

UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Biologie des Populations et Ecologie

Formation Doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie

Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie - Environnement

IMPACT DU LOUP (*CANIS LUPUS*) SUR LES ONGULES SAUVAGES ET

DOMESTIQUES DANS LE MASSIF DU MERCANTOUR

présentée et soutenue publiquement

par

Nathalie ESPUNO

Le 15 septembre 2004

JURY

M. Pierre Migot,	Rapporteur
M. Jean-Michel Gaillard,	Rapporteur
M. Luigi Boitani,	Examineur
M. Paul Lapeyronie,	Examineur
M. Jean-Dominique Lebreton,	Directeur de Thèse
M. Doyle McKey,	Examineur

REMERCIEMENTS

J'ai bénéficié tout au long de ce travail d'une bourse de thèse de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, et une partie de l'étude (Annexe 4 notamment) a été financée dans le cadre du programme LIFE Loup.

Cette thèse n'aurait jamais vu le jour sans Marie-Lazarine Poulle, Pierre Migot, Benoît Lequette et Jean-Dominique Lebreton, qui m'ont donné, chacun à leur façon, l'opportunité de m'engager dans cette voie. Je les en remercie chaleureusement.

Merci aussi Jean-Do, Pierre, Benoît, Marie-Lazarine, et Philippe Stahl pour l'encadrement et le soutien - scientifique, financier, logistique et moral - que vous m'avez fourni tout au long de mon DEA puis de ma thèse. Merci à Jean-Michel Gaillard, Pierre Taberlet, Christophe Duchamp, Eric Marboutin, Paul Lapeyronie, Luigi Boitani pour leur collaboration, leurs conseils, et les échanges de données, et merci à Doyle McKey pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Merci aux gardes du Parc National du Mercantour et à Gégé pour les connaissances qu'ils m'ont transmises, les nombreuses discussions sur le sujet, les coups de main sur le terrain... et les ballades, dans une ambiance toujours si amicale.

Un grand merci à tous les membres de l'équipe Biométrie, encore présents ou déjà ailleurs, pour l'excellent environnement de travail, les discussions scientifiques, et tout le reste... Merci Rémi, Mark, Olivier G., Olivier D., Laurene, Sophie, ainsi que Gwenaël, Marie-Hélène et Didier, pour vos relectures et commentaires. Merci aussi l'équipe pour le coup de main pour imprimer et déposer la thèse à distance...

Enfin, merci la Famille et merci Didier pour votre patience et votre soutien tout au long de ces années de thèse !

SOMMAIRE

MEMOIRE DE SYNTHESE

I – Introduction	p. 6
II – Cycle annuel et besoins énergétiques du loup	p. 16
A. Une demande énergétique fortement saisonnière	p. 17
B. Des ongulés sauvages particulièrement vulnérables en hiver	p. 19
C. Une ressource saisonnière : les ongulés domestiques	p. 21
III – Les proies face au risque de prédation	p. 26
A. Un cheptel domestique de moins en moins vulnérable	p. 26
B. Des ongulés sauvages de plus en plus vigilants	p. 30
C. Conséquences potentielles d’une diminution de vulnérabilité des proies	p. 33
IV – Impact de la prédation sur les populations de mouflons et de chamois	p. 36
A. Mouflon	p. 37
B. Chamois	p. 42
V – Discussion – Conclusion	p. 47
A. Validité de l’approche utilisée et futures priorités	p. 47
B. Un scénario concernant les interactions loup-proies en 1993-2001	p. 49
C. Implications	p. 51
D. Conclusion	p. 53
VI – Références citées	p. 55

ANNEXES

1 - Estimating prey killing rates by wolves with an energy-consumption model	p. 66
2 - Assessing the impact of recolonizing wolves on ungulate populations in Mercantour	p.106
3 - Vigilance patterns of two ungulate species in response to different intensities of wolf predation	p.134
4 - Heterogeneous response to preventive sheep husbandry during wolf recolonization of the French Alps	p.170
5 - Estimation du régime alimentaire du loup dans le Mercantour	p.205

Mémoire de Synthèse

I. INTRODUCTION

L'histoire de la biodiversité est constituée de radiations et de stabilisations, ponctuées par des périodes d'extinctions massives (Signor 1990) qui révèlent que les systèmes vivants terrestres et marins peuvent être vulnérables à certains stress environnementaux (Jablonski 1991). Malgré ces périodes d'extinctions, la biodiversité a globalement augmenté depuis l'apparition des premiers organismes jusqu'à l'homme (Signor 1990). Cependant, notre époque est un temps de régression de la diversité, coïncidant avec des changements climatiques et avec l'apparition d'activités humaines à grande échelle (Gaston and Spicer 1998). Nos ancêtres ont probablement été directement ou indirectement responsables de l'extinction de nombreuses espèces à la fin du Pléistocène (Owen-Smith 1987), puis le taux d'extinction a augmenté rapidement depuis le XVIIe siècle de notre ère, particulièrement au XIXe siècle sous l'effet de l'expansion coloniale Européenne (Smith et al. 1993). Les principales causes admises pour le recul contemporain de la biodiversité sont les changements d'habitats (Diamond 1989, Lawton and May 1995), les changements climatiques (Sala et al. 2000), ainsi que les invasions d'espèces et les surexploitations (Diamond 1989).

L'extinction de populations et le déclin local de l'abondance d'une espèce représentent des formes potentiellement insidieuses d'érosion de la biodiversité (Erlich et Daily 1993), car les pertes de populations tendent à réduire la diversité taxonomique, génétique et fonctionnelle des sites, et sont ainsi susceptibles d'affecter le fonctionnement des écosystèmes (Gaston et Spicer 1998). Les espèces de grande taille qui se situent à des niveaux trophiques élevés et qui existent donc à faible densité, comme les grands carnivores, sont particulièrement vulnérables (Purvis et al. 2001, Woodroffe et al. 2001). Au cours des derniers siècles, de nombreuses espèces de grands carnivores ont subi des déclinés dramatiques, probablement causés directement ou indirectement par l'homme. De nombreuses espèces autrefois très répandues comme le loup (*Canis lupus*), le lion (*Panthera leo*), le tigre (*Panthera tigris*) ou l'ours brun (*Ursus arctos*) ont ainsi vu leur aire de distribution se contracter de façon importante (Woodroffe 2001). Certaines, comme le loup des Iles Falkland (*Dusicyon australis*), se sont même éteintes (Woodroffe 2001).

La plupart des espèces de grands carnivores entrent en conflit avec l'homme en raison de la prédation qu'ils occasionnent sur le cheptel domestique ou sur les populations d'espèces

gibiers (Woodroffe 2001, Ginsberg and Mac Donald 1990, Nowell and Jackson 1996, Gittleman et al. 2001). En France, le loup était au Moyen-Age un concurrent direct de l'homme pour la chasse aux ongulés sauvages, et une sérieuse menace pour le cheptel domestique, car il pouvait occasionner des dommages considérables relativement à la taille modeste des troupeaux (Bernard 2000). En périodes de crises rabiques, le prédateur représentait aussi un danger pour l'homme, en étant le premier vecteur d'une maladie contre laquelle il n'existait à l'époque aucun moyen de lutter (Muyard 1998). Perçu à la fois comme un compétiteur et comme un danger, utilisé comme représentation terrestre du Diable par l'Eglise romaine (Lopez 1978), cet animal *"désagréable en tout, la mine basse, l'aspect sauvage, la voix effrayante, l'odeur insupportable, le naturel pervers, les mœurs féroces, [...] odieux, nuisible de son vivant, inutile après sa mort"* (Buffon 1753, *Histoire naturelle*) a été intensément pourchassé. La création par Charlemagne en 813 du corps des *lupari*, ancêtres des lieutenants de l'ouvroier, l'utilisation par les paysans d'un arsenal de pièges, les primes à la destruction du loup distribuées par les Etats successifs, et les battues ou campagnes d'empoisonnement organisées dans les cas graves (Encart 1), ont mené à une forte diminution du nombre de loups à partir du milieu du XIX^e siècle (Bernard 2000). La loi du 3 août 1882 (Encart 2) fut finalement responsable de la disparition de l'espèce en France, en quintuplant les primes de destruction et en facilitant leur versement (Bernard 2000). Ces primes représentaient alors une forte incitation à la persécution du loup, puisque la récompense pour la prise d'une louve pleine, 150 livres, représentait pour un paysan l'équivalent de plusieurs semaines de travail (Muyard 1998). A la même époque, le développement démographique humain conduisait à une emprise croissante sur les territoires des grands prédateurs, et les populations de grands herbivores étaient décimées sous l'effet de chasses de plus en plus efficaces et organisées (Maillard et al. 1999), augmentant l'utilisation des proies domestiques par le canidé. Bien que le loup soit une espèce relativement résiliente car il possède une structure sociale flexible (Woodroffe 2001) et est capable d'exploiter différents types de ressources alimentaires (e.g. Boitani 1992), sa disparition de France était dès lors inévitable (Figure 1). Encore rencontré à la fin du XIX^e siècle, le loup a rapidement disparu de France au début du XX^e siècle (Encart 3).

Encart 1 – Arrêté préfectoral du 3 février 1857 relatif à l’empoisonnement de loups dans le département du Var. Reproduit d’après Muyard 1998 (source : Archives Municipales de Grasse).

Préfecture du Département du Var

Arrête

Nous, PREFET du VAR, Officier de la Légion-d’Honneur, Commandeur de l’Ordre-de-Saint-Grégoire-le-Grand,

Vu l’instruction Ministérielle du 18 juillet 1818 ;

Vu le rapport de M. L’Inspecteur des forêts ;

Considérant que la présence de bandes nombreuses de loups nous a été signalée sur plusieurs points du département ; qu’il importe de prendre des mesures pour la destruction de ces animaux.

ARRETONS :

Art. 1^{er} – Il sera procédé, dans un bref délai, à la destruction des loups par l’empoisonnement. En conséquence, MM. Les maires des communes où la présence des loups sera signalée, nous en ferons part et seront autorisés par nous à prendre les mesures nécessaires à leur destruction.

Art. 2 – Une fois l’autorisation reçue, MM. Les maires seront tenus d’en informer leurs collègues des communes limitrophes qui, comme eux, devront avertir les habitants du dépôt des appâts empoisonnés et les inviter à veiller soigneusement sur leurs animaux domestiques. Cet avertissement sera donné dans chaque commune par publication à son de trompe ou de caisse et par affiches apposées tant à la principale porte de l’église qu’à celle de la mairie ; les mêmes publications auront lieu pour annoncer l’enlèvement des appâts empoisonnés.

Art. 3 – L’empoisonnement devra être effectué par le sulfate de strychnine. Il sera confié aux gardes forestiers et champêtres, sous la direction des agents forestiers faisant fonctions de lieutenants de louveterie.

MM. Les maires des communes autorisées par nous à employer les moyens de destruction dont s’agit, formeront un dépôt de poison et de graisse préparés. Sur l’exhibition d’un bon signé par l’agent forestier, les gardes recevront des maires les quantités de poison et de graisse nécessaires aux besoins locaux, et ces mêmes gardes prépareront les appâts, soit en présence, soit en l’absence du chef de cantonnement, suivant les instructions qu’ils auront reçues.

[...]

Art. 5 – Les frais pour la préparation du poison et de la graisse seront imputés sur les fonds du département.

Art. 6 - MM. Les sous-préfets, Maires et M. l’Inspecteur des forêts sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l’exécution du présent arrêté qui sera inséré au Recueil des Actes Administratifs, et affiché dans toutes les communes du département.

Draguignan, le 3 février 1857.

G. MERCIER-LACOMBE

Encart 2 – Texte de la loi du 3 août 1882 relative à la destruction des loups. Reproduit d'après Muyard 1998 (source : Archives Municipales de Grasse).

Loi relative à la destruction des loups

Le Sénat et la Chambre des députés ont adopté,

Le Président de la République promulgue la loi dont la teneur suit :

Art. 1^{er} – Les primes pour la destruction des loups sont fixées de la manière suivante :

Cent francs (100 fr.) par tête de loup ou de louve non pleine ;

Cent cinquante francs (150 fr.) par tête de louve pleine ;

Quarante francs (40 fr.) par tête de louveteau ;

Est considéré comme louveteau l'animal dont le poids est inférieur à huit kilogrammes (8 kilogr.) ;

Lorsqu'il sera prouvé qu'un loup s'est jeté sur des êtres humains, celui qui le tuera aura droit à une prime de deux cent francs (200 fr.).

Art. 2 – Le paiement des primes pour la destruction des loups est à la charge de l'Etat.

Un crédit spécial est ouvert, à cet effet, au budget du ministère de l'agriculture.

Art. 3 – L'abattage sera constaté par le maire de la commune sur le territoire de laquelle le loup aura été abattu.

Art. 4 – La prime sera payée au plus tard le quinzième jour qui suivra la constatation de l'abattage.

[...]

Fait à Paris, le 3 août 1882.

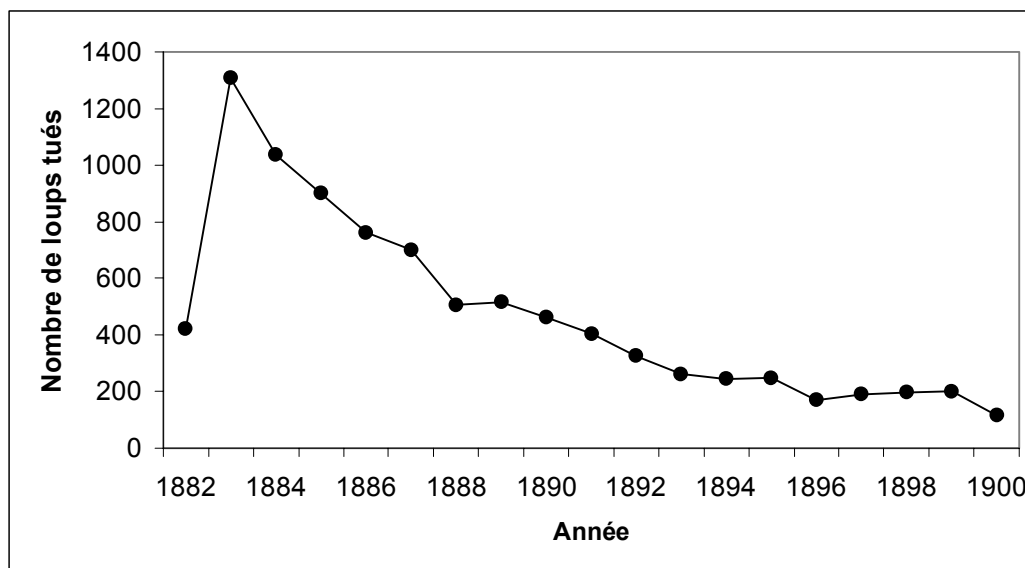
JULES GREVY.

Par le Président de la République :

Le ministre de l'agriculture,

DE MAHY.

Figure 1 – Nombre de loups tués chaque année en France suite à la loi du 3 août 1882, qui a quintuplé les primes à la destruction de l'espèce (reproduit d'après Muyard 1998)



Encart 3 – Extraits d'entretiens de Frédéric Muyard et André Galtier avec les anciens de Saint-Martin Vésubie (Alpes-Maritimes), rapportés par Muyard (1998).

Extrait d'un entretien avec Monsieur Airaut :

« [...] Chaque propriétaire, il avait son petit troupeau, de quinze, de vingt... un peu plus, un peu moins... mais enfin, c'était juste pour la consommation de maison... Comme il y avait des loups, bien entendu, il y avait toujours des attaques et tout ça ; alors ils avaient fait un puits. Maintenant c'est une ruine, bien sûr, mais c'est encore marqué, un puits, ça fait facilement en haut une bonne vingtaine de mètres... et les arrière-parents, qui ont raconté à mes parents, disaient que ça faisait une bonne dizaine de mètres de profondeur. Et ensuite, il était recouvert par un plancher et à l'axe de ce plancher il y avait une porte à bascule. Alors là, ils y mettaient toujours un déchet de viande, sur l'autre bout et, bien entendu, quand le loup arrivait là-bas pour prendre l'appât, hop !, il tombait dedans et la porte remontait et le loup ne pouvait plus sortir. Il restait là. [...] C'était une trappe parce qu'à l'époque ils n'avaient pas d'armes et il fallait bien qu'ils le détruisent. Alors ils avaient trouvé vraiment le coin valable pour pouvoir l'avoir. Si non, chaque propriétaire était obligé de réunir les moutons, tous ensemble, dans un genre d'enclos, et le soir il allumait un feu ».

Extrait d'un entretien avec Monsieur Plent :

« [...] Après, une autre fois, mon père il les entendait avec deux de ses amis, vers le Boréon. Mais là ils en ont vu quatre ou cinq, en face de Peirastreicha, où il y a les rochers, où il y a la Rappa de Trecolpas, là-haut qu'on appelle Lascura, alors il y en avait quatre ou cinq qui criaient là-haut, de ces loups. C'est la seule fois. Et après, on n'en a plus entendu. [...] C'était après la guerre de 14. Il paraît que c'étaient des loups qui avaient suivi les armées des Alpes, venant d'Italie. [...] C'était peut-être pendant la guerre de 14. Chez moi, tous les chasseurs venaient faire la veillée. Moi, j'étais avec le fils de Versson, qui est mort maintenant, on écoutait les vieux, ils racontaient toutes les histoires, ils parlaient des loups, quand il y avait des loups vivants encore. [...] Et celui qui a détruit les loups, c'était un de Venanson. Il s'appelait Guignonis Roana. Alors, il les a détruits avec du poison. Alors mon pauvre père me disait que depuis qu'il descendait de Venanson et venait ici à Saint-Martin, tous les chiens lui couraient derrière car il sentait le loup. [...] C'était vers 1890 ».

La régression du loup a été générale en Europe à cette période, mais s'est manifestée différemment suivant les régions. En Europe du Nord, le prédateur a pu se maintenir jusqu'au début du XXe siècle mais a fini par disparaître alors que sa proie principale, l'élan, était exterminée (Boitani 1995). En Europe centrale et de l'Est, le loup était encore abondant au XIXe siècle en raison des densités humaines plus faibles qu'en Europe de l'Ouest et de l'absence de persécution à grande échelle ; cependant il a largement régressé au début du XXe siècle avec le développement du poison et des armes à feu (Boitani 1995). Dans le sud de l'Europe, la médiocre organisation des campagnes de destruction du loup a permis au canidé de persister jusqu'à aujourd'hui dans les régions montagneuses et dans le Nord de la péninsule Ibérique (Blanco et al. 1990), et dans les régions montagneuses de l'intérieur de l'Italie (Boitani 1995).

La colonisation de l'Amérique du Nord par les Européens s'est accompagnée d'une lutte acharnée contre le loup (Lopez 1978). Aux Etats-Unis, le premier système de primes fut établi en 1630 dans le Massachusetts, et la persécution du prédateur s'intensifia dans la seconde moitié du XIXe siècle du fait de l'utilisation de méthodes de destruction de plus en plus efficaces (strychnine, pièges) (Lopez 1978). Avec la colonisation de l'Ouest des Etats-Unis par l'homme, le loup devint chassé aussi pour sa fourrure (Lopez 1978). La persécution des grands carnivores dans cette région a atteint son intensité maximale vers 1870, alors que les activités d'élevage du bétail s'étendaient vers l'ouest (Lopez 1978). En 1915, la destruction des loups passa sous contrôle du gouvernement fédéral, qui embaucha des chasseurs officiels à plein temps. En dehors de l'Alaska, seule une petite population de loups survécut, dans le Minnesota (Boitani 1995).

Le paysage rural montagnard français a été bouleversé depuis le début du XXe siècle, en raison de l'exode vers les villes et de la disparition des exploitations familiales autarciques. Une tendance générale à l'accroissement des populations d'ongulés sauvages est apparue en Europe depuis les années 1970 (Gill 1990), reflétant notamment la désertification des campagnes et l'augmentation des surfaces forestières, le recul du braconnage, la baisse du nombre de chasseurs, le développement des aires protégées (Maillard et al. 1999), la disparition des grands prédateurs (Saether et al. 1996) et une meilleure gestion cynégétique (Solberg et al. 1999). Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) ont ainsi recolonisé la majeure partie de l'Europe, et la quasi-totalité de la France (Mouron et Boisaubert 1997, Boisaubert et Mouron 1997). En France, le mouflon (*Ovis gmelini*),

introduit en 1949, le bouquetin (*Capra ibex*), réintroduit en 1959, et le cerf (*Cervus elaphus*) s'étendent plus lentement mais sont en augmentation. Le chamois et l'isard (*Rupicapra rupicapra*) colonisent les zones montagneuses jusqu'à des altitudes de plus en plus basses (Maillard et al. 1999). Ainsi, les populations de toutes les espèces d'ongulés présentes en France à l'exception du bouquetin sont maintenant bien établies (Maillard et al. 1999).

De plus, les nouvelles préoccupations environnementales issues des années soixante ont conduit à l'apparition du droit de l'environnement au début des années 1970, et le statut légal des grands prédateurs a récemment changé dans plusieurs parties du monde (Loubert-Davaine 2004). La France a notamment souscrit des engagements internationaux par le biais de la Convention de Berne, adoptée en 1979, et de la Directive Européenne 'Habitats' de 1992, qui ont conduit à l'intégration du loup à la liste des mammifères protégés en France par l'intermédiaire de l'arrêté du 10 octobre 1996, en application de l'article L. 411-1 du Code de l'Environnement.

Dans un contexte légal devenu favorable, on assiste maintenant à des recolonisations naturelles de grands carnivores en Europe de l'Ouest, conséquences naturelles de la déprise agricole, de l'accroissement des surfaces protégées, et de modes de gestion cynégétiques ayant conduit à une forte expansion des populations d'ongulés sauvages. Elles constituent la suite logique et peu surprenante de politiques de restauration de la biodiversité. Ainsi par exemple le lynx, réintroduit en Suisse, a recolonisé naturellement une grande partie du Jura et de l'est du Rhône (Stahl et Vandel 1995). Le loup a recolonisé la chaîne Appennine d'Italie centrale (Boitani 1992), pour atteindre les Alpes du sud françaises au début des années 1990 (Pouille et al. 2000) ; dans le nord de l'Espagne, l'effectif de loups a augmenté de façon importante depuis la fin des années 1970 (Blanco et al. 1992). Aux Etats-Unis, suite à la protection légale du loup en 1974 et à l'amélioration de la perception du prédateur par le grand public, l'espèce commença à recoloniser plusieurs régions (Mech 1995), et des opérations de réintroduction ont même vu le jour ces dernières décennies (e.g. Fritts et al. 1995, Philipps et al. 1995).

En Europe de l'Ouest, les populations de grands prédateurs doivent généralement coexister avec des activités pastorales en raison des faibles surfaces d'habitat disponibles. Bien que de nos jours, le grand public, majoritairement citadin, semble favorable au retour du loup (Mech 1995), la recolonisation de territoires utilisés par l'homme fait ressurgir localement d'anciens

conflits, exacerbés par le véritable folklore du loup élaboré au fil des siècles (Bernard 2000). La protection de l'espèce reste donc souvent très controversée malgré son statut légal.

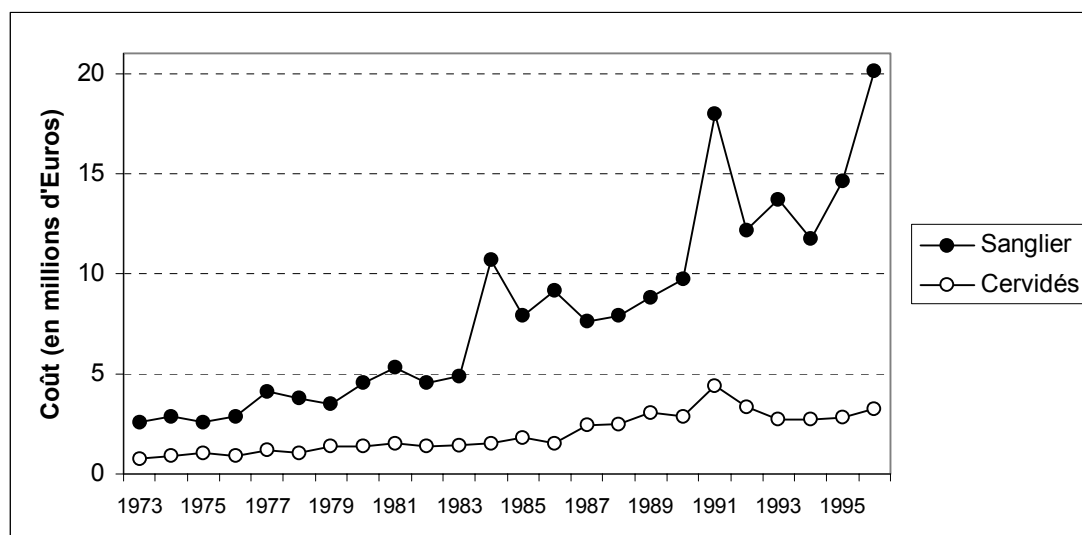
Dans les Alpes du sud françaises, les petits troupeaux familiaux ont disparu après la dernière guerre, remplacés pour des raisons économiques par des troupeaux de moutons de plusieurs milliers de têtes passant une grande partie de l'année en estive. Le retour du loup, au début des années 1990, s'est accompagné de dommages importants sur les troupeaux ovins (Pouille et al. 2000). Ces dégâts ont été à l'origine d'intenses controverses à l'échelle locale puis nationale (Pouille et al. 2000). Malgré la protection légale du canidé, il existe dans le droit codifié français de nombreux archaïsmes qui s'opposent à la protection de l'espèce (Loubert-Davaine 2004). Ces contradictions sont à l'origine d'un flou juridique du statut du prédateur, qui alimente les conflits (Loubert-Davaine 2004).

La recolonisation du massif du Mercantour par le loup a donné naissance à un système prédateur-proies complexe, dans lequel plusieurs espèces d'ongulés sauvages ainsi que des ovins domestiques constituent des proies potentielles. L'augmentation générale des populations d'ongulés sauvages observée ces dernières décennies a des retombées économiques positives sur le tourisme et la chasse (Cugnasse 1995), mais est aussi source de dégâts pour l'agriculture, la sylviculture, les usagers de la route (collisions), et peut être à l'origine de problèmes sanitaires, comme aux Etats-Unis où les cerfs sont considérés comme un réservoir pour la maladie de Lyme (Maillard et al. 1999). En France, l'impact des grands herbivores sauvages sur le milieu forestier et sur les cultures est de plus en plus important (Figure 2).

Principal prédateur des ongulés de l'hémisphère Nord, le loup est susceptible de limiter ou de réguler leurs populations (Mech 1970). La recolonisation naturelle du prédateur dans des régions où il avait été éradiqué rétablit donc un niveau trophique potentiellement important pour le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, l'impact du loup sur les populations d'ongulés sauvages est controversé (Skogland 1991), dépendant non seulement de la proportion de la population tuée, mais aussi de multiples autres facteurs dont la structure d'âge des proies, les phénomènes densité-dépendants, ou le caractère plus ou moins compensatoire de la mortalité due à la prédation. De plus, la perception de l'impact du loup sur les populations de proies peut différer selon les groupes d'intérêt, alimentant les controverses. Bien que peu de données soient à l'heure actuelle disponibles sur la démographie des populations d'ongulés sauvages dans le massif du Mercantour, il a donc

paru utile de fournir des éléments scientifiques d'évaluation de l'impact de la prédation, afin de mettre à disposition des gestionnaires une base non biaisée de discussion.

Figure 2 – Evolution récente du coût des indemnités des dégâts provoqués par les ongulés sauvages sur les cultures en France (modifié d'après Maillard et al. 1999)



Dans ce contexte, ce travail de thèse a eu pour principaux objectifs : 1) de fournir une première évaluation quantitative de l'efficacité des mesures de prévention des dommages aux troupeaux ovins domestiques ; 2) de fournir un premier outil d'évaluation de l'impact du retour du loup sur les populations d'ongulés sauvages dans le Mercantour. Du fait de l'expansion géographique rapide du prédateur, cet outil se devait d'être facilement généralisable à d'autres régions et d'autres espèces proies. Dans le présent travail, nous avons choisi d'étudier les cas du mouflon (*Ovis gmelini*) et du chamois (*Rupicapra rupicapra*), espèces fortement utilisées par le loup lors de la recolonisation du Mercantour (Poulle et al. 1997, 1998), et dont les populations sont parmi les mieux connues du massif. Par ailleurs, leur statut d'espèces gibiers rend l'impact du loup sur ces populations particulièrement controversé.

La première étape de cette thèse, détaillée en **Annexe 1**, visait à estimer le nombre de proies prélevées annuellement par le loup. Compte tenu de la difficulté à obtenir des données empiriques sur la prédation du loup, nous avons estimé indirectement les prélèvements de proies avec un modèle de la demande énergétique de la population de loups. Dans la seconde

étape de ce travail, décrite en **Annexe 2**, nous avons intégré ces estimations des prélèvements de proies avec des modèles de la dynamique des populations d'ongulés, pour estimer l'impact de la prédation sur les populations de mouflons et de chamois. L'ensemble de ces modèles a été paramétré selon des sources bibliographiques lorsque les données empiriques nécessaires n'étaient pas disponibles, et nous avons étudié la façon dont les incertitudes dans les valeurs des paramètres étaient transmises aux résultats des simulations. Nous avons par ailleurs évalué la sensibilité des résultats de la modélisation aux différents paramètres des modèles, afin de déterminer quelles devraient être les priorités de futures collectes de données de terrain si l'objectif est d'affiner l'estimation de l'impact de la prédation.

En étant susceptibles d'agir sur le succès de capture des proies et les choix alimentaires du loup, les défenses et les comportements anti-prédateurs des ongulés peuvent moduler l'impact de la prédation. Dans la troisième partie de ce travail, détaillée en **Annexe 3**, nous avons étudié le comportement de vigilance du chamois et du mouflon dans le Mercantour ainsi que son évolution en présence du loup, et discuté la façon dont les variations observées de vigilance pourraient avoir influencé l'utilisation de ces ongulés par le prédateur. Enfin, dans la quatrième partie de ce travail, détaillée en **Annexe 4**, nous avons évalué l'effet de mesures de protection, les chiens de protection et le parage des troupeaux, sur l'utilisation des ongulés domestiques par le loup dans le Mercantour. L'**Annexe 5** présente la méthodologie utilisée pour estimer le régime alimentaire du prédateur et les principaux résultats.

Ce mémoire est une discussion générale des résultats obtenus dans les différents volets que nous venons de décrire. Suite à la présente introduction, la deuxième partie du mémoire est une discussion de la saisonnalité des besoins énergétiques de la population de loups et de ses conséquences. La troisième partie s'intéresse aux changements de vulnérabilité des proies sauvages et domestiques suite au retour du loup, et discute les implications possibles de ces changements. La quatrième partie concerne l'impact estimé de la prédation sur les populations de chamois et de mouflon du Mercantour. Enfin, la cinquième partie du mémoire est une conclusion générale, dans laquelle un scénario concernant l'évolution des interactions entre loups et proies sauvages durant la recolonisation du Mercantour est proposé. Dans cette partie sont aussi discutées la validité de notre approche, les implications de ce travail, et les futures priorités de recherche si l'objectif est de préciser les résultats de cette étude.

II. CYCLE ANNUEL ET BESOINS ENERGETIQUES DU LOUP

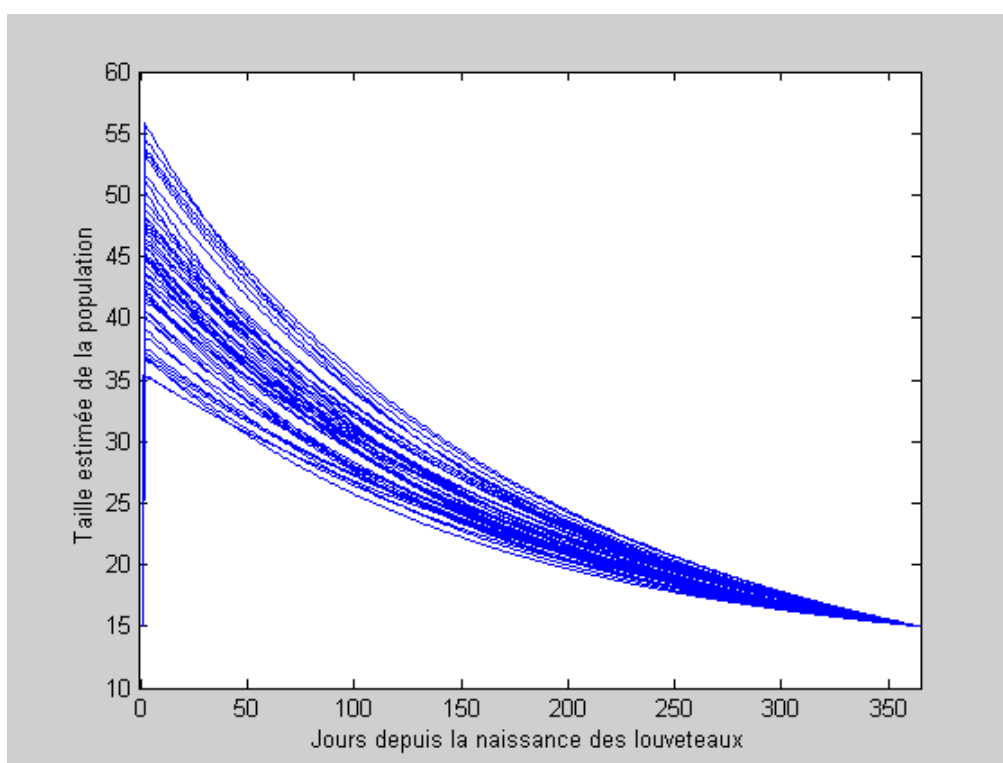
Dans les écosystèmes, la saisonnalité de l'environnement abiotique (température, ensoleillement...) induit une variation de la disponibilité des ressources pour les herbivores. Les variations saisonnières de l'environnement peuvent donc avoir des conséquences sur les interactions entre les ongulés et leurs prédateurs, par l'intermédiaire de modifications de la physiologie et du comportement des proies (Sandvik et al. 2002). Ainsi, dans certaines régions d'Afrique, le cycle annuel saison sèche/saison humide est à l'origine de fortes variations saisonnières de la croissance végétale, qui induit chez certaines espèces d'ongulés un comportement migratoire. De ce fait, les grands prédateurs territoriaux voient l'abondance des ressources locales en nourritures varier fortement au cours de l'année dans cette région (e.g., Schaller 1972). De même, dans le Nord du Canada, le caribou (*Rangifer tarandus*), principale proie du loup, migre saisonnièrement entre des zones nordiques de mise bas, et des régions d'hivernage plus au sud. Peu de ressources alternatives étant disponibles en l'absence du caribou, les loups tendent à suivre les grands troupeaux de proies dans leurs déplacements saisonniers (Calef 1995). Ces exemples illustrent les contraintes que peuvent subir les grands prédateurs vivant en environnements saisonniers, qui leur imposent de modifier leur régime alimentaire ou d'adopter des comportements migratoires lorsque la disponibilité locale des proies principales diminue.

En parallèle à des changements de disponibilité de leurs ressources, les populations de grands prédateurs peuvent voir leurs besoins énergétiques varier de façon saisonnière, en relation avec le cycle de reproduction de l'espèce. Nous avons développé un modèle permettant d'estimer la demande énergétique journalière d'une population stable de loup au cours d'une année, en fonction de l'effectif de la population avant reproduction et de paramètres biologiques et physiologiques de l'espèce (Annexe 1). Le modèle est basé sur la prise en compte de différentes catégories d'individus dans la population, de différentes phases dans le cycle annuel, et de différents types de besoins énergétiques. Ces éléments sont intégrés dans une structure classique de modèle énergétique, couplant une description de la dynamique des effectifs de loups avec un modèle de la demande énergétique individuelle (e.g., Furness 1978, Philips et al. 1999, Stenson et al. 1997). Ce modèle a permis d'étudier les variations de la demande énergétique de la population de loups dans le massif du Mercantour.

A. Une demande énergétique fortement saisonnière

Les prédictions du modèle énergétique suggèrent que le cycle annuel de reproduction du loup s'accompagne d'importantes fluctuations saisonnières de l'effectif de la population et de la demande énergétique individuelle. La taille de la population de loups apparaît maximale juste après les naissances à la fin du printemps, puis décroît progressivement pour atteindre son minimum en fin d'hiver, avant les naissances de l'année suivante (Figure 3).

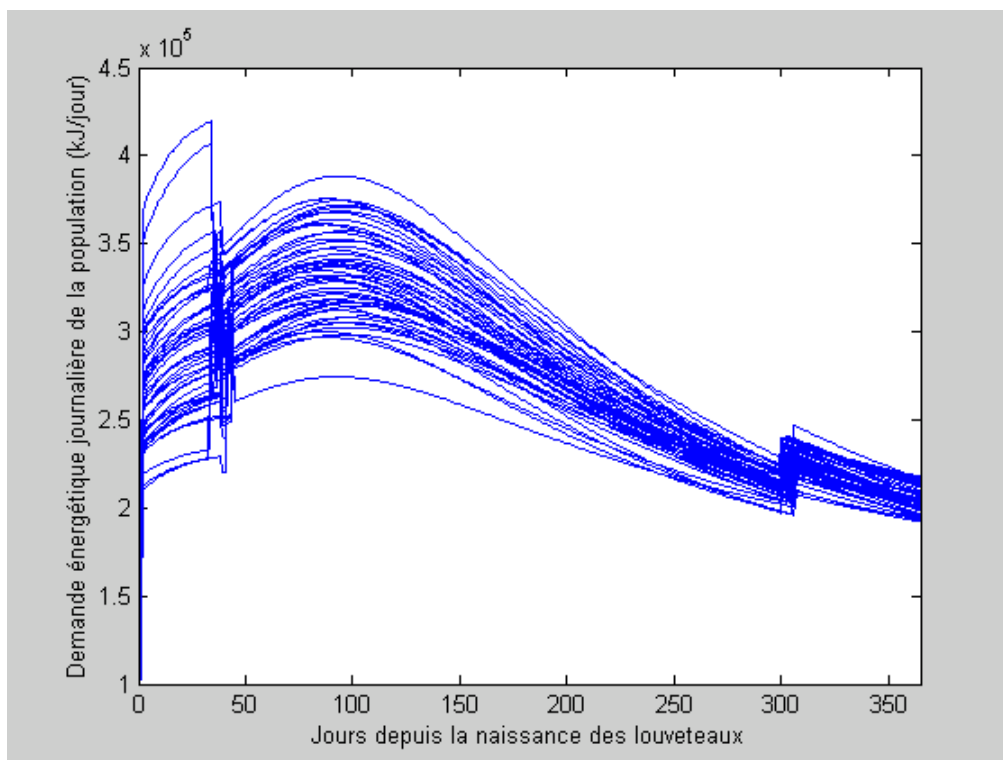
Figure 3 – Evolution de l'effectif d'une population stable de loups au cours d'une année, prédite par la composante démographique du modèle énergétique décrit en Annexe 1. Le jour 1 est la date de naissance des louveteaux, qui intervient généralement en avril-mai. Les courbes correspondent à 50 simulations Monte Carlo du modèle énergétique, en supposant un effectif initial avant naissances de 15 individus. La taille de la population, minimale juste avant les naissances, augmente fortement avec l'arrivée des louveteaux puis décroît progressivement tout au long de l'année du fait des mortalités et dispersions d'individus.



Du fait de ces fluctuations, la demande énergétique totale estimée de la population de loup varie fortement avec les saisons (Figure 4). Au cours des trois mois suivant les naissances, la demande énergétique totale augmente du fait de l'accroissement de la taille de population et

de la croissance des louveteaux, le modèle produisant une discontinuité liée au sevrage. Cependant, à partir d'une centaine de jours après les naissances, le modèle suggère que la diminution progressive de la demande énergétique de la population liée à la mortalité et aux dispersions d'individus dépasse le coût de la croissance des jeunes, et la demande totale de la population entre dans une phase de décroissance qui se poursuit jusqu'à la fin de l'hiver. Selon notre modèle, qui néglige les variations saisonnières de la dépense énergétique en activité du loup liées notamment à la thermorégulation (une hypothèse en accord avec les résultats de Nagy et al. (1999)), la demande énergétique d'une population stable de loups semble ainsi maximale en été (Figure 4).

Figure 4 – Demande énergétique journalière d'une population stable de loups au cours d'une année, prédite par le modèle énergétique décrit en Annexe 1. Le modèle estime la demande énergétique journalière de la population de loups en fonction de son effectif et de la demande énergétique individuelle. Les courbes correspondent à 50 simulations Monte Carlo du modèle énergétique, en supposant un effectif initial avant naissances de 15 individus. Le jour 1 correspond à la naissance des louveteaux, qui intervient généralement en avril-mai. Selon le modèle, la demande énergétique de la population augmente dans les trois mois suivant les naissances en raison de l'accroissement de la taille de la population et de la croissance des louveteaux, avec une discontinuité aux jours 35-40 liée au sevrage. A partir d'une centaine de jours après les naissances, la baisse de demande énergétique de la population due à la mortalité et aux dispersions devient supérieure au coût de croissance des jeunes, et la demande énergétique totale tend à diminuer jusqu'à la fin de l'hiver. La discontinuité observée aux jours 300-310 correspond au début de la gestation chez les femelles reproductrices.



B. Des ongulés sauvages particulièrement vulnérables en hiver

La condition physique des ongulés sauvages dépend notamment de leur efficacité dans la recherche de nourriture, c'est-à-dire du rapport entre la quantité d'énergie ou de nutriments absorbés et les dépenses énergétiques liées à l'alimentation (Parker et al. 1996). Dans les régions où les hivers sont marqués, les ongulés voient leurs dépenses énergétiques augmenter en cette saison, du fait de l'intensification de la thermorégulation et de l'augmentation du coût des déplacements lorsque le sol est recouvert de neige. Simultanément, l'accès aux ressources alimentaires est fortement réduit par la couverture neigeuse, et l'abondance des ressources restées accessibles diminue progressivement au cours de l'hiver car les aliments consommés ne sont pas remplacés du fait de l'arrêt saisonnier de la végétation. L'enneigement a donc pour conséquences une diminution de l'apport nutritionnel par unité de temps (Turner et al. 1994) et une augmentation des dépenses énergétiques, qui se traduisent par une influence négative majeure sur la condition des individus. Cet effet est si marqué que la consommation de nourriture en hiver ne suffit généralement pas à combler les besoins énergétiques hivernaux des ongulés dans les latitudes nordiques, et que ceux-ci doivent utiliser leurs réserves corporelles et éventuellement réduire leur métabolisme par une hypothermie ressemblant à une forme d'hibernation (Arnold et al. 2004). De ce fait, la masse corporelle des ongulés dans les régions où les hivers sont marqués subit un cycle annuel durant lequel ils gagnent du poids du printemps à l'automne, et en perdent en hiver (revue dans Mech et al. 1987). Il a été montré que, même lors d'hivers doux, 18 à 25% des besoins métaboliques étaient comblés par les réserves corporelles chez le cerf à queue noire (Parker et al. 1999), 14% chez le caribou (Adamczewski et al. 1993), et 26% chez le renne du Svalbard (Tyler 1986). L'hiver constitue donc généralement un goulot d'étranglement énergétique pour les grands herbivores en régions Nord-tempérées ou nordiques (Parker 2003, Potvin et al. 1981, Dumont et al. 2000).

De fait, la mortalité des ongulés tend à augmenter avec le degré de sévérité de l'hiver (Gonzalez and Crampe 2001, Potvin et al. 1981, Huggard 1993, Gese et al. 1996, Jedrzejewski et al. 1992, Modafferi and Becker 1997), et on observe parfois des pics de mortalité lors d'hivers particulièrement sévères (Okarma et al. 1995, Potvin et al. 1981, Benoît Lequette, comm. pers. chez le mouflon dans le Mercantour), ou lors d'évènements de pluie sur de la neige qui entraînent un gel de la surface du sol (Putkonen and Roe 2003). Alors que les ongulés consomment progressivement des ressources qui ne se renouvellent pas, leur

degré de malnutrition tend à augmenter progressivement au cours de l'hiver (DelGiudice et al. 1991, 1994, 2001). C'est par conséquent en fin d'hiver que les ongulés des présentent la plus mauvaise condition physique de l'année (Mech et al. 2001), ce qui explique par exemple la mortalité maximale observée à la fin de l'hiver chez l'isard (Crampe et al. 2002) ou le cerf de Virginie (DelGiucide et al. 2002).

Une mauvaise condition physique liée à un stress énergétique, en agissant sur la capacité de fuite et de défense des individus, est un facteur direct évident de vulnérabilité à la prédation en cas d'attaque (Gese et al. 1996). Une détérioration même modérée de la condition des proies peut notamment conduire à une augmentation du temps qu'elles consacrent à la recherche de nourriture, et de ce fait à une diminution de leur degré de vigilance (Bachman 1993). La prédation s'exerçant spontanément sur les proies les moins vigilantes (Fitzgibbon 1989, 1990, Illius and Fitzgibbon 1994), le succès de capture par les prédateurs augmente probablement lorsque les ongulés subissent un stress alimentaire. En outre, chez les ongulés, la présence de neige au sol pourrait être associée à une augmentation de l'effectif des groupes (Jedrzejewski et al. 1992) ou au moins du degré d'agrégation des individus (Poszig and Theberge 2000), induisant peut-être de ce fait une augmentation de la probabilité de rencontre d'un prédateur (Hebblewhite and Pletscher 2002).

L'augmentation de la hauteur de neige au sol semble effectivement corrélée à une augmentation de la fréquence des captures de proies, et à une diminution du taux de consommation des carcasses par le loup (DelGiucide et al. 2002, Jedrzejewski et al. 2002, Mech et al. 2001, Peterson and Allen 1974, Post et al. 1999, Boyd et al. 1994, Del Giudice 1998, Gese et al. 1996, Wilmers et al. 2003), suggérant que les ongulés deviennent plus faciles à capturer. On observe notamment une augmentation de la prédation sur des individus qui étaient d'autre part en bonne santé (Nelson and Mech 1986, Crête et Lemieux 1996, Whitlaw et al. 1998, Post et al. 1999, Patterson and Messier 2000), et qui deviennent accessibles aux prédateurs lorsqu'ils sont désavantagés par la couverture neigeuse (Patterson and Messier 2003). En réponse à un accroissement de la hauteur de neige, les coyotes allouent moins de temps aux déplacements et à la chasse (Gese at al. 1996), et les loups réduisent l'amplitude de leurs déplacements (Fuller 1991), ce qui suggère que les proies deviennent effectivement plus accessibles. La présence de neige au sol semble donc augmenter l'efficacité des prédateurs (Post and Stenseth 1998, Post et al. 1999) en réduisant les distances de recherche (Kunkel et al. 2004) et en augmentant la probabilité de succès des attaques

(Patterson and Messier 2000, Mech et al. 2001), ce qui leur permet d'économiser de l'énergie en limitant leurs déplacements.

Ces éléments suggèrent donc que, dans le Mercantour, une région caractérisée par des hivers marqués accompagnés d'un enneigement abondant, les ongulés sauvages pourraient être particulièrement vulnérables à la prédation du loup en hiver. Cet élément, ainsi que la prédiction par le modèle d'une demande énergétique du loup minimale en hiver, suggèrent que la saison hivernale pourrait être relativement peu limitante du point de vue énergétique pour la population de loups dans les conditions du Mercantour.

C. Une ressource saisonnière : les ongulés domestiques

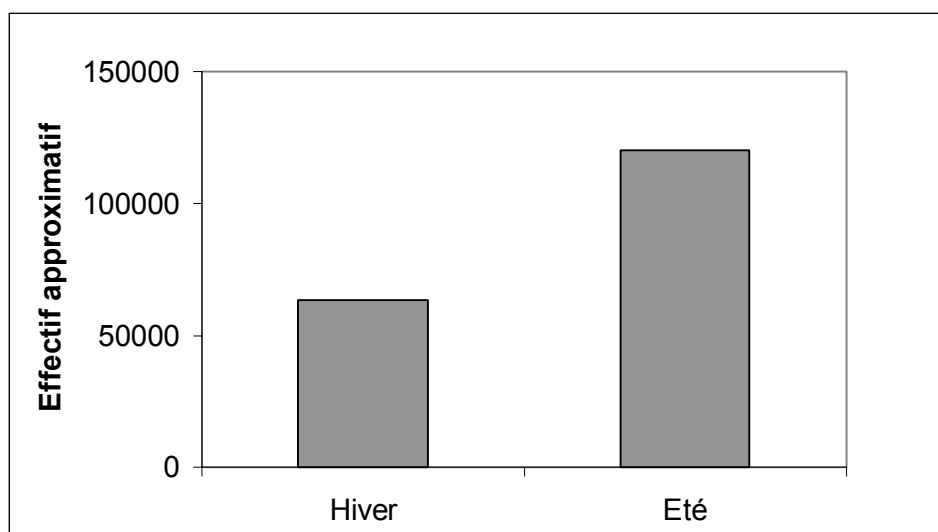
Une ressource fortement saisonnière

Le massif du Mercantour est un territoire à forte vocation pastorale, exploité à la fois par des éleveurs ovins locaux et par des éleveurs pratiquant la transhumance. De ce fait, l'effectif ovin présent dans le massif varie fortement avec les saisons, passant de 63500 têtes en hiver à 120000 têtes de la fin juin à l'automne (Pouille et al. 2000). Durant l'estive, les troupeaux les plus petits sont généralement regroupés, afin d'atteindre le seuil de rentabilité de l'embauche d'un berger salarié. L'effectif moyen des troupeaux en estive est ainsi d'environ 1500 têtes, soit au moins le double de l'effectif moyen des troupeaux qui hivernent dans le massif. Dans le Mercantour, l'été est donc caractérisé par le doublement de la densité des ongulés domestiques, et le doublement de la taille moyenne des troupeaux.

Une partie des éleveurs locaux pratique un système d'exploitation dit 'montagnard', dans lequel les troupeaux passent toute la saison hivernale en bergerie ; les autres éleveurs locaux pratiquent un système dit 'méditerranéen-montagnard', dans lequel les troupeaux ne passent qu'un à deux mois par an en bergerie, pour l'agnelage, en février-mars (Pouille et al. 2000). Dans les deux cas, les troupeaux locaux utilisent durant le reste de la mauvaise saison des parcours de proximité et des prairies de fauches proches des bergeries. Durant l'hiver, les ovins domestiques présents dans le Mercantour sont donc fortement associés à l'habitat humain.

Durant la période estivale, saison pour laquelle notre modèle des besoins énergétiques du loup prédit une demande maximale, les ongulés domestiques sont ainsi à la fois plus abondants, et probablement plus exposés à la prédation qu'en hiver (Figure 5). Ils ont par conséquent pu constituer une ressource importante d'un point de vue énergétique pour la population de loups au cours de la recolonisation du massif.

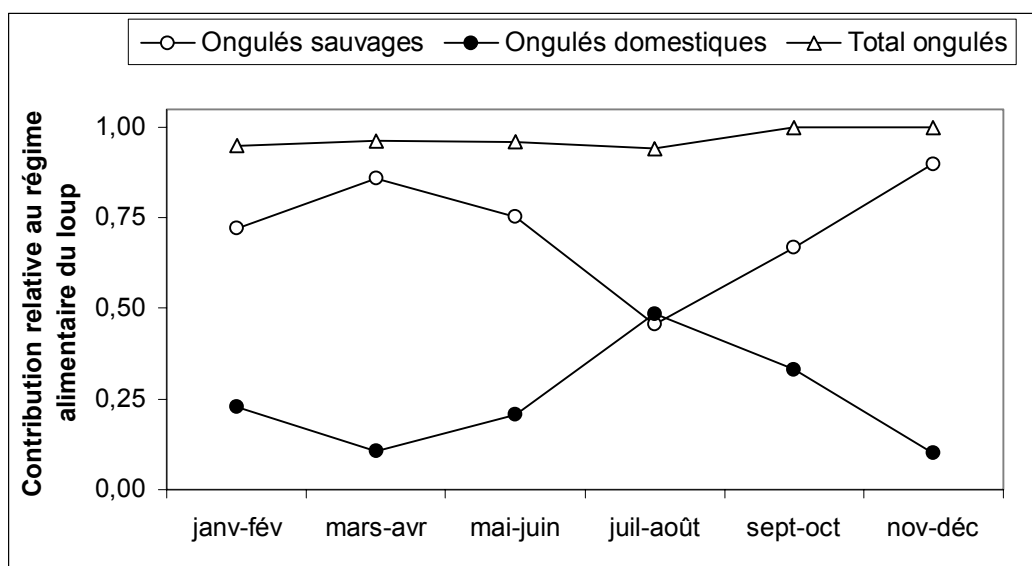
Figure 5 – Effectifs saisonniers approximatifs du cheptel ovin dans le Mercantour durant la période d'étude. Durant l'hiver, une partie du cheptel est gardé en bergerie, donc probablement inaccessible pour le prédateur.



Conséquences immédiates sur la prédation des ongulés sauvages

Le pic estival de consommation de proies domestiques observé en 1996-1998 confirme que le loup a fortement utilisé cette ressource en été (Figure 6). La contribution totale des ongulés (sauvages et domestiques confondus) étant quant à elle restée stable tout au long de l'année (98% et 97% de la biomasse totale de proie consommée en hiver et en été, respectivement), la prédation sur les ongulés domestiques en été s'est donc faite aux dépens de celle exercée sur les ongulés sauvages. A court terme, la consommation d'ongulés domestiques a donc eu un effet indirect bénéfique pour les ongulés sauvages, en diminuant la contribution relative de ces derniers aux besoins énergétiques de la population de loups.

Figure 6– Variations saisonnières du régime alimentaire du loup dans le Mercantour en 1996-98. La contribution relative d'une espèce représente la part de cette espèce dans la biomasse totale consommée par le loup. La méthode d'estimation du régime alimentaire est détaillée en Annexe 5.



Conséquences potentielles à plus long terme pour les populations de proies sauvages

Cependant, la disponibilité en nourriture semble affecter les densités des grands prédateurs en agissant sur leurs performances démographiques (e.g. Polis and Hurd 1996, Tannerfeldt and Angerbjörn 1998, Roth 2003, Rose and Polis 1998). Chez plusieurs espèces de prédateurs, il a notamment été montré que la taille des portées (Boertje and Stephenson 1992, Fuller 1989) et la survie des jeunes (e.g. Brand and Keith 1979 chez le lynx, Landa et al. 1997 chez le glouton, Tannerfeldt, Angerbjörn and Arvidson 1994 chez le renard arctique) sont liées à l'abondance des proies. Chez le loup on a observé, en Amérique du Nord, une relation positive entre l'abondance de proies et le nombre de jeunes dans les meutes en automne (Fuller 1989). Chez le lion, la proportion de jeunes qui survivent jusqu'à l'âge de 1 an est positivement corrélée à la biomasse de proies disponible lors de la saison où les proies sont les plus rares (Van Orsdol et al. 1985, Schaller 1972). L'abondance des proies peut aussi agir sur la densité des prédateurs par l'intermédiaire de la mortalité des adultes ; elle influence par exemple les conflits territoriaux intra-spécifiques chez le loup (Mech 1977). Enfin, l'abondance des ressources alimentaires peut aussi agir sur la densité des grands prédateurs par l'intermédiaire de leur comportement (Fuller and Sievert 2001). Une pénurie alimentaire peut notamment agir sur la taille des territoires (e.g. chez le loup : Wydeven et al. 1995, Fuller

1989, chez le lynx : Ward and Krebs 1985, chez le lion : van Orsdol et al. 1985, chez les mustélidés : Jedrzejewski et al. 1995, Norbury et al. 1998) ou augmenter le taux de dispersion (e.g., chez le loup : Messier 1985, chez le lynx : Ward and Krebs 1985). Les individus en dispersion ayant souvent un taux de reproduction plus faible et un taux de mortalité plus élevé que les résidents, l'augmentation de leur proportion dans la population conduit à une diminution de la densité de celle-ci (Fuller and Sievert 2001).

Du fait de l'ensemble de ces mécanismes, on observe souvent une corrélation entre l'abondance des grands carnivores et la biomasse de leurs proies à travers les aires de répartition des prédateurs (voir revue dans Fuller et Sievert 2001. Chez le loup en Amérique du Nord : Messier 1995, Forbes and Theberge 1996, Joly and Messier 2000). Au sein d'une région donnée, on observe aussi une forte corrélation entre densité de carnivores et densités de proies, la même année ou avec un décalage dans le temps (voir revue de Fuller et Sievert 2001). Bien qu'il n'y ait à l'heure actuelle pas de données à long terme disponibles dans le Mercantour qui permettraient de déterminer s'il existe une relation entre effectif de loups et abondance des ressources alimentaires, les éléments ci-dessus suggèrent que la limitation des populations de loups par leurs ressources alimentaires est fréquente. Lorsque c'est le cas, la taille de portée potentiellement importante et la grande flexibilité de l'effectif des meutes chez le loup (Mech 1970) devraient permettre une réponse relativement rapide de la densité du prédateur à des variations de disponibilité des proies.

