

Une étude portée par



Avec le soutien financier de



# Étude territoriale de la prédation sur le foyer des Préalpes de Gourdon dans les Alpes-Maritimes



Volet 3 / 5 - Étude du comportement du loup

Mars 2025



Dans le cadre d'une étude réalisée par le collectif



Avec l'appui de  
**Elise SAY-SALLAZ**  
Post-doctorante au  
Mammal Research  
Institute - Pologne



## Table des matières

Introduction.....	5
Matériel et méthodes.....	7
1. Les Préalpes de Gourdon.....	7
2. Le pastoralisme.....	7
3. Le site d'étude.....	8
4. La variable « probabilité d'attaque ».....	9
5. Acquisition de données par pièges vidéo (PV).....	11
6. Rythme d'activité.....	13
7. L'indice relatif d'abondance.....	13
8. Modèle d'occupation du territoire.....	14
8.1 Description des modèles.....	14
8.2 Covariables environnementales.....	14
9. Les comptes-rendus d'interventions dans le cadre de la défense des troupeaux.....	16
9.1 Les tirs de défense simple (TDS) et renforcée (TDR).....	16
9.2 La pression d'attaque indirecte.....	16
10. Les modèles statistiques.....	16
Résultats et discussion.....	17
1. Analyses descriptives des attaques.....	17
2. Effet de la taille des troupeaux et du nombre de jour de pâturage.....	20
3. Détermination de l'organisation et de l'occupation actuelle du territoire des loups.....	21
3.1 Nombres d'occasion.....	21
3.2 Zones de reproduction.....	22
3.3 Organisation des meutes.....	22
3.4 Rythme d'activité.....	24
3.5 Modèle d'occupation.....	28
3.6 Indice d'abondance relative.....	31
4. Quantification de la pression de prédation exercée sur chaque unité pastorale.....	33
5. Analyse du comportement déprédateur des loups face aux mesures de protection et de défense des troupeaux.....	37
5.1 Séquences vidéos.....	37
5.2 Etude de cas.....	39
5.3 Analyse du comportement du loup face aux tirs.....	42
Conclusion.....	44
Bibliographie.....	46



## Introduction

---

Après avoir disparu du territoire français au début du XXe siècle en raison de la chasse intensive et de la réduction de son habitat naturel, le loup a progressivement recolonisé certaines régions depuis les années 1990, notamment dans les Alpes (Breitenmoser, 1998), le Massif Central, et plus récemment dans d'autres zones montagneuses et de plaine (Chapron et al., 2014 ; Moriceau 2014). Ce retour naturel a engendré des conflits croissants (Martin et al 2020), la prédation du loup sur les troupeaux domestiques étant devenu un enjeu complexe et sensible en France, particulièrement dans les zones rurales où le pastoralisme représente une activité économique majeure (Hatfield et al 2006). Les attaques de loups entraînent des pertes économiques directes pour les éleveurs (Bautista et al., 2019), mais aussi des répercussions psychologiques et sociales, notamment en ce qui concerne la viabilité des systèmes pastoraux traditionnels. Face à cette problématique, les autorités françaises ont mis en place plusieurs dispositifs de protection des troupeaux, comme le recours aux chiens de protection, l'installation de clôtures renforcées, ainsi que des systèmes d'indemnisation des pertes subies (Salvatori et al, 2023). Malgré cela, les Alpes-Maritimes, où se situe le foyer de prédation de Gourdon, restent le département où la prédation lupine est la plus forte en France, avec près de 3000 bêtes tuées par an (Plan loup 2024-2029). Il est donc essentiel de mieux comprendre le processus de prédation à l'échelle de ce foyer de prédation dit des « Préalpes de Gourdon ».

Après l'étude de l'environnement sous ses différentes formes dans ce contexte précis de ce foyer de prédation dit des « Préalpes de Gourdon », la prise en compte du comportement et du type de présence des loups sur les phénomènes de prédation est essentielle. Il s'agira de formuler des hypothèses sur l'organisation sociale de cette population et son influence sur le comportement de prédation. En effet, des recherches ont montré que les attaques sur les troupeaux peuvent être liées à divers facteurs, tels que la taille et la composition des meutes, la disponibilité des proies sauvages, ou encore l'expérience individuelle des loups (Meriggi & Lovari, 1996 ; Stahl et al., 2001). Le comportement de prédation des loups est modulé par l'expérience individuelle, l'apprentissage social et les conditions environnementales. Les loups adaptent leurs stratégies de chasse en fonction de la disponibilité des proies sauvages et domestiques (Mech & Boitani, 2003 ; Janeiro-Otero et al, 2020). Lorsque les proies naturelles se font rares, ou lorsque les conditions facilitent l'accès aux troupeaux domestiques (ex. absence de gardiennage ou de parcage nocturne), la prédation sur le bétail tend à augmenter (Meriggi & Lovari, 1996 ; Janeiro-Otero et al, 2020). L'organisation sociale des loups influence la pression de prédation sur le bétail. Les meutes sont généralement composées d'un couple reproducteur et de leurs descendants des années précédentes (Mech & Boitani, 2003). Elles défendent un territoire contre d'autres loups, ce qui limite localement la densité de population (Mech, 1999). Cependant, les meutes peuvent se fragmenter en raison de la dispersion des jeunes adultes, notamment lorsque les ressources sont limitées ou en réponse à la pression humaine (Milanesi et al., 2017 ; Cassidy et al, 2023). Les individus dispersés, souvent plus vulnérables et inexpérimentés, sont plus susceptibles d'attaquer le bétail, car il constitue une ressource alimentaire facile d'accès comparée aux proies sauvages (Stahl et al., 2001 ; Imbert et al, 2016). De plus, les meutes de grande taille, nécessitant un apport énergétique plus important, peuvent être amenées à chasser des proies plus accessibles comme les troupeaux domestiques (Gazzola et al., 2005).

La compréhension de son organisation sociale est essentielle pour anticiper ses interactions avec les autres espèces et les activités humaines. Dans ce contexte, l'étude des caractéristiques de la population de loups sur un territoire donné permet d'évaluer sa structure démographique, sa distribution spatiale et ses comportements de prédation. L'objectif de ce rapport est donc de décrire les ca-

caractéristiques de la population de loup du territoire, de formuler des hypothèses sur l'organisation de la population, d'étudier l'impact de ces caractéristiques sur la probabilité d'attaque réussie par le loup, et de décrire la pression de prédation sur ce territoire.

# Matériel et méthodes

---

## 1. Les Préalpes de Gourdon

Les Préalpes de Gourdon constituent une partie remarquable du massif des Préalpes, situées dans le sud-est de la France, dans le département des Alpes-Maritimes. Elles s'étendent dans une région qui se caractérise par ses paysages diversifiés, mélangeant reliefs escarpés, vallées verdoyantes et falaises calcaires. Gourdon, un village perché situé à environ 760 mètres d'altitude, est le point central de cette zone, offrant une vue imprenable sur la côte méditerranéenne et la vallée du Loup.

Les montagnes sont relativement modestes en termes d'altitude, mais elles offrent un cadre spectaculaire avec des sommets avoisinant les 1 200 mètres. Parmi les sommets les plus notables, on retrouve la Cime du Cheiron (1 778 m), le Pic de Courmettes (1 248 m), et la Montagne de Thiey (1 553 m).

Le massif abrite une biodiversité riche et variée grâce à la diversité des microclimats qui y règnent, allant des influences méditerranéennes dans les basses altitudes aux conditions plus alpines en altitude. On y trouve des chênes verts, des pins d'Alep et des plantes typiques de la garrigue, mais aussi des prairies d'altitude où poussent des espèces endémiques. Côté faune, les Préalpes de Gourdon hébergent une population variée d'oiseaux de proie, tels que l'aigle royal et le faucon pèlerin, ainsi que de prédateurs ou des ongulés comme le chamois, le sanglier ou le chevreuil. On peut aussi observer de nombreuses espèces d'insectes et de reptiles, typiques des milieux montagnards du sud.

Les Préalpes de Gourdon sont une destination prisée pour la randonnée, l'escalade et les activités de plein air. De nombreux sentiers de randonnée traversent le massif, offrant des vues panoramiques sur la Méditerranée et l'arrière-pays niçois. Les gorges du Loup, situées à proximité, sont un autre site naturel incontournable, avec leurs cascades spectaculaires.

La région des Préalpes de Gourdon fait partie de plusieurs zones protégées, notamment le Parc Naturel Régional des Préalpes d'Azur, qui vise à préserver la richesse naturelle et culturelle de cet environnement fragile. Cette protection permet de maintenir la biodiversité unique du massif, tout en limitant les impacts du tourisme et de l'urbanisation sur ces espaces naturels.

## 2. Le pastoralisme

Le pastoralisme dans les Préalpes d'Azur repose principalement sur l'élevage de races ovines locales adaptées aux conditions montagneuses. Parmi celles-ci, on trouve la Préalpes du Sud, la Mourérous et la Mérinos d'Arles. La Préalpes du Sud est reconnue pour sa rusticité et sa capacité à valoriser les parcours difficiles. La Mourérous, identifiable à sa tête et ses pattes rousses, est appréciée pour sa robustesse et son adaptation aux milieux secs et froids. La Mérinos d'Arles, quant à elle, est réputée pour la qualité de sa laine et sa résistance, ce qui la rend idéale pour la transhumance sur de longues distances.

Les exploitations ovines de la région varient en taille et en mode de conduite. Certaines sont sédentaires, avec des troupeaux d'environ 320 brebis, privilégiant une large autonomie alimentaire grâce à l'utilisation de prairies cultivées, de parcours locaux et de cultures céréalières. D'autres pratiquent la transhumance, déplaçant des troupeaux de 300 à 400 brebis vers des alpages durant l'été pour optimiser l'utilisation des ressources fourragères. La région Provence-Alpes-Côte d'Azur est la deuxième région ovine française, avec 1 449 éleveurs pour 578 223 brebis recensées en 2014.

### 3. Le site d'étude

Au sein de la région des Préalpes de Gourdon, l'aire d'étude, correspondant principalement aux communes d'Andon, de Caussols, de Cipières, d'Escragnolles, de Gourdon et de Saint-Vallier-de-Thiey, est constituée de deux zones : une zone cœur correspondant au foyer de prédation et une zone périphérique correspondant au territoire interagissant avec le territoire cœur (Figure 1).

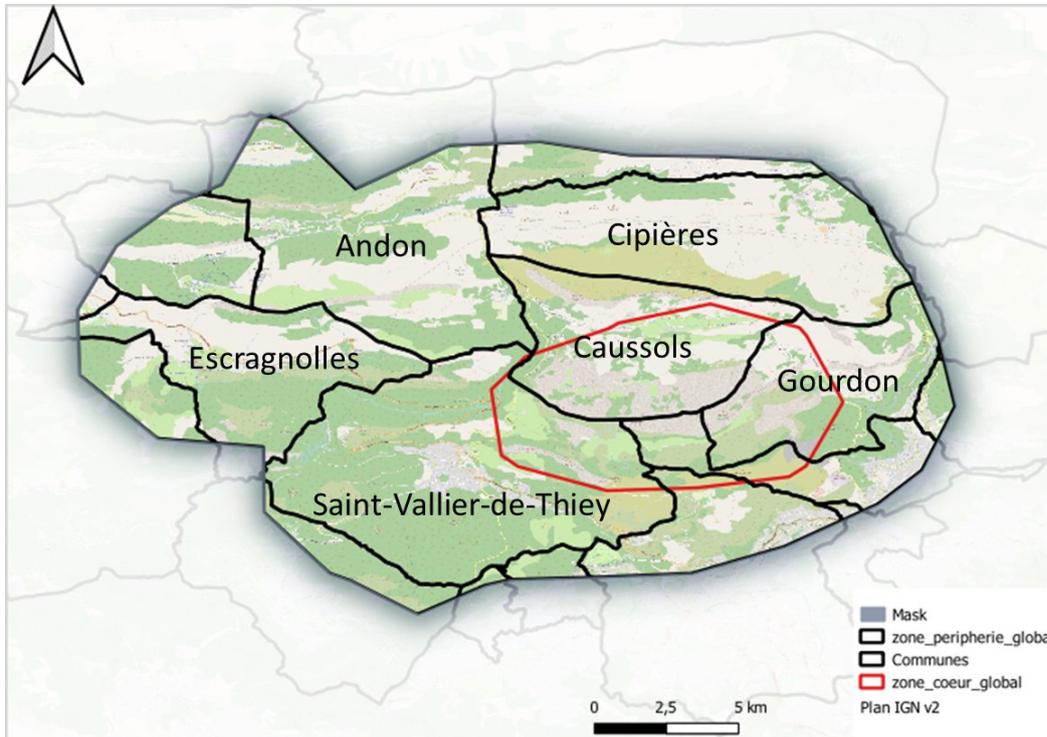


Figure 1 : Communes de la zone d'étude (zones cœur et périphérique).

La zone périphérique a été déterminée en utilisant un MCP (Polygone Convexe Maximum) de toutes les attaques entre 2005 et 2023, la zone cœur en gardant une densité de kernel (une estimation par noyau) à 50% de ces attaques (Figure 2). 12 élevages sont présents dans l'aire d'étude (4 toute l'année et 8 hors été).

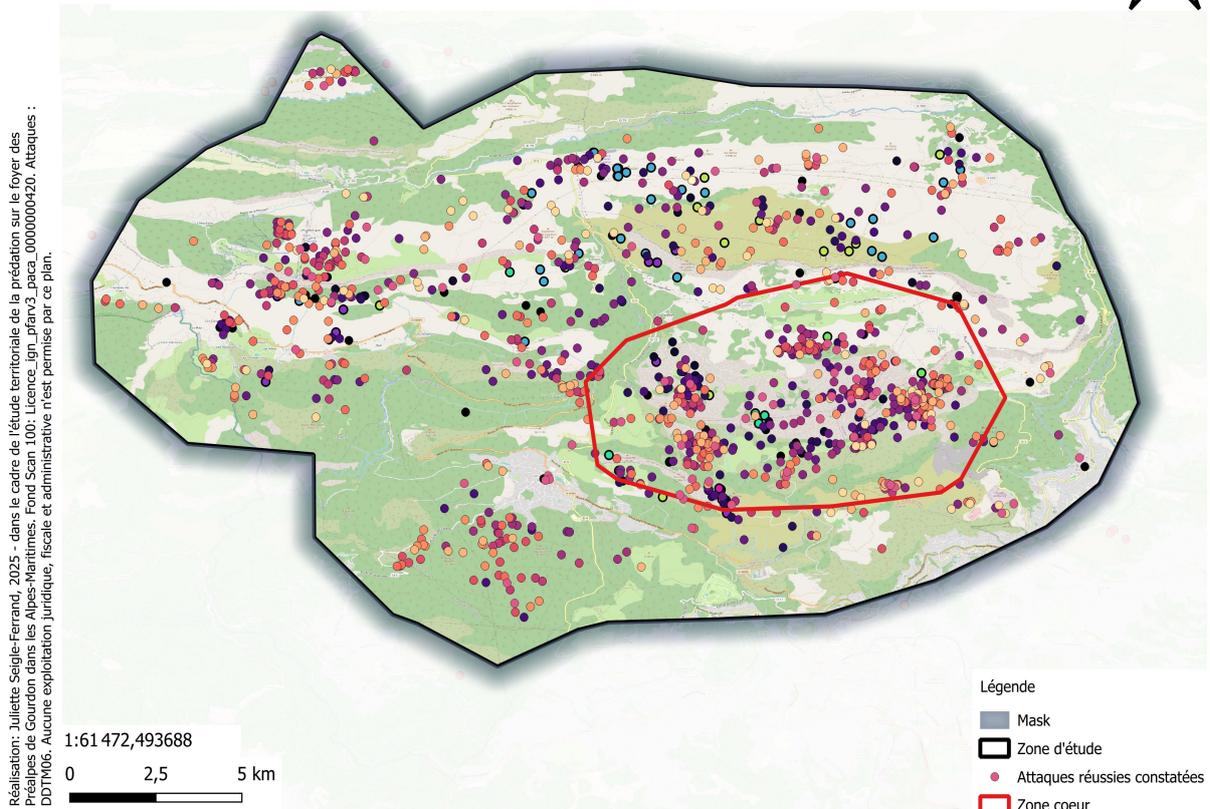


Figure 2 : Attaques constatées sur la zone d'étude, de 2005 à 2023.

