurrences relatives (FOR) de chaque item alimentaire ont été calculées pour chacune des neuf meutes tel que  $FOR_{ij} = (\sum N_{ij} / \sum N_j) \times 100$  où  $N_{ij}$  est le nombre d'occurrences de l'item  $i$  dans la meute  $j$  et  $N_j$  est le nombre total d'occurrences de tous les items trouvés dans le régime de la meute  $j$ . Les fréquences d'occurrences relatives saisonnières de chaque espèce proie ont également été calculées pour chaque meute. Pour étudier ces variations saisonnières inter-meutes, les mois ont été regroupés de Mai à Octobre (= Eté) et de Novembre à Avril (= Hiver), correspondant aux rythmes biologiques des espèces proies et du prédateur ainsi qu'aux conditions d'exercice du pastoralisme dans les Alpes françaises. Un tel regroupement a également permis d'homogénéiser le nombre de données disponibles par saison.

Un test d'indépendance du Khi-deux a été utilisé afin de vérifier l'existence de différences significatives de composition du régime alimentaire entre les neuf meutes en termes d'ongulés sauvages *versus* ongulés domestiques. Le cas échéant, la contribution de chaque paire de meutes a été vérifiée par un test du Khi-deux de façon à identifier les meutes présentant des parts relatives de ces deux catégories de proies significativement différentes.





Une représentation triangulaire a été utilisée pour positionner les neuf meutes de loups en fonction des fréquences d'occurrences relatives (FOR) des catégories de proies « ongulés sauvages », « ongulés domestiques » et « autres proies » dans leur régime alimentaire respectif. A chacun des sommets du triangle correspond une catégorie de proies. Chaque meute, caractérisée par un triplet (FOR(ongulés sauvages), FOR(ongulés domestiques), FOR(autres proies)), est placée au barycentre des sommets pondérés par ces trois quantités. Ce type de représentation a été retenu de façon à identifier la catégorie de proies prépondérante dans le régime de chaque meute d'une part, et à mettre en évidence d'éventuelles différences inter-meutes d'autre part.

#### 2.4.1.2 Analyse des niches trophiques

Une niche trophique peut se définir par la façon dont une espèce utilise les ressources alimentaires qui lui sont disponibles (Polechová & Storch, 2008). L'indice de Levins standardisé (Hurlbert, 1978) a été utilisé pour évaluer la taille des niches trophiques de chacune des neuf meutes tel que  $B' = B - 1/n - 1$  avec  $B = 1/\sum p_i^2$  où  $n$  est le nombre d'items alimentaires dans le régime de la meute et  $p_i$  est la fréquence d'occurrence relative du  $i^{\text{ème}}$  item alimentaire dans le régime. La standardisation de l'indice de Levins a permis d'obtenir un indice compris entre 0, décrivant une petite niche trophique liée à une spécialisation du prédateur, et 1, décrivant une large niche trophique caractérisée par une équi-répartition d'un grand nombre de proies dans le régime.

Le degré de chevauchement des niches trophiques des neuf meutes a été évalué par le biais de l'indice de Pianka (Pianka, 1973) tel que  $R = \sum p_{ij} \cdot p_{ik} / \sqrt{(\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2)}$  où  $p_{ij}$  et  $p_{ik}$  représentent la part relative du  $i^{\text{ème}}$  item alimentaire dans le régime des meutes  $j$  et  $k$ . Cet indice est compris entre 0, lorsque les niches trophiques des deux meutes comparées ne se recouvrent pas du tout, et 1, lorsque ces niches se chevauchent complètement. Il a ainsi été possible d'identifier les meutes présentant des habitudes alimentaires proches et inversement.

Une classification ascendante hiérarchique a été utilisée pour représenter graphiquement – sur un dendrogramme – les groupes de meutes en fonction du degré de recouvrement de leurs niches trophiques. Les indices de Pianka calculés précédemment et transformés ( $1 - R$ ) ont permis de construire une matrice de dissimilarité inter-meutes  $D$ . A partir des distances obtenues, les meutes ont été regroupées deux à deux, selon un processus itératif, via un critère d'agrégation. Différents critères ont été testés afin d'obtenir le dendrogramme conduisant à la représentation la plus fidèle des différences inter-meutes établies dans la matrice  $D$ . Le calcul de la Norme 2



(Mérigot *et al.*, 2010) a permis de sélectionner le meilleur critère parmi le lien simple, le lien moyen, le lien complet et le critère de Ward.

#### 2.4.1.3 Analyse de la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du prédateur

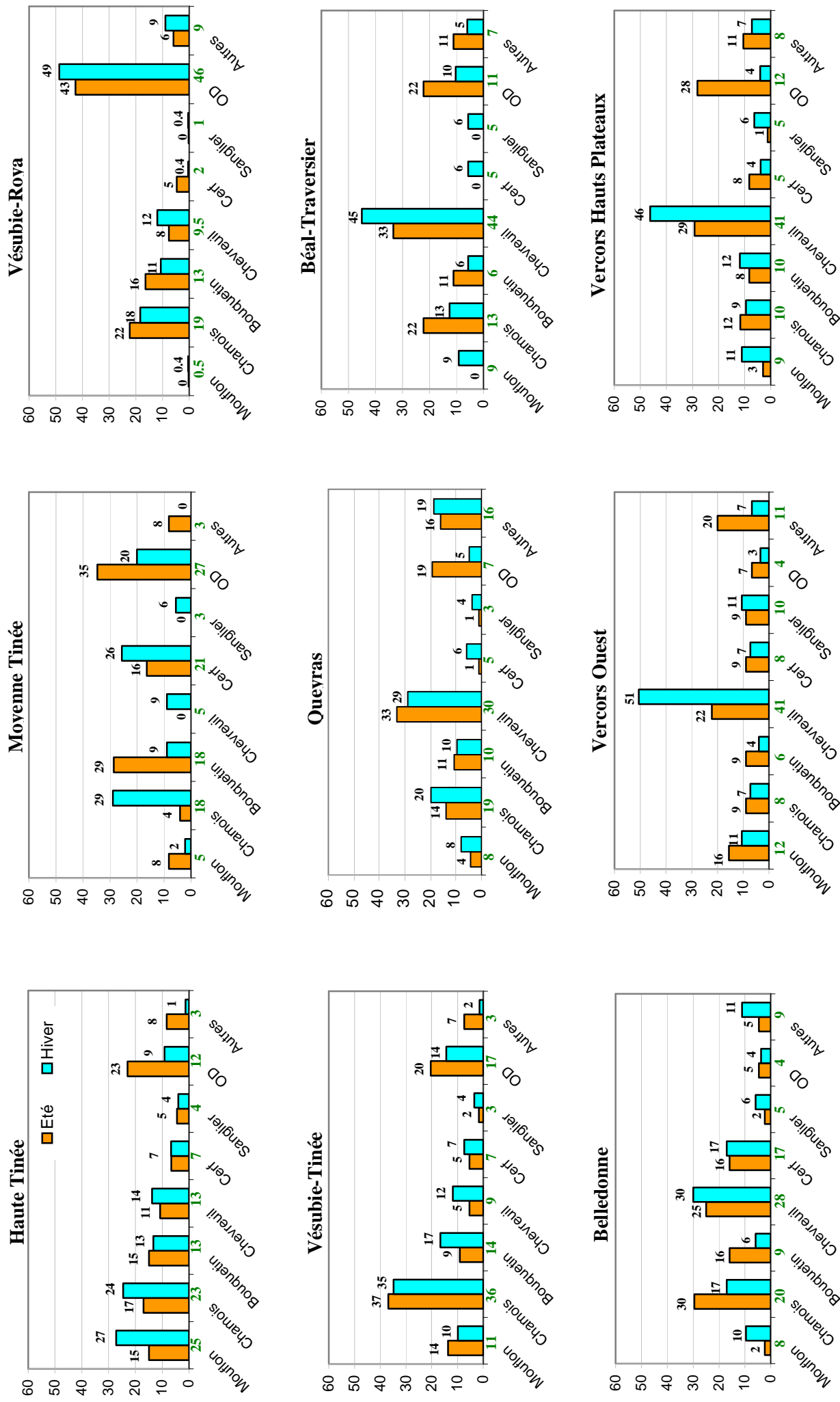
Une analyse en composantes principales sur variables instrumentales (ACP-VI) a été utilisée pour explorer la structure spatio-temporelle des différences de régime alimentaire du prédateur. L'ACP-VI a permis de traiter simultanément deux tableaux de données portant sur les mêmes individus – ici les fèces – en cherchant à expliquer la structure de l'un par l'autre (Calenge, comm. pers.). Le premier tableau contient les variables réponses – les proportions relatives d'espèces proies dans le régime – et le second contient les variables instrumentales – la meute, l'année et la saison – supposées être des prédicteurs des variations observées dans le premier tableau. L'interprétation conjointe des projections des variables explicatives et des variables réponses sur un même plan a permis de discriminer les habitudes alimentaires des neuf meutes tout en intégrant une dimension temporelle à l'analyse.

### 2.4.2 Analyses intra-meutes : mise en évidence du phénomène de report de prédation

Au-delà de la comparaison spatiale du régime alimentaire du loup dans le massif alpin français, le second objectif de l'étude a consisté à mettre en évidence d'éventuels phénomènes de reports de prédation à l'intérieur de chaque meute. Dans cet objectif, les analyses présentées ci-après ont porté sur cinq meutes de loups (Haute Tinée, Vésubie-Tinée, Vésubie-Roya, Queyras, Vercors Hauts Plateaux) installées sur cinq sites de référence répartis du Nord au Sud. Cette sélection a permis de stratifier les différences de pastoralisme – sur un gradient transhumant *versus* résident – et les variations de disponibilité alimentaire – densité des espèces sauvages et durée de pâturage des troupeaux domestiques. De façon à vérifier l'existence de variations temporelles dans la composition du régime alimentaire intra-meute, les outils statistiques suivants ont été utilisés : (1) fréquences d'occurrences relatives, et (2) analyse en composantes principales (ACP).

#### 2.4.2.1 Fréquences d'occurrences relatives

Les fréquences d'occurrences relatives annuelles de chaque espèce proie ont été calculées pour les cinq meutes référentes. Pour que ces proportions aient un sens, un minimum de 6 données par année et par meute a été imposé pour calculer ces dernières. Des diagrammes en bâtons ont permis de représenter graphiquement ces parts relatives et de faire apparaître des phénomènes de reports de prédation interannuels à l'intérieur de chaque meute.



**Figure 6.** Part relatives des espèces d'ongulés sauvages, des ongulés domestiques (OD) et des autres proies (Autres) dans le régime alimentaire des neuf meutes étudiée (en vert) et leurs variations saisonnières.

#### 2.4.2.2 Analyse en composantes principales

L'analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour étayer les résultats de l'ACP-VI et étudier de façon approfondie les variations interannuelles du régime alimentaire au sein de chacune des meutes. Un tableau Années (les individus) \* Espèces proies (les variables) contenant les fréquences d'occurrences relatives annuelles de chaque proie a été construit pour chacune des cinq meutes. Ce tableau étant homogène (variables de même unité), une ACP centrée – mais non réduite – a permis de donner plus de poids aux espèces proies les mieux représentées dans le régime alimentaire de la meute et de discriminer au mieux les années en termes de changement de composition du régime.

#### 2.4.3 Identification des facteurs responsables des variations du régime alimentaire

Une approche inférentielle a été adoptée afin d'identifier les facteurs susceptibles d'expliquer la composition du régime alimentaire du loup. Un modèle linéaire généralisé a ainsi été utilisé pour modéliser la probabilité de trouver des ongulés domestiques dans le régime du prédateur. La variable réponse étant une variable binaire et la distribution des données étant par conséquent de type binomial, l'utilisation d'un modèle linéaire généralisé – et plus particulièrement d'une régression logistique, s'est imposée (Crawley, 2007). Quatre facteurs – la meute, l'année, la saison et la taille de la meute, ainsi que les interactions ayant un sens biologique ont été combinés pour construire plusieurs modèles possibles de prédiction de la probabilité de présence d'ongulés domestiques dans le régime. La sélection du modèle s'ajustant le mieux aux données a été réalisée via des tests du  $\text{Khi}^2$  sur les rapports de vraisemblance entre les modèles.