Dans les écosystèmes terrestres, il est fréquent que la densité des consommateurs soit influencée par des ressources saisonnières ou allochtones. Ainsi, les migrations saisonnières de grands herbivores qui permettent le maintien de densités relativement élevées de grands prédateurs dans certaines régions d'Afrique (Cooper 1990), ou l'apport de ressources marines dans des écosystèmes terrestres (e.g. Polis et al. 1997, Rose and Polis 1998, Roth 2002, 2003), sont des exemples typiques de subsides allochtones qui permettent au milieu de supporter de grandes densités de consommateurs, affectant la dynamique et la structure des communautés terrestres.

Puisque la demande énergétique de la population de loups dans le Mercantour est, selon notre modèle, maximale en été, la disponibilité en proies durant cette saison pourrait être un facteur important influençant la capacité d'accueil du milieu pour le loup. La présence d'une forte abondance saisonnière d'ongulés domestiques a donc peut-être eu des conséquences positives sur la dynamique de population du prédateur dans le Mercantour.

En supposant que la forte disponibilité estivale de proies domestiques ait pu induire un découplage entre dynamique de population du loup et productivité locale en ongulés sauvages, elle aurait par conséquent pu être un facteur indirect d'augmentation de la pression de prédation sur les populations de proies sauvages. Ce type d'interaction indirecte, une forme de « compétition apparente » (Holt 1977) entre ongulés sauvages et domestiques par le biais de la densité de leur prédateur commun, est courant dans les communautés animales (Holt 1977). C'est ce type d'interactions indirectes entre espèces proies par l'intermédiaire d'un prédateur commun qui est par exemple à l'origine des fluctuations cycliques parallèles entre l'abondance de petits mammifères et le succès de reproduction de certaines espèces d'oiseaux dans les communautés nordiques (Angelstam, Lindström and Widen 1984, Bêty et al. 2002).

Dans le Mercantour, la présence saisonnière d'ovins domestiques très vulnérables a donc pu avoir, pour les populations d'ongulés sauvages, à la fois des conséquences positives à court terme (diminution de la part des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup), et des conséquences négatives à plus long terme (par l'intermédiaire d'un effet positif sur la dynamique de population du loup). L'existence de plusieurs types d'interactions indirectes entre proies par le biais de leur prédateur commun est fréquente (e.g. Holt 1977, Holt and Lawton 1994, Bêty et al. 2002), mais le résultat de ces effets antagonistes est difficile à prédire (Abrams and Matsuda 1996). La collecte de données à long terme sur les populations de loups et de proies pourrait à l'avenir permettre d'étudier la relation entre disponibilité en proies et performances démographiques du prédateur dans le Mercantour.

III. LES PROIES FACE AU RISQUE DE PREDATION

La prédation peut affecter non seulement les effectifs de proies, mais aussi induire des modifications adaptatives de leurs comportements, de leur physiologie ou de leurs traits d'histoires de vie (voir la revue de Lima 1998a). La dynamique d'un système prédateur-proies peut donc être fortement influencée par les interactions comportementales entre prédateur et proies, liées notamment aux comportements d'évitement de la prédation par ces dernières.

A. Un cheptel domestique de moins en moins vulnérable

Bien que les moutons et les chèvres aient perdu une grande partie des comportements antiprédateurs naturels des ongulés du fait de la domestication, le cheptel domestique peut être protégé contre les prédateurs par des mesures mises en place par l'homme. En réponse aux dommages occasionnés par le loup aux troupeaux domestiques dans le Mercantour, la proportion de troupeaux regroupés ou parqués le soir et bénéficiant de la présence d'au moins un chien de protection a fortement augmenté au cours de la recolonisation du massif par le prédateur (Figure 7). Ces techniques ont permis une diminution significative des dommages aux troupeaux (Annexe 4) lors de la recolonisation du massif du Mercantour par le loup (Figure 8).

Figure 7 – Evolution de l'utilisation des chiens de protection et du regroupement ou parcage nocturne des troupeaux en estive dans le massif du Mercantour, 1994-2001. La proportion de troupeaux protégés a augmenté entre les estives 1994 et 2001 (nombre de troupeaux étudiés = 45).

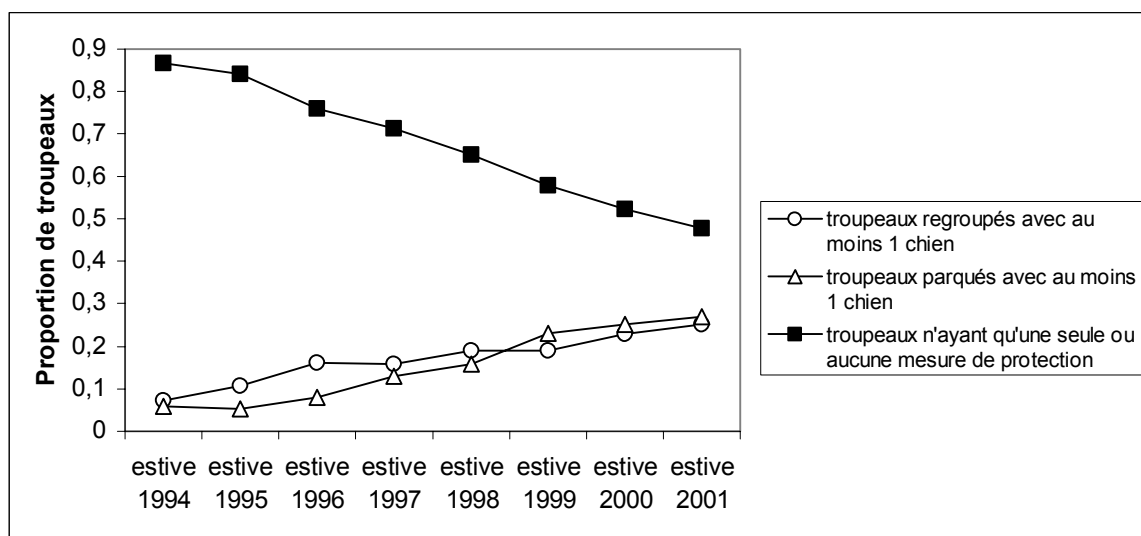
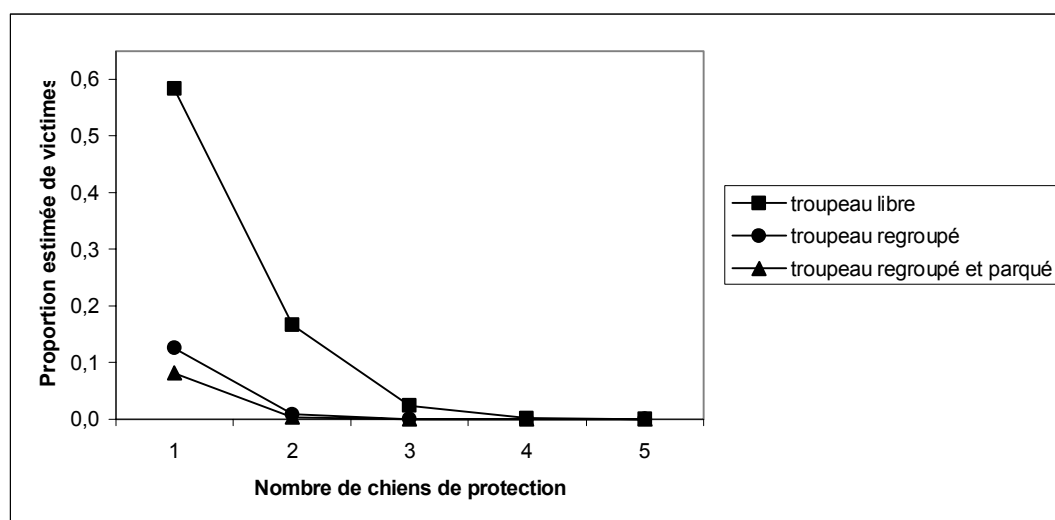
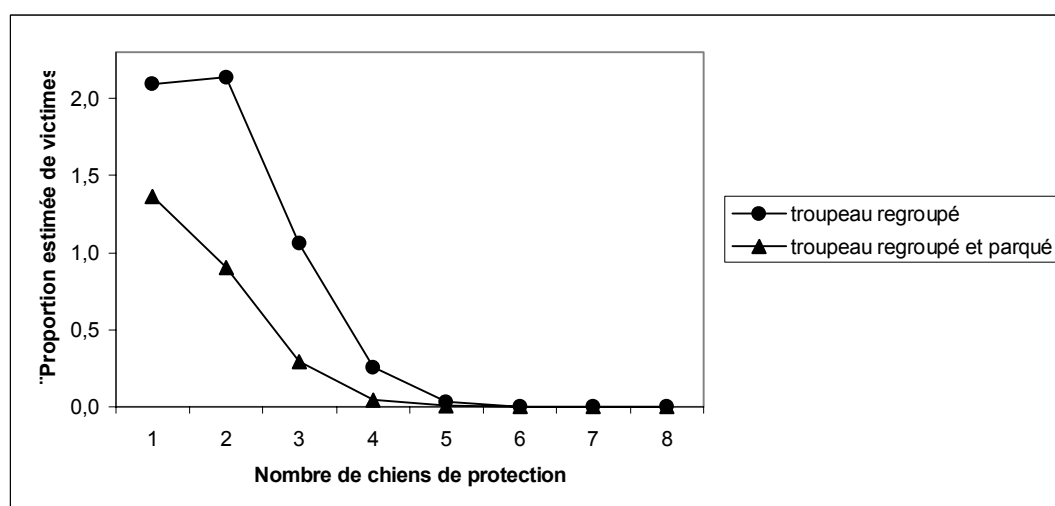


Figure 8 – Bénéfice estimé de l'utilisation de chiens de protection en fonction du regroupement ou parage nocturne du cheptel pour les troupeaux du Mercantour, en 1994-2001 (Annexe 4). L'efficacité des chiens s'étant avérée variable selon les troupeaux, nous avons regroupé les troupeaux dont les chiens étaient d'efficacité approximativement similaire. Les troupeaux du groupe I (39% des troupeaux) sont associés aux chiens d'efficacité maximale (a). Le groupe II (42% des troupeaux) inclut les troupeaux dont les chiens étaient d'efficacité plus modérée (b). L'apparente augmentation des pertes prédite pour ce groupe en présence de faibles nombres de chiens de protection, discutée en Annexe 4, est explicable par un temps de latence entre colonisation par le loup et mise en place des chiens. Le groupe III (19% des troupeaux), non représenté ici, regroupe les troupeaux dont les chiens se sont révélés inefficaces. Les proportions estimées de pertes sont relatives aux nombres de victimes attendus dans les mêmes conditions mais en l'absence de chiens de protection. Nombre de troupeaux étudiés = 45.

(a) Troupeaux du groupe I



(b) Troupeaux du groupe II



La profitabilité d'une espèce proie pour un prédateur, définie comme le rapport entre gain énergétique net procuré par la consommation d'un individu et temps nécessaire à sa capture, dépend notamment de sa masse corporelle, du taux de rencontre par le prédateur, et de sa vulnérabilité. Selon les théories du régime alimentaire optimal (Stephen et Krebs 1986), la stratégie optimale pour un prédateur est de parvenir au meilleur compromis entre gains énergétiques et coûts d'acquisition de la nourriture, en sélectionnant les espèces proies les plus profitables.

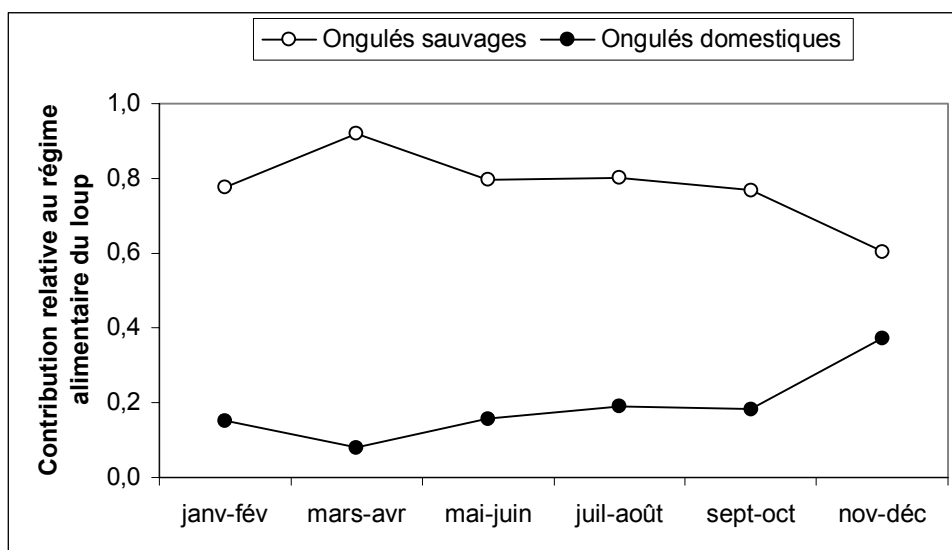
S'ils sont relativement peu coûteux à capturer par rapport aux proies sauvages, les ongulés domestiques devraient constituer une ressource particulièrement profitable pour le loup. Selon ce scénario, leur utilisation par le prédateur devrait alors notamment dépendre de leur abondance, et on pourrait s'attendre dans ce cas à une forte augmentation de leur contribution au régime alimentaire du loup en été, lorsque la densité du cheptel domestique double du fait de la présence saisonnière des troupeaux transhumants.

Inversement, si les ongulés domestiques sont moins profitables que les proies sauvages du fait d'un coût élevé de capture, on peut s'attendre à ce que le prédateur les utilise surtout lorsque les proies sauvages sont rares ou inaccessibles. Dans ce cas, l'utilisation des proies domestiques pourrait alors varier en fonction de l'abondance des proies sauvages. Sous ce scénario, on peut par conséquent attendre une contribution relativement constante des ongulés domestiques au régime alimentaire du loup au cours de l'année, puisque l'abondance de proies sauvages varie probablement relativement peu avec les saisons dans le Mercantour par rapport aux variations très importantes de disponibilité des ongulés domestiques.

Au cours de la période 1996-98, le doublement estival de l'abondance des ongulés domestiques a coïncidé avec un pic de consommation de ces proies par le loup, reflétant une consommation de proies domestiques approximativement deux fois plus importante en été que le reste de l'année (Figure 6). Cette observation semblerait compatible avec le premier des deux scénarios mentionnés ci-dessus, et suggérerait donc que les ongulés domestiques étaient, à cette période, moins coûteux à capturer et plus profitables que les proies sauvages pour le loup.

En 1999-01, le pic estival de consommation des proies domestique par le loup a disparu ; leur consommation a semblé demeurer relativement stable au cours de l'année, malgré le doublement estival de leur abondance (Figure 9). Cette utilisation approximativement constante des proies domestiques semblerait plutôt compatible avec le second des deux scénarios, suggérant que les ongulés domestiques ont pu, à cette période, devenir plus coûteux à capturer et moins profitables que les ongulés sauvages pour le loup.

Figure 9 – Variations saisonnières des contributions relatives estimées des ongulés sauvages et domestiques au régime alimentaire de la population de loups du Mercantour pour la période 1999-01. La contribution relative d'une espèce représente la part de cette espèce dans la biomasse totale consommée par le loup. La méthode d'estimation du régime alimentaire est détaillée en Annexe 5.



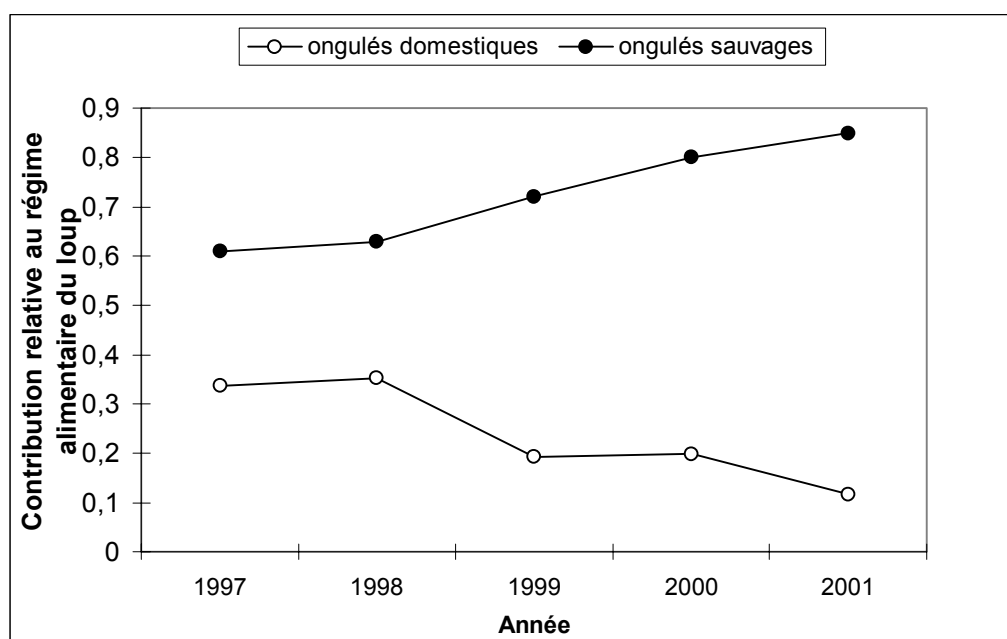
Dans la littérature, les ongulés domestiques sont souvent considérés comme des proies alternatives, utilisées par le loup uniquement lorsque les proies sauvages viennent à manquer (e.g., Meriggi et al. 1996), c'est à dire selon le deuxième scénario. Il semble que dans le Mercantour, cela n'ait été le cas que lors de la deuxième période, lorsque la plupart des troupeaux bénéficiaient d'une protection efficace.

L'augmentation apparente de la consommation des ongulés domestiques aux mois de novembre-décembre pour la période 1999-01 (Figure 9) est difficile à expliquer. Elle pourrait par exemple être due à un ou des hiver(s) particulièrement peu enneigés ayant permis aux troupeaux domestiques de rester plus longtemps sur des pâturages au lieu d'être rentrés en bergerie (hauteurs cumulées moyennes de neige en hiver: 495 cm en 1995-1998 vs. 361 cm en 1999-01, source : station Isola 2000), ou à un problème d'échantillonnage des fèces sur lesquelles a été basée l'estimation du régime alimentaire du loup.

L'ensemble de ces observations suggère que l'augmentation de la protection des troupeaux a eu pour conséquence une diminution de la profitabilité des ongulés domestiques pour le loup. Du fait du risque de blessures encouru par le prédateur lors d'éventuelles confrontations avec les chiens de protection, la capture de proies domestiques est sans doute aussi devenue potentiellement coûteuse pour le loup en termes de valeur adaptative. Ces changements ont

apparemment résulté en une diminution de l'utilisation des ongulés domestiques par le prédateur en été, ce qui a nécessairement conduit à une augmentation de l'utilisation des ongulés sauvages (Figure 10).

Figure 10 – Evolution des contributions relatives des ongulés sauvages et domestiques au régime alimentaire estival du loup en 1997-2001. La contribution relative d'une espèce représente la part de cette espèce dans la biomasse totale consommée par le loup. La méthode d'estimation du régime alimentaire est détaillée en Annexe 5.



B. Des ongulés sauvages de plus en plus vigilants

Avant la recolonisation du massif du Mercantour par le loup, les ongulés sauvages, protégés au sein du Parc National du Mercantour, ont vécu en l'absence de prédateurs pendant plusieurs décennies. Lorsque la pression de sélection due à la prédation se relâche, les comportements anti-prédateurs comme la vigilance, coûteux en termes de réduction de l'apport alimentaire, peuvent être perdus par les proies en quelques générations par plasticité comportementale (Blumstein 2002, Berger et al. 2001). Lorsqu'un prédateur recolonise une zone d'où il avait été temporairement absent, les proies peuvent donc être particulièrement vulnérables à la prédation. Cependant, la reconnaissance des prédateurs et les comportements

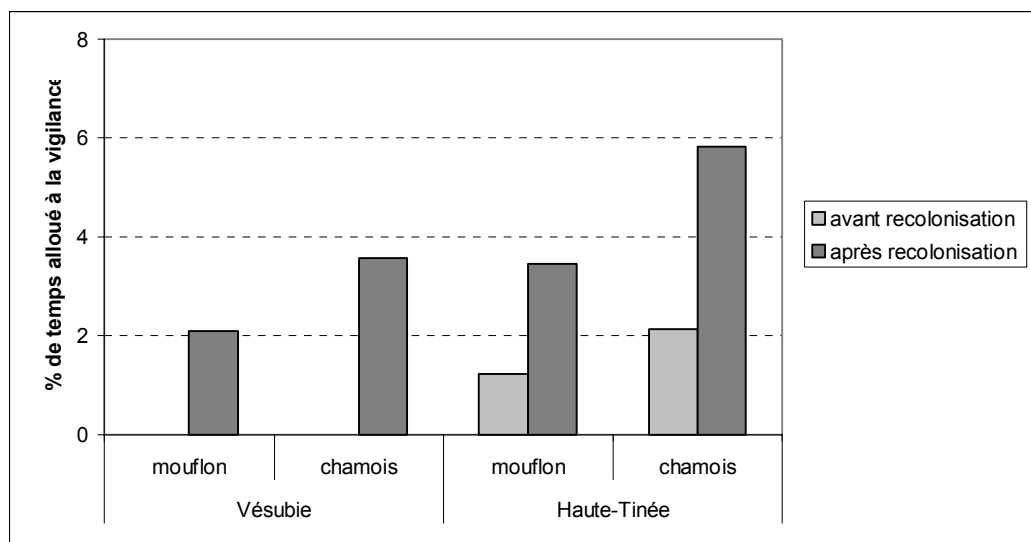
anti-prédateurs peuvent se développer avec l'expérience (Griffin et al. 2000), surtout chez les mammifères, qui ont des capacités cognitives complexes leur permettant de s'adapter aux changements des caractéristiques de leur environnement (McLean et al. 1996). Lorsque des proies qui étaient isolées de leurs prédateurs entrent à nouveau en contact avec eux, les comportements antiprédateurs peuvent donc être rapidement retrouvés (Blumstein 2002), parfois même en une seule génération (Berger et al. 2001).

Dans le Mercantour, la recolonisation du loup a effectivement eu pour conséquence une augmentation de la part de temps allouée à la vigilance par le mouflon et le chamois (Annexe 3), ses proies sauvages principales (Figure 11). Lorsqu'elles sont plus vigilantes, les proies peuvent réagir plus rapidement en cas d'attaque (Fitzgibbon 1989, Krause and Godin 1996, Hilton et al. 1999), et l'augmentation de leur distance de fuite diminue la probabilité de succès de l'attaque (Fitzgibbon 1989, Krause and Godin 1996). L'augmentation de la vigilance du mouflon et du chamois après quelques années de présence du loup a donc probablement eu pour conséquence de rendre ces espèces proies plus difficiles à capturer pour le prédateur, donc moins profitables. La prédation a pu avoir d'autres conséquences comportementales chez les ongulés, par exemple en termes d'utilisation de l'espace, qui ont pu contribuer à réduire leur accessibilité pour le prédateur.

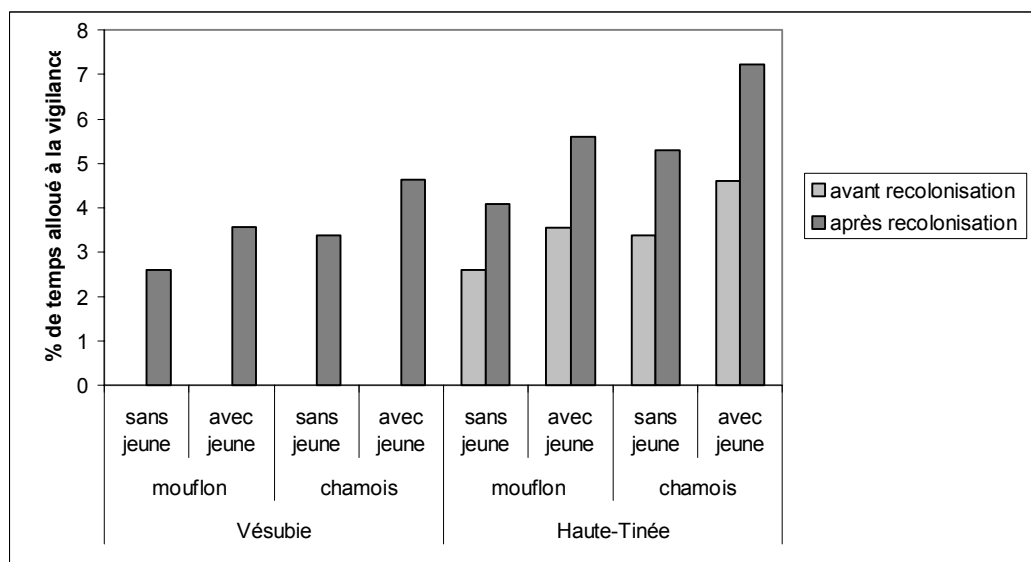
L'effectif de mouflon étant en phase de décroissance à cette période dans le Mercantour, le taux de rencontre de cette espèce par le prédateur a probablement diminué, avec pour conséquence une augmentation du coût de la capture d'un individu. La raréfaction du mouflon a donc probablement aussi contribué à une diminution de la profitabilité de cette espèce proie pour le loup.

Figure 11 – Proportion estimée de temps alloué à la vigilance chez les mouflons et chamois mâles (a) et femelles avec ou sans jeune (b) dans le massif du Mercantour, au cours des années 1995 à 1998 (Annexe 3). Les graphes correspondent à l'exemple d'un chamois ou d'un mouflon appartenant à un groupe de 15 individus. Chez les deux espèces, la vigilance individuelle a fortement augmenté suite au retour du loup. Les différences de vigilance entre le site de la Vésubie et le site de la Haute-Tinée sont discutées en Annexe 3.

(a) Mâles



(b) Femelles



C. Conséquences potentielles d'une diminution de vulnérabilité des proies

Un bilan énergétique plus difficile à boucler pour le loup ?

Alors que les ongulés domestiques devenaient moins accessibles du fait de la protection des troupeaux par l'homme, les principales espèces proies sauvages utilisées par le loup, mouflon et chamois, sont probablement elles aussi devenues plus difficiles à capturer du fait de leur vigilance accrue. Après quelques années de présence dans le Mercantour, la population de loups a par conséquent peut-être rencontré de plus grandes difficultés pour boucler son bilan énergétique annuel, du fait d'une diminution de profitabilité de ses proies principales.

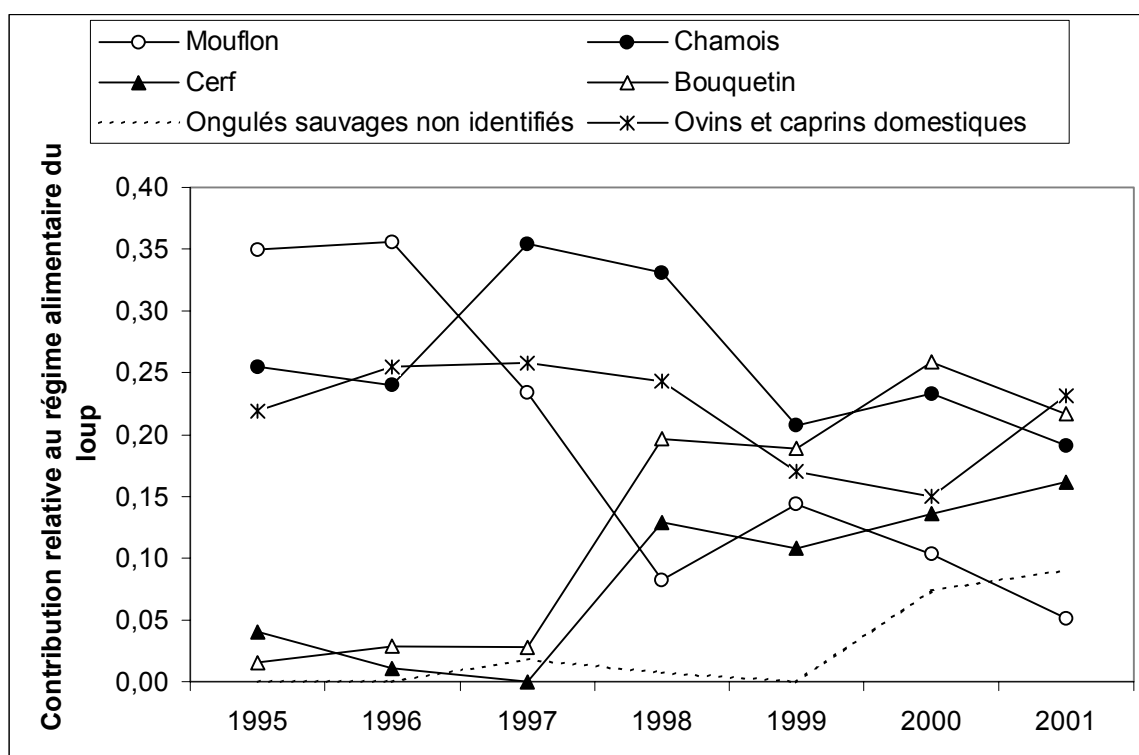
Une prédation plus opportuniste

Selon les théories du régime alimentaire optimal, une diminution de profitabilité des proies principales devrait conduire à une augmentation de l'opportunisme du prédateur, se traduisant par une diminution de sélectivité et l'inclusion progressive dans le régime alimentaire de nouvelles espèces proies (Stephen et Krebs 1986). Cette prédiction a été vérifiée dans de nombreux systèmes (Perry and Pianka 1997). Dans le Mercantour, on a effectivement constaté une diminution du degré de sélectivité du loup pour le mouflon (voir partie IV du mémoire), alors que l'effectif de cette espèce proie régressait et que les survivants devenaient plus vigilants. La contribution d'autres espèces, notamment le cerf (*Cervus elaphus*) et le bouquetin (*Capra ibex*), au régime alimentaire du loup semble avoir augmenté à partir de 1998-99 (Figure 12). L'augmentation de la contribution du cerf est sans doute partiellement due à la colonisation progressive par le loup de zones où la densité de cet ongulé est supérieure à celle des zones initialement colonisées. D'autre part, une forte consommation de bouquetins par le loup semble surprenante (J.M Gaillard, comm. pers.), et ce résultat pourrait avoir été en partie induit par des difficultés d'identification spécifique des poils de cette espèce dans les fèces de loups (C. Duchamp, comm. pers.). Néanmoins, la diversification apparente du régime alimentaire du loup après quelques années de recolonisation serait en accord avec l'hypothèse d'une augmentation de la difficulté pour la population de loups à boucler son bilan énergétique.

Une augmentation de la vigilance chez d'autres espèces proies ?

Du fait de leur inclusion dans le régime alimentaire du loup, on peut s'attendre à terme à ce que le cerf, le bouquetin et le chevreuil répondent eux aussi à la prédation en développant leurs comportements antiprédateurs, à l'instar du mouflon et du chamois. Suite à la phase de recolonisation du massif par le loup, puis à la phase de diversification de son régime alimentaire, on peut donc s'attendre à ce que toutes les espèces proies affectées par la prédation deviennent en moyenne moins profitables pour le prédateur.

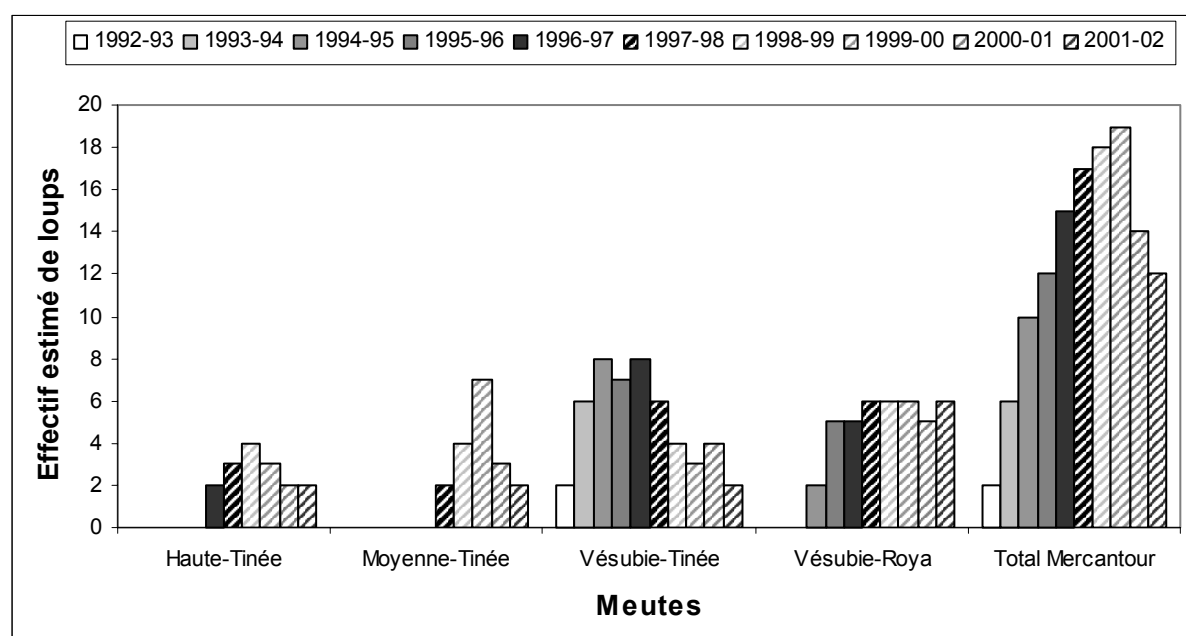
Figure 12 – Contributions relatives estimées des ongulés au régime alimentaire annuel du loup. La méthode d'estimation du régime alimentaire est détaillée en Annexe 5. Les contributions relatives pour les années 1995 et 1996 ont été estimées à partir de l'ensemble des fèces récoltées, du fait du petit nombre de fèces identifiées génétiquement disponibles pour ces années. Les contributions relatives du chevreuil et du sanglier, inférieures à 0,1, n'ont pas été représentées pour simplifier le graphique.



Une diminution de la capacité d'accueil du milieu pour le loup ?

Comme discuté plus haut, les restrictions alimentaires peuvent avoir des conséquences sur la démographie de la population de loups, par exemple par l'intermédiaire d'une diminution de la survie des jeunes (e.g., Brand and Keith 1979 chez le lynx, Landa et al. 1997 chez le glouton, Tannerfeldt, Angerbjörn and Arvidson 1994 chez le renard arctique, Schaller 1972 chez le lion), d'une augmentation de la mortalité des adultes par conflits intra-spécifiques, ou d'une augmentation de la taille des territoires et de la dispersion. Dans le Mercantour, la protection accrue des troupeaux domestiques et une augmentation de la vigilance des proies sauvages pourraient de ce fait avoir des conséquences sur la démographie de la population de loups. Bien que la validité des données disponibles sur l'effectif annuel de loups dans le Mercantour soit inconnue, la tendance stable voire décroissante de la taille de meute et de l'effectif total de loups observée en fin de période d'étude (Figure 13) serait compatible avec cette hypothèse. Alternativement, cette tendance pourrait être due à une intensification du braconnage, ou aux incertitudes liées à l'estimation des effectifs de loups.

Figure 13 – Effectifs estimés de loups dans le massif du Mercantour, 1993-2001. L'effectif de loups a été estimé chaque hiver par comptages répétés des traces dans la neige (données Parc National du Mercantour).



IV. IMPACT DE LA PREDATION SUR LES POPULATIONS DE MOUFLONS ET DE CHAMOIS

Bien que la relation entre régime alimentaire du loup et prédation ne soit pas directe, l'analyse d'élasticité du modèle énergétique (Annexe 1) a mis en évidence que toute variation de l'effectif de loups ou du régime alimentaire du prédateur a une forte influence sur le nombre estimé de proies tuées par an. Nous avons donc étudié les conséquences des variations observées de ces paramètres entre 1993 et 2001 sur les taux de croissance des populations de mouflons et de chamois. Nous avons pour cela couplé les estimations du modèle énergétique avec des modèles matriciels des populations de proies (Annexe 2).

Les données disponibles concernant ces populations consistent en des dénombrements menés à intervalles de deux à cinq ans par le Parc national du Mercantour depuis sa création. Ce type de dénombrements sous-estime généralement de façon importante les effectifs réels d'ongulés (Gaillard et al. 2003), nous avons estimé un facteur de correction des effectifs comptés de mouflons et de chamois. Cette approche est délicate car les taux de sous-estimation des effectifs peuvent varier avec la densité des populations (Gaillard et al. 2003), mais elle fournit néanmoins une première base de travail concernant les effectifs de proies.

Solomon (1949) a séparé la réponse des prédateurs à la densité de leurs ressources en deux composantes. La première, appelée *réponse fonctionnelle*, décrit la façon dont le taux de consommation d'un prédateur individuel change avec la densité de proies. La seconde composante, appelée *réponse numérique* du prédateur, décrit la façon dont l'abondance du prédateur change avec la densité de proies. La *réponse totale* du prédateur, c'est-à-dire la variation du taux de prédation en fonction de l'abondance de proies, est le produit de la réponse fonctionnelle et de la réponse numérique. Cette approche est classiquement utilisée pour étudier les interactions entre prédateurs et proies.

Cependant, la présente étude porte sur une période très particulière, correspondant à la recolonisation progressive d'une région par un prédateur. La variation observée de l'effectif de loups entre 1993 et 2001 est donc largement liée au processus de recolonisation, et ne peut par conséquent pas être utilisée pour évaluer la réponse numérique du prédateur à l'abondance de proies. De plus, du fait de la forte augmentation de la vigilance des ongulés associée au

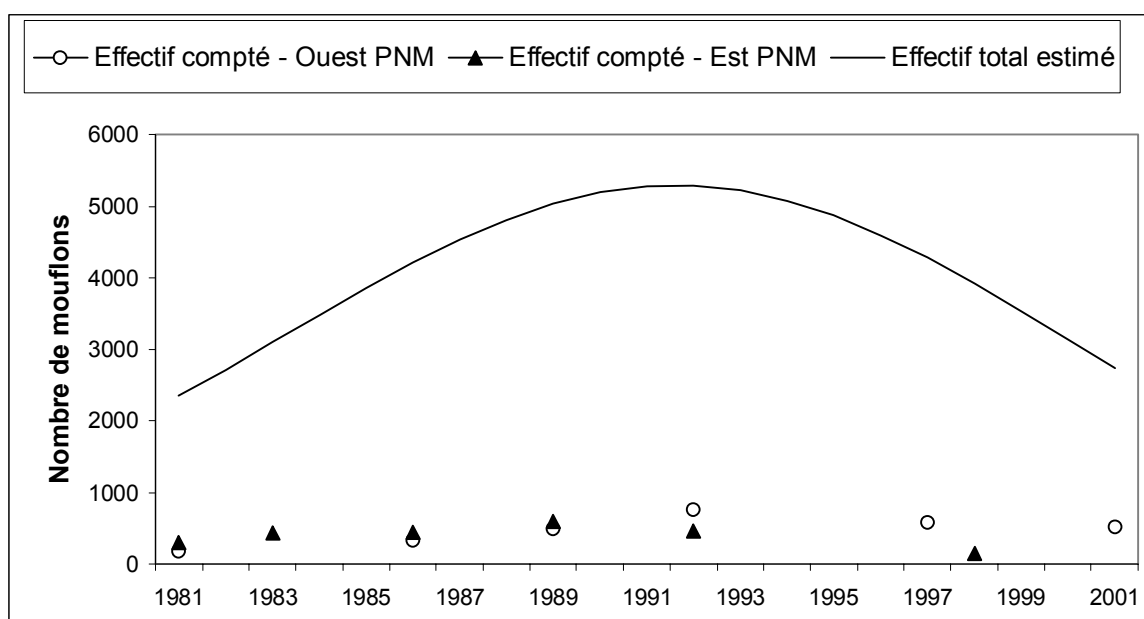
retour du loup, la relation observée entre 1993 et 2001 entre nombre de proies prélevées/loup/an et effectif de proies n'est probablement pas représentative de la réponse fonctionnelle du prédateur à l'abondance de proies dans d'autres circonstances.

Dans la présente étude, nous avons donc choisi d'étudier seulement la façon dont le nombre de mouflons et de chamois tués par loup par an, ainsi que les taux de prédation et les taux de croissance de ces populations d'ongulés ont varié avec les années. Nous avons ensuite discuté ces variations à la lumière des changements d'abondance et de vulnérabilité des proies au cours de la recolonisation du massif.

A. Mouflon

L'effectif de mouflons dans la zone d'étude (zone de présence du loup en 2001), initialement croissant au cours de la période 1981-1992 semble s'être stabilisé puis être entré dans une phase de décroissance à partir de 1992-93 (Figure 14).

Figure 14 – Effectif estimé de mouflons dans la zone d'étude au cours de la période 1981-2001. La courbe a été obtenue à partir d'un modèle, sur la base de données de comptage du Parc National du Mercantour corrigées par un facteur d'échelle estimé (Annexe 2). Sur la base de paramètres démographiques moyens des bovidés (Gaillard et al. 2000), le facteur de correction des effectifs a été estimé à $c \approx 4.9$.



Entre 1993 et 1996, au début de la recolonisation du massif par le loup, le prédateur sélectionnait fortement le mouflon par rapport aux principales autres espèces proies disponibles (Figure 15). Ce degré de sélectivité s'est traduit, selon les estimations du modèle énergétique, par un prélèvement relativement stable d'environ 25 mouflons/loup/an durant toute cette période (Figure 16).

Figure 15 – Proportion relative estimée de mouflon dans le régime alimentaire du loup en fonction de la proportion relative disponible, par rapport aux principales populations de proies sauvages (mouflon, chamois, cerf et bouquetin) dans le Mercantour en 1995-2001. Les points situés sur la droite continue de pente égale à 1 signalent une absence de sélectivité. Les points situés au-dessus de la droite correspondent à une sélectivité pour le mouflon, les points situés au-dessous correspondent à un « évitement » du mouflon. La figure suggère que le mouflon était sélectionné par le loup lorsqu'il était encore abondant, puis que cette sélectivité a fortement diminué avec l'effectif de mouflons. La droite en pointillés est une courbe de tendance ($R^2=0.82$).

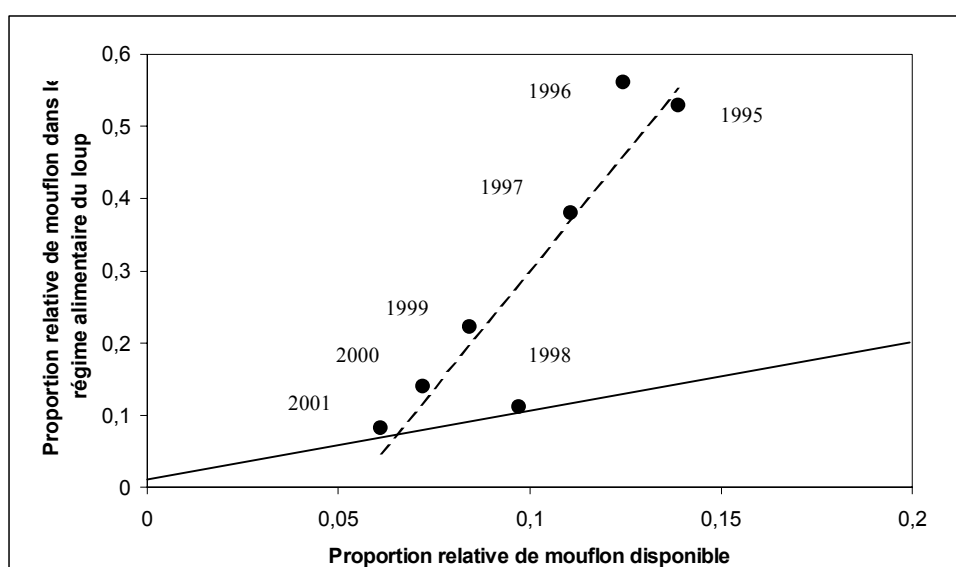
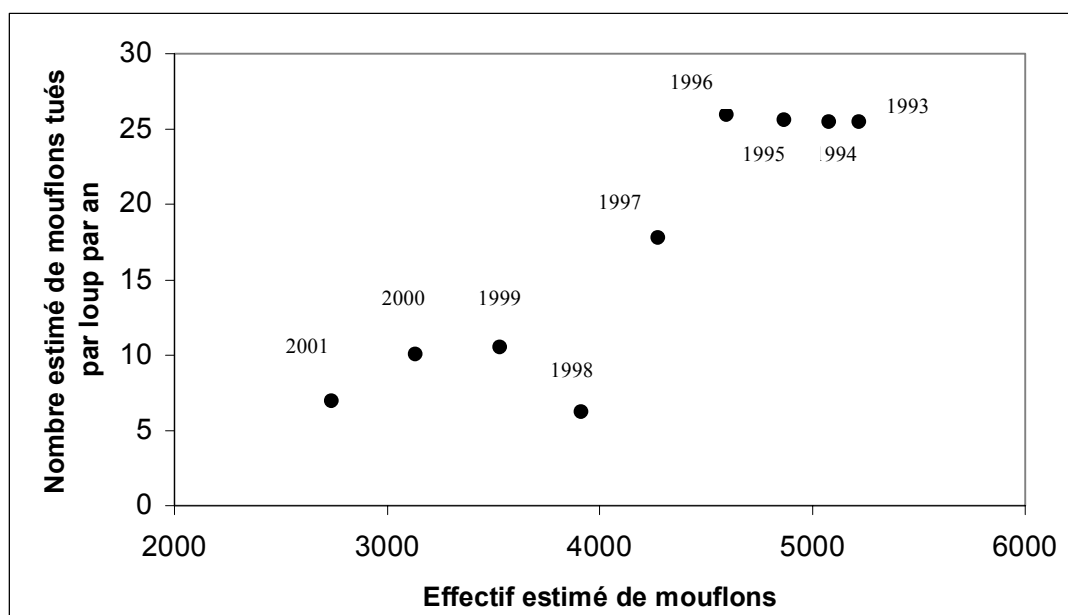
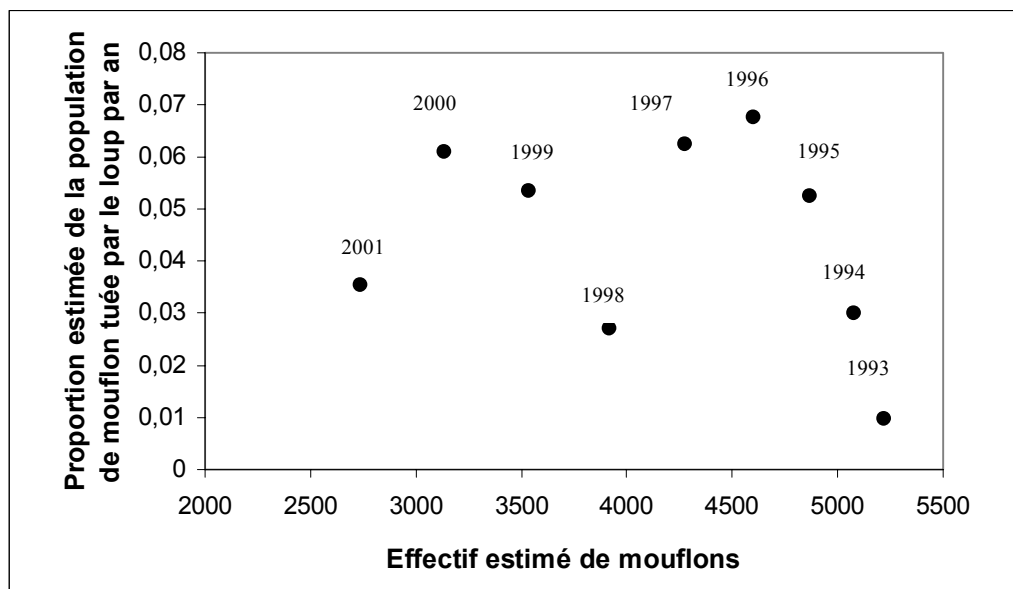


Figure 16 – Variation du nombre estimé de mouflons tués/loup/an en fonction des années et de l'abondance du mouflon. Le nombre de mouflons tués/loup/an a été estimé avec le modèle énergétique décrit en Annexe 1.



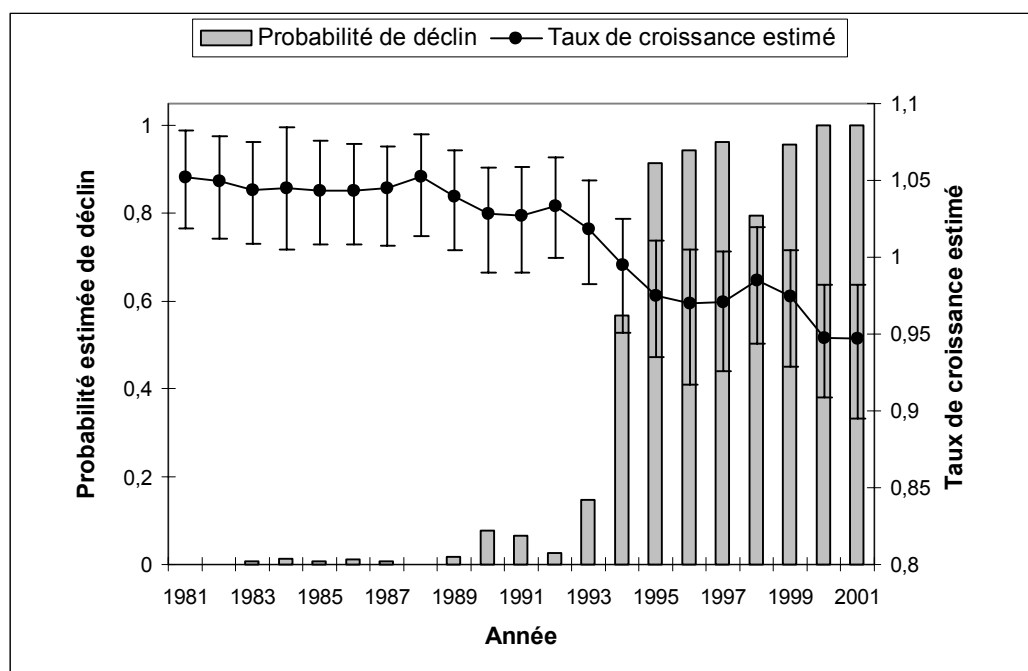
Cependant, du fait de l'accroissement rapide de l'effectif estimé de loups entre 1993 et 1996 (Figure 13), le modèle énergétique prédit un accroissement du nombre total de mouflons tués par an durant cette période. Cette augmentation des prélèvements annuels, associée à une concentration de la prédation due à la diminution de l'effectif de mouflons, a conduit à une augmentation progressive du taux de prédation. Selon nos modèles, et en supposant de façon certainement abusive que les paramètres démographiques moyens des bovidés fournis par Gaillard et al. (2000) (voir Annexe 2) sont valides pour le mouflon du Mercantour, le taux estimé de prédation du mouflon par le loup aurait ainsi augmenté, passant d'environ 1% de la population de mouflons en 1993, à environ 7% de la population en 1996 (Figure 17).

Figure 17 – Variation du taux estimé de prédation du mouflon en fonction des années, et en fonction de l'abondance du mouflon. Le taux de prédation est la proportion de la population de proie tuée annuellement par le loup. Le taux de prédation semble avoir été en augmentation en début de recolonisation du massif, reflétant l'augmentation de l'effectif de loups. La tendance décroissante du taux de prédation à partir de 1997 reflète la stabilisation puis la légère diminution de l'effectif de loups, et la forte diminution de la sélectivité du prédateur pour le mouflon.



Selon nos modèles, la proportion totale de la population de mouflons prélevée annuellement par le loup et par les chasseurs était de l'ordre de 4% en 1993 et aurait atteint environ 11% en 1996. Encore une fois sous l'hypothèse que les paramètres démographiques moyens des bovidés utilisés soient valides pour le mouflon, le modèle de la population de mouflons suggère que des prélèvements annuels totaux dépassant 6 à 9% excèderaient probablement la capacité d'accroissement de la population (valeur médiane résultant de 1000 simulations Monte-Carlo du taux de croissance de la population de mouflon en l'absence de chasse et de prédation = 1.062, 95% CI = 1.026-1.092). Selon ce modèle, la probabilité estimée de déclin de la population aurait dépassé 0.5 dès 1994, et atteint 0.94 en 1996 (Figure 18).

Figure 18 – Estimation rétrospective du taux de croissance annuel de la population de mouflons du Mercantour compte tenu des prélèvements cynégétiques et de la prédation du loup, sur la base de paramètres démographiques moyens des bovidés fournis par Gaillard et al. (2000) (Annexe 2).



A partir de 1997-1998, la sélectivité de la prédation pour le mouflon a fortement diminué (Figure 15). Le nombre estimé de mouflons tués/loup/an a de ce fait fortement décru, semblant se stabiliser à 5-10 individus/loup/an de 1998 à 2001 (Figure 16). Du fait de cette diminution de sélectivité et de la stabilisation puis de la décroissance du nombre estimé de loups à cette période (Figure 13), le modèle énergétique prédit une diminution du nombre total de mouflons tués par an. Le taux estimé de prédation a par conséquent eu tendance à diminuer entre 1996 et 2001 (Figure 17), cette diminution étant modérée par la « concentration » de la prédation due à la raréfaction du mouflon. Selon nos modèles, le taux estimé de prédation était de l'ordre de 7% de la population de mouflons en 1996, et de l'ordre de 4% de la population en 2001.

En outre, selon ces modèles, un total estimé à environ 11% de la population de mouflons était prélevé par an par le loup et les chasseurs en 2001, une estimation similaire à celle de 1996. Les prélèvements totaux ont donc probablement continué d'excéder la capacité d'accroissement de la population, dont la probabilité estimée de déclin est demeurée proche de 1 de 1996 à 2001 (Figure 18).

Le facteur de correction des effectifs comptés de mouflons, estimé à $c \approx 4.9$ sur la base de paramètres démographiques moyens des bovidés, semble peu plausible. De plus, le taux de croissance estimé de l'ordre de 1.06 semble bien inférieur au taux de croissance attendu pour une population de mouflons (J.-M. Gaillard, communication personnelle). Ceci suggère que les paramètres démographiques moyens des bovidés utilisés dans ce travail sont peu adéquats pour la population de mouflon ; les estimations des taux de prédation et taux de croissance du mouflon fournies par ce modèle dans son état actuel sont donc à prendre avec réserves. Néanmoins, ces résultats sont cohérents avec la rapide régression du mouflon observée à partir du milieu de la période d'étude, correspondant au début de la recolonisation du massif par le loup (Figure 14).

B. Chamois

Le graphe de l'évolution des effectifs de chamois de 1981 à 2001 suggère en fin de période un léger infléchissement de la croissance de la population, qui est néanmoins demeurée largement positive malgré la présence du loup (Figure 19).

Tout au long de la période 1993-2001, le loup a consommé le chamois de façon disproportionnellement faible par rapport à son abondance, montrant un degré d'« évitement » relativement stable (Figure 20). Ce degré d'« évitement » a résulté en une utilisation estimée de 20 à 40 individus/loup/an tout au long de la période de présence du prédateur (Figure 21).

Figure 19 – Effectif estimé de chamois dans la zone d'étude au cours de la période 1981-2001. La courbe a été obtenue à partir d'un modèle, sur la base de données de comptage du Parc National du Mercantour corrigées par un facteur d'échelle (Annexe 2). Sur la base de paramètres démographiques d'une population en expansion de chamois (Loison et al. 2002), le facteur de correction des effectifs comptés a été estimé à $c \sim 1.9$.