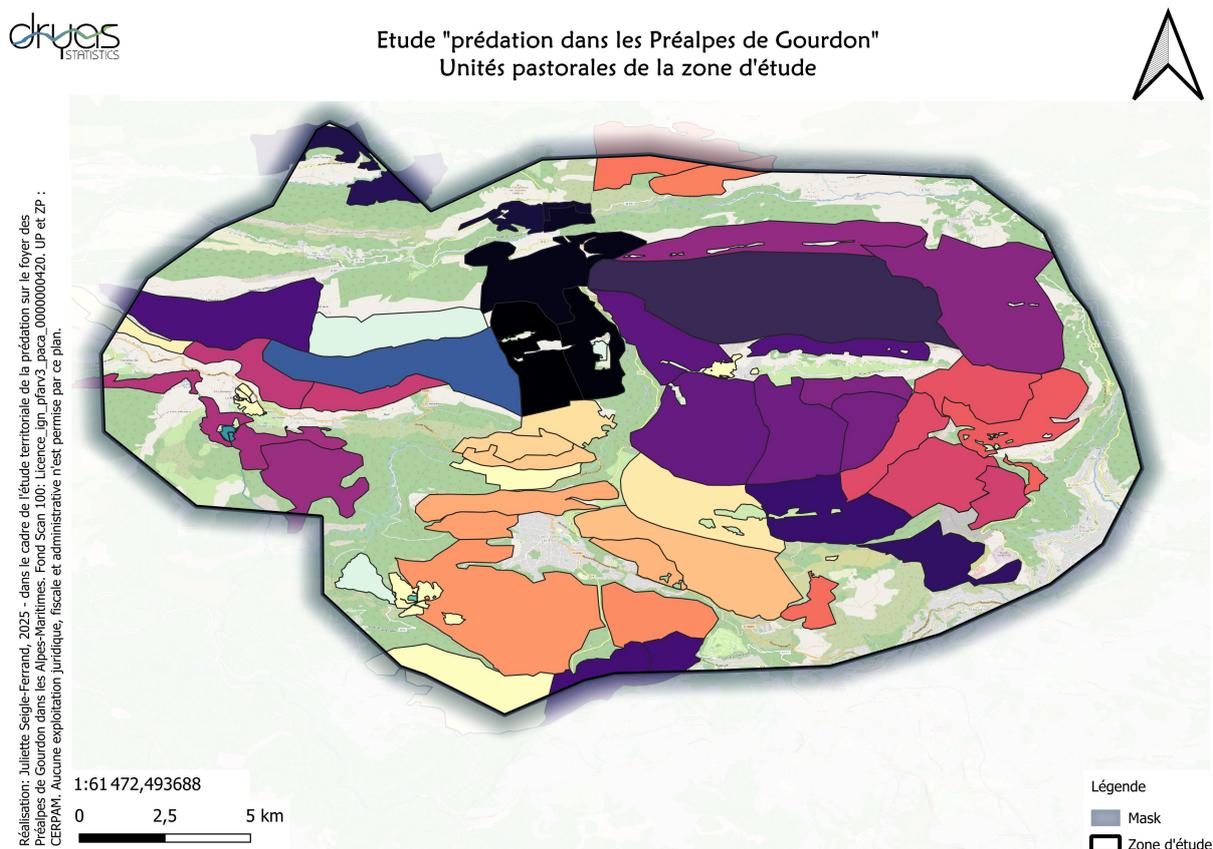
#### 4. La variable « probabilité d'attaque »

Toute attaque potentielle de loups sur des troupeaux domestiques en France fait l'objet d'une expertise sur place. Lorsqu'un éleveur ou berger découvre des victimes potentielles, il contacte les services de la Direction Départementale des Territoires (DDTM). Un agent qualifié remplit un dossier technique de constat de dommages, valable à l'échelle nationale (Dahier et Lequette, 1997 ; Coisne, 2006 ; MEEDDAT-MAP, 2008), comprenant entre autres l'heure connue ou supposée de l'attaque, les coordonnées géographiques de la découverte de la carcasse, le nom de l'élevage. La DDTM ou l'Office Français pour la Biodiversité (OFB) traite ensuite le constat pour déterminer la responsabilité du loup. En fonction de la conclusion, le dossier peut être traité pour une compensation financière éventuelle.

Afin de refléter au mieux la réalité biologique des prédatons, les données prises en compte dans cette étude sont celles des attaques « loup non écarté » identifiées dans l'expertise technique. Les attaques prises en compte concernent donc que les attaques réussies (c'est-à-dire ayant abouties à la déprédation d'au moins un animal d'élevage), qui ont fait l'objet d'un constat, et situées dans la zone d'étude. Les données d'attaques sont fournies par la DDTM06 sur la base d'une convention de mise à disposition de données, sous la forme d'une table attributaire géoréférencée annuelle.

Les relevés d'attaque portent sur l'ensemble des troupeaux de la zone d'étude pendant la période 2005-2024. Il est nécessaire de définir une unité statistique (géographique) caractérisant la disponibilité des proies domestiques (nombre d'animaux et temps de présence) à laquelle relier les attaques. L'objectif est de disposer de l'unité statistique la plus précise possible, selon la qualité et l'ho-

mogénéité des données disponibles. Pour définir cette unité statistique, nous utilisons les cahiers de pâturage issus des contrats de mesures de protections fournis par la DDTM06. L'unité statistique est le quartier d'UP, soit 1065 individus (quartier d'UP x période de pâturage x année). Chaque ligne de cahier de pâturage nous fournit entre-autres, le nom de la personne physique ou morale qui a fait la déclaration, le type d'animaux, le nombre de bêtes présentes, l'identification de la parcelle du quartier d'UP, ainsi que les dates de début et de fin de chaque période, et le nombre de jours correspondant. Il est ainsi possible de relier pour chacun des quartiers d'UP, et grâce à la période de pâturage et à sa localisation, le nombre d'attaques réussies constatées. Les données environnementales étant à l'échelle de l'unité pastorale, il faut les relier aux cahiers de pâturage, grâce à l'intersection entre l'identification de la parcelle (les lieux dits) et la carte des UP fournit par le CERPAM (Figure 3).



**Figure 3 : Cartographie des unités pastorales (UP) sur la zone d'étude.**

La prédation est reconnue comme étant liée à la disponibilité des proies (Mech et al., 2000 ; Treves et al., 2004 ; Breck et Meier, 2004 ; Espuno et al., 2004 ; Joly, 2006 ; Hemery, 2008). Il convient de neutraliser l'effet "taille du troupeau" et « le nombre de jour de pâturage » pour produire des résultats indépendants de ces variables et d'ajuster en conséquence le nombre brut d'attaque. La nouvelle variable, appelée « prédation » dans cette étude, mesure la fréquence d'attaques par rapport à ce qui est attendu en fonction de la disponibilité des moutons et le nombre de jour de pâturage. Un premier modèle statistique examine la relation entre la prédation « loup non écarté », la taille du troupeau et la durée de pâturage. La variable réponse est de type binaire (i.e. elle prend la valeur de 0 ou 1).

Étant donné qu'un même troupeau peut changer de pâturage au fil des saisons ou d'une année à l'autre, les données ne sont pas indépendantes. Un effet individuel lié à chaque troupeau est donc pris en compte. Dans ce cadre, un modèle linéaire généralisé mixte est utilisé (Lindstrom et Bates, 1990 ; Bolker et al., 2008 ; Besnard, com. pers.), avec une variable aléatoire « troupeau » et « année ». L'analyse

a été réalisée à l'aide du package lme4 (Bates, 2005 ; Bates et al., 2011) dans le logiciel R. Les résidus de ce modèle sont codés de manière binaire : « 1 » pour des résidus positifs (plus d'attaques que prévu pour la disponibilité en ovins) et « 0 » pour des résidus négatifs (moins d'attaques que prévu), ce sera la nouvelle variable que l'on appellera « probabilité d'attaque ». Cette probabilité d'attaque est donc à l'échelle du troupeau, et non de la brebis, i.e. plus elle est forte, plus la probabilité que le troupeau subisse une attaque est forte.

## 5. Acquisition de données par pièges vidéo (PV)

L'acquisition de données s'est divisée en deux périodes, sur une durée de 8 mois. Un premier suivi intensif a été réalisé, allant de fin février à mi-juillet (4,5 mois), concernant 42 PV, et un second suivi allégé, s'étalant de mi-juillet à début novembre (3,5 mois) et concernant 24 PV. Ce suivi a permis d'obtenir 472 contacts de loups (+500 vidéos) aux PV. Ce suivi a été complété par deux contacts en vision nocturne.



Chaque contact, appelé également capture, est rapporté dans un tableau de monitoring, où la date, le lieu, l'horaire, le nombre de loup, le sexe, le comportement, la direction et l'identification du piège vidéo sont décrits.

Deux protocoles ont été mis en place, notamment dans la zone cœur du site d'étude :

- un premier protocole fixe, avec 23 pièges vidéos disposés dans 23 mailles de 2kmx2km. Ces pièges sont restés en place de fin février à fin juillet.
- un deuxième protocole, avec 19 pièges vidéos, mobiles.



Les deux dispositifs associés ont permis d'étudier le rythme d'activité des loups, la description des individus et la formulation d'hypothèses sur la structure de la population, alors que le protocole fixe a permis de calculer un indice relatif d'abondance, d'étudier l'occupation spatiale, et de mettre place en proxy de proies sauvages.

## 6. Rythme d'activité

Nous avons décrit le rythme d'activité du loup au cours du suivi, puis au cours de chaque saison (printemps, été). Nous avons utilisé l'estimation de la densité de captures par les pièges vidéos pour identifier les pics d'activité, en utilisant l'heure du jour de chaque observation en heures. Pour chaque saison, nous avons utilisé l'heure moyenne du lever et du coucher du soleil à Gourdon pour indiquer comment les rythmes d'activité étaient liés à la lumière.

## 7. L'indice relatif d'abondance

Le Relative Abundance Index (RAI) est une mesure d'abondance relative couramment utilisée en écologie pour estimer la présence d'une espèce à partir de données issues de pièges photographiques ou vidéos. Il ne donne pas une densité absolue, mais permet de comparer l'activité ou l'abondance relative entre différents sites ou périodes. Le RAI est souvent exprimé sous la forme suivante :

$$RAI = \frac{N}{T} \times 100$$

Avec :

- N = Nombre total d'événements indépendants de loups détectés
- T = Nombre total de jours-piège (c'est-à-dire le nombre total de jours où les caméras étaient en fonctionnement)
- 100 = Facteur de standardisation pour exprimer le RAI en événements pour 100 jours-piège

Un RAI plus élevé indique une activité ou une présence plus importante des loups dans une zone donnée. Il permet de comparer les sites ou les périodes (par exemple, saison sèche vs saison humide). Attention : le RAI ne prend pas en compte les biais liés à la détectabilité (ex. variations dans le comportement des animaux, conditions environnementales, position des caméras).

## 8. Modèle d'occupation du territoire

### 8.1 Description des modèles

Afin de répondre aux objectifs de l'étude, un modèle d'occupation du territoire ont été réalisés. Le modèle qui a été appliqué, appelé **modèle d'occupation multi-saison**, permet d'estimer (1) la probabilité qu'une maille soit occupée par l'espèce cible (probabilité d'occupation), (2) la probabilité de détecter l'espèce sachant qu'elle est présente (probabilité de détection), les probabilités de colonisation et d'extinction d'une maille entre chaque période d'échantillonnage. Afin d'estimer ces paramètres, le modèle utilise les histoires de détection c'est-à-dire une série de présence et d'absence de l'espèce sur chaque maille au cours d'une période donnée appelée une occasion de capture. Des covariables sont mesurées pendant l'étude et incorporer aux modèles afin d'affiner les résultats et déterminer les facteurs qui influencent l'utilisation du territoire par les loups.

Un grand nombre de modèles d'occupation a été réalisé pour tester les différentes combinaisons saison/covariables. Parmi ces modèles d'occupation, le modèle le plus adapté à nos données,

c'est-à-dire affichant le plus faible critère d'information d'Akaike (AIC), a été sélectionné pour être présenté dans ce rapport.

Chaque saison (ici des mois) comprenait 4 occasions de capture différentes ayant chacune une durée de sept jours. Cette durée hebdomadaire correspond à une occasion de capture dans les méthodes standardisées pour les grands prédateurs (Richet al. 2013) pour analyser des événements considérés comme indépendants.

Pour chacune des occasions de capture les vidéos brutes ont été converties en données de détection afin de construire une variable binaire composée de 1 lorsque l'espèce a été détectée et de 0 s'il n'y a pas eu de détection de l'espèce (sur les 4 occasions de 7 jours).

## 8.2 Covariables environnementales

Nous avons incorporé dans nos modèles d'occupation des covariables environnementales susceptibles d'influencer les probabilités d'occupation, de détection, de colonisation et d'extinction des loups dans une maille : la saisonnalité, la richesse spécifique en ongulés sauvages ou l'indice d'équité de Pielou mesurés à partir des données collectées par les pièges-vidéos, la présence de troupeaux ovins pâturant en extérieur selon les dates inscrites dans les cahiers de pâturages, le recouvrement forestier, la proportion de landes, la fragmentation et la longueur totale de chemins, de routes et de pistes dans chaque maille, et pour finir l'effort d'échantillonnage correspondant au nombre de jour réellement échantillonné (hors dysfonctionnement).

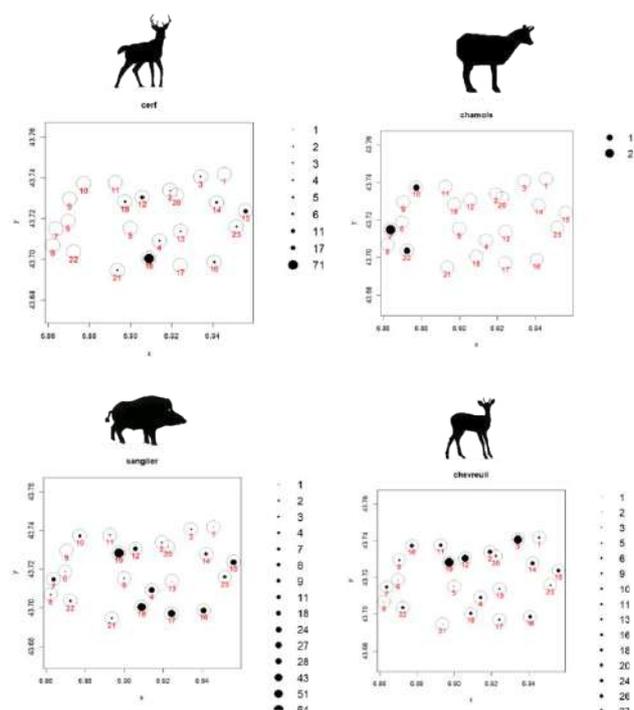


Figure 6 : carte des pièges vidéos, associés avec le nombre de capture par espèce d'ongulés.

La proportion de landes est calculée à partir des cartes Corine Land Cover de 2018. Les landes correspondent aux milieux à végétation arbustive regroupant les landes et broussailles ainsi que la végétation arbustive en mutation.

La proportion de forêt sera déterminée par les données du Parc Naturel Régional des Préalpes d'Azur de 2022.

Pour finir, un indice de fragmentation du milieu a été calculé grâce au package *landscapemetrics* du logiciel R (Hesselbarth et al. 2019). L'indice de fragmentation choisi correspond à une "métrique d'agrégation". Elle est basée sur les adjacences de cellules et décrit la probabilité que deux cellules aléatoires appartiennent à la même classe. Cet indice est affecté à la fois par la dispersion et l'interspersions des classes. Par exemple, une faible dispersion des classes (= proportion élevée d'adjacences similaires) et une faible interspersions (= distribution inégale des adjacences par paires) entraînent une valeur de contagion élevée (McGarigal et al. 2015). Ces indices de fragmentations ont été calculés pour 2018 grâce aux données Corine Land Cover. Les variables de l'hypothèse H2

Les densités de routes, de chemins, de sentiers ont été calculées grâce à la BD TOPO® de l'IGN®. Les routes correspondent aux routes à une ou deux chaussées, à l'usage des véhicules. Les chemins regroupent les pistes et les chemins, pouvant être empruntés par des véhicules mais non goudronnés, alors que les sentiers correspondent à une voie de communication étroite, moins large qu'un chemin, inaccessible aux véhicules.

## 9. Les comptes-rendus d'interventions dans le cadre de la défense des troupeaux

### 9.1 Les tirs de défense simple (TDS) et renforcée (TDR)

Les comptes-rendus des sorties de louvetiers et de la brigade mobile d'intervention de la DGPT de l'OFB permettent de dater précisément les destructions de loups réalisés dans le territoire de 2019 à 2024.

### 9.2 La pression d'attaque indirecte

Ces comptes-rendus fournissent également les attaques repoussées par les chiens, lors des nuits de sorties de louvetiers, que l'on caractériserait par la suite par « pression d'attaque indirecte ».