### 3 Résultats

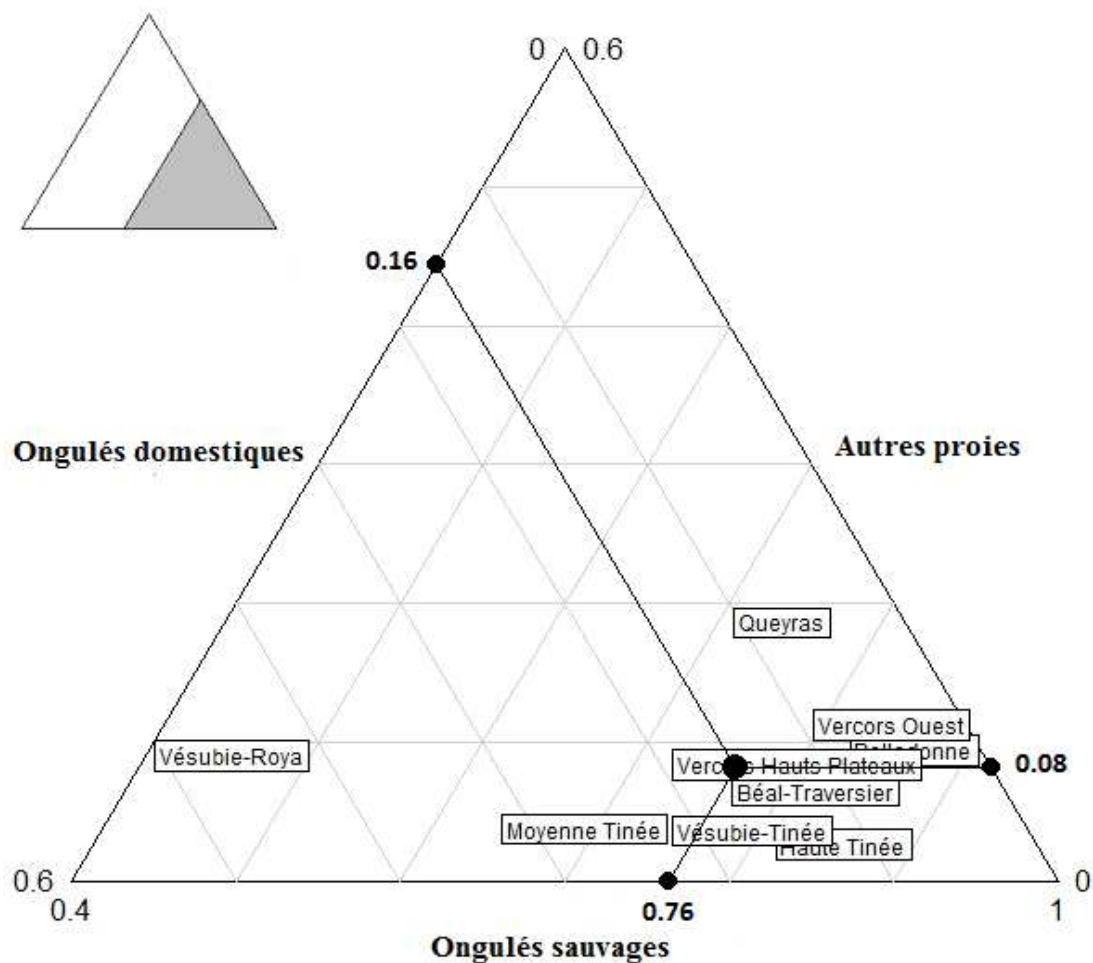
#### 3.1 Analyse comparative du régime alimentaire de neuf meutes de loups

##### 3.1.1 Etude des variations des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime

Les meutes situées hors Mercantour (Queyras, Béal-Traversier, Belledonne, Vercors Ouest et Vercors Hauts Plateaux) se distinguent des meutes du Mercantour (Haute Tinée, Moyenne Tinée, Vésubie-Roya et Vésubie-Tinée) par (1) la prépondérance du chevreuil dans la composition de leurs régimes alimentaires ( $37\% \pm 7\%$  contre  $9\% \pm 3\%$ ), proie davantage prédatée en hiver, (2) une moindre consommation d'ongulés domestiques ( $8\% \pm 4\%$  contre  $26\% \pm 15\%$ ), et (3) une faible prédation sur les autres proies – marmottes, micromammifères, mustélidés, renards et lagomorphes

	Vésubie-Roya	Moyenne Tinée
Haute Tinée	$\chi^2 = 15.2$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 4.8$ (p < 0,05)
Vésubie-Tinée	$\chi^2 = 41.0$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 23.8$ (p < 0,001)
Queyras	$\chi^2 = 27.2$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 12.8$ (p < 0,001)
Béal-Traversier	$\chi^2 = 38.2$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 21.5$ (p < 0,001)
Belledonne	$\chi^2 = 62.5$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 43.2$ (p < 0,001)
Vercors Ouest	$\chi^2 = 65.2$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 45.8$ (p < 0,001)
Vercors Hauts Plateaux	$\chi^2 = 27.2$ (p < 0,001)	$\chi^2 = 12.8$ (p < 0,001)

**Figure 8.** Khi-deux (et p-value associée) : les parts relatives d'ongulés sauvages et domestiques apparaissent significativement différentes dans le régime des meutes de Vésubie-Roya, et dans une moindre mesure de Moyenne Tinée, par rapport à toutes les autres meutes.



**Figure 9.** Représentation triangulaire de la composition en ongulés sauvages, en ongulés domestiques et en autres proies du régime alimentaire des neuf meutes étudiées.

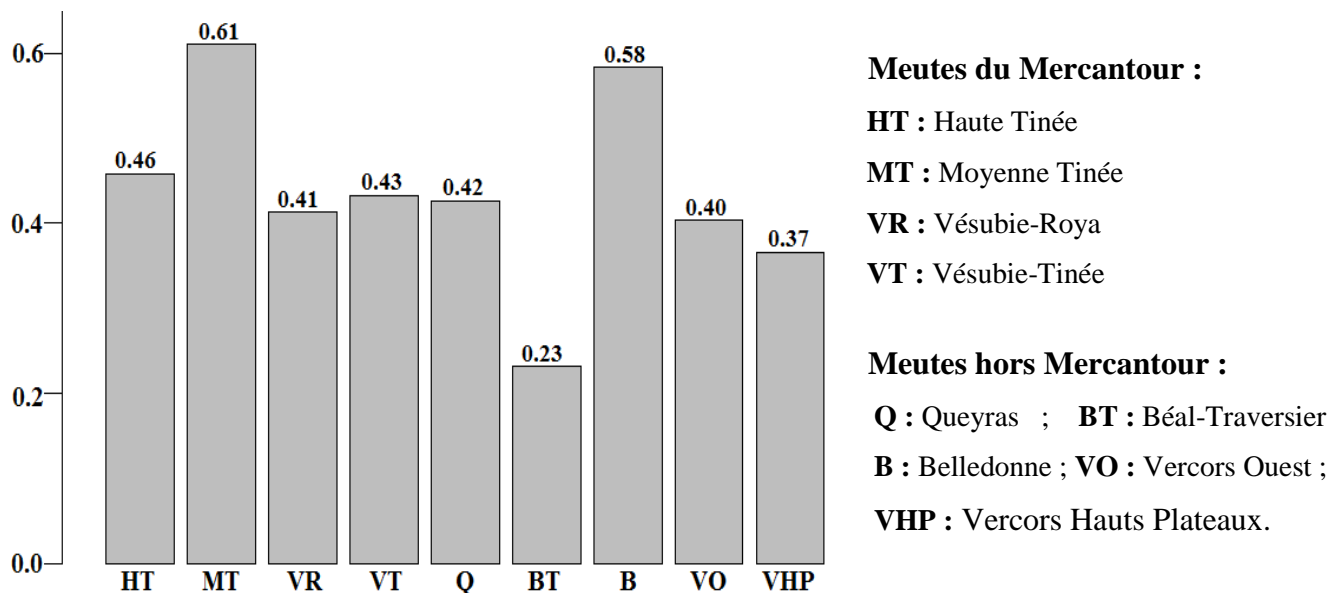
(10% ± 4% contre 5% ± 3%) (Figure 7). Les meutes du Béal-Traversier et du Vercors présentent les plus fortes proportions de chevreuils dans leurs régimes (42% ± 2%) notamment au cours de la saison hivernale. En été, ces meutes se reportent sur le chamois, le bouquetin et les ongulés domestiques. Les parts relatives des différentes espèces proies sont relativement similaires chez les meutes du Queyras et de Belledonne (e.g. 8% de mouflons, 20% ± 1% de chamois, 9% ± 1% de bouquetins et 29% ± 1% de chevreuils). Dans le Mercantour, la meute de Vésubie-Roya se distingue des autres meutes par une consommation marquée de proies domestiques (46%), et ce, quelle que soit la période de l'année (43% en été et 49% en hiver). Les meutes de Haute Tinée et de Vésubie-Tinée présentent des régimes comparables, largement composés de mouflons (18% ± 10%), chamois (29% ± 9%) et bouquetins (14%). Ces trois espèces proies sont majoritairement consommées en hiver, notamment chez la meute de Haute Tinée.

D'autre part, les proportions relatives d'ongulés sauvages *versus* d'ongulés domestiques (Annexe 2) apparaissent significativement différentes entre les neuf meutes ( $\chi^2 = 138.6$  ; p-value < 0.001). La meute de Vésubie-Roya et, dans une moindre mesure, la meute de Moyenne Tinée se distinguent clairement des autres meutes (Figure 8) et contribuent à l'essentiel de l'effet meute détecté.

Enfin, la position du barycentre dans le diagramme triangulaire (Figure 9), relativement proche du sommet représenté par les ongulés sauvages, indique clairement que le régime alimentaire moyen des neuf meutes de loups étudiées est composé de 76% d'ongulés sauvages contre 16% d'ongulés domestiques. Les autres proies de types marmottes, micromammifères et lagomorphes apparaissent anecdotiques (8%) et sont davantage représentées dans le régime de la meute du Queyras. D'autre part, le diagramme permet de discriminer la meute de Vésubie-Roya de toutes les autres, celle-ci étant clairement positionnée vers le sommet représenté par les ongulés domestiques composant 46% de son régime.

### 3.1.2 Analyse des niches trophiques

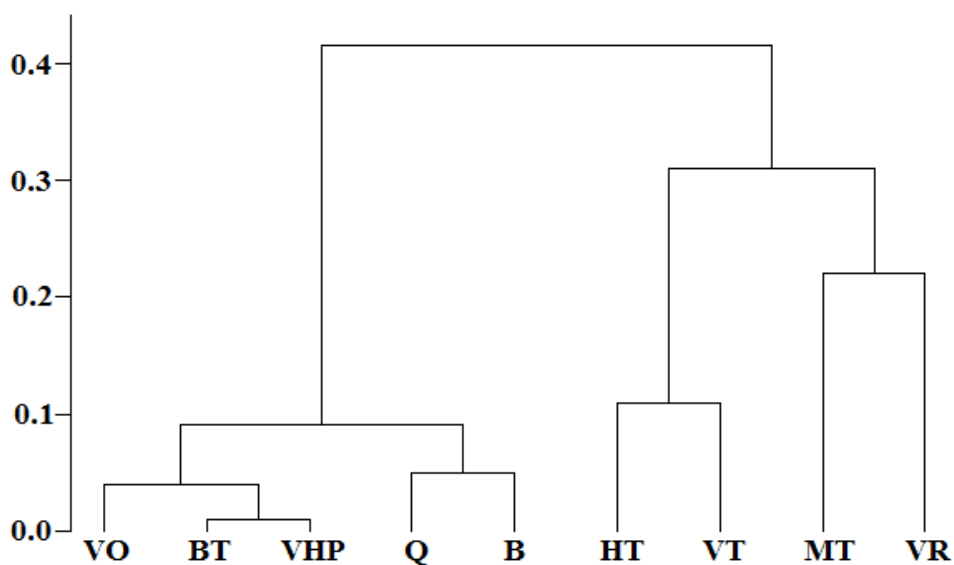
Les indices de Levins standardisés mesurent l'étendue des niches trophiques de chacune des meutes (Figure 10). Les meutes de Belledonne et de Moyenne Tinée présentent les niches trophiques les plus larges - respectivement 0.58 et 0.61 -, indiquant une consommation relativement équi-répartie entre les différentes espèces composant leurs régimes. La meute du Béal-Traversier présente au contraire la niche alimentaire de plus petite taille (0.23) caractéristique d'un régime alimentaire majoritairement composé d'une espèce proie à laquelle peut être associée une large diversité de proies alternatives consommées dans de faibles proportions. Comprises entre