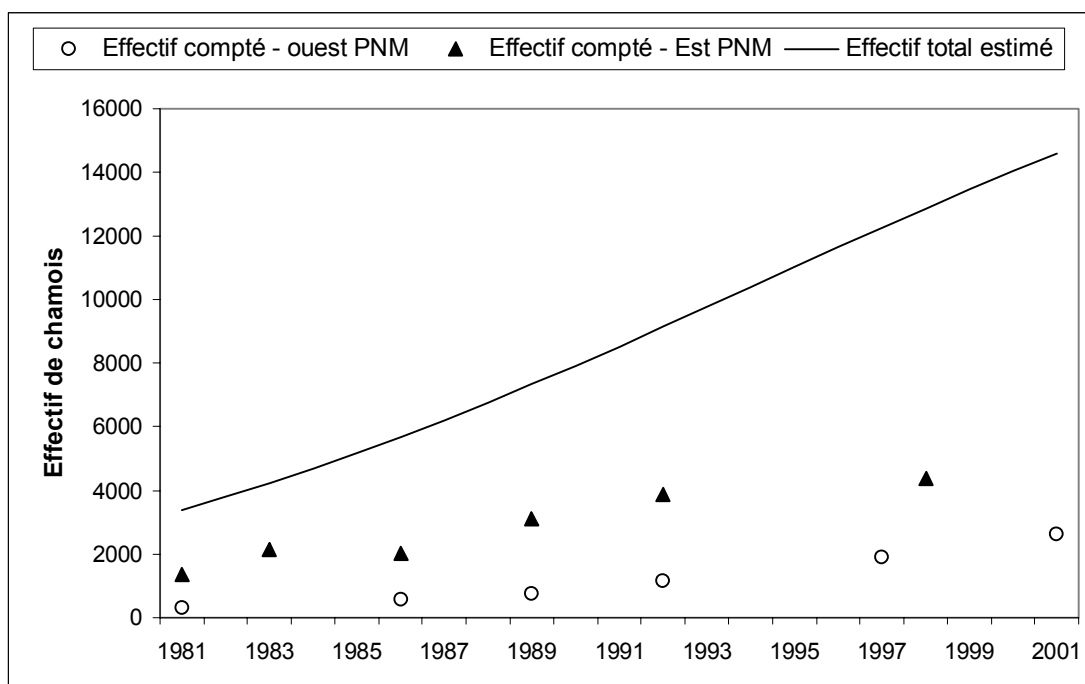


Figure 20 – Proportion relative estimée de chamois dans le régime alimentaire du loup en fonction de son abondance relative par rapport aux principales proies sauvages disponibles (mouflon, chamois, cerf et bouquetin) dans le Mercantour en 1995-2001. Les points situés sur la droite continue de pente égale à 1 correspondent à une absence de sélectivité. Les points situés au-dessus de la droite correspondent à une sélectivité pour le chamois, les points situés au-dessous correspondent à un « évitement » du chamois. Plus les points sont éloignés de la droite, plus le degré de sélectivité ou d'« évitement » est fort.

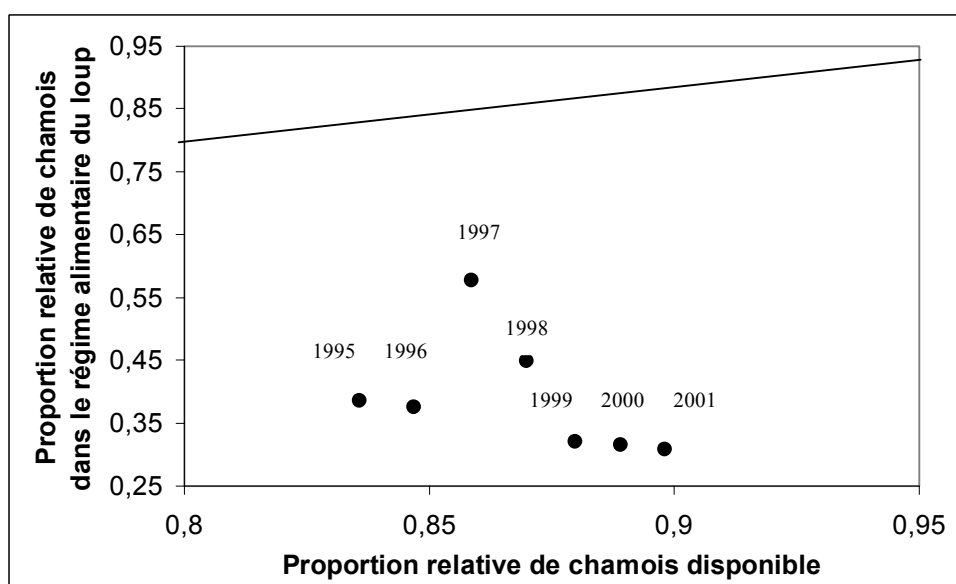
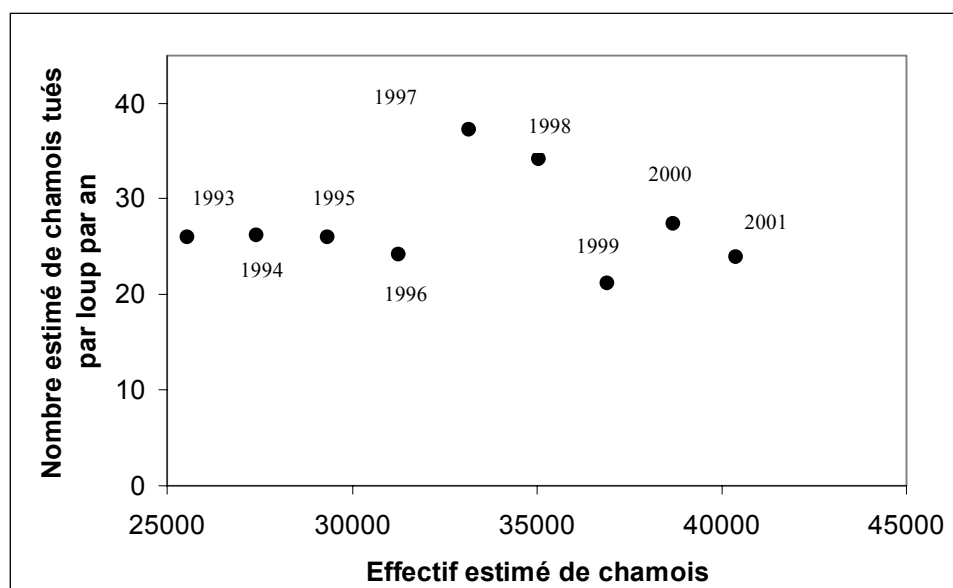


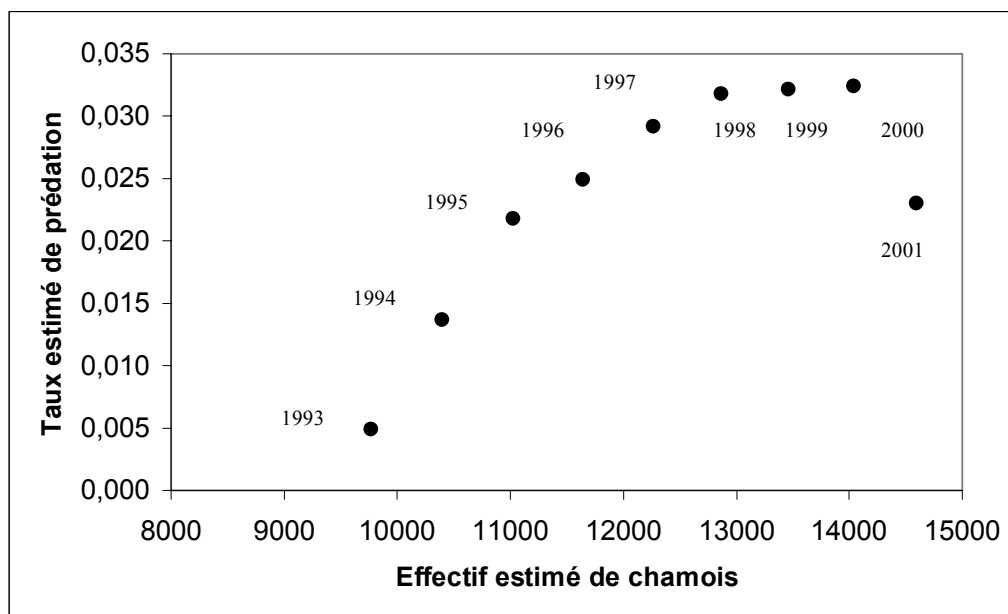
Figure 21 – Variation du nombre estimé de chamois tués/loup/an en fonction des années, et de l’abondance de cette proie. Le nombre de chamois tués/loup/an a été estimé avec le modèle énergétique détaillé en Annexe 1.



Cependant, du fait de l’augmentation de l’effectif de loups entre 1993 et 1997 (Figure 13), le modèle énergétique prédit un accroissement progressif du nombre total de chamois tués par la population de loups par an au cours de cette période. Bien que l’effet de cette augmentation des prélèvements ait été dilué par l’accroissement de l’effectif de chamois, le taux de prédation du chamois s’est accru, selon nos modèles, d’environ 0.5% de la population en 1993 à un peu plus de 3% en 1998-2000 (Figure 22).

A partir de 1997-98, le taux estimé de prédation du chamois a semblé se stabiliser voire diminuer (Figure 22), du fait de la tendance décroissante du nombre estimé de loups (Figure 13) et de la dilution de la prédation liée à l’expansion de la population de chamois. Selon nos modèles, le taux de prédation du chamois n’a donc probablement pas dépassé 3.5% de la population lorsqu’il était maximal en 1998-2000 (Figure 22).

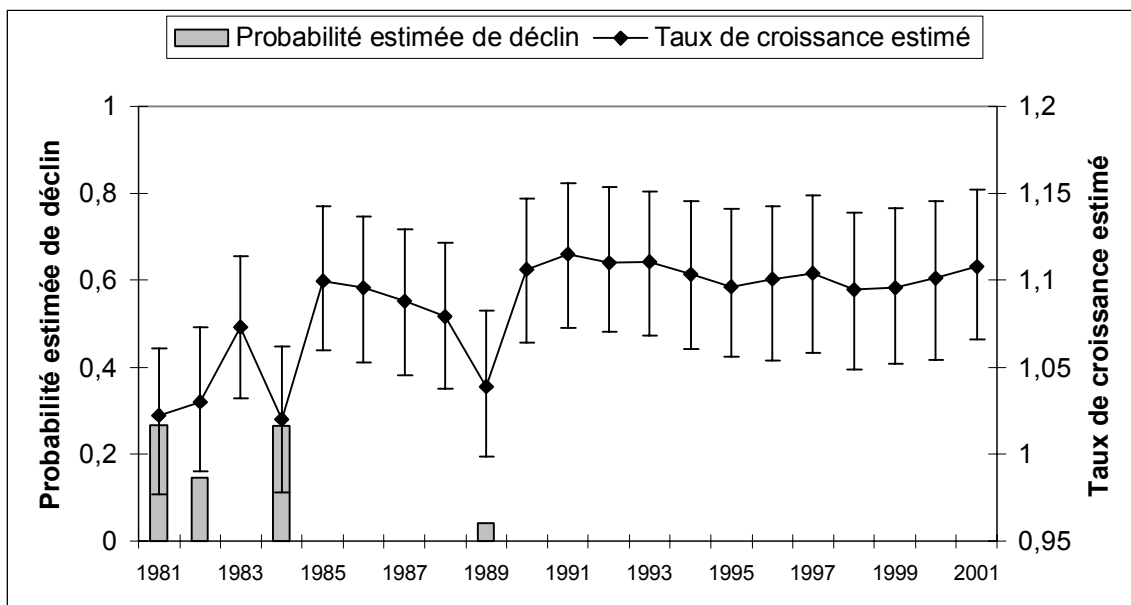
Figure 22 – Variation du taux estimé de prédation du chamois avec les années et en fonction de l'abondance de chamois. Le taux de prédation est la proportion de la population de proie tuée annuellement par le loup. L'augmentation du taux estimé de prédation en début de recolonisation reflète l'augmentation de l'effectif du prédateur. Ultérieurement, la stabilisation puis diminution de l'effectif de loups et la dilution de la prédation liée à l'accroissement de l'effectif de chamois ont conduit à une stabilisation puis diminution du taux estimé de prédation.



Sous l'effet de la dilution des prélèvements cynégétiques, le taux estimé de prélèvement dans la zone d'étude est passé d'environ 9% en 1993 à environ 7% en 1998-2001. Selon nos modèles, une proportion totale relativement stable des effectifs de chamois, de l'ordre de 9 à 10%, a donc été prélevée au total chaque année par le loup et les chasseurs dans la zone d'étude.

Le modèle de la population de chamois (Annexe 2) suggère que la population aurait une capacité d'accroissement de l'ordre de 24% par an (valeur médiane résultant de 1000 simulations Monte-Carlo du taux de croissance de la population de chamois en l'absence de chasse et de prédation = 1.24, 95% CI = 1.19-1.28). La mortalité due à la chasse et à la prédation dans le Mercantour était donc probablement tout à fait soutenable par la population de chamois. Ces résultats sont compatibles avec le taux de croissance estimé toujours supérieur à 1 (Figure 23) et la tendance croissante de la population de chamois observée tout au long de la recolonisation du massif par le loup (Figure 14).

Figure 23 – Estimation rétrospective du taux de croissance annuel et de la probabilité de déclin de la population de chamois du Mercantour compte tenu des prélèvements cynégétiques et de la prédation du loup (Annexe 2).



V. DISCUSSION - CONCLUSION

A. Validité de l'approche utilisée et futures priorités

Le système loup/proies du Mercantour est particulièrement complexe en raison du grand nombre d'espèces d'ongulés sauvages présentes et de la disponibilité saisonnière d'ongulés domestiques. En outre, peu de données empiriques sont à l'heure actuelle disponibles sur la prédation et sur les populations d'ongulés sauvages. Nous avons donc choisi une approche de modélisation, permettant de synthétiser les diverses données empiriques disponibles et de les compléter par des données bibliographiques, pour fournir une première estimation de l'impact du loup sur les principales populations de proies dans le Mercantour.

Cette première évaluation repose sur plusieurs hypothèses simplificatrices, supposant notamment que la composition du régime alimentaire du loup reflète la prédation ; la relation entre régime alimentaire et prédation est en réalité probablement beaucoup plus complexe. De plus, les résultats obtenus en ce qui concerne les effectifs de proies, les taux de croissance et les taux de prédation sont conditionnels à la validité des valeurs utilisées pour les paramètres des modèles. Toutefois, l'approche Monte-Carlo a permis de compenser en partie l'utilisation de valeurs imprécises, puisqu'elle a permis de prendre en compte, pour chaque paramètre, toute la gamme de valeurs considérées comme plausibles. Ainsi, malgré la relative simplicité du modèle énergétique, la comparaison de différents résultats des simulations avec des valeurs observées sur le terrain (e.g., nombre d'ongulés domestiques tués) ou des valeurs de la littérature (e.g., demande énergétique individuelle, proportion de jeunes dans la population...) montre qu'il a fourni des estimations tout à fait réalistes (Annexe 1). De plus, nous avons pu reconstruire avec succès les tendances observées des effectifs de mouflon et de chamois (Annexe 2), suggérant que nos modèles ont capturé une part importante de la dynamique du système.

L'approche de modélisation que nous avons choisie permet d'autre part d'identifier les futures priorités en termes de collecte de données pour évaluer plus précisément l'impact du loup sur les populations de proies sauvages.

Ainsi, du fait de la structure du modèle énergétique, les estimations du nombre de proies tuées par le prédateur sont apparues très sensibles aux variations d'effectif et de régime alimentaire de la population de loups. La validation de ces deux types d'informations serait donc prioritaire. Dans ce travail, nous avons utilisé des effectifs hivernaux de loups estimés par comptage répétés de traces dans la neige (données du Parc National du Mercantour), mais l'incertitude associée à ces estimations est inconnue. A l'avenir, des estimations plus fiables des effectifs annuels de loups, obtenues à partir des résultats des travaux de typage génétique des fèces menée par P. Taberlet (Université de Grenoble), pourraient être utilisées. Nous avons d'autre part estimé le régime alimentaire du loup sur la base d'une partie des fèces récoltées dont l'identité spécifique a été vérifiée par typage génétique (données P. Taberlet). Bien que cette approche réduise le biais lié à l'inclusion de fèces de chien ou de renard pour l'estimation du régime alimentaire, la taille d'échantillon en a été considérablement réduite (Annexe 5). Le typage d'un plus grand nombre de fèces permettrait de préciser le régime alimentaire du loup et notamment ses variations saisonnières. Le modèle de Weaver (Weaver 1993) que nous avons utilisé pour estimer la biomasse relative des différentes espèces proies consommées a été obtenu sur la base de systèmes loup-proies Nord-américains, et sa validité dans un contexte européen peut être questionnable (L. Boitani, comm. pers.). Le régime alimentaire du loup devrait être réévalué sur la base de modèles européens pour valider les résultats de ce travail.

Dans le modèle énergétique, les paramètres liés à la physiologie et à la biologie de la population de loups se sont en revanche révélés peu influents sur l'estimation du nombre de proies tuées, ce qui justifie notre choix d'utiliser une large gamme de valeurs (Annexes 1 et 2) et révèle qu'il n'est pas prioritaire d'obtenir des données empiriques sur ces paramètres.

L'estimation d'un facteur de correction des effectifs comptés d'ongulés selon la méthode décrite en Annexe 2 est apparue très sensible aux paramètres démographiques utilisés pour la population étudiée. Pour préciser l'impact du loup, il serait donc nécessaire d'obtenir des données empiriques sur la démographie des populations de proies dans la zone d'étude, notamment en ce qui concerne le mouflon, pour lequel le facteur de correction estimé à $c \approx 4.9$ semble peu plausible.

Comme attendu chez les populations d'ongulés (Gaillard et al. 2000), la survie des adultes s'est révélée être un paramètre particulièrement influent sur le taux de croissance des populations. La répartition des prélèvements du loup entre les différentes classes d'âge des populations de proies, inconnue à l'heure actuelle, a donc probablement une influence relativement importante sur l'impact de la prédation.

Nous avons utilisé des modèles simples et déterministes des populations d'ongulés car nous ne disposons pas à l'heure actuelle de données justifiant des modèles plus détaillés, incorporant par exemple une densité-dépendance. En outre, nous avons dans ce travail supposé que la prédation et la chasse étaient toutes deux des sources de mortalité additives. L'observation de fortes mortalités chez le mouflon lors d'hivers sévères avant la recolonisation du loup (B. Lequette, communication personnelle) suggère cependant que la prédation a probablement été partiellement compensatoire au moins chez cette espèce. Des scénarios impliquant divers degrés de compensation pourraient être envisagés, qui auraient pour conséquence de diminuer l'impact estimé des prélèvements.

B. Un scénario concernant les interactions loup-proies en 1993-2001

Les résultats de ce travail suggèrent que le processus de recolonisation du massif par le prédateur a provoqué des changements de vulnérabilité des proies sauvages (augmentation de vigilance) et domestiques (augmentation du degré de protection des troupeaux), qui ont ensuite pu agir rétroactivement sur l'utilisation des ongulés par le loup. De ce fait, la recolonisation du massif du Mercantour semble s'être accompagnée de deux grandes phases d'utilisation des proies par le prédateur.

Des proies très vulnérables au début de la recolonisation du massif par le loup

Lors du début de la recolonisation, les mouflons étaient en moyenne moins vigilants que les chamois. Cette moindre vigilance les a probablement rendus plus vulnérables, puisque la probabilité de succès d'une attaque augmente lorsque la distance de fuite des proies diminue, et que, de ce fait, la prédation s'exerce spontanément sur les proies les moins vigilantes (Fitzgibbon 1989, Krause & Godin 1996). Par ailleurs, le mouflon est relativement mal adapté aux régions alpines, éprouvant notamment de la difficulté à se déplacer et à se nourrir lorsque l'enneigement est important (Office National de la Chasse 1994). Ces facteurs de vulnérabilité ont probablement été à l'origine de la forte sélectivité pour le mouflon que le loup exhibait au début de la recolonisation du massif.

En début de recolonisation, les loups bénéficiaient par ailleurs de la présence saisonnière d'ongulés domestiques abondants et très peu protégés, qui constituaient une part importante

de leur régime alimentaire estival. Ce subside temporaire de proies, advenant chaque année en pleine saison d'élevage des louveteaux, a pu faciliter l'accroissement de la densité de loups lors de la recolonisation du massif par le prédateur.

L'accroissement de l'effectif de loups associé au processus de recolonisation a conduit à une augmentation progressive du taux de prédation du mouflon entre 1993 et 1996. La combinaison de la mortalité due au loup et aux activités cynégétiques a rapidement excédé la capacité d'accroissement de la population de mouflons, qui est entrée dans une phase de décroissance dès le début de la recolonisation du massif par le loup. La diminution de l'effectif de mouflon, en concentrant les pertes, a alors stimulé l'augmentation des taux de prédation et de prélèvements cynégétiques avec les années, accélérant ainsi le recul de la population de mouflons.

Durant la même période, le chamois était une espèce proie importante dans le régime alimentaire du loup, mais néanmoins « évitée » par rapport aux autres espèces disponibles. Le taux de prédation du chamois a augmenté progressivement entre 1993 et 1996 du fait de l'augmentation de l'effectif de loups associée à la recolonisation du massif. En revanche, le taux de prélèvements cynégétiques a eu tendance à diminuer, du fait de la dilution des pertes induite par l'augmentation de l'effectif de chamois. Malgré l'augmentation du taux de prédation, les prélèvements totaux subis par la population de chamois durant cette période sont demeurés très inférieurs à sa capacité d'accroissement, et la population a donc continué de croître.

Après quelques années de présence: un bilan énergétique plus difficile à boucler ?

Cependant, après quelques années de présence du loup, la vulnérabilité des ovins domestiques en estive a diminué du fait de la mise en place progressive de mesures de protection efficaces par les éleveurs. La ressource saisonnière qu'ils représentaient pour le loup lors de la période la plus critique de leur cycle annuel est donc devenu de moins en moins accessible.

De plus, sous l'effet de la prédation, la vigilance individuelle du mouflon et du chamois a progressivement augmenté, conduisant probablement à une diminution du succès de capture du prédateur pour les deux espèces d'ongulés sauvages jusqu'ici les plus utilisées. En même

temps, la raréfaction du mouflon conduisait à une diminution progressive du taux de rencontre du loup pour cette espèce, qui était jusque là fortement sélectionnée.

Après quelques années de présence du prédateur, les trois espèces proies qui composaient jusque là la plus grande partie du régime alimentaire du loup sont donc probablement devenues plus coûteuses à capturer. La population de loups a alors pu rencontrer plus de difficultés pour boucler son bilan énergétique, notamment en période d'élevage des jeunes, où les besoins sont les plus élevés de l'année et étaient jusque là largement comblés par les ovins domestiques peu protégés.

A cette période, le loup a semblé diversifier son régime alimentaire, incluant d'autres espèces telles le bouquetin et le cerf. Simultanément, la sélectivité pour le mouflon a fortement diminué, probablement en relation avec l'augmentation de la vigilance et la raréfaction de cette espèce proie. Du fait de cette moindre sélectivité et de la tendance décroissante du nombre de loups, le taux de prédation a pu tendre à diminuer.

Le taux de prédation du chamois a eu lui aussi tendance à diminuer, du fait de la tendance décroissante du nombre de loups et de l'augmentation de l'effectif de chamois. Simultanément, le taux de prélèvements cynégétiques continuait de décroître, et l'addition de ces deux sources de mortalité n'a, selon nos simulations, jamais excédé la capacité d'accroissement de la population de chamois au cours de la période d'étude. Celle ci a par conséquent poursuivi sa croissance.

C. Implications

Les modèles présentés dans ce travail ne permettent pas de faire des prédictions prospectives concernant l'évolution des effectifs d'ongulés en présence du loup sous différents scénarios de prélèvements cynégétiques. De telles prédictions nécessiteraient notamment de connaître les réponses fonctionnelles et numériques du loup à différentes densités de proies. Une étude des réponses du loup à court et à long terme à des variations d'abondance des proies, une fois la population de loups bien établie, serait nécessaire pour mieux comprendre les mécanismes de la prédation et pour pouvoir envisager des études de type plus prospectif.

L'approche et les modèles proposés, éventuellement améliorés par l'utilisation de paramètres démographiques estimés empiriquement pour chaque population de proies, pourraient toutefois être utilisés pour estimer les prélèvements cynégétiques compatibles avec le maintien d'une population d'ongulés en présence d'une population de loups d'effectif donné. L'observation de la réaction du système à l'application de ces prélèvements cynégétiques (croissance, stabilité ou décroissance de la population d'ongulés, réponse numérique du prédateur, variation de la sélectivité de la prédation) procurerait ensuite des données utilisables pour améliorer les modèles, et réestimer les prélèvements cynégétiques supportables par la population de proies sur cette nouvelle base. Ce type de démarche est une forme de « gestion adaptative », une approche cyclique consistant à intégrer dans des modèles les informations scientifiques disponibles sur un système, observer les conséquences des décisions de gestion pour améliorer la connaissance de ce système, et intégrer ces nouvelles informations dans les modèles pour améliorer éventuellement les choix de gestion (Walters 1986).

Le présent travail a par ailleurs fourni une évaluation de l'efficacité des principales méthodes utilisées pour protéger les troupeaux ovins contre les attaques de loups. Le degré d'efficacité des techniques de prévention a des implications importantes pour les gestionnaires, car il peut constituer un critère de décision en termes par exemple d'allocation de ressources financières à la prévention, du mode de compensation des dommages, ou du contrôle éventuel de la population de loups.

L'utilisation de chiens de protection et le parage ou le regroupement des troupeaux la nuit se sont révélées des techniques efficaces dans la plupart des cas, permettant d'éviter une grande partie des dommages. Ce résultat est un argument en faveur d'une compensation des dommages conditionnelle à la mise en place effective de mesures de prévention par les éleveurs. Cependant, l'efficacité des chiens s'est révélée variable selon les troupeaux, et les raisons de cette hétérogénéité devraient être étudiées. Des causes potentielles pourraient par exemple être le pedigree des chiens, la topographie et le couvert forestier caractérisant l'estive, le degré d'attachement affectif des chiens aux troupeaux, etc..

En outre, l'utilisation des mesures de préventions peut être plus ou moins aisée selon les pâturages. Par exemple, une forte pente peut rendre difficile l'utilisation d'enclos, et un important couvert forestier est susceptible de retarder la détection de l'approche d'un loup par les chiens de protection. Si la compensation des dommages aux troupeaux était effectivement conditionnelle à l'utilisation de mesures de prévention par les éleveurs, il serait nécessaire de

déterminer si la faible efficacité des chiens de protection pour certains troupeaux peut être améliorée (par exemple s'il s'agit d'un défaut d'attachement des chiens au troupeau) ou non (par exemple si une topographie difficile de l'alpage est en cause), afin de prendre en compte la faisabilité de la mise en place de ces méthodes.

La protection de certains troupeaux a pu conduire le loup à reporter les attaques sur d'autres troupeaux en fonction de leur degré relatif de protection, et l'on ne sait pas ce qu'il adviendrait si tous les troupeaux étaient protégés. Il est plausible que l'efficacité des mesures de prévention puisse varier dans le temps, du fait par exemple de variations de la disponibilité des ongulés sauvages, de modifications comportementales chez le loup, ou encore de l'acquisition d'expérience par les éleveurs, les bergers et les chiens de protection. Il est impossible de prédire l'évolution de l'efficacité des techniques de prévention des dommages dans le futur, et il paraît donc nécessaire de réévaluer périodiquement l'effet des méthodes utilisées, dans une démarche adaptative permettant d'ajuster les choix de gestion à la capacité des éleveurs à prévenir les dommages.

D. Conclusion

Depuis la recolonisation du massif du Mercantour par le loup, l'impact du prédateur sur les ongulés sauvages et domestiques ainsi que la protection légale de l'espèce sont à l'origine de violentes controverses, localement et à l'échelle nationale. L'intolérance pour le prédateur a été à l'origine de braconnage et d'empoisonnements dans la région du Mercantour, qui sont susceptibles de menacer la population locale de loups. Dans ce contexte caractérisé par de violentes controverses, il a paru important d'étudier les possibilités de réduction des dommages aux troupeaux par l'utilisation de mesures de prévention, et de fournir une première évaluation objective de l'impact du loup sur les principales populations de proies sauvages du massif.

Ce travail a concerné un système prédateur-proies très mal connu, pour lequel peu de données empiriques sont à l'heure actuelle disponibles. L'objectif était d'assembler les différents éléments disponibles de ce "puzzle" pour produire une première esquisse du fonctionnement du système. L'ensemble obtenu constitue un premier outil de réflexion sur le système loup-proies du Mercantour, qui peut être utilisé dans le cadre d'une réflexion globale sur la gestion des conséquences écologiques, socio-économiques et humaines du retour du loup dans les Alpes françaises. Cet outil serait applicable à d'autres zones d'études et d'autres populations

de loups et d'ongulés. De plus, du fait de leur structure générale, les modèles développés pourraient être modifiés pour être adaptés à l'étude de systèmes prédateur-proies mal connus impliquant d'autres espèces de grands carnivores.

VI. REFERENCES CITEES

- Abrams, P.A. and H. Matsuda, 1993. Effects of adaptive predatory and anti-predator behaviour in a two-prey-one-predator system. *Evol. Ecol.* 7: 312-326.
- Abrams, P.A. and H. Matsuda, 1996. Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology* 77: 610-616.
- Abrams, P.A. and H. Matsuda, 2004. Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. *Population ecology* 46(1):13-25.
- Adamszewski, J.Z., R.J. Hudson and C.C. Gates, 1993. Winter energy balance and activity of female caribou on Coats island, Northwest Territories: the relative importance of foraging and body reserved. *Can. J. Zool.* 71: 1221-1229.
- Angelstam, P., E. Lindström and P. Widen, 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* 62: 199-208.
- Arnold W, T. Ruf, S. Reimoser, F. Tataruch, K. Onderscheka and F. Schober, 2004. Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red deer (*Cervus elaphus*). *Am. J. Physiol. - Regul. Integr. Comp. Physiol.* 286 (1): R174-R181.
- Bachman, G.C., 1993. The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *An. Behav.*, 46: 233-244.
- Berger, J., J.E. Swenson and I. Persson, 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from the Pleistocene extinctions. *Science* 291: 1036-1039.
- Bernard, D., 2000. *Des loups et des hommes. Histoires et traditions populaires*. De Borée.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki and J.-F. Giroux, 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *J. Anim. Ecol.* 71: 88-98.
- Blanco, J. C., L. Cuesta, and S. Reig, eds, 1990. El lobo (*Canis Lupus*) en Espana : situacion, problematica y apuntes sobre su ecologia. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentacion, Icona, Publicaciones del Instituto Nacional para la Conservacion de la Naturaleza, Madrid.
- Blanco, J.C., S. Reig and L. de la Cuesta, 1992. Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biol. Cons.* 60: 73-80.
- Blumstein, D. T., 2002. Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *J. Biogeogr.* 29:685-692.
- Boertje, R.D. and R.O. Stephenson, 1992. Effect of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska. *Can. J. Zool.* 70: 2441-2443.

Boisaubert, B. et D. Mouron, 1997. La situation du chevreuil en France. Bull. Mens. ONC 218 : 22-25.

Boitani, L., 1992. Wolf research and conservation in Italy. Biol. Cons. 61 : 125-132.

Boitani, L., 1995. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships. Pp. 3-12 in Carbyn, L.N., S.H. Fritts and D.R. Seip, eds. *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute. Occasional Publication n°35. 642 pp.

Boyd, D.K., R.R. Ream, D.H. Pletscher and M.W. Fairchild, 1994. Prey taken by colonizing wolves and hunters in the Glacier National Park area. J. Wildl. Manage. 58: 289-295.

Brand, C.J. and L.B. Keith, 1979. Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. J. Wildl. Manage. 43: 827-849.

Calef, G., 1995. *Caribou and the barren lands*. Firefly, Toronto, Ontario

Cooper, S.M., 1990. The hunting behaviour of spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) in a region containing both sedentary and migratory populations of herbivores. Afr. J. Ecol. 28: 131-141.

Crampe, J.-P., J.-M. Gaillard et A. Loison, 2002. L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). Can. J. Zool. 80(7) : 1306-1312

Crête, M. and R. Lemieux, 1996. Population dynamics of coyotes colonizing the boreal forest of southeastern Quebec. J. Wildl. Res. 1: 99-105.

Cugnasse, J.-M., 1995. L'animal sauvage peut-il être un atout économique ? Bull. Mens. ONC 218 : 36-41.

DelGiudice, G.D., 1998. Surplus killing of white-tailed deer by wolves in northcentral Minnesota. Journal of Mammalogy 78: 227-235.

Del Giudice, G.D., F.J. Singer and U.S. Seal, 1991. Physiological assessment of winter nutritional deprivation in elk of Yellowstone National Park. J. Wildl. Manage. 55(4): 653-664.

DelGiudice, G.D., F.J. Singer, U.S. Seal and G. Bowser, 1994. Physiological responses of Yellowstone bison to winter nutritional deprivation. J. Wildl. Manage. 58(1):24-34.

DelGiudice, G.D., R.A. Moen, F.J. Singer and M.R. Riggs, 2001. Winter nutritional restriction and simulated body condition of Yellowstone elk and bison before and after the fires of 1988. Wildl. Monogr. 147

DelGiudice GD, Riggs MR, Joly P, Pan W, 2002. Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. J. Wildl. Manage. 66 (3): 698-717.

- Diamond, J.M., 1989. The present, past and future of human-caused extinctions. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 325:469-477.
- Dumont, A., M. Crête, J.P. Ouellet et al., 2000. Population dynamics of northern white-tailed deer during mild winters: evidence of regulation by food competition. *Can. J. Zool.* 78(5): 764-776.
- Erlich, P.R. and C.G. Daily, 1993. Population extinction and saving biodiversity. *Ambio* 22: 64-68.
- Fitzgibbon, C.D., 1989. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thompson's gazelles hunted by cheetah. *An. Behav.* 37: 508-510.
- Fitzgibbon, C. D. 1990. Why do hunting cheetah prefer male gazelles? *An. Behav.* 40:837-845.
- Forbes, G.J. and J.B. Theberge, 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Can. J. Zool.* 74: 1511-1520
- Fritts, S. H., and Mech, L. D., 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* No. 80.
- Fritts, S.H., E.E. Bangs, J.A. Fontaine, W.G. Brewster and J.F. Gore, 1995. Restoring wolves to the northern Rocky Mountains of the United States. Pp 107-125 in L.N. Carbyn, S.H. Fritts and D.R. Seip, eds. *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. Can. Circumpolar Inst., Occas. Publ. 35, Univ. Alberta Edmonton, Canada.
- Fuller, T.K., 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Mono.* 105: 1-41.
- Fuller, T.K. and P.R. Sievert, 2001. Carnivore demography and the consequences of changes in prey availability. In J.L. Gittleman, S.M. Funk, D. Macdonald and R.K. Wayne (eds), *Carnivore Conservation*. Cambridge Univ. Press, England.
- Fuller, T.K., 1991. Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Can J. Zool.* 69 (2): 283-287.
- Furness, R. W., 1978. Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. *J. Anim. Ecol.* 47:39-53.
- Gaillard, J.M., M. Festa-Bianchet, N.G. Yoccoz, A. Loison and C. Toïgo, 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 367-393
- Gaillard, J.M., A. Loison and C. Toïgo, 2003. Variation in life-history traits and realistic population models for wildlife management: the case of ungulates. Chapter 8, p. 115-132 In Festa-Bianchet, M. and Apollonio, M., eds. *Animal behaviour and wildlife conservation*. Island Press.

- Gaston, K.J. and J.I. Spicer, 1998. *Biodiversity, an introduction*. Blackwell Science.
- Gese, E.M., R.L. Ruff and R.L. Crabtree, 1996. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *An. Behav.* 52: 1025-1043 Part 5. Gill 1990
- Gill, R.M.A., 1990. *Monitoring the status of European and North American cervids*. GEMS Information Series n°8, Global Environment Monitoring System, United Nation Environment Programme, Mairobi, Kenya, pp. 1-277.
- Ginsberg, J.R. and D.W. Mac Donald, eds. 1990. *Foxes, wolves, jackals and dogs: an action plan for the conservation of canids*. IUCN/SSC canid specialist group, Gland, Switzerland.
- Gittleman, J.L., S. M. Funk, D.W. Macdonald and R.K. Wayne, 2001. Why 'carnivore conservation'? In *Carnivore Conservation*, Conservation Biology 5, Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. and Wayne, R.K., eds. Cambridge Univ. Press.
- Gleeson, S.K. and D.S. Wilson, 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. *Oikos* 46: 139-144.
- Gonzalez, G. and J.P. Crampe, 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Can. J. Zool.* 79(11):2072-2079.
- Griffin, A.S., Blumstein, D.T. and Evans, C.S., 2000. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Cons. Biol.*, 14(5): 1317-1326.
- Harrison, R.L., 1997. A comparison of gray fox ecology between residential and undeveloped rural landscapes. *J. Wildl. Manage.* 61: 112-122.
- Hebblewhite, M. and D.H. Pletscher, 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Can. J. Zool.* 80:800-809.
- Hilton, G.M., Cresswell, W. and Ruxton, G.D., 1999. Intra-flock variation in the speed of response on attack by an avian predator. *Behav. Ecol.*, 10:391-395.
- Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theo. Pop. Biol.* 12: 197-229.
- Holt, R.D., 1983. Optimal foraging and the form of the predator isocline. *Am. Nat.* 122: 521-541.
- Holt, R. D., and J. H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 495–520.
- Huggard, D.J., 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *J. Wildl. Manage.* 57(2): 382-388
- Illius, A.W. and C. Fitzgibbon, 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Anim. Behav.* 47(2): 481-484.
- Jablonski, D., 1991. Extinctions: a paleontological perspective. *Science* 253 : 754-757.

- Jedrzejewski W, B. Jedrzejewska, H. Okarma and A.L. Ruprecht, 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia* 90(1):27-36.
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewski and L. Szymura, 1995. Weasel population response, home range and predation on rodents in a deciduous forest in Poland. *Ecology* 76: 179-195.
- Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Selva N, Zub K, Szymura L, 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83 (5): 1341-1356.
- Joly, D.O. and F. Messier, 2000. A numerical response of wolves to bison abundance in Wood Buffalo National Park, Canada. *Can. J. Zool.* 78: 1101-1104
- Krause J. and Godin, J.-G.J., 1996. Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behav. Ecol.* 7:264-271.
- Kunkel KE, Pletscher DH, Boyd DK, Ream RR, Fairchild MW, 2004. Factors correlated with foraging behavior of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *J. Wildl. Manage.* 68 (1): 167-178.
- Landa, A., O. Strand, J.E. Swenson and T. Skogland, 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. *Can. J. Zool.* 75: 1292-1299.
- Lawton, J.H. and R.M. May, 1995. *Extinction rates*. Oxford Univ. Press.
- Lima, S. L., 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Study Behav.* 27:215-290.
- Loison A., Toïgo, C., Appolinaire, J. and Michallet, J., 2002. Population dynamics and demographic processes in colonising populations of ungulates: chamois and ibex as case studies. *Journal of Zoology*, London, 256: 199-205.
- Lopez, B.H., 1978. *Of Wolves and Men*. Charles Scribner's Sons, New York. 309 pp
- Loubert-Davaine, X., 2004. *Loup et droit*. Les Cahiers du CRIDEAU n°10. PULIM, Limoges (ed).
- Maillard, D., P. Duncan, J.-M. Gaillard et P. Gaultier, 1999. Le retour des grands mammifères sauvages dans la région méditerranéenne française. *Forêt Méditerranéenne*, t. XX (1) : 9-15.
- McLean, I.G., Lundie-Jenkins, G. and Jarman, P.J., 1996. Teaching and endangered mammal to recognise predators. *Biol. Cons.* 56: 51-62.
- Mech, L.D., 1970. *The wolf. Ecology and behaviour of an endangered species*. Univ. of Minnesota Press.

- Mech, L.D., 1977. Productivity, mortality and population trends of wolves in northeastern Minnesota. *J. Mammal.* 58: 559-574.
- Mech, L.D., 1995. The challenge and opportunity of recovering wolf populations. *Cons. Biol.* 270-278.
- Mech, L.D., R.E. McRoberts, R.O. Peterson and R.E. Page, 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56: 615-627.
- Mech, L.D., D.W. Smith, K.M. Murphy and D.R. McNulty, 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *J. Wildl. Manage.* 65(4):998-1003.
- Meriggi, A., A. Brangi, C. Matteucci and O. Sacchi. 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography.* 19:287-295.
- Messier, F., 1985. Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.* 63(2): 239-245.
- Messier, F., 1994. Ungulate population models with predation – A case study with the north-American moose. *Ecology* 75(2): 478-488.
- Messier, F., 1995. Trophic interactions in two northern wolf-ungulate systems. *Wildl. Res.* 22 (1): 131-146.
- Modafferi, R.D. and E.F. Becker, 1997. Survival of radiocollared adult moose in lower Susitna River Valley, southcentral Alaska. *J. Wildl. Manage.* 61(2): 540-549.
- Mouron, D. et B. Boisaubert, 1997. Le sanglier en France. *Bull. Mens. ONC* 218 : 26-29.
- Muyard, F., 1998. *Le loup et la Loi du XIVe siècle à nos jours. Histoire d'une hantise populaire.* Tac Motifs, Spéracèdes.
- Nagy, K.A., I.A. Girard and T.K. Brown, 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annu. Rev. Nutr.* 19: 247-277.
- Nelson, E.H., C.E. Matthews and J.A. Rosenheim, 2004. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behaviour. *Ecology* 85(7):1853-1858.
- Nelson, M.E., and L.D. Mech, 1986. Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50(3): 471-474.
- Norbury, G.L, D.C. Norbury and R.P. Heyward, 1998. Behavioral responses of two predator species to sudden declines in primary prey. *J. Wildl. Manage.* 62 (1): 45-58.
- Nowell, K. and P. Jackson, eds. 1996. *The wild cats: status survey and conservation action plan.* IUCN/SCC Cat Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Office National de la Chasse, 1994. *Le mouflon de Corse.* Brochures techniques de l'Office National de la Chasse, n°21.

Okarma, H., B. Jedrzejewska, W. Jedrzejewski, Z.A. Krasinski and L. Milkowski, 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop and man-related factors on ungulate mortality in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Acta Therio.* 40(2): 197-217.

Owen-Smith, N., 1987. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13:351-362.

Parker, K.L., 2003. Advances in the nutritional ecology of cervids at different scales. *Ecoscience* 10(4) : 395-411.

Parker, K.L., M.P. Gillingham, T.A. Hanley and C.T. Robbins, 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildl. Mono.* 143 : 1-48.

Patterson BR, Messier F, 2000. Factors influencing killing rates of white-tailed deer by coyotes in eastern Canada. *J. Wildl. Manage.* 64 (3): 721-732.

Patterson, B.R. and F. Messier, 2003. Age and condition of deer killed by coyotes in Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 81 (11): 1894-1898

Perry G and E.R. Pianka, 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends Evol. Ecol.* 12 (9): 360-364.

Peterson, R.O. and D.L. Allen, 1974. Snow conditions as a parameter in moose-wolf relationships. *Naturalist Canadien* 101: 481-492.

Polis, G.A. and S.D. Hurd, 1996. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous inputs from the ocean supports high secondary productivity on small island and coastal land communities. *Am. Nat.* 147: 396-423.

Polis, G.A., W.B. Anderson and R.D. Holt, 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 289-316.

Post, E., R.O. Peterson and N.C. Stenseth, 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401 (6756): 905-907.

Post, E. and N.C. Stenseth, 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 67 (4): 537-543.

Poszig, D. and J.B. Theberge, 2000. Gray wolf, *Canis lupus lycaon*, responses to shifts of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, adjacent to Algonquin Provincial Park, Ontario. *Can. Field Nat.* 114(1): 62-71.

Potvin, F., J. Huot and F. Duchesneau, 1981. Deer mortality in the Pohenegamook wintering area, Quebec. *Can. Field Nat.* 95(1) 80-84.

- Poulle, M.-L., Carles, L. and B. Lequette, 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52:357-368.
- Poulle, M.-L., Houard, T. and B. Lequette, 1998. Prédation exercée par le loup sur le mouflon et le chamois dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 15 (Hors série Tome 1).
- Poulle, M.-L., T. Dahier, R. de Beaufort and C. Durand, 2000. *Le loup en France*. Programme Life Nature. Rapport Final 1997-1999.
- Purvis, A., G.M. Mace and J.L. Gittleman, 2001. Past and future carnivore extinctions: a phylogenetic perspective. In *Carnivore Conservation*, Conservation Biology 5, Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. and Wayne, R.K., eds. Cambridge Univ. Press.,
- Putkonen J and G. Roe, 2003. Rain-on-snow events impact soil temperatures and affect ungulate survival. *Geophys. Res. Lett.* 30 (4): Art. No. 1188.
- Rose, M.D. and G.A. Polis, 1998. The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea. *Ecology* 79: 998-1007.
- Roth, J.-D., 2002. Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes: the importance of sea ice. *Oecologia* 133:70-77.
- Roth, J.-D., 2003. Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 72: 668-676.
- Saether, B.-E., R. Andersen, O. Hjeltjord and M. Heim, 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* 77: 1493-1500.
- Sala, E.O., F.S. Chapin III, J.J. Amnesto et al., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sandvik, G., K.L. Seip and H. Pleym, 2002. An anatomy of interactions among species in a seasonal world. *Oikos* 99: 260-271.
- Schaller, G.B., 1972. *The Serengeti Lion. A study of predator-prey relations*. Wildlife Behavior and Ecology Series. The University of Chicago Press, Chicago.
- Signor, P.W., 1990. The geologic history of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 509-539.
- Sinclair, A.R.E., R.P. Pech, C.R. Dickman, D. Hik, P. Mahon and A.E. Newsome, 1997. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Cons. Biol.* 12(3): 564-575.
- Skogland, T., 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos* 61: 401-411.
- Smith, F.D.M., R.M. May, R. Pellew, T.H. Johnson and K.R. Walter, 1993. How much do we know about the current extinction rate? *Trends Ecol. Evol.* 8(10): 375-378.

Solberg, E.-J., B.-E. Saether, O. Strand and A. Loison, 1999. Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *J. Anim. Ecol.* 68 : 186-204.

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.

Stahl, P. et J.-M. Vandel, 1995. La colonisation des Alpes françaises par le lynx. *Bull. Mens. ONC* 215 : 8-17.

Stenson, G.B., M.O. Hammill and J.W. Lawson, 1997. Predation by harp seals in Atlantic Canada: preliminary consumption estimates for arctic cod, capelin and atlantic cod. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22:137-154.

Stephen, D.W. and J. R. Krebs, 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Tannerfeldt, M., A. Angerbjörn and B. Arvidson, 1994. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival – a field experiment. *Ecography* 17 : 88-96.

Tannerfeldt, M. and A. Angerbjörn, 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos* 83: 545-559.

Turner, M.G., Y. Wu, L.L. Wallace, W.H. Romme and A. Brenkert, 1994. Simulating winter interactions among ungulates, vegetation and fire in northern Yellowstone Park. *Ecol. Appl.* 4(3):472-486.

Tyler, N.J.C., 1986. The relationship between the fat content of Svalbard reindeer in autumn and their death from starvation in winter. *Rangifer*, special issue 1: 311-314.

Van Orsdol, K.G., J.P. Hanby and J.D. Bygott, 1985. Ecological correlates of lion social organization. *J. Zool. (Lond.)* 206: 97-112.

Walters, C., 1986. *Adaptive management of renewable resources*. McMillan, New York.

Ward, R.M.P. and C.J. Krebs, 1985. Behavioral response of lynx to declining snowshoe hare abundance. *Can. J. Zool.* 63(12): 2817-2824.

Warren, R.J., 1997. Deer overabundance. *Wildl. Soc. Bull.* 25(2) : 213-568.

Whitlaw, H. A., W. B. Ballard, D. L. Sabine, S. J. Young, R. A. Jenkins, and G. J. Forbes, 1998. Survival and cause-specific mortality rates of adult white-tailed deer in New Brunswick. *J. Wildl. Manage.* 62:1335-1341

Wilmers, C.C., R.L. Crabtree, D.W. Smith, K.M. Murphy and W.M. Getz, 2003. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *J. Anim. Ecol.* 72(6): 909-916

Woodroffe, R., 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. In *Carnivore Conservation*, Conservation Biology 5, Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. and Wayne, R.K., eds. Cambridge Univ. Press

Wydeven, A.P., R.N. Schultz and R.P. Thiel, 1995. Monitoring of a recovering gray wolf population in Wisconsin, 1979-1991. pp. 147-156 In *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*, eds L.N. Carbyn, S.H. Fritts and D.R. Seip. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.

Annexe 1

Estimating prey killing rates by wolves with an energy-consumption model

Nathalie Espuno, Equipe Biométrie et Biologie des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

David Grémillet, Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques, Centre National de la Recherche Scientifique, Campus Cronenbourg, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 2, France.

Benoit Lequette, Parc National du Mercantour, 23 rue d'Italie, 06000 Nice, France.

Pierre Migot, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction des Etudes et de la Recherche, Saint-Benoit, 78610 Auffargis, France.

Jean-Dominique Lebreton, Equipe Biométrie et Biologie des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

*Soumis au
Journal of Applied Ecology*

INTRODUCTION

The co-exploitation of resources by large carnivores and men is a major source of controversy (e.g. Boyd 2002, Yodzis 2001). Controversial interactions of predators and men is a general problem, particularly frequent in Western Europe where, owing to increased legal protection and improved habitat conditions, some populations of large carnivores are currently expanding into areas from which they were extirpated decades ago (Breitenmoser 1998). Due to the limited areas of suitable habitat available in Western Europe, recolonizing predators and humans must often coexist. Such a multiple land-use is a source of conflicts, in particular when the impact of carnivores on prey may affect hunters or livestock producers. Assessing how predators meet their requirements for survival is thus critical in efforts to preserve species of conservation interest and manage exploited prey populations. In this context, scientific studies can provide unbiased bases on which managers, public stakeholders and decision-makers can focus to identify and evaluate alternative management options (Messmer et al. 2001).

Recolonization of the Mercantour range of the Southern French Alps by wolves, *Canis lupus*, is a typical example of a conflictual co-exploitation of resources by predators and men (Pouille et al. 2000, Duchamp et al. 2001). Since they returned to Mercantour National Park and adjacent areas in the early 1990's, wolves have preyed mainly upon domestic sheep and goats, chamois *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini*, red deer *Cervus elaphus* and ibex *Capra ibex* (Pouille et al. 2000, Duchamp et al. 2001). While the latter has been reintroduced to the area and is of high conservation interest, chamois, mouflon and red deer are valued game ungulates, hunted outside the core area of Mercantour national Park. The number of wolf-killed domestic prey is relatively straightforward to evaluate based on the numbers of kills reported as part of a damage compensation scheme, but the demographic impact of wolves on wild ungulates in Mercantour has been a constant source of debate. There are concerns about the sustainability of this novel predator-prey system involving wolves, hunters and ungulates, and work is needed to assess whether the combination of current harvest quotas and predation rates may be able to produce population declines in wild ungulates.

Assessing the impact of a predator population on the dynamics of a prey population requires data on the number of individual prey killed by the predator population per unit time ('kill rate'), which, integrated with data on prey population size, allows to obtain the proportion of

the prey population killed by the predator population per unit time ('predation rate'). This rate of incidental mortality can then be integrated to a prey population model in order to evaluate the reduction in growth rate attributable to predation.

However, gathering data on large carnivore populations is often difficult and costly because of typically low densities and elusiveness of these species. Direct estimation of kill rates often provides only season-specific rates, and may lead to biased estimates of prey consumption due to scavenging of the kills and to the difficulty to account for extended periods of fasting between periods of kills (Bobek and Nowicki 1996). As a result, conclusions from several studies of wolves that involved direct calculation of food intake from pack size and carcass use (e.g. Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Fuller 1989) were extremely disparate (Bobek and Nowicki 1996). Other studies have assessed the daily food consumption of large carnivores in the wild by measuring food consumption in captive individuals and adjusting for average distances travelled in the wild (e.g. Bobek and Nowicki 1996). This method allows controlling the fasting periods and avoiding the bias due to scavenging, but its accuracy is conditional on the knowledge of travel distances of the predators in the wild, which may be difficult to obtain, and highly variable.

Alternatively, the number of individual prey needed by a large carnivore population can be estimated indirectly with a model of its energy requirements. In earlier studies that used this approach, energy demand of a predator population was classically modelled as population size multiplied by individual basal metabolic rate obtained as a power function of body mass, corrected by a multiplicative factor reflecting the increase in energy needs due to activity (e.g., Holmes and Sturges 1973, Wiens and Innis 1974, Wiens and Nussbaum 1975). In this case, elasticity of the estimated energy demand to the activity coefficient is thus one, meaning that each proportional change in this coefficient results in a change of a similar magnitude in energy demand. The scarcity of information available to estimate the cost of activity thus made precise adjustments of energy demands impossible (Wiens and Innis 1974). Some other bioenergetics models used estimates of field metabolic rates based on time budgets and specific costs of different activities obtained from laboratory respirometric measurements (e.g. Furness 1978, Gremillet et al. 1995) or doubly labelled water techniques (Lifson et al. 1955). However, these models did not account for the energy cost of pup growth, and for the seasonal variation of population size due to births and deaths.

In this study, we aimed at developing a general model of the energy and prey requirements of a wolf population, and apply it to estimate the energy needs and rates of prey uptake by Mercantour wolves. We modelled the daily energy demand of the population over a year with a classical model structure involving a population component coupled to an energy component (e.g. Furness 1978, Phillips et al. 1999, Shelton et al. 1997, Stenson et al. 1997). The population component describes the size of different population compartments each day of the year, integrating changes in the number of individuals due to births and deaths. The energy component provides daily estimates of the energy needs of an individual of each compartment. For a basic estimate of large carnivore field metabolic rate, we used the allometric equations that Nagy et al. (1999) derived from a synthesis of doubly-labelled water studies of carnivores. By explicitly modelling seasonal variations in population size and energy costs of reproduction and growth, we expected to produce higher, more realistic estimates of prey requirements than the published estimates based on direct measurement of food intake. Since physiological and life-history parameters of large carnivore populations are difficult to estimate, we used a Monte-Carlo approach to assess how the uncertainty in parameter estimates translated into uncertainty on estimated wolf energy and prey requirements, as suggested by Furness (1978), Warren et al. (1997) and Shelton et al. (1997).

Bioenergetics models have been widely used to assess food requirements of populations or communities of avian and mammalian marine predators (e.g. Furness 1978, Montevecchi et al. 1992, Grémillet et al. 1995, Phillips et al. 1999, Boyd 2002) but have rarely been applied to terrestrial large carnivores. We show that energetic modelling can be an alternative approach to the direct measurement of prey killing rates by terrestrial large carnivores, and may thus be a useful tool for the management and conservation of predator-prey systems involving elusive large predators such as wolves.

METHODS

Study area

The study was conducted in an area of the French Southern Alps recolonized by wolves in the early 1990's, the Mercantour Mountains, partly protected by Mercantour National Park. Altitude in the park ranges from 800 to 3,143 m, with pastures covering about 60 % of the

area. *Picea excelsa*, *Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, and *Larix decidua* are the main tree species making up the dense forest cover generally found below 2,000 m. Snow often persists from December to late April above 1,200 m, with an average snow depth ranging from 0.5 m to more than 2 m depending on the year. Six species of wild ungulates coexist within the core area of the national park. Recent censuses suggest that at least approximately 10,000 chamois (5 to 10 per 100 ha), 500 mouflon (0.8 to 4 per 100 ha), 1,200 ibex in summer, some of which emigrate seasonally to winter grounds located outside the study area, 1,000 red deer and unknown numbers of roe deer *Capreolus capreolus* and wild boar *Sus scrofa* occupy the area. Ungulates are fully protected within the core area of the park, but harvested outside its boundaries. The Mercantour Mountains are also home to extensive pastoral activities, mainly devoted to the production of lamb meat.

Model structure

We built a general model of energy and prey requirements of a wolf population, based on a time step of one day and assuming a stable pre-breeding wolf population size N . Each run of the model covers a year, beginning at the date of birth of pups. The model structure is based on several compartments, each containing a different category of individuals (Table 1), several stages within the year, and different types of energy demands associated with each category of individuals during each stage. Finally, all types of energy demands are summed to obtain the total energy needs of the population. Assuming that wolf pups are born on day 1 of the model run and that weaning occurs over a single day, the lactation stage runs from day 1 to the last day before weaning, the inter-breeding stage runs from the weaning day to the last day before fecundation of breeding females, and the gestation stage runs from the day of fecundation to day 365 of the run. Since wolves reach their adult body mass approximately at the age of one year (Mech 1970), sub-adults (i.e. almost 2-years old at the beginning of a run) were assumed to have the same energy needs as adults and were not allocated a separate model compartment. Transient (i.e. non-resident) wolves were distinguished from residents by their likely lower survival (Peterson et al. 1984, Messier 1985). Gestating and lactating females were distinguished from non-breeding females to account for the increased energy needs associated with reproduction. Although pup survival is known to vary through the first year of life (Mech 1970), we considered only an average first-year survival for the sake of simplicity. We assumed an even sex ratio, which is often found in natural wolf populations (Mech 1970). We implemented the model in MATLAB 6.1.

