



Actualisation des territoires de meutes dans le Parc national du Mercantour



Parc national du Mercantour

23 rue d'Italie
CS 51316
06006 Nice Cedex 1

**Léa LAUDIC
Rachel BERZINS**

REMERCIEMENTS

Le Parc national du Mercantour remercie tous les membres du Réseau Loup-Lynx, et notamment les agents du Parc du Mercantour qui ont assuré les suivis hivernaux et collecté les indices biologiques de présence du loup, permettant d'améliorer nos connaissances de l'espèce.

Ce travail résulte de l'analyse d'indices biologiques réalisée par l'OFB, ainsi que celles réalisées par le PNM grâce au financement du LIFE WolfAlps EU et de la DREAL Auvergne Rhône-Alpes, qui a largement contribué à accroître notre pool d'échantillons dans le Mercantour.

PREAMBULE

Un suivi intensif de la population de loup à l'échelle du PNM a été mis en place entre 2020 et 2023 grâce aux financements du Plan National d'Actions sur le loup et les activités d'élevage 2018-2023, et du programme LIFE WolfAlps EU (2019-2024) qui visent à concilier la présence du loup et les activités humaines. Ils ont permis d'analyser en laboratoire des échantillons supplémentaires à ceux qui peuvent être annuellement assurés par l'OFB à l'échelle nationale. Cette collecte exceptionnelle résulte de la volonté du Parc national du Mercantour d'améliorer ses connaissances sur l'espèce et de celle de l'État d'avoir un suivi précis des effectifs de loups présents sur le territoire national.

Au total, 1431 indices biologiques ont été collectés à l'échelle du Parc entre 2020 et 2023 et 80 correspondants ont participé à ces collectes, représentés à 50% par les agents du PNM. En termes de coût humain et financier, cette collecte exceptionnelle a représenté un coût de 560 000€ (167 000€ pour l'analyse des indices en laboratoire, 560 000€ pour 500j agent terrain et 90000€ mois chargée de mission pour l'analyse des données).

Citation : LAUDIC L. & BERZINS R., (2024). « Actualisation des territoires de meutes dans le Parc national du Mercantour ».

SOMMAIRE

Remerciements

A) Contexte de l'étude	1
B) Suivi loup et collecte d'indices biologiques	2
C) Focus sur les dernières années du suivi 2017-2023	7
D) Méthode d'estimation des territoires et des meutes	9
1. Les territoires	10
2. Les meutes	12
E) Résultats basés sur les estimations de territoires	14
F) Résultats basés sur les estimations de meutes	15
G) Zoom sur chaque territoire et meute(s) associée(s)	17
1. Territoire et meutes de la Condamine	17-19
2. Territoire et meutes des 3 évêchés	20-22
3. Territoire du Col de la Cayolle	23-24
4. Territoire et meutes d'Allos	25-28
5. Territoire et meute de l'Aspre	29-31
6. Territoire et meute du Mounier	32-33
7. Territoire et couple de St-Dalmas-le-Selvage	34-35
8. Territoire et meutes d'Auron	36-39
9. Territoire et meute de la Moyenne-Tinée	40-42
10. Territoire et meutes de Mollières	43-46
11. Territoire et meutes de la Madone de Fenestre	47-49
12. Territoire de Fromagine	50-51
13. Territoire et meute des Mesches	52-54
14. Territoire et meute de la Servia	55-56
15. Territoire et meutes du Caïros	57-59
16. Territoire et meute de la Bendola	60-62
H) Les territoires du Parc national du Mercantour et les meute(s) associée(s)	64
I) Discussion et perspectives	65