**Figure 10.** Indices de Levins standardisés : taille des niches trophiques des neuf meutes.

	HT	MT	VR	VT	Q	BT	B	VO
HT								
MT	0,71							
VR	0.53	0.78						
VT	0.89	0.81	0.71					
Q	0.76	0.59	0.54	0.74				
BT	0.65	0.46	0.47	0.58	0.92			
B	0.78	0.69	0.48	0.76	0.95	0.95		
VO	0.66	0.41	0.33	0.5	0.89	0.97	0.87	
VHP	0.66	0.51	0.53	0.58	0.94	0.99	0.88	0.95

**Figure 11.** Indices de Pianka : degré de recouvrement des niches trophiques des neuf meutes.



**Figure 12.** Dendrogramme obtenu par l'application du lien moyen à la matrice de dissimilarité.



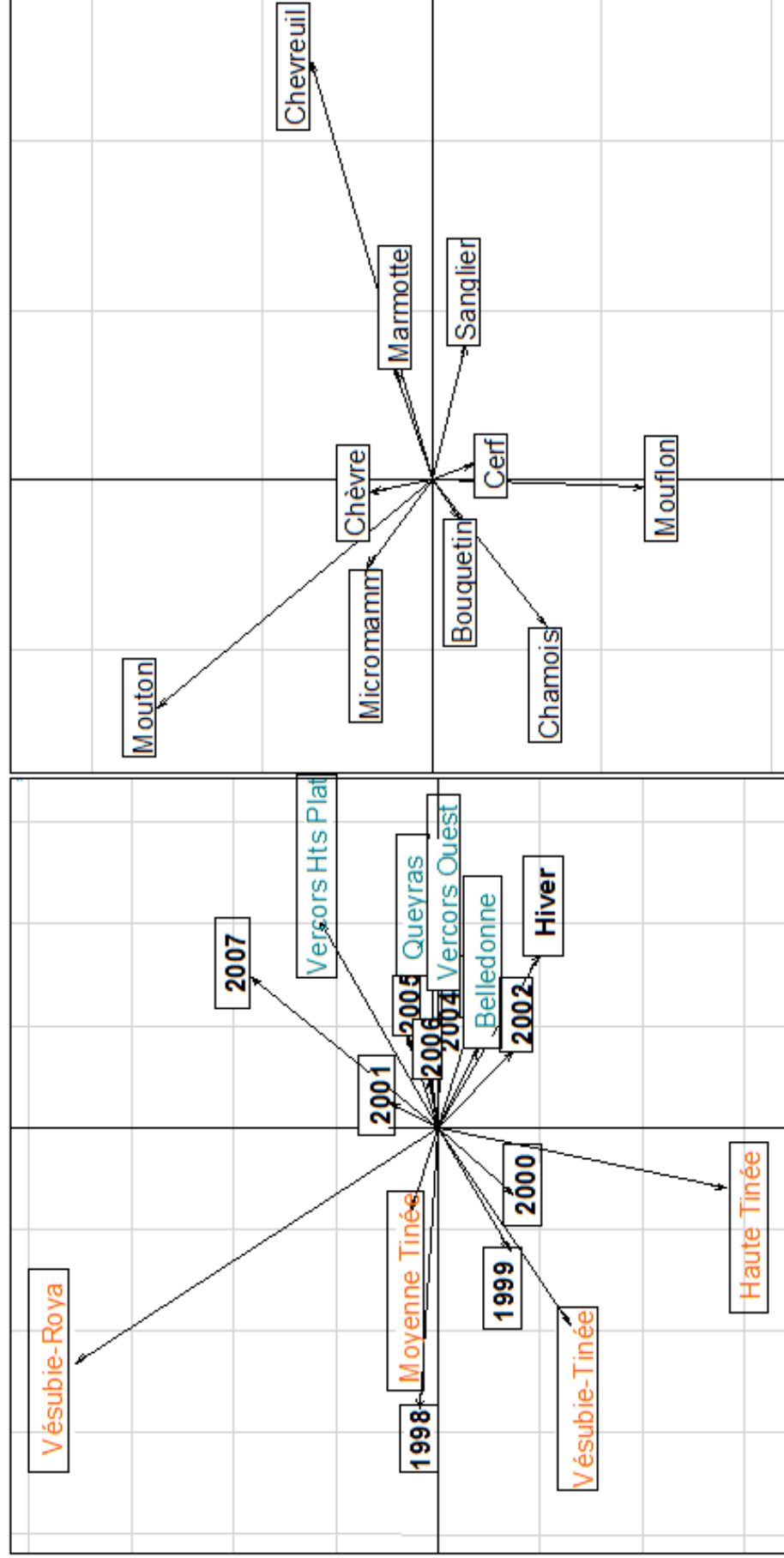
0.37 et 0.46 les tailles des niches trophiques des autres meutes – Haute Tinée, Vésubie-Roya, Vésubie-Tinée, Queyras, Vercors Ouest et Vercors Hauts Plateaux – sont relativement similaires et dénotent des régimes alimentaires intermédiaires aux précédents. Cette variabilité de la taille des niches trophiques est à relier aux différences de disponibilité en espèces proies sur les territoires des meutes.

La figure 11 fait apparaître les valeurs des indices de Pianka inter-meutes ( $R$ ) indiquant le degré de chevauchement des niches trophiques des neuf meutes étudiées, autrement dit les ressemblances entre paires de meutes en termes de composition du régime alimentaire. Les valeurs des indices de Pianka apparaissent plus élevées au sein des meutes situées hors Mercantour ( $0.87 \leq R \leq 0.99$ ), et dans une moindre mesure au sein des meutes du Mercantour ( $0.53 \leq R \leq 0.89$ ), qu'entre les meutes appartenant à ces deux aires géographiques distinctes ( $0.33 \leq R \leq 0.76$ ). Ces résultats indiquent qu'à l'intérieur d'une zone géographique – Mercantour *versus* hors Mercantour – les meutes présentent des régimes alimentaires relativement proches, exceptions mises à part (e.g.  $R_{HT/VR} = 0.53$ ). Hors Mercantour, les meutes du Béal-Traversier et du Vercors Hauts-Plateaux présentent en outre des niches trophiques semblables à 99% ( $R = 0.99$ ). Les niches alimentaires des meutes de Vésubie-Roya (Mercantour) et du Vercors Ouest (hors Mercantour) apparaissent au contraire comme étant les plus éloignées ( $R = 0.33$ ).

La matrice de dissimilarité  $D$  (Annexe 3) fait apparaître les différences de niches trophiques entre paires de meutes établies à partir des valeurs inverses des indices de Pianka inter-meutes ( $1 - R$ ). Le critère d'agrégation retenu pour construire le dendrogramme le plus fidèle à cette matrice est le lien moyen, la plus petite valeur de la Norme 2 (0.48) lui étant associée (Annexe 4). La représentation graphique obtenue (Figure 12) permet de discriminer – une nouvelle fois - les meutes situées hors Mercantour des meutes du massif du Mercantour. Au sein de chacun de ces groupes, les sous-groupes établis montrent que les meutes situées hors Mercantour présentent des différences de niches trophiques plus petites qu'au sein des meutes du Mercantour. La plus petite distance sur le dendrogramme sépare en outre les meutes du Béal-Traversier et du Vercors Hauts-Plateaux, toutes deux situées hors Mercantour.

### **3.1.3 Analyse de la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du prédateur**

Les projections des variables instrumentales sur le premier plan de l'ACP-VI font apparaître une double structure sur l'axe 1 (Figure 13.a et Annexe 5). D'une part, cet axe permet de discriminer les meutes présentes sur le massif du Mercantour (Haute Tinée, Moyenne Tinée,



a. Projection des trois variables instrumentales sur le premier plan de l'ACP-VI. b. Projection des variables réponses sur le même plan

N.B. Meute du Mercantour versus Meute hors Mercantour

**Figure 13.** Analyse en composantes principales sur variables instrumentales pour étudier les variations spatio-temporelles du régime du prédateur.

Vésubie-Roya et Vésubie-Tinée) des meutes hors Mercantour (Queyras, Belledonne, Béal-Traversier, Vercors Ouest et Vercors Hauts Plateaux). D'autre part, ce même axe oppose les années marquant le début de la période d'étude (1998 à 2000) aux années suivantes (2001 à 2007). L'axe 2 oppose principalement les meutes de Tinée de celle de Vésubie-Roya et, dans une moindre mesure, les saisons. La projection des espèces proies sur les axes de l'ACP-VI fait apparaître une nette opposition entre l'espèce « Chevreuil » et les autres espèces, structurant le premier plan factoriel (Figure 13.b). L'analyse conjointe des projections des espèces proies et des projections des variables instrumentales conduit aux résultats suivants :

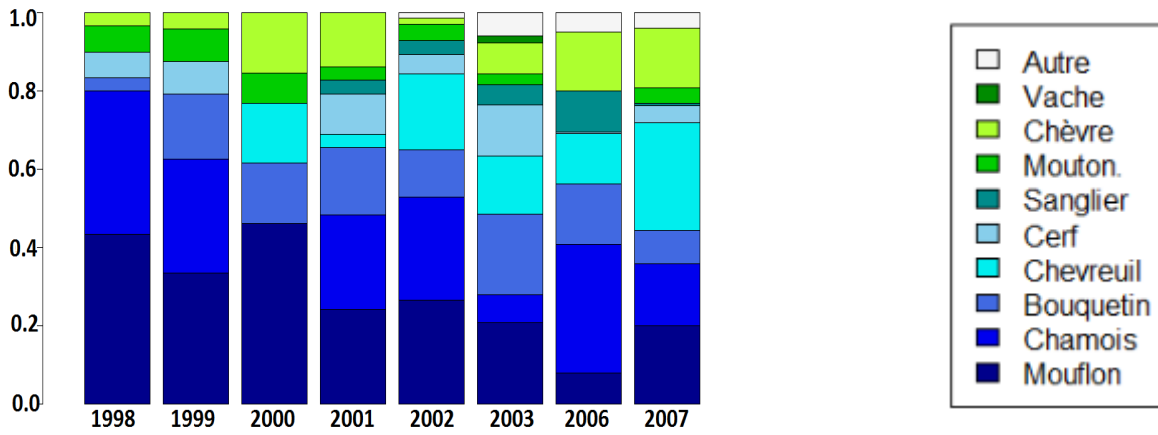
- (1) les meutes du massifs du Mercantour se distinguent des autres meutes par un régime pauvre en chevreuils et orienté sur les ongulés de montagne (chamois, mouflons et bouquetins) en début de période d'étude. Cette structure change à partir de 2001 ;
- (2) le régime alimentaire des meutes hors Mercantour apparaît au contraire riche en chevreuils, notamment après l'année 2000 ;
- (3) les ongulés de montagne sont progressivement remplacés par le chevreuil dans le régime alimentaire du prédateur au fil des années ;
- (4) la prédation sur le mouton apparaît particulièrement forte chez la meute de Vésubie-Roya, la distinguant de toutes les autres meutes.