Projection of wolf numbers over a year (population component of the model)

For each stage we defined equations giving the daily number of individuals in each model compartment based on the initial pre-breeding population size N and on parameters of wolf biology and physiology (parameters are listed in the first column of Table 2, and equations are summarized in Table 3). The daily survival of adult resident wolves ϕ_{res} and the daily survival of adult transient wolves ϕ_{tr} are calculated from their yearly survivals Φ_{res} and Φ_{tr} as:

$$\phi_{res} = \Phi_{res}^{1/364} \quad \text{Eqn 1}$$

$$\phi_{tr} = \Phi_{tr}^{1/364} \quad \text{Eqn 2}$$

Resident males and females, equally represented, are affected by the daily resident survival. The number of lactating females during the lactation stage, affected by daily resident survival, is deduced from the proportion of breeding females among adult females. It is subtracted from the compartment of resident non-lactating non-gestating females during that stage, and returned to that compartment on the day of weaning. The number of gestating females on the first day of the gestation stage (day FEC) is calculated as the number of lactating females on day 1 of the run, plus those that died during gestation, plus those that died during the 24h period between day 365 and day 1 of the following year. Gestating females are affected by daily resident survival, and the number N_{gf}^i of gestating females on day i during the gestation stage is thus:

$$N_{gf}^i = \left[0.5 \cdot N \cdot REPR \cdot \left(\frac{1}{\phi_{res}} \right)^{366-FEC} \right] \cdot \phi_{res}^{i-FEC} \quad \text{Eqn 3}$$

Gestating females are subtracted from the number of non-lactating, non-gestating resident females during the gestation stage. Transient males and females, equally represented, are affected by daily transient survival. The number of pups at birth is deduced from the number of breeding females and litter size. On the day of weaning, pups move from the compartment of milk-fed pups to the compartment of weaned pups. Throughout the year, pups are affected by daily pup survival, which is obtained from adult survivals as follows. For the population to be at equilibrium, the number of adults that disappear in one year due to death or dispersion

(left term of equation 4) must equal the number of pups still alive on day 365 (right term of equation 4):

$$N - (N \cdot RES \cdot \Phi_{res} + N \cdot TRANS \cdot \Phi_{tr}) = 0.5 \cdot N \cdot REPR \cdot LITSIZ \cdot \Phi_{pup} \quad \text{Eqn 4}$$

The yearly pup survival is thus:

$$\phi_{pup} = \left(\frac{1 - RES \cdot \Phi_{res} - TRANS \cdot \Phi_{tr}}{0.5 \cdot REPR \cdot LITSIZ} \right)^{\frac{1}{364}} \quad \text{Eqn 5}$$

Individual daily body mass

Adult male body mass is assumed similar for all adult male compartments, and adult female mass is assumed similar for all adult female compartments, since the increase in metabolism of gestating females, including additional needs due to mass gain, is accounted for elsewhere. No seasonal mass change due to fat accumulation or depletion is accounted for due to a lack of data, and the model considers only an average yearly body mass. No mass loss is considered in lactating females, since the energy cost of lactation is assumed to be met through increased food intake and reduced activity. All body masses mentioned in equations are in kg. The daily mass of wolf pups is modelled following a logistic growth curve of the form

$$W_{pup}^i = \frac{a}{1 + be^{-ci}}$$

with W_{pup}^i the pup body mass on day i , e the base of natural logarithms (~ 2.718) and a , b , and c constants, parameterized on the basis of observations of the growth of captive wolf pups by Pulliainen (1965).

Daily energy demand

We then built equations estimating the individual daily energy demand in each compartment, during each stage (Table 4). We used Nagy's equation for order Carnivora (equation 5 in Nagy et al. 1999) to calculate the daily Field Metabolic Rates (FMR) of individual wolves:

$$FMR^i (kJ / day) = 1.67 \cdot (1000 \cdot W^i)^{0.869} \quad (\text{Nagy et al. 1999})$$

with W^i the individual body mass on day i . This FMR includes the costs of body maintenance, thermoregulation and activity, but not the costs related to growth or reproduction. The energy demands on day i of non-breeding adult females (and of breeding females outside of the gestating and lactating stages) E_{nbf}^i and of adult males E_m^i are estimated from this equation, but additional energy costs are considered for pups, gestating and lactating females. Energy demand during gestation increases due to the production of foetal, placental, uterine and mammary tissue, plus the costs of producing and maintaining these new tissues (Gittleman and Thompson 1988). The FMR of gestating females is thus increased by a percentage $GEST$ to account for these costs in the model. The estimated energy demand E_{gf}^i of a gestating female on day i is thus :

$$E_{gf}^i (kJ / day) = (1 + GEST) \cdot 1.67 \cdot (W_f^i)^{0.869} \quad \text{Eqn 6}$$

with W_f the body mass of adult females.

The daily biomass of tissue deposited in one pup equals pup body mass on day i minus pup mass on day $(i-1)$. Body composition of pups is assumed constant and similar to that estimated by Scantlebury et al. (2000) for dog pups, i.e. 22.7% lean tissue and 3.8% fat tissue. The energy content of 1g of deposited pup tissue (PC) is thus 6.93 kJ, assuming that proteins contain 23.86 kJ/g and fat contains 39.77 kJ/g. The cost of growth (kJ/day) of one pup on day i is thus:

$$E_{growth}^i (kJ / day) = 1000 \cdot PC \cdot (W_{pup}^i - W_{pup}^{i-1}) \quad \text{Eqn 7}$$

In weaned pups, the cost of tissue deposition is added to pup FMR. The energy demand of a weaned pup on day i is thus:

$$E_{wp}^i (kJ / day) = 1.67 \cdot (W_{pup}^i)^{0.869} + E_{growth}^i \quad \text{Eqn 8}$$

Assuming that the costs of activity and of thermoregulation are negligible in milk-fed pups at the den, the energy demand of one pup on day i is assumed to be pup BMR calculated from the Kleiber's equation for mammals (Kleiber 1932):

$$BMR(kJ / day) = 293.13 \cdot (W_{pup}^i)^{0.75} \quad (\text{Kleiber 1932})$$

with W_{pup}^i the body mass of one pup on day i in kg, plus the cost of growth calculated above, affected by a coefficient ASSM accounting for milk assimilation efficiency. The energy demand of a pup before weaning on day i is thus estimated to be:

$$E_{mfp}^i (kJ / day) = \frac{293.13 \cdot (W_{pup}^i)^{0.75} + E_{growth}^i}{ASSM} \quad \text{Eqn 9}$$

with W_{pup}^i the body mass of a pup in kg on day i .

The energy demand of pups before weaning is fully allocated to lactating females in the model. As a result, the energy needed by a lactating female to feed its litter on day i equals the energy demand of one pup, multiplied by litter size on day i , affected by a coefficient LEFF to account for lactation efficiency. Litter size on day i is obtained by dividing the total number of pups still alive on day i N_{pup}^i by the total number of lactating females still alive on day i N_{lf}^i .

The cost of lactation is added to FMR of lactating females, affected by a coefficient ACT to reflect partial compensation due to the probable reduction of activity in females that remain sedentary near their dens during lactation. The energy demand of a lactating female on day i is thus:

$$E_{lf}^i (kJ / day) = ACT \cdot 1.67 \cdot W_f^{0.869} + \frac{[293.13 \cdot (W_{pup}^i)^{0.75} + E_{growth}^i] \cdot N_{pup}^i}{ASSM \cdot LEFF \cdot N_{lf}^i} \quad \text{Eqn 10}$$

Finally, the model estimates the total daily energy requirement of each compartment by multiplying daily individual requirements by daily compartment size. The yearly energy demand of the wolf population is then obtained by summing daily requirements over all compartments and over 365 days.

Prey biomass required

Mammalian carnivores metabolize about 16.8kJ per g of dry matter of prey ingested (Nagy et al. 1999). The energy content of prey matter is thus $PREYC = 16.8 \times 0.3 = 5.04$ kJ per g of fresh matter of prey, given that animal prey are composed of approximately 70% water; this value accounts for digestive efficiency of the predator (Nagy et al. 1999). Based on this energy content, the model converts the yearly energy demand of the wolf population to a yearly biomass consumption rate. Since wolves may consume only part of the edible matter available from killed prey, the total biomass of edible matter needed (kg) equals the yearly energy demand (kJ) divided by $(1000 \times 16.8 \times PCONS)$, with PCONS the consumption rate, i.e. the proportion of killed edible matter that wolves actually consume. The model allows for different consumption rates in wild (PCONS) and domestic (PCONSD) prey. Since parts of the prey such as hair, hooves and some bones are inedible, the total biomass of prey killed (kg) equals the biomass of edible matter needed divided by a coefficient EDB to account for the proportion of edible biomass in killed prey.

Prey killing rates

The model then estimates the biomass of each prey species needed yearly by the wolf population, by multiplying the yearly total biomass requirements by the relative biomass contributions of each prey species to annual wolf diet. Since the biomass available from a prey item varies with the age of prey, we considered selectivity of predation for different age classes of prey in the model. When no selectivity is assumed, the relative contributions of each age class to wolf diet in each species equals the relative proportions of age classes in the population. However, wolf predation on ungulates was often shown to be selective towards young individuals (e.g. Husseman et al. 2003 in mule deer, Husseman et al. 2003 and Kunkel and Pletscher 1999 in elk, Ballard et al. 1991 and Kunkel and Pletscher 1999 in moose, Okarma 1991 in red deer). We thus considered two age classes, 0-1 year and >1 year, and a

range of plausible selectivity patterns. Selectivity of predation for young in a prey species was expressed using a modified version of Ivlev's electivity index:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp} \quad (\text{Jacobs 1974})$$

with r the relative proportion of young in the sample of killed individuals, and p the relative proportion of young in the population. Extreme high and low plausible values of r were calculated assuming two arbitrary scenarios for D : a scenario of weak selectivity for youngs with $D = 0.2$, and a scenario of strong selectivity for youngs with $D = 0.6$. Based on these, the model estimates the yearly killing rates experienced by each age class of each prey species, by dividing the total killed biomass by the average body mass of killed individuals, for each age class of each species.

Model parameterization

Wolf diet and population size

We used wolf numbers estimated from winter snow-tracking data by Mercantour National Park (Table 6). We considered only the five main prey species of wolves in Mercantour: chamois, mouflon, ibex, red deer and domestic livestock. Domestic sheep and goats were pooled because of the same order of magnitude of their body masses and the very low contribution of domestic goats to wolf diet relative to domestic sheep in Mercantour (respectively <4% and 15-22% of wolf diet, Bertrand 2003). We assumed average proportions of young of 25% in chamois, mouflon, ibex and red deer populations (J.-M. Gaillard, personal communication.). The proportion of young in the sample of killed domestic livestock was 0.31 in damage reports of year 1996; in the present work, we assumed that it ranged from 0.26 to 0.36.

The relative contributions of each prey species to wolf diet was assessed using scats collected opportunistically in Mercantour by experienced park wardens and field technicians during 1998-2001 (details of methods in Poulle et al. 1997) and positively identified as wolf scats by DNA analysis (P. Taberlet, unpublished data). Scats were analyzed following the laboratory procedure described by Ciucci et al. (1996). The relative proportion of individual prey species in each scat was estimated visually. Biomass of each prey species ingested per collectable scat was estimated from the linear regression model of Weaver (1993): $y = 0.439 + 0.008x$, where x

is the average body mass of each prey species and y is the biomass ingested per collectable scat. We used Weaver's (1993) model rather than the linear regression of Floyd et al. (1978) because Weaver (1993) incorporated large cervid prey such as elk, which is encountered in our study site. Average live body masses of prey species, adjusted to account differences between age classes and sexes, were taken from Ciucci et al. (1996). We used adjusted masses of unidentified categories taken from Bertrand (2003), which calculated them from adjusted masses of identified categories, assuming the relative contributions of prey species were the same in the identified and unidentified sample, as recommended by Ciucci et al. (1996). To account for scats containing more than one prey item, we applied the biomass model to the equivalent number of scats containing a given prey species, as recommended by Floyd et al. (1978).

We checked for variation in diet across years by modeling the 'equivalent number of scats' of each prey species collected in a year as a binomial process, with the total number of scats collected in the same year as the binomial denominator. We used GLIM 4.09, which carries out weighted regression using the individual sample sizes as weights and the logit link function (Crawley 1993). For each prey species, the significance of yearly variation was assessed by a χ^2 test on the change in residual deviance following the addition of factor YEAR to the null model (Crawley 1993). When the variation in diet between two years was not significant, we pooled scats together and averaged diet over the two years.

Wolf biology and physiology parameters, prey body masses

We used literature data and expert knowledge to define plausible extreme low and extreme high values for parameter estimates related to wolf biology, physiology, and average body masses of prey (Table 2 and Table 5).

Elasticity analysis

To assess the relative influence of each model parameter on the estimated prey requirements, the proportional effect of a 1% change in each parameter value on kill rate was studied in an elasticity analysis, using mean values for all the other parameters. We expected an elasticity of one for wolf population size, since this parameter acted in a direct multiplicative fashion in the model.

Assessing the effect of uncertainty in parameter values

We used a Monte-Carlo approach to assess how the uncertainty in parameter estimates translated into uncertainty in the estimates of energy and prey requirements (e.g. Boyd 2002). The Monte Carlo uncertainty analysis requires assuming that each model parameter is a random variable, and specifying a statistical distribution that characterizes the uncertainty in this parameter (Caswell et al. 1998). Since we only had plausible ranges for the parameter estimates, we used uniform distributions bounded by extreme low and extreme high values, assuming that these distributions encompassed the actual values and their variation between years (Tables 2 and 5). We ran 3000 Monte Carlo simulations, each of which involved randomly generating a value for each parameter by sampling from its distributions, and running the model to obtain an estimate of energy demand and kill rates (Caswell et al. 1998). We thus obtained distributions of energy demand and prey killing rates incorporating uncertainty in wolf biology and physiology parameters, uncertainty in age selectivity of predation, and uncertainty in average body masses of prey. For each output estimate, we calculated a median value and a 95% confidence interval (95% CI) given by the range from the 2.5th to the 97.5th percentile of that distribution.

Model validation

We assessed the plausibility of our model by comparing 95% CI obtained from the 3000 Monte Carlo simulations to literature values for several different model outputs. In particular, we checked that the energy demand of lactating females predicted by the model did not exceed their maximum potential rate of energy expenditure, which has been suggested to be about 7 times their basal metabolic rate (Weiner 1992, Hammond and Diamond 1997). We compared pup/adult ratio in the population to age structures observed in natural wolf populations. We compared the estimated prey biomass consumed daily per kg wolf to literature values; we expected that our estimate would be higher than those for captive wolves, and higher than those of Glowacinski and Profus (1997) and Bobek and Nowicki (1996), since both studies did not account for the costs of growth and reproduction and for the seasonal increase in wolf numbers. Finally, we compared the predicted number of domestic livestock kills to the reported number of victims. We expected that the predicted number of kills would tend to be lower than the observed number, because damage reports are classified

on the basis of a conservative criteria (whether or not the responsibility of wolves can be excluded), i.e. some kills taken into account in reports may actually not be wolf damages. We defined a plausible interval on the actual number of damages based on the classification of damages in reports. The lower bound was defined as the number of individuals classified as ‘probably killed by wolves’, and the upper bound was that same number plus livestock killed by unidentified predators plus claims impossible to check in the field.

RESULTS

Elasticity of kill rates to model parameters

As expected, elasticity of kill rates to pre-breeding wolf population size was equal to one, reflecting model structure with N acting in a direct multiplicative fashion on the output. In addition to wolf numbers, estimates of prey killing rates were most sensitive to parameters related to the amount of energy obtained from prey (% biomass of each species in diet, energy content of prey, % edible biomass, % edible biomass consumed, adult body masses of prey) with elasticities ranging from 0.70 to 0.99 (Figure 1). On the other hand, survival rates and body masses of adult wolves, % biomass consumed and body masses of young wild ungulates, and parameters related to the number of wolf pups produced (% breeding females and litter size) had a relatively weak effect on kill rates (elasticities of 0.20 to 0.30). Finally, lamb body mass, proportion of transient wolves in the population and all parameters related to the energetics of wolf reproduction had very little influence on prey killing rates, with elasticities lower than 0.10.

Population projection

The equation retained to describe pup growth was

$$W_p = 28.2154 / (1 + 7.2658e^{-0.0256i})$$

With W_p the body mass of a pup and i the number of days since birth. It appeared to provide a good representation of the observations of Pulliainen (1965), although it overestimated the mass of younger pups. For pups 38 days or younger, we thus chose to approximate growth by the straight-line

$$W_p = 0.2624 + 0.1912 I$$

Estimated wolf population size decreased rapidly after births through the year (Figure 2, top left graph), and this seemed to be mainly due to a very low estimated yearly pup survival (median value = 0.102, 95% CI = 0.051-0.182) (Figure 2, bottom right graph). This was also illustrated by the sharp decrease in the estimated proportion of pups in the wolf population from births to day 365 (Figure 3). The average estimated proportion of pups during the year was 42.50% (95% CI = 34.53-49.96%).

Prey requirements

Energy demand and edible biomass required

The estimated daily energy demand of the wolf population increased with days following the birth of pups, and tended to peak about three months after births, with a discontinuity attributable to pup weaning (Figure 4). From approximately 100 days after births, energy demand decreased until late winter, with a discontinuity due to the beginning of gestation in breeding females (Figure 4). The predicted consumption rate was 92.1 g edible matter/day/kg wolf (95% CI=86.9-98 g), i.e. 2.76 kg edible matter/day (95% CI=2.61-2.94 kg) for a 30-kg wolf.

The model predicted an annual energy demand of 6.551×10^6 kJ (95% CI= 5.883×10^6 - 7.283×10^6 kJ) per wolf present in late winter before births (Figure 5). This value that does not only reflect the individual needs, but also accounts for the seasonal increase in population size and the costs of reproduction and pup growth. Based on wolf numbers estimated from winter track counts, the estimated energy demand of the Mercantour wolf population ranged from 91.751×10^6 kJ /year (95% CI= 82.49×10^6 – 102.21×10^6 kJ/year) to 124.60×10^6 kJ/year (95% CI= 112.28×10^6 to 139.07×10^6 kJ/year) (Figure 6).

Wolf diet

The estimated relative biomass contributions of prey species to wolf diet between 1998 and 2001 are provided in Table 7. In no species did we find a significant variation of relative

contributions to wolf diet between years during that period of time (mouflon: $\chi^2=2.937$, d.f.=3, $p>0.1$, chamois: $\chi^2=6.908$, d.f.=3, $p>0.05$, ibex: $\chi^2=1.159$, d.f.=3, $p>0.1$, red deer: $\chi^2=0.5296$, d.f.=3, $p>0.1$, domestic livestock: $\chi^2=2.787$, d.f.=3, $p>0.1$). We thus pooled together scats of all years and considered in the rest of the work that diet was represented by the average contributions of species over 1998-2001 (Table 7, row ‘pooled’).

Some items were unidentified domestic ungulates (Table 7). These were most likely either sheep or goat because depredations on other livestock species was extremely rare in Mercantour, thus we pooled together the estimated relative contributions of sheep, goat and unidentified domestic ungulates, to obtain the global relative contribution of domestic livestock to wolf diet (0.207).

To account for the fact that some prey items were unidentified wild ungulates, we defined a likely range for the contribution of each wild prey species. We defined the lower bound as the contribution of the species obtained from scat analysis, and the upper bound as the same plus the contribution (0.034) of unidentified wild ungulates (Table 7, last row). In the Monte-Carlo analysis, we considered the contributions of wild ungulates to be drawn from uniform distributions bounded by these lower and upper limits.

Assuming 25% of young in populations of wild ungulates, the scenarios of weak and strong selectivity for young resulted in proportions of young in samples killed of $r = 0.335$ and $r = 0.575$, respectively. In the Monte-Carlo analysis, we considered the value of the parameter corresponding to the proportion of young in the killed sample to be drawn from a uniform distribution bounded by these lower and upper limits.

Prey killing rates

On the basis of this estimated diet, the model predicted that the energy demand of the Mercantour wolf population was met by the killing of estimated numbers of chamois, mouflon, ibex and red deer shown in Figure 7, and estimated numbers of domestic sheep and goats shown in Figure 8. Estimates of the number of wolf-killed individuals of each wild prey species did not seem to differ significantly between years. The predicted number of killed livestock did not seem to differ from the reported number in 3 out of 4 years, and, when it differed (year 2001), the predicted killing rate was, as expected, lower than the reported killing rate (Figure 8).

DISCUSSION

We presented a general model predicting energy and prey requirements of a carnivore population during an annual cycle. We considered several population compartments (i.e., categories of individuals), several stages within the year, and several types of energy needs. We used a general model structure involving a population component, which provides the daily numbers of individuals in each population compartment, coupled to an energy component, which estimates the daily individual energy demand in each compartment. Because of the generality of this approach, the model could easily be modified to be applied to other large carnivore species.

The model allows partitioning the impact of predator populations between different prey species, and between different age classes within each prey species. Age-specific mortality rates due to predation can then be estimated by combining the estimated kill rates with data on the size and structure of the prey populations. Predation mortality rates may then be used in age-structured models of the prey populations to assess the potential reduction of the growth rates of prey populations attributable to the predator. During 1998-2001, hunters harvested yearly between 148 and 202 mouflons, and between 1161 and 1372 chamois in the study area. Our model suggested that, during the same period, wolves probably killed each year as many mouflons as hunters did, and half as many chamois as hunters did. Kill rates estimated with the model will be used to assess the effect of predation mortality on the growth rates of mouflon and chamois populations in Mercantour.

Relative importance of parameters

Estimated kill rates were most sensitive to pre-breeding wolf population size and to wolf diet composition. Several previous studies have also concluded that estimates of prey consumption are most sensitive to the variables representing population size (e.g. Furness 1978, Shelton et al. 1997, Warren et al. 1997). Consequently, the reliability of estimated kill rates is strongly conditional on the quality of the available data on predator numbers and diet composition. Estimates of pre-breeding wolf population size used in this study were based on winter counts of wolf tracks, with an unknown associated uncertainty. More accurate estimates of wolf numbers may be used in a future stage, using results of the ongoing study of P. Taberlet (University of Grenoble) involving non-invasive genetic sampling of wolves. Better diet

estimates could be obtained as well, if larger samples of DNA-identified wolf scats become available.

Parameters related to the amount of energy obtained from prey had also a major influence on kill rates (elasticities ranging from 0.70 to 0.99). The precision of kill rate estimates could thus be greatly improved by a better knowledge of the energy content of prey, the % of edible biomass in prey of different types, the proportion of edible biomass actually consumed on kills, and the body masses of different types of prey. Among these important parameters, the proportion of edible matter actually consumed on kills seems to be the most difficult estimate to obtain.

All parameters related to the wolf population other than its pre-breeding size and its diet had a relatively minor influence on the estimated kill rates. This result thus justifies the use of very wide ranges of plausible values for these parameters. It does not seem necessary to obtain more detailed data on wolf survival rates, body masses, proportion of transients in the population, litter size, proportion of breeding females, and reproduction energetics, because the uncertainty associated with the wide range of values we used probably does not add substantially to the overall uncertainty associated with the estimates of kill rates (Boyd 2002).

Elasticities of kill rates to the model parameters would probably differ if the model was applied to a different large carnivore species, but it is unlikely that the relative ranking of elasticities would change dramatically. Overall, it should thus be possible to apply the model to large carnivore species for which empirical data on physiology, survival rate, body masses, and reproduction are lacking, by using an appropriately wide range of plausible values obtained from literature estimates or educated guesses.

Model criticism and validation

Wolves may meet part of their energy demand from scavenging rather than predation, but we had no data on scavenging which would have enabled us to incorporate this factor in the model. If scavenging by wolves was very important, our model would tend to overestimate prey killing rates. Moreover, part of the mortality due to predation may be compensatory, in which case the impact of predation on the prey populations would tend to be overestimated by

the model. As a result, kill rates estimated by the model can probably be considered maximum potential prey killing rates, if we assume that no surplus killing occurs.

Energy demand of wolves may vary with many non-modelled factors, including temperature and atmospheric conditions, or seasonal mass variations due to accumulation or depletion of fat reserves. We did not account for specific costs of thermoregulation in Mercantour in winter because we lacked relevant data. However, winters are relatively mild in this temperate region, and behavioural thermoregulation (e.g. Long et al. 2003) may reduce the impact of winter weather on the energy demand of wolves. Locomotion in deep snow increased coyote heart rate by 4-6% compared to locomotion on hard surfaces (Crête and Larivière 2003). In the present work, we chose to neglect the additional cost of movement due to snow on the ground, which seemed reasonable because wolves may make extensive use of groomed or packed trails in periods of heavy snows.

We assessed the validity of our model by comparing various outputs with values reported for natural wolf populations. Okarma and Koteja (1987) measured a basal metabolic rate of 4848 kJ/day in a 32.1-kg female wolf. Assuming that lactating females can spend up to 7 times their BMR, the maximum sustained energy budget for a lactating female of the same body mass would thus be $4848 \times 7 = 33936$ kJ/day. When setting female body mass to 32.1 kg in the model and running 3000 Monte Carlo simulations, the maximal estimated energy demand of lactating females, which occurs the day before weaning, was 30398 kJ/day (95% CI=19618-48362 kJ/day), a plausible value below 7 BMR. Gittleman and Thompson (1988) suggested based on a literature review that caloric intake is 66-188% greater in lactating females than in non-breeding females. Median value of the maximal energy demand of lactating females was 121% higher than FMR of non-breeding females of the same body mass predicted by Nagy's equation for Carnivora (13768 kJ/day for a 32.1-kg female). Lower and upper limits of the plausibility interval were 42% higher and 251% higher than FMR of non-breeding females, respectively. In addition to lying below the maximum sustainable ceiling of 7 BMR, our estimate of the energy demand of lactating females was thus consistent with the range suggested in the literature.

The very low survival of pups predicted by our model (0.102, 95% CI=0.051-0.182) is consistent with results of various studies that found apparent pup survival rates of 6 to 43% in pups between birth and age of 5 to 10 months in natural populations (review in Mech 1970).

The winter proportion of pups in the population predicted by our model (Figure 3) was consistent with winter proportions of pups in several natural populations of wolves in North America, which varied from 13 to 31% (review in Mech 1970).

Daily food consumption in wild wolves has often been estimated from data on pack sizes and carcass use in the range of 60-210 g per kg wolf body mass (e.g. Kolenosky 1972, Fuller and Keith 1980, Carbyn 1983, Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Fuller 1989). However, these values are probably overestimates because they do not account for days of fasting between periods of feeding on kills (Bobek and Nowicki 1996). The difficulty of assessing the biomass of kills lost to scavengers is also probably reflected in the large variability of feeding rates obtained by this approach. Average meat consumption of boneless meat by captive adult wolves originating from north-America, Siberia and Poland was 1.7kg/day in summer and 2.1 kg/day in winter (S. Macchi, Parc du Gévaudan, personal communication), i.e. 40-50 g food per kg body mass per day, assuming an average body mass of 40 to 45 kg. Average daily meat consumption of a 45-kg captive adult female was 1.6 kg boneless meat plus half a cup of dried dog food (P. Tucker, Wild Sentry, personal communication), which also translates into approximately 40-50 g per kg body mass per day. As expected, our estimate is much higher than these values of food biomass consumed by captive wolves.

Glowacinski and Profus (1997) estimated a consumption of 2.77 kg of prey per day for a 35-kg wolf in the wild in Poland. Bobek and Nowicki (1996) found that the average consumption of mixed food (boneless meat, internal organs, bones and hide) was 31g fresh mass per kg wolf body mass in metabolic cages. When wolves were captive in enclosures, this consumption increased for each km travelled by 4.78 kJ per kg wolf body mass. Assuming an average travel distance of 25.7 km per day (Goszczynski 1986), food requirements would reach 55.4 g prey per kg wolf per day. If an average daily travel distance of 67 km is assumed following Bobek and Nowicki (1996), the daily estimated consumption reaches 74.2 g prey per g wolf body mass. As expected, the consumption rate estimated by our model was substantially higher than the estimates of Bobek and Nowicki (1996) and Glowacinski and Profus (1997). The difference between our estimate and theirs might be attributed to the seasonal increase in population size and the costs of growth and reproduction that we took into account in our model.

Predicted livestock killing rates were broadly consistent with the reported losses of sheep and goats. Predicted values similar to or lower than reported losses were expected because damage reports are classified based on a conservative criteria (whether or not the

responsibility of wolves can be excluded). Consequently, some of the kills taken into account in reports may actually not be wolf damages, which might explain why more kills were reported than predicted for year 2001. Alternatively, the average consumption rate for livestock may have been much lower in 2001 than in 1996, the value that we used for all years in the model. Or, the difference between reported and predicted number of kills in 2001 may be related to an underestimation of wolf numbers in that year.

The consistency of these different model outputs with published estimates, and the consistency of estimated livestock killing rates with the reported rates of losses suggested that our model provided realistic estimates of prey killing rates by wolves in Mercantour.

When little empirical information on a large carnivore population is available, the model we propose allows combining the existing data with literature values and expert knowledge about the predator biology and physiology to obtain confidence intervals on prey killing rate. This approach represents a low-cost alternative to the direct measurement of prey killing rates by elusive large predators, that may in many cases be sufficient for conservation and management purposes.

LITERATURE CITED

- Ballard, W.B., J.S. Whitman and C.L. Gardner, 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Mono.* 98: 1-54.
- Ballard, W.B., J.S. Whitman and C.L. Gardner, 1991. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* 98:1-54.
- Bertrand, A., 2003. Etude du régime alimentaire des loups du Parc national du Mercantour et de leur impact potentiel sur les populations d'ongulés sauvages. Unpublished report. Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Bobek, B. and P. Nowicki, 1996. Food intake and digestibility of various natural diets in wolves. *J. Wildl. Res.* 1(2):148-154.
- Boyd, D.K. and D.H. Pletscher, 1999. Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central Rocky Mountains. 63(4):1094-1108.
- Boyd, I. L., 2002. Estimating food consumption of marine predators: Antarctic fur seals and macaroni penguins. *J. Appl. Ecol.* 39:103-119.
- Breitenmoser, U., 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83(3):279-289.
- Carbyn, L.N., 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Wildl. Manage.* 47 (4): 963-976.
- Caswell, H., S. Brault, A.J. Read and T.D. Smith, 1998. Harbor porpoise and fisheries: an uncertainty analysis of incidental mortality. *Ecol. Appl.* 8(4): 1126-1238.
- Ciucci, P., L. Boitani, E.R. Pelliccioni, M. Rocco and I. Guy, 1996. A comparison of scat analysis to assess diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildl. Biol.* 2 : 37-48.
- Crawley, M. J., 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Science.

- Crête, M. and Larivière, S.. 2003. Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. - Can. J. Zool. 81: 1808-1814.
- Duchamp, C., V. Genevey, F. Favier, T. Dahier, R. de Beaufort, C. Durand, P. Oléon et M. Pion, 2001. Programme LIFE Nature : « Le retour du loup dans les Alpes Françaises ». Rapport d'activité 2000, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.
- Floyd TJ, Mech LD, Jordan PA 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. J Wildl Mgmt 42: 528- 532.
- Fritts, S. H., and Mech, L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. Wildl. Mono. No. 80.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildl. Monogr. No. 105.
- Fuller, T. K., and L. B. Keith. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. Journal of Wildlife Management 44:583-602.
- Furness, R. W., 1978. Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. J. Anim. Ecol. 47:39-53.
- Gittleman, J. L. and Thompson, S. D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. Amer. Zool. 28,863 -875.
- Glowacinski, Z. and P. Profus, 1997. Potential impact of wolves *Canis lupus* on prey populations in Poland. Biol. Cons. 80:99-106.
- Goszczynski, J. (1986). Locomotor activity of terrestrial predators and its consequences. Acta Theriol. 31, 79-95.
- Gremillet, D., D. Schmid and B. Culik, 1995. Energy requirements of breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 121:1-9.

Hammond, K. A. and Diamond, J., 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature* 386, 457–462.

Holmes, R.T. and F.W. Sturges, 1973. Annual energy expenditure by the avifauna of a northern hardwoods ecosystem. *Oikos* 24:24-29.

Husseman, J.S., D.L. Murray, G. Power, C. Mack, C.R. Wenger and H. Quigley, 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos* 101(3):591-601.

Keith, S.B. 1983. Population dynamics of wolves. pp. 66-77 in L.N. Carbyn, ed. *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 45.

Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315-353.

Kolenosky, G. B. 1972. Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario. *Journal of Wildlife Management* 36:357-369.

Kunkel, K. and D.H. Pletscher, 1999. Species-specific population dynamics of cervids in a multipredator ecosystem. *J. Wildl. Manage.* 63(4):1082-1093.

Lifson, N., Gordon, G.B. and R. McClintock, 1955. Measurement of total carbon dioxide production by means of D₂¹⁸O. *Journal of Applied Physiology*. 7:704-710.

Long, R.A., T.J. Martin and B.M. Barnes, 2003. Behavioral thermoregulation in free-living arctic squirrels. 54th Arctic Science Conference. Artic Division, American Association for the Advancement of Science.

Mech, L.D., 1970. The wolf, ecology and behaviour of an endangered species.

Messier, F. 1985. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.*, 63:239-245.

Messmer, T.A., D. Reiter and B.C. West, 2001. Enhancing wildlife sciences linkage to public policy: lessons from the predator-control pendulum. *Wildlife Society Bulletin*, 29(4):1253-1259.

Montevecchi, W. A., V. L. Birt-Friesen and D. K. Cairns, 1992. Reproductive energetics and prey harvest of Leach's storm-petrels in the northwest Atlantic. *Ecology* 73(3):823-832.

Nagy, K.A., I.A. Girard, and T.K. Brown. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Ann. Rev. Nutr.* 19: 247-277.

Okarma, H., 1991. Marrow fat content, sex and age of red deer killed by wolves in winter in the Carpathian Mountains. *Holarctic ecology*, 14(3):169-172.

Okarma, H. and P. Koteja, 1987. Basal metabolic rate in the gray wolf in Poland. *J. Wildl. Manage.* 51 (4): 800-801.

Peterson RO, Woolington JD, Bailey TN, 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl Monogr* 88.

Phillips, R.A., D. R. Thompson and K. C. Hamer, 1999. The impact of great skua predation on seabird populations at St Kilda: a bioenergetics model. *J. Appl. Ecol.* 36:218-232.

Pimlott, D.H., J.A. Shannon, and G.B. Kolenosky. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. *Can. Dep. Lands For. Res. Branch Res. Report. No. 87.*

Pletscher, D.H., R.R. Ream, D.K. Boyd, M.W. Fairchild and K.E. Kunkel, 1997. Population dynamics of a recolonizing wolf population. *J. Wildl. Manage.* 61(2):459-465.

Poulle, M.-L., Carles, L. and B. Lequette, 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52:357-368.

Poulle, M.-L., T. Dahier, R. de Beaufort and C. Durand, 2000. Le loup en France. Programme Life Nature. Rapport Final 1997-1999.

Pulliainen, E. 1965. Studies on the wolf (*Canis lupus L.*) in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 2:215-259.

Scantlebury, M., R. Butterwick and J.R. Speakman, 2000. Energetics of lactation in domestic dog breeds of two sizes. *Comp. Biochem. Physiol.* 125A: 197-210.

Shelton, P.A., W.G. Warren, G.B. Stenson and J.W. Lawson, 1997. Quantifying some of the major sources of uncertainty associated with estimates of harp seal prey consumption. Part II: uncertainty in consumption estimates associated with population size, residency, energy requirement and diet. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22:303-315.

Stenson, G.B., M.O. Hammill and J.W. Lawson, 1997. Predation by harp seals in Atlantic Canada: preliminary consumption estimates for arctic cod, capelin and atlantic cod. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22:137-154.

Wabakken, P., H. Sand, O. Liberg and A. Bjarvall, 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Can. J. Zool.* 79(4):710-725.

Warren, W.G., P.A. Shelton and G.B. Stenson, 1997. Quantifying some of the major sources of uncertainty associated with estimates of harp seal prey consumption. Part I: uncertainty in the estimates of harp seal population size. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22: 289-302.

Weaver, J.L., 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *J. Wildl. Manage.* 57: 534-538.

Weiner, J., 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *Trends Ecol. Evol.* 7: 384-388.

Wiens, J.A. and G.S. Innis, 1974. Estimation of energy flow in bird communities: a population bioenergetic model. *Ecology*, 55:730-746.

Wiens, J.A. and R.A. Nussbaum, 1975. Model estimation of energy flow in northwestern coniferous forest bird communities. *Ecology* 56: 547-561.

Yodzis, P., 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology and Evolution* 16(2): 78-84.

TABLES

Table 1 – Population compartments in the model of wolf energy and prey requirements. Each category contains individuals considered homogeneous in their energy demand.

Code	Category of individuals
RM	Adult resident males
LF	Breeding females - lactating
GF	Breeding females - gestating
RF	Adult non-lactating non-gestating resident females
TM	Adult transient males
TF	Adult transient females
MP	Milk-fed pups
WP	Weaned pups

Table 2 – Model parameters, and range of values considered plausible in Mercantour.

Parameter	Lower value	Upper value	Source
REPR % breeding females	0.59	0.90	% breeding females in Ontario was 0.59 (Pimlott et al. 1969), and 0.9 in a rapidly growing population (Fritts and Mech 1981). We expected an intermediate value in Mercantour where the population is still expanding
TRANS % transient wolves in the population	0.05	0.20	Fuller 1989
LITSIZ Average litter size at birth	4	7	Mech 1970
WEANING Date of weaning	33	45	Mech 1970
FEC 1 st day of gestation	300	308	Mech 1970
Φ_{res} Yearly survival of adult resident wolves	0.70	0.90	Stable populations of wolves seem able to sustain maximal annual harvests of 23-40% (Keith 1983, Ballard et al. 1991). Survival rate was 0.84 in a semi-protected population (Pletscher et al. 1997) and 0.87 in a recovering population without distinguishing residents from transients (Wabakken et al. 2001)
Φ_{tr} Yearly survival of adult transient wolves	0.65	0.85	Survival rate of dispersers of 0.66-0.76 were found in colonizing populations (Boyd and Pletscher 1999, Pletscher et al. 1997).
Wm Adult body mass of a male wolf (kg)	27.90	34.10	For Italian wolves (Luigi Boitani, personal communication, $\pm 10\%$)
Wf Adult body mass of a female wolf (kg)	23.85	29.15	For Italian wolves (Luigi Boitani, personal communication, $\pm 10\%$)
ASSM Milk assimilation efficiency	0.50	0.95	No information found on its value in wolves, thus we chose a wide range based on values found in dogs (Scantlebury et al 2000)
LEFF Milk production efficiency	0.50	0.95	No information found in wolves, thus a wide range of values was chosen
GEST % increase in Field Metabolic Rate due to gestation	0.20	0.30	Gittleman and Thompson 1988
ACT % decrease of Field Metabolic Rate due to reduced activity when lactating	0.35	0.90	No information found in wolves, thus a wide range of values was chosen
PC Energy stored in pups (kJ/g)	6.237	7.623	Calculated from data the body composition of dog pups from Scantlebury et al. (2000), $\pm 5\%$
PREYC Energy metabolized from edible matter (kJ/g)	4.788	5.292	Value from Nagy et al. 1999 (see text) $\pm 5\%$
PCONS % biomass eaten relative to total edible biomass in wild prey	0.60	0.90	Variable, affected in particular by the length of fasting before the kill and by the distance travelled (Bobek and Nowicki 1996). Commonly assumed to be approximately 0.75-0.80 (e.g. Glowacinski and Profus 1997), but that value does not account for use of prey by scavengers, e.g. up to 33% of kill may be eaten by ravens (Promberger 1992, in Bobek and Nowicki 1996).
PCONS % biomass eaten relative to total edible biomass in livestock	0.40	0.50	Range chosen based on the average value of 0.445 observed in damage reports of year 1996
EDB % edible biomass in prey	0.75	0.90	Commonly assumed to be 0.9 in juvenile and 0.75 in adult ungulates (e.g., Glowacinski and Profus 1997), i.e. average value must lie between 0.75 and 0.90 since prey of both age classes are eaten.

Table 3 – Recursion equations providing the number n_i of individuals on day i in each compartment, during each stage

	Lactation	Inter-breeding	Gestation
RM	$0.5*N*RES*\phi_{res}^{i-1}$	$0.5*N*RES*\phi_{res}^{i-1}$	$0.5*N*RES*\phi_{res}^{i-1}$
LF	$0.5*N*REPR*\phi_{res}^{i-1}$	0	0
GF	0	0	$[0.5*N*REPR*(1/\phi_{res})^{366-FEC}]*\phi_{res}^{i-FEC}$
RF	$0.5*N*(RES-REPR)*\phi_{res}^{i-1}$	$0.5*N*RES*\phi_{res}^{i-1}$	$0.5*N*RES*\phi_{res}^{i-1}-[0.5*N*REPR*(1/\phi_{res})^{366-FEC}]*\phi_{res}^{i-FEC}$
TM	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$
TF	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$	$0.5*N*TRANS*\phi_{tr}^{i-1}$
MP	$0.5*N*REPR*LITSIZ*\phi_{pup}^{i-1}$	0	0
WP	0	$0.5*N*REPR*LITSIZ*\phi_{pup}^{i-1}$	$0.5*N*REPR*LITSIZ*\phi_{pup}^{i-1}$

Table 4 - Equations providing the energy demand e_i of one individual on day i in each compartment, during each stage

	Lactation	Inter-breeding	Gestation
RM	$1.67*W_m^{0.869}$	$1.67*W_m^{0.869}$	$1.67*W_m^{0.869}$
LF	$ACT*1.67*W_f^{0.869} + [293.13*(W_p^i/1000)^{0.75} + PC*(W_p^i - W_p^{i-1})]*(N_{MP}^i / N_{LF}^i)/(ASSM*LEFF)$	0	0
GF	0	0	$(1+GEST)*1.67*W_f^{0.869}$
RF	$1.67*W_f^{0.869}$	$1.67*W_f^{0.869}$	$1.67*W_f^{0.869}$
TM	$1.67*W_m^{0.869}$	$1.67*W_m^{0.869}$	$1.67*W_m^{0.869}$
TF	$1.67*W_f^{0.869}$	$1.67*W_f^{0.869}$	$1.67*W_f^{0.869}$
MP	energy demand allocated to lactating females	0	0
WP	0	$1.67*W_p^{i0.869}+PC*(W_p^i - W_p^{i-1})$	$1.67*W_p^{i0.869}+PC*(W_p^i - W_p^{i-1})$

Table 5 – Range of parameter values considered plausible for average ungulate body masses in Mercantour (kg) (Jean-Michel Gaillard, personal communication $\pm 10\%$)

Parameter	Lower bound	Upper bound
Body mass chamois 0-1 year	13.5	16.5
Body mass chamois >1 year	25.2	30.8
Body mass mouflon 0-1 year	18	22
Body mass mouflon >1 year	36	44
Body mass ibex 0-1 year	22.5	27.5
Body mass ibex >1 year	54	66
Body mass red deer 0-1 year	36	44
Body mass red deer >1 year	108	132
Body mass domestic sheep or goat 0-1 year	9	11
Body mass domestic sheep or goat >1 year	34.2	41.8

Table 6 – Estimated pre-breeding wolf population size in the Mercantour Mountains, based on snow-tracking censuses (Mercantour National Park data)

Year	Number of wolves
1998	17
1999	18
2000	19
2001	14

Table 7 – Estimated biomass contributions of the main prey species to wolf diet in 1998-2001 in Mercantour. Sample size N is the number of scats used to estimate diet in each year. The total contribution of domestic livestock was the sum of the respective contributions of domestic goat, domestic sheep, and unidentified domestic ungulates, which are most likely either goat or sheep.

Year	N	Wild ungulates					Domestic livestock			
		Mouflon	Chamois	Red deer	Ibex	Unknown	Goat	Sheep	Unknown	Total
1998	136	0.088	0.324	0.129	0.196	0.007	0.028	0.201	0.008	0.236
1999	52	0.144	0.207	0.108	0.189	0.000	0.052	0.104	0.021	0.178
2000	62	0.103	0.233	0.142	0.258	0.074	0.014	0.039	0.093	0.146
2001	52	0.051	0.191	0.162	0.217	0.090	0.048	0.132	0.053	0.232
Pooled	302	0.094	0.263	0.134	0.211	0.034	0.033	0.139	0.036	0.207
Likely range		0.094-0.128	0.263-0.297	0.134-0.168	0.211-0.245					

Table 8 – Numbers of sheep and goats classified as ‘probably killed by wolves’ in damage reports, or killed by a predator of unknown species, or related to claims impossible to verify in the field. Numbers of the first category and total numbers were used to define the plausible range of the actual number of victims.

	1998	1999	2000	2001
Livestock probably killed by wolves	269	292	390	492
Livestock killed by unknown predator	253	145	224	234
Claims impossible to check	69	39	81	39
Total	591	476	695	765
Plausible range of number of livestock killed	269-591	292-476	390-695	492-765

FIGURES

Figure 1– Elasticity of kill rates to each model parameter, i.e. absolute values of % change in kill rates associated to a 1% increase in each parameter value.

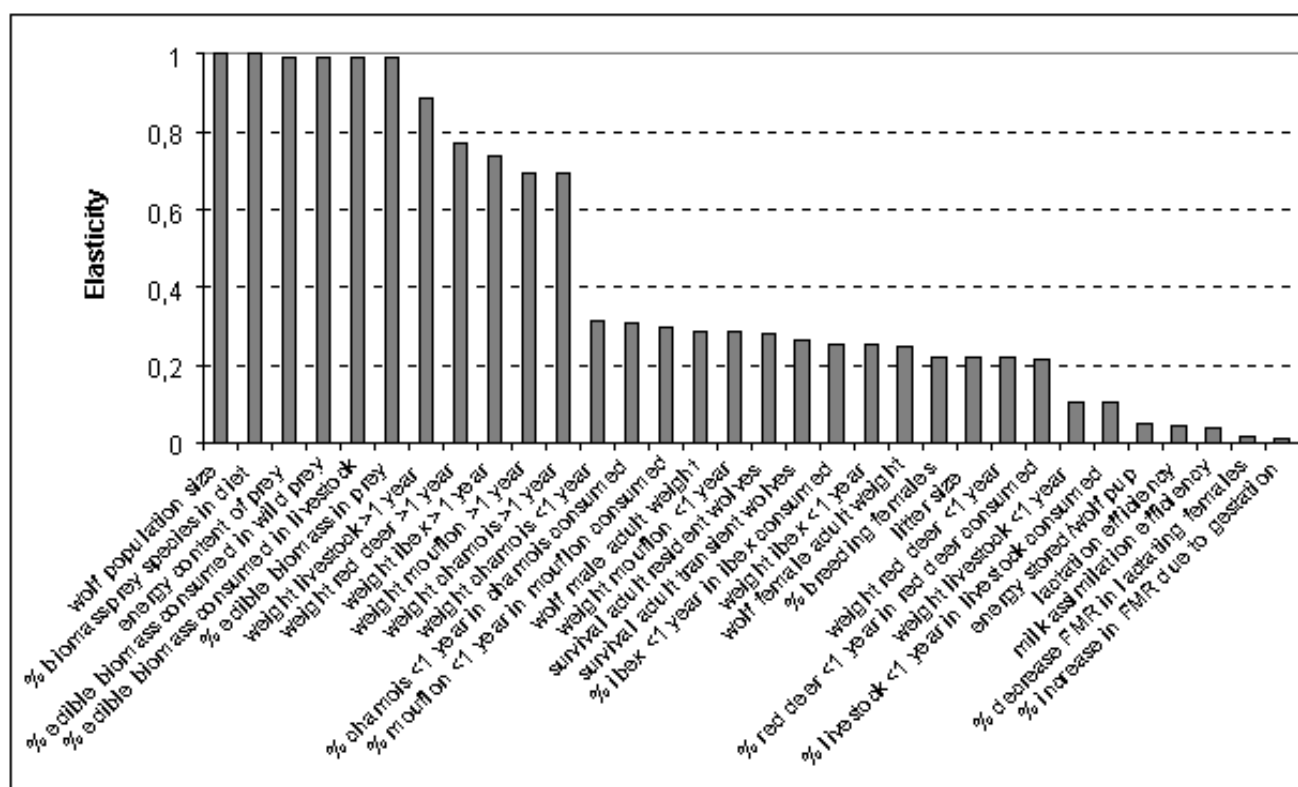


Figure 2 – A Monte Carlo sample of 50 curves of the estimated size of the wolf population and of each compartment when assuming an initial pre-breeding population size of 15 wolves and a stable population. The estimated wolf population sizes decreases rapidly following pup births (Top left graph), mainly due to an estimated low survival rate of wolf pups (Bottom right graph).

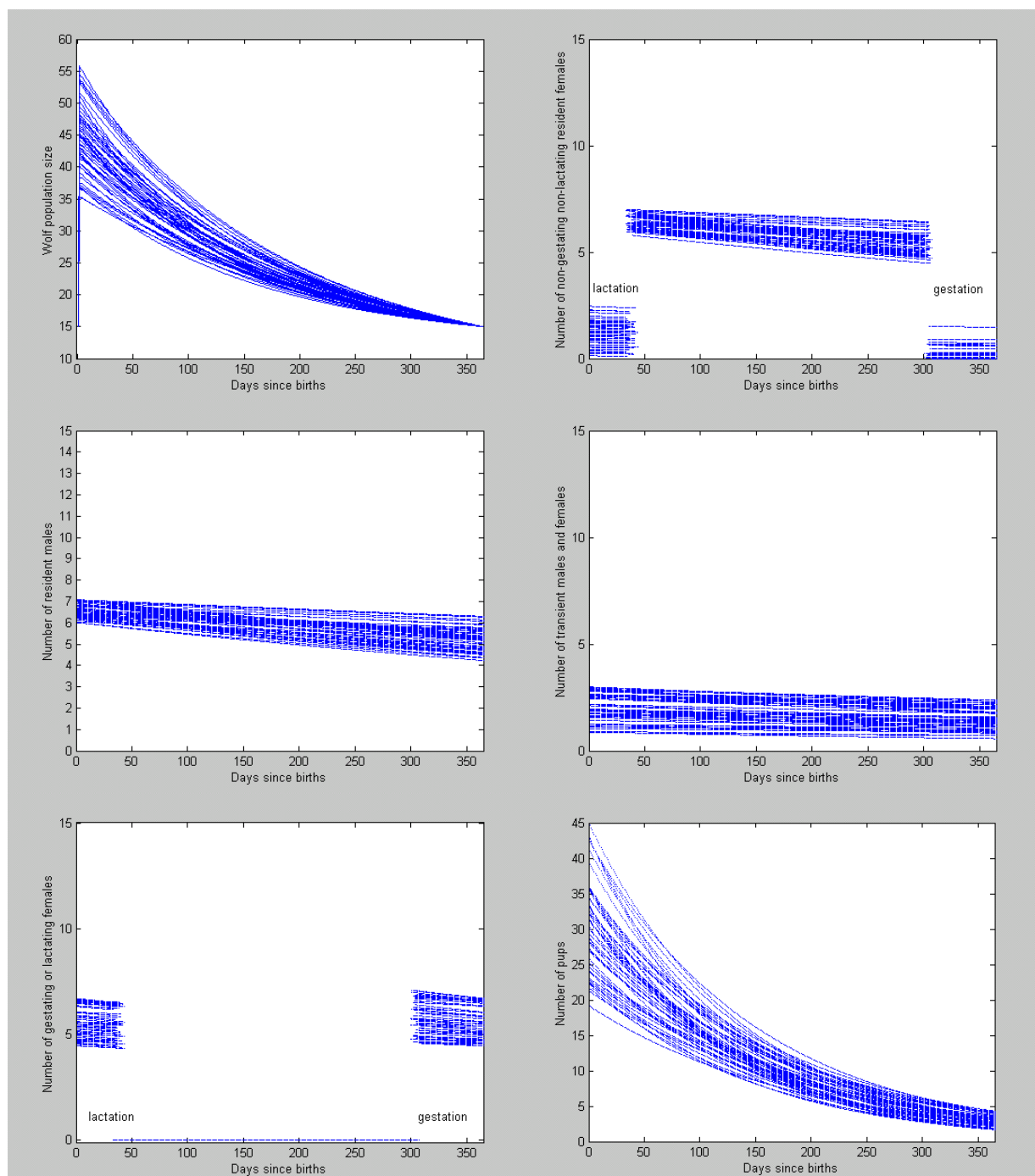


Figure 3 – A Monte Carlo sample of 50 curves of the estimated proportion of pups in the wolf population. The estimated proportion of pups in the wolf population decreases rapidly from births to day 365 of the model run.

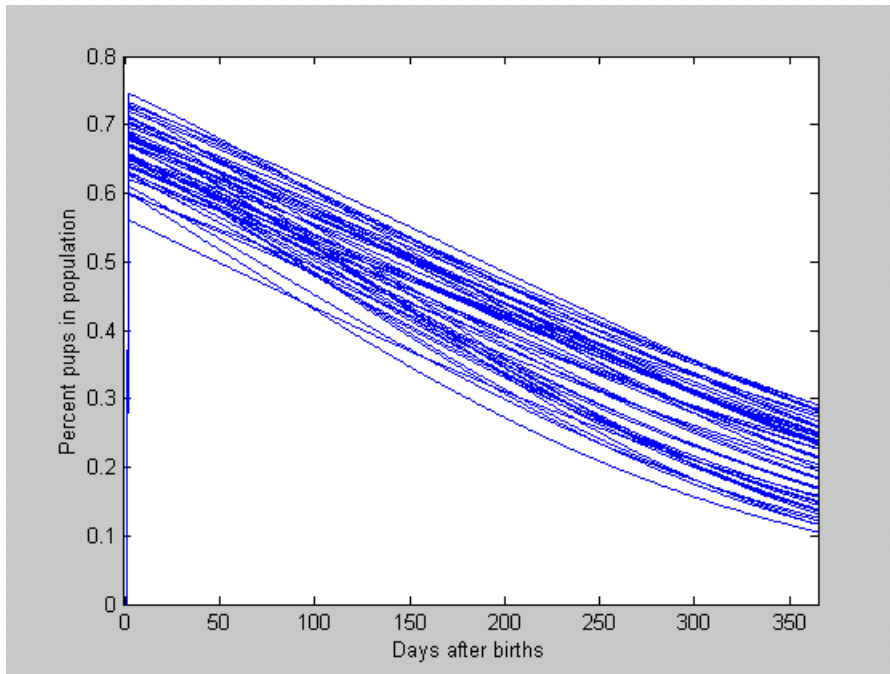


Figure 4 – A Monte Carlo sample of 50 curves of the daily energy demand of a population of 15 wolves (pre-breeding population size) through one year. The estimated daily energy demand of the wolf population increases with days following the birth of pups, and tends to peak about three months after births, with a discontinuity attributable to pup weaning. From approximately 100 days after births, the estimated energy demand decreases until late winter, with a discontinuity due to the beginning of gestation in breeding females.

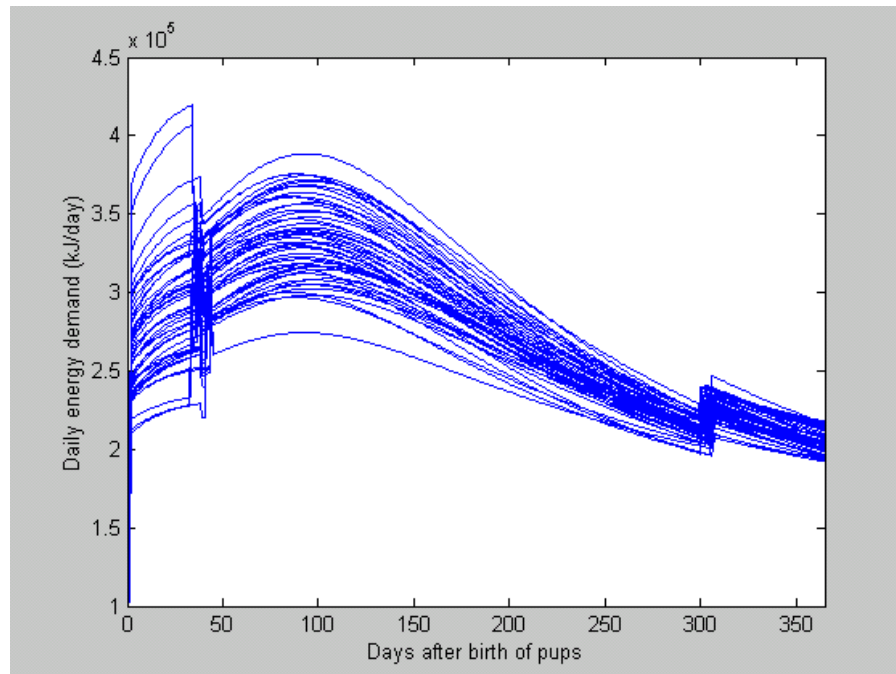


Figure 5 – Distribution of 3000 Monte Carlo simulations of the estimated energy required per year per wolf present in winter before births. Median value is 6.55×10^6 kJ/year, and 95% CI = 5.88×10^6 to 7.28×10^6 kJ/year. The energy demand per wolf present before births is higher than the actual demand of each individual, since it accounts for the seasonal variations in population size and the costs of reproduction and pup growth.