## 10. Les modèles statistiques

L'objectif est donc de mesurer la probabilité d'être victime de prédation (à l'aide de la variable « probabilité d'attaque » décrite dans la partie 3), en fonction de facteurs :

- Probabilité d'occupation (2023-2024)
- Indice d'abondance relative (2023-2024), corrigé par la probabilité de détection
- La réalisation de tir(s) dans les 3 jours avant (2019-2024)

Pour rappel, la nouvelle variable réponse correspond à la fréquence d'attaques par rapport à ce qui est attendu en fonction de la disponibilité des moutons et le nombre de jours de pâturage. Cette variable étant binomiale, elle est linéarisée grâce à une transformation logit ( $\log(p)/1-p$ ). Étant donné qu'un même troupeau peut changer de pâturage au fil des saisons ou d'une année à l'autre, les données ne sont pas indépendantes. Pour corriger cela, un modèle linéaire généralisé mixte est donc utilisé (Lindstrom et Bates, 1990, Bolker et al., 2009) en déclarant une variable « troupeau » et « année » comme composantes aléatoires. L'analyse a été réalisée avec le package *lme4* de R (Bates, 2005, Bates et al., 2011). Pour chacune des hypothèses testées, le critère d'Akaike, ou AIC, est proposé pour sélectionner le modèle plus adapté, c'est-à-dire qui explique la plus grande part de variabilité de la variable prédation avec le minimum de paramètres (Lancelot et Lesnoff, 2005). Cette méthode aide à trouver un équi-

libre entre qualité d'ajustement (comment le modèle colle bien aux données) et simplicité du modèle (combien de paramètres le modèle utilise). Quand on utilise l'AIC pour sélectionner un modèle, il est courant de partir d'un modèle complet (le plus complexe possible) et de simplifier progressivement. Un modèle avec une AIC plus faible est considéré comme meilleur. Une fois le meilleur modèle identifié, nous utiliserons la déviance. La déviance d'un modèle statistique est une mesure qui indique dans quelle mesure le modèle s'écarte des données observées. Pour expliquer cela de manière simple, imaginons que la déviance est une façon de vérifier si le modèle fait du bon travail pour expliquer les données.

# Résultats et discussion

## 1. Analyses descriptives des attaques

Au cours des 22 années étudiées, 1287 attaques ont été constatées. En moyenne, chaque année, 35 % des unités pastorales ont subi au moins une prédation.

La Figure 7 représente la répartition interannuelle du nombre d'attaques constatées dans la zone d'étude, entre 2002 et 2023. Une augmentation notable des attaques constatées est observable dans la zone d'étude, passant de 4 en 2002 à plus de 120 en 2015 et 76 en 2023.

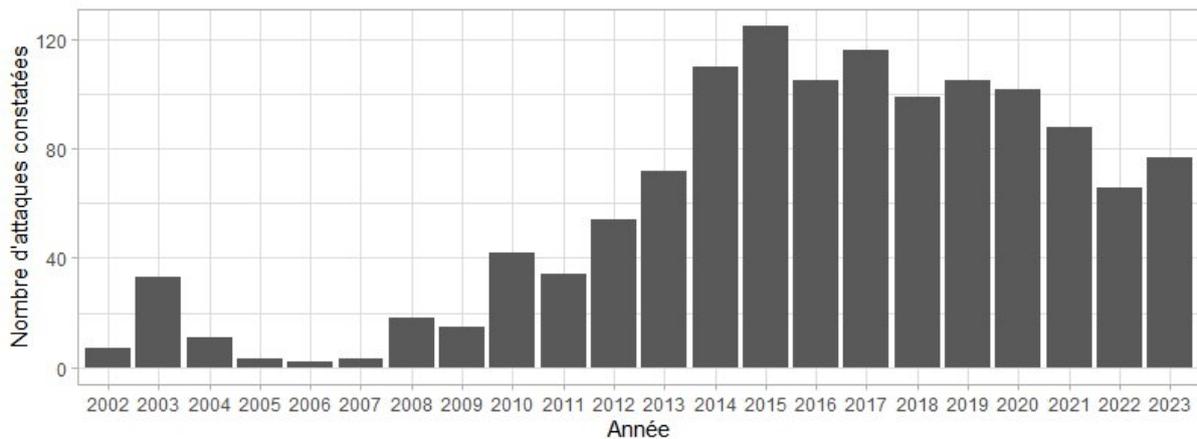


Figure 7 : Nombre d'attaques constatées par année, sur le site d'étude.

Le nombre d'attaque constatée par mois selon les années montre un pic d'attaque aux printemps et en automne (Figure 8).

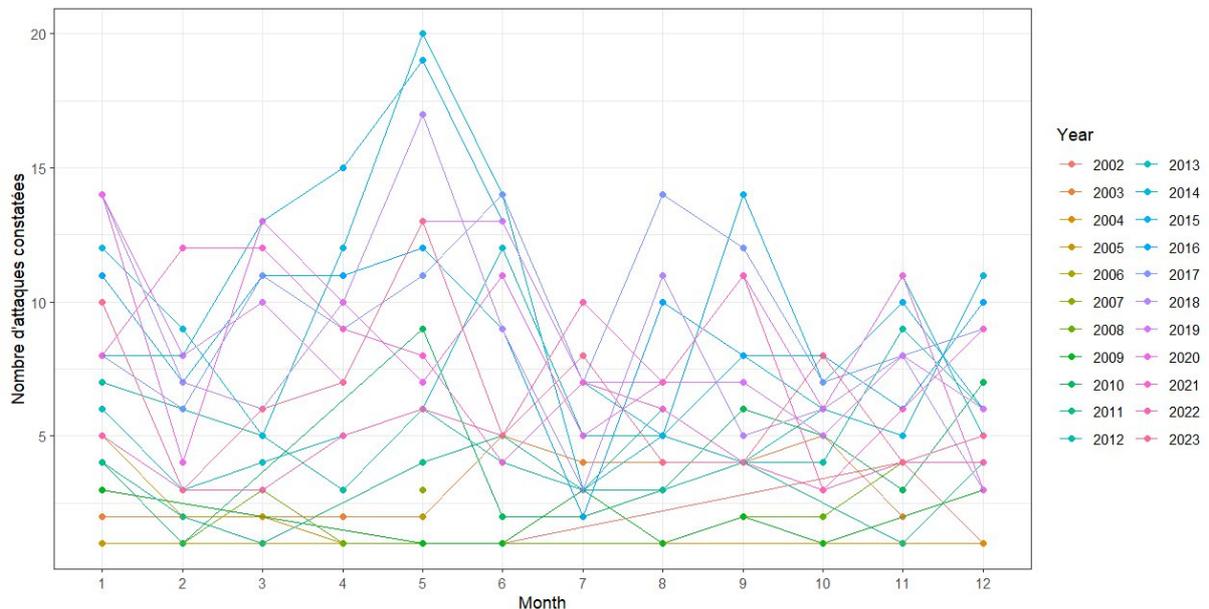


Figure 8 : Nombre d'attaques constatées par mois, et par année, sur la zone d'étude.

Le nombre moyen de victimes par attaque, ~3 victimes par attaques, n'a pas l'air de varier selon les années, mais des valeurs extrêmes apparaissent au fil des années de la période d'étude (Figure 9).

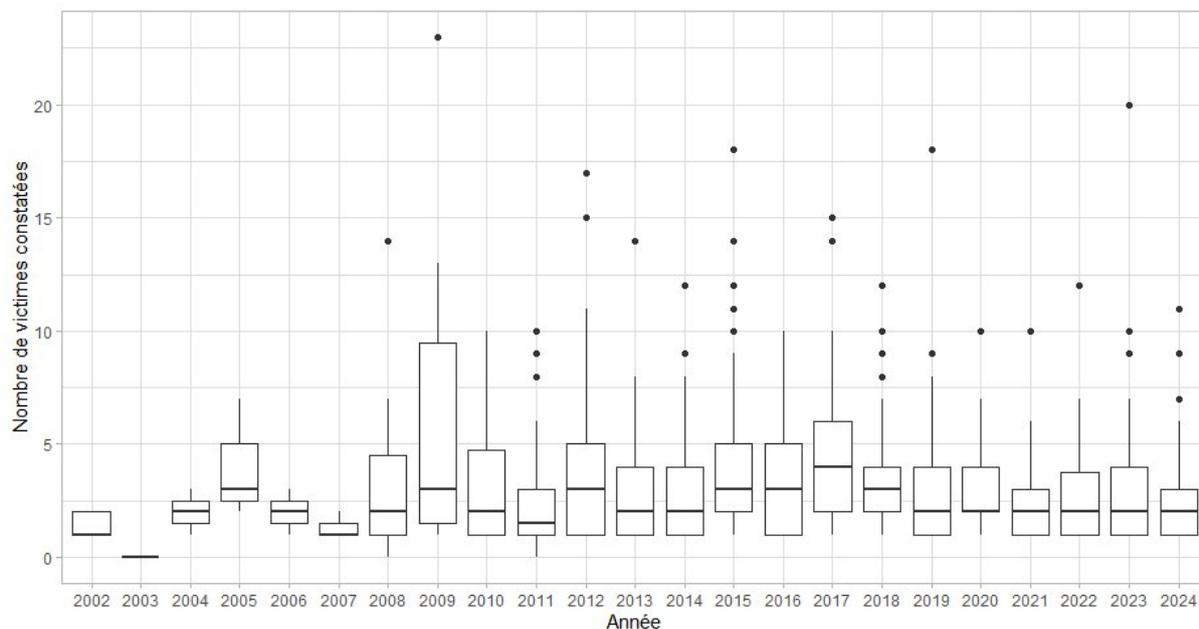


Figure 9 : nombre de victimes constatées par attaque, et par année, sur la zone d'étude.

D'un point de vue quantitatif, la part d'attaques constatées le jour augmente considérablement au fil des années que ce soit en hiver ou en été. Alors qu'aucune attaque de jour n'a été constatée les premières années, plus de 70% des attaques constatées ont eu lieu le jour en 2023 (Figure 10).

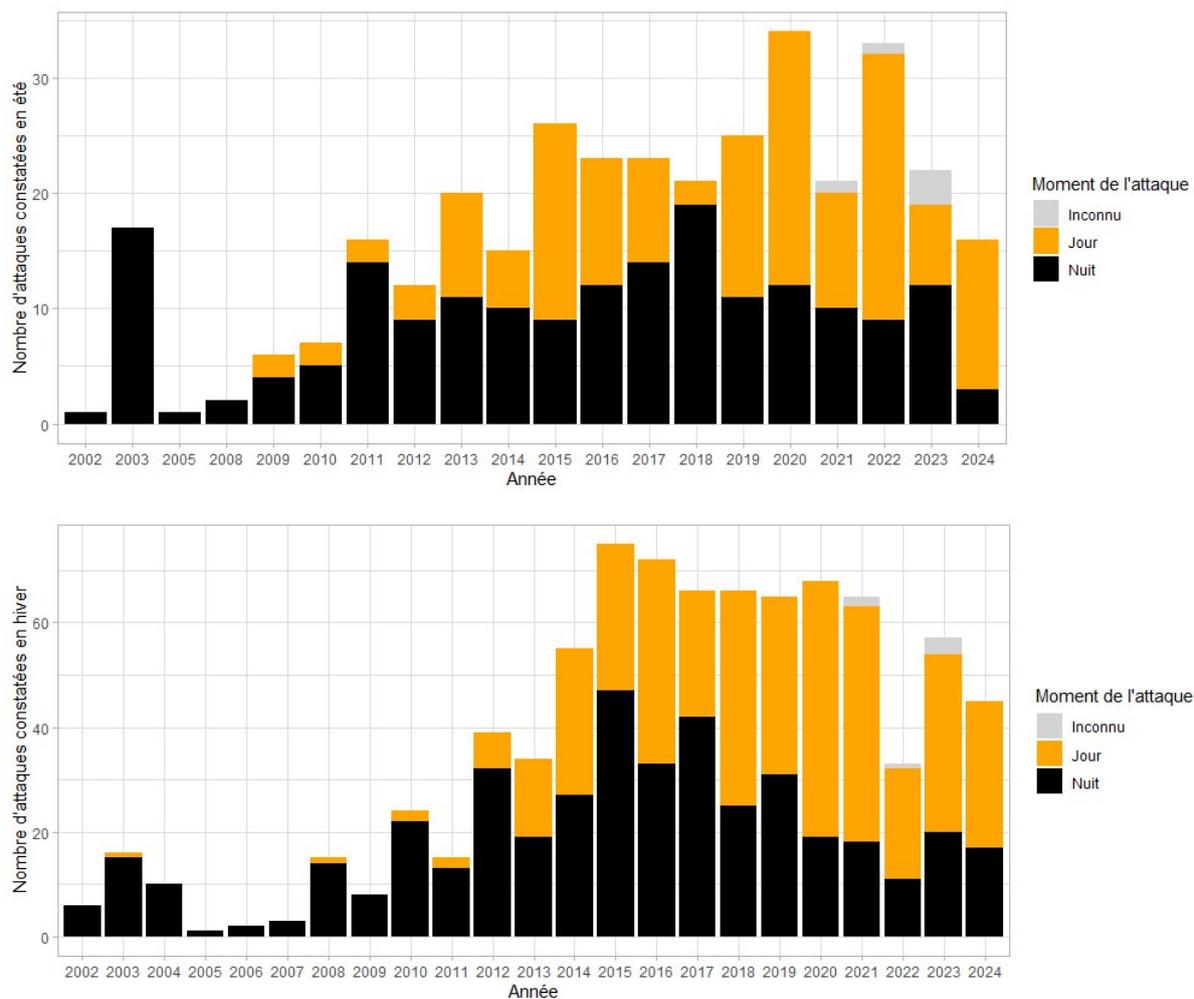


Figure 10 : Nombre d'attaques constatées de jour et de nuit, par année, sur la zone d'étude, en été (au-dessus) et en hiver (en dessous). Les deux périodes ont été séparées du fait de la présence des troupeaux essentiellement pendant l'aurore, l'aube et la nuit en cas de forte chaleur.

Chacune des heures d'attaque a été vérifiée à la main pour l'ensemble des attaques constatées. Cependant, les heures d'attaques ne sont pas forcément précises, notamment lorsqu'il s'agit des attaques de nuit, puisque la carcasse est retrouvée le lendemain matin la plupart des cas, le moment de la journée où a eu lieu l'attaque est cependant certain (Figure 11). Les attaques de jours sont, elles, plus précises, avec cependant une incertitude qui demeure (incertitude de 2 h 37 et 9 h 12 pour les attaques de jour et de nuit respectivement). Même au regard de ces imprécisions, les moments des attaques sont donc assez robustes dans cette étude. Il est également important de préciser que dans cette étude, lorsque l'on parle de jour, les brebis sont conduites et gardées dans les espaces de pâturage, et lorsque l'on parle de nuit, les brebis sont en parc de nuit. Les attaques qui ont lieu de nuit concernent donc, d'après les éleveurs, des brebis égarées, ou des conduites nocturnes en cas de très forte chaleur, et donc en dehors du parc de nuit dans les deux cas.

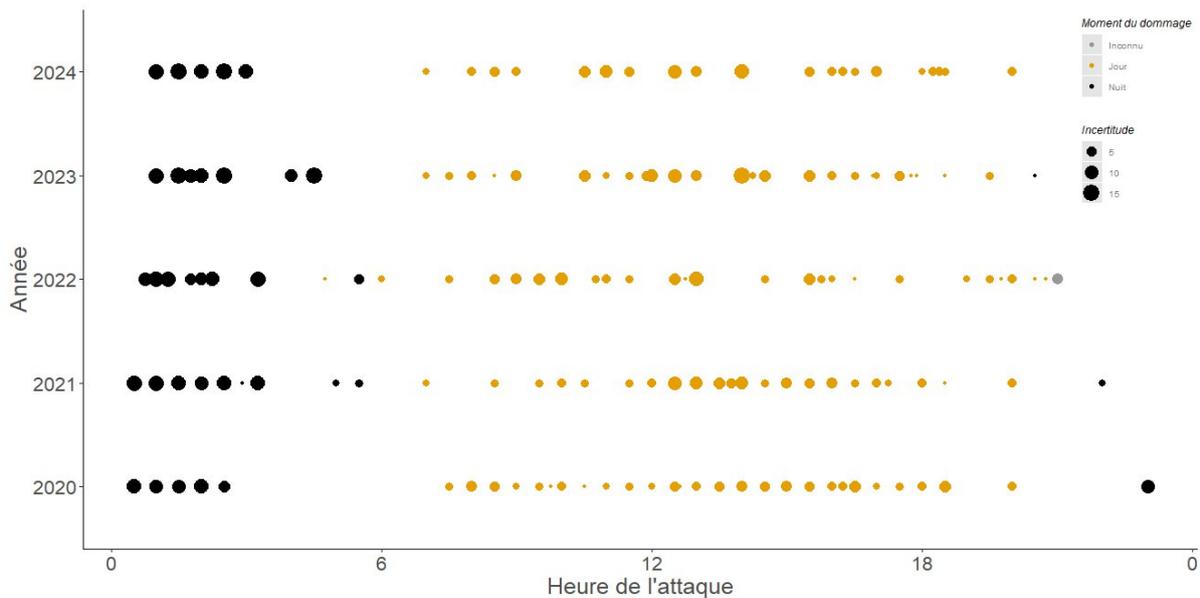


Figure 11 : Heures des attaques entre 2020 et 2024. La couleur des points correspond au moment du jour (jour/nuit), la taille des points correspond à l'incertitude autour de l'heure de l'attaque. Seules les années 2020-2024 sont représentées dans un souci de lisibilité.

## 2. Effet de la taille des troupeaux et du nombre de jour de pâturage

Pour rappel, ce modèle permet de construire la variable réponse « probabilité d'attaque ». Il met en relation la présence de prédation avec le nombre de jours de pâturage et le nombre de brebis présentes. Ce modèle linéaire mixte montre un effet du nombre de jours de pâturage sur la présence de prédateurs (attaque réussies constatées). Plus le nombre de jours de pâturage augmente, plus la probabilité d'avoir une prédation augmente (Figure 12). En revanche, la taille du troupeau n'explique pas la « probabilité d'attaque ». Ce modèle est ajusté avec une déviance expliquée de 17%. Le test de rapport de vraisemblance indique une p value inférieure à 0,01 pour le modèle, donc l'hypothèse que la probabilité de prédation s'explique par le nombre de jours de pâturage se vérifie.