## **3.2 Analyses intra-meutes : mise en évidence du phénomène de report de prédation**

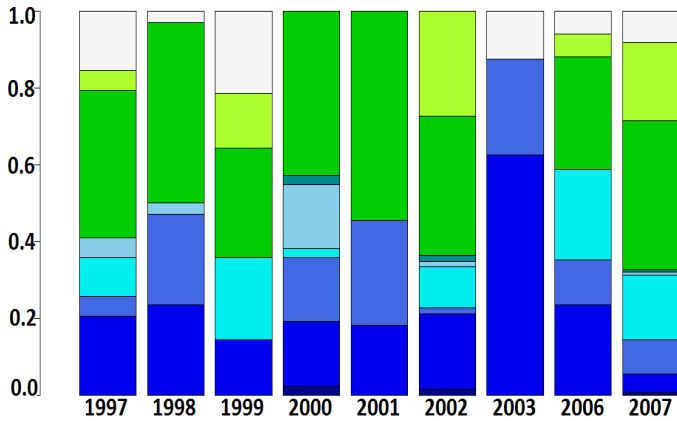
### **3.2.1 Fréquences d'occurrences relatives**

Le phénomène de report de prédation apparaît clairement chez les meutes de Haute Tinée et de Vésubie-Tinée au fil des années (Figure 14 et Annexe 6). En Haute Tinée, la part relative du mouflon diminue progressivement entre 1997 et 2007 au profit d'une diversification des espèces prédatées comme le sanglier, le cerf et surtout le chevreuil. En Vésubie-Tinée, le patron est sensiblement le même, à ceci près que la période de focalisation sur le mouflon est déjà passée en regard de l'ancienneté de l'installation de la meute sur le territoire (1993). Ainsi, l'espèce ne représente qu'une faible part dans le régime de la meute depuis 1998 ( $8\% \pm 5\%$ ). Le chamois constitue dès lors l'espèce majoritaire du régime jusque dans les années 2000 à partir desquelles il est progressivement remplacé par le chevreuil. Chez la meute de Vésubie-Roya, la forte représentativité des ongulés domestiques dans le régime alimentaire de la meute tout au long de la période d'étude (à l'exception de l'année 2003 pour laquelle six données seulement étaient disponibles) ne permet pas de faire apparaître de telles tendances au sein des espèces sauvages. Quant aux meutes du Queyras et du Vercors Hauts Plateaux, il apparaît qu'au cours des années où

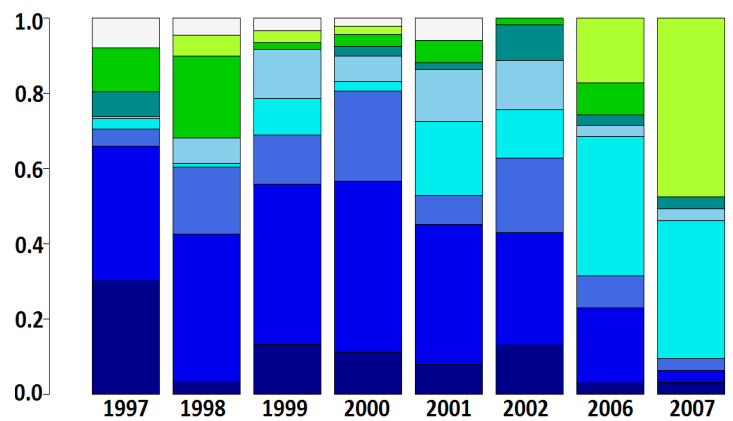
**Meute de Haute Tinée**



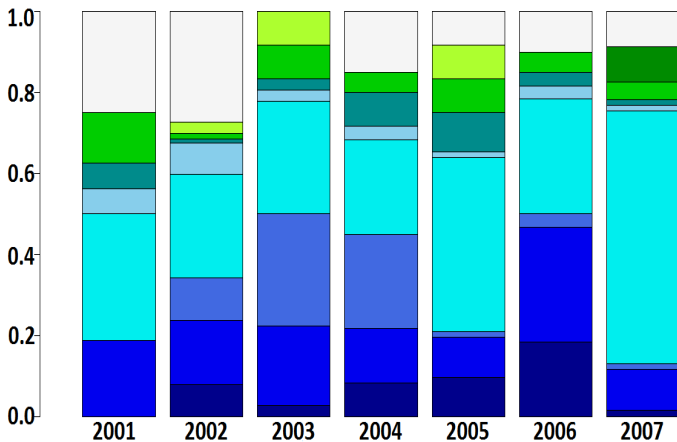
**Meute de Vésubie-Roya**



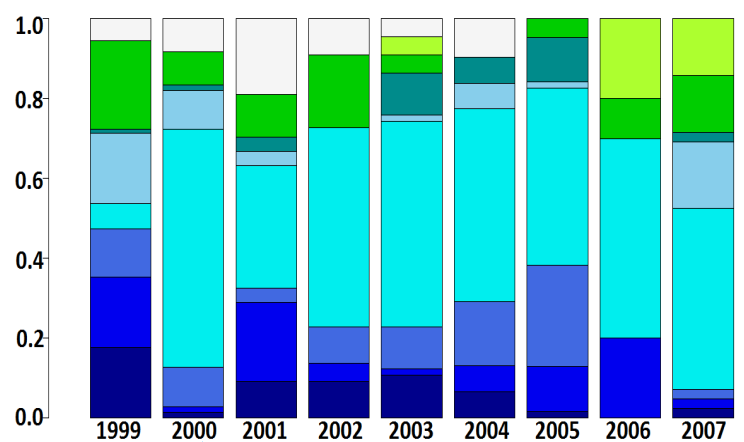
**Meute de Vésubie-Tinée**



**Meute du Queyras**



**Meute du Vercors Hauts Plateaux**



**Figure 14.** Variations annuelles du régime alimentaire des cinq meutes référentes : mise en évidence du phénomène de report de prédation.

la prépondérance du chevreuil dans le régime est moins marquée, la compensation se fait essentiellement sur le bouquetin dans le Queyras et sur le chamois dans le Vercors.

### **3.2.2 Analyse en composantes principales (Figure 15)**

#### *3.2.2.1 Haute Tinée*

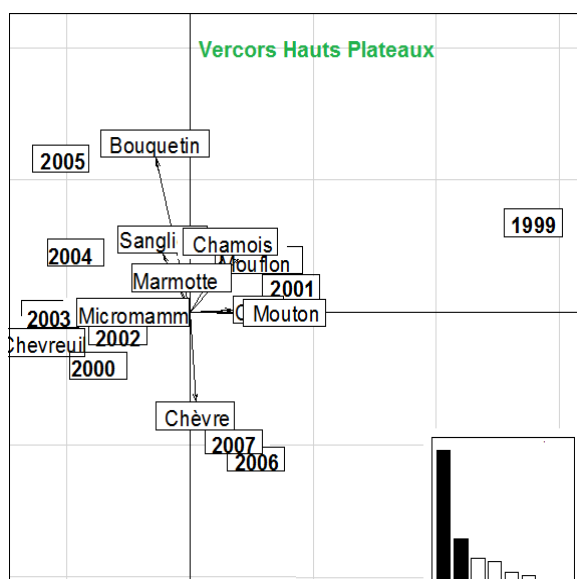
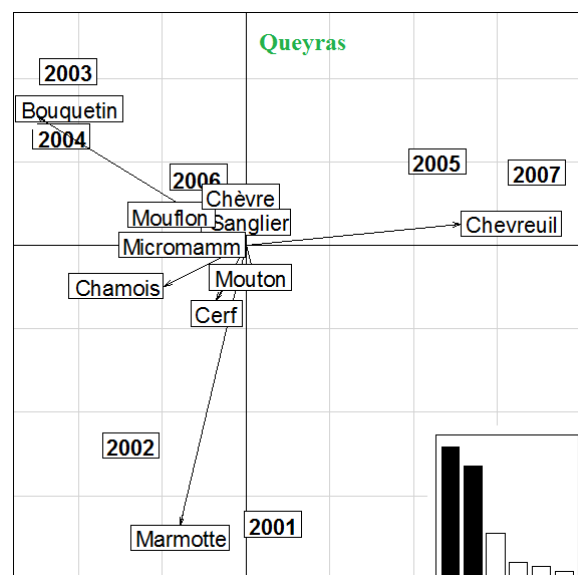
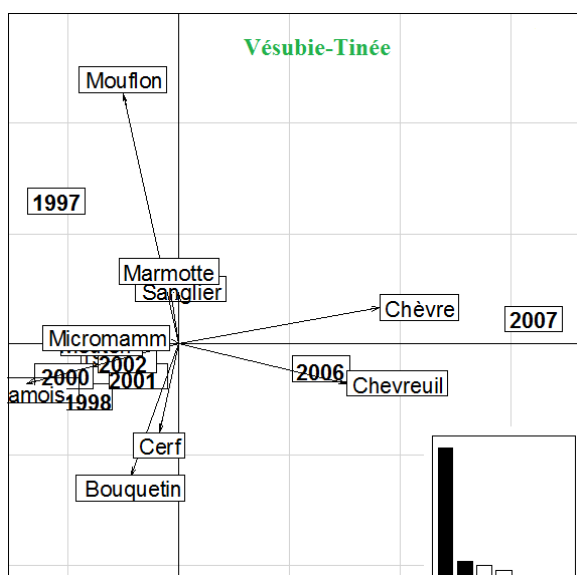
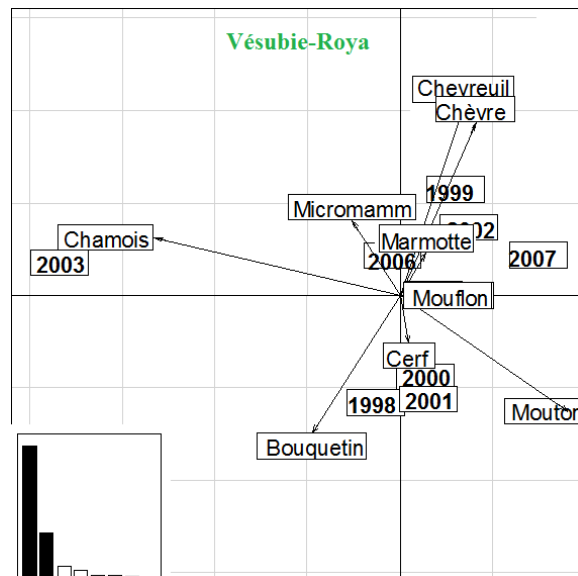
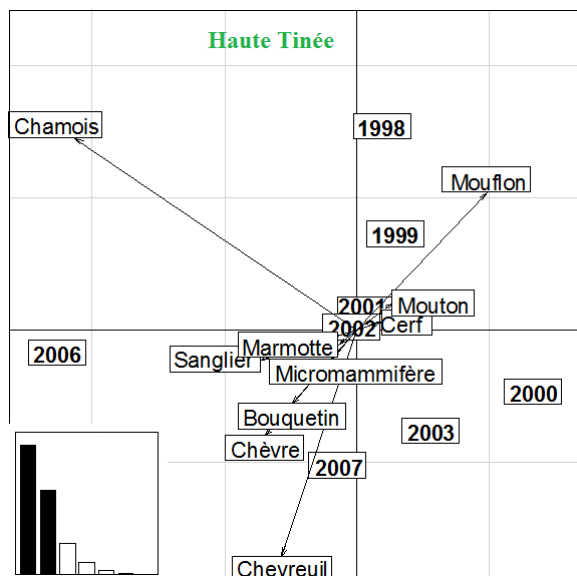
Les deux premiers axes de l'ACP – expliquant 86% de la variance totale – mettent clairement en exergue trois espèces proies, le mouflon, le chamois et le chevreuil ainsi que l'existence d'un phénomène de report de prédation. Le mouflon est essentiellement présent dans le régime alimentaire de la meute en début de période d'installation du loup sur ce territoire (1998 à 2000). Le régime se diversifie ensuite vers le chevreuil et, dans une moindre mesure vers d'autres espèces (caprinés sauvages et domestiques notamment). Le chevreuil, absent en début de période, apparaît comme l'espèce la plus représentative du régime à partir de 2002. Un point particulier est à noter quant à la représentation du chamois plus marquée en 2006. La structure générale observée précédemment dans l'ACP-VI (section 3.1.3.) est ainsi vérifiée pour la meute de Haute Tinée.

#### *3.2.2.2 Vésubie-Roya*

Une structure nette se dégage de l'axe 1 – représentant 64% de la variance totale – séparant l'année 2003, marquée par une forte consommation de chamois, des autres années. Cette structure met en évidence un artefact lié au faible nombre de données disponibles en 2003. Les autres années font apparaître le mouton comme l'espèce proie majoritaire du régime alimentaire de la meute de Vésubie-Roya. La présence des autres espèces semble être indépendante de celle du mouton, ces dernières apparaissant quasi exclusivement sur l'axe 2. Cet axe sépare en outre la période 1998-2001, marquée par la prépondérance du bouquetin et du cerf, de la période 2002-2007 caractérisée par la présence de chevreuils, caprins, marmottes et micromammifères.

#### *3.2.2.3 Vésubie Tinée*

Le premier axe de l'ACP – expliquant 73% de l'inertie totale – fait apparaître une structure qui rappelle également celle mise en évidence dans l'ACPVI. Alors que le début de la période d'étude (1997-2002) est marqué par une consommation d'ongulés de montagne, les années 2006-2007 sont caractérisées par la prépondérance du chevreuil et de caprins dans le régime alimentaire de la meute. Au sein des ongulés de montagne, la préférence pour le mouflon ne s'observe qu'en 1997. Un report de prédation sur le chamois, et dans une moindre mesure sur le bouquetin, apparaît au cours de la période 1997-2002.



**Figure 15.** Analyses en composantes principales pour étudier les variations interannuelles de composition du régime alimentaire de chacune des cinq meutes référentes. Mise en évidence du phénomène de report de prédation.