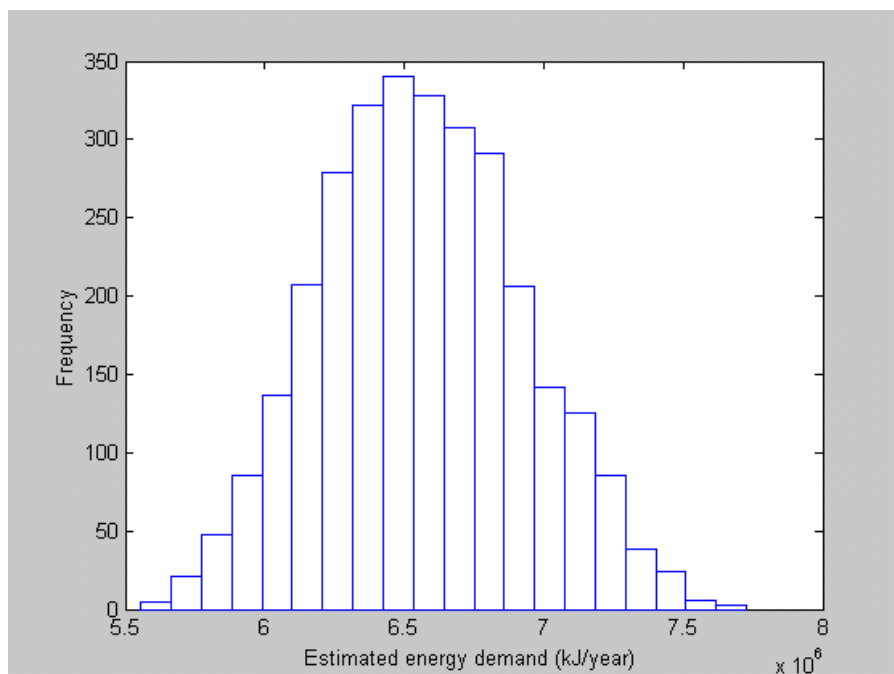


Figure 6 – Annual energy demand of the Mercantour wolf population from 1998 to 2001 and 95% CI, estimated from 3000 Monte-Carlo simulations of the model.

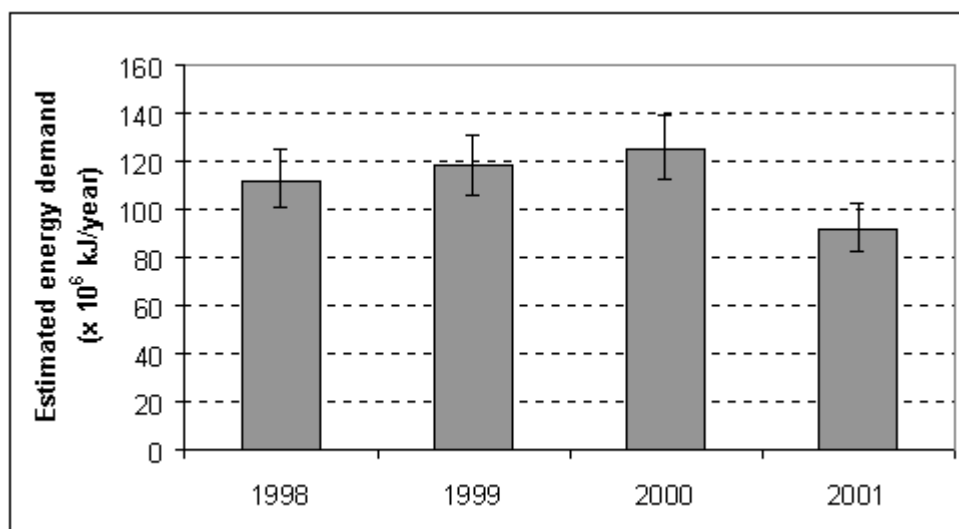


Figure 7 – Numbers of individuals potentially killed yearly by the Mercantour wolf population between 1998 and 2001 and 95% CI, estimated from 3000 Monte-Carlo simulations of the model.

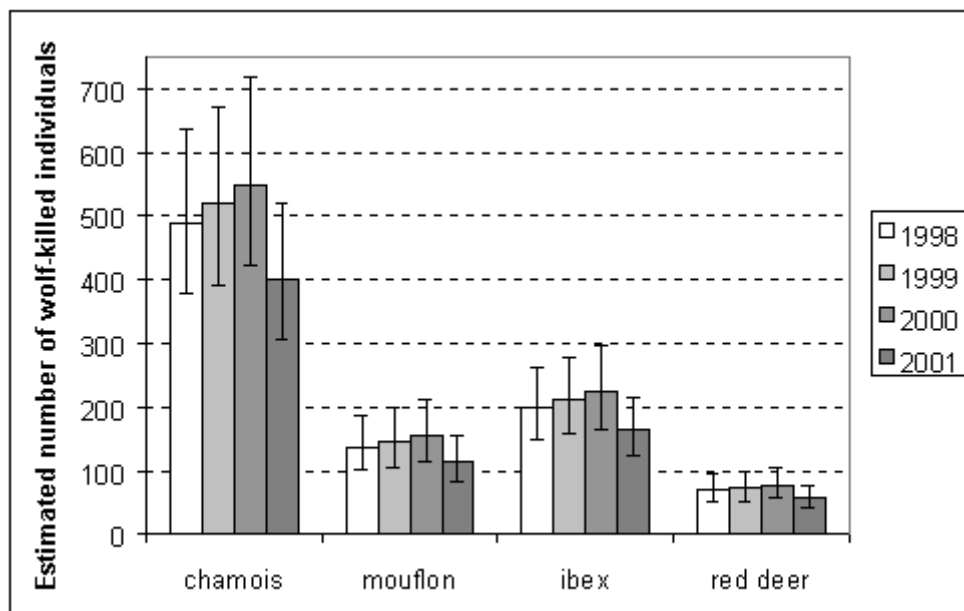
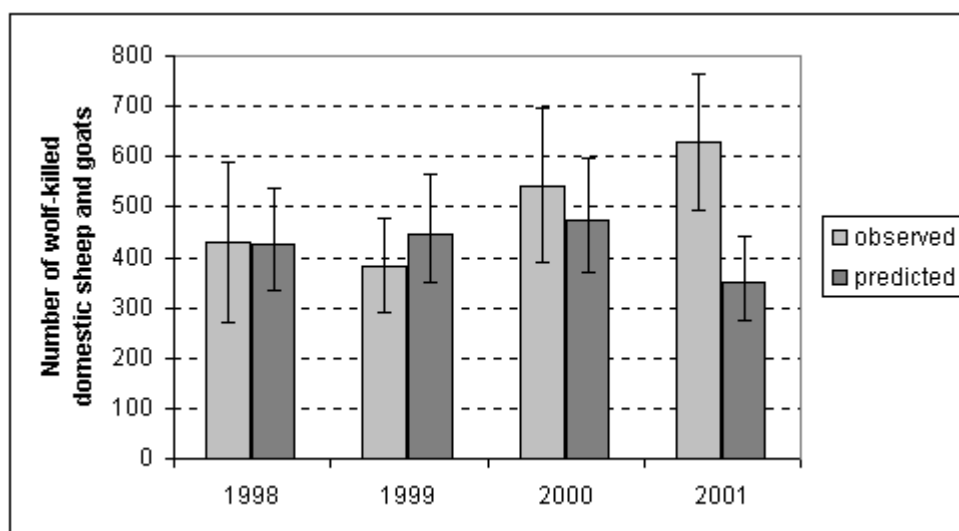


Figure 8 – Observed and predicted number of wolf-killed domestic sheep and goats. We defined a lower plausible limit on observed values as the number of killed animals classified as ‘probably killed by wolves’ in damage reports, and an upper plausible limit as the same number plus kills from unknown predators, plus livestock lost in claims impossible to verify in the field. The 95% CIs on predicted values were obtained from 3000 Monte Carlo simulations of the model.



Annexe 2

**Assessing the impact of recolonizing wolves on ungulate populations in
Mercantour**

Nathalie Espuno, Benoit Lequette, Olivier Gimenez,
Pierre Migot and Jean-Dominique Lebreton

*En préparation pour soumission au
Journal of Wildlife Management*

INTRODUCTION

The co-exploitation of resources by large carnivores and men is a major source of controversy (e.g. Boyd 2002, Yodzis 2001), and strong conflicts can arise when the predators are perceived as competitors because they exploit livestock or game species. Such interactions are particularly frequent in Western Europe where, owing to increased legal protection and improved habitat conditions, some large carnivore populations are currently expanding into areas from which they were extirpated decades ago (Breitenmoser 1998).

Recolonization of the Mercantour range of the Southern French Alps by wolves *Canis lupus* (Poulle et al. 2000, Duchamp et al. 2001, Valière et al. 2003) lead to a typical example of conflict between a population of large carnivores and human activities. Since wolves returned to Mercantour National Park and surrounding area in the early 1990's, they have been preying mainly upon domestic sheep, chamois *Rupicapra rupicapra* and mouflon *Ovis gmelini* (Poulle et al. 1997, 1998, 2000, Duchamp et al. 2001). Both chamois and mouflon are valued game ungulates, hunted outside the core area of Mercantour national Park, and the impact of wolves on these species has been a constant source of debate.

The objective of the present work was to synthesize the available information on Mercantour wolf and prey populations in a modeling framework, to provide a first assessment of the impact of wolf predation on the mouflon and chamois populations during wolf recolonization of the area. Due to the difficulty of obtaining field data on prey killing rates, we used an alternative approach and estimated kill rates with a wolf energy-consumption model that was previously developed (Annexe 1). In this work, we integrated the bioenergetics model with a general age-structured matrix model (Caswell 2001) of an ungulate population, to assess retrospectively the effect of wolf predation on mouflon and chamois population growth rates between 1993 and 2001. Since little empirical data were available, the models were parameterized with published estimates or expert knowledge of wolf physiological and biological parameters and of ungulate vital rates. We assessed how the uncertainty in parameter estimates translated into uncertainty in ungulate growth rates using Monte-Carlo simulations (Caswell et al. 1998). We assessed the validity of our models by comparing the projected ungulate population trends with the observed trends. When the models were validated by this approach, we used them to estimate the number of wolves that could be

sustained by the ungulate populations under the recent harvest regimes and under different scenarios of wolf diet composition.

METHODS

Study area

The study was conducted in an area of the French Southern Alps recolonized by wolves in the early 1990's, the Mercantour Mountains, which is partly protected by Mercantour National Park. Altitude in the park ranges from 800 to 3,143 m, with pastures covering about 60 % of the area. *Picea excelsa*, *Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, and *Larix decidua* are the main tree species making up the dense forest cover generally found below 2,000 m. Snow often persists from December to late April above 1,200 m, with an average snow depth ranging from 0.5 m to more than 2 m depending on the year. Six species of wild ungulates coexist within the core area of the national park: about 10,000 chamois (5 to 10 per 100 ha), 500 mouflon (0.8 to 4 per 100 ha), 1,200 ibex *Capra ibex* in summer, some of which emigrate seasonally to winter grounds located outside the study area, 1,000 red deer *Cervus elaphus* and unknown numbers of roe deer *Capreolus capreolus* and wild boar *Sus scrofa*. Ungulates are fully protected within the core area of the park, but harvested outside the park boundaries. The Mercantour Mountains are also home to extensive pastoral activities, mainly devoted to the production of lamb meat.

Model structure

We coupled a wolf energy-consumption model that was previously built (Annexe 1) with an age-structured ungulate matrix population models (Figure 1). We parameterized the ungulate population submodels with either mouflon or chamois vital rates, and estimated retrospectively the population growth rate corresponding to each year, based on yearly estimates of wolf number, wolf diet, and harvest rate. We used ungulate census and harvest data for years 1981 to 2001, and wolf numbers and diet data for years 1993 (beginning of recolonization) to 2001. Model building and simulations were undertaken in MATLAB 6.5.

Wolf energy-consumption submodel

The energy-consumption submodel estimates the number of young and adult prey killed by wolves in a year (kill rate), on the basis of wolf pre-breeding population size, wolf diet, and wolf physiological and biological parameters (Annexe 1). It is composed of a component describing the dynamics of wolf numbers through the year, coupled to a component estimating the daily energy requirements of an individual wolf.

Mouflon and chamois population submodels

The ungulate population submodels are deterministic age-structured matrix models, based on a time step of 1 year, which are modified versions of the matrix model presented by Gaillard et al. (1998). The models assume pre-breeding censuses, and consider only the female segments of the populations since a lack of males is unlikely to restrict population growth in ungulates.

In the absence of empirical data on mouflon and chamois vital rates in Mercantour, we parameterized the ungulate population submodels with estimates drawn from the literature. For the Mercantour mouflon population, we assumed vital rates similar to the mean estimates for bovids provided by Gaillard et al. (2000). We considered 4 age classes: class 1 (age 0 to 1 year) = juveniles, class 2 (age 1 to 2 years) = yearlings, class 3 (age 3 to 11 years) = prime-aged females, class 4 (≥ 11 years) = senescent females. Each year a proportion $m1$ of yearling females, a proportion $m2$ of prime-aged females, and a proportion $m3$ of senescent females produce young. Assuming that each reproducing female produces $f = 1$ offspring per year and that the sex ratio is even, each breeding female thus produces 0.5 female per year (Gaillard et al. 1998). Each year, a proportion $s0$ of juveniles, a proportion $s1$ of yearlings, a proportion $s2$ of prime-aged females and a proportion $s3$ of senescent females survive. Prime-aged females remain in age class 3 during nine successive years before moving to age class 4. Assuming that the mean generation time for age class 3 is $Ta = 1 / (1 - (1 - a)s2)$ (Jean-Dominique Lebreton, personal communication), the probability that an individual remains in age class 3 from a year to the next is $(1 - a)s2$ and the probability that an individual of age class 3 moves to age class 4 is $as2$. The transition probabilities are then obtained by calculating a for $Ta = 9$ years.

The projection from time t to time $t+1$ of individuals grouped by age classes is symbolized by the matrix equation $x_{(t+1)} = Ax_{(t)}$ where A represents the transition matrix, and where $x_{(t)}$ and $x_{(t+1)}$ are vectors whose elements represent the abundance of each age class at time t and $t+1$, respectively.

The transition matrix for the mouflon population is then

$$A = \begin{pmatrix} 0 & s_0 m_1 f / 2 & s_0 m_2 f / 2 & s_0 m_3 f / 2 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & (1-a)s_2 & 0 \\ 0 & 0 & a s_2 & s_3 \end{pmatrix}$$

For the Mercantour chamois population, we assumed vital rates similar to the estimates of Loison et al. (2002) for an expanding population. We considered 5 age classes: class 1 (age 0 to 1 year) = juveniles, class 2 (age 1 to 2 years) = yearlings, class 3 (age 2 to 3 years), class 4 (age 3 to 11 years), class 5 (age >11 years). Each year a proportion $m1$ of yearling females, a proportion $m2$ of class 3 females, a proportion $m3$ of class 4 females, and a proportion $m4$ of class 5 females produce young. Assuming that each reproducing female produces $f = 1$ offspring per year and that the sex ratio is even, each breeding female thus produces 0.5 female per year (Gaillard et al. 1998). Each year, a proportion s of females (no significant difference in survival across age classes found by Loison et al. 2002) survive. Assuming, as for mouflon, that the mean generation time for age class 4 is $Ta = 1/(1-(1-a)s)$ (Jean-Dominique Lebreton, personal communication), the transition matrix for the chamois population is then

$$A = \begin{pmatrix} 0 & s m_1 f / 2 & s m_2 f / 2 & s m_3 f / 2 & s m_4 f / 2 \\ s & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & (1-a)s & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a s & s \end{pmatrix}$$

For each species, the population growth rate λ , indicating the short-term trend of the population, is obtained as the dominant eigenvalue of the matrix.

Coupling the wolf energy-consumption submodel and the ungulate population submodel

The wolf energy-consumption submodel provides estimates of prey killing rates, which are combined with estimates of ungulate population size to obtain age-specific predation rates (proportion of the population removed by wolves), assuming that juveniles compose on average 25% of the mouflon and chamois populations (Jean-Michel Gaillard, personal communication). Harvest rates are obtained from data on the yearly numbers of juveniles and adults harvested and from estimates of ungulate population sizes. Predation and harvest rates are then used to affect age-specific survivals in the ungulate population submodel.

Estimating mouflon and chamois population sizes

Estimates of yearly mouflon and chamois population sizes were based on ground censuses performed during the fall, in the western and in the eastern part of Mercantour national Park, separately, and at irregular time intervals (Mercantour national Park data, Tables 1 and 2). Because censuses were incomplete in most years, we needed to interpolate existing estimates to be able to produce estimates of total population sizes for each year. We thus modeled the $\log(\text{number of mouflons counted})$ and the $\log(\text{number of chamois counted})$ as a function of the year and the site (western vs. eastern part of the park). For each response variable, we built a general model including main effects of factors YEAR, YEAR², YEAR³, SITE, and second-order interactions of YEAR and SITE, of YEAR² and SITE and of YEAR³ and SITE. We used a step-down procedure to model selection, suppressing interaction terms or main effects from the general model to minimize the Akaike Information Criterion (AIC, Burnham and Anderson 1998). When the difference in AIC between two models was smaller than 2, the simpler model was preferred (Burnham and Anderson 1998). Goodness of fit of the preferred models of mouflon and chamois counts was assessed visually by plotting model residuals against fitted values. We calculated the proportion of deviance explained by effects included in the preferred models, which is analogous to its coefficient of determination (Agresti 1990). We used the preferred models to interpolate the total numbers of mouflons and chamois that would have been counted each year in each site, and summed estimates of the two sites to obtain estimated yearly counts of each species over the whole study area. For each ungulate species, these estimates for year i were denoted N_i .

Due to the census method that was used, actual ungulate numbers in the study area were probably underestimated. Moreover, due to dispersal and to a possible metapopulation structure, the target ungulate populations were probably much larger than the number of ungulates actually present in the study area. As a consequence, we expected actual mouflon and chamois population sizes to be much larger than the number of individuals counted. We thus used the matrix model together with census and harvest data to estimate the yearly population sizes of each species from 1981 to 1992 (before wolf recolonization). For each ungulate species, the prediction of population size was dependent on a scale factor c by which all population sizes were multiplied. Hence, for a given set of demographic parameter values, the predicted population size at time i was cP_i . The scale factor c was then estimated by minimizing the following criterion:

$$\phi(c) = (cP_i(\theta) - N_i)^2$$

where θ is the vector of demographic parameters that serve, via the matrix model, to predict population size. We then use the estimated scale factor to retrospectively estimate the yearly population size from 1981 to 2001. To assess the importance of accurately knowing each vital rate for estimating population size with this method, the sensitivity of c to a change in each vital rate was assessed by incrementing the value of each parameter successively by 0.05 a looking at the resulting change in c .

Model parameterization

Wolf population size and diet composition

We used empirical estimates of pre-breeding wolf population sizes obtained from winter tracks counts (Mercantour national Park data), and estimates of wolf diet obtained by analyzing the composition of wolf scats collected in Mercantour (Mercantour national Park and Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage data, Annexe 5) (Table 3).

Wolf biological and physiological parameters

Since empirical data on the biological and physiological parameters of Mercantour wolves were lacking, we parameterized the energy-consumption submodel with published estimates. Details on the sources and values used are provided in Annexe 1.

Harvest data

Data on the number of juveniles and adults mouflon and chamois harvested each year were available for most years between 1981 and 2001. When the number of individuals harvested was not available, we assumed it was the mean of numbers harvested the previous and the next year. When the age class (young vs. adult) of the harvested individuals was not available (as in years 1981-1990 and 1998-2001 for mouflon and in years 1981-1989 for chamois), we assumed that the proportion of young in the sample of individuals harvested was equal to the average proportion over the years where the information was available (14.9% for mouflon and 9.7% for chamois).

Elasticity analysis

We assessed the relative influence a change in each model parameter on the estimated growth rate in an elasticity analysis (Caswell 2001). We incremented successively the value of each parameter of the energy-consumption submodel and of the ungulate population submodel by 1%, holding all other model parameters constant, and recorded the resulting proportional change in the estimated ungulate population growth rate. We performed the elasticity analysis for the mouflon population, for year 2000.

Assessing the influence of uncertainty in model parameters

We assessed the effect of uncertainty in model parameters on the estimated ungulate population growth rates using a Monte-Carlo approach (Caswell et al. 1998). This approach first involves specifying statistical distributions for each model parameter. We specified uniform distributions bounded by plausible lower and upper values for parameters of the wolf energy-consumption model (values provided in Annexe 1). We specified beta distributions for mouflon survival and fecundity rates, based on the means and variances of bovid vital rates provided by Gaillard et al. (2000). We specified a uniform distribution for chamois survival based on uncertainty provided by Loison et al. (2002). We generated a set of parameter values by sampling randomly from their probability distributions, and combined them in the model to obtain the corresponding estimate of the population growth rate λ . We repeated this procedure 1000 times, to generate population growth rates for a large set of possible parameter values. We recorded the median values of the estimated growth rates, and obtained

95% confidence intervals on growth rates from the 2.5th and 97.5th percentiles of the distributions of λ . The proportion of growth rates lying below 1 provided the probability of decline of the model population.

Plausibility of the models

We assessed the plausibility of the models by comparing the observed population trends with trends projected by the model when accounting for predation and harvest, after wolf recolonization (years 1993 to 2001). For each year and each ungulate species, we ran 1000 Monte-Carlo simulations to estimate a population growth rate based on data on harvest, wolf population size and wolf diet for that year. Starting from the 1993 estimate of ungulate population size, we used the estimated median values of growth rates of each year to project population sizes until 2001. For each year, we used the confidence limits on growth rate to project a lower and upper value of population size. We compared the projected population sizes with the population sizes estimated on the basis of the census data.

RESULTS

Mouflon and chamois population sizes

The preferred models of mouflon and chamois counts both included the main effect of YEAR, its quadratic term YEAR², the main effect of SITE, and the second-order interaction of YEAR and SITE. Plots of residuals against fitted values showed no obvious pattern, suggesting a good fit of the preferred models to the data (Figure 2). Coefficients of determination of the preferred models of mouflon and chamois counts were $R^2=0.93$ and $R^2=0.98$, respectively. We used the preferred models to interpolate the numbers of mouflons and of chamois that would have been counted each year in each site, and deduced estimated yearly total counts for the whole study area (Figure 3).

When using mean parameter estimates for bovids provided by Gaillard et al. (2000), the estimated scale factor between census data and actual population size for mouflon was $c_{\text{moufl}} = 4.98$. When using mean vital rates from Loison et al. (2002), the scale factor for chamois was estimated to be $c_{\text{cham}} = 1.92$.

In the present work, the yearly mouflon population size (P_i) was thus estimated to be 4.98 times the predicted total counts N_i , and the yearly chamois population size (P_i) was estimated

to be 1.92 times the predicted total counts N_t . The estimated scale factor appeared very sensitive to variations in the values of survivals, and relatively less sensitive to fecundities (Table 4). A more accurate estimation of the scale factor would thus require empirical estimates of age-specific ungulate survivals in Mercantour.

Harvest and predation rates

We estimated the yearly rates of harvest and predation based on chamois and mouflon population size estimates, hunting data, and bioenergetic estimates of the number of individuals killed by wolves. According to our models, the rates of harvest and predation of both species appeared to vary with years (Figure 4a and 4b).

Elasticity analysis

Estimated growth rate of the mouflon population was most sensitive to values used for vital rates (Table 5). Among all vital rates, survival of adult females was most influential (Table 5), a result which is in agreement with the elasticity pattern generally found in ungulate population models (Gaillard et al. 2000). Among parameters of lower importance, mouflon population size, wolf population size, parameters related to the amount of energy obtained from each kill, and the number of adult mouflons harvested each year, were most influential (Table 5). All parameters related to wolf biology and physiology had very little influence on the estimate of mouflon population growth rate (Table 5).

Plausibility of the models

Model projections suggested a decrease in mouflon population size and an increase in chamois population size after wolf recolonization, which is consistent with the observed population trends (Figure 5a and 5b). Projected population sizes showed relatively small deviations from the census-based estimates for 1993-2001 (Figure 5a and 5b).

Model predictions

Mouflon

According to 1000 Monte-Carlo simulations of the model, potential growth rate of the mouflon population without harvest and predation was $\lambda = 1.062$ (95%CI=1.026-1.092) based on the average vital rates for bovids that were used.

Before wolf recolonization, the increasing rate of mouflon harvest resulted in a decreasing trend of the population growth rate, with estimates of λ ranging from 1.052 (95%CI=1.021-1.085) in 1981 to 1.027 (95%CI=0.988-1.058) in 1990. As a result, the estimated probability of decline of the mouflon population reached 0.03 to 0.07 in 1990-1992.

After wolf recolonization, the estimated mouflon growth rate declined rapidly under the joint effects of harvest and predation. Estimated probabilities of decline of the population were at least 0.99 in all years except 1998 (Figure 6a). According to the model, the combination of predation and harvest thus appeared clearly unsustainable from 1995 on. This result is consistent with the observed decreasing trend in the mouflon population after wolf recolonization (Figure 3a).

Chamois

Running 1000 Monte-Carlo simulations of the chamois population model without predation and harvest yielded a chamois potential growth rate $\lambda = 1.24$ (95%CI=1.19-1.28).

Before wolf recolonization, the estimated growth rate of the chamois population remained higher than 1, and followed an increasing trend over the years, ranging from 1.022 in 1981 to 1.110 in 1992 (Figure 6b).

After wolf recolonization, the combined effects of harvest and predation seemed to result in a stabilization of the chamois population growth rate in the range 1.095-1.110 (Figure 6b). The combined rates of harvest and predation thus seemed sustainable by the chamois population

during the whole study period. These results are consistent with the observed increasing trend of the chamois population (Figure 3b).

DISCUSSION

The aim of the present work was to provide a synthesis of the available data on wolf and prey populations in a modelling framework, in order to provide a first insight into the impact of wolves on their main prey populations in Mercantour. The validity of results presented here is conditional on the assumption that parameters estimates that we used were realistic for the Mercantour wolf, chamois and mouflon populations. Using a Monte-Carlo approach allowed to compensate in part for the potential use of inaccurate parameter values, because this approach involved including a wide range of values to reflect uncertainty in these parameters, randomizing the parameter values within these ranges, and simultaneously varying the values of all parameters. The models allowed reconstructing the observed trends of the prey populations, suggesting that they captured the essential dynamics of the system. However, the scale factor estimated for the mouflon population ($c \approx 4.9$) may not be plausible, suggesting that actual mouflon vital rates in Mercantour may differ from average bovids parameters. The present analysis may be improved in the future by using empirical estimates of mouflon vital rates if they become available.

Our models suggested that the growth rate of the chamois population remained consistently higher than 1 despite harvest and predation, i.e. the total rate of chamois uptake by wolves and hunters was sustainable by the population during the whole study period. On the other hand, the mouflon model suggested that the combination of harvest and predation was unsustainable, and was likely responsible for the observed mouflon population decline between 1993 and 2001.

Elasticity of the estimated growth rate to adult ungulate survival was found to be 7 times higher than elasticity to juvenile survival, a typical pattern of ungulate population models (Gaillard et al. 2000), revealing that the loss of an adult would have a much greater impact on the population growth rate than the loss of a young. According to our models and to our assumptions regarding wolf selectivity for prey (Annexe 1), the ratio of the number of adults to the number of young in the sample of ungulates killed by wolves was approximately 1.2. However, that ratio was 5.5 for mouflon and 9.3 for chamois in the samples of ungulates

killed by hunters, suggesting that hunters were more selective for adult ungulates than were wolves. As a result, the harvest of an individual by hunters may have had, on average, a greater impact on the population than the kill of an individual by wolves. This elasticity pattern also suggests that gaining information on the actual ratio adults/young in the sample of ungulates killed by wolves would be particularly useful to make more accurate estimations of wolf impact on prey populations.

Although the models predicted ungulate population trends that were consistent with the observed trends, projected population sizes tended to be higher than census-based estimates. This tendency might suggest that we underestimated the rates of wolf predation, possibly due to problems with the estimation of wolf population size or diet, the most sensitive parameters of the energy-consumption model (Annexe 1). Alternatively, this tendency could also suggest that ungulate vital rates varied with years, since incorporating such a variability into the models would tend to depress population trends relative to a population with no variability and the same mean parameter values (Caswell 2001). Variation of vital rates among years as a result of environmental variation is probably very common in natural systems, but we lacked empirical data to explicitly account for environmental stochasticity and thus chose to ignore it in this preliminary work.

Populations of chamois and mouflon were probably at different proportions of their maximum carrying capacity in Mercantour, but we had no data allowing to assess the existence of density-dependent effects and we thus chose to leave that feature out of the models. As a result, our models assumed that variation in ungulate numbers could be described by density-independent matrix models. The assumption of density independence seemed reasonable in this case since we were able to correctly reconstruct the observed population trends.

Compensatory variation of vital rates, for example increases in fecundity or juvenile survival, could partly offset the effect of decreased survival due to predation or harvest. Such a phenomenon would lead to a lower impact of predation and harvest than predicted by the models. Moreover, compensatory mortality, i.e. uptake of individuals that would otherwise have died of other causes in the same year, would lead as well to an overestimation of the impact of predation or harvest by the models. The tendency of the model projections to be higher than census-based estimates of population size suggested that the effects of these various forms of compensation were either of minor importance, or hidden by other effects that we did not take into account.

In this work, we assumed that harvest and predation mortalities were additive. Different scenarios reflecting various degrees of compensation, which will lead to a lower impact of predation or harvest, should also be studied in the future.

The population models were kept simple because we did not have sufficient knowledge of the mouflon and chamois population processes to justify more complex models at this point. This work is a preliminary retrospective assessment of the impact of wolves on populations of their main prey during wolf recolonisation of the Mercantour Mountains; the analysis could be refined in the future, particularly if empirical data on ungulate vital rates become available. However the present work showed that, in such a complex and poorly known predator-prey system, the modelling approach we used allowed to provide information that may be useful for management purposes, based on a synthesis of the available data.

REFERENCES CITED

- Agresti, A., 1990. Categorical data analysis. John Wiley & Sons, New-York, USA.
- Boyd, I. L., 2002. Estimating food consumption of marine predators: Antarctic fur seals and macaroni penguins. *J. Appl. Ecol.* 39:103-119.
- Breitenmoser, U., 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83(3):279-289.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson, 1998. Model selection and inference, a practical information-theoretic approach. Springer.
- Caswell, H., S. Brault, A.J. Read and T.D. Smith, 1998. Harbor porpoise and fisheries: an uncertainty analysis of incidental mortality. *Ecol. Appl.* 8(4): 1126-1238.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. 2nd edition. Sinauer Associates Inc., publishers. Sunderland, USA.
- Duchamp, C., V. Genevey, F. Favier, T. Dahier, R. de Beaufort, C. Durand, P. Oléon et M. Pion, 2001. Programme LIFE Nature : « Le retour du loup dans les Alpes Françaises ». Rapport d'activité 2000, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.
- Espuno, N., 2004. Impact du loup sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. Thèse de doctorat. Université Montpellier II.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. and Toïgo, C., 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- Loison A., Toïgo, C., Appolinaire, J. and Michallet, J., 2002. Population dynamics and demographic processes in colonising populations of ungulates: chamois and ibex as case studies. *Journal of Zoology*, London, 256: 199-205.

Poulle, M.-L., Carles, L. and Lequette, B., 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52:357-368.

Poulle, M.-L., Houard, T. and Lequette, B., 1998. Prédation exercée par le loup sur le mouflon et le chamois dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 15 (Hors série Tome 1).

Poulle, M.-L., T. Dahier, R. de Beaufort and C. Durand, 2000. Le loup en France. Programme Life Nature. Rapport Final 1997-1999.

Valière, N., L. Fumagalli, L. Gielly, C. Miquel, B. Lequette, M.-L. Poulle, J.-M. Weber, R. Arlettaz and P. Taberlet, 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation* 6 Part I:83-92.

Yodzis, P., 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology and Evolution* 16(2): 78-84.

TABLES AND FIGURES

Table 1 – Summary of mouflon census data in Mercantour national Park from 1981 to 2001
(Mercantour National Park data)

Year	Western area	Eastern area
1981	155	317
1983	-	419
1986	337	378
1989	501	566
1992	752	451
1997	580	-
1998	-	150
2001	505	-

Table 2 – Summary of chamois census data in Mercantour national Park from 1981 to 2001
(Mercantour National Park data)

Year	Western area (Haut-Var and Haute-Tinée)	Eastern area (Moyenne-Tinée, Haute-Vésubie and Roya-Bévéra)
1981	297	1371
1983	-	2134
1986	588	2036
1989	764	3117
1992	1150	3870
1997	1888	-
1998	-	4377
2001	2638	-

Table 3 – Yearly pre-breeding wolf numbers and diet estimates used as input parameters in the wolf energy-consumption submodel (Mercantour national Park and Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage data, diet estimation in Espuno 2004). In 1997-2001 diet was estimated using only DNA-identified wolf scats, while in 1995-96 all collected scats were used because DNA data were not available. Due to a lack of data, relative proportions of mouflon and chamois in diet in 1993 and 1994 were assumed to be similar to their proportions in the diet of 1995. Some wild ungulates were unidentified in 1997, 1998, 2000 and 2001, leading to a range of values for their relative contributions to wolf diet in these years; the lower bound of the range is the estimated contribution of each species, and the upper bound is the estimated contribution of each species plus the contribution of unidentified wild ungulates.

Year	Estimated pre-breeding wolf population size	Relative contribution of mouflon to wolf diet	Relative contribution of chamois to wolf diet
1993	2	0.350	0.255
1994	6	0.350	0.255
1995	10	0.350	0.255
1996	12	0.356	0.237
1997	15	0.234 - 0.254	0.354 - 0.374
1998	17	0.082 - 0.089	0.331 - 0.338
1999	18	0.144	0.207
2000	19	0.103 - 0.177	0.233 - 0.307
2001	14	0.051 - 0.141	0.191 - 0.281

Table 4 – Sensitivity of the estimated scale factor c_{moufl} to changes in the value of each mouflon vital rate. Based on the parameter estimates for bovids from Gaillard et al. (2000), each value of survival or fecundity was increased by 0.05 and the scale factor was re-estimated. The relative change in c_{moufl} reflected the relative influence of that parameter.

Vital rate incremented by 0.05	Change in c_{moufl}
Juvenile survival	-0.987
Prime-aged adult survival	-0.987
Yearling survival	-0.894
Senescent adult survival	-0.787
Prime-aged fecundity	-0.660
Senescent fecundity	-0.183
Yearling fecundity	-0.176

Table 5 – Elasticity of the estimated mouflon population growth rate to model parameters. The value of each parameter of the wolf energy-consumption submodel and of the mouflon population submodel was increased by 1%, while holding all other parameters constant, and the proportional change in mouflon growth rate was recorded.

Parameter	<i>Elasticity</i>
Mouflon potential vital rates	
prime-aged mouflon survival (s2)	0.688
senescent mouflon survival (s3)	0.296
proportion of reproducing prime-aged females (m2)	0.159
juvenile mouflon survival (s0)	0.095
yearling mouflon survival (s1)	0.095
number of offsprings per reproducing female (f)	0.085
proportion of reproducing senescent females (m3)	0.074
proportion of reproducing yearling females (m1)	0.011
Parameters determining predation and harvest rates	
mouflon population size	0.095
energy content of 1 g of prey biomass	0.042
proportion of edible biomass consumed in a killed mouflon	0.042
proportion of edible biomass in a mouflon individual	0.042
wolf population size	0.032
body weight of adult mouflon	0.032
number of adult mouflons harvested per year	0.032
relative proportion of mouflon biomass in wolf diet	0.032
survival of adult resident wolves	0.011
survival of transient wolves	0.011
milk assimilation efficiency in wolf pups	0.011
lactation efficiency of female wolves	0.011
body weight of juvenile mouflon	0.011
body weight of adult male wolves	0.011
number of young mouflons harvested per year	<0.001
proportion of reproducing females in wolves	<0.001
proportion of transient wolves in the population	<0.001
wolf litter size	<0.001
body weight of adult female wolves	<0.001
% increase in energy demand due to gestation in female wolves	<0.001
% decrease in energy demand due to reduced activity in lactating female wolves	<0.001
energy stored in 1g of wolf pup biomass	<0.001
proportion of juveniles among wolf-killed mouflons	<0.001

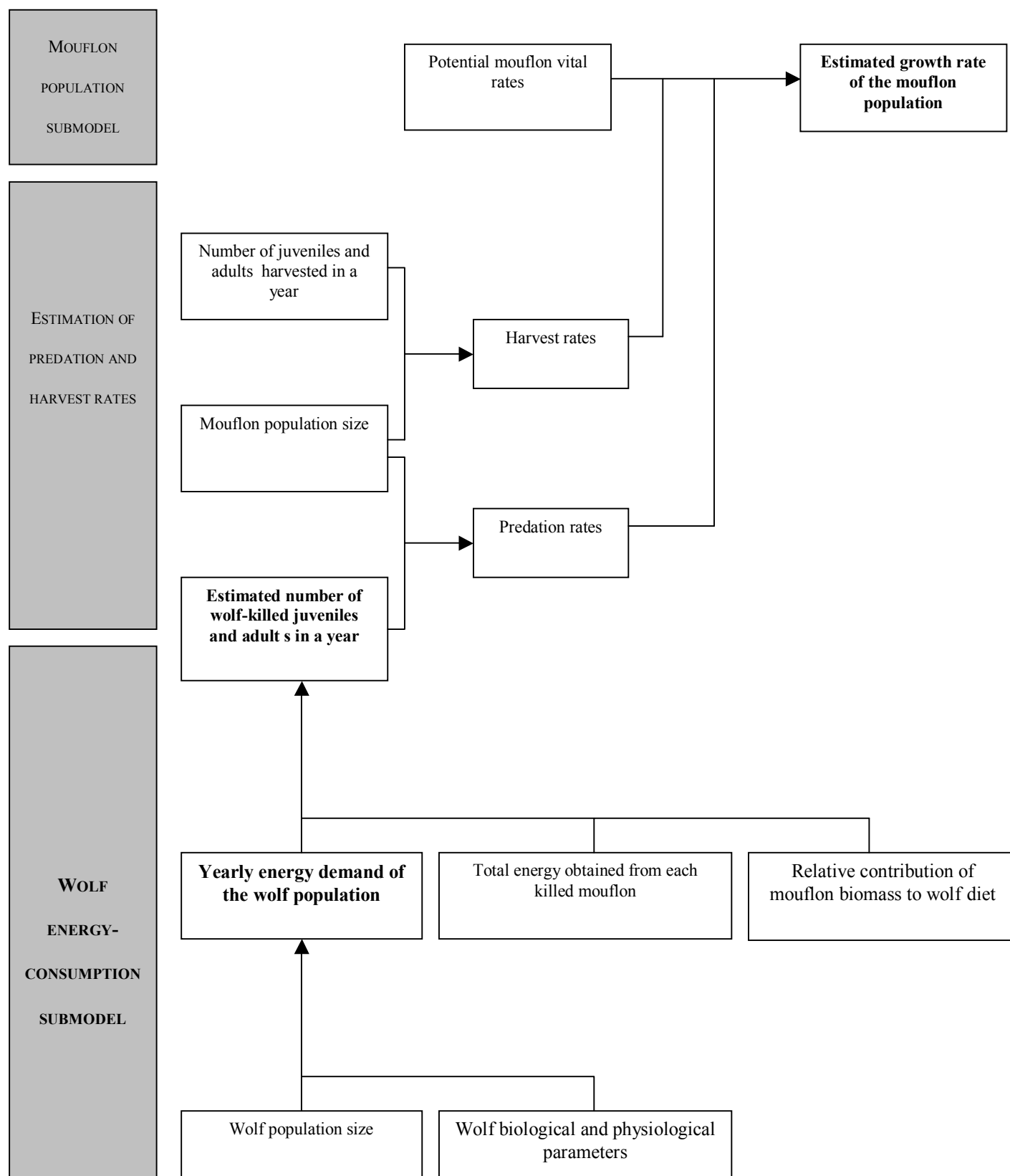
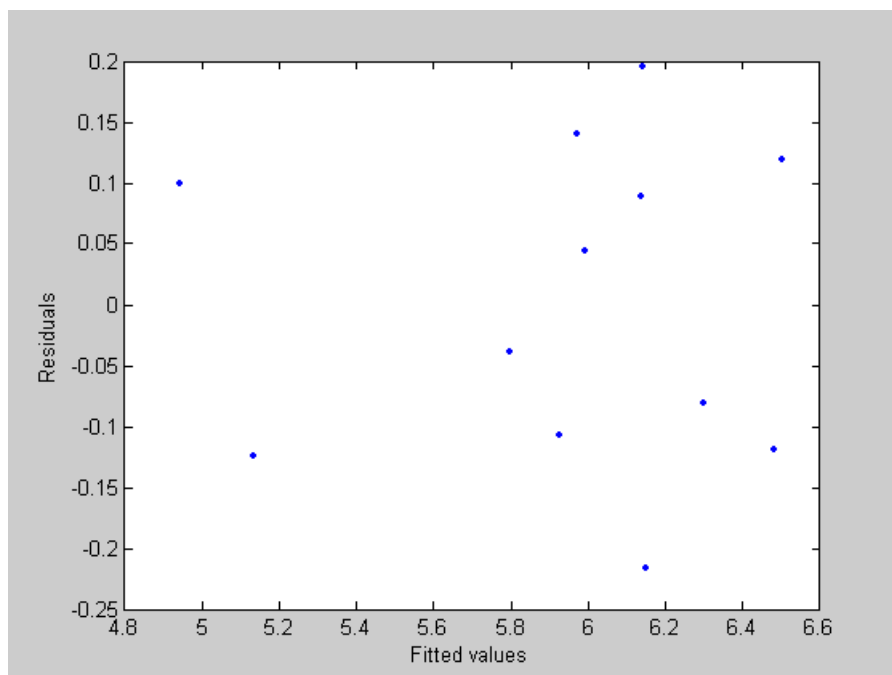


Figure 1 – Model structure, example of the mouflon population. The model is composed of a wolf energy-consumption submodel (Espuno 2004) that estimates the number of juvenile and adult mouflons killed by wolves in a year (kill rates), coupled to a mouflon age-structured population submodel that estimates the growth rate of the population based on mouflon vital rates. Kill rates estimated by the wolf energy-consumption submodel are combined with estimates of mouflon population size to obtain the proportion of juveniles and adults killed by wolves in a year (predation rates). Predation rates are then used to affect mouflon potential vital rates (i.e., vital rates with no predation or harvest), providing the link between the two submodels. Mouflon potential vital rates are also affected by age-specific harvest rates, obtained from harvest data and an estimate of mouflon population size.

Figure 2 – Residuals of the preferred model of the number of mouflons censused (a) and of the number of chamois censused (b), plotted against fitted values

(a)



(b)

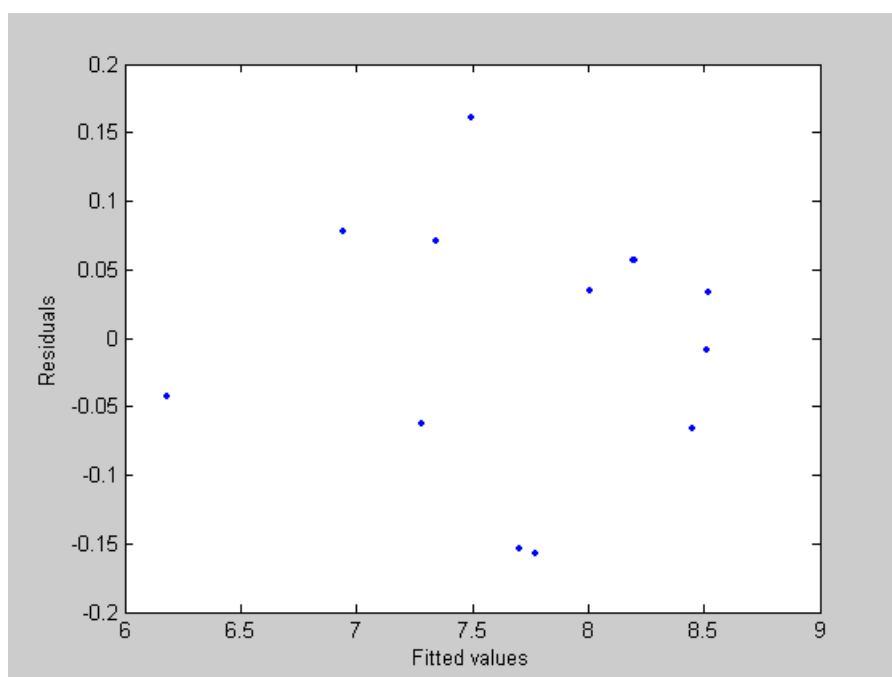
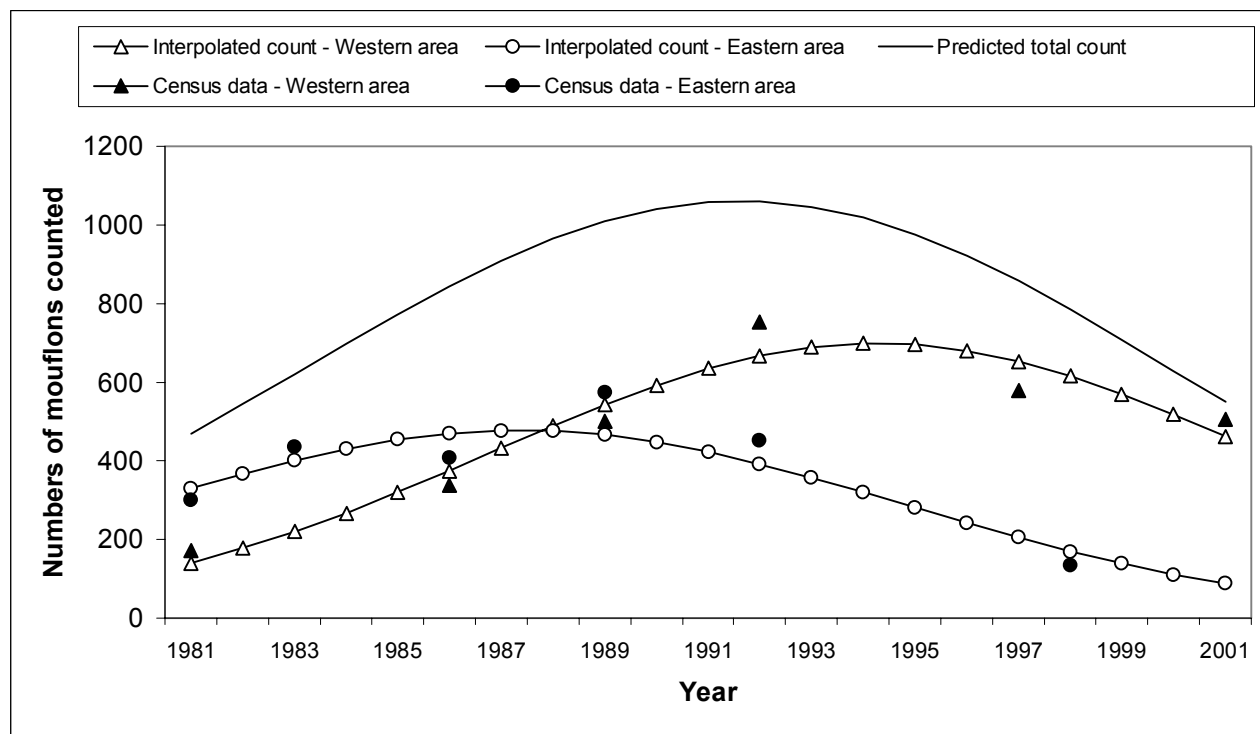


Figure 3 – Interpolated numbers of mouflon (a) and chamois (b) that would have been counted in the study area (N_i), and actual census data.

(a)



(b)

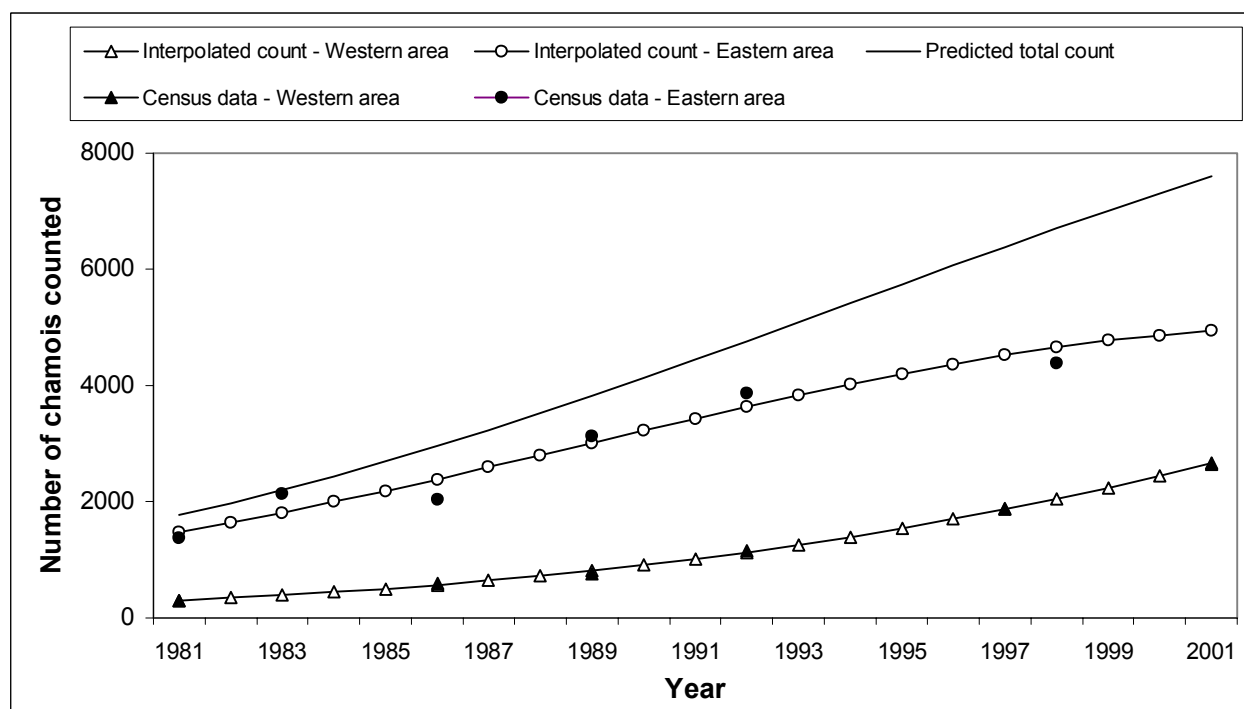
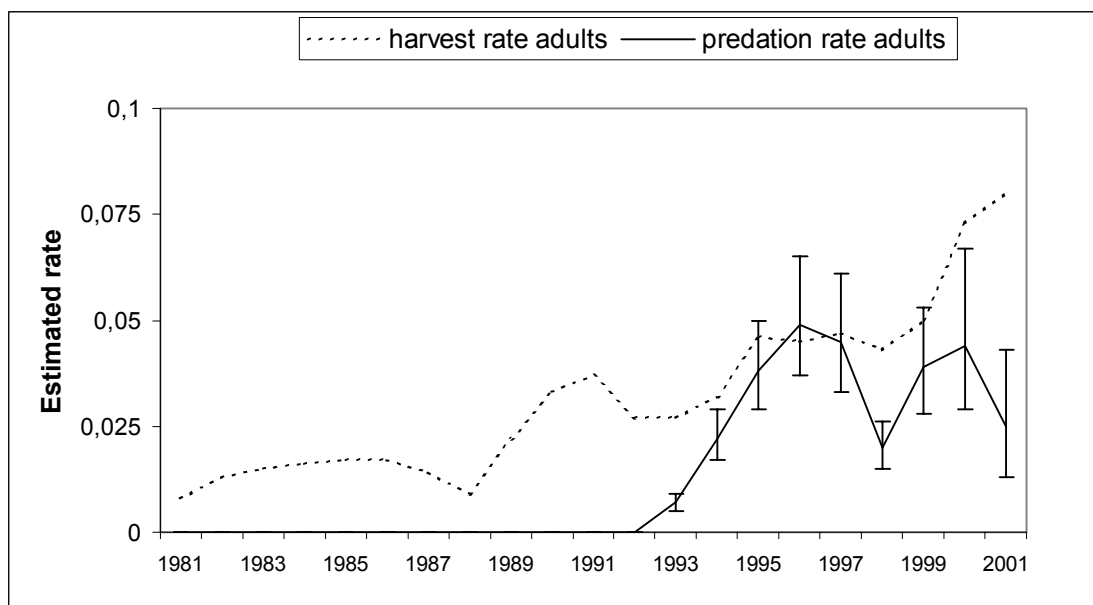
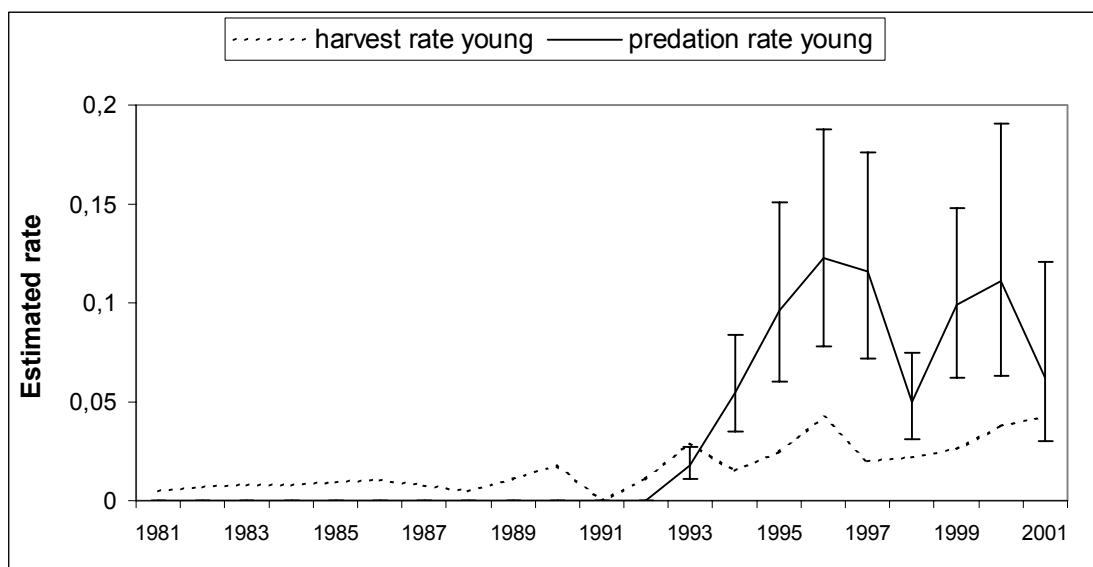


Figure 4 – Estimated yearly predation and harvest rates of young and adult mouflons (a) and chamois (b) in Mercantour, 1981-2001

(a) Mouflon



(b) Chamois

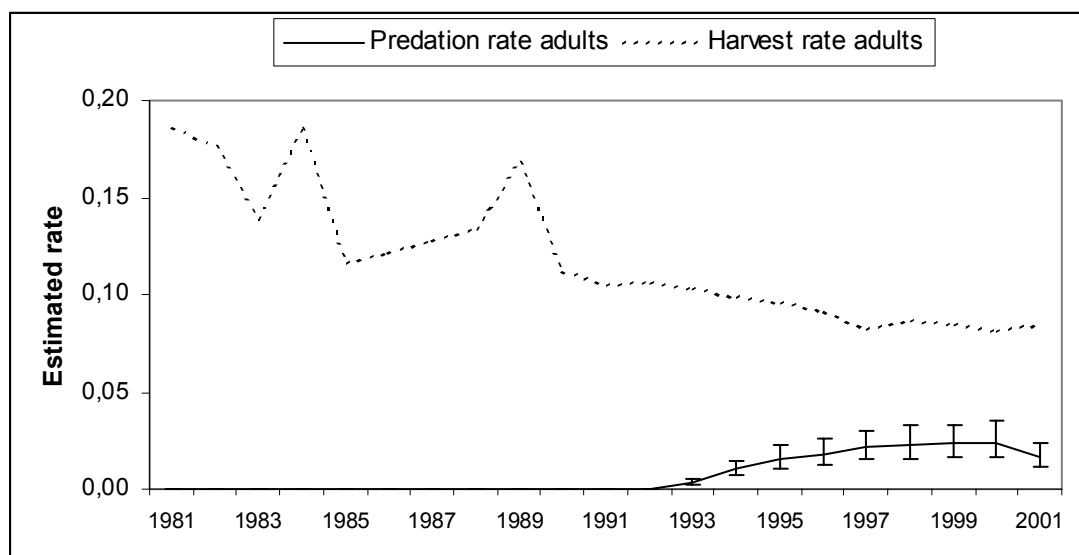
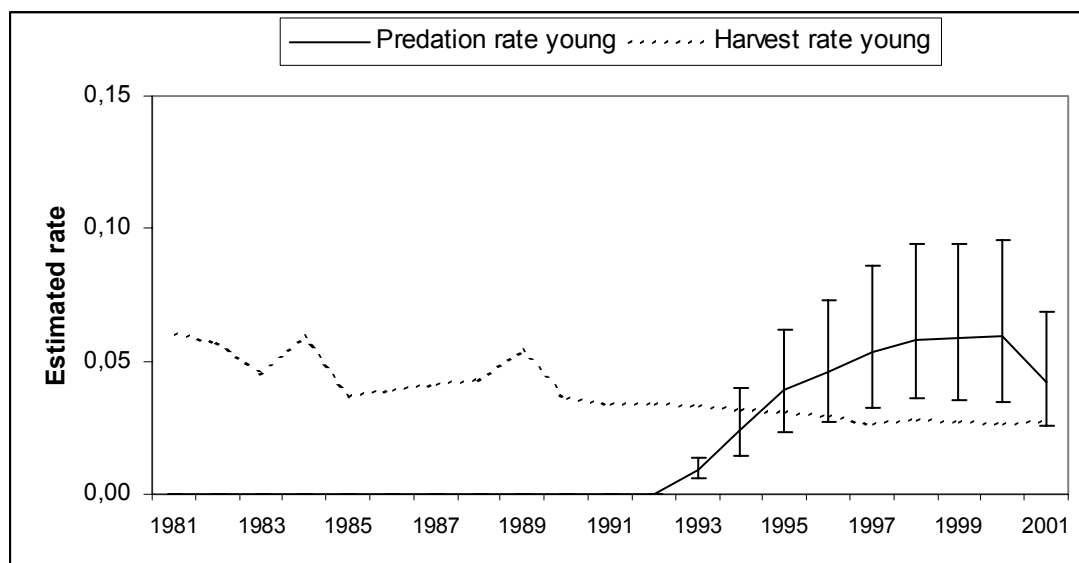
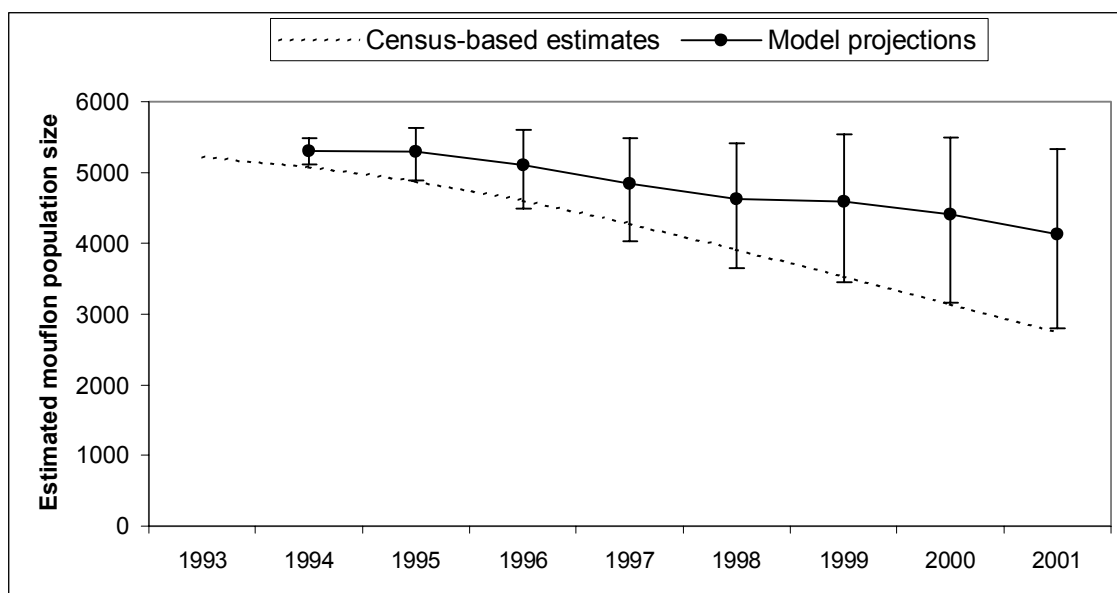


Figure 5 – Population trajectories of mouflon (a) and chamois (b) after wolf recolonization as predicted by the matrix models including effects of harvest and predation, and as estimated from census data.