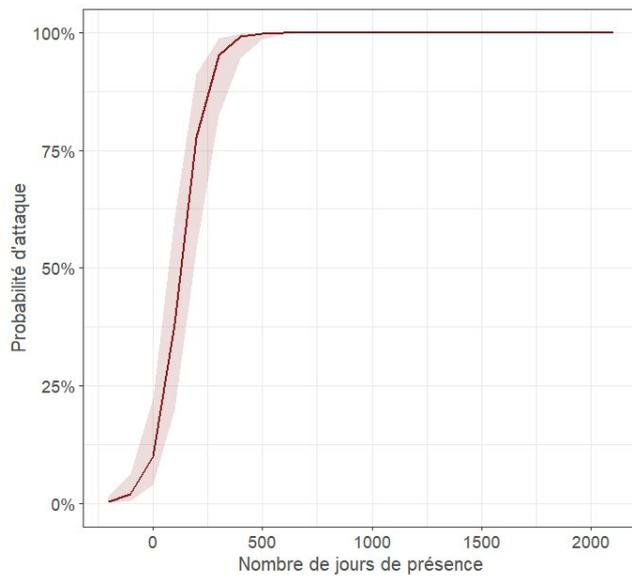


Figure 12 : Probabilité d'attaque en fonction du nombre de jours de présence des troupeaux, selon un modèle mixte, et résidus en médaillon

### 3. Détermination de l'organisation et de l'occupation actuelle du territoire des loups

#### 3.1 Nombres d'occasion

A chaque mois, la proportion de capture vidéo de loup seul est plus élevée que des loups en groupe ou en binôme, d'autant plus pour les mois de mai, juin et juillet (Figure 13).

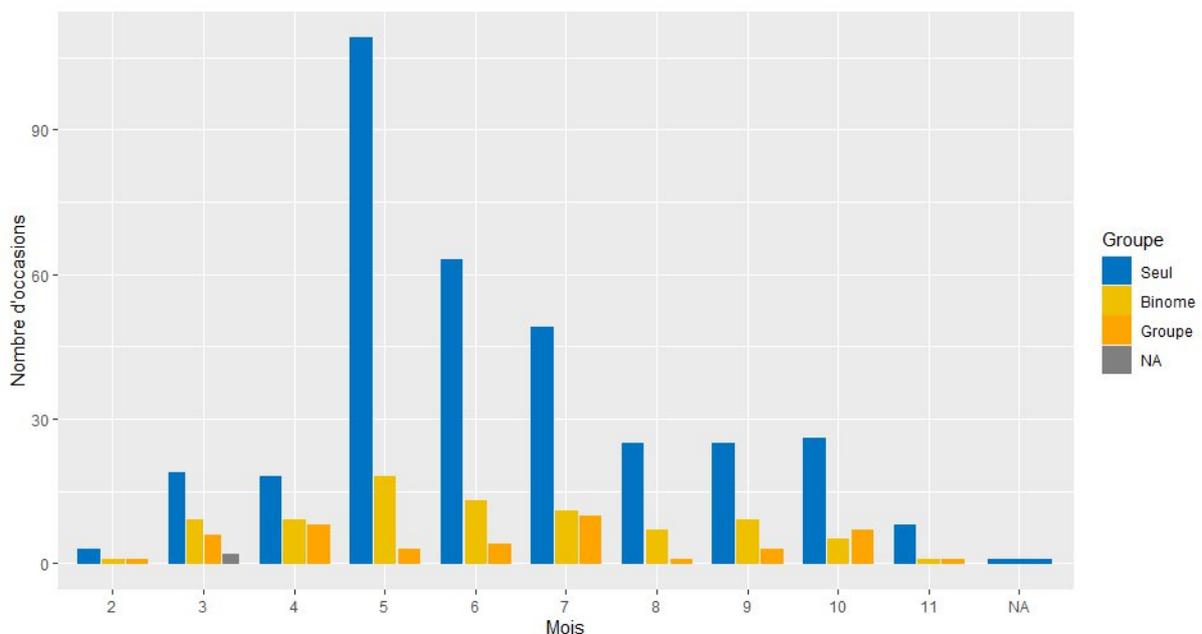


Figure 13 : Nombre d'occasions de capture vidéo de loups seuls, en binôme ou en groupe, pour chaque mois.

En été, les pièges photographiques capturent plus fréquemment des images de loups solitaires en raison de plusieurs comportements saisonniers spécifiques :

- Dispersion des jeunes adultes : Les jeunes loups quittent leur meute d'origine pour établir leur propre territoire et trouver un partenaire. Cette dispersion les conduit à parcourir de longues distances en solitaire (Mills et al. 2008).
- Chasse individuelle : Durant l'été, les loups adaptent leur stratégie de chasse. Les meutes peuvent se scinder temporairement, chaque membre chassant seul pour subvenir aux besoins énergétiques accrus liés à l'élevage des louveteaux (Metz et al. 2011).
- Activités liées à la reproduction : En été, les loups adultes sont souvent occupés à élever leurs louveteaux. Certains membres peuvent chasser seuls pour rapporter de la nourriture à la meute, augmentant ainsi les chances d'être capturés individuellement par les pièges photographiques (Metz et al. 2011).

### 3.2 Zones de reproduction

Deux zones de reproductions (à minima) ont été identifiées, grâce à la détection de louveteaux en 2024 sur des vidéos. Cela nous laisse à croire qu'il y a **2 meutes reproductrices** sur ce territoire. La zone cœur de l'étude serait alors l'interface des 2 meutes (Figure 14).

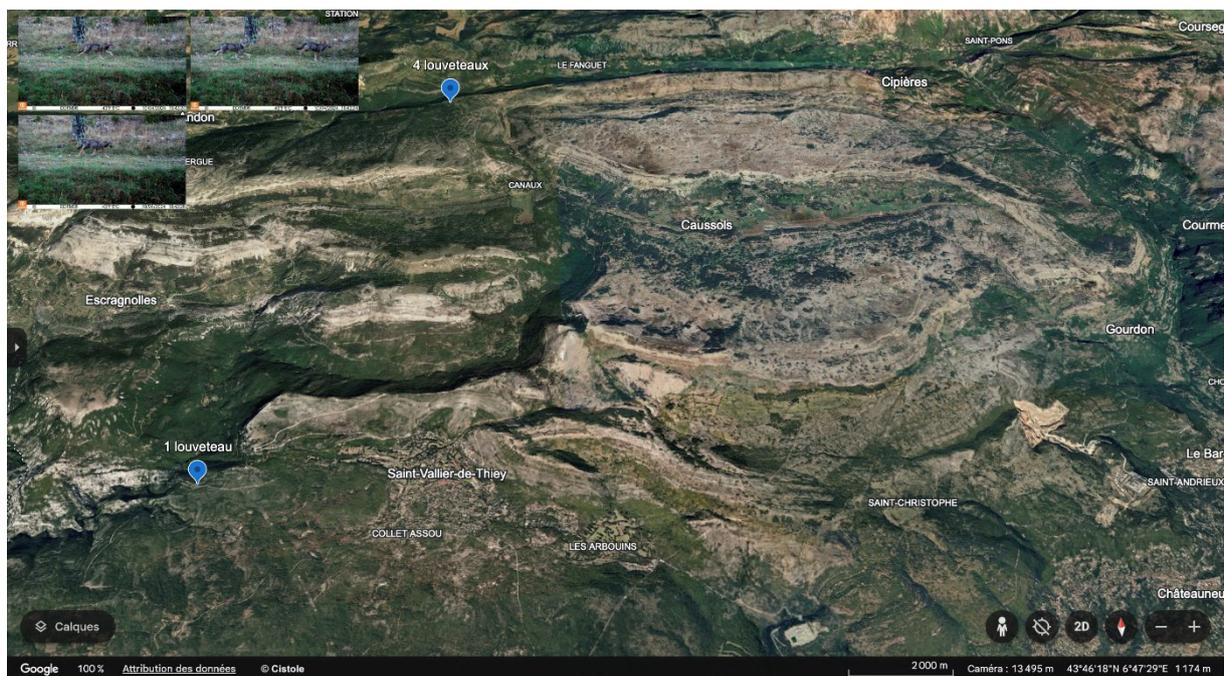


Figure 14 : Identification des deux reproductions dans le territoire (Groupe du Nord-Est : 25/09 - St-Cézaire/Siagne Groupe du Sud : 04/10 – Andon)

### 3.3 Organisation des meutes

L'organisation des meutes dans le territoire est relativement commune. La structure comprend un couple reproducteur, associé à des subadultes et des louveteaux (Figure 15).

Beaucoup de flux de départs et d'arrivées de loups subadultes ont été identifiés dans ce territoire. La densité d'individus semble importante.

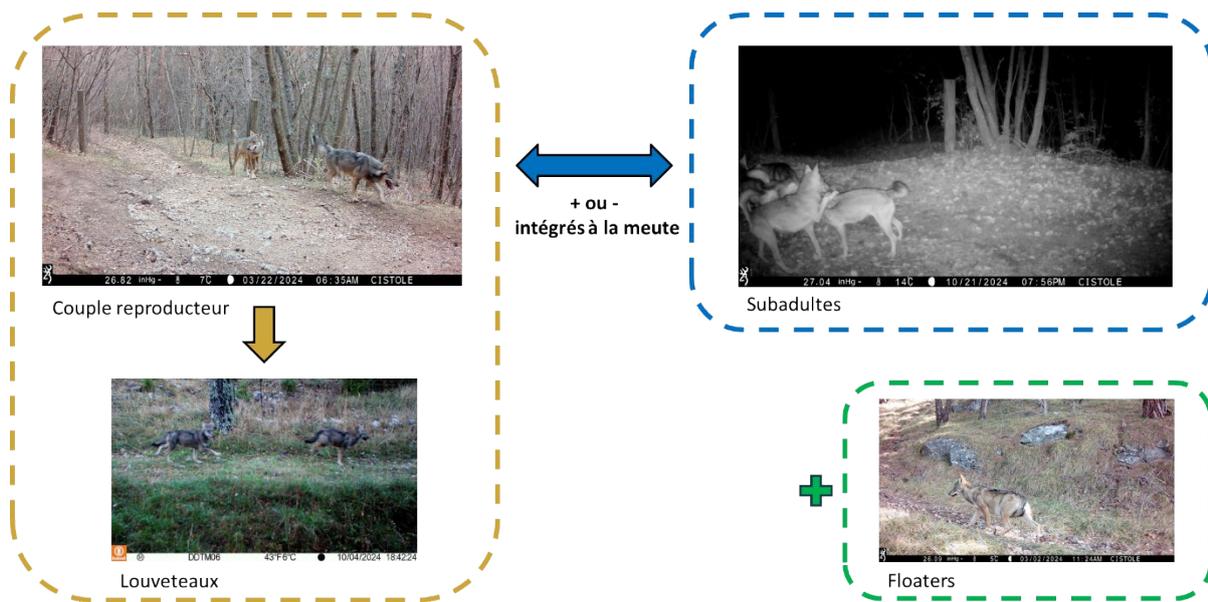


Figure 15 : Organisation des meutes et structure observée

Le territoire de la zone cœur, situé à l'interface entre les deux meutes identifiées, est utilisé principalement comme zone de *prospection-chasse* par ces deux meutes.

La **Figure 16** illustre à titre d'exemple un parcours réalisé par le mâle reproducteur de la meute du sud. Ce loup remonte de la zone de reproduction jusqu'au plateau de Caussols en début de nuit, réalise une tentative de chasse sur un chevreuil, filmée en jumelle thermique, puis redescend.

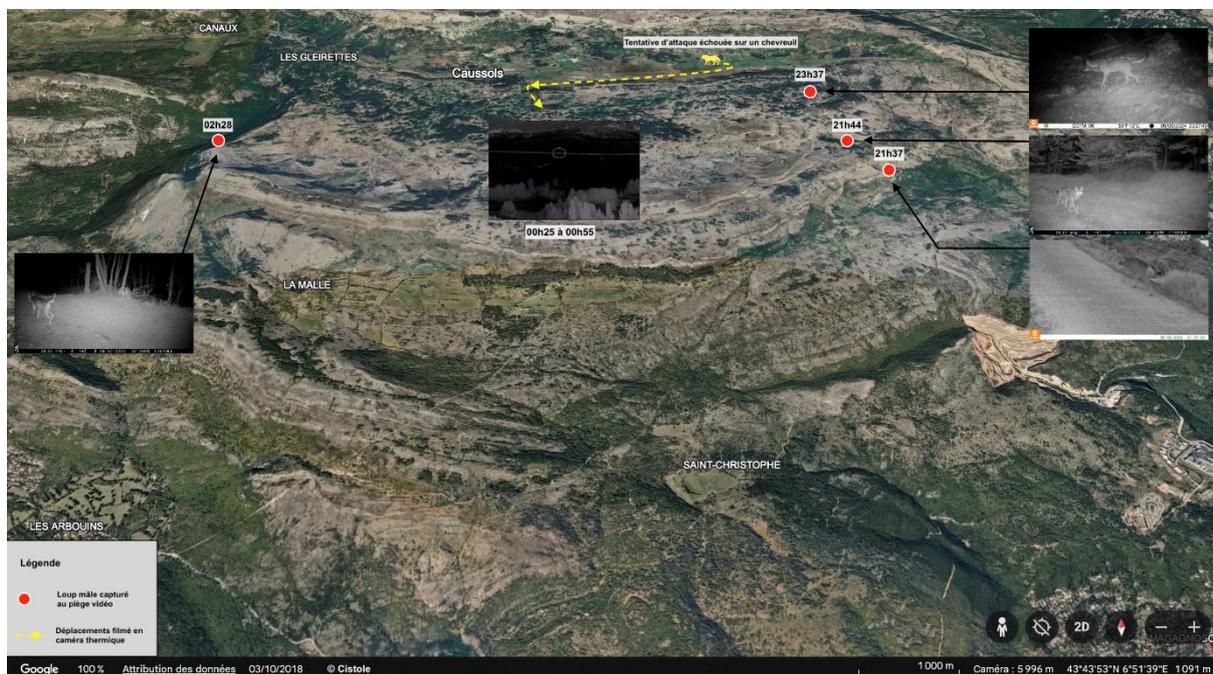


Figure 16 : Parcours du mâle reproducteur (meute du sud) : 21h37 à 02h28 (6 au 7 juin 2024)

### 3.4 Rythme d'activité

Nous observons, grâce à la figure du rythme d'activité globale (Figure 17), une activité du loup plutôt nocturne, avec un pic d'activité situé entre minuit et 5h du matin. Cette description ne corrobore pas avec les attaques du loup sur les brebis majoritairement de jour sur ce territoire, mais reste en accord avec ce qui peut être trouvé dans la littérature (Bulletin Loup du réseau, 2012).

Deux hypothèses peuvent expliquer cette différence entre attaque de jour et rythme d'activité nocturne :

- Les zones de passages de nuit ne sont pas les mêmes que ceux empruntés de jour par les loups. Nos pièges-vidéos n'ont permis que de documenter les déplacements effectués de nuit.
- Activité et mouvement ne sont pas nécessairement associés avec un comportement de chasse. Le loup peut chasser la journée, après un déplacement effectué de nuit, ce qui s'apparenterait à une chasse à l'affut, ce qui a déjà été observé par Gable et al, 2024.

Dans les deux cas, il nous manque un élément essentiel à la compréhension du loup sur ce territoire.

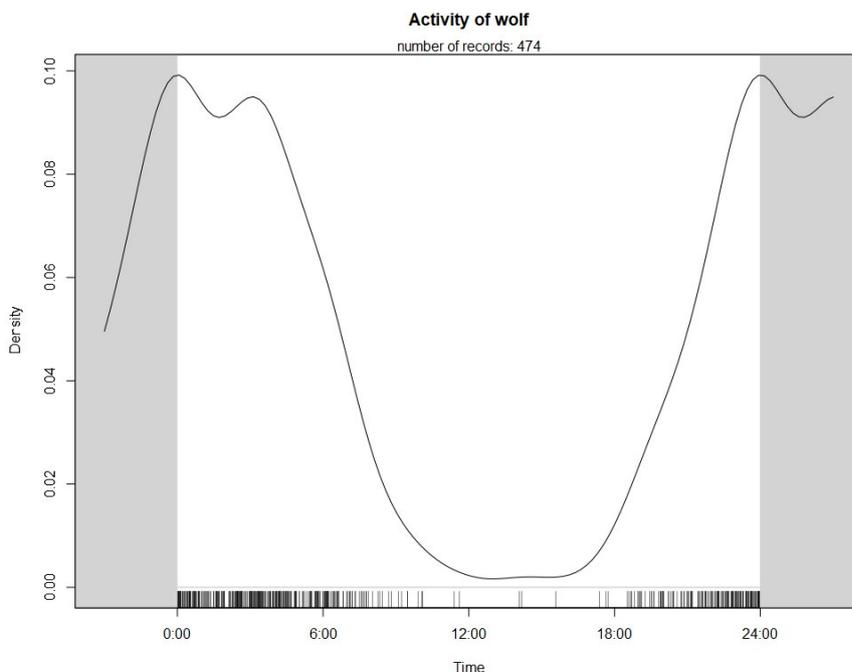


Figure 17 : Rythme d'activité, tous pièges confondus

L'activité du loup ne diffère pas entre le printemps et l'été (Figure 18). Durant ces saisons, les loups adaptent leur activité en fonction des besoins liés à la reproduction et à l'élevage des louveteaux. Les femelles en période de lactation montrent une reprise progressive de leur activité post-partum. Leurs rythmes d'activité se caractérisaient par une phase nocturne continue entre 18h et 6h, suivie d'une phase diurne de repos (Liu et al. 2020).