#### 3.2.2.4 *Queyras*

Les deux premiers axes de l'ACP – expliquant 75% de l'inertie totale – mettent en évidence trois espèces proies : la marmotte, le bouquetin et le chevreuil. La consommation marquée de marmottes en 2001 et 2002 apparaît indépendante de celle des deux autres espèces. L'axe 1 structure en outre deux groupes d'années avec une prépondérance du bouquetin au cours de la période 2003-2004 et une forte représentativité du chevreuil en 2005 et 2006.

#### 3.2.2.5 *Vercors Hauts Plateaux*

Le premier plan de l'ACP – expliquant 74% de la variance totale – fait apparaître le chevreuil comme la proie prépondérante du régime alimentaire de la meute du Vercors Hauts Plateaux, excepté au cours de l'année 1999, date d'installation du prédateur sur le territoire. En effet, le chamois et le mouflon, majoritairement prédatés au cours des trois premières années (1999 et 2001), sont ensuite massivement remplacés par le chevreuil. Bouquetins et caprins, consommés de façon indépendante au chevreuil, sont respectivement représentés dans le régime de la meute au cours des périodes 2004-2005 et 2006-2007.

### **3.3 Identification des facteurs responsables des variations du régime alimentaire**

La réalisation de tests du Khi-deux sur les rapports de vraisemblance (déviante) entre les différents modèles testés a permis de sélectionner le modèle s'ajustant le mieux aux données suivant :  $p(\text{OD}) \sim \text{Meute} + \text{Année} + \text{Saison} + \text{Meute} * \text{Saison}$  (Figure 16, modèle 10). A ce modèle ajusté final est associé un rapport de déviante résiduelle (785.4) d'une valeur inférieure au nombre de degrés de liberté (878) indiquant que le modèle est correctement ajusté. Les valeurs des paramètres associés à chaque facteur et interaction de facteurs du modèle sont présentées dans l'annexe 7. D'autre part, il est intéressant de remarquer que la différence de déviante entre le modèle 5 – incluant le facteur « Taille de la meute » - et le modèle 10 – auquel a été retiré ce facteur – n'est pas significative mais reste proche du seuil de risque alpha de 5% (Figure 16, p-value = 0.05002). L'effet de la taille de la meute sur la probabilité de présence d'ongulés domestiques dans le régime alimentaire du loup n'est donc pas clairement identifié dans la présente étude. La meute, l'année et la saison apparaissent comme des facteurs majeurs de variabilité de la part des ongulés domestiques dans le régime. L'interaction Meute\*Saison apparaissant dans le modèle ajusté final indique en outre que la part relative des proies domestiques varie différemment d'une meute à l'autre en fonction des saisons. La figure 17 fait apparaître cette interaction et montre :

Etape	Ecriture du modèle	Rapport de vraisemblance p-value (*0.5 **0.1 ***0.01)
M1	OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Meute:Année + Meute:Saison + Année:Saison + Année:EMR + Saison:EMR + Meute:Année:Saison + Année:Saison:EMR	
M2	M1 - (Meute:Année:Saison + Année:Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Meute:Année + Meute:Saison + Année:Saison + Année:EMR + Saison:EMR	M2/M1 → p = 0.1604
M3	M2 - (Meute:Année + Meute:Saison + Année:Saison + Année:EMR + Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR	M3/M2 → p = 0.0009283 ***
M4	M2 - (Meute: Saison + Année:Saison + Année:EMR + Saison :EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Meute:Année	M4/M2 → p = 0.0004331 ***
M5	M2 - (Meute:Année + Année:Saison + Année:EMR + Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Meute: Saison	M5/M2 → p = 0.1212
M6	M2 - (Meute:Année + Meute:Saison + Année:EMR + Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Année:Saison	M6/M2 → p = 0.0009454 ***
M7	M2 - (Meute:Année + Meute: Saison + Année:Saison + Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Année:EMR	M7/M2 → p = 0.0003567 ***
M8	M2 - (Meute:Année + Meute: Saison + Année:Saison + Saison:EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + EMR + Saison:EMR	M8/M2 → p = 0.0008995 ***
M9	M5 - (Année) OD ~ Meute + Saison + EMR + Meute: Saison	M9/M5 → p = 1.395e-05 ***
M10	M5 - (EMR) OD ~ Meute + Année + Saison + Meute: Saison	M10/M5 → p = 0.05002 .

**Figure 16.** Sélection du modèle s'ajustant le mieux aux données à partir des résultats des tests du Khi-deux sur les rapports de déviance entre les modèles testés.



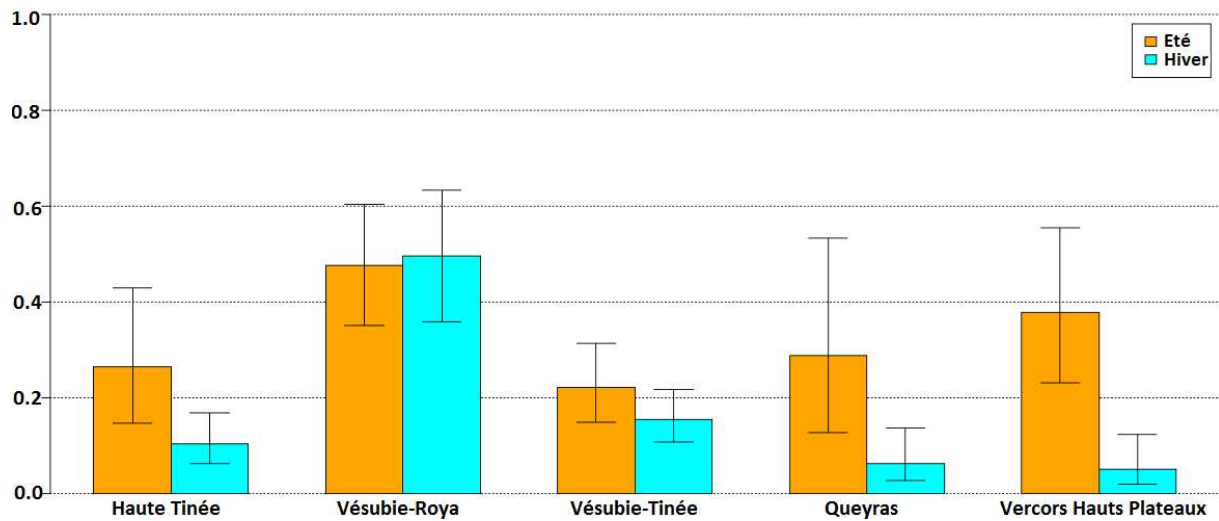
- (1) que la probabilité de présence d'ongulés domestiques dans le régime est plus grande chez la meute de Vésubie-Roya ( $p(\text{OD}) = 0.49 \pm 0.01$ ) que chez les autres meutes ;
- (2) que cette probabilité est plus forte en hiver chez la meute de Vésubie-Roya ( $p(\text{OD}) = 0.48$  en été et  $p(\text{OD}) = 0.50$  en hiver) par opposition aux autres meutes étudiées chez lesquelles la probabilité d'occurrence de proies domestiques dans le régime varie en moyenne de 9% en hiver à 29% en été.

La figure 18 fait apparaître l'effet année – additif - et montre que les ongulés domestiques étaient particulièrement présents dans le régime alimentaire des cinq meutes étudiées sur la période 2005-2007 ( $p(\text{OD}) = 0.45$ ).

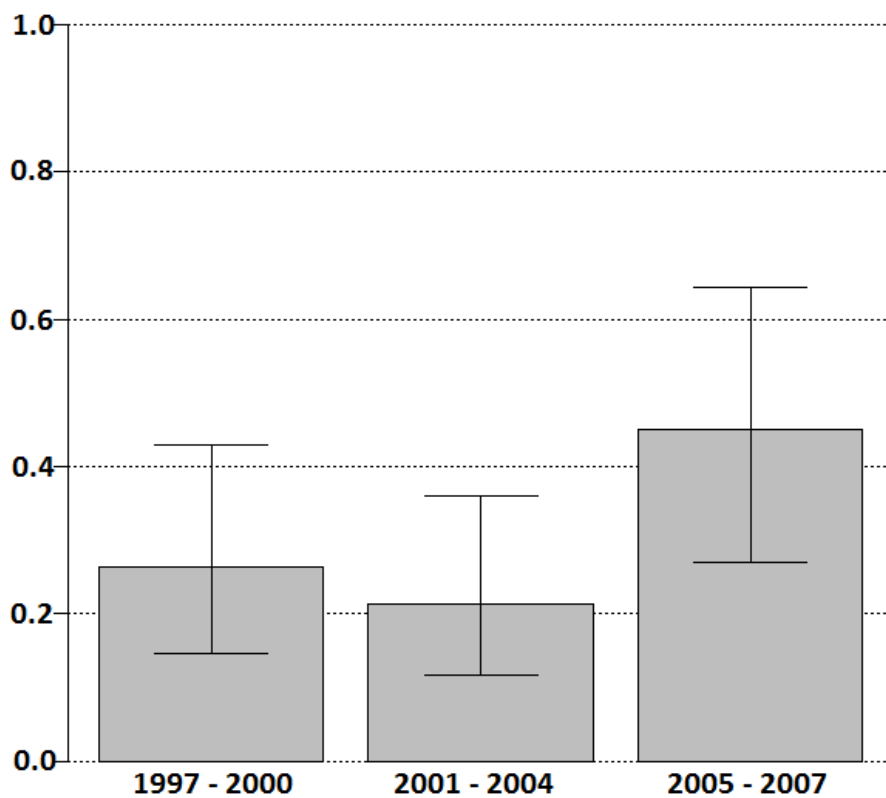
## 4 Discussion

### 4.1 Analyse comparative du régime alimentaire de neuf meutes à situations contrastées

Les résultats de la présente étude démontre que, malgré la présence des mêmes espèces proies sur leur territoire, les meutes tendent à différencier leur régime alimentaire en fonction des caractéristiques environnementales locales – notamment le type de pastoralisme exercé – et de l'abondance et de la vulnérabilité des proies. Ces facteurs pourraient expliquer les différences de parts relatives des ongulés sauvages *versus* domestiques observées dans le régime des neuf meutes étudiées, ainsi que les différences de composition en ongulés sauvages. Alors que les ongulés sauvages représentent une part prépondérante dans le régime de huit meutes (entre 69% et 86%) – résultat démontré dans de nombreuses études (e.g. Jedrzejewski, 2000 ; Sidorovich, 2003 ; Capitani *et al.*, 2004 ; Migli *et al.*, 2005), cette forte représentativité des proies sauvages n'apparaît pas chez la meute de Vésubie-Roya (45%) comme le suggérait la représentation triangulaire. Ce phénomène de déprédation sur le bétail observé dans cette meute située à l'extrême sud du massif du Mercantour, aussi bien en période estivale (43% du régime) qu'hivernale (46% du régime), peut s'expliquer par la pratique locale d'un pastoralisme de type « méditerranéen-montagnard » caractérisé par la présence des troupeaux en alpage dix mois sur douze (Ernault *et al.*, 2003). Aussi, plusieurs auteurs présentent-ils l'abondance et l'accessibilité des animaux domestiques inhérentes à l'exercice de telles traditions locales d'élevage comme les principaux facteurs de la déprédation sur le bétail (e.g. Meriggi & Lovari, 1996 ; Ciucci & Boitani, 1998 ; Kaczensky, 1999 ; Treves, 2004). Les trois autres meutes installées dans le Mercantour – Haute Tinée, Moyenne Tinée et Vésubie-Tinée – prédatent également des ongulés domestiques en quantité importante (de 12 à 29% du régime), essentiellement au cours de la saison estivale. Cette consommation majoritairement estivale s'explique par une modification du type de pastoralisme



**Figure 17.** Probabilités de présence d'ongulés domestiques dans le régime alimentaire du loup en fonction de la meute et de la saison et leurs intervalles de confiance à 95%.



**Figure 18.** Probabilités de présence d'ongulés domestiques de la régime du prédateur en fonction des années et leurs intervalles de confiance à 95%.

vers le Nord, le système transhumant – montée en alpage des troupeaux en été seulement – remplaçant le système résident compte tenu de la rudesse du climat (Ernoul *et al.*, 2003).