(a) Mouflon



(b) Chamois

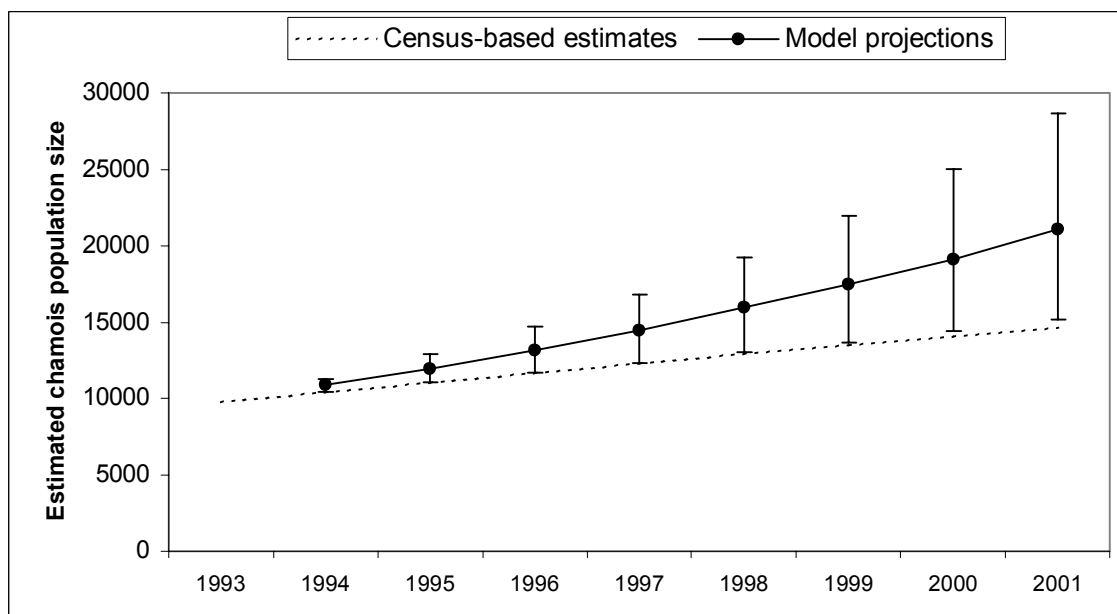
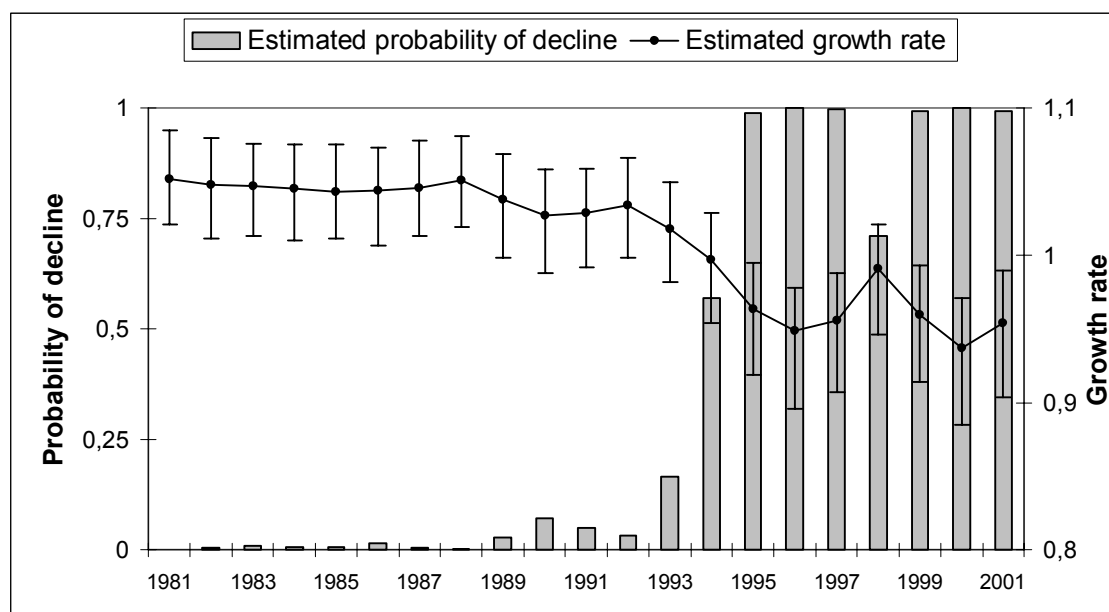
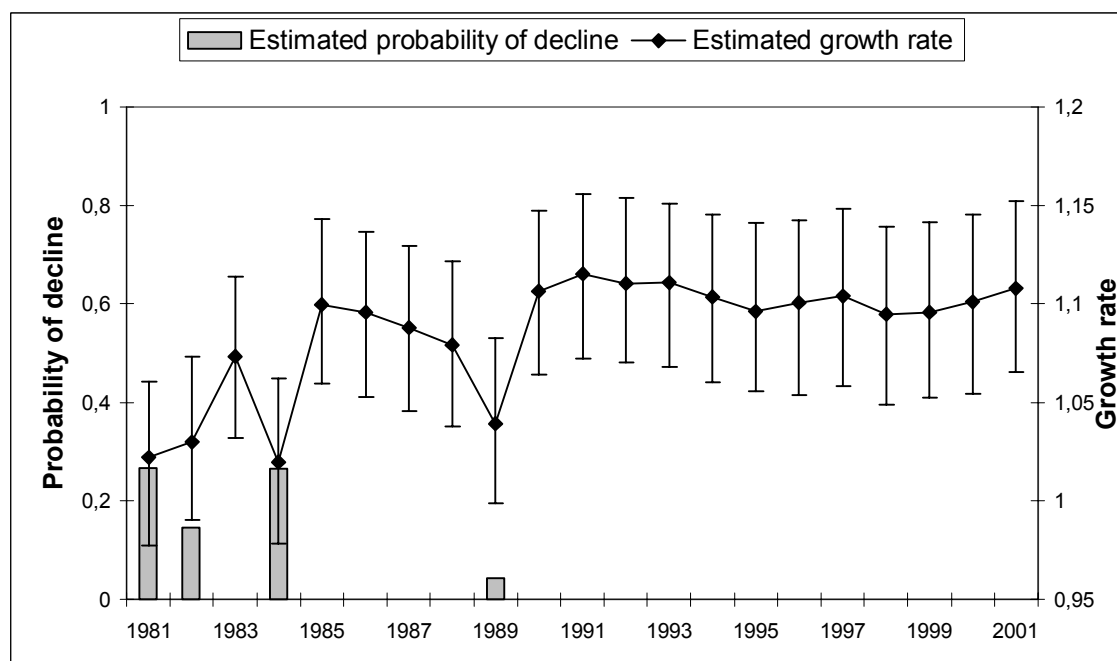


Figure 6 – Retrospective estimation of the yearly growth rate and probability of decline of the mouflon population (a) and of the chamois population (b) in Mercantour from 1981 to 2001. Wolves were considered to be present from 1993 on. Median values and 95% confidence intervals on estimated growth rate were obtained from 1000 Monte-Carlo simulations of the population models for each year. The probability of decline was assumed to be the proportion of the 1000 simulated growth rates estimates lying below one; it remained null during the whole period for chamois.

(a) Mouflon



(b) Chamois



Annexe 3

Vigilance patterns of two ungulate species in response to different intensities of wolf predation

Nathalie ESPUNO¹, Benoît LEQUETTE², Gérard MILLISCHER²,
Jean-Michel GAILLARD³, Marie-Lazarine POULLE², Pierre MIGOT⁴
and Jean-Dominique LEBRETON¹

¹Groupe Biométrie et Biologie des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR CNRS 5175, France

² Parc national du Mercantour, France

³ Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558, France

⁴ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction des Etudes et de la Recherche, France

Soumis à
Biological Conservation

ABSTRACT

During 1995-1998, wolves (*Canis lupus*) recolonizing the Mercantour Mountains strongly selected mouflon (*Ovis gmelini*), introduced in the 1950s and originating from feral sheep inhabiting the predator-free Mediterranean islands, over chamois (*Rupicapra rupicapra*), a native ungulate species. We hypothesized that a) a difference in anti-predator behaviour might contribute to the observed difference of selectivity of wolves for the two ungulate species, and that b) vigilance increased with predation risk following wolf recolonization. We studied the vigilance behaviour of males and females of each species during foraging activities in the spring and summer times in two areas of Mercantour national Park, accounting for group size and reproductive status of females. Chamois scanned more often and allocated a greater proportion of time to vigilance than mouflon. In both species, vigilance decreased as a linear function of log group size, and females with offspring were more vigilant than barren females. Vigilance was higher after wolf recolonization than before, and appeared to differ between the two study sites.

INTRODUCTION

A number of behavioral traits may directly or indirectly affect animal populations by changing vital rates that contribute to population growth (Anthony & Blumstein 2000). Among them, the antipredator behaviours of a prey may indirectly influence its population size by decreasing predation risk. Vigilance behaviour is generally considered to have an antipredatory function (e.g. Elgar 1989, Fitzgibbon 1990) because vigilant preys have a lower chance of being captured by a predator than those that are not vigilant (Fitzgibbon 1989, 1990, Illius & Fitzgibbon 1994). Less vigilant animals may be easier to catch by predators because they are slower to react when the predator initiates a chase (Fitzgibbon 1989, Krause & Godin 1996, Hilton et al. 1999) and individuals with shorter fleeing distances are more likely to be killed on attack (Fitzgibbon 1989, Krause & Godin 1996).

As a consequence, predators are expected to select less vigilant animals to increase their probability of making a successful kill (Fitzgibbon 1989). This prediction is supported by several studies. For instance in the Serengeti, lions (*Panthera leo*) invested more hunting time and obtained more food from the four species with the lowest scanning rates of eight species commonly hunted (Scheel & Packer 1991). In groups of Thompson's gazelles (*Gazella*

thomsonii), cheetah (*Acinonyx jubatus*) selected individuals with lower vigilance levels than their neighbours (Fitzgibbon 1989).

Categories of prey that scan less are thus expected to experience a greater predation pressure than more vigilant prey types. While co-evolved predator-prey systems usually persist because predators and prey are well matched (Short et al. 2002), the lack of adequate anti-predator behaviour in a prey species may thus result in a particularly strong preference of predators for that species, possibly leading to unsustainable predation rates and local extinction of the prey (Short et al. 2002). Such situations are frequent when carnivores are introduced into new areas where preys have never been exposed to them. Exposure of naïve prey to novel predators often result in the prey being unable to respond to a predation pressure that probably differed from that of their ancestors (e.g., native marsupials and introduced carnivores in Australia, Berger 1998). A mismatch between prey anti-predator behaviour and predator hunting skills can also be encountered in situations where a predator is returning to an area from where it was absent for a period. Although such prey evolved with the predator, they temporarily experience relaxed selection due to a reduction in predation risk in such situations. Anti-predator behaviours such as vigilance, which bear immediate costs in terms of reduced food intake, might then be lost within a few generations (Blumstein 2002, Berger et al. 2001). Vigilance behaviour thus bears important implications for the management and conservation of prey populations exposed to colonizing or recolonizing predators (Berger et al. 2001, Blumstein 2002).

Wolves recolonized the Mercantour Mountains of the southern French Alps in the early 1990s, after several decades of absence (Dahier et al. 2002). Between 1994 and 1998, they have been feeding primarily on chamois (*Rupicapra rupicapra*), mouflon (*Ovis gmelini*) and domestic sheep (*Ovis aries*) (Poulle et al. 1997, 1998). Chamois and mouflon were contributing about equally to wolf diet despite chamois was at least ten times more abundant than mouflon, suggesting that mouflons were strongly selected over chamois by wolves (Poulle et al. 1997, 1998). While chamois numbers kept increasing under exposure to wolf predation, the mouflon population was drastically reduced between 1992 and 1997 (-40%), likely as a result of unsustainable predation rates (Mercantour national Park, unpublished data).

While chamois is native of the Alps, mouflon was introduced to the Mercantour Mountains in the 1950's as a game species. Origins of the introduced mouflons lie in the mouflon of occidental Asia, which was domesticated in the Near East about 8500 B.P. and spread by

humans throughout the Mediterranean basin during the Neolithic (Poplin 1979, Blondel & Vigne 1993). On the large Mediterranean islands (Chypre, Corse, Sardaigne), some individuals escaped human control and became feral, sometimes giving rise to genetically altered populations through a process whereby ancestral characters progressively revert in the absence of human selection (Poplin 1979, Blondel & Aronson 1999). We thus tested the prediction that, following a long history of isolation from predators on the large Mediterranean islands, the Mercantour mouflon may exhibit weaker vigilance behaviour than the native chamois (Prediction 1).

Predator recognition and anti-predator behaviour, although partly innate, may also develop as a consequence of experience (Curio 1996, Griffin et al. 2000), particularly in mammals, which use their complex cognitive abilities to learn about their environment (McLean et al. 1996). When formerly isolated prey species come again into contact with their historical predators, such experience-based behaviours may thus be quickly regained (Blumstein 2002), sometimes even within a single generation (Berger et al. 2001). Wolf recolonization of the Mercantour Mountains provides a unique opportunity to assess the vigilance response of ungulates isolated from large carnivores for several decades to an increase in predation risk. We thus tested the prediction that both mouflon and chamois increased vigilance rates after wolf recolonization (Prediction 2).

METHODS

Study Area

We studied the vigilance behaviour of chamois and mouflon in two sites of the Vésubie and Haute-Tinée valleys of the Mercantour Mountains, within the 68,500-ha core area of Mercantour national Park. In the park, altitude ranges from 800 to 3,143 m, with pastures covering about 60 % of the area. *Picea excelsa*, *Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, and *Larix decidua* are the main tree species making up the dense forest cover generally found below 2,000 m. Snow often persists from December to late April above 1,200 m, with an average snow depth ranging from 0.5 m to more than 2 m depending on the year. Six species of wild ungulates coexist within the core area of the national park: about 10,000 chamois (5 to 10 per 100 ha), 500 mouflon (0.8 to 4 per 100 ha), 1,200 ibex *Capra ibex* in summer, some of which emigrate seasonally to winter grounds located outside the study area, 1,000 red deer

Cervus elaphus and unknown numbers of roe deer *Capreolus capreolus* and wild boar *Sus scrofa*. The Mercantour Mountains are also home to extensive pastoral activities, mainly devoted to the production of lamb meat. Wolf presence in Mercantour was first detected in 1992, and 4 packs were occupying the area for an estimated total of 17-18 wolves in 1998 (Pouille et al. 2000). Wolves are considered permanently present in Vésubie since winter 1992-1993, and in Haute-Tinée since winter 1996-97. Minimum estimates of winter wolf pack sizes were obtained by snow-tracking (Figure 1).

Ungulate Vigilance Behaviour

Vigilance behaviour of chamois and mouflon was surveyed in spring and summer 1995 to 1998 in the two study sites. The general method was based on the observation of focal animals (*sensu* Altmann 1974), a classical approach to the study of ungulate vigilance behaviour (e.g. Frid 1997, Hunter & Skinner 1998, Laundré et al. 2001). In each species, males and females with or without young at heel were selected randomly and observed for 10-min periods. The frequency and duration of grazing and vigilance bouts were recorded. A vigilance bout started when the focal animal lifted its head above shoulder and finished when the animal resumed feeding. For each observation, the species (mouflon vs. chamois), sex, reproductive status of females (with vs. without young at heel), site, year and group size were recorded. All three categories of sex and reproductive status were well represented in the data set (Table 1). All observations where focal animal walked during more than one minute were discarded. We tried to observe different groups every day, although some animals may have been sampled more than once due to the difficulty of identifying individuals. The resulting data set contained 1899 observations.

Modeling Vigilance

We studied the differences between species and the effect wolf recolonization on vigilance behaviour of chamois and mouflon, while accounting for the potentially confounding effects of group size and reproductive status of females, which were shown to affect vigilance in ungulates (group size: Bednekoff & Ritter 1994 on springbok, Frid 1997 on Dall sheep, Hunter & Skinner 1998 on impala and wildebeest, but see Wolf & Van Horn 2003 on elk; reproductive status: Fitzgibbon 1993 on Thomson gazelles, Hunter & Skinner 1998 on impala

and wildebeest, Laundré et al. 2001 on elk, White & Berger 2001 on moose, Wolf & Van Horn 2003 on elk but see Ruckstuhl & Festa-Bianchet 1998 on bighorn sheep). Since males and females of dimorphic and polygynous ungulates exhibit strongly different patterns of habitat use that lead to a marked sexual segregation (Conradt et al. 1999, Ruckstuhl & Neuhaus 2002), we performed a separate analysis for each sex to prevent confusion of the effects of sex and habitat on vigilance. The number of vigilance bouts per observation ('vigilance frequency') and the total time spent vigilant per observation ('vigilance time') were log-transformed to meet assumptions of normality and homoscedasticity, and studied in relation to potential explanatory covariates in generalized linear models. The response variables were $\log(\text{vigilance frequency} + 1)$ and $\log(\text{vigilance time} + 1)$.

We modelled changes of response variables according to the ungulate SPECIES (a two-modality factor, chamois vs. mouflon), the WOLF PRESENCE (a two-modality factor, no (before recolonization) vs. yes (after recolonization), the PACK SIZE (a covariate corresponding to the estimated size of the wolf pack in winter), the female REPRODUCTIVE STATUS (a two-modality factor, with vs. without a young at heel), the GROUP SIZE (a covariate corresponding to the group size to which belonged the focal animal, varying from 1 to 94 in mouflon, and from 1 to 32 in chamois), the YEAR (a four-modality factor, from 1995 to 1998) and the SITE of the observation (a two-modality-factor, Vésubie vs. Haute-Tinée).

We built models of vigilance frequency and vigilance time for each sex. The most general models of response variables for males included the main effects of SPECIES, GROUP SIZE, YEAR and SITE, plus second-order interactions of YEAR and SITE and of SPECIES and GROUP SIZE. The most general models of response variables for females included all these main effects and interactions, as well as the main effect of REPRODUCTIVE STATUS and its second-order interactions with SPECIES and with GROUP SIZE. For the sake of clarity, interactions of higher order were not considered. We assessed the shape of the relationship between vigilance and group size by testing the log of group size (factor LOG GROUP SIZE) vs. GROUP SIZE in all general models.

We used a step-down procedure to model selection, suppressing interaction terms or main effects from each general model to minimize the Akaike Information Criterion in a version adapted to least square estimation with normally distributed errors (AICc, Burnham & Anderson 1998). When the difference in AICc between two models was smaller than 2, the simpler model was preferred (Burnham & Anderson 1998). AIC-based step-down model

selection is widely recommended since it leads to a good compromise between accurate description of the data and parsimony (Burnham & Anderson 1998). Following model selection, goodness-of-fit of the preferred models was assessed visually by plotting model residuals against fitted values. For each of the four preferred models, we calculated a coefficient of determination, which is analogous to the proportion of total deviance explained by effects included in the model (Agresti 1990). Relative importance of each effect in the preferred models was measured by the change in AICc induced by its suppression from the model. Analyses were implemented in GLIM 4.09 (Aitkin et al. 1989).

When significant differences in vigilance were found between sites and years, the effect of wolf recolonization on such variations was assessed. Since presence of wolves varied with years and sites - and could thus not be significant in presence of these factors - we first dropped factors YEAR and SITE from the preferred models, and calculated the new residual deviances (dev_1). Factor WOLF PRESENCE was then added. Importance of the interactions of WOLF PRESENCE with SPECIES, GROUP SIZE and female REPRODUCTIVE STATUS was assessed based on AICc; these interactions were retained whenever needed. When wolf recolonization had a significant effect on vigilance, residual deviance of the new models including factor wolf presence was calculated (dev_2). From dev_1 , dev_2 and deviance of the preferred model ($dev_{preferred}$), the part of variation in vigilance across years and sites that could be accounted for by wolf presence was calculated alike a

$$R^2 = \frac{dev_1 - dev_2}{dev_1 - dev_{preferred}} \quad (\text{Agresti 1990})$$

When a significant influence of wolf recolonization occurred, we assessed whether wolf pack size or its log could explain more variation in vigilance than wolf presence/absence, which would suggest a direct relationship between vigilance and predation risk.

RESULTS

Determinants of Vigilance

The preferred model of male vigilance frequency was the general model in which LOG GROUP SIZE was retained over GROUP SIZE (Table 2a, model MR2, $R^2=0.27$). The preferred model of female vigilance frequency contained only the main effects of SPECIES,

LOG GROUP SIZE, REPRODUCTIVE STATUS, YEAR and SITE (Table 2b, model FR3, $R^2=0.15$). The preferred model of male vigilance time included the main effects of SPECIES, LOG GROUP SIZE, YEAR and SITE, and the second-order interaction of YEAR and SITE (Table 2c, model MT3, $R^2=0.18$). The preferred model of female vigilance time contained the main effects of SPECIES, LOG GROUP SIZE, YEAR, SITE and REPRODUCTIVE STATUS (Table 2d, model FT3, $R^2=0.07$). Apart from the lines due to the discrete nature of the response variable vigilance frequency, residuals of the preferred models MR2, FR3, MT3 and FT3 showed no obvious patterns, revealing a good fit of the preferred models to the data (Figure 2 and Figure 3, top plots).

In support to our second prediction, factors YEAR and SITE were the most important determinants of vigilance frequency of both sexes (Table 3a) and of male vigilance time (Table 3b), revealing strong spatio-temporal differences in vigilance, compatible with the hypothesis of an influence of the progressive recolonization of the area by wolves. On the other hand, female vigilance time was mostly determined by GROUP SIZE and REPRODUCTIVE STATUS (Table 3b), suggesting a relatively weak influence of wolf recolonization on female vigilance time.

The influence of wolf recolonization on vigilance frequencies and on vigilance times was confirmed by the substantial decreases in AICc obtained when adding factor WOLF PRESENCE to the models without YEAR and SITE (Table 2a: $AICc_{MR4}-AICc_{MR3}=-32.25$, Table 2b: $AICc_{FR5}-AICc_{FR4}=-44.91$, Table 2c: $AICc_{MT5}-AICc_{MT6}=-5.92$, Table 2d: $AICc_{FT5}-AICc_{FT6}=-11.64$). However, in the model of female vigilance time, factor WOLF PRESENCE was significant only when between-site differences were accounted for.

Wolf PACK SIZE did not explain more variation in vigilance than the presence or absence of wolves. Apart from the lines due to the discrete nature of the response variable vigilance frequency, residuals of models MR4, FR5, MT5 and FT5 showed no obvious patterns, revealing a good fit of models without factors YEAR and SITE - but accounting for WOLF PRESENCE - to the data (Figures 2 and 3, bottom plots). Factor SPECIES was the second most important determinant of vigilance frequency (Table 3a), but had a relatively weak effect on vigilance time in both sexes (Table 3b).

Differences in Vigilance between Chamois and Mouflon (Prediction 1)

As expected, vigilance frequency was higher in chamois than in mouflon (Tables 4a and 4b, Figures 4 and 5). However, while the between-species difference was not influenced by other factor in females (Figure 4), its magnitude varied with GROUP SIZE in males (Figure 5): chamois males were vigilant more frequently than mouflon males when belonging to groups of 20 individuals or less, but not for larger group sizes. However, this range of group sizes (<20) represented most observations of male chamois (272 out of 276), which allows us to conclude that male chamois were generally more vigilant than male mouflons.

The proportion of time allocated to vigilance was higher in chamois than in mouflon for both males (Table 4c, Figure 6) and females (Table 4d, Figure 7), independently of other factors.

Effect of Wolf Recolonization (Prediction 2)

Wolf presence accounted for 42 % and 57% of the observed variation in vigilance frequency across years and sites in males and females, respectively. When between-site differences were included in the model, WOLF PRESENCE accounted for 17% and 83% of the observed variation in vigilance time across years in males and females, respectively.

As expected, wolf recolonization lead to increased vigilance frequencies (Figures 4 and 5) and increased proportions of time allocated to vigilance in both sexes (Figures 6 and 7). However, while the effect of wolf recolonization on female vigilance frequency and on vigilance time of both sexes was not influenced by other factors, its magnitude increased with group size for male vigilance frequency (Figure 5). Effects of wolf recolonization on vigilance did not differ between species. No difference in vigilance frequency between sites was found when WOLF PRESENCE was accounted for, but vigilance time was higher in Haute-Tinée than in Vésubie after wolf recolonization (Figures 6 and 7). A comparison between sites before recolonization was not possible since data from the Vésubie site before wolf recolonization are lacking.

Effect of Group Size

The frequency of vigilance bouts in females decreased linearly with LOG GROUP SIZE with an estimated slope of -0.089 ± 0.02 (Table 4b, Figure 8). However, while in females the decrease of vigilance with increasing group size was not influenced by other factors, it was

stronger in chamois than in mouflon and weaker after wolf recolonization than before for males (Table 4a, Figure 5). In fact, the estimated slope of vigilance frequency on LOG GROUP SIZE was close to zero for mouflon after wolf recolonization (Figure 5).

In both sexes, the time allocated to vigilance decreased linearly with LOG GROUP SIZE, independently of other factors, with estimated slopes of -0.238 ± 0.058 in males (Table 4c, Figure 9) and -0.214 ± 0.043 in females (Table 4d, Figure 10).

Effect of Female Reproductive Status

Females with young at heel were vigilant more frequently and allocated a greater proportion of time to vigilance than females without young at heel, independently of other factors (Table 4b and 4d, Figures 4 and 7).

DISCUSSION

This study showed that chamois were consistently more vigilant than mouflon in the springtime and summertime in Mercantour, during 1995-1998. This result supports our prediction of a weaker antipredatory behaviour in mouflon related to the relaxed selection experienced on the predator-free Mediterranean islands. By allocating more time to vigilance and scanning more often, chamois were more likely than mouflon to have their heads up when attacking wolves initiated a chase, and thus probably detected attacking wolves earlier than mouflon on average. As a consequence, chamois potentially reacted faster and had longer fleeing distances than mouflon upon attack. Since prey individuals with shorter fleeing distances are more likely to be killed upon attack than those which flee quickly (Fitzgibbon 1989, Krause & Godin 1996), capture success must have been higher for mouflon than for chamois, assuming similar running speed and agility in both species. However, mouflons are not native of alpine habitat as chamois are, and may thus be less adapted to such environments by having probably more limited escape abilities in mountainous terrain than chamois. Mouflons, being both less vigilant and less agile than chamois, were probably affected by higher predation rates than chamois.

Classical optimal foraging models predict that, when faced with a choice of prey species, wolves should maximize their rate of energy intake by selecting the most profitable food item available (Stephen & Krebs 1986). Profitability of a prey item depends in particular on its

body weight and on its capture success. Since mouflons are on average 43% heavier than chamois (average adult weight is 40 kg in mouflon and 28 kg in chamois), wolves would be expected to hunt chamois only if their probability of success was at least approximately 1.4 times that of hunting a mouflon, to compensate for the fact that chamois yield on average less energy per killed individual (Fitzgibbon 1990). However this study suggested, to the contrary, a higher capture success for mouflon than for chamois, leading to expect a strong selection of mouflon over chamois by predators. Results of this work are thus consistent with the observed patterns of prey selection by Mercantour wolves. Such studies of vigilance behaviour may bear important implications in terms of management of prey populations, by suggesting here that any increase in mouflon availability might potentially lead to an increase in the contribution of that species to wolf diet in a density-dependent fashion.

Vigilance significantly increased in both mouflon and chamois following recolonization by wolves, supporting the hypothesis of an influence of predation risk on the trade-off between vigilance and foraging activities in these ungulates in Mercantour. Similar results have been reported in several other studies involving predator recolonization, reintroduction, or comparison of sites with and without predators (Hunter & Skinner 1998, Berger et al. 2001, Laundré et al. 2001, Wolf & Van Horn 2003). The vigilance responses of mouflon and chamois to wolf recolonization were similar, which may suggest that mouflon retained as much ability as chamois to regain vigilance behaviour quickly, despite its isolation from predators through evolutionary times. However it can not be excluded that mouflons populations in Corsica, from which originates the Mercantour population, were affected over many generations by significant rates of poaching or predation by domestic dogs.

By the end of the study period, wolf selectivity for mouflon had decreased from a strong to a weak preference (Mercantour national Park, unpublished data). At that time the mouflon population had been severely depleted (-40%), and survivors were, on average, more vigilant than the initial population. Both a lower encounter rate due to lower density and a lower profitability due to increased vigilance might thus have contributed to the decrease of wolf preference for mouflon. While wolves relied less on mouflon towards the end of the study period, they did not compensate by using more chamois, but they rather appeared to switch to new prey species such as red deer *Cervus elaphus*, alpine ibex *Capra ibex* and roe deer *Capreolus capreolus* (Pouille et al. 2000). These alternative species, for which predation risk was novel, were perhaps at that time less vigilant than chamois and mouflon, already exposed

to predation pressure for several years. We might expect that both the behavioural and the demographic impacts of predation on other ungulate species will increase while mouflon is driven to low numbers by predation. Ultimately, we may expect capture success for the alternative species to decrease as they become more vigilant too. We might thus also expect increased attempts by wolves to prey on the un-protected domestic livestock if wild prey species decrease in profitability by becoming more vigilant.

This study looked at springtime vigilance behaviour only. However, the poor adaptation of mouflon to alpine habitats may lead to an increase in its relative vulnerability compared to the native chamois in winter. Mouflons have to move by exhausting bounces when snow depth reaches 25 to 35 cm (Office National de la Chasse 1994), which may facilitate predation (Nelson & Mech 1986) and is frequent in Mercantour. In winter, mouflons which are mostly grazers (*sensu* Hofman 1989) may also have more difficulties finding food than chamois, which are mixed feeders (*sensu* Hofman 1989) and may rely on snow-free brushes when snow covers the ground. Reductions in energy stores, even moderate, can influence the trade-off between vigilance and foraging in prey species (Bachman 1993). If they experience greater food limitations than chamois in winter, mouflons may seasonally sacrifice more of their vigilance for additional foraging time. Indeed, selectivity of wolves for mouflon over the other species of prey was stronger during the winter months than in summer (unpublished data), suggesting that the relative vulnerability of mouflon compared to other potential prey species increased in winter. Vigilance should thus also be studied in winter, and the effect of winter severity on vigilance assessed in the two species.

Mothers with young at heel were found to be more vigilant than females without young in Mercantour, as was found elsewhere (e.g. Wolf & Van Horn 2003), presumably because juvenile ungulates are much more susceptible to any kind of mortality factors than are adults (see Gaillard et al. 2000 for a review). To the opposite of results found by Laundré et al. (2001), males seemed more responsive to wolf recolonization than females, which may mean that males faced a higher risk of wolf predation than females. In Mercantour, contributions of males and females were approximately equal in a sample of mouflon kills ($n=67$), but males composed 81% of a sample of chamois kills ($n=21$), suggesting a possible higher vulnerability of males than females in chamois (Pouille et al. 1998). One reason for this sex difference in chamois might be the tendency for males to be solitary or in small groups, while females tend to associate in larger groups (Loison 1995).

After wolf recolonization, vigilance frequencies did not differ between the two sites but the proportion of time allocated to vigilance was lower in Vésubie than in Haute-Tinée. Actual predation risk might have been lower in Vésubie than in Haute-Tinée if the contribution of mouflon and chamois to wolf diet differed substantially in the two sites. However, during the study period, mouflon and chamois occurred in wolf scats with a total frequency of 70% in Haute-Tinée and 61% in Vésubie (Pouille et al. 1997, 1998), and this relatively small difference in diet would not be sufficient to lead to a lower predation risk in Vésubie despite pack sizes at least twice as large. Alternatively, ungulates observed in the Haute-Tinée site are likely to occasionally cross the park boundaries, thereby becoming subject to hunting during part of the year; this is less likely to occur for ungulates observed in the Vésubie site, which is more centrally located within the protected area. A third reason might be related to the length of time during which hunting has been prohibited in each site. After chamois was almost driven to extinction in Mercantour by intense harvests during World War II, 3500 ha were protected in the Vésubie study site by the Réserve Nationale de Chasse du Boréon in 1947. The 68500-ha core area of Mercantour National Park, including both study sites, was created only in 1979 (Parc National du Mercantour 2002). Ungulates in the Vésubie study site had thus not experienced hunting since 1947, while in the Haute-Tinée study site hunting was allowed until 1979.

Considerably higher proportions of time in vigilance were found in some other studies of ungulate behaviour than in Mercantour (e.g. up to 47.5 % in elk, Laundré et al. 2001), but differences in habitat conditions and resource availability might lead to differences in the maximum amount of time that ungulates can devote to vigilance. Moreover, this study has been dealing only with the first six years following wolf recolonization, and vigilance of mouflon and chamois may have kept increasing and may have reached higher levels since this study was conducted. Adaptive changes in the behaviour of prey should thus be studied on a longer time scale, and alternative prey species such as elk and ibex should also be considered. Because the antipredator behaviour of prey might strongly affect predator selectivity, and thus mitigate the impact of predation on the demography of prey populations, that work would be a useful component of a global study of the impact of wolf recolonization on the prey community.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the many interns who assisted with data collection in the field. N. Espuno was supported by a PhD grant from Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

REFERENCES

- Agresti, A., 1990. *Categorical data analysis*. John Wiley & Sons, New-York, USA
- Aitkin, M., Anderson, D., Francis, B. and Hinde, J., 1989. *Statistical modelling in GLIM*. Clarendon Press, Oxford.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior : sampling method. *Behaviour*, 49 : 227-265.
- Anthony, L.L. and Blumstein, D.T., 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce Ne. *Biological Conservation*, 95: 303-315.
- Bachman, G.C., 1993. The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, 46: 233-244.
- Bednekoff, P.A. and Ritter, R., 1994. Vigilance in Nxai Pan springbok, *Antidorcas marsupialis*. *Behaviour*, 129: 1-11.
- Berger, J., 1998. *Future prey: some consequences of the loss and restoration of large carnivores*. In: *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. (Ed. by T. Caro), pp. 80-100. Oxford University Press, NY, USA.
- Berger, J., Swenson, J.E. and Persson, I.-L., 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, 291:1036-1039.
- Blondel, J. and Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J. and Vigne, J.-D., 1993. *Space, time and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region*. In: *Species diversity in ecological communities* (Ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 135-146. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Blumstein, D. T. 2002. Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *Journal of Biogeography*, 29:685-692.
- Burnham, K. P. and Anderson, D.R., 1998. *Model selection and inference, a practical information-theoretic approach*. Springer, New-York.

- Conradt, L., Clutton-Brock, T., and Thompson, D., 1999. Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females? *Oecologia*, 119: 367-377.
- Curio, E., 1996. Conservation needs ethology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 260-263.
- Dahier, T., Pouille, M.-L and Lequette, B., 2002. *Le retour du loup dans les Alpes françaises : méthodes de suivi et état des connaissances*. In *Actes du XXIII^e colloque francophone de mammalogie « l'étude et la conservation des carnivores »*, Maison-Alfort, 23-24 octobre 1999 (Ed. by G. Chapron et F. Moutou), pp 10-15. SFEPM, Paris.
- Elgar, M.A., 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 64:13-33.
- Fitzgibbon, C.D., 1989. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thompson's gazelles hunted by cheetah. *Animal Behaviour*, 37: 508-510.
- Fitzgibbon, C. D. 1990. Why do hunting cheetah prefer male gazelles? *Animal Behaviour*, 40:837-845.
- Fitzgibbon, C.D., 1993. Antipredator strategies of female Thomson's gazelles with hidden fawns. *Journal of Mammalogy*, 75: 758-762.
- Frid, A., 1997. Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Animal Behaviour*, 53:799-808.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. and Toïgo, C., 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- Griffin, A.S., Blumstein, D.T. and Evans, C.S., 2000. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation Biology*, 14(5): 1317-1326.
- Hilton, G.M., Cresswell, W. and Ruxton, G.D., 1999. Intra-flock variation in the speed of response on attack by an avian predator. *Behavioral Ecology*, 10:391-395.
- Hofman, R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443-457.
- Hunter, L.T.B. and Skinner, J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour*, 135: 195-211.
- Illius, A.W. and Fitzgibbon, C.D., 1994. Costs of vigilance in foraging. *Animal Behaviour*, 47: 481-484.

- Krause J. and Godin, J.-G.J., 1996. Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behavioral Ecology*, 7:264-271.
- Laundré, J.W., Hernandez, L. and Altendorf, K.B., 2001. Wolves, elk and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1401-1409.
- Loison, A. 1995. *Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois*. Thèse de Doctorat. Université Lyon I.
- McLean, I.G., Lundie-Jenkins, G. and Jarman, P.J., 1996. Teaching and endangered mammal to recognise predators. *Biological Conservation*, 56: 51-62.
- Nelson, M.E. and Mech, L.D., 1986. Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 50(3):471-474.
- Office National de la Chasse, 1994. *Le mouflon de Corse*. Brochures techniques de l'Office National de la Chasse, n°21.
- Parc national du Mercantour, 2002. *Atlas des Parcs nationaux de France, Parc national du Mercantour*. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. © MEDD, Parc national du Mercantour, Nice.
- Poplin, F., 1979. Origine du mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique : par marronnage. *Annales de Génétique et de Sélection Animale*, 11(2):133-143.
- Pouille, M.-L., Carles, L. and Lequette, B., 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52:357-368.
- Pouille, M.-L., Houard, T. and Lequette, B., 1998. Prédation exercée par le loup sur le mouflon et le chamois dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 15 (Hors série Tome 1).
- Pouille, M.-L., Dahier, T., de Beaufort, R. and Durand, C., 2000. *Le loup en France*. Programme Life Nature. Rapport Final 1997-1999.
- Ruckstuhl, K.E. and Festa-Bianchet, M., 1998. Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behaviour of bighorn ewes? *Ethology* 104: 941-954.
- Ruckstuhl, K.E. and Neuhaus, P., 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, 77: 77-96.
- Scheel, D. and Packer, C., 1991. Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behaviour* 41(4): 697-709.

- Short, J., Kinnear, J.E. and Robley, A., 2002. Surplus killing by introduced predators in Australia: evidence for ineffective anti-predator adaptations in native prey species? *Biological Conservation*, 103(3) :283-301.
- Stephen, D.W. and Krebs, J.R., 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- White, K.S. and Berger, J., 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology*, 79(11): 2055-2062.
- Wolf, J.O. and Van Horn, T., 2003. Vigilance and foraging patterns of American elk during the rut in habitats with and without predators. *Canadian Journal of Zoology*, 81:266-271.

TABLES

Table 1 – Species and sex/reproductive status of focal ungulates surveyed for the study of vigilance behaviour in Mercantour, 1995-1998.

	Males	Barren females	Females with young at heel	Total
Mouflon	437	411	287	1135
Chamois	276	263	225	764
Total	713	674	512	1899

Table 2 – Models of vigilance frequency in males (a) and females (b), and models of vigilance time in males (c) and females (d). K is the number of parameters of each model, and AICc is a modified version of the Akaike Information Criterion, adapted to least square estimation with normally distributed errors (Burnham & Anderson 1998). Models of lower AICc offer the best compromise between description of the data and parsimony.

a) Male vigilance frequency

Model	Deviance	K	AICc	R ²
MR1 Null model	313.42	1	-582.04	
MR2 General model	229.38	11	-784.61	0.27
MR3 species*log group size	260.41	4	-708.15	
MR4 species*log group size + wolf presence*log group size	247.50	6	-740.40	0.21

b) Female vigilance frequency

Model	Deviance	K	AICc	R ²
FR1 Null model	363.65	1	-1398.03	
FR2 General model	307.56	14	-1570.71	
FR3 species + log group size + reproductive status + year + site	308.82	8	-1577.86	0.15
FR4 species + log group size + reproductive status	331.59	4	-1501.49	
FR5 species + log group size + reproductive status + wolf presence	318.73	5	-1546.40	0.12

c) Male vigilance time

Model		Deviance	K	AICc	R ²
MT1	Null model	1124.30	1	328.72	
MT2	General model	924.12	11	208.92	
MT3	species + log group size + year*site	925.99	10	208.37	0.18
MT4	species + log group size	1019.50	3	262.96	
MT5	species + log group size + wolf presence + site	979.24	5	238.23	0.13
MT6	species + log group size + site	990.17	4	244.15	

d) Female vigilance time

Model		Deviance	K	AICc	R ²
FT1	Null model	1379.40	1	183.16	
FT2	General model	1276.80	14	117.49	
FT3	species + log group size + reproductive status + year + site	1285.40	8	113.45	0.07
FT4	species + log group size + reproductive status	1308.70	4	126.76	
FT5	species + log group size + reproductive status + wolf presence + site	1288.50	6	112.31	0.07
FT6	species + log group size + reproductive status + site	1303.40	5	123.95	

Table 3 - Relative importance of factors affecting vigilance frequency (a) and vigilance time (b) in males and females. Table entries indicate the magnitude of the change in AICc following the deletion of each effect from the model. Effects related to larger changes in AICc are more important than effects that induce smaller AICc variations when deleted from the model.

a) Vigilance frequency

Effects	Male (model MR2)	Female (Model FR3)
year and site	76.46	76.37
species	56.69	44.36
log group size	19.09	14.48
female reproductive status	-	9.35

b) Vigilance time

Effects	Male (model MT3)	Female (Model FT3)
year and site	54.59	13.31
species	18.43	11.94
log group size	15.64	20.39
female reproductive status	-	18.31

Table 4 – Parameter estimates of models MR4 of male vigilance frequency (a), FR5 of female vigilance frequency (b), MT5 of male vigilance time (c) and FT5 of female vigilance time (d). Estimated differences are relative to SPECIES(1) = mouflon, REPRODUCTIVE STATUS(1) = barren female, SITE(1)=Vésubie and WOLF PRESENCE(1)= before wolf recolonization.

a) Model MR4 of male vigilance frequency

Parameter	estimate	s.e.
Intercept	1.243	0.099
SPECIES(2) (chamois)	0.663	0.085
LOG GROUP SIZE	-0.111	0.057
WOLF PRESENCE(2) (after recolonization)	0.161	0.102
SPECIES(2).LOG GROUP SIZE	-0.218	0.059
WOLF PRESENCE(2).LOG GROUP SIZE	0.127	0.062

b) Model FR5 of female vigilance frequency

Parameter	estimate	s.e.
Intercept	1.485	0.051
SPECIES(2)	0.240	0.032
LOG GROUP SIZE	-0.089	0.020
REPRODUCTIVE STATUS(2)	0.122	0.031
WOLF PRESENCE(2)	0.271	0.039

c) Model MT5 of male vigilance time

Parameter	estimate	s.e.
Intercept	2.293	0.209
SPECIES(2)	0.503	0.101
LOG GROUP SIZE	-0.238	0.058
WOLF PRESENCE(2)	0.959	0.191
SITE(2)	0.471	0.168

d) Model FT5 of female vigilance time

Parameter	estimate	s.e.
Intercept	2.952	0.134
SPECIES(2)	0.249	0.065
LOG GROUP SIZE	-0.214	0.043
REPRODUCTIVE STATUS	0.301	0.062
WOLF PRESENCE(2)	0.437	0.118
SITE(2)	0.433	0.102

FIGURE LEGENDS

Figure 1 – Estimated number of resident wolves using the Vésubie and Haute-Tinée study sites during the winters of 1994-95 to 1997-98. Pack sizes were estimated from snow-tracking data (Mercantour national Park). While the Vésubie pack had settled in the area as soon as 1993, resident wolves were detected only in 1996-97 in Haute-Tinée.

Figure 2 – Residuals of the models of vigilance frequency plotted against fitted values. Left plots are from the models for males, right plots are from the models for females. For each sex, the top plot is from the preferred model, and the bottom plot is from the model without factors YEAR and SITE but accounting for the presence or absence of wolves. Apart from the lines due to the discrete nature of the response variable, the plots show no obvious patterns, suggesting a good fit of the models to the data.

Figure 3 – Residuals of the models of vigilance time plotted against fitted values. Left plots are from the models for males, right plots are from the models for females. For each sex, the top plot is from the preferred model, and the bottom plot is from the model without factors YEAR and SITE but accounting for the presence or absence of wolves. The plots show no obvious patterns, suggesting a good fit of the models to the data.

Figure 4 – Frequency of vigilance bouts in females, as predicted by model FR5 for a female belonging to a group of 15 individuals. According to the model, females with young at heel showed more frequent vigilance bouts than barren females, in both species. Moreover, according to the model, females of both species responded to wolf recolonization by increases in the frequency of vigilance bouts.

Figure 5 – Effect of group size on the frequency of vigilance bouts in male mouflon and chamois as a function of species and wolf presence, as predicted by model MR4. According to the model, the frequency of vigilance bouts decreased linearly with $\log(\text{group size})$ in male chamois, but showed little response to group size in male mouflon. Moreover, according to the model, males of both species responded to wolf recolonization by increases in the frequency of vigilance bouts.

Figure 6 – Percent time allocated to vigilance by males, as predicted by model MT5 for a male belonging to a group of 15 individuals. According to the model, males of both species responded to wolf recolonization by allocating more time to vigilance.

Figure 7 – Percent time allocated to vigilance by females, as predicted by model FT5 for a female belonging to a group of 15 individuals. According to the model, females with young at heel allocated more time to vigilance than barren females, in both species. Moreover, according to the model, females of both species responded to wolf recolonization by allocating more time to vigilance.

Figure 8 – Shape of the relationship of group size and frequency of vigilance bouts in females (example of a barren female mouflon after wolf recolonization). According to the model, the frequency of vigilance bouts decreased linearly with $\log(\text{group size})$.

Figure 9 - Shape of the relationship of group size and percent time allocated to vigilance by males (example of a male mouflon in the Haute-Tinée site after wolf recolonization). According to the model, the frequency of vigilance bouts decreased linearly with $\log(\text{group size})$.

Figure 10 - Shape of the relationship of group size and percent of time allocated to vigilance by females (example of a barren female mouflon in the Haute-Tinée site after wolf recolonization). According to the model, the frequency of vigilance bouts decreased linearly with $\log(\text{group size})$.