Printemps



Eté

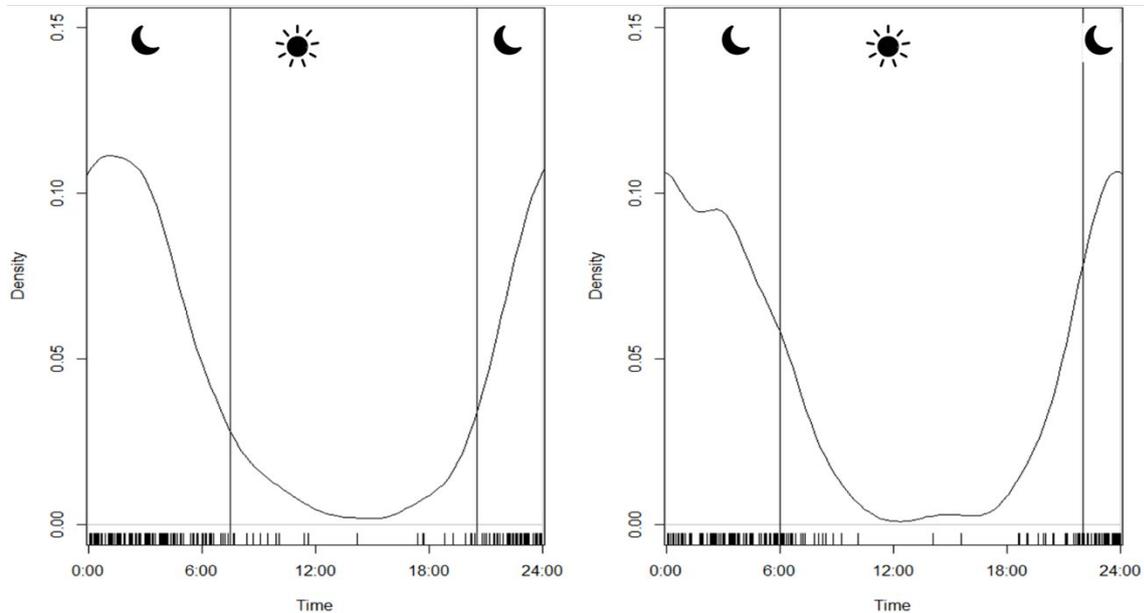


Figure 18 : Rythme d'activité du loup, au printemps (à gauche) et à l'été (à droite), tous pièges confondus

Cependant, le rythme d'activité des loups solitaires et des loups en groupes diffèrent légèrement (81% de superposition, Figure 19). En effet, les loups solitaires ou les couples établis peuvent présenter des taux de réussite plus élevés lors de la chasse comparativement aux grandes meutes. Les loups solitaires ont ainsi une tendance à montrer une activité plus répartie dans la nuit, alors que les individus en groupes sont plus coordonnés. En effet, au sein des meutes, les activités sont coordonnées, notamment lors des chasses collectives, ce qui influence le rythme et la structure des activités quotidiennes (Dahlgren et Melch, 2009).

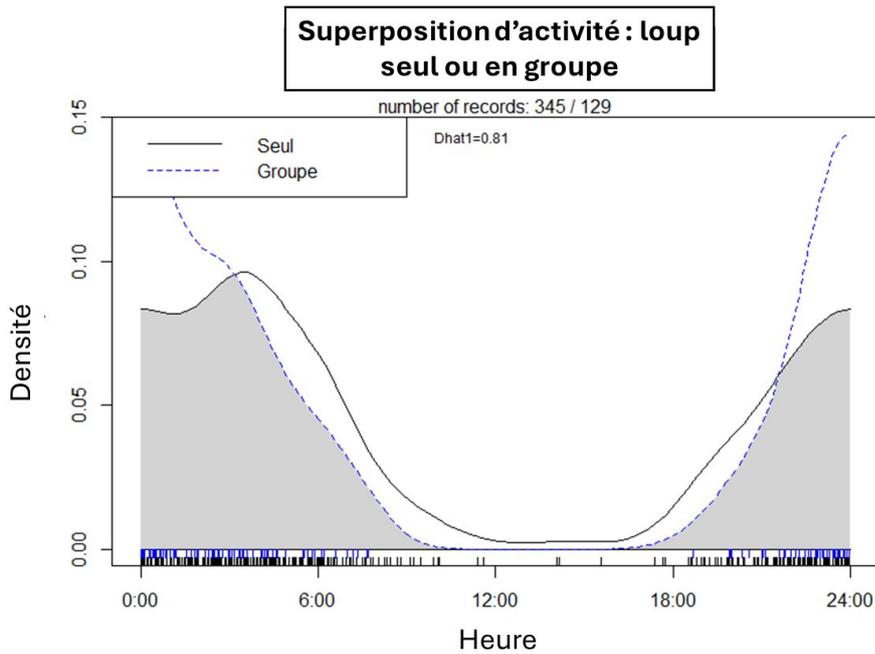


Figure 19 : Rythme d'activité des loups seuls (en noir) et des loups en groupe (en bleu), tous pièges confondus

La Figure 20 permet d'illustrer la différence de rythme d'activité entre les zones de reproduction et celles de prospection / chasse, en accord avec la littérature. Le pourcentage de superposition est ici de 80%.

En effet, pendant leurs comportements de chasse, les loups sont principalement crépusculaires et nocturnes, avec des pics d'activité au lever et au coucher du soleil. Ce comportement est adapté à la chasse, période durant laquelle ils sont plus actifs pour traquer et capturer leurs proies. Les activités de chasse sont généralement plus intenses au printemps et en été, coïncidant avec les besoins accrus en nourriture pour nourrir les louveteaux. Alors qu'à proximité de la zone de reproduction, les loups adoptent un rythme plus sédentaire, consacrant du temps au repos et à l'éducation des jeunes. Les périodes d'activité sont souvent concentrées autour des heures fraîches de la journée, tandis que les phases de repos se déroulent pendant les heures chaudes (Merrill et Mech, 2003).

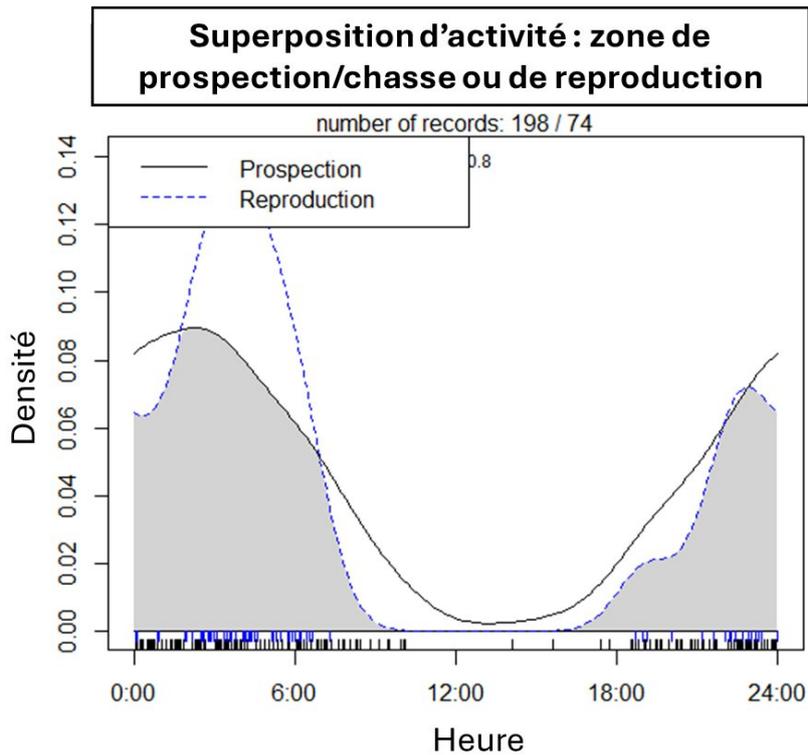


Figure 20 : Rythme d'activité des loups grâce aux pièges vidéos situés dans une zone de reproduction (en bleu), et dans une zone de prospection / chasse (en noir)

Lorsque l'on regarde la distribution du nombre de loups sur les vidéos, selon les mois, en zone de prospection / chasse (Figure 21), il est facile d'observer que les loups sont très majoritairement seuls lorsqu'ils sont en zone de chasse, d'autant plus que si l'on regarde toutes zones confondues (Figure 13).

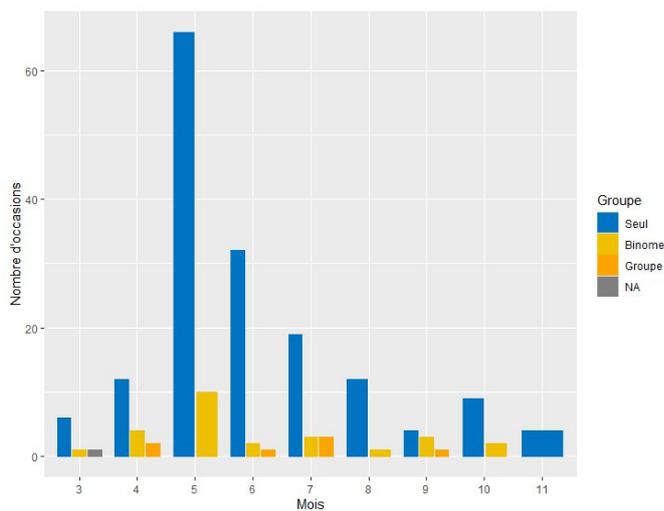


Figure 21 : Nombre d'occasions de capture vidéos de loups en zone de prospection / chasse, selon les mois de l'année

### 3.5 Modèle d'occupation

#### Choix du modèle

Le mois influence la probabilité de détection du loup, la proportion de forêt dans la maille influence la probabilité d'occupation, la longueur de route influence la probabilité de colonisation, et le modèle nul influence la probabilité d'extinction (Tableau 1).

Tableau 1 : Sélection des variables influençant la probabilité de détection ( $\sim p$ ), la probabilité d'occupation ( $\sim \text{psi}$ ), la probabilité de colonisation ( $\sim \text{gamma}$ ) et la probabilité d'extinction ( $\sim \text{epsilon}$ ) du modèle multi-saisons. Les caractères gras montrent l'ajustement séquentiel des modèles, d'abord avec la probabilité de détection, puis avec la probabilité d'extinction. Seulement les 6 premiers modèles sont présentés

Sélection de modèle	AIC
<b><math>\sim p \sim 1 \sim 1 \sim 1</math></b>	
$\sim \text{mois} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	118.5
$\sim 1 \sim 1 \sim 1 \sim 1$	129.58
$\sim \text{effort} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	132.27
$\sim \text{longueur de route} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	132.28
$\sim \text{mois} + \text{effort} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	133.34
$\sim \text{longueur de route} + \text{mois} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	140.27
<b><math>\sim p \sim \text{psi} \sim 1 \sim 1</math></b>	
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim 1 \sim 1$	117.83
$\sim \text{mois} \sim 1 \sim 1 \sim 1$	118.50
$\sim \text{mois} \sim \text{longueur de route} \sim 1 \sim 1$	121.04
$\sim \text{mois} \sim \text{fragmentation} \sim 1 \sim 1$	121.05
$\sim \text{mois} \sim \text{longueur de chemin} \sim 1 \sim 1$	121.05
$\sim \text{mois} \sim \text{fragmentation} + \text{forêt} \sim 1 \sim 1$	123.05
<b><math>\sim p \sim \text{psi} \sim \text{gamma} \sim 1</math></b>	
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim 1$	117.56
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim 1 \sim 1$	117.83
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{forêt} \sim 1$	118.37
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{ongulés} \sim 1$	119.83
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{brebis} \sim 1$	135.55
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{fragmentation} \sim 1$	145.47
<b><math>\sim p \sim \text{psi} \sim \text{gamma} \sim \text{epsilon}</math></b>	
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim 1$	117.25
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{ongulés}$	117.56
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{forêt}$	119.24
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{brebis}$	120.28
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{mois}$	123.35
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{longueur de chemin}$	132.76
$\sim \text{mois} \sim \text{forêt} \sim \text{Longueur de route} \sim \text{fragmentation}$	132.76

## Résultats du modèle

Au cours de l'étude, 91 % des pièges-vidéos ont détecté au moins 1 évènement « Loup » avec en moyenne 3.2 observations par maille et 11 au maximum (sur 4 occasions de capture de 8 jours par saison).

Selon le modèle nul, la probabilité qu'une maille soit occupée par les loups s'élevait à 80%, avec un intervalle de confiance compris entre 70 et 84%. Concernant la probabilité de détection de l'espèce, celle-ci était égale à 78%, avec un intervalle de confiance allant de 75 à 81%.

D'après ce modèle, la probabilité d'occupation augmente avec la proportion de forêt dans la maille ( $p=0,04$  ; Figure 22). De plus, installer les pièges vidéos dans une maille en mai et juin semble optimiser la détection du loup dans la maille ( $p=0,03$  ; Figure 22). La probabilité de colonisation diminue avec la longueur de route présente dans la maille, mais ce résultat n'est pas significatif ( $p>0.05$ ).

Ce modèle n'intègre pas de variables explicatives dans l'estimation des probabilités d'extinction. Ceci peut être expliqué par le fait que les loups sont présents partout sur le site d'étude quelle que soit la saison et ce indépendamment des variables étudiées, par conséquent le modèle n'arrive pas à expliquer quels sont les facteurs déterminants leur distribution spatio-temporelle.

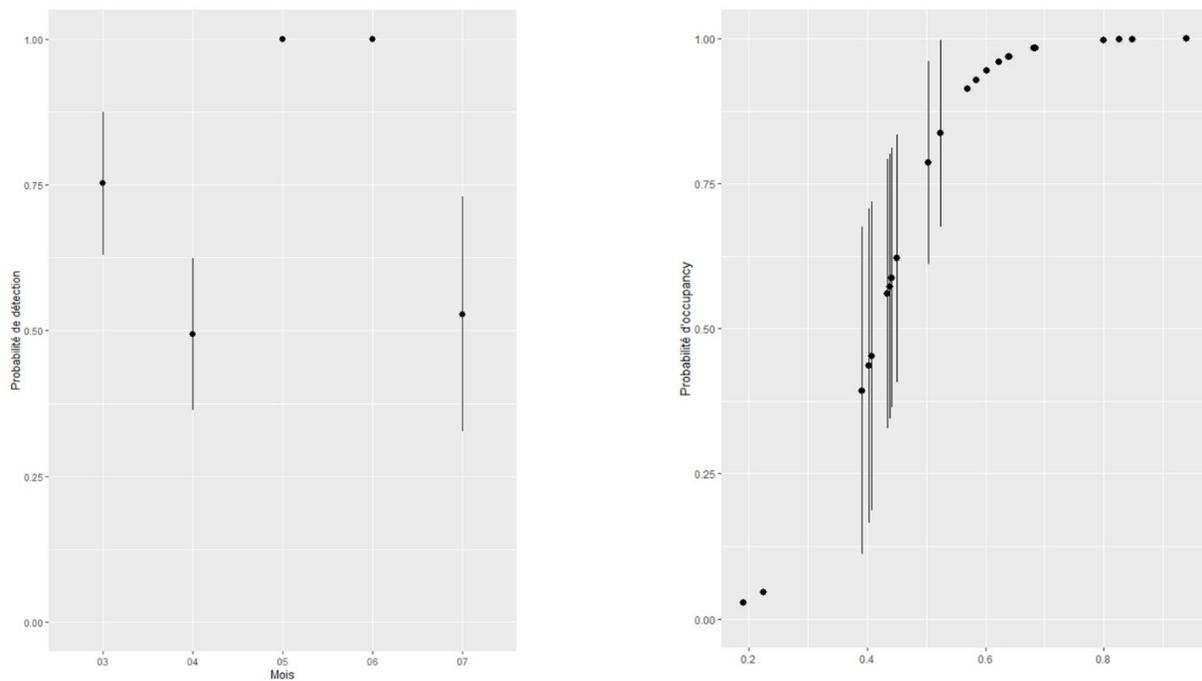


Figure 22 : (A) Probabilité de détection prédites par le meilleur modèle d'occupation multi-saisons, selon le mois de l'année. (B) Probabilité d'occupation prédites par le meilleur modèle d'occupation multi-saison selon la proportion de forêt dans la maille.

Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.