La sélection différentielle des espèces par le loup est fonction du compromis entre les différences d'abondance - qui facilite la recherche des proies - et de vulnérabilité - qui facilite la capture des proies (Wiebe, 2009). La prépondérance du chevreuil (entre 29 et 44% du régime) observée notamment dans les meutes situées hors Mercantour s'explique principalement par une forte densité de l'espèce sur les territoires en question augmentant ainsi la probabilité de rencontre du prédateur avec celle-ci (Becker *et al.*, 2008). Le recouvrement des niches trophiques de ces cinq meutes, compris entre 87 et 99%, met en exergue cette particularité. La taille de leurs niches trophiques, et particulièrement celle de la meute du Béal-Traversier (0.23), confirme d'autre part la focalisation du prédateur sur une à deux espèces proies dans ces massifs. Si beaucoup d'études mettent en avant le cerf comme l'espèce la plus favorable au loup, et ce dans divers types d'écosystèmes (Jedrzejewski *et al.*, 2000, Hebblewhite *et al.*, 2001 ; Hussemann *et al.*, 2003), rares sont celles qui mentionnent le chevreuil (e.g. Mattioli *et al.*, 1995 ; Barja, 2009 ; Winkeros, 2001). La part du chevreuil atteint ainsi 37% du régime en 2006 et 2007 en Vésubie et jusqu'à 62% dans les massifs du Vercors et du Béal-Traversier. La taille des meutes (5 en moyenne et rarement supérieure à 8 individus) et la faible corpulence des loups d'Europe occidentale pourraient expliquer l'orientation de ces meutes sur des espèces proies de taille moyenne. Le chevreuil représenterait alors le meilleur rapport coût/bénéfice entre temps de recherche et facilité de capture. Des investigations complémentaires seraient toutefois nécessaires pour évaluer le rapport entre proies utilisées relativement à leurs disponibilités respectives sur un site donné pour évaluer la sélectivité de la prédation (Johnson, 1980 ; Huggard, 1993 ; Manly *et al.*, 1993).

#### **4.2 Analyse du phénomène de report de prédation interannuel**

Une des principales structures communes à beaucoup de meutes repose sur le report de prédation du mouflon vers les autres espèces d'ongulés sauvages après les deux ou trois premières années de présence de la meute sur le territoire. Les travaux successifs menés dans le Mercantour (Pouille *et al.*, 1997 ; Pouille *et al.*, 1998 ; Bertrand, 2003 ; Espuno, 2004 ; Delaigue, 2006) démontrent en outre l'importance du mouflon et du chamois dans le régime alimentaire des meutes installées sur le massif. Le mouflon, espèce d'origine corse introduite dans les Alpes en 1949 (Corti *et al.*, 1994), apparaît peu adapté au milieu alpin et présente notamment des difficultés pour se mouvoir et se nourrir lorsque l'enneigement est important. Sa faible vigilance associée à son comportement grégaire est également présentée comme un facteur de vulnérabilité face à la



prédation lupine (Duchamp, 1996). La diminution progressive de l'espèce dans le régime alimentaire des meutes est attribuée au fort déclin de ses populations compte tenu de la prédation exercée par le loup associée à des prélèvements cynégétiques importants (Espuno, 2004, Poulle *et al.*, 1998). La raréfaction du mouflon a probablement contribué à une diminution de la profitabilité de cette espèce proie pour le loup qui a progressivement diversifié son régime en se reportant sur le chamois, le bouquetin puis le chevreuil (Espuno, 2004). Le phénomène s'exprime cependant différemment entre les différents sites comme le confirment les résultats de l'ACP-VI et des ACP intra-meutes. En Haute Tinée, le chevreuil était absent du régime de la meute jusqu'en 2000, année à partir de laquelle sa part relative a peu à peu augmenté jusqu'à atteindre 28% en 2007. Un pattern comparable est observé chez la meute de Vésubie-Tinée dont la consommation en chevreuils a atteint 37% du régime en 2006 et 2007, contre 3% en 1997. La prévalence des ongulés domestiques dans le régime alimentaire de la meute de Vésubie-Roya masque probablement ce phénomène. Quant aux meutes situées hors Mercantour, la forte densité de chevreuil sur le territoire explique très certainement la constance et la prévalence de l'espèce (jusqu'à 62%) dans le régime du prédateur tout au long de la période d'étude et par conséquent l'absence de modification notable de la composition du régime de ces meutes.

#### **4.3 Recueil des données et analyse du régime par les fréquences d'occurrences : limites**

Les différences de pression d'échantillonnage entre les massifs où ont été récoltés les excréments nous ont conduit à sélectionner les meutes pour lesquelles les données étaient en nombre suffisant pour répondre aux objectifs fixés. Un réajustement du plan d'échantillonnage pourrait permettre d'homogénéiser la disponibilité spatio-temporelle des données et ainsi d'approfondir l'étude du régime alimentaire du loup dans les Alpes françaises. D'autre part, une méthode « additive » est proposée par Marucco *et al.* (2008) afin d'éviter le biais de pseudo-réplication inhérent à la collecte de plusieurs fèces sur un même lieu (e.g. à proximité d'une carcasse ou sur un site de rendez-vous). Les auteurs proposent en outre de considérer une collection de fèces présente sur un même site comme une unité d'échantillonnage et non comme un ensemble de données indépendantes.

L'analyse du régime alimentaire a été réalisée à partir du calcul des fréquences d'occurrences relatives des espèces proies dans le régime (Ciucci *et al.*, 1996). Cette méthode – non pas qu'elle soit exempte de biais - a été préférée aux mesures de volume relatif ou encore de biomasse ingérée. La part volumique de la (ou des) espèce(s) proie(s) est estimée visuellement pour chaque échantillon lors des analyses coprologiques réalisées en laboratoire. Toutefois, alors



que le degré d'expertise des laborantins est vérifié par un test en aveugle (Spaulding, 2000), aucune procédure standardisée n'encadre l'estimation du volume relatif des différents items composant un échantillon. Quant aux calculs de biomasse ingérée, communément construits sur les modèles de régression de Floyd *et al.* (1978) et de Weaver (1993), ceux-ci apparaissent peu adaptés au contexte français. Ces modèles ont en effet été élaborés à partir d'expériences de nourrissage de loups captifs d'espèces proies présentes sur leur territoire et nécessiteraient un nouveau calibrage à chaque situation de cortège de proies rencontré. D'autres approches, basées sur la génétique quantitative (Valentini *et al.*, 2009) pour déterminer l'intégralité des espèces proies contenues dans les fèces, sont en cours de test pour l'étude du régime alimentaire du loup en France (Duchamp, comm. pers.).

#### **4.4 Identification des facteurs de variations du régime alimentaire et implication pour la gestion des écosystèmes**

Outre la quantification de la part des espèces dans le régime du loup, l'identification des facteurs déterminant les variations du régime alimentaire revêt une importance particulière en matière de gestion appliquée des écosystèmes où le prédateur est présent. Les interactions de la présence du loup avec les activités pastorales constituent en outre un sujet très controversé. L'estimation de la part des ongulés domestiques dans le régime des différentes meutes permettra ainsi d'apporter un nouvel élément de cadrage dans les futurs processus de décision. Cette part, relativement stable entre les différentes meutes - entre 21% et 38% sur une base estivale - permet d'exclure la notion de « meute à problème » qui se spécialiserait. Le modèle linéaire généralisé révèle toutefois une exception. Par opposition aux autres meutes étudiées, la meute de Vesubie-Roya présente une probabilité de présence d'ongulés domestiques dans son régime alimentaire de 50%, aussi bien en été qu'en hiver. Si la mise en cause d'un pastoralisme - de type « méditerranéen-montagnard » sur le massif de Vesubie-Roya a déjà été suggérée, un retour aux structures spatiales des attaques aux troupeaux est nécessaire. Il s'avère en outre que deux unités pastorales, parmi plusieurs dizaines concernées par la prédation lupine, concentrent plusieurs foyers d'attaques et expliquent à elles seules la grande part des prédateurs sur le bétail (Duchamp *et al.*, 2004 ; Hemery, 2008; Saubusse *et al.*, in prep). La recherche des facteurs de vulnérabilité de ces unités apparaît ainsi comme un axe important à explorer. D'autre part, c'est au cours de la période 2005-2007 que la probabilité de présence d'ongulés domestiques apparaît la plus forte dans le régime des cinq meutes étudiées ( $p(OD) = 0.45$ ). Ce résultat est à relier à une recrudescence des attaques recensées en 2005 (Duchamp, comm. pers.). A l'exception de l'épisode





de sécheresse estivale commun à toutes les régions de France et ayant pu entraîner une modification temporaire de l'exploitation des alpages (e.g. pâturage davantage dispersé pour optimiser l'accès à la ressource fourragère), cette donnée reste non expliquée.

La détermination des parts relatives des espèces sauvages dans le régime du loup permettra quant à elle d'accéder aux estimations des taux de prédation, et par conséquent, à l'impact du loup sur le fonctionnement des écosystèmes. Initialement prévue dans notre démarche d'analyse du régime alimentaire, la mesure de la sélectivité du loup – rapport entre l'utilisation des ressources et leur disponibilité (Johnson, 1980 ; Manly *et al.*, 1993), pourrait également permettre de mettre en évidence l'impact différentiel du prédateur sur les différentes populations de proies (Huggard, 1993 ; Smith *et al.*, 2004). Si cette mesure est largement employée dans la littérature (e.g. Meriggi & Lovari, 1996 ; Jedrzejewski *et al.*, 2000 ; Barja, 2009), la majorité des études souffrent du manque de données robustes sur l'estimation de la disponibilité en proies généralement réalisée au travers de proxy non calibrés tels que les plans de chasses ou au travers de comptages « à vue ». Dans le cadre de cette étude, différentes possibilités d'estimation de cette disponibilité en ongulés sauvages ont été étudiées mais n'ont pu aboutir compte tenu de l'hétérogénéité des sources des données. Toutefois, si ce type de mesure devenait un jour réalisable, la détermination des classes d'âge des proies consommées permettrait d'évaluer la sélectivité âge-dépendante du loup jouant très certainement un rôle prépondérant dans la dynamique des populations de proies (Gaillard *et al.*, 1998 ; Harris *et al.*, 2008). Les os retrouvés dans les fèces collectés en vue de l'examen futur de leur paroi cartilagineuse (Mattioli *et al.*, 1995) sont conservés dans ce but.

#### **4.5 Conclusion**

Une double approche, exploratoire et inférentielle, a permis de répondre à ces trois objectifs :

- (1) mesurer la variabilité spatiale du régime du loup à l'échelle des Alpes françaises ;
- (2) vérifier l'existence de reports de prédation au cours du temps ;
- (3) identifier les facteurs responsables des variations du régime alimentaire du prédateur.

La mesure de la sélectivité du loup initialement envisagée reste cependant en suspens. Un travail conséquent de recueil et d'homogénéisation des données de disponibilité en proies à l'échelle de chaque territoire occupé par une meute permettrait d'accéder à cette donnée. Malgré ses limites, la présente étude devrait permettre d'approfondir nos connaissances sur l'écologie du loup et d'aboutir à des prises de décision raisonnées en matière de gestion de cette espèce protégée en interaction forte avec les activités anthropiques.



## Références bibliographiques



- Barja, I. (2009). Prey and prey-age preference by the Iberian wolf *Canis lupus signatus* in a multiple-prey ecosystem. *Wildlife Biology*, 15(2): 147–154.
- Becker, M.S., Garrott, R.A., White, P.J., Gower, C.N, Bergman, E.J. & Jaffe, R. (2008). Wolf prey selection in an elk-bison-system: choice or circumstance. *In* The ecology of large mammals in Centre Yellowstone - sixteen years of integrated field studies. *Terrestrial ecology*, 3: 305-337.
- Bertrand, A. (2003). Etude du régime alimentaire des loups (*Canis lupus*) du Parc National du Mercantour et de leur impact potentiel sur les populations d'ongulés sauvages. *Rapport de stage de DEA en Ecophysiologie, Energétique et Comportement*, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 25 p.
- Boitani, L. (1984). Genetic consideration on wolf conservation in Italy. *Boll. Zool.*, 51(3): 367-373.
- Brangi, A., Rosa, P. & Meriggi, A. (1991). Predation by wolves (*Canis lupus* L.) on wild and domestic ungulates in Northern Italy. *International Symposium 'Ongulés/Ungulates 91'*, 541-543.
- Breitenmoser, U. (1998). Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation*, 83(3): 279-289.
- Capitani, C., Bertelli, I., Varuzza, P., Scandura, M., & Marco, A. (2004). A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian Biology*, 69(1): 1-10.
- Chevenet, F., Doledec, S., & Chessel, D. (1994). Fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31: 295-309.
- Ciucci, P., & Boitani, L. (1991). Viability assessment of the Italian wolf and guidelines for the management of the wild and a captive population. *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, 89: 1-58.,
- Ciucci, P., Boitani, L., Pelliccioni, E.R., Rocco, M. & Guy, I. (1996). A comparison of scat analysis method to assess the diet of the wolf. *Wildlife Biology*, 2: 37-48.
- Ciucci, P., & Boitani, L. (1998). Wolf and dog depredation on livestock in central Italy. *Wildlife Society Bulletin*, 26(3): 504–514.
- Cleary, G. P., Corner, L. a L., O'Keeffe, J., & Marples, N. M. (2009). The diet of the badger *Meles meles* in the Republic of Ireland. *Mammalian Biology*, 74(6): 438-447.
- Corti, R. (2008). Inventaire des populations françaises d'ongulés de montagne. Mise à jour 2006. *Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage*, 47 p.
- Corti, R., Cugnasse, J.M., & Dubray D. (1994). Le Mouflon de Corse. *Office Nationale de la Chasse*, brochure technique 21, 31 p.



- Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. John Wiley and Sons (eds), 942 p.
- 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(2): 621-6.
- Debrot, S., Fivaz, G., Mermod, C., & Weber, J.M. (1982). *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Peseux: Imprimerie de l'Ouest S.A.
- Delaigue, O. (2006). Analyse du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) et sensibilité des résultats aux biais de détermination. *Rapport de stage de Master 2 en Biométrie Appliquée*, Université Claude Bernard, Lyon, 30 p.
- Duchamp, C. (1996). Vers un modèle de simulation des interactions loups-ongulés dans le Mercantour : éléments de dynamique des populations. *DEA Analyse et modélisation des systèmes Biologiques*. Université Lyon 1.
- Duchamp, C., Genevey, V., Favier, F., & Lacour, N. (2004). Programme Life. Le retour du loup dans les Alpes françaises. *Rapport final pour la commission européenne, MEDD DNP*, 96 p.
- Duchamp, C., & Marboutin, E. (2007). Dynamique de colonisation de la population de Loup *Canis lupus* en France in Actes du séminaire technique « Loup-Elevage : s'ouvrir à la complexité. Le point sur 4 années de recherche sur les systèmes d'élevage en montagnes méditerranéennes confrontées à la prédation », 15 & 16 Juin 2006, Aix en Provence, 22-28.
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P.E., Leonard, Y., Moris, P., Bataille, A., Dahier, T., Delacour, G., Millisher, G., Miquel, C., Poillot, C., & Marboutin E. (submitted). Wolf monitoring in France: a dual frame process to survey time – and space - related changes in the population. *Journal of Mammalogy*.
- Ernoul, C., Perret, E., Labonne, S., Dobremez, L., Véron, F., Nouvel, P., & Valence, C. (2003). Adaptation des systèmes d'exploitation à des enjeux environnementaux: les systèmes ovins utilisateurs d'espaces pastoraux dans le massif alpin. CEMAGREF, 249 p.
- Espuno, N. (2004). Impact du loup (*Canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. *Rapport de DEA*, Université Montpellier II, 214p.
- Fabbri, E., Miquel, C., Lucchini, V., Santini, A., Caniglia, R., Duchamp, C., Weber, J.-M., Lequette, B., Marucco, F., Boitani, L., Fumagalli, L., Taberlet, P., & Randi, E. (2007). From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular ecology*, 16(8): 1661-1671.
- Faliu, L., Lignereux, Y., Barrat, J., Rech, J., & Sautet, J.Y. (1979). Etude en microscopie optique des poils de la faune pyrénéenne sauvage en vue de leur détermination. *Zbl. Vet. Med. C Anat. Histol Embryol.*, 8 : 307-317.





- Floyd, T.J., Mech, L.D., & Jordan, P.D. (1978). Relating wolf scat content to prey consumed. *The Journal of Management*, 42: 528-538
- Francisci, F., & Guberti, V. (1993). Recent trends of wolves in Italy as apparent from kill figures and specimens. In *Wolves in Europe: status and perspectives. European Wolf Network*: 91-102.
- Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., & Yoccoz, N.G. (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 58-63.
- Graham, K., Beckerma, A.P., & Thirgood, S. (2004). Human–predator–prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation*, 122: 152-157.
- Harper, E.K., Paul, W.J., & Mech, L.D. (2005). Effectiveness of lethal, directed wolf-depredation control in Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 72(3): 778-784.
- Harris, N.C., Kauffman, M.J., & Mills, L.S. (2008). Inferences about ungulate population dynamics derived from age ratios. *Journal of wildlife management*, 72(5): 1143–1151.
- Hartova-Nentvichova, M., Salek, M., Cerveny, J., & Koubek, P. (2010). Variation in the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats : effects of altitude and season. *Mammalian Biology*, 75: 334-340.
- Hebblewhite, M., Pletscher, D.H., & P.C. Paquet. (2002). Factors affecting elk population growth rate in areas with and without predation by recolonizing wolves in Banff National Park. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 789-799.
- Hemery, A. (2008). Vulnérabilité des troupeaux domestiques à la prédation du loup dans les Alpes : analyse de la structure spatio-temporelle des attaques et liaison avec les caractéristiques des unités pastorales. *Rapport de stage d'ingénierie en agronomie*.
- Houard, T., & Lequette, B. (1993). Le retour des loups dans le Mercantour. *Riviera Scientifique*, 61-66.
- Huggard, D.J. (1993). Prey selectivity of wolves in Banff National Park. *Canadian Journal of Zoology*, 71(1): 130-139.
- Hurlbert, S.H. (1978). The measurement of niche overlap et some relatives. *Ecology*, 59(1): 67-77.
- Husseman, J.S., Murray, D.L., Power, G., Mack, C., Wenger, C.R., & Quigley, H. (2003). Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, 101: 591–601.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia*, 14: 413-417.



- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, K., & Musiani, M. (2000). Prey selection and predation by wolves in BPF, Poland. *Journal of Mammalogy*, 81: 197-212.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkaf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K., & Szymura, L. (2002). Kill rates and predation by wolves on ungulates populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83: 1341-1356.
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- Kaartinen, S., Luoto, M., & Kojola, I. (2009). Carnivore-livestock conflicts: determinants of wolf (*Canis lupus*) depredation on sheep farms in Finland. *Biodiversity and Conservation*, 18(13): 3503-3517.
- Kaczensky, P. (1996). Large carnivore depredation on livestock in Europe. *Ursus*, 11: 59–71.
- Knappwost, U. (2006). Territorial variation in the wolves' diet? A comparison of 11 territories in Sweden. *Summary of diploma thesis*, School of forest science and resource management, Technical University of Munich, Germany, 19p.
- Kübarsepp, M., & Valdmann, H. (2003). Winter diet and movements of wolf (*Canis lupus*) in Alam-Pedja Nature Reserve, Estonia. *Acta Zoologica*, 13(1): 28-33.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., & Thomas, D.L. (1993). Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. *Chapman & Hall*, London, 177 p.
- Marboutin, E., Pruszek, M., Calenge, C., & Duchamp, C. (2010). On the effects of grid size and shape when mapping the distribution range of a recolonising wolf (*Canis lupus*) population. *European Journal of Wildlife Research*, DOI: 10.1007/s10344-010-0453-2.
- Marucco, F., Pletscher, D.H., & Boitani, L. (2008). Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis : wolves in the Alps as a case study. *Journal of Mammalogy*, 89(3) : 665-673.
- Mattioli, L., Appolonio, M., Mazzarone, V., & Centofanti, E. (1995). Wolf food habits and wild ungulate availability in the Foreste Casentinesi National Park, Italy. *Acta Theriologica*, 40(4) : 387-402.
- MEEDAT & MAP (2008). Plan d'Action National sur le Loup 2008-2012, dans le contexte français d'une activité importante et traditionnelle d'élevage, 88p.
- Meriggi, A., & Lovari, S. (1996). A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology*, 33(6): 1561–1571.
- Meriggi, A., Rosa, P., Brangi, A., & Matteucci, C. (1991). Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriologica*, 36: 141-151.
- Mérogot, B., Durbec, J.P., & Gaertner, J.C. (2010). On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology*, 91: 1850-1859.



- Migli, D., Youlatos, D., & Iliopoulos, Y. (2005). Winter food habits of wolves in central Greece. *Journal of Biological Research*, 4: 217 - 220.
- Muszynska, M. (1996). Comparison of the spring and summer diet of the wolf and the red fox in the Bieszczady Mountains. *Journal of Wildlife Research*, 1(2): 182-185.
- Peterson, R.O., & Ciucci, P. (2003). The wolf as a carnivore. In Mech, L.D., & Boitani, L. (2003). *Wolves : behavior, ecology, and conservation. The University of Chicago Press*: 104-130.
- Pianka, E.R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Polechová, J., & Storch, D. (2008). Ecological Niche. *Encyclopedia of Ecology*: 1088-1097.
- Pianka, E.R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Poulle, M-L., Carles, L., & Lequette, B. (1997). Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour Mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52: 357-358.
- Poulle, M-L., Houard, T., & Lequette, B. (1998). Prédation exercée par le loup (*Canis lupus*) sur le mouflon (*Ovis gmelini*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Gibier Faune Sauvage*, 15: 1149-1159.
- Putman, R.J. (1984). Facts from faeces. *Mammalian Review*, 14(2): 79-97.
- Reynolds, J.C., & Aebischer, N.J. (1991). Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critic, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammalian Review*, 21(3): 97-122.
- Saubusse, T. (in prep.) Spatial structure of wolf depredation on livestock in France.
- Sidorovich, V.E., Tikhomirova, L.L., & Jedrzejewska, B. (2003). Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990-2000. *Wildlife Biology*, 9: 103-111.
- Smith, D.W., Drummer, T.D., Murphy, K.M., Guernsey, D.S., & Evans, S.B. (2004). Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995–2000. *Journal of Wildlife Management*, 68(1): 153-166.
- Stahler, D.R., Smith, D.W., & Guernsey, D.S. (2006). Foraging and feeding ecology of the gray wolf (*Canis lupus*): lessons from Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *J. Nutr.*, 136: 1923-1926.
- Teerink, B.J. (1991). Atlas and identification key hair of West-European mammals. *Cambridge University Press*: 223 p.



- Treves, A., Naughton-Treves, L., Harper, E.K., Mladenoff, D.J., Rose, R.A., Sickley, T.A., & Wydeven, A.P. (2004). Predicting human-carnivore conflict: a spatial model derived from 25 years of data on wolf predation on livestock. *Conservation Biology*, 18(1): 114–125.
- Valentini, A., Pompanon, F., & Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends Ecol. Evol.*, 24: 110-117.
- Valière, N., & Taberlet, P. (2000). Urine collected in the field as a source of DNA for species and individual identification. *Molecular Ecology*, 9: 2149-2154.
- Valière, N. (2002). L'étude de l'expansion du loup (*Canis lupus*) en France : apport des méthodes non-invasives et des marqueurs moléculaires in Actes du XXIII<sup>ème</sup> Colloque Francophone de Mammalogie « L'étude et la conservation des carnivores », 23 & 24 Octobre 1999, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, 97-101.
- Valière, N., Fumagalli, L., Gielly, L., Miquel, C., Lequette, B., Poulle, M-L., Weber, J-M., Arlettaz, R., & Taberlet, P. (2003). Long distance wolf recolonisation of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation*, 6: 83-92.
- Vos, J. (2000). Food habits and livestock depredation of two Iberian wolf packs (*Canis lupus signatus*) in the north of Portugal. *Journal of Zoology*, 251(4): 457-462.
- Weaver, J.L. (1993). Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *The Journal of Wildlife Management*, 57: 534-538.
- Wiebe, N., Samelius, G., Alisauskas, R.T., Bantle, J.L., Bergman, C., de Carle, R., Hendrickson, C.J., Lusignan, A., Phipps, K.J., & Pitt, J. (2009). Foraging behaviours and diets of wolves in the Queen Maud Gulf Bird Sanctuary, Nunavut, Canada. *Arctic*, 62(4): 399-404.
- Winkeros, J.L. (2001). Wolf winter predation on moose and roe deer in relation to pack size. *Examensarbete i ämnet naturvardsbiologi*. Institutionen för naturvardsbiologi, 19 p.
- Zimen, E., & Boitani, L. (1975). Number and distribution of the wolf in Italy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 40: 102-112.