FIGURES

Figure 1

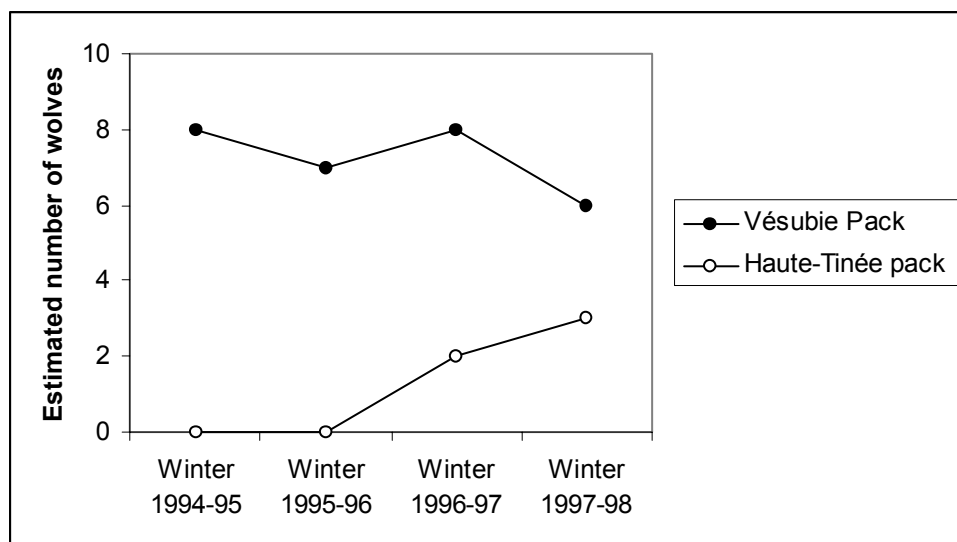


Figure 2

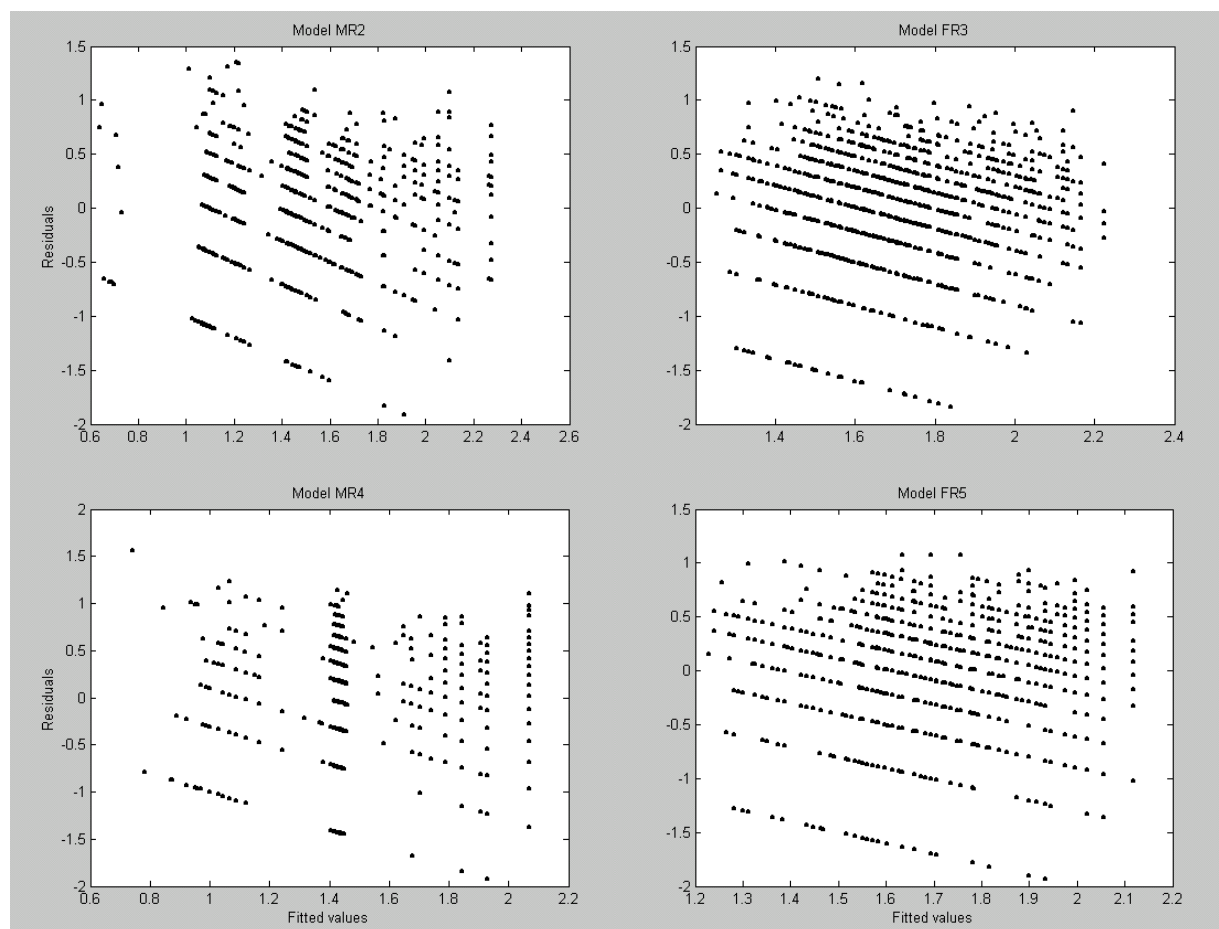


Figure 3

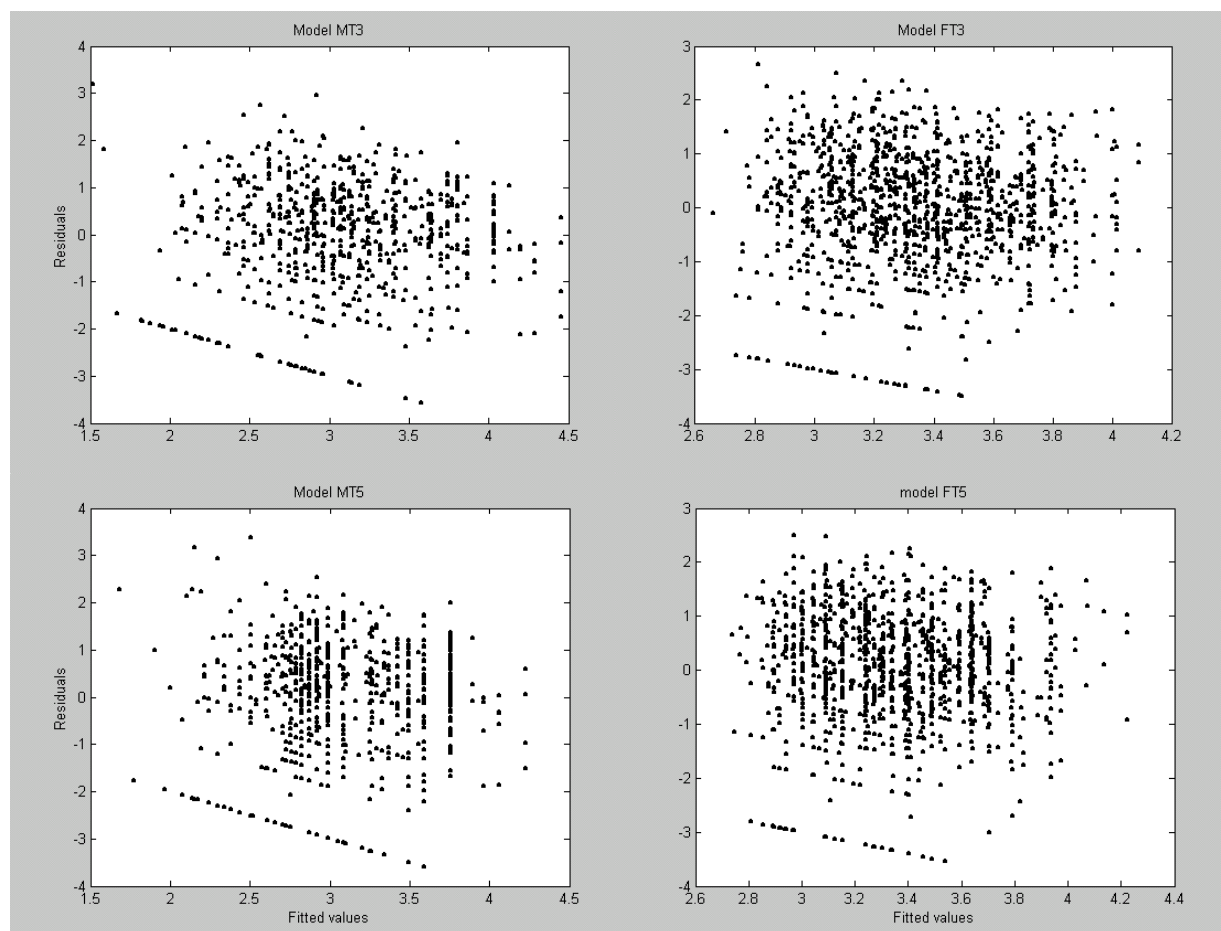


Figure 4

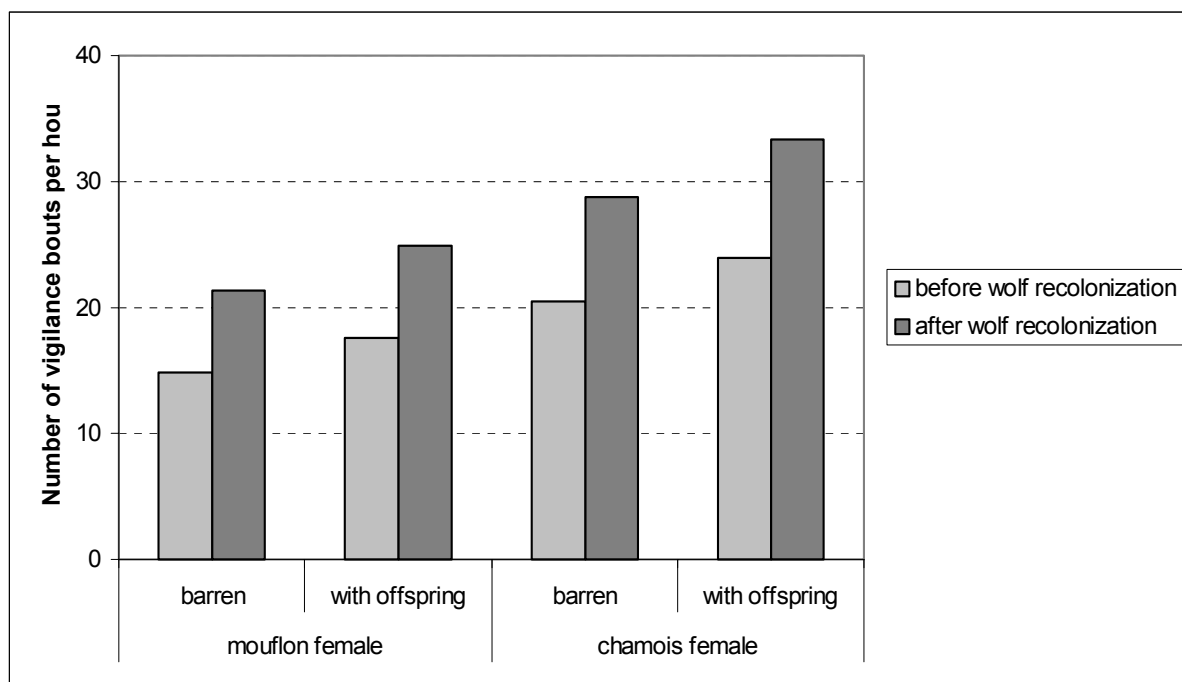


Figure 5

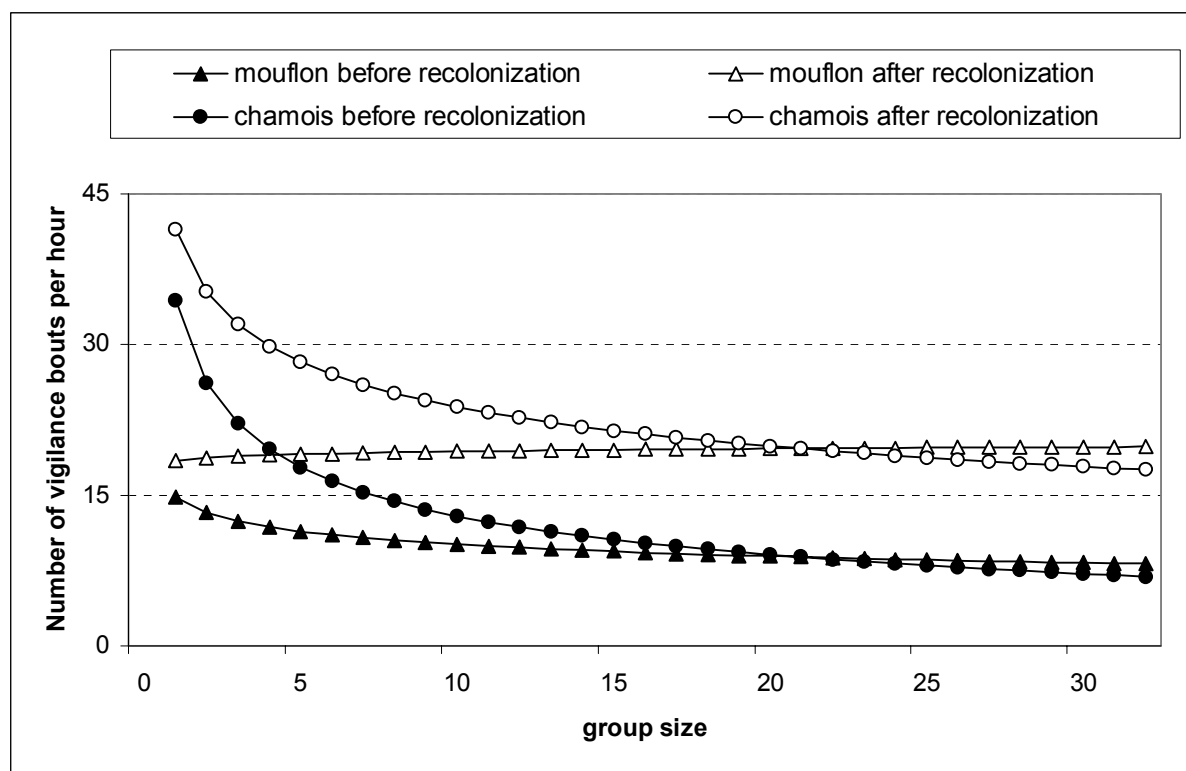


Figure 6

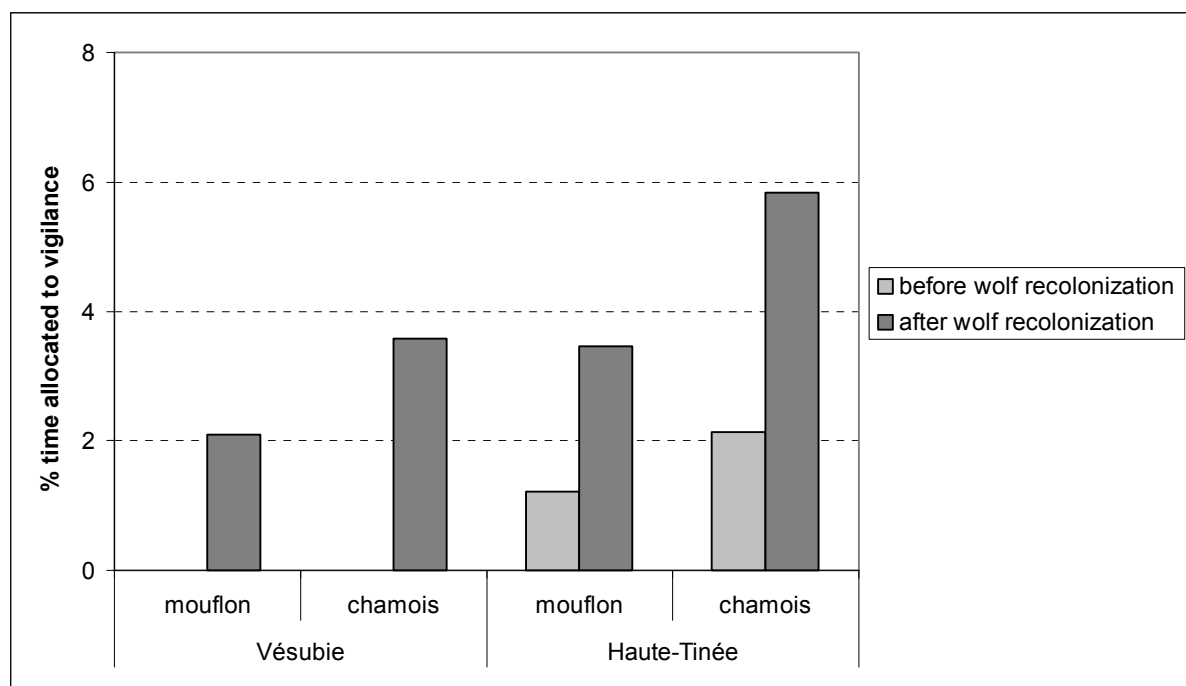


Figure 7

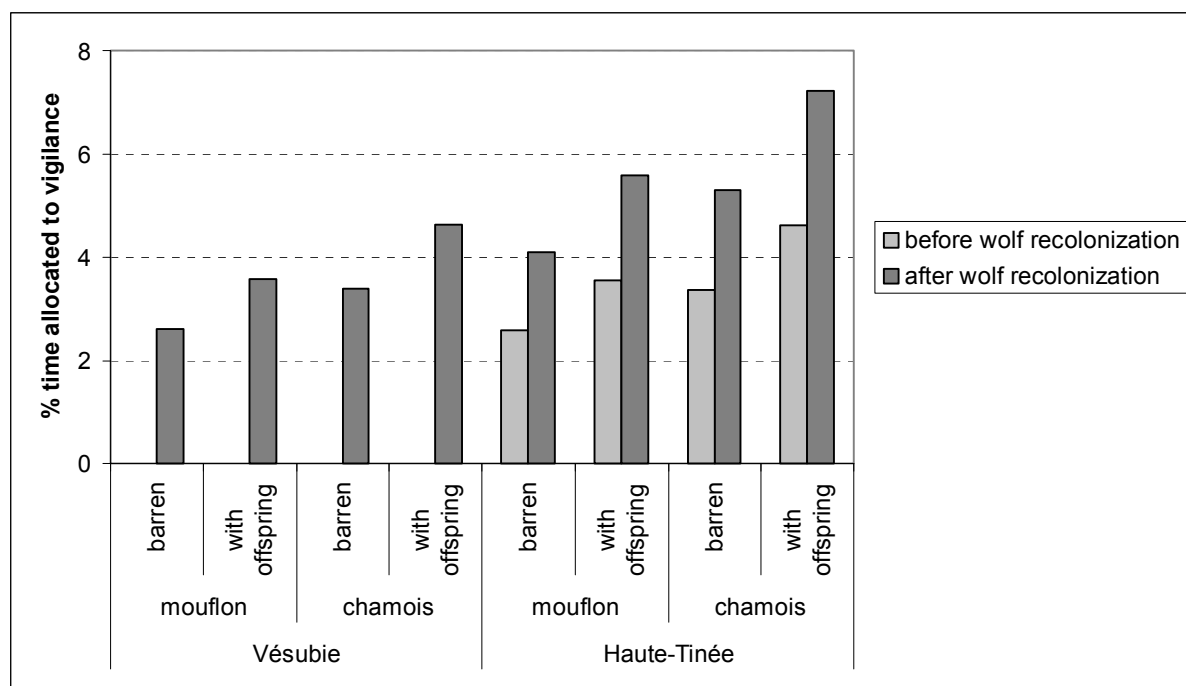


Figure 8

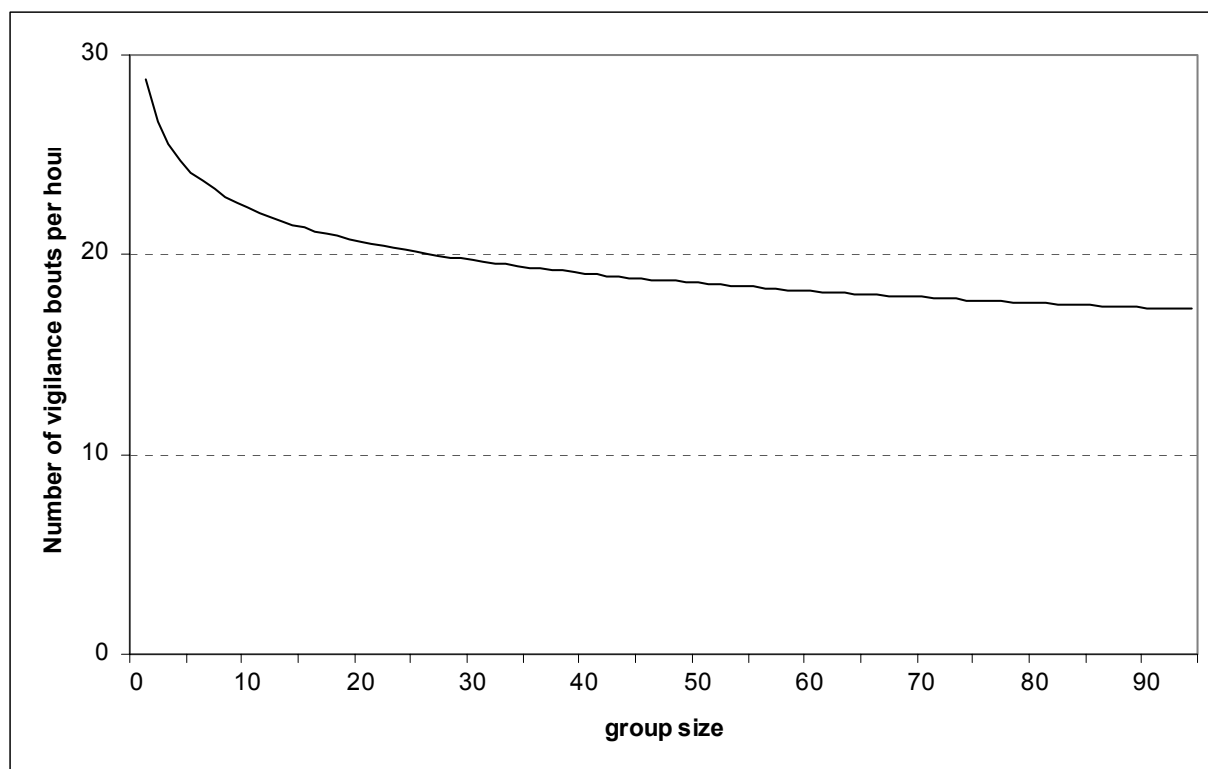


Figure 9

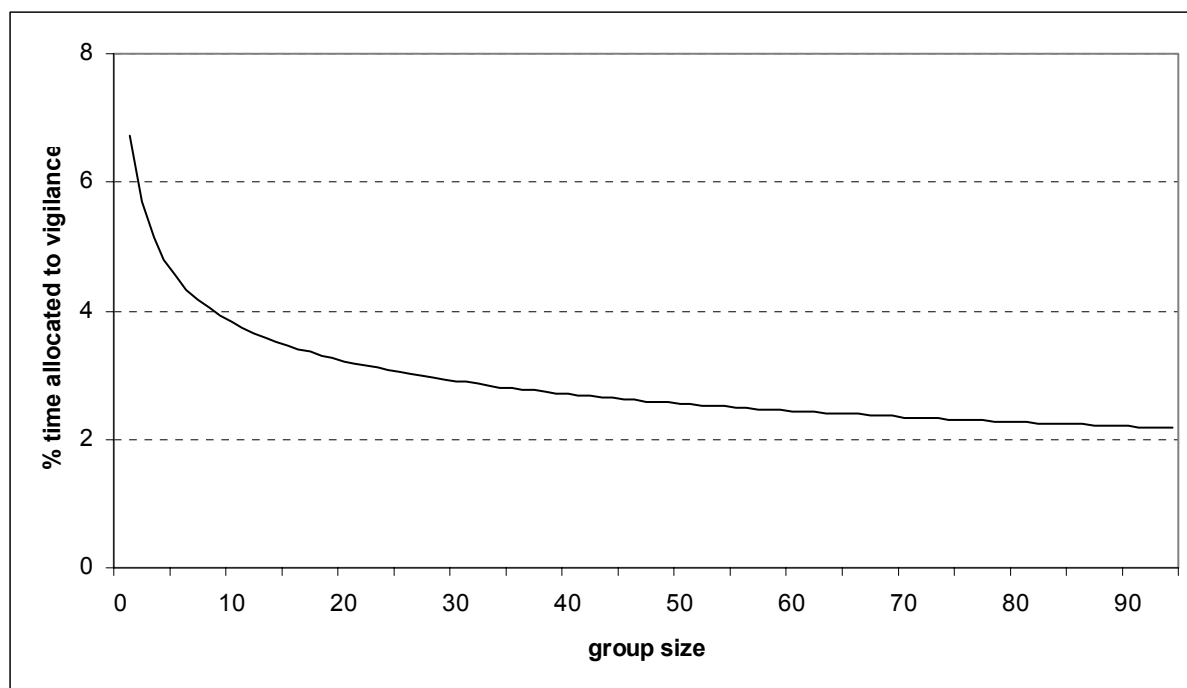
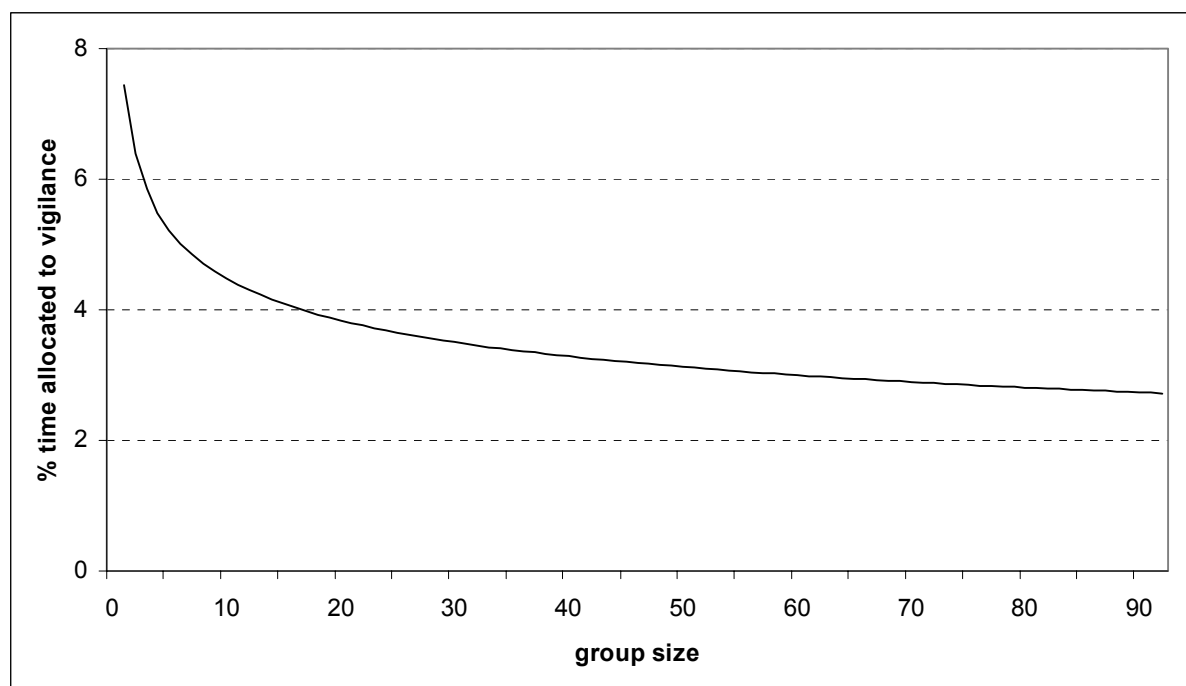


Figure 10



Annexe 4

Heterogeneous response to preventive sheep husbandry during wolf recolonization of the French Alps

Nathalie Espuno, Equipe Biométrie et Biologie des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

Benoit Lequette, Parc national du Mercantour, 23 rue d'Italie, 06000 Nice, France

Marie-Lazarine Poulle,¹ Antenne Life Loup, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Micropolis, La Bérardie, 05000 Gap, France.

Pierre Migot, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction des Etudes et de la Recherche, Saint-Benoit, 78610 Auffargis, France

Jean-Dominique Lebreton, Equipe Biométrie et Biologie des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

Wildlife Society Bulletin 2004, 32(4) :000-000
sous presse

¹ . Present adress : Centre d'Etude, de Recherche et de Formation en Ecoéthologie, 08240 Boulton-aux-Bois, France

ABSTRACT

Recolonization by wolves (*Canis lupus*) of areas of extensive sheep breeding in the French Alps in the early 1990s led to intense conflicts over losses of domestic livestock. We used data on depredations and sheep herd management from 45 pastures of the Mercantour Mountains of the French Alps to build models of attack and kill rates, and to quantify the efficiency of using livestock guarding dogs and of gathering or confining herds at night for preventing damages. Efficiency of livestock guarding dogs was lowest when the sheep were ranging freely and highest when the sheep were confined at night. The effect of livestock guarding dogs on depredations was heterogeneous across pastures. When sheep were confined at night, presence of three to four dogs was predicted to prevent a large majority (>95 %) of kills that would have occurred in the absence of dogs, for 81 % of pastures. No effect of dogs was found for the other 19 % of pastures. Confining or simply gathering the sheep at night in presence of five livestock guarding dogs was predicted to prevent most kills (94 % and 79 % of kills, respectively) that would have occurred in similar conditions but with free ranging sheep. Efficiency of each one of these two techniques was drastically reduced when they were not used jointly. This study suggested that confining the sheep in presence of several livestock guarding dogs can prevent a large majority of livestock losses to wolves in the Southern French Alps.

KEYWORDS

Alps, *Canis lupus*, depredation, domestic sheep, France, livestock guarding dogs, preventive husbandry methods, Mercantour Mountains, carnivore recolonization

INTRODUCTION

Predation on domestic livestock used to be a major factor affecting human welfare in rural areas (Kaczensky 1996), and has often been a primary reason for past attempts to eradicate large carnivores (Bangs et al. 1995, Muiyard 1998). Today, protection of large predators remains very controversial in areas where they are perceived as negatively affecting pastoral economies (e.g., Johnson and Griffler 1982, Cozza et al. 1996, Kaczensky 1996, Mizutani and Jewell 1998). Such controversies are particularly frequent nowadays in Western Europe, where, owing to increased legal protection, growing densities of wild ungulates, and better habitat conditions, the wolf (*Canis lupus*) is returning to areas from which it had been extirpated several decades ago (Breitenmoser 1998). Recolonization of the French Alps by the wolf (Poulle et al. 2000, Duchamp et al. 2001, Valière et al. 2003) lead to a typical example of conflictual interactions between a predator and pastoral activities. In the main area colonized by wolves, the Mercantour Mountains of the Southern French Alps, sheep-raising for the production of lamb meat is the predominant land-use. Although wild prey are abundant, damage to livestock has been frequent since wolves returned to the area in the early 1990's (Poulle et al. 2000, Duchamp et al. 2001, Dahier et al. 2002). Techniques for reducing losses were suggested and partly funded as part of a European LIFE-Nature program (Poulle et al. 2000, Duchamp et al. 2001). The main measures proposed were mobile electrical fences for confining the livestock at night, livestock guarding dogs, and increased human presence. However, implementation of these prevention measures was very heterogeneous across the sheep-raising operations. Nowadays, while the majority of herds are not, or only moderately, affected by depredations, sheep losses to wolves still reach locally high levels in Mercantour (Duchamp et al. 2001).

When predation on livestock is perceived as excessive, it might lead to illegal destruction of individual predators. At least six wolves died from poaching or poisoning between 1992 and 2003 in the Mercantour area. Populations of large carnivores, which typically exist at low densities, may be especially vulnerable to such incidental mortality (Boitani 1992, Bangs et al. 1995, Fritts et al. 1995, Meriggi and Lovari 1996). However, in Western Europe, the limited availability of suitable habitat often prevents spatial segregation of land-use between large carnivores and humans. Consequently, any viable population of large carnivores necessarily interferes with existing extensive livestock-raising activities (Linnell et al. 1996). Tolerance by local people is then key to the persistence of large predator populations (Oli

1994, Bangs et al. 1995, Cozza et al. 1996, Sagor et al. 1997), and, consequently, conservation programs must include the development of efficient strategies for limiting depredations on livestock. Moreover, controversial management choices regarding damage compensation, funding of prevention measures or predator control depend on whether depredations can be reduced to an economically and socially acceptable level to sheep raisers. However, although prevention of depredation by wolves has been widely described and reviewed (e.g. Linnell et al. 1996, Smith et al. 2000a, 2000b, Fritts et al. in press), quantitative assessments of the efficiency of different prevention techniques are still largely lacking. The purpose of this study was to quantify the efficiency of husbandry methods used to prevent sheep losses to wolves in Mercantour, using data on depredations and husbandry methods implemented during the summer grazing seasons of 1994 to 2001.

METHODS

Study area

The study was conducted in the area of documented wolf presence in Mercantour between 1994 and 2001, which includes part of the 685-km² core area of Mercantour National Park (Figure 1). Altitude ranges from 800 to 3,143 m, with pastures covering about 60 % of the area. There is generally a dense forest cover below 2,000 m, mainly composed of *Picea excelsa*, *Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, and *Larix decidua*. Snow often persists on the ground from December to late April above 1,200 m, with an average snow depth over the winter ranging from 0.5 m to more than 2 m. Six species of wild ungulates coexist within the core area of the National Park: chamois *Rupicapra rupicapra* (5 to 10 per km²), mouflon *Ovis gmelini* (0.8 to 4 per km²), ibex *Capra ibex* (seasonally variable density) red deer *Cervus elaphus* (<1 per km²), roe deer *Capreolus capreolus* and wild boar *Sus scrofa* (unknown densities). In addition, about 63,500 domestic sheep are present year-round in the area, and this number seasonally reaches up to 120,000 when transient herds are brought to large (8 to 9 km²) high-altitude pastures for summer grazing (Pouille et al. 2000). Domestic livestock herds contain on average 1,200 to 1,500 sheep, sometimes associated to a few domestic goats, cows or horses.

Data

Livestock herds and husbandry practices - Data on herd size, husbandry methods and the use of summer pastures from 1994 to 2001 were obtained from multiple sources of information: damage reports, survey of circumstances of attacks (this study), interviews of technicians and wardens of the National Park, and databases provided by several institutions (Centre d'Etude du Machinisme Agricole du Génie Rural et des Eaux et Forêts, Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt des Alpes-Maritimes, Direction Départementale des Services Vétérinaires des Alpes-Maritimes, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Parc national du Mercantour). Since the majority of depredations occurred between July and September (Poulle et al. 2000, Duchamp et al. 2001), and most available data on husbandry practices were for the summer grazing period, we restricted the analysis to summer (1 July to 30 September) of each year. The data set included 45 summer pastures located within the area of wolf presence, some of which were unused by sheep in some years. Each statistical unit was thus a pasture x month within a year, with a resulting sample size of 819 pasture-month.

Depredations - We analyzed 1) the number of attacks per pasture-month and 2) the number of killed sheep and goats per pasture-month. An attack was defined here as an event resulting in at least one kill, since 'unsuccessful' attacks could usually not be detected. We restricted our analysis to events attributed to wolves following appraisal from an expert veterinarian (Poulle et al. 2000, Dahier et al. 2002), dropping all cases where wolf liability was excluded and cases that could not be verified (e.g., damage reported several days after the attack).

An unknown number of damage events may have remained undiscovered. As a result, our data do not allow estimating the risk of depredation associated with presence or absence of prevention measures. They allow, however, estimating the degree of association between husbandry methods and damage.

Circumstances of diurnal and nocturnal depredations necessarily differed, since both the husbandry methods and the activity of the livestock vary with the time of the day. Nocturnal and diurnal damages could thus not be pooled for a single analysis. During the study period, only 13 % of 715 depredation events occurred during the day. Hence, we chose to restrict the

present analysis to damage that occurred at night. A total of 619 damage reports were taken into account.

Explanatory variables

We considered seven explanatory variables concerning prevention measures, sheep herd size, year, month, site within the study area, and pasture (Tables 1 and 2):

- Factor DOG, defined as the number of adult (>1.5 years old) livestock guarding dogs permanently associated to the herd. This number varied from 0 to 8
- An estimation of the degree of CONFINEMENT of sheep herds at night, with three levels:
 - Sheep left alone, i.e. not gathered at night (level 1: FREE-RANGING)
 - Sheep herds gathered together, without being confined (level 2: GATHERED)
 - Sheep herds gathered together and confined to an enclosure (level 3: CONFINED)
- HERD SIZE, ranging from about 200 to 3,000
- Factor YEAR, with eight levels (1994 to 2001)
- Factor MONTH, with three levels (July to September)
- Factor SITE, a factor with six levels representing estimated home ranges of resident wolf packs. Each level thus corresponds to a different zone within the study area. Levels 1 to 5 were the estimated home ranges of resident packs (Figure 1) and level 6 regrouped pastures located in areas used by wolves of unknown status. Estimated pack home ranges were obtained from winter snow-tracking data (Pouille et al. 2000, Duchamp et al. 2001).
- A factor PASTURE with 45 levels was included to represent statistical blocks, i.e. to account for differences between pastures related to unknown attributes (non-modeled factors).

Modeling the attack and kill rates

Each pasture-month was considered a homogeneous unit on which various husbandry techniques were applied. The number of attacks per pasture-month (attack rate, ranging from 0 to 7) and the number of killed domestic sheep and goats per pasture-month (kill rate, ranging from 0 to 24) were studied in relation to potential explanatory covariates in

generalized linear models assuming Poisson error distributions, which is a natural way of modeling counts of rare events (Crawley 1993). Response variables were thus log-transformed attack and kill rates.

To examine how prevention measures affected the attack and kill rates after accounting for differences in herd size, sites, pastures, years and months, the most general models of attack and kill rates contained the main effects of CONFINEMENT and DOG, plus variables HERD SIZE, SITE, PASTURE, YEAR and MONTH. The quadratic term DOG^2 was also included to account for potentially curvilinear responses. To check for interacting effects of prevention measures and herd size, we added all two-way interactions between CONFINEMENT, DOG and HERD SIZE. We included as well the two-way interaction of YEAR and SITE since variations between years may differ across packs. Following preliminary analyses suggesting that the efficiency of dogs varied across pastures, the two-way interaction of factors DOG and PASTURE was added. To keep models interpretable, interactions of higher order were not considered. We assessed the shape of the relationship between depredations and herd size by testing the log of herd size (variable LOG HERD SIZE) vs. HERD SIZE in the most general models of attack and kill rates.

We used a step-down model selection procedure, suppressing interaction terms or main effects to minimize the Akaike Information Criterion in a version adapted to small sample size (AICc, Burnham and Anderson 1998). When the difference in AICc between two models was smaller than 2, the simpler model was preferred (Burnham and Anderson 1998). AIC-based model selection is widely recommended in particular for categorical data analysis, since it leads to a good compromise between accurate description of the data and parsimony, and is formally equivalent to cross-validation (Burnham and Anderson 1998). The fit of the general models was checked on the basis of model deviance (Crawley 1993). If needed, an overdispersion factor $\hat{c}$, estimated by dividing Pearson's χ^2 by the number of residual degrees of freedom of the model, was used to correct the AICc (then called QAICc) (Burnham and Anderson 1998). We estimated the goodness-of-fit of each model by calculating the coefficient of determination of the regression between observed and predicted values of attack and kill rates, which is analogous to the proportion of total deviance explained by the effects included in the model (Agresti 1990). Further checks of model fit were based on examination of residuals (Crawley 1993). The relative importance of each effect was measured by the

change in AICc or QAICc induced by dropping it from the preferred models. Analyses were performed using program GLIM 4.09 (Aitkin et al. 1989).

RESULTS

Determinants of attack rate

The most general model of attack rate had a good fit to the data ($\hat{c} = 0.69$, close to 1). The minimal AICc model contained the main effects of PASTURE, MONTH, DOG both as a linear and quadratic term, CONFINEMENT, LOG HERD SIZE, the interaction between CONFINEMENT and LOG HERD SIZE, and the interactions between DOG and PASTURE and between DOG and CONFINEMENT. However the more parsimonious model without LOG HERD SIZE and MONTH had only a slightly higher AICc and was thus preferred (Table 3a). Effects included in the preferred model explained 49 % of the variation of attack rate in the data set.

Differences between pastures were the strongest determinants of the attack rate (Table 4a, $\Delta_{\text{AICc}} = 256.35$), reflecting effects of unknown pasture attributes, i.e. of non-modeled factors. The data strongly supported evidence for an influence of the number of livestock guarding dogs and of the degree of confinement on the attack rate, and evidence for variation of the effect of dogs across pastures (Table 4a, $\Delta_{\text{AICc}} = 49.24, 39.42$ and 37.40 , respectively). The number of livestock guarding dogs had more influence on attack rate than the degree of confinement. An interacting effect of the two prevention measures was also evident (Table 4a, $\Delta_{\text{AICc}} = 13.04$).

Determinants of kill rate

In the most general model of kill rate, $\hat{c} = 3.146$ suggested a strong overdispersion. This overdispersion factor was thus used to correct AICc of all models of kill rate. The minimal QAICc model included the main effects of PASTURE, YEAR, SITE, LOG HERD SIZE, DOG both as a linear and quadratic term, CONFINEMENT, and the interactions of YEAR and SITE, of DOG and CONFINEMENT and of DOG and PASTURE. As for the attack rate,

the simpler model without the effect of LOG HERD SIZE had only a slightly higher QAICc and was thus preferred (Table 3b). Effects included in the preferred model explained 58 % of the variation of kill rate in the data set.

As for the attack rate, kill rate was mostly determined by differences between pastures in unknown attributes (Table 4b, $\Delta_{QAICc} = 204.35$). Variations across years and sites were also important determinants of kill rate ($\Delta_{QAICc} = 44.24$). As for the attack rate, the data strongly supported evidence for an influence of both the number of livestock guarding dogs and the degree of sheep confinement on kill rate, but the number of dogs was more influential than the degree of confinement ($\Delta_{QAICc} = 30.41$ and 18.29 , respectively). There was also strong evidence for a variation of the effect of livestock guarding dogs across pastures ($\Delta_{QAICc} = 23.25$), and for an interacting effect of the two prevention measures ($\Delta_{QAICc} = 17.76$).

Effect of prevention measures

For all pastures, confinement or gathering at night enhanced the efficiency of dogs, and, conversely, presence of a large number of dogs increased the efficiency of confining or gathering the sheep at night (see Appendix 1 for parameter estimates of the preferred models).

Effect of the degree of sheep confinement - Confining the sheep herds at night and, to a lesser extent, simply gathering them, reduced the attack and kill rates in presence of large numbers of dogs. For example with 5 dogs, gathering herds at night was predicted to prevent 33 % of attacks and 79 % of kills, and confining herds was predicted to prevent 81 % of attacks and 94 % of kills that would have occurred in similar conditions but with free-ranging herds (Figure 2). However, sheep gathering and confinement seemed associated to increases in attack and kill rates when less than 5 or 4 dogs, respectively, were present.

Effect of the number of livestock guarding dogs - The effect of the number of dogs, particularly on the attack rate, varied across pastures. Hence, the protective effect of livestock guarding dogs, although clear, cannot be reduced to a simple and uniform effect independent of other conditions. Differences in the effect of dogs could not be estimated for 19 out of the 45 studied pastures, because the number of dogs on these pastures did not vary during the

study period. The results concerning the effect of guarding dogs were thus based only on 26 pastures. The heterogeneity of dog efficiency among pastures could then be reduced to a variation in the slope relating the log attack rate and log kill rate, respectively, to the number of dogs. To the contrary, the estimated slopes with respect to the number of dogs squared were similar for all pastures. This quadratic effect can be interpreted as a decrease in the benefit of adding a dog as the number of dogs already present increases. The models thus predicted that the greatest reduction in damages was provided by the first livestock guarding dog introduced to a sheep herd, with additional dogs bringing progressively less and less reductions in attack and kill rates. The constancy of the quadratic term across pastures means that this relationship between the benefit brought by a dog and its rank of introduction held for all pastures. Overall, the variation between pastures in the slope for the linear term and the constancy of the slope for the quadratic term resulted in three main patterns of response to dogs in the studied sample. Based on these patterns, three groups of pastures could be distinguished:

GROUP I: The first group contained 10 pastures (39 %, $n = 26$) for which the pattern of response to an increase in the number of dogs was a decrease in attack and kill rates, when the sheep were confined at night (Figure 3a and 3b, filled triangles). The preferred models predicted that, in presence of dogs, the number of attacks per month on herds of GROUP I when the sheep were confined at night was multiplied on average by:

$$\exp(-1.558DOG - 0.190DOG^2)$$

and the number of kills per month was multiplied on average by:

$$\exp(-2.143DOG - 0.360DOG^2)$$

There was a non-significant tendency for the livestock guarding dogs to be more efficient when herds were confined at night than when they were only gathered (Figure 4a and 4b). When herds of GROUP I were ranging freely at night, the preferred models predicted that, in presence of dogs, the number of attacks per month was multiplied on average by:

$$\exp(-0.504DOG - 0.190DOG^2)$$

and the number of kills per month was multiplied on average by:

$$\exp(-0.178DOG - 0.360DOG^2)$$

The preferred models thus predicted for instance that prevention of 99 % of attacks and of kills on herds of GROUP I could be achieved by the use of 3 dogs when the sheep were confined, or by the use of 5 dogs when the sheep were ranging freely at night (Figure 4a and 4b).

GROUP II: The second group contained 11 pastures (42 %, $n = 26$) for which the pattern of response to an increase in the number of dogs was first an increase in attack and kill rates for small numbers of dogs, then a decrease in attack and kill rates for larger numbers of dogs, when the sheep were confined at night (Figure 3a and 3b, open circles). The preferred models predicted that, in presence of dogs, the number of attacks per month on herds of GROUP II when the sheep were confined at night was multiplied on average by:

$$\exp(0.650DOG - 0.190DOG^2)$$

and the number of kills per month was multiplied on average by

$$\exp(0.670DOG - 0.360DOG^2)$$

According to the preferred models, using a single livestock guarding dogs was associated to an increase in both attack and kill rates, but the presence of 4 dogs was predicted to prevent 36 % of attacks and 95 % of kills on pastures of GROUP II when the sheep were confined at night (Figures 4c and 4d). Attack and kill rates tended to be higher when herds of GROUP II were only gathered than when they were confined; this difference became less marked as the number of dogs increased (Figure 4c and 4d). When herds of GROUP II were ranging freely at night, the preferred models predicted higher attack and kill rates in presence than in the absence of dogs.

GROUP III: The third group contained the remaining 5 pastures (19 %, $n = 26$), for which the predicted pattern of response to the presence of livestock guarding dogs was an increase in attack and kill rates.

DISCUSSION

In the southern French Alps, livestock guarding dogs and gathering or confining the sheep at night were efficient methods for reducing sheep losses to wolves, and were acting synergistically. The presence of numbers of dogs that laid within the range commonly used in

the area (1 to 8 dogs) had the potential to prevent the major part of livestock losses expected in the absence of dogs during the summer grazing season.

The benefit of using livestock guarding dogs was strongly increased by confining (or, to a lesser extent, simply gathering) the sheep every night: for 39 % of pastures (i.e., pastures of group I), a single dog was predicted to prevent on average 42 % of kills when the sheep were ranging freely at night, but 92 % of kills if the sheep were confined (Figure 4b). In other words, gathering and confining the sheep at night allowed reducing the number of livestock guarding dogs needed to obtain a given reduction in damages: for instance dogs were predicted to provide a similar reduction in attack rate for these herds when the sheep were either ranging freely with 2 dogs, or confined with 1 dog (Figure 4a). Confining and, to a lesser extent, simply gathering the sheep at night were shown to strongly reduce damages when at least four dogs were present. The two prevention methods were predicted to reduce kill rate more rapidly than attack rate, suggesting that they reduced the average number of killed sheep per attack: when prevention was implemented, fewer attacks occurred, and those that occurred resulted in fewer sheep being lost.

However, the efficiency of livestock guarding dogs was heterogeneous across pastures. Although categorizing the pastures in three groups a posteriori may induce some pseudo-replication, the largest two groups by far were those with an efficient protective effect of dogs (groups I and II), and this result is robust to pseudo-replication. Livestock guarding dogs were able to reduce depredations for 81 % of pastures (i.e., pastures of groups I and II when herds were confined at night, but only for 39 % of pastures (i.e., pastures of group I only) when herds were ranging freely. This result is consistent with what is known from the literature, where the reported percentage of livestock guarding dogs that are successful guardians varies from 66 to 90 % (reviewed in Smith et al. 2000a). Sources of variation in dog efficiency may include the dog's breed, age, experience, genetic lineage and degree of bonding to the sheep. Bonding with the livestock is an important determinant of the protecting behavior of the adult dog (Coppinger et al. 1983, Wick 1998, Hansen et Smith 1999). However, a study conducted on a sample of 113 guarding dogs in Mercantour suggested that 25 % of them had not developed a strong affective bond with their associated flock (Durand 2001). This lack of bonding may reveal a sub-optimal use of guarding dogs, possibly related to a loss of

traditional knowledge and experience in the absence of predation threat for a long period (Boitani 1992). In Mercantour, the rapid increase in the number of sheep-raising operations affected by depredations, as wolves recolonized the area, has led to an increasing demand for prevention measures, and particularly dog pups, during the study period (Pouille et al. 2000). Since the total resources available for the technical support of producers did not increase proportionally during the same period, individual producers possibly benefited from decreasing support and training, and the quality of the genetic lineage of introduced dog pups might have decreased over the course of the study period (Paul Lapeyronie, personal communication).

Alternatively, the heterogeneity of responses to livestock guarding dogs may be explained by the patterns of wolf recolonization and of introduction of dogs to livestock herds. Based on winter track counts and direct observations of wolves, there is evidence that the number and the size of wolf packs in Mercantour increased during the study period (Mercantour National Park, unpublished data). The first year of wolf presence in a new area always seemed associated to occasional depredations in summer (Mercantour National Park, unpublished data). Attack rates were usually higher the next year, probably in relation to larger average pack sizes.

Positive correlation of the number of livestock guarding dogs per pasture during summer of year n and the number of attacks per pasture during summer of year $n-1$ ($r = 0.185$, $p < 0.01$) suggested that farmers tended to introduce livestock guarding dogs following the occurrence of depredations on their own herds, rather than in a true preventive fashion. Moreover, livestock guarding dogs were often introduced progressively, with the introduction of a first dog following depredations of the first summer, introduction of one additional dog the next year, etc. (Paul Lapeyronie, personal communication). Livestock guarding dogs may not be fully efficient immediately after being introduced to a sheep herd, because they need time to establish their territory (Coppinger and Coppinger 1995). Overall, within each pack territory, we can thus speculate that the first summer of wolf presence was characterized by occasional depredations and absence of livestock guarding dogs, while the second summer was characterized by higher attack and kill rates and by the presence of a single, inexperienced dog. Within each pack territory, the transition from 0 to 1 livestock guarding dog between the first and the second summers of wolf presence may thus have been generally concurrent with increases in attack and kill rates. The latency between the settlement of a new wolf pack and

the presence of experienced dogs with the sheep in the area recolonized is thus a potential explanation for the increase in attack and kill rates associated to small numbers of dogs found in this study for some pastures.

In this study, factor PASTURE reflected the effects of non-modeled factors that remain to be investigated. Obvious candidate factors include human attendance, which was shown to affect predation risk (e.g. Ciucci and Boitani 1998), and habitat attributes of the pastures. Additionally, significant variations of kill rate across years and sites (i.e., across wolf pack territories) were found, which might as well reflect the effect of non-modeled factors. An important candidate for explaining these spatiotemporal differences in kill rate would be wolf pack size, which varied with years and sites. Other potentially important factors may include differences in sheep management methods across sites within the study area, degree of wolf learning, local densities of wild prey, etc. Effects of these potentially important factors could not be studied in the present work because reliable data were lacking. The difference in fit between the preferred models of attack and kill rates (49 % vs. 58 % of variation in the data set explained, respectively) might suggest that the number of attacks per month may be more dependent on non-modeled factors than the number of kills per month. However, the potential effects of non-modeled factors is not a problem in the present analysis since our objective was not to predict the risk of depredation associated with different herd management methods, but only to estimate the degree of association between some husbandry techniques and damages. Moreover, we believe that our sample of 45 studied pastures, which covers a wide range of sheep management choices and a wide array of habitats within five different wolf pack territories, is representative of conditions encountered in Mercantour.

Some of the livestock guarding dogs were known to occasionally stray from the pastures. In 6.1 % of 295 depredation events that affected herds normally associated with dogs, the dogs were known to be temporarily absent when the attack occurred. This is a minimum estimate since in general, effective presence of dogs could not be checked. Similarly, herds classified as confined may occasionally have spent the night ranging freely. Additionally, 42 % of depredations whose circumstances were known ($n = 498$) occurred on sheep or goats that were isolated from the main herd prior to the attack, and which could thus not benefit from the presence of dogs. These biases in the data could not be avoided, but they lead to

conservative tests of the efficiency of guarding dogs and of night regrouping and confinement. Actual efficiency of dogs and gathering or confinement at night is thus probably higher than shown in this analysis.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Use of livestock guarding dogs, associated to human presence and confinement of the herd at night, is a traditional method still commonly used in parts of Europe (e.g. Spain, Romania, Italy) and which seems particularly efficient in areas where people have always been living with large carnivores (Atelier Technique des Espaces Naturels 2002). However, the type of production (milk vs. meat), as well as socio-economical factors such as the cost of labor may put different constraints on sheep management methods depending on the country (Paul Lapeyronie, personal communication). While livestock guarding dogs and sheep confinement at night were shown to reduce damages to wolves in Mercantour, two major technical limitations to the use of prevention measures in this context may be mentioned.

First, the use of large numbers of livestock guarding dogs may not be justified when the cost of their year-round maintenance (300 to 450 € per dog per year) exceeds the economical benefit of preventing losses. However, at the present time it still seems difficult to draw conclusions about the efficiency of small numbers of dogs based solely on the data used in this analysis, because the recolonization process resulted, as discussed above, in an association of small numbers and inexperience in dogs. Further studies should thus look specifically at the efficiency of small numbers of experienced livestock guarding dogs several years after their introduction. It should also be mentioned that livestock guarding dogs may efficiently prevent losses to domestic dogs as well as to wolves, and this secondary benefit should be studied and included into any cost-benefit analysis of prevention measures.

Second, Mercantour is an ecologically vulnerable and protected area, where the question of the innocuousness of prevention measures must be addressed. While the impact of livestock guarding dogs on wildlife was shown to be generally non-significant in Mercantour, the accumulation of nitrogenous wastes on high-altitude fragile and protected habitats due to the night confinement of large herds of sheep on small surfaces of pastures is a cause of concern (Lapeyronie and Moret 2003).

The efficiency of prevention methods in Mercantour would be an argument in favor of making compensation of damages conditional on the effective use of livestock guarding dogs and confinement by farmers. In 29 % of the studied pasture-months, livestock guarding dogs were used without being associated with gathering or confinement of the sheep at night. The present study suggests that this probably resulted in an efficiency of dogs well below what it could potentially have been. However, implementation of dogs and night confinement might be difficult on some pastures due to environmental conditions. In particular, a steep and rugged topography or the use of forested areas might make difficult the use of enclosures for confinement, and might delay the detection of approaching wolves by livestock guarding dogs. If damage compensation was conditional on prevention, determining whether causes for low efficiency of livestock guarding dogs on some pastures can be addressed (e.g., dogs not sufficiently bonded to the sheep) or not (e.g., difficult topography precluding an efficient use of guarding dogs and confinement) would be required, to design compensation schemes that account for the feasibility of using prevention methods on each pasture.

Protecting some sheep herds may have lead wolves to switch, to some extent, from one herd to the other depending on their relative degrees of protection, and it is not known what would happen if prevention measures were implemented for all herds. For example, would wolves switch to wild prey, or would the efficiency of prevention measures decrease? Changes in the effect of prevention methods are unpredictable, and could only be assessed through experimentation, e.g. protecting all herds, collecting additional data and re-estimating parameters of the models. In the face of these uncertainties, it seems necessary to periodically re-assess the efficiency of livestock guarding dogs and night confinement of the sheep, in order to allow adapting the management choices to the ability of farmers to prevent damages.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is part of a graduate research project looking at the pattern of prey use by recolonizing wolves and its impact on wild and domestic ungulates in Mercantour, funded by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and a European LIFE-Nature program “Le Retour du Loup dans les Alpes Françaises”. We used monitoring data collected by Parc National du Mercantour, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Centre d’Etude du Machinisme Agricole du Génie Rural et des Eaux et Forêts, Direction

Départementale de l'Agriculture et de la Forêt des Alpes-Maritimes, and Direction Départementale des Services Vétérinaires des Alpes-Maritimes. We warmly thank wardens of Parc National du Mercantour, wardens of Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Gérard Millischer and Jean-Michel Gusmeroli for sharing their knowledge of sheep-raising practices in Mercantour, and for collecting data on the circumstances of depredations for this study. We are grateful to Christèle Durand, Renaud de Beaufort and Thierry Dahier for providing and commenting data on depredations and damage prevention techniques. Many thanks go to Simone Ricci, Francesca Marucco and Luigi Boitani for sharing wolf monitoring data from Italy. We are grateful to Philippe Stahl, Paul Lapeyronie and Marc Kery for providing critical comments on this work. We thank Michel Crête and two anonymous referees for substantially improving an earlier version of this article.

REFERENCES CITED

- Agresti, A., 1990. Categorical data analysis. John Wiley & Sons, New-York, USA.
- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis and J. Hinde, 1989. Statistical modeling in GLIM. Clarendon Press, Oxford.
- Atelier Technique des Espaces Naturels, 2002. Vivre avec le loup des Asturies aux Carpates. Gestion des Milieux et des Espèces, Cahier Technique n°69.
- Bangs, E. E., S. H. Fritts, D. R. Harms, J. A. Fontaine, M. D. Jimenez, W. G. Brewster, and C. C. Niemeyer. 1995. Control of endangered gray wolves in Montana. in L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, eds., Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute.
- Boitani, L., 1992. Wolf research and conservation in Italy. *Biological Conservation* 61: 125-132.
- Breitenmoser, U., 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83(3):279-289.

Burnham, K. P. and D. R. Anderson, 1998. Model selection and inference, a practical information-theoretic approach. Springer.

Ciucci, P. and L. Boitani, 1998. Wolf and dog depredation on livestock in central Italy. *Wildlife Society Bulletin*. 26(3):504-514.

Coppinger, R. and L. Coppinger, 1995. Interactions between livestock guarding dogs and wolves. Pp 523-526 In L. N. Carbyn, S. H. Fritts and Seip, D.R. eds. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton.

Coppinger, R., J. Lorenz, J. Glendinning and P. Pinardi, 1983. Attentiveness of guarding dogs for reducing predation in sheep. *Journal of Range Management* 36: 275-279.

Cozza, K., R. Fico, M.-L. Battistini, and E. Rogers, 1996. The damage-conservation interface illustrated by predation on domestic livestock in central Italy. *Biological Conservation* 78: 329-336.

Crawley, M. J., 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Science.

Dahier, T., M.-L. Poulle et B. Lequette, 2002. Le retour du loup dans les Alpes françaises : méthodes de suivi et état des connaissances. pp 10-15 dans Actes du XXIII^e colloque francophone de mammalogie « l'étude et la conservation des carnivores ». Maison-Alfort, 23-24 octobre 1999. G. Chapron et F. Moutou (eds). SFEPM, Paris.

Duchamp, C., V. Genevey, F. Favier, T. Dahier, R. de Beaufort, C. Durand, P. Oléon et M. Pion, 2001. Programme LIFE Nature : « Le retour du loup dans les Alpes Françaises ». Rapport d'activité 2000, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.

Durand, C., 2001. Intégration pastorale des chiens de protection. Bilans 1988 à 1998. Rapport ONCFS-Programme LIFE II.

- Fritts, S. H., E. E. Bangs, J. A. Fontaine, W. G. Brewster, and J. F. Gore. 1995. Restoring wolves to the Northern Rocky Mountains of the United States. in L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, eds. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute.
- Fritts, S.H., R.O. Stephenson, R.D. Hayes and L. Boitani. In Press. Wolves and Humans – Chapter 12 in Wolves: behavior, ecology and conservation. L.D. Mech and L. Boitani, eds. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Hansen, I. and M. E. Smith, 1999. Livestock-guarding dogs in Norway: part II. Different working regimes. *Journal of Range Management* 52: 312-316.
- Johnson, S. J., and D. E. Griffel. 1982. Sheep losses on grizzly bear range. *Journal of Wildlife Management* 46: 786-790.
- Kaczensky, P. 1996. Carnivores and sheep farming in Norway. 3. Large carnivore-livestock conflicts in Europe. *Wildbiologische Gesellschaft Munchen*.
- Lapeyronie, P., and A. Moret, 2003. Chiens de troupeaux dans le Parc national du Mercantour (chiens de travail et chiens de protection) : étude comportementale, impact sur la faune sauvage des estives. Rapport programme Life "Le Retour du Loup dans les Alpes Françaises", 126 p.
- Linnell, J. D., M. E. Smith, J. Odden, P. Kaczensky, and J. Swenson. 1996. Carnivores and sheep farming in Norway. 4. Strategies for the reduction of carnivores-livestock conflicts: a review. *NINA Oppdragsmelding* 443 : 1-118.
- Meriggi, A., and S. Lovari. 1996. A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology* 33: 1561-1571.

Mizutani, F., and P. A. Jewell. 1998. Home-range and movements of leopards on a livestock ranch in Kenya. *Journal of Zoology*, London 244: 269-286.

Muyard, F. 1998. Les loups et la loi du XIV^e siècle à nos jours. Histoire d'une hantise populaire. TAC Motif.