Cette étude montre donc une variation saisonnière de la détection, liée au comportement des meutes, variation qui est également montrée dans plusieurs autres études. De plus, l'influence de la couverture forestière dans la probabilité d'occupation est également un résultat attendu, ce qui confirme que la distribution spatio-temporelle du loup dans ce territoire ne présente pas de caractère extraordinaire (Bradley et al, 2015 ; Louvrier et al, 2020 ; Planillo et al, 2024 ; Kudrenko et al, 2023). Nous nous attendions néanmoins à un résultat plus marquant de la présence de proie sauvage, cette variable n'ayant pas été retenue dans le modèle expliquant la probabilité d'occupation, de détection, de colonisation et

d'extinction du loup. Ce résultat s'explique cependant par le protocole mis en place pour suivre de manière optimale les loups, et non les ongulés sauvages. Des données plus adaptées auraient sans aucun doute eu plus de poids dans les modèles.

### Influence de la probabilité d'occupation du loup sur la probabilité d'attaque

Nous nous attendions en faisant cette analyse à un effet positif de la probabilité d'occupation sur la probabilité d'attaque, c'est-à-dire que plus la probabilité d'occupation spatiale est forte, plus la probabilité d'attaque est forte dans l'unité pastorale (UP). Cependant, le modèle statistique indique un effet non significatif ( $p > 0.05$ ) de la probabilité d'occupation. Ce n'est donc pas dans les UP où la probabilité d'occupation par le loup est la plus forte que la probabilité d'attaque est la plus forte. Ce résultat a également été observé dans la littérature (Mayer et al., 2022).

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat :

- Effet de saturation : taux de prédation peut ne pas augmenter avec l'occupation quand les proies manquent ou sont difficiles à chasser.
- Présence historique : les zones où le loup est installé depuis longtemps montrent généralement moins de prédateurs sur le bétail, même si la densité y est élevée : les éleveurs ont développé des pratiques de coexistence (chiens de protection, clôtures, surveillance), tandis que les loups disposent d'un gibier sauvage abondant (Salerno et al 2025).
- Disponibilité du gibier sauvage & contexte écologique : La densité des proies sauvages (cerfs, chevreuils, sangliers...) diminue la pression des loups sur les troupeaux, indépendamment de leur densité (Pettersson et al, 2022). Si la faune sauvage n'est pas ressortie dans ces analyses, cette hypothèse reste possible du fait du biais de cette variable, dont nous avons parlé plus haut.

Cependant, comme vu précédemment, les analyses d'occupation ont été réalisées avec une majorité de vidéos nocturnes, et décrivent donc une occupation plutôt nocturne, alors que les attaques sont majoritairement de jours. Ce n'est donc pas surprenant que nous n'arrivons pas à montrer de lien entre les attaques de jours et l'occupation du loup.

Ce résultat est corroboré par la Figure 23, qui illustre la probabilité d'occupation du loup extrapolée à la carte d'habitat sur site d'étude entier, grâce au modèle d'occupation multi-saison. La probabilité d'occupation est donc liée à la proportion de forêt, alors que les attaques sont, elles, liées à des milieux plus ouverts, où se trouvent les troupeaux. Ce résultat appuie sur notre manque de connaissance du comportement du loup le jour.

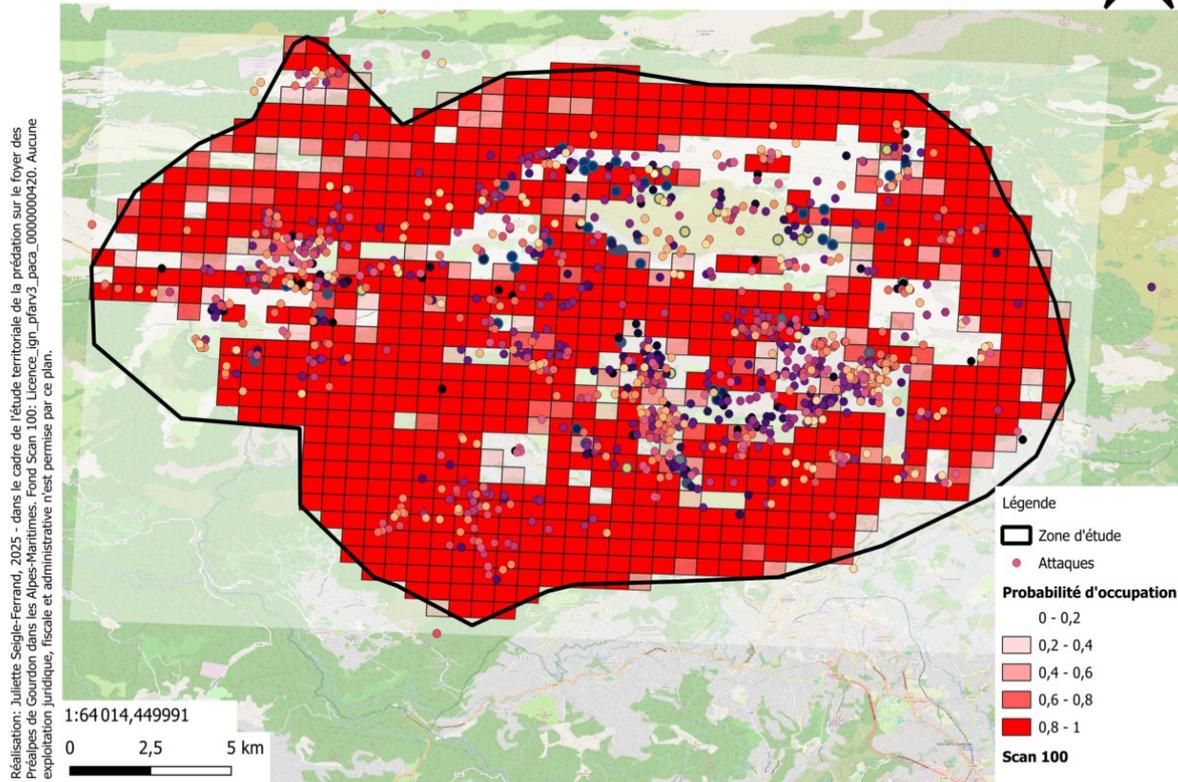


Figure 23 : Probabilité d'occupation du loup extrapolée à la carte de l'habitat sur le site d'étude entier. Plus la couleur est intense plus la probabilité d'occupation s'approche de 1. Chaque point représente un point d'attaque constaté.

### 3.6 Indice d'abondance relative

#### Indice d'abondance relative

Au cours de la période d'étude, 21 caméras sur 23 ont détecté des loups, et les valeurs RAI étaient variables d'un site à l'autre et d'un mois à l'autre, avec des valeurs variant de 0 (c'est-à-dire aucune photo de loup prise au cours du mois) à 0,7 (c'est-à-dire environ une photo prise tous les 1 jour et demi au cours du mois, Figure 24).

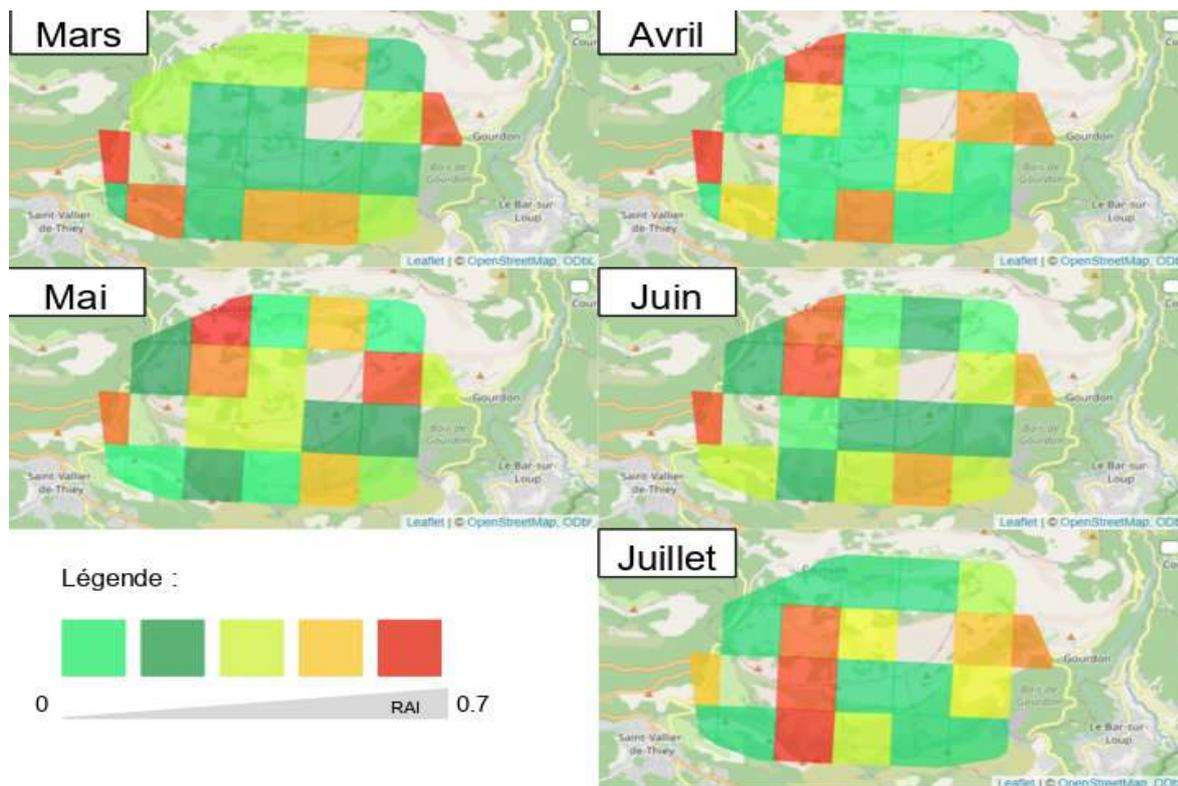


Figure 24 : Indice d'abondance relative (RAI) selon les sites de pièges vidéos. Plus la couleur est rouge, plus le nombre de contacts est élevé pour chaque jour de fonctionnement de la caméra. Les carrés sans couleur correspondent aux mois aucune vidéo de loup n'a été prise.

### Étude du lien entre indice d'abondance relative et probabilité d'attaque

Nous nous attendions en faisant cette analyse à un effet positif de l'indice d'abondance relative sur la probabilité d'attaque, c'est-à-dire que plus l'indice d'abondance relative est fort, plus la probabilité d'attaque est forte dans l'unité pastorale (UP). Cependant, le modèle statistique indique un effet non significatif ( $p > 0.05$ ) de l'indice d'abondance relative. Ce n'est donc pas dans les UP où l'indice d'abondance relative du loup est le plus forte que la probabilité d'attaque est la plus forte.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat :

- Cet indice d'abondance peut dépendre de la présence des proies sauvages, i.e. les zones à forte densité de proies sauvages sont celles qui ont également un indice d'abondance élevé.
- Saturation de la population : plusieurs études ont mis en évidence qu'une saturation de la population de loups dans un territoire n'entraîne pas nécessairement une augmentation des attaques sur les troupeaux domestiques. En effet, lorsque la densité de loups approche la capacité de charge du milieu, les meutes deviennent socialement stables et les territoires sont saturés, limitant la dispersion et les mouvements opportunistes. Cette structuration spatiale et sociale réduit les probabilités d'interactions aléatoires avec les troupeaux domestiques (Sells et al., 2022). Par ailleurs, les attaques sur le bétail sont souvent le fait d'individus dispersés, plus mobiles et moins efficaces sur la faune sauvage, plutôt que des meutes établies (Ciucci & Boitani, 1998 ; Meriggi & Lovari, 1996). Or, le nombre de dispersés ne croît pas proportionnellement avec la densité globale, du fait des limites écologiques imposées par la structure de population. Ainsi, la densité ou l'abondance de loups ne constitue pas un prédicteur fiable de la pression de prédation sur le bétail (Imbert et al., 2016 ; Treves et al., 2011). Enfin, une forte den-

sité de loups peut s'accompagner d'une abondance de proies sauvages suffisante pour satisfaire leurs besoins énergétiques, réduisant ainsi leur dépendance aux proies domestiques (Ripple et al., 2014).

Cependant, comme vu précédemment, les analyses d'abondance relative ont été réalisées avec une majorité de vidéos nocturnes, et décrivent donc une occupation plutôt nocturne, alors que les attaques sont majoritairement de jour. Ce n'est donc pas surprenant que nous n'arrivons pas à montrer de lien entre les attaques de jour et l'abondance relative du loup.

## 4. Quantification de la pression de prédation exercée sur chaque unité pastorale

### 4.1 Pression de prédation directe

Une première pression de prédation a été quantifiée, à l'aide des constats d'attaque de la zone d'étude, entre 2002 et 2024. Cette pression de prédation ne prend en compte que les attaques réussies qui ont fait l'objet d'un constat, et ne représente donc qu'une partie de l'histoire.

Cette pression de prédation directe a été faite grâce à une densité de kernel (estimation par noyau). Chaque tranche comprend 10 % des données, plus la couleur de la tranche est vive, plus la concentration de points, ici les points d'attaques réussies constatées, est forte (Figure 25). Nous observons donc 3 noyaux de pression de prédation directe, un au Nord-Est, l'autre au Nord de Saint-Vallier-de-Thieu, et le dernier sur Gourdon.

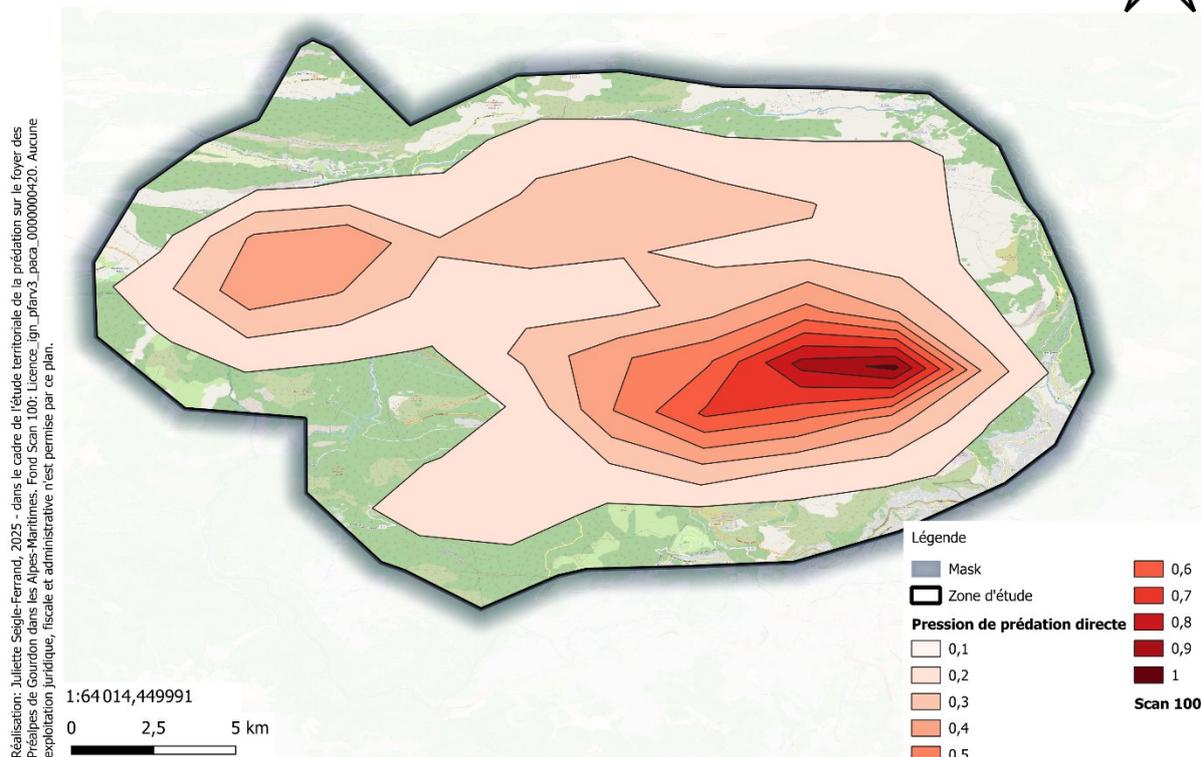


Figure 25 : Quantification de la pression de prédation appelée directe par estimation par noyau, grâce aux attaques réussies constatées sur la zone d'étude et durant la période d'étude (2002-2024). Plus la couleur est vive, plus la concentration d'attaque est forte.

#### 4.2 Pression de prédation indirecte

Une deuxième pression de prédation a été quantifiée, à l'aide des rapports de la BMI et des louvetiers, dans la zone d'étude, entre 2019 et 2024. Lors de chaque sortie pour réaliser un TDS ou un TDR, les louvetiers renseignent l'observation de loups aux abords des troupeaux, l'agitation des chiens, ou les attaques repoussées des loups par les chiens. Les louvetiers ou la BMI interviennent lorsque la pression directe est forte (fort nombre d'attaques constatées), mais également lorsque la pression ressentie par les éleveurs est forte sans forcément d'attaques constatées. Néanmoins, ces interventions sont à la fois biaisées par le milieu mais également par la présence d'éleveurs louvetiers. En effet, les possibilités d'intervention sont contraintes par le milieu, la fermeture de certaines unités pastorales rendent impossible une intervention. De plus, les unités pastorales dont les pâturages sont gérés par des éleveurs eux-même louvetiers ont, de fait, plus d'interventions. Parallèlement, tous les éleveurs ne demandent pas d'autorisation de TDS et TDR, ou peuvent en avoir mais sans solliciter les louvetiers.