# Annexes



## **Annexe 1.** Principe du codage flou

Dans la phase de pré-traitement des données (cf. section 2.3.), les ongulés sauvages et domestiques non identifiés – renseignant peu sur la composition du régime alimentaire du prédateur - ont respectivement été redistribués au sein des catégories « ongulés sauvages » et « ongulés domestiques » par le biais d'un codage flou (Calenge, comm. pers. ; Chevenet *et al.*, 1994). Aussi, le recodage d'un ongulé sauvage non identifié a-t-il consisté à attribuer un poids supplémentaire de 1/6 à chacune des espèces d'ongulés sauvages, cette catégorie étant représentée par six espèces proies (mouflon, chamois, bouquetin, chevreuil, cerf, sanglier). Quant au recodage d'un ongulé domestique non identifié, compte tenu de la très faible représentativité des espèces « vache » et « cheval » dans le régime alimentaire (respectivement 0,3% et 0,1%) un poids supplémentaire de 1/2 a été attribué aux deux espèces d'ongulés domestiques majoritaires – « mouton » et « chèvre ». Cette méthode, contestable, a permis de prendre en compte les ongulés non identifiés dans le régime du loup et de donner ainsi davantage de poids au jeu de données initial.

**Annexe 2.** Parts relatives des ongulés sauvages, des ongulés domestiques et des autres proies (marmottes, micromammifères, lagomorphes, renards, mustélidés) dans le régime alimentaire de chacune des neuf meutes étudiées.

	<b>Ongulés sauvages</b>	<b>Ongulés domestiques</b>	<b>Autres proies</b>
<b>Haute Tinée</b>	86	12	3
<b>Moyenne Tinée</b>	69	27	4
<b>Vésubie-Roya</b>	45	46	9
<b>Vésubie-Tinée</b>	80	17	4
<b>Queyras</b>	74	7	19
<b>Béal-Traversier</b>	82	11	7
<b>Belledonne</b>	87	4	9
<b>Vercors Hauts Plateaux</b>	80	12	8
<b>Vercors Ouest</b>	84	4	11



**Annexe 3.** Matrice de dissimilarité D construite à partir des indices de Pianka inter-meutes (1-R), support de la classification ascendante hiérarchique.

	HT	MT	VR	VT	Q	BT	B	VO
HT								
MT	0.29							
VR	0.47	0.22						
VT	0.11	0.19	0.29					
Q	0.24	0.41	0.46	0.26				
BT	0.35	0.54	0.53	0.42	0.08			
B	0.22	0.31	0.52	0.24	0.05	0.05		
VO	0.34	0.59	0.67	0.5	0.11	0.03	0.13	
VHP	0.34	0.49	0.47	0.42	0.06	0.01	0.12	0.05

**Meutes du Mercantour :**

- HT :** Haute Tinée
- MT :** Moyenne Tinée
- VR :** Vésubie-Roya
- VT :** Vésubie-Tinée

**Meutes hors Mercantour :**

- Q :** Queyras
- BT :** Béal-Traversier
- B :** Belledonne
- VO :** Vercors Ouest
- VHP :** Vercors Hauts Plateaux

**Annexe 4.** Sélection du meilleur critère d'agrégation – parmi le lien complet, le lien simple, le lien moyen et le critère de Ward – par le calcul de la Norme 2. Plus la valeur de la Norme 2 est petite, plus le dendrogramme construit à partir du critère d'agrégation associé est fidèle à la matrice de dissimilarité inter-meutes D. Ici, c'est donc le lien moyen qui a été retenu.

	Lien complet	Lien simple	Lien moyen	Critère de Ward
Norme 2	1.45	1.14	0.48	4.18



**Annexe 5.** Corrélations des modalités des trois variables instrumentales (Année, Saison, Meute) avec les axes (ou composantes) formant le premier plan de l'ACP-VI.

	<b>Composante 1</b>	<b>Composante 2</b>
<b>1998</b>	0,55182373	0,03831457
<b>1999</b>	0,21707549	-0,14474209
<b>2000</b>	0,0894421	-0,13620776
<b>2001</b>	-0,05798792	0,09455122
<b>2002</b>	-0,25003594	-0,11575889
<b>2003</b>	-0,17863628	-0,08450172
<b>2004</b>	-0,30054436	0,02154663
<b>2005</b>	0,0676908	0,10278984
<b>2006</b>	-0,21684141	0,0676908
<b>2007</b>	-0,17541039	0,32842012
<b>Hiver</b>	-0,32228368	-0,23382599
<b>Vésubie-Roya</b>	0,46129905	0,73789681
<b>Vésubie-Tinée</b>	0,36406931	-0,26975923
<b>Queyras</b>	-0,4499119	0,0890352
<b>Vercors Hauts Plateaux</b>	-0,56786861	0,2642816





**Annexe 6.** Variations interannuelles des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime alimentaire des trois meutes de loups du Mercantour.

**Haute Tinée**

	Mouflon	Chamois	Bouquetin	Chevreuril	Cerf	Sanglier	Mouton	Chèvre	Vache	Autres
<b>1998</b>	43	37	3	0	7	0	7	3	0	0
<b>1999</b>	33	29	17	0	8	0	8	4	0	0
<b>2000</b>	46	0	15	15	0	0	8	15	0	0
<b>2001</b>	24	24	17	3	10	3	3	14	0	0
<b>2002</b>	26	26	12	19	5	4	4	1	0	1
<b>2003</b>	21	7	21	15	13	5	3	8	2	6
<b>2006</b>	8	33	15	13	0	10	0	15	0	5
<b>2007</b>	20	16	8	28	4	1	4	15	0	4

**Vésubie-Roya**

	Mouflon	Chamois	Bouquetin	Chevreuril	Cerf	Sanglier	Mouton	Chèvre	Autres
<b>1997</b>	0	21	5	10	5	0	38	5	15
<b>1998</b>	0	24	24	0	3	0	47	0	3
<b>1999</b>	0	14	0	21	0	0	29	14	21
<b>2000</b>	2	17	17	2	17	2	43	0	0
<b>2001</b>	0	18	27	0	0	0	55	0	0
<b>2002</b>	2	20	2	11	2	2	36	27	0
<b>2003</b>	0	63	25	0	0	0	0	0	13
<b>2006</b>	0	24	12	24	0	0	29	6	6
<b>2007</b>	1	5	9	17	1	1	39	20	8

**Vésubie-Tinée**

	Mouflon	Chamois	Bouquetin	Chevreuril	Cerf	Sanglier	Mouton	Chèvre	Autres
<b>1997</b>	30	36	5	3	1	7	12	0	8
<b>1998</b>	3	39	18	1	7	0	22	6	4
<b>1999</b>	13	43	13	10	13	0	2	3	3
<b>2000</b>	11	46	24	3	7	3	3	2	2
<b>2001</b>	8	37	8	20	14	2	6	0	6
<b>2002</b>	13	30	20	13	13	10	2	0	0
<b>2006</b>	3	20	9	37	3	3	9	17	0
<b>2007</b>	3	3	3	37	3	3	0	48	0

*N.B.* Autres = Marmottes, micromammifères, lagomorphes, renards, mustélidés



**Annexe 6.** (Suite) Variations interannuelles des parts relatives des différentes espèces proies dans le régime alimentaire des deux meutes situées hors Mercantour.

**Queyras**

	Mouflon	Chamois	Bouquetin	Chevreuil	Cerf	Sanglier	Mouton	Chèvre	Vache	Autres
<b>2001</b>	0	19	0	31	6	6	13	0	0	25
<b>2002</b>	8	16	11	26	8	1	1	3	0	27
<b>2003</b>	3	19	28	28	3	3	8	8	0	0
<b>2004</b>	8	13	23	23	3	8	5	0	0	15
<b>2005</b>	10	10	1	43	1	10	8	8	0	8
<b>2006</b>	18	28	3	28	3	3	5	0	0	10
<b>2007</b>	1	10	1	62	1	1	4	0	9	9

**Vercors Hauts Plateaux**

	Mouflon	Chamois	Bouquetin	Chevreuil	Cerf	Sanglier	Mouton	Chèvre	Autres
<b>1999</b>	18	18	12	6	18	1	22	0	6
<b>2000</b>	1	1	10	60	10	1	8	0	8
<b>2001</b>	9	20	4	31	4	4	11	0	19
<b>2002</b>	9	5	9	50	0	0	18	0	9
<b>2003</b>	11	2	11	52	2	11	5	5	5
<b>2004</b>	6	6	16	48	6	6	0	0	10
<b>2005</b>	2	11	25	44	2	11	5	0	0
<b>2006</b>	0	20	0	50	0	0	10	20	0
<b>2007</b>	2	2	2	45	17	2	14	14	0

*N.B.* Autres = Marmottes, micromammifères, lagomorphes, renards, mustélidés



**Annexe 7.** Valeurs des paramètres associés à chaque facteur et interaction de facteurs du modèle sélectionné s'ajustant le mieux aux données.

	<b>Paramètre estimé</b>	<b>Erreur standard</b>	<b>z-value</b>	<b>Pr(&gt; z )</b>
<i>(Intercept)</i>	-1.0118	0.3768	-2.685	0.00725 **
Vésubie-Roya	0.9860	0.4463	2.209	0.02716 *
Vésubie-Tinée	-2.139	0.4438	-0.482	0.62984
Queyras	0.1247	0.6066	0.206	0.83717
Vercors Hts plateaux	0.5296	0.4816	1.100	0.27143
2001-2004	-0.2998	0.2434	-1.232	0.21806
2005-2007	0.8097	0.2522	3.210	0.00133 **
Hiver	-1.1276	0.4283	-2.633	0.00847 **
Vésubie-Roya : Hiver	1.2202	0.5618	2.172	0.02987 *
Vésubie-Tinée : Hiver	0.6680	0.5292	1.262	0.20686
Queyras : Hiver	-0.6996	0.7612	-0.919	0.35810
Vercors Hts plateaux : Hiver	-1.3179	0.7083	-1.861	0.06279 .





Pour étudier la variabilité spatio-temporelle des préférences alimentaires du loup dans les Alpes françaises, la composition du régime de neuf meutes à situations contrastées a été analysée sur la base de 1205 excréments collectés sur la période 1997-2007. Les territoires concernés se distinguent par leur disponibilité alimentaire – densité en ongulés sauvages et durée de pâturage des troupeaux domestiques liée au type de pastoralisme. Alors que les espèces sauvages apparaissent comme les proies majoritaires à l'échelle des neuf meutes (en moyenne 76% de leur régime alimentaire contre 16% d'ongulés domestiques et 8% d'autres proies), une meute du Mercantour se distingue par une prédation sur le bétail très marquée (46%) quelle que soit la période de l'année. L'ensemble des résultats montre d'autre part une dissimilitude entre les régimes des meutes du Mercantour et hors Mercantour. Un phénomène de report de prédation a aussi été mis en évidence : le mouflon, prépondérant en début de période d'étude a été peu à peu remplacé par d'autres espèces sauvages, comme le chamois puis le chevreuil. Ce pattern général comporte toutefois des variations d'une meute à l'autre, selon leur date d'installation sur le territoire et la disponibilité en proies du massif. Enfin, il apparaît que la probabilité de présence d'ongulés domestiques dans le régime du loup varie selon les années, les saisons et les meutes.

**Mots clés :** Loup, *Canis lupus*, ongulés, régime alimentaire, report de prédation, France

In order to study the spatiotemporal variability of wolf food habits in the French Alps, the composition of the diet of nine packs with contrasting situations has been tested on the basis of 1205 faeces collected from 1997 to 2007. The studied areas can be distinguished by their food availability – wild ungulates density and grazing duration of domestic herds related to the type of pastoralism. While the wild species appear to be the main preys on the nine packs scale (on average 76% of their food diet versus 16% of domestic ungulates and 8% of other preys), one pack in the Mercantour can be clearly distinguished by a significant predation on livestock (46%) whatever the year period. Moreover, the whole results show dissimilarity between the food diet of packs in Mercantour and outside Mercantour. A phenomenon of prey switching was also revealed: the mouflon, preponderant at the beginning of the study has been gradually replaced with others wild species, as in particular the chamois and then the roe deer. However, this overall pattern includes variations from one pack to another, according to their arrival date and to preys availability in the area. At last, it appears that the probability of ungulates domestic presence in the diet of the wolf vary according years, seasons and packs.

**Key words:** Wolf, *Canis lupus*, ungulates, food diet, prey switching, France