Oli 1994. Snow leopard predation on livestock: an assessment of local perceptions in the Annapurna Conservation Area, Nepal. *Biological Conservation* 68: 63-68.

Pouille, M.-L., T. Dahier, R. de Beaufort and C. Durand, 2000. Le loup en France. Programme Life Nature. Rapport Final 1997-1999.

Sagor, J. T., J. E. Swenson, and E. Roskaft. 1997. Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. *Biological Conservation* 81: 91-95.

Smith, M.E., J.D.C. Linnell, J. Odden and J.E. Swenson, 2000a. Review of methods to reduce livestock depredations: I. Guardian animals. *Acta Agriculturae Scandinavica, Sect. A, Animal Sciences* 50: 279-290.

Smith, M.E., J.D.C. Linnell, J. Odden and J.E. Swenson, 2000b. Review of methods to reduce livestock depredations. II: Aversive conditioning, deterrents and repellents. *Acta Agriculturae Scandinavica, Sect. A, Animal Sciences* 50: 304-315.

Valière, N., L. Fumagalli, L. Gielly, C. Miquel, B. Lequette, M.-L. Pouille, J.-M. Weber, R. Arlettaz and P. Taberlet, 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation* 6 Part I: 83-92.

Wick, P. 1998. Le chien de protection sur troupeau ovin: utilisation et méthode de mis en place. DIREN, Programme Life-Nature. Artus.

TABLES

Table 1- Description of explanatory variables in the models of attack and kill rates. N is the number of pasture-months and ‘% attacked’ is the proportion of pasture-months with at least one attack.

Variable	Level	N	% attacked
PASTURE	(1) to (45)	819	25.40
SITE	(1)=HAUTE-TINEE	99	15.15
	(2)=MOYENNE-TINEE	255	20.39
	(3)=VESUBIE-TINEE	96	22.92
	(4)=VESUBIE-ROYA	261	32.57
	(5)=VALLE PESIO	51	31.37
	(6)=UNKNOWN	57	31.58
YEAR	(1)=1994	45	20.00
	(2)=1995	57	22.81
	(3)=1996	75	28.00
	(4)=1997	132	23.48
	(5)=1998	126	23.02
	(6)=1999	126	19.84
	(7)=2000	132	28.03
	(8)=2001	126	34.13
MONTH	(1)=JULY	273	21.61
	(2)=AUGUST	273	25.64
	(3)=SEPTEMBER	273	28.94
CONFINEMENT	(1)=FREE-RANGING	234	28.63
	(2)=GATHERED	240	36.25
	(3)=CONFINED	345	15.65
DOG	ranged from 0 to 8		
HERD SIZE	ranged from approximately 200 to 3,000		

Table 2 - Frequency distribution of each combination of prevention measures in the data set. Table entries are pasture-months.

	Number of guarding dogs					Total
	0	1	2	3	≥ 4	
Sheep ranging freely at night	111	9	45	54	15	234
Sheep gathered at night	87	39	66	24	24	240
Sheep gathered and confined at night	201	12	57	30	45	345
Total	399	60	168	108	84	819

Table 3 – Models of (a) attack rate and (b) kill rate. K is the number of parameters of the models. The null models contain only the intercept. The general models contain the main effects of the number of livestock guarding dogs and its quadratic term, the degree of sheep confinement at night, herd size, year, month, pasture, site, and two-way interactions between prevention measures and herd size, between year and site, and between the number of dogs and pasture.

(a) Models of attack rate	Terms	Deviance	K	$AICc$	R^2
Null model		1165.90	1	1167.90	
General model		475.05	133	793.09	0.59
Preferred model	PASTURE	598.91	76	766.68	0.49
	DOG				
	DOG ²				
	CONFINEMENT				
	DOG $\times$ PASTURE				
	DOG $\times$ CONFINEMENT				
(b) Models of kill rate	Terms	Deviance	K	$QAICc$	R^2
Null model		1224.20	1	1226.20	
General model		489.30	133	807.34	0.60
Preferred model	PASTURE	517.02	111	774.19	0.58
	YEAR				
	SITE				
	DOG				
	DOG ²				
	CONFINEMENT				
	YEAR $\times$ SITE				
	DOG $\times$ PASTURE				
	DOG $\times$ CONFINEMENT				

Table 4 - Relative importance of effects in the preferred models of (a) attack rate and (b) kill rate. Effects were ranked according to the magnitude of the increase in AICc or QAICc (Δ_{AICc} or Δ_{QAICc} , respectively) following their suppression from the model. Δ_{deviance} and Δ_K are the changes in deviance and in the number of model parameters, respectively. The most influential effects are those that induce the largest change in AICc or QAICc. The overall effect of a factor includes its main effect plus the interactions containing it.

a)

Factor	Δ_{deviance}	Δ_K	Δ_{AICc}
Overall effect of PASTURE	409.99	69	256.35
Overall effect of DOG	117.16	29	49.24
Overall effect of CONFINEMENT	49.10	4	39.42
Interaction PASTURE $\times$ DOG	96.26	25	37.40
Interaction CONFINEMENT $\times$ DOG	17.90	2	13.04

b)

Factor	Δ_{deviance}	Δ_K	Δ_{QAICc}
Overall effect of PASTURE	361.67	64	204.35
Overall effect of YEAR and SITE	133.63	35	44.24
Overall effect of DOG	105.08	29	30.41
Interaction PASTURE $\times$ DOG	87.98	25	23.25
Overall effect of CONFINEMENT	28.95	4	18.29
Interaction CONFINEMENT $\times$ DOG	23.11	2	17.76

FIGURE LEGENDS

Figure 1 – Study area and estimated home ranges of resident packs in the Mercantour range of the Southern French Alps in 2001

Figure 2 – Predicted effect of the degree of confinement on summer attack rate (a) and kill rate (b) as a function of the number of guarding dogs, when at least 5 or 4 dogs, respectively, were present. Estimated percent attacks and kills are relative to the numbers predicted to occur in similar conditions except for herds ranging freely at night. Estimated effect of the degree of confinement in presence of less than 5 or 4 dogs, which seemed associated to strong increases in attack and kill rates, was not represented here.

Figure 3 – Main patterns of response of attack and kill rates to the number of dogs in the studied pastures. The graphs show the estimated proportions of successful attacks (a) and kills (b) predicted to occur as a function of the number of livestock guarding dogs for herds of groups I (39 % of pastures, n=26) and II (42 % of pastures, n=26) confined at night, relative to the numbers predicted in similar conditions except for the absence of dogs. Within each group, estimated effect of the number of dogs was averaged over pastures to show the general patterns of response of group I and II.

Figure 4 - Average predicted benefit of using livestock guarding dogs on pastures of group I (39 %, n = 26) and II (42 %, n = 26) as a function of the degree of herd confinement at night. Estimated percent attacks and kills are relative to the numbers predicted to occur in similar conditions except for the absence of dogs: (a) estimated % attacks on pastures of group I, (b) estimated % kills on pastures of group I, (c) estimated % attacks on pastures of group II, (d) estimated % kills on pastures of group II. Effect of livestock guarding dogs on herds of group II when the sheep were ranging freely, which seemed associated to strong increases in attack and kill rates, was not represented here.

FIGURES

Figure 1

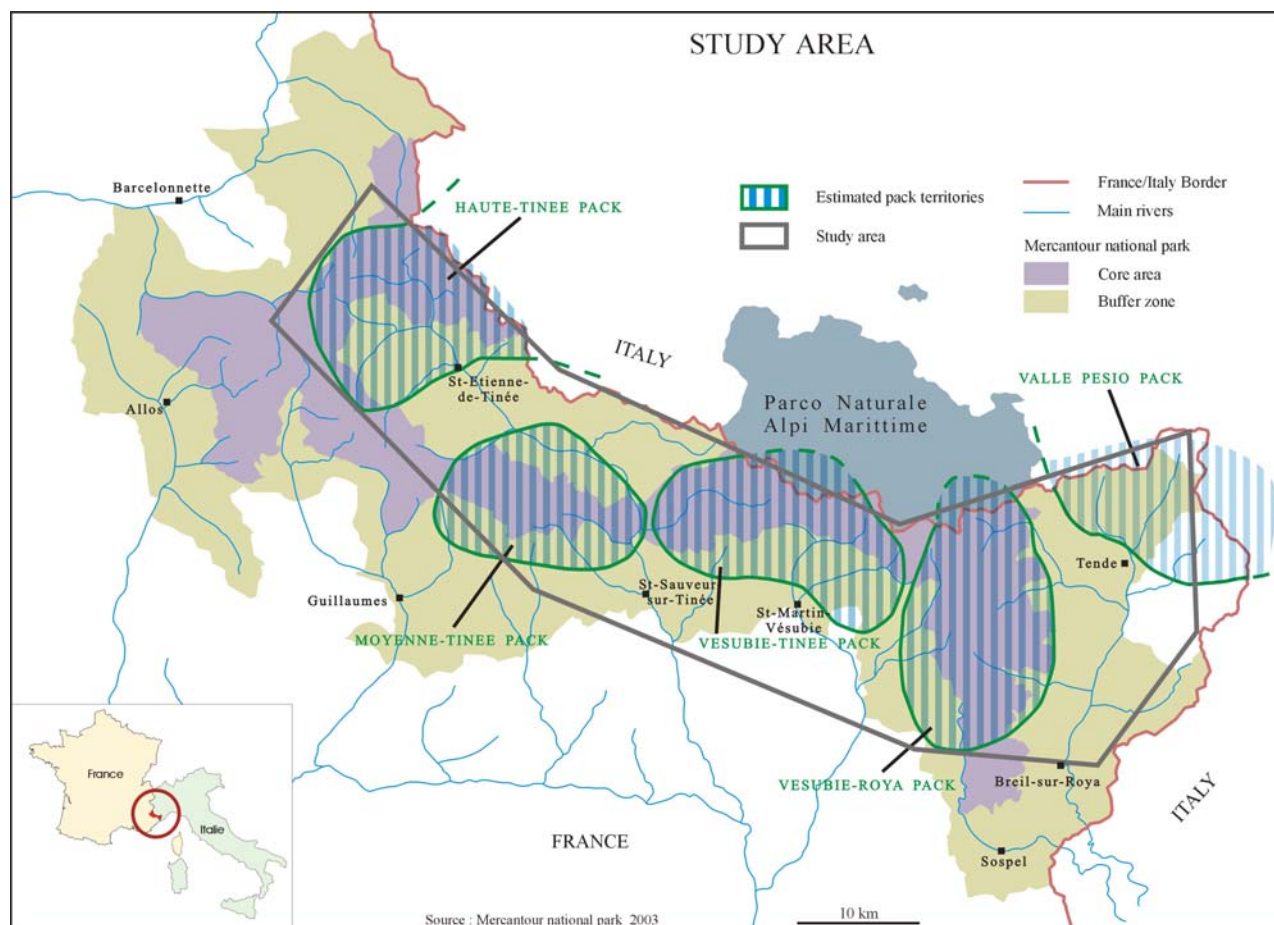


Figure 2

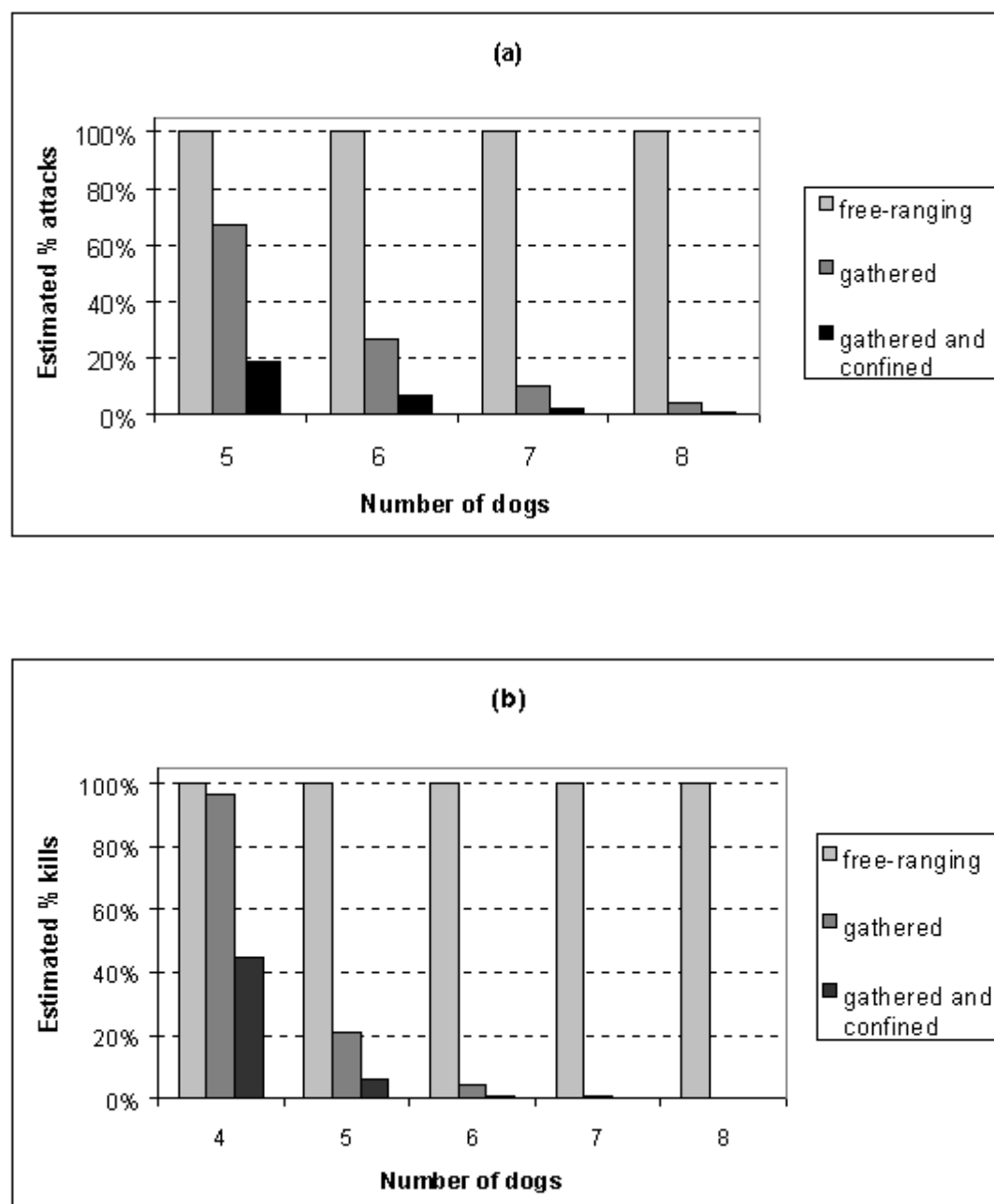


Figure 3

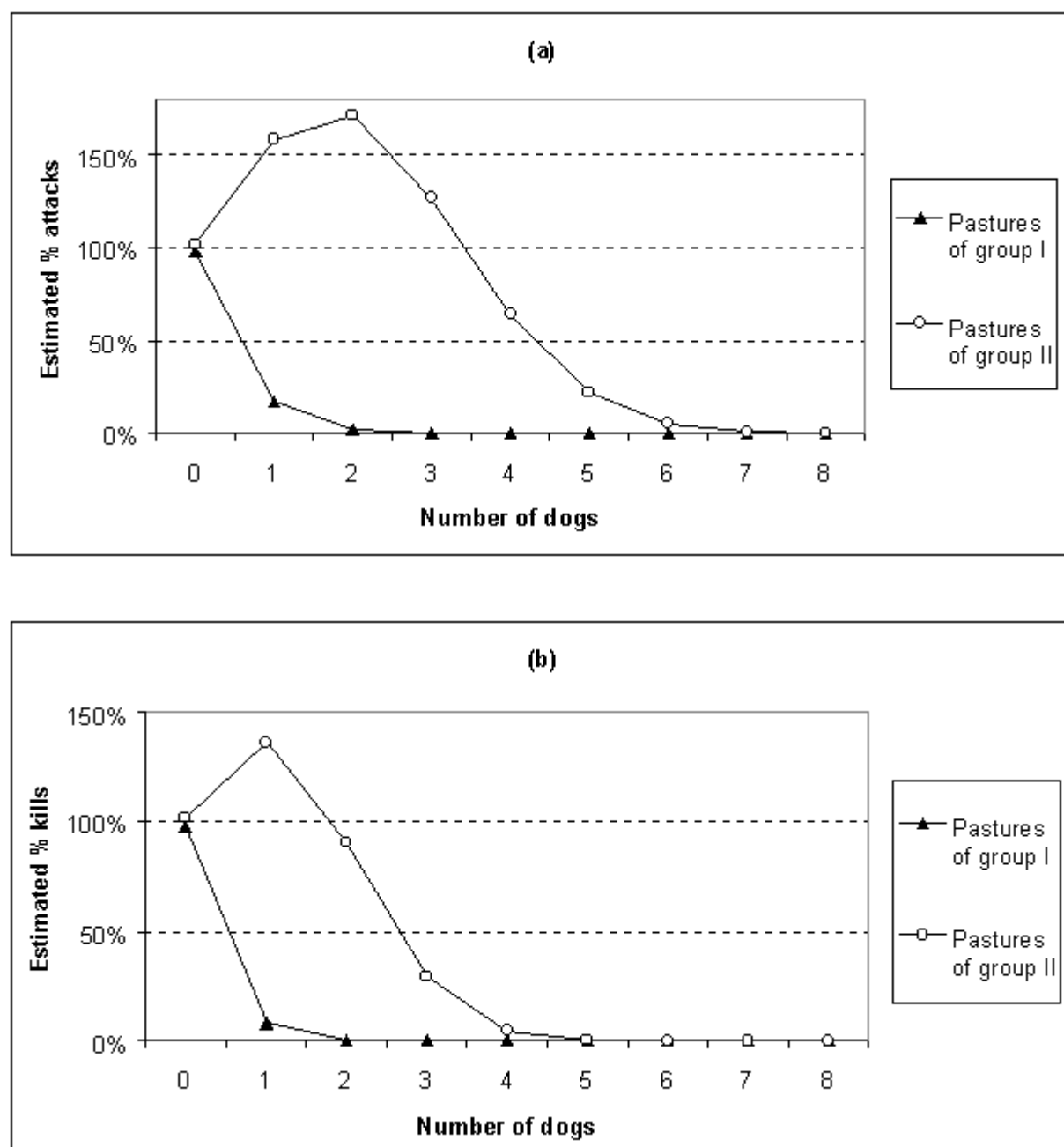
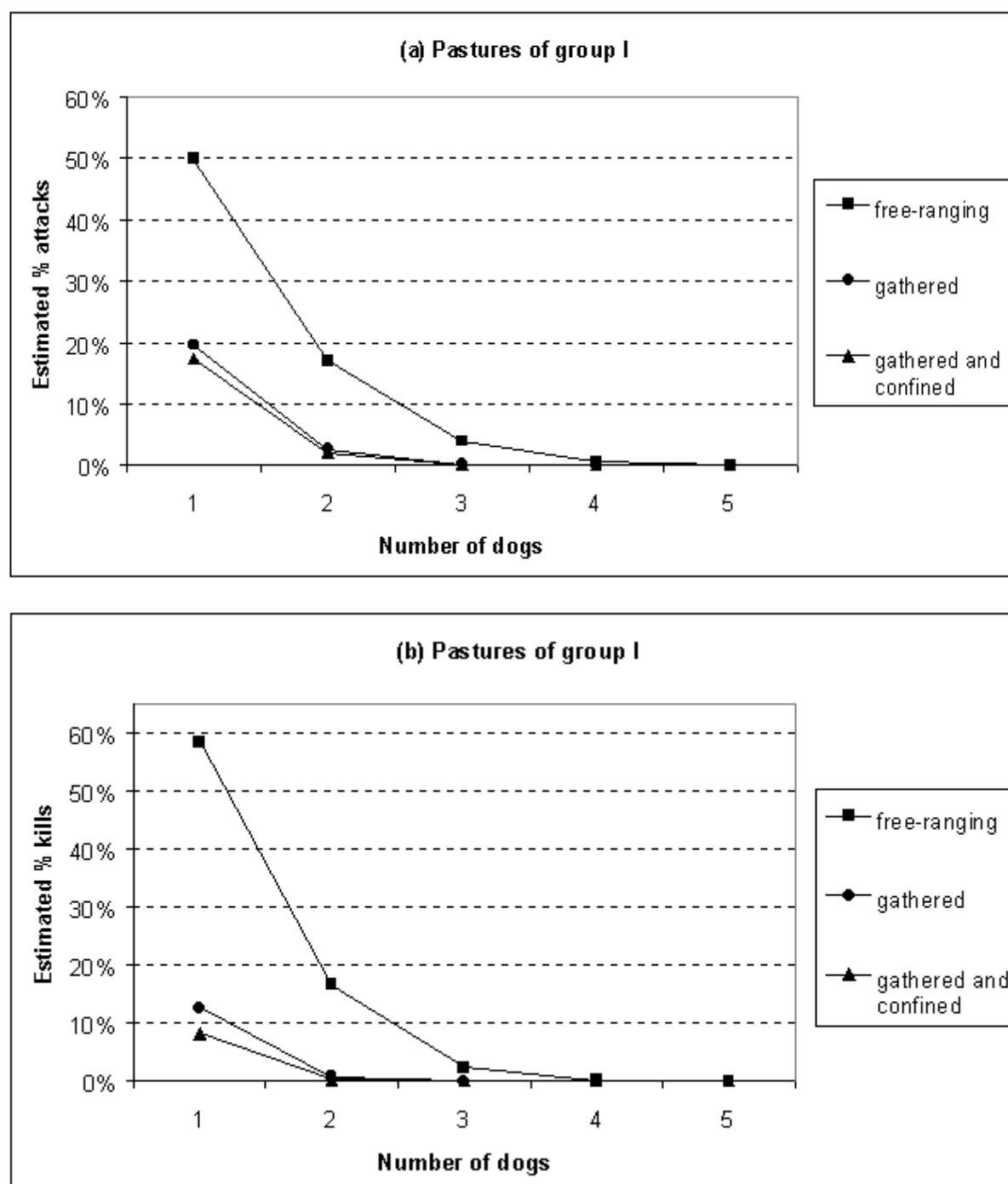
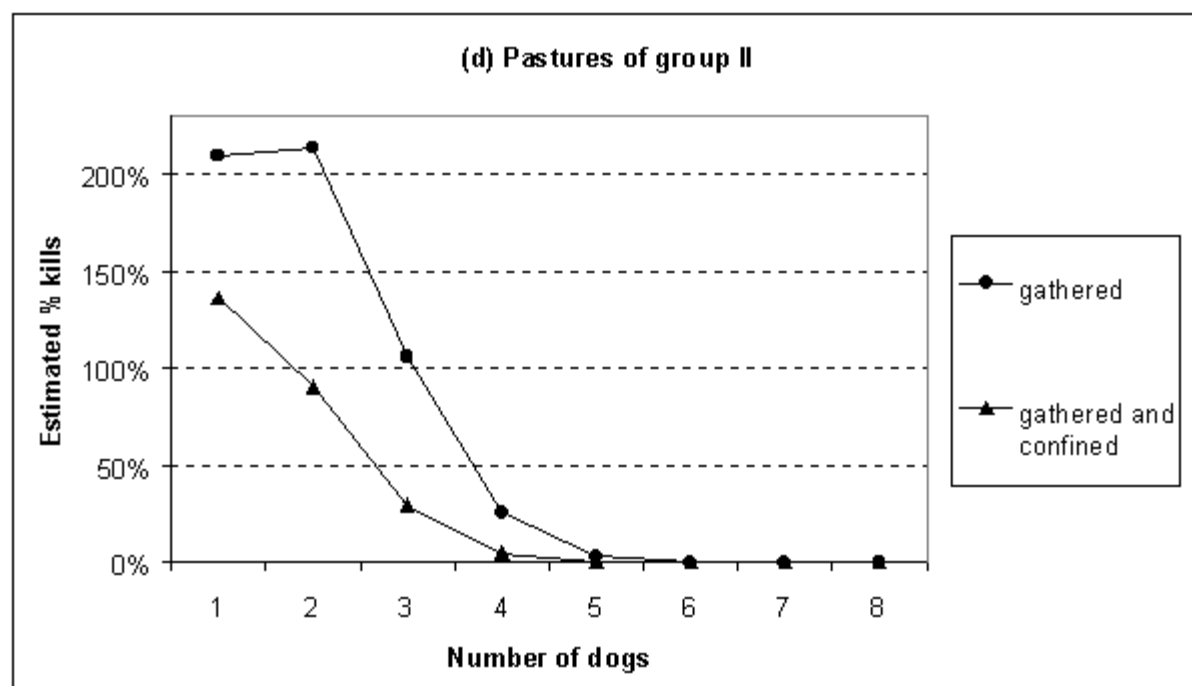
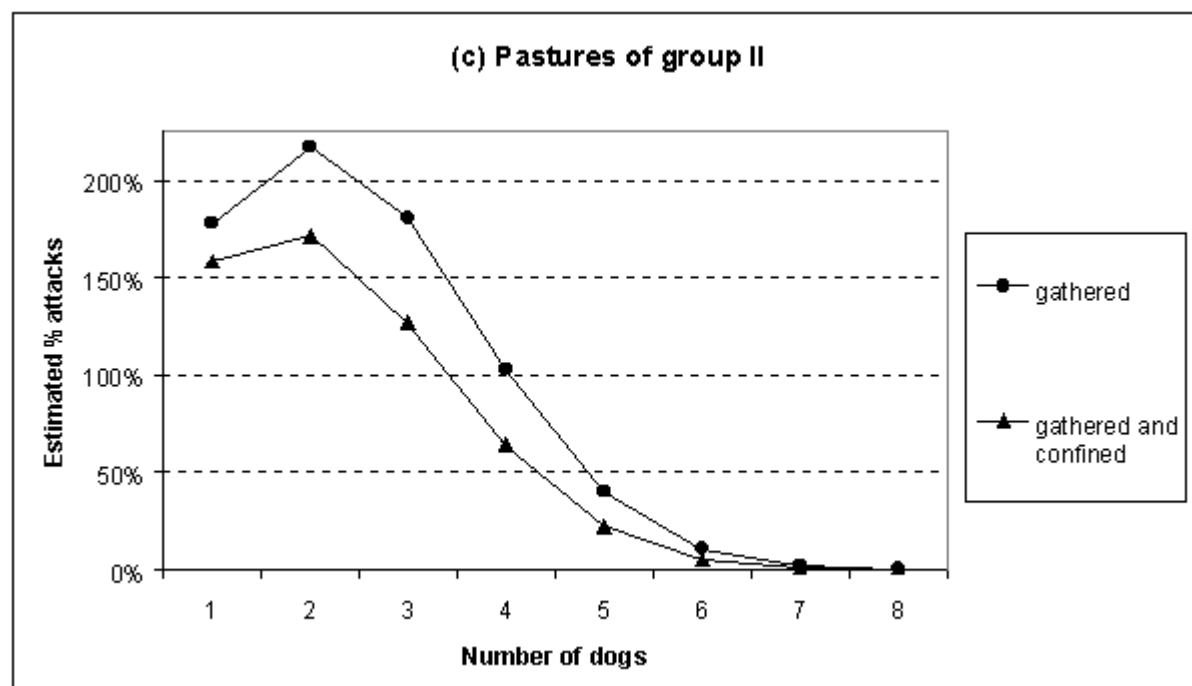


Figure 4





APPENDICES

Appendix 1 - Parameter estimates and associated standard errors in the preferred models of (a) attack rate and (b) kill rate. Estimates are relative to PASTURE(1), month JULY, year 1994, SITE (1), and degree of herd confinement FREE-RANGING. Interaction of the number of dogs with some of the pastures does not appear in the table because it could not be estimated, due to a lack of variation in the number of dogs during the study period on these pastures.

(a) Model of attack rate

Parameter	Estimate	Standard error			
INTERCEPT	-4.849	0.974	PASTURE(40)	-15.840	18.300
PASTURE(2)	-0.006	0.600	PASTURE(41)	-0.293	0.572
PASTURE(3)	-0.693	0.612	PASTURE(42)	2.897	1.201
PASTURE(4)	-8.595	19.890	PASTURE(43)	-10.900	2.910
PASTURE(5)	-1.079	2.162	PASTURE(44)	2.604	1.341
PASTURE(6)	-0.687	1.077	PASTURE(45)	2.738	1.349
PASTURE(7)	-0.850	0.682	DOG	0.973	0.407
PASTURE(8)	-8.595	19.890	DOG ²	-0.190	0.057
PASTURE(9)	-41.210	222.300	GATHERED	4.278	0.900
PASTURE(10)	-1.255	0.795	CONFINED	3.596	0.946
PASTURE(11)	-4.999	25.690	PASTURE(5) x DOG	0.650	1.298
PASTURE(12)	24.480	133.400	PASTURE(6) x DOG	-3.494	11.140
PASTURE(13)	2.199	1.382	PASTURE(9) x DOG	8.994	44.470
PASTURE(14)	1.254	0.468	PASTURE(12) x DOG	-7.430	44.460
PASTURE(15)	-1.381	1.077	PASTURE(13) x DOG	0.530	0.437
PASTURE(16)	-2.927	1.045	PASTURE(14) x DOG	0.062	0.489
PASTURE(17)	-2.085	1.077	PASTURE(15) x DOG	1.361	0.679
PASTURE(18)	1.418	1.032	PASTURE(16) x DOG	1.657	0.480
PASTURE(19)	-1.147	1.090	PASTURE(19) x DOG	0.470	0.832
PASTURE(20)	-9.277	22.230	PASTURE(20) x DOG	0.152	49.710
PASTURE(21)	-13.450	66.690	PASTURE(21) x DOG	4.324	22.240
PASTURE(22)	0.464	0.534	PASTURE(23) x DOG	1.297	1.178
PASTURE(23)	-3.817	3.497	PASTURE(26) x DOG	0.643	22.070
PASTURE(24)	-2.074	1.077	PASTURE(28) x DOG	-0.163	0.351
PASTURE(25)	-0.353	0.739	PASTURE(30) x DOG	0.650	1.197
PASTURE(26)	-8.962	29.400	PASTURE(31) x DOG	0.937	0.676
PASTURE(27)	4.546	1.009	PASTURE(33) x DOG	-1.146	0.517
PASTURE(28)	5.316	1.055	PASTURE(34) x DOG	-1.643	0.600
PASTURE(29)	-0.689	0.535	PASTURE(36) x DOG	-0.503	0.655
PASTURE(30)	-0.386	2.103	PASTURE(38) x DOG	-0.611	19.470
PASTURE(31)	-0.659	1.470	PASTURE(39) x DOG	0.668	0.577
PASTURE(32)	-8.595	19.890	PASTURE(40) x DOG	4.220	3.689
PASTURE(33)	3.996	1.129	PASTURE(42) x DOG	0.317	0.417
PASTURE(34)	4.531	1.066	PASTURE(43) x DOG	2.982	0.675
PASTURE(35)	3.591	1.033	PASTURE(44) x DOG	0.508	0.406
PASTURE(36)	3.591	1.394	GATHERED x DOG	-0.935	0.269
PASTURE(37)	-0.922	0.812	CONFINED x DOG	-1.053	0.269
PASTURE(38)	-5.035	21.470			
PASTURE(39)	-0.687	1.077			

(b) Model of kill rate

Parameter	Estimate	Standard error			
INTERCEPT	-8.440	2.448	PASTURE(38)	6.213	2.551
PASTURE(2)	1.777	0.972	PASTURE(39)	2.547	1.624
PASTURE(3)	-0.138	0.525	PASTURE(40)	-14.080	19.000
PASTURE(4)	-7.323	22.480	PASTURE(41)	-0.710	1.181
PASTURE(5)	-1.854	3.266	PASTURE(42)	5.660	2.745
PASTURE(6)	3.362	1.675	PASTURE(43)	-18.270	6.344
PASTURE(7)	-1.450	0.770	PASTURE(44)	-1.126	6.847
PASTURE(8)	-7.323	22.480	PASTURE(45)	4.420	4.479
PASTURE(9)	-32.910	269.900	1995	-7.796	53.950
PASTURE(10)	-1.125	0.713	1996	2.353	1.401
PASTURE(11)	-3.004	25.810	1997	3.971	1.204
PASTURE(12)	16.250	161.900	1998	1.651	1.278
PASTURE(13)	5.536	2.821	1999	0.447	1.601
PASTURE(14)	3.032	1.112	2000	1.914	1.242
PASTURE(15)	1.084	1.492	2001	1.111	0.746
PASTURE(16)	-3.117	2.194	DOG	2.196	1.377
PASTURE(17)	0.980	1.450	DOG ²	-0.360	0.136
PASTURE(18)	1.701	2.932	GATHERED	6.109	1.984
PASTURE(19)	-1.071	2.637	CONFINED	7.057	2.232
PASTURE(20)	-5.928	25.920	1995 x SITE(3)	7.649	53.950
PASTURE(21)	-8.839	80.930	1995 x SITE(4)	9.089	53.950
PASTURE(22)	1.738	0.975	1995 x SITE(5)	4.606	59.850
PASTURE(23)	-1.927	10.320	1996 x SITE(3)	-2.805	1.558
PASTURE(24)	1.806	1.201	1996 x SITE(4)	-0.905	1.245
PASTURE(25)	2.879	1.765	1996 x SITE(5)	2.032	3.888
PASTURE(26)	-6.402	36.710	1996 x SITE(6)	-9.786	36.350
PASTURE(27)	9.495	2.297	1997 x SITE(2)	-5.002	1.188
PASTURE(28)	11.350	2.479	1997 x SITE(3)	-6.369	1.903
PASTURE(29)	3.585	1.321	1997 x SITE(4)	-3.355	1.050
PASTURE(30)	3.330	3.435	1997 x SITE(5)	-2.310	2.121
PASTURE(31)	3.705	2.564	1997 x SITE(6)	-3.769	1.084
PASTURE(32)	-1.481	2.184	1998 x SITE(2)	-2.208	1.135
PASTURE(33)	11.360	2.772	1998 x SITE(3)	-4.315	1.847
PASTURE(34)	8.453	2.447	1998 x SITE(4)	-1.016	1.107
PASTURE(35)	7.345	2.388	1998 x SITE(5)	-1.508	1.923
PASTURE(36)	15.140	54.030	1998 x SITE(6)	-10.810	36.630
PASTURE(37)	0.486	1.136	1999 x SITE(2)	-0.211	1.468
			1999 x SITE(3)	-2.156	1.962

1999 x SITE(4)	0.008	1.465
1999 x SITE(5)	1.012	1.862
1999 x SITE(6)	-2.094	2.032
2000 x SITE(2)	-2.403	1.090
2000 x SITE(3)	-4.584	1.669
2000 x SITE(4)	-1.395	1.057
2000 x SITE(5)	-0.619	1.348
2000 x SITE(6)	-0.784	1.079
2001 x SITE(3)	-3.592	1.340
PASTURE(5) x DOG	0.354	2.199
PASTURE(6) x DOG	-4.952	12.840
PASTURE(9) x DOG	7.864	53.990
PASTURE(12) x DOG	-4.063	53.970
PASTURE(13) x DOG	0.012	1.038
PASTURE(14) x DOG	0.066	1.368
PASTURE(15) x DOG	0.883	1.436
PASTURE(16) x DOG	2.266	1.157
PASTURE(19) x DOG	1.793	1.866
PASTURE(20) x DOG	-1.846	59.860
PASTURE(21) x DOG	3.207	27.020
PASTURE(23) x DOG	1.070	3.540
PASTURE(26) x DOG	-0.310	28.470
PASTURE(28) x DOG	-1.243	1.059
PASTURE(30) x DOG	-1.194	2.230
PASTURE(31) x DOG	0.156	1.410
PASTURE(33) x DOG	-2.588	1.348
PASTURE(34) x DOG	-2.684	1.360
PASTURE(36) x DOG	-5.590	27.020
PASTURE(38) x DOG	-0.838	1.338
PASTURE(39) x DOG	0.226	1.322
PASTURE(40) x DOG	4.415	3.954
PASTURE(42) x DOG	0.135	1.179
PASTURE(43) x DOG	4.956	1.389
PASTURE(44) x DOG	1.699	0.742
GATHERED x DOG	-1.536	0.572
CONFINED x DOG	-1.965	0.601

Annexe 5

ANNEXE METHODOLOGIQUE :

Estimation du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) dans le Mercantour

Le régime alimentaire du loup est classiquement étudié par analyse de la composition de fèces récoltées dans la zone d'étude concernée (e.g. Meriggi et al. 1991, Poulle et al. 1997, 1998, Bertrand 2003). Poulle et al. (1997, 1998) ont déterminé les fréquences d'apparition des différentes espèces proies dans le régime alimentaire du loup du Mercantour en 1996-1998. Bertrand (2003) a ensuite utilisé les résultats d'analyse de composition des fèces réalisées par M.-L. Poulle et par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) pour estimer la contribution relative de chaque espèce proie à la biomasse totale consommée par la population de loups du Mercantour, au cours des périodes 1996-1998 et 1999-2001.

La validité de ces approches repose sur l'hypothèse d'une absence d'erreurs d'identification spécifique des fèces collectées, puisque l'inclusion éventuelle de fèces d'autres espèces peut biaiser l'estimation du régime alimentaire du loup. Dans le massif du Mercantour, la présence de nombreux chiens domestiques (*Canis familiaris*) associés aux troupeaux ovins dans la zone fréquentée par les loups rend peu plausible cette supposition, particulièrement en période d'estive.

Les travaux de typage génétique de fèces menés par P. Taberlet (Université de Grenoble) fournissent l'opportunité d'éliminer le biais probable dû aux erreurs d'identification spécifique dans l'estimation du régime alimentaire du loup du Mercantour. Nous avons utilisé les résultats de ces travaux, couplés aux résultats d'analyse de composition des fèces menées par M.-L. Poulle et par l'ONCFS, pour fournir une nouvelle estimation du régime alimentaire du loup du Mercantour entre 1997 et 2001, basée sur un échantillon de fèces dont l'identité spécifique a été validée.

METHODES

Echantillon de fèces considéré

De 1996 à 2001, 944 fèces visuellement attribuées au loup ont été collectées de façon opportuniste par le personnel du Parc national du Mercantour et les correspondants du Réseau Loup de l'ONCFS (voir Poulle et al. 1997 pour des détails de la méthode de collecte). Parmi elles, 440 fèces ont été identifiées spécifiquement par typage génétique (P. Taberlet, données non publiées). Les fèces attribuées au loup représentaient de 70% à 94% des fèces typées selon la période et la saison (Tableau 1).

Estimation de la composition du régime alimentaire du loup

Les proportions relatives des différentes espèces proies dans chaque fèces ont été estimées visuellement par M.L. Poulle et par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, suivant la procédure de laboratoire décrite par Ciucci et al. (1996), qui repose sur la détermination spécifique des poils des proies. La biomasse ingérée correspondant à une fèces a été estimée en utilisant, pour chaque espèce proie, la régression linéaire de Weaver (1993) : $y = 0.439 + 0.008x$, où x est la masse corporelle moyenne de l'espèce proie considérée, et y est la biomasse ingérée de cette espèce que représente chaque fèces. Nous avons préféré le modèle de Weaver (1993) à celui de Floyd et al. (1978) car le premier a utilisé des grands cervidés pour construire son modèle, proies que l'on rencontre dans le Mercantour. Nous avons utilisé les masses corporelles moyennes pondérées selon les structures d'âge et de sexe des populations fournies par Ciucci et al. (1996) pour les différentes espèces proies. Pour les espèces rencontrées dans le Mercantour mais non mentionnées par Ciucci et al. (1996), nous avons utilisé les estimations de Bertrand (2003). Nous avons aussi utilisé les résultats de Bertrand (2003) pour les masses corporelles ajustées des ongulés sauvages et domestiques non identifiés, calculées comme suggéré par Ciucci et al. (1996) en supposant que les proportions relatives de chaque espèce dans les échantillons identifiés et non identifiés étaient les mêmes. Lorsqu'une fèces contenait les poils de plusieurs espèces proies, nous avons évalué le nombre d'équivalents-fèces correspondant à chacune d'entre elles en fonction des proportions relatives de poils appartenant à chaque espèce. Nous avons appliqué le modèle de Weaver (1993) au nombre d'équivalents-fèces pour chaque espèce. Poulle et al. (1997) ayant montré que les fréquences d'apparition des espèces proies dans le régime alimentaire du loup

variaient saisonnièrement dans le Mercantour, nous avons analysé séparément les fèces collectées en hiver (novembre-avril) et en été (mai-octobre). En raison de différences méthodologiques d'échantillonnage (tri visuel des fèces collectées en 1997-98 par la biologiste M.L. Poulle avant analyse, vs. analyse de l'ensemble des fèces collectées en 1999-2001) nous avons analysé séparément les fèces des périodes 1997-1998 et 1999-2001. Toutes les analyses réalisées dans ce travail ont été basées sur des données de composition des fèces fournies par l'ONCFS.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les données fournies par P. Taberlet ont permis de montrer que, dans le Mercantour, le taux d'erreur d'identification spécifique des fèces de loup était plus élevé en été qu'en hiver (16% vs. 6% en 1997-98, et 30% vs. 16% en 1999-01) (Tableau 1). Ils ont par ailleurs montré que la proportion de fèces de chien domestique parmi les fèces collectées était plus élevée en été qu'en hiver (7% vs. 2% en 1997-98, et 24% vs. 11% en 1999-01), une observation en accord avec l'hypothèse d'une augmentation du risque d'erreur en été avec l'augmentation de la densité de chiens domestiques associés aux troupeaux ovins dans la zone fréquentée par les loups (Tableau 1).

Les données fournies par P. Taberlet ont en outre permis de mettre en évidence que la proportion de fèces correctement identifiées était plus élevée en 1997-98 qu'en 1999-01 (84% vs. 70% en été, et 94% vs. 84% en hiver), suggérant que le tri des fèces collectées réalisé par M.-L. Poulle pendant la première période a permis de réduire de façon importante le taux d'erreur d'identification (Tableau 1). Néanmoins, les taux importants d'erreur d'identification spécifique pour les deux périodes suggèrent qu'il est important de procéder à une validation génétique des fèces collectées pour estimer le régime alimentaire des loups dans le Mercantour.

Les valeurs des contributions estimées des différentes espèces d'ongulés aux régimes alimentaires annuel et saisonnier du loup dans le Mercantour en 1997-2001 sont présentées dans les tableaux 2 et 3, respectivement. Les contributions relatives des ongulés domestiques et du chamois (*Rupicapra rupicapra*) au régime alimentaire estival du loup ont semblé fortement décroître entre l'été 1997 et l'été 2001 (Figure 1a). Inversement, les contributions relatives du cerf (*Cervus elaphus*) et du bouquetin (*Capra ibex*) en été ont eu tendance à

augmenter au cours de la même période (Figure 1a). Entre les étés 1997 et 2001, les loups ont donc semblé passer d'un régime alimentaire estival composé essentiellement d'ongulés domestiques et de chamois à un régime plus diversifié. En revanche, les contributions relatives des principales espèces proies au régime alimentaire hivernal du loup n'ont pas semblé suivre de tendances significatives entre les hivers 1997-98 et 2000-01 (Figure 1b). Ces résultats saisonniers, basés pour l'instant sur des tailles d'échantillon relativement faibles (Tableau 3, colonne 2), pourraient être validés par le typage génétique d'un plus grand nombre de fèces pour chaque saison.

Devant le nombre relativement faible de fèces typées génétiquement, nous avons choisi dans le présent travail d'étudier le régime alimentaire du loup uniquement à l'échelle de la population. Cependant, Poulle et al. (1998) ont mis en évidence une variation du régime alimentaire entre meutes de loups dans le Mercantour. Par conséquent, afin que le régime alimentaire estimé soit représentatif de la population, le ratio nombre de fèces analysées/effectif de meute devrait idéalement être le même pour chaque meute. La représentativité des résultats de la présente analyse pourrait être vérifiée à l'avenir si l'approche génétique permet d'identifier la meute d'origine de chaque fèces.

REFERENCES CITEES

- Bertrand, A., 2003. Etude du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) du Parc National du Mercantour et de leur impact potentiel sur les populations d'ongulés sauvages. Mémoire de D.E.A., Université Louis Pasteur – Strasbourg.
- Ciucci, P., L. Boitani, E. Raganella-Pelliccioni, M. Rocco and I. Guy, 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf. *Wildlife Biology* 2: 267-278.
- Floyd, T.J., L.D. Mech and P.A. Jordan, 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. *Journal of Wildlife Management* 42(3): 528-532.
- Meriggi, A., P. Rosa, A. Brangi and C. Matteucci, 1991. Habitat use and diet of the wolf in Northern Italy. *Acta Theriologica* 36 (1-2) : 141-151.
- Poulle, M.-L., Carles, L. and Lequette, B., 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 52:357-368.
- Poulle, M.-L., Houard, T. and Lequette, B., 1998. Prédation exercée par le loup sur le mouflon et le chamois dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 15 (Hors série Tome 1).
- Weaver, J.L., 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *Journal of Wildlife Management* 57(3): 534-538.

TABLEAUX

Tableau 1 – Nombre de fèces collectées et résultats du typage par période et par saison (données P. Taberlet).

Période	Saison	Fèces collectées	Fèces typées						
			<i>Canis lupus</i>		<i>Canis familiaris</i>		<i>Vulpes vulpes</i>		Total
			n	%	<i>n</i>	%	n	%	
1997-98	Eté	295	103	84	8	7	11	9	122
	Hiver	305	96	94	2	2	4	4	102
1999-01	Eté	170	73	70	25	24	7	7	105
	Hiver	174	93	84	12	11	6	5	111

Tableau 2 – Contributions relatives estimées des ongulés au régime alimentaire du loup dans le massif du Mercantour de 1997 à 2001. La contribution relative d'une espèce proie représente la proportion de cette espèce dans la biomasse totale de proie consommée par la population de loups. Les contributions ont été estimées à partir des données de typage génétique de P. Taberlet, et des résultats d'analyses de composition des fèces de M.-L. Poulle et de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

Année	Nombre de fèces	Mouflon	Chamois	Chevreuil	Cerf	Sanglier	Bouquetin	Ongulés sauvages non identifiés	Mouton et chèvre domestiques
1997	51	0.234	0.354	0.018	0.000	0.054	0.026	0.020	0.258
1998	136	0.082	0.331	0.003	0.129	0.000	0.196	0.007	0.243
1999	52	0.144	0.207	0.098	0.108	0.022	0.189	0.000	0.177
2000	62	0.103	0.233	0.013	0.141	0.000	0.258	0.074	0.146
2001	52	0.051	0.191	0.045	0.162	0.000	0.217	0.090	0.232

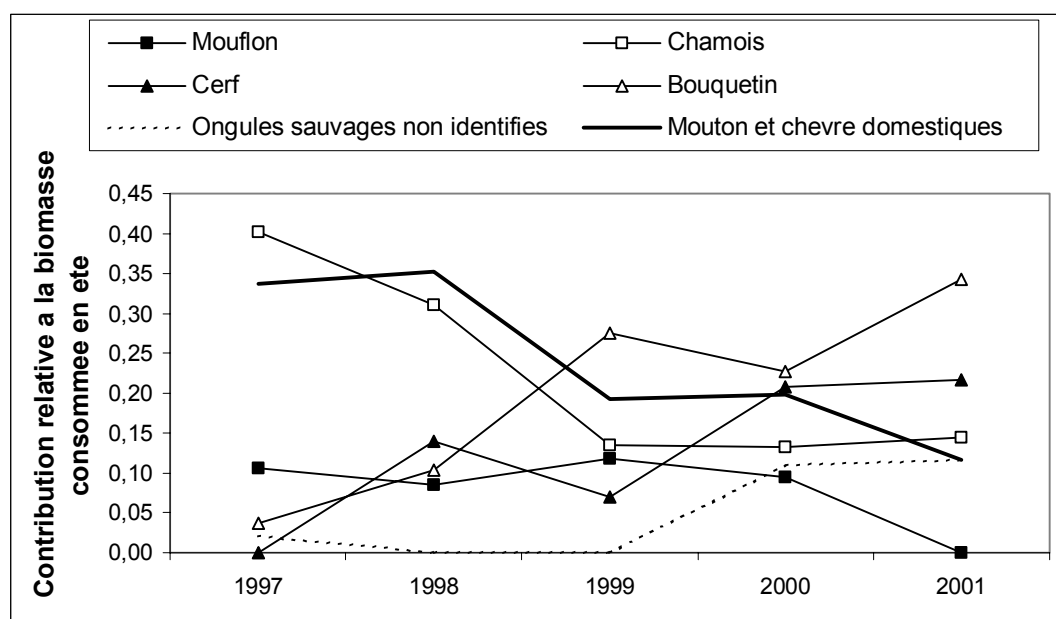
Tableau 3 – Contributions relatives estimées des ongulés au régime alimentaire du loup dans le massif du Mercantour en été et en hiver pour la période 1997-2001. La contribution relative d'une espèce proie représente la proportion de cette espèce dans la biomasse totale de proie consommée par la population de loups. Les contributions ont été estimées à partir des données de typage génétique de P. Taberlet, et des résultats d'analyses de composition des fèces de M.-L. Poulle et de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

Saison		Nombre de fèces	Mouflon	Chamois	Chevreuil	Cerf	Sanglier	Bouquetin	Ongulés sauvages non identifiés	Mouton et chèvre domestiques
Été	1997	35	0.106	0.402	0.026	0.000	0.010	0.037	0.029	0.337
	1998	63	0.089	0.310	0.000	0.139	0.000	0.097	0.000	0.352
	1999	27	0.121	0.133	0.127	0.070	0.000	0.275	0.000	0.193
	2000	24	0.095	0.132	0.031	0.208	0.000	0.227	0.107	0.198
	2001	22	0.000	0.144	0.034	0.217	0.000	0.343	0.115	0.117
Hiver	1997-98	52	0.091	0.292	0.008	0.134	0.000	0.304	0.000	0.164
	1998-99	32	0.025	0.503	0.000	0.165	0.033	0.180	0.028	0.066
	1999-00	49	0.157	0.242	0.035	0.077	0.000	0.224	0.041	0.171
	2000-01	22	0.072	0.267	0.072	0.158	0.000	0.208	0.041	0.181

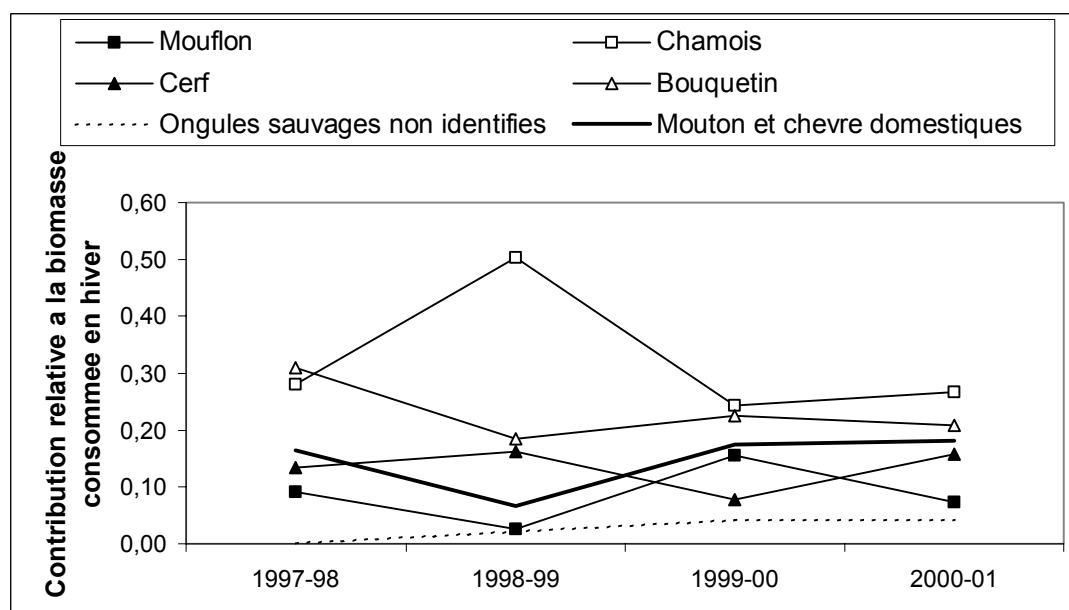
FIGURES

Figure 1 – Contributions relatives estimées des principales espèces proies au régime alimentaire du loup dans le massif du Mercantour en été (a) et en hiver (b) pour la période 1997-2001. La contribution relative d'une espèce proie représente la proportion de cette espèce dans la biomasse totale de proie consommée par la population de loups. Les contributions ont été estimées à partir de fèces typées génétiquement par P. Taberlet, et des résultats d'analyses de composition des fèces réalisées par M.-L. Poulle et par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

(a)



(b)



Impact du loup sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour

Depuis la recolonisation du massif du Mercantour par le loup (*Canis lupus*) au début des années 1990, l'impact du prédateur sur les ongulés domestiques et sauvages est à l'origine de violentes controverses. L'objectif de ce travail était de quantifier l'efficacité des mesures de prévention des dommages aux troupeaux domestiques, et de synthétiser les informations disponibles pour fournir une première base objective d'évaluation de l'impact du loup sur les principales populations de proies sauvages. Nous avons développé un modèle énergétique pour estimer le nombre de proies tuées par le loup de 1993 à 2001, et intégré ces estimations à des modèles structurés en âge des populations de mouflons (*Ovis gmelini*) et de chamois (*Rupicapra rupicapra*) pour évaluer l'impact de la prédation. Puisque les défenses et comportements anti-prédateurs peuvent influencer la prédation, nous avons étudié l'évolution du comportement de vigilance du chamois et du mouflon suite au retour du loup.

Nous montrons que le modèle énergétique constitue une alternative à la mesure directe des taux de prédation. La prédation et les prélèvements cynégétiques combinés ont probablement excédé la capacité d'accroissement de la population de mouflon en 1994-2001, expliquant son déclin observé. Les prélèvements conjoints du loup et des chasseurs sont en revanche restés inférieurs à la capacité d'accroissement de la population de chamois. Suite au retour du loup, les chamois et les mouflons sont devenus plus vigilants, et la proportion de troupeaux domestiques bénéficiant de mesures de protection s'est accrue. L'utilisation conjointe de chiens de protection et d'un parcage ou regroupement nocturne des troupeaux a été très efficace pour la majorité des troupeaux. Nous discutons les variations des taux estimés de prédation entre 1993 et 2001 à la lumière de ces changements de vulnérabilité des proies. Les modèles développés sont directement applicables à d'autres zones d'études dans lesquelles une évaluation de l'impact du loup sur des populations d'ongulés est nécessaire. Du fait de leur structure générale, ils pourraient aussi être adaptés à des systèmes prédateur-proies impliquant d'autres espèces de grands carnivores.

Impact of wolves on wild and domestic ungulates in the Mercantour Mountains

Since wolves (*Canis lupus*) recolonized the Mercantour Mountains (France) in the early 1990's, the impact of predation on both wild and domestic ungulates has been very controversial. The objective of this work was to assess the efficiency of preventive sheep husbandry methods, and to provide a first assessment of wolf predation impact on wild prey populations. We developed a wolf energy-consumption model to estimate the annual number of wolf-killed ungulates from 1993 to 2001, and integrated these estimates to age-structured models of mouflon (*Ovis gmelini*) and chamois (*Rupicapra rupicapra*) populations. Since predation rates may be affected by antipredatory defenses of prey, we studied the changes in mouflon and chamois vigilance behaviour following wolf recolonization.

We show that the wolf energy-consumption model provides a valid alternative to the direct measurement of prey killing rates. Predation and harvest rates together probably exceeded the potential rate of increase of the mouflon population in 1994-2001, explaining its observed decline. The rate of chamois uptake by wolves and hunters always lied below the potential rate of increase of the chamois population. Following wolf recolonization, mouflons and chamois became more vigilant, and an increasing proportion of farmers implemented sheep protection measures. The joint use of livestock guarding dogs and sheep gathering at night was showed to be a very efficient way of preventing wolf attacks for the majority of herds. We discuss the variation of estimated predation rates between 1993 and 2001 in the light of these changes in prey vulnerability. Models developed in this work would be directly applicable to other study areas where a first broad assessment of wolf impact on wild ungulate populations is needed. Because of their general structure, our models may also be easily modified to be applied to other poorly-known large predator-prey systems.

DISCIPLINE : Biologie des Populations et Ecologie

MOTS-CLES : Loup, *Canis lupus*, prédation, chasse, sélectivité, impact, modèle énergétique, matrice de Leslie, dynamique de population, ongulés sauvages, chamois, *Rupicapra rupicapra*, mouflon, *Ovis gmelini*, mouton, chiens de protection, vigilance

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :
CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France