Cette pression de prédation indirecte a été faite grâce à une densité de kernel (estimation par noyau). Chaque tranche comprend 10 % des données, plus la couleur de la tranche est vive, plus la concentration de points, ici la pression de prédation indirecte, est forte (Figure 26). Nous observons donc un noyau de pression de prédation indirecte au niveau de la commune de Gourdon.

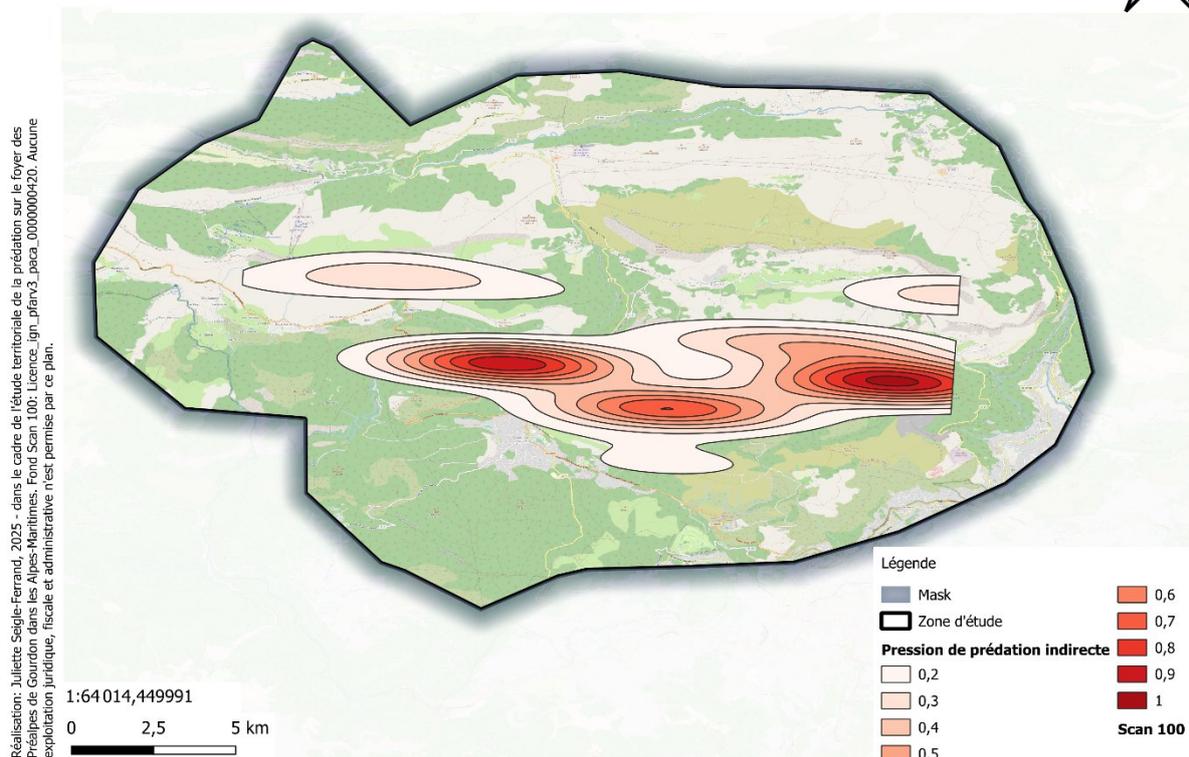
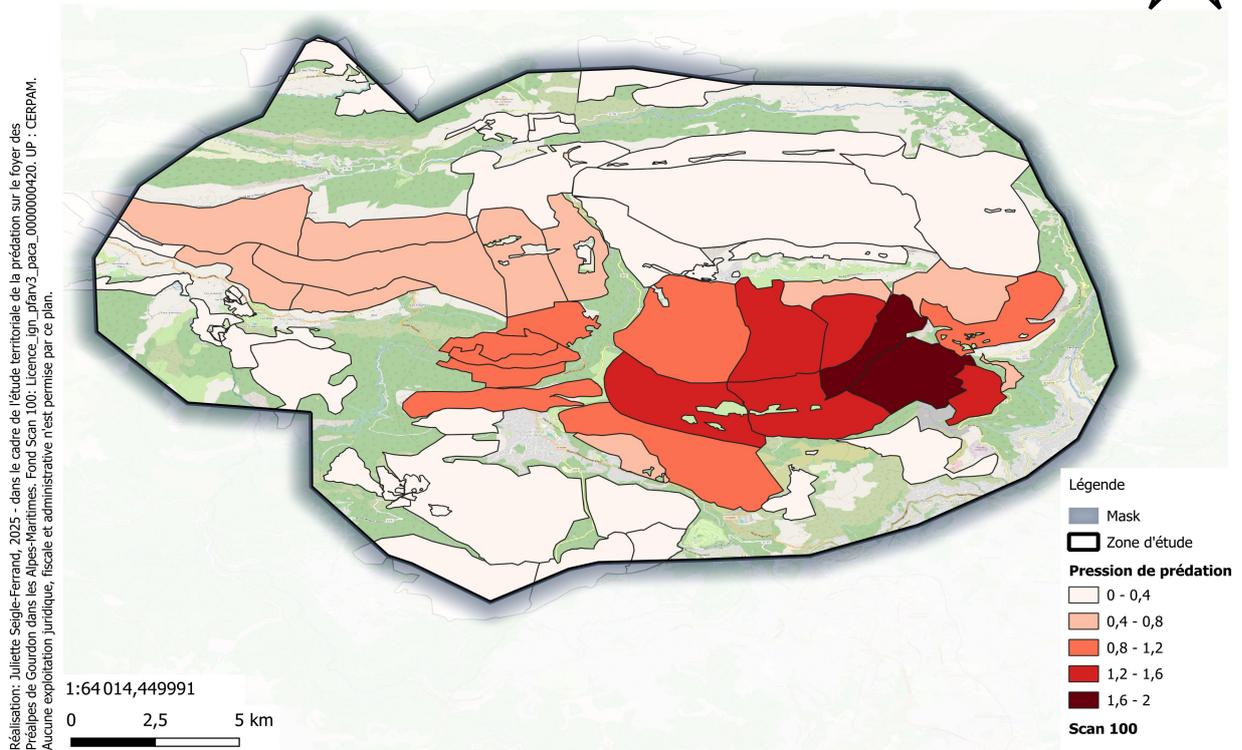


Figure 26 : Quantification de la pression de prédation appelée indirecte par estimation par noyau, grâce aux rapports de la BMI et des louvetiers sur la zone d'étude et entre 2019 et 2024. Plus la couleur est vive, plus pression de prédation est forte. Attention, cette mesure de pression indirecte présente plusieurs biais expliqués dans le §4.2.

#### 4.3 Pression de prédation « totale »

L'association des deux pressions de prédation décrites précédemment permet donc de quantifier une prédation globale par unité pastorale (Figure 27). Plus les unités pastorales sont de couleur foncée, plus la pression de prédation est forte. Néanmoins, les unités pastorales fortement fermées, ou ne faisant pas appeler aux louvetiers, peuvent être peu représentées dans cette pression de prédation, même si la pression réelle est forte. L'interprétation des unités pastorales à forte pression de prédation est donc possible, celle à faible pression peuvent quant à elle correspondre à un manque de données, et non pas à une faible pression de prédation.



**Figure 27 : Quantification de la pression de prédation dans la zone d'étude, en associant la prédation de pression directe (liée aux attaques réussies constatées) et la prédation de pression indirecte (les sorties de la BMI et des louvetiers). Attention, les unités pastorales fortement fermées où la recherche de cadavre est impossible, ou celles où l'éleveur ne fait pas systématiquement de constat ou ne demande pas de TDS/TDR seront peu représentées dans cette pression de prédation indirecte, même si la pression réelle est forte.**

## 5. Analyse du comportement déprédateur des loups face aux mesures de protection et de défense des troupeaux

### 5.1 Séquences vidéos

Cette première capture de vidéo montre un loup subadulte en approche de troupeau sur le plateau de Calern. Cette vidéo montre probablement le loup en tentative d'attaque, puisque le troupeau est à proximité, du fait des sonnailles très proches (Figure 28).



Figure 28 : Capture issue d'une vidéo de loup, approchant en fin de journée un troupeau de brebis (vidéo complète à ce lien <https://www.youtube.com/watch?v=FoEVxUoPnPQ>).

Cette deuxième vidéo montre un loup qui a charogné à proximité du parc de nuit, avec un chien qui l'évacue très rapidement (Figure 29). Il s'agit ici d'un charognage du fait de l'os dans la bouche, dans un premier temps, et du fait d'une absence de victime chez l'éleveur concerné cette nuit-là.



Figure 29 : Séquence issue d'une vidéo, montrant une interaction entre un chien de protection et un loup (séquence complète à ce lien <https://www.youtube.com/watch?v=leG4ofBzwow>).

## 5.2 Etude de cas

Nous allons détailler ici le parcours d'un loup facilement reconnaissable par son aspect physique. Il s'agit ici d'un mâle subadulte qui est intégré dans la meute du sud, puisqu'il participe aux actions de chasse avec le couple reproducteur (Figure 30). Il a été pris en vidéo 14 fois à la fois seul et accompagné sur la zone d'étude entre avril et mai. Il se déplace autant la journée que la nuit (9 contacts le jour : 9 h 06 ; 9 h 29 ; 17 h 39 ; 14 h 10 ; 17 h 44).



Figure 30 : Capture issue d'une vidéo montrant le loup subadulte (le plus à gauche) avec le couple reproducteur de la meute.

La première fois capture vidéo de cet individu est le 2 avril, lors d'une approche troupeau à l'Embarnier, vers un parc d'agnelles (Figure 31).



Figure 31 : Capture issue d'une vidéo montrant l'approche nocturne par un loup subadulte d'un troupeau placé dans un parc anti-intrusion.

Une autre action de chasse de cet individu est enregistrée le 19 mai, après une attaque sur un agneau en fin d'après-midi (Figure 32). On le voit ici transporté sa proie loin du troupeau, illustrant le problème des éleveurs à retrouver les carcasses lors des attaques sur la zone d'étude, rendant impossible les constatations d'attaques.



Figure 32 : Séquence obtenue grâce à deux vidéos d'un piège vidéo, montrant une prédation diurne de ce loup subadulte sur un agneau, 45mn après le passage d'un troupeau (vidéo complète à ce lien [https://youtu.be/vA3rzTBnv\\_4](https://youtu.be/vA3rzTBnv_4))

Le 20 mai, il est détecté de nouveau sur une action de chasse sur le Haut Montet, à l'approche d'un troupeau situé à l'Embarnier, pour une tentative d'attaque en plein jour (Figure 32). Ces vidéos

montrent bien le mode opératoire de certains loups de ce territoire, avec des attaques en plein jour, qui explique cette pression de prédation invisible, puisque les éleveurs ne retrouvent pas les carcasses. Les attaques issues de cette pression sont majoritairement non-détectées par les chiens de protection de troupeau ou par les éleveur/berger, et peuvent corroborer l'hypothèse de chasse à l'affût sur ce territoire.

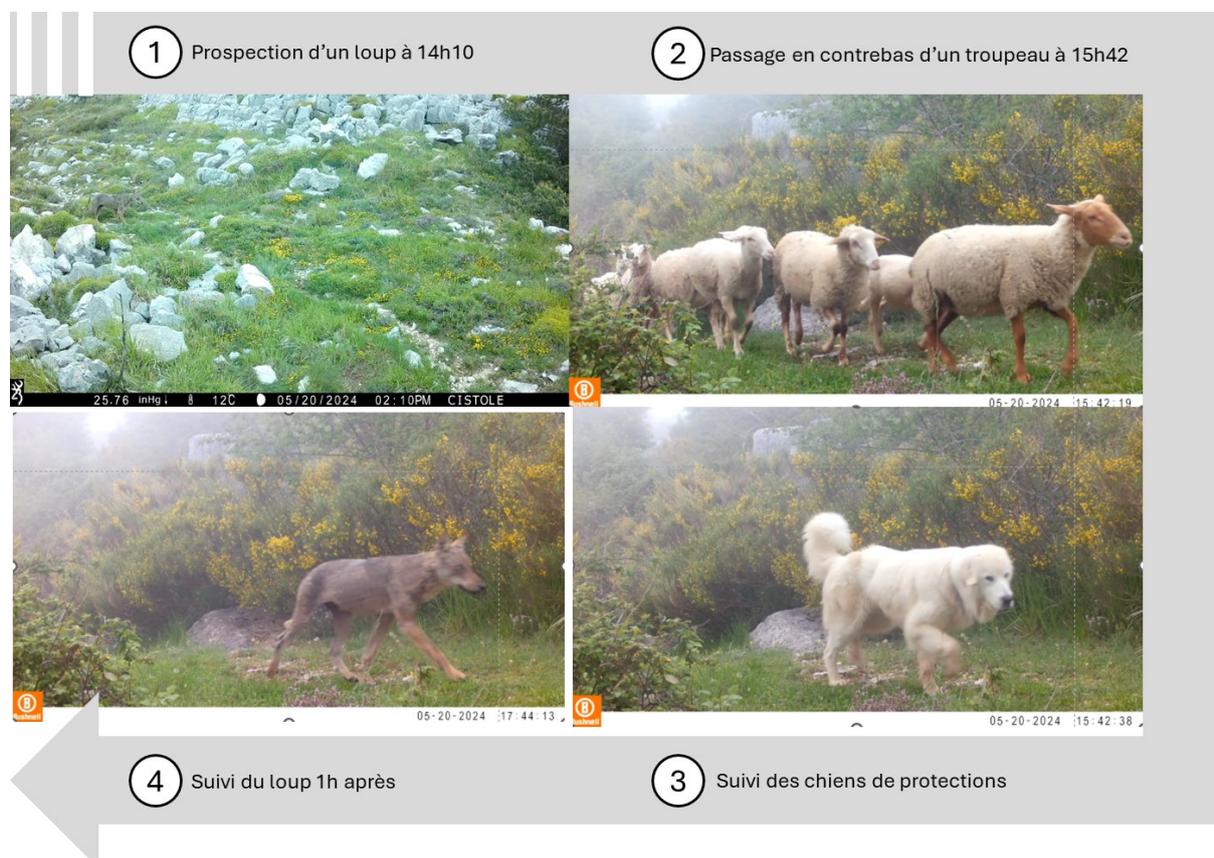


Figure 33 : Séquence obtenue grâce à plusieurs vidéos issues de deux pièges vidéos illustrant le comportement de chasse d'un loup subadulte (séquence complète à ce lien <https://www.youtube.com/watch?v=Sk6aGPTMy-g>).

Le 28 mai, ce même individu est tué par un tir de défense simple sur le plateau de La Malle ( Figure 34).



Figure 34 : Loup subadulte tiré par un tir de défense simple, la nuit du 28 au 29 mai 2024

### 5.3 Analyse du comportement du loup face aux tirs

#### Analyse du lien entre TDS/TDR et probabilité d'attaque

Nous nous attendions en faisant cette analyse à un effet négatif des TDS et TDR sur la probabilité d'attaque, c'est-à-dire obtenir une probabilité d'attaque moins forte dans les jours suivants un TDS ou TDR. Cependant, le modèle statistique indique un effet non significatif ( $p > 0.05$ ) de la présence de tirs, avec ou sans destruction de loup. La probabilité de déprédation ne diminue donc pas lorsqu'un tir a eu lieu les jours précédents.

L'élimination dans ce territoire d'un loup diminue donc localement les phénomènes de prédation, mais n'a pas d'impact à l'échelle du territoire. Il n'était pas possible de tester l'effet des tirs à l'échelle locale du fait du manque de données. Le remplacement de la place occupée dans l'écosystème par le loup problématique est rapide sur ce territoire. Il est important de noter que les tirs de défense ont la vocation d'avoir un impact localement et non pas à l'échelle du territoire, notre résultat n'est donc pas étonnant.

De plus, nous avons identifié une proportion de loup seul dans les zones de chasse très forte, supposant que les loups chassent seuls dans ce territoire. La transmission d'un comportement d'évitement peut donc être difficile. D'autres études ont déjà montré que les effets des tirs peuvent être très variables et qu'il est essentiel de tenir compte des spécificités locales, telles que l'historique de la population de loup, leur organisation, la topographie, la densité des proies sauvages, et les pratiques pastorales (Grente 2021).

## Analyse de comportement la nuit d'une opération de TDS

Grâce aux recoupements de plusieurs pièges vidéos et des informations contenues dans le CR de l'opération de TDS, il a été possible de reconstituer les mouvements de loups la nuit d'une destruction de loup réalisée dans le cadre d'un TDS sur la zone d'étude (Figure 35). Cette nuit se découpe en plusieurs étapes :

- 21h-21h09 deux pièges détectent un loup sur le plateau de la Malle, probablement le même loup qui déambule
- 23h04 : une jeune femelle est tuée à l'Embarnier lors d'un TDS
- 23h57 : détection par le piège de Saint Christophe d'un autre loup qui déambule
- 02h59 : le couple reproducteur de la meute du sud monte en chasse
- 03h10 : détection du couple reproducteur accompagné d'un subadulte sur le chemin de Ca-naux. Ils montent par la suite en forêt de Caussols pour chasser.
- 04h51 : détection à l'Embarnier d'un loup qui descend en direction de la ferme et qui tente une attaque à 04h59, là où la louve a été tuée à 23h04.

Cette séquence illustre bien l'activité et le nombre de loups présents sur le secteur au même moment, corroborant notre impression de forte densité de loups sur le territoire. Ces résultats montrent également une absence d'évitement des zones de prélèvements de loups, puisqu'un loup est observé 5h après un tir qui a tué une jeune femelle, au même endroit. La notion d'apprentissage est donc a priori limitée si d'autres loups ne sont pas présents lors d'un tir.

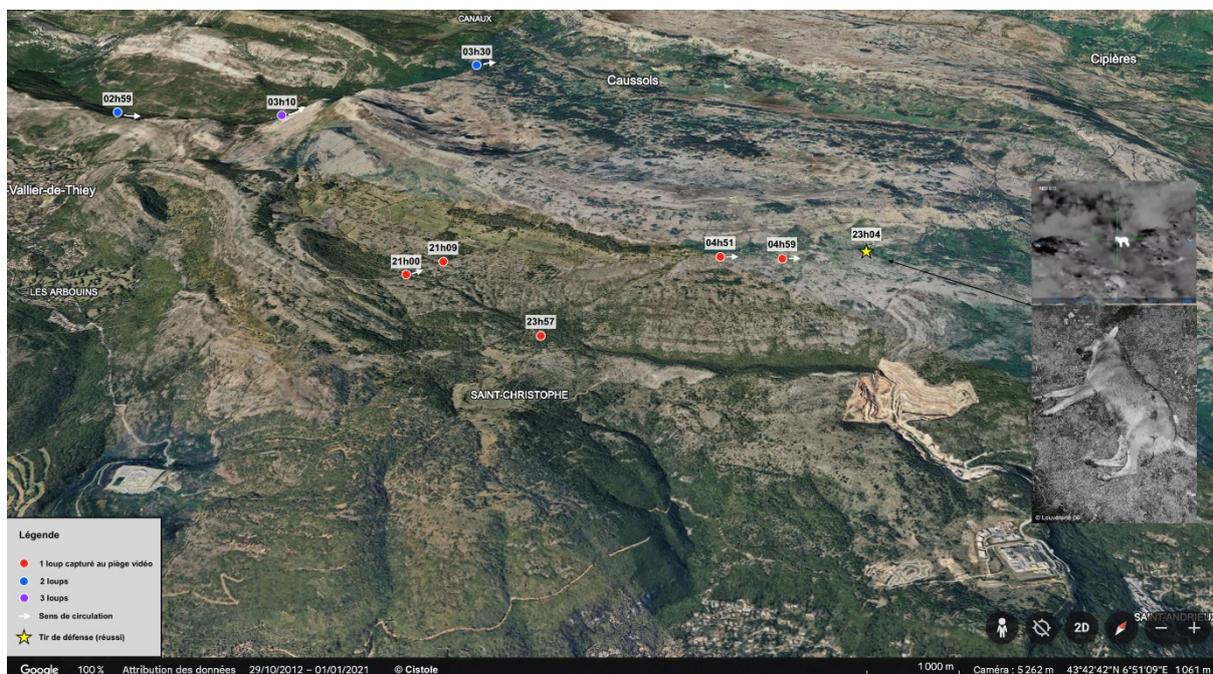


Figure 35 : Illustration d'une nuit de tir de défense simple (TDS), montrant le mouvement de plusieurs loups cette nuit-là sur la zone.

## Conclusion

---

Grâce à ce volet 3, intitulé « Étude du comportement du loup », nous avons pu mettre en évidence plusieurs faits :

- Le territoire présente un fort nombre d'attaques constatées qui, depuis 2012, tend à être majoritairement de jour.
- Le territoire semble avoir une forte densité de loups, avec la présence de deux meutes, qui utiliseraient le site d'étude comme zone de prospection et de chasse, de manière croisée.
- L'organisation sociale et le rythme d'activité des loups ne présentent pas de différences majeures avec les autres populations décrites dans la littérature.
- Le rythme d'activité des loups est majoritairement nocturne, ne corroborant pas le nombre d'attaques diurnes. Des légères différences sont observées entre le rythme de loups seuls et en groupes, ou des loups en zone de reproduction ou en zone de prospection/chasse.
- La proportion de forêt est une variable importante dans l'occupation des loups dans le territoire, d'autant plus dans un contexte de fermeture importante du paysage que l'on observe dans ce site d'étude.
- Ni l'occupation, ni l'abondance des loups n'interfèrent dans la probabilité de déprédation dans la zone d'étude.
- La pression de prédation par unité pastorale a pu être établie, même si seule la forte pression est interprétable, la faible pression pouvant être seulement un manque de données.
- Les tirs de défense simple ou renforcée ne semblent pas avoir d'impact à l'échelle du territoire sur la probabilité de subir une attaque. L'effet de ces tirs semblent être seulement local, et de courte durée.
- Le dispositif de pièges-vidéo a permis d'illustrer des interactions entre loup et troupeaux.

Nous avons formulé deux hypothèses, expliquant le décalage entre rythme d'activité et les périodes des attaques réussies constatées. Dans un premier temps, les zones de passages de nuit ne sont pas les mêmes que ceux empruntés de jour par les loups. Nos pièges-vidéos n'ont permis que de documenter les déplacements effectués de nuit. Dans un deuxième temps, l'activité et le mouvement ne sont pas nécessairement associés avec un comportement de chasse. Le loup peut chasser la journée, après un déplacement effectué de nuit, ce qui s'apparenterait à une chasse à l'affût.

Néanmoins, la limitation de certaines données a limité nos résultats. En effet, ces conclusions s'appuient sur une probabilité d'attaque réussie et constatées, et pourraient être modulées grâce à l'étude d'attaques réussies non-constatées, ou échouées, données absentes dans ce contexte (nécessité de collier GPS avec accéléromètre sur les loups pour avoir accès à cette information), ou à la caractérisation d'une pression de prédation dans une acception plus globale incluant déprédation, attaques échouées, phénomène de harcèlement et d'observation du troupeau de manière plus complète.

Le fait d'avoir des colliers GPS avec accéléromètres pourraient aussi permettre une estimation plus précise du nombre d'attaques (réussies ou non) de jour ET située dans le creux du rythme d'activité du loup. Comme vu dans ce rapport, les loups sont actifs 19h jusqu'à 6h30 du matin. Il est donc important

d'être sûr de faire la distinction entre les attaques ayant lieu hors de la période d'activité diurne du loup et celle qui ont lieu pendant.

De plus, nos données concernant les ongulés sauvages présentent également des limitations, puisqu'elles proviennent d'un dispositif mis en place pour suivre des grands prédateurs, leurs écologies étant différentes. Un dispositif spécialement mis en place pour les ongulés aurait été souhaitable, mais cela aurait nécessité beaucoup plus/trop de moyens.

Néanmoins, d'autres variables, liées aux techniques de pastoralisme par exemple, participent également à l'explication de la pression de prédation dans cette zone. Le volet 2 permettra d'étudier ces variables-là.

## Bibliographie

---

- Bates, D. (2005). Fitting linear mixed-effects models in R. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2011). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Bautista, C., Revilla, E., Naves, J., Albrecht, J., Fernández, N., Olszańska, A., Adamec, M., Berezowska-Cnota, T., Ciucci, P., Groff, C., Härkönen, S., Huber, D., Jerina, K., Jonozovič, M., Karamanlidis, A. A., Palazón, S., Quenette, P. Y., Rigg, R., Seijas, J., ... Selva, N. (2019). Large carnivore damage in Europe: Analysis of compensation and prevention programs. *Biological Conservation*, 235(October 2018), 308–316. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.019>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135.
- Bradley, E. H., Robinson, H. S., Bangs, E. E., Kunkel, K., Jimenez, M. D., Gude, J. A., & Smith, D. W. (2015). Effects of Wolf Removal on Livestock Depredation Recurrence and Wolf Recovery in Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 79(8), 1337–1346. <https://doi.org/10.1002/jwmg.951>
- Breck, S. W., & Meier, T. J. (2004). Managing wolf depredation in the United States: past, present, and future. *Sheep & Goat Research Journal*, 19, 41-46.
- Breitenmoser, U. (1998). Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitor. *Biological Conservation*, 83(3), 279–289.
- Bulletin Loup du Réseau. (2012). Analyse du comportement et de l'activité des loups en France.
- Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzilik, R., Dewey, S. R., Stephenson, J. A., Stahler, D. R., Gable, T. D., Bump, J. K., Homkes, A. T., Windels, S. K., & Smith, D. W. (2023). Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21(8), 356–362. <https://doi.org/10.1002/fee.2597>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., ... & Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *science*, 346(6216), 1517-1519.
- Ciucci, P., & Boitani, L. (1998). *Wolf and dog depredation on livestock in central Italy*. *Wildlife Society Bulletin*, 26(3), 504-514.
- Coisne, J. (2006). *Le retour du loup en France: enjeux et protection des troupeaux*. Éditions Quæ.
- Dahlgren, J., & Mech, L. D. (2009). Comparing group and solitary hunting success in wolves. *Journal of Wildlife Management*, 73(8), 1173-1180.
- Dahier, T., & Lequette, B. (1997). Les prédations sur les troupeaux domestiques : aspects techniques et juridiques. *ONCFS*.
- Espuno, N., Lequette, B., Poulle, M. L., Migot, P., & Lebreton, J. D. (2004). Heterogeneous response to preventive sheep husbandry during wolf recolonization of the French Alps. *Wildlife Society Bulletin*, 32(4), 1195-1208.

- Gable, T. D., Homkes, A. T., Windels, S. K., & Bump, J. K. (2023). Evidence that wolves use cooperative ambush strategies to hunt beavers. *Ethology Ecology & Evolution*, 36(2), 220–231. <https://doi.org/10.1080/03949370.2023.2248608>
- Gazzola, A., Capitani, C., Mattioli, L., & Apollonio, M. (2005). Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates in central Italy. *Journal of Zoology*, 266(2), 205-213.
- Grente, O. (2021). Understanding the depredation process in grey wolf (*Canis lupus*) and its interactions with lethal measures: focus on the French Alpine Arc (Thèse de doctorat, Université de Montpellier). HAL. <https://theses.hal.science/tel-03558247>
- Hatfield, J. L., Boote, K. J., Kimball, B. A., Ziska, L. H., Izaurrealde, R. C., Ort, D., ... & Wolfe, D. (2006). Predictions of climate change impacts on agriculture: The potential consequences for livestock. *Climatic Change*, 90(1), 79-102.
- Hemery, D. (2008). *Les grands prédateurs en France : statut, répartition et conservation*. Éditions Delachaux et Niestlé.
- Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., Randi, E., Serafini, M., Torretta, E., & Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock?: Factors influencing wolf diet in northern Italy. *Biological Conservation*, 195, 156–168. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.003>
- Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., & Randi, E. (2016). *Quantifying wolf distribution and abundance in the Alps using non-invasive genetic sampling and spatial capture-recapture models*. *Animal Conservation*, 19(3), 248–261. <https://doi.org/10.1111/acv.12236>
- Janeiro-Otero, A., Newsome, T. M., Van Eeden, L. M., Ripple, W. J., & Dormann, C. F. (2020). Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation*, 243(January), 108433. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108433>
- Joly, P. (2006). La conservation des grands carnivores en Europe : enjeux et perspectives. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, 61, 245-262.
- Kudrenko, S., Fenchuk, V., Vollering, J., Zedrosser, A., Selva, N., Ostapowicz, K., ... & Heurich, M. (2023). Walking on the dark side: Anthropogenic factors limit suitable habitat for gray wolf (*Canis lupus*) in a large natural area covering Belarus and Ukraine. *Global Ecology and Conservation*, 46, e02586.
- Lancelot, R., & Lesnoff, M. (2005). Using AIC for model selection in statistical ecology. *Ecology Letters*, 8(2), 143-148.
- Lindstrom, M. J., & Bates, D. M. (1990). Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. *Biometrics*, 46(3), 673-687.
- Liu, Y., Sun, J. W., Zhang, H., & Li, C. (2020). Activity rhythms of lactating female wolves: adaptations to reproductive needs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(5), 63.
- Louvrier, J., Papaix, J., Duchamp, C., & Gimenez, O. (2020). A mechanistic–statistical species distribution model to explain and forecast wolf (*Canis lupus*) colonization in South-Eastern France. *Spatial Statistics*, 36, 100428.
- Martin, J. et al. (2020). Conflicts autour du retour du loup en France: enjeux et perspectives. *Revue d'Écologie*, 75(2), 45-57.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., & Ene, E. (2015). *FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps*. University of Massachusetts.

- Mech, L. D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, 77(8), 1196-1203.
- Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press.
- Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). Wolf social ecology.
- Mech, L. D., Smith, D. W., & MacNulty, D. R. (2000). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press.
- Merrill, S. B., & Mech, L. D. (2003). The use of GPS telemetry to study wolf activity patterns. *Wildlife Society Bulletin*, 31(3), 947-955.
- 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.
- Metz, M. C., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Stahler, D. R., & Peterson, R. O. (2011). Seasonal patterns of predation for gray wolves in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 1236-1245.
- Milanesi, P., Breiner, F. T., Puopolo, F., & Holderegger, R. (2017). European human-dominated landscapes provide novel opportunities to dispersing wolves. *Biological Conservation*, 213, 116-124.
- Mills, L. S., Zimova, M., Oyler, J., Running, S., Abatzoglou, J. T., & Lukacs, P. M. (2008). Winter habitat use and seasonal dispersal in wolves: implications for climate change. *Global Change Biology*, 14(8), 1536-1543.
- Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire & Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (MEEDDAT-MAP) (2008). *Plan national de gestion du loup 2008-2012*.
- Moriceau, J. M. (2014). *Histoire du méchant loup: 3 000 attaques sur l'homme en France*. Fayard.
- Mayer, M., Olsen, K., Schulz, B., Matzen, J., Nowak, C., Francis Thomsen, P., Møller Hansen, M., Vedel-Smith, C., Lesley Silcock, J., & Sunde, P. (2022). Occurrence and livestock depredation patterns by wolves in highly cultivated landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 888460. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.783027>
- Pettersson, Hanna L.; Quinn, Claire H.; Holmes, George<sup>a</sup>; Sait, Steven M. "They Belong Here": Understanding the Conditions of Human-wolf Coexistence in North-Western Spain. *Conservation and Society* 20(2):p 113-123, Apr–Jun 2022. | DOI: 10.4103/cs.cs\_13\_21
- Planillo, A., Wenzler-Meya, M., Reinhardt, I., Kluth, G., Michler, F. U., Stier, N., ... & Kramer-Schadt, S. (2024). Understanding habitat selection of range-expanding populations of large carnivores: 20 years of grey wolves (*Canis lupus*) recolonizing Germany. *Diversity and Distributions*, 30(1), 71-86.
- Plan loup 2024-2029. (2024). *Stratégie nationale de gestion du loup et des activités d'élevage*. Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires.
- Richet, J., Duchamp, C., Gimenez, O., & Marboutin, E. (2013). Capture-recapture analyses for monitoring low-density species: the case of the European wolf. *Biological Conservation*, 166, 74-81.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... & Schmitz, O. J. (2014). *Status and ecological effects of the world's largest carnivores*. *Science*, 343(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>

- Salerno, J., Warrier, R., Breck, S.W., Carter, N.H., Berger, J., Barrett, B.J., Lukumay, J.R., Kaduma, J.F., Grau, A., Dickman, A.J. and Crooks, K.R. (2025), Beneficial Spillover Effects of Antipredation Interventions Support Human–Carnivore Coexistence. *Conservation Letters.*, 18: e13085. <https://doi.org/10.1111/conl.13085>
- Salvatori, V., Linnell, J. D., & Boitani, L. (2023). Mitigating wolf-livestock conflicts in Europe: Adaptive management and coexistence strategies. *Conservation Science and Practice*, 5(3), e126.
- Sells, S. N., Mitchell, M. S., Nowak, J. J., Ausband, D. E., Lukacs, P. M., & Garrott, R. A. (2022). *Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size*. *Journal of Wildlife Management*, 86(3), e22178. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22178>
- Stahl, P., Vandel, J. M., Herrenschmidt, V., & Migot, P. (2001). The effect of removing lynx in reducing attacks on sheep in the French Jura Mountains. *Biological Conservation*, 101(1), 15-22.
- Treves, A., & Karanth, K. U. (2003). Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology*, 17(6), 1491-1499.
- Treves, A., Jurewicz, R. L., Naughton-Treves, L., & Wilcove, D. S. (2011). *The price of tolerance: wolf damage payments after recovery*. *Biodiversity and Conservation*, 20(7), 1543–1554.