Bibliographie

Annexes

A) Contexte de l'étude

Le Parc national du Mercantour a été créé en 1979. Constitué pour partie d'anciennes réserves de chasse, le territoire du Parc a bénéficié, dès les années 1950, de programmes de réintroduction et de renforcement de grands ongulés (cerfs, bouquetins, mouflons). Associés à une multitude d'autres facteurs (déprise agricole, surface forestière, relief, quiétude...), les conditions ont été réunies pour favoriser le retour naturel du loup depuis l'Italie en 1992. Par ailleurs, la zone cœur du Parc offre un espace exempt de chasse qui permet à la faune sauvage, et en particulier aux grands ongulés, proies du loup, d'atteindre des densités importantes. Cette espèce sociale vit en meute, structurée autour d'un couple reproducteur et ses descendants. Au printemps et à l'automne, quand l'accès à la reproduction ou aux ressources alimentaires créent de fortes tensions dans la meute, certains individus dispersent pour coloniser de nouveaux territoires (Landry, 2017 ; Mathieu, 2020). Il en résulte une forte dynamique au sein des meutes dont le nombre d'individus fluctue au cours d'une même année, avec des naissances et des dispersions, eux-mêmes en lien avec les pressions internes et externes à la meute (accès à la reproduction, aux ressources, tirs de prélèvements, mortalité naturelle élevée au cours de la première année...). Le loup est une espèce opportuniste qui s'adapte à tout type de milieu offrant suffisamment de ressources alimentaires et d'espace répondant à ses besoins (Fuller *et al.*, 2023 ; Landry, 2017 ; Mathieu, 2020). Aujourd'hui bien présent dans le quart Sud-Est de la France, l'espèce poursuit progressivement son expansion (Louvrier *et al.* 2018 ; Roda *et al.*, 2023).

Dans les Alpes, on estime la taille du territoire de meute autour de 150 km² (Mathieu, 2019), mais certains territoires peuvent avoir une surface plus petite que la moyenne quand la densité de proies est élevée (Sells *et al.*, 2021). Une récente étude sur l'utilisation du territoire de meute dans le PNM a d'ailleurs révélé la présence de trois groupes de loups (couple ou meute) sur un site d'étude de 270 km² entre les vallées de la Roya et de la Vésubie (Laudic *et al.*, 2023).

Malgré sa présence importante sur nos territoires, le loup est une espèce discrète, difficile à observer (Ausband *et al.*, 2014). Le suivi de sa population en France est animé par l'OFB dans le cadre du réseau Loup-Lynx et repose sur la collecte de ses indices de présence : traces, fèces, dépouilles, observations par pièges-photographiques. Leur analyse permet d'estimer l'effectif national et de suivre sa progression sur le territoire (Duchamp *et al.*, 2012).

En tant que membre du Réseau Loup-Lynx, les agents du Parc national du Mercantour participent activement à la collecte d'indices. Ce suivi a lieu majoritairement pendant la saison hivernale quand la couverture neigeuse est la plus fréquente, entre octobre et mars, facilitant la recherche d'indices. Cette collecte est associée à l'analyse génétique des échantillons biologiques qui permet d'identifier chaque individu de manière unique grâce à son génotype (Duchamp *et al.*, 2012).

Dans un premier temps, nous présenterons les principaux résultats issus de la collecte des indices biologiques réalisée dans le cadre du suivi de l'espèce, avec un zoom sur chaque vallée. Nous nous intéresserons ensuite à la délimitation des territoires de loup et à la dynamique d'apparition et de disparition des meutes qui s'y sont successivement établies au fil du temps. Enfin, nous analyserons l'évolution de chaque meute grâce à la compilation des données génétiques, des données issues des pièges-photos, des traces et de la connaissance des agents travaillant dans le PNM. L'analyse du rythme d'activité journalier du loup est présentée en Annexe 5 à titre informatif.

B) Suivi loup et collecte d'indices biologiques

Au PNM, les premières analyses d'indices de présence du loup ont été réalisées sur des dépouilles en 1995 et 1999 puis sur une fèces en 2004. Au total, **2421 indices biologiques ont été collectés** à l'échelle du Parc en près de 30 ans (1995-2023). 172 correspondants ont participé à ces collectes, représentés à 78 % par les agents du PNM, 11 % par l'OFB, 7 % par des particuliers et 4 % par d'autres organismes. Ces indices ont ensuite été triés et sélectionnés pour atteindre **1594 indices analysés en laboratoire**, incluant des échantillons de fèces, d'urine, de sang et de dépouilles (Fig. 1). La grande majorité des indices biologiques est représentée par les fèces à 92%, on retrouve ensuite les dépouilles à hauteur de 7% et dans une moindre mesure les échantillons d'urine et de sang (1%). **Grâce aux efforts déployés sur 3 ans, le nombre d'indices analysés a été multiplié par trente depuis 2017 avec un pic entre 2021 et 2023, correspondant aux programmes financés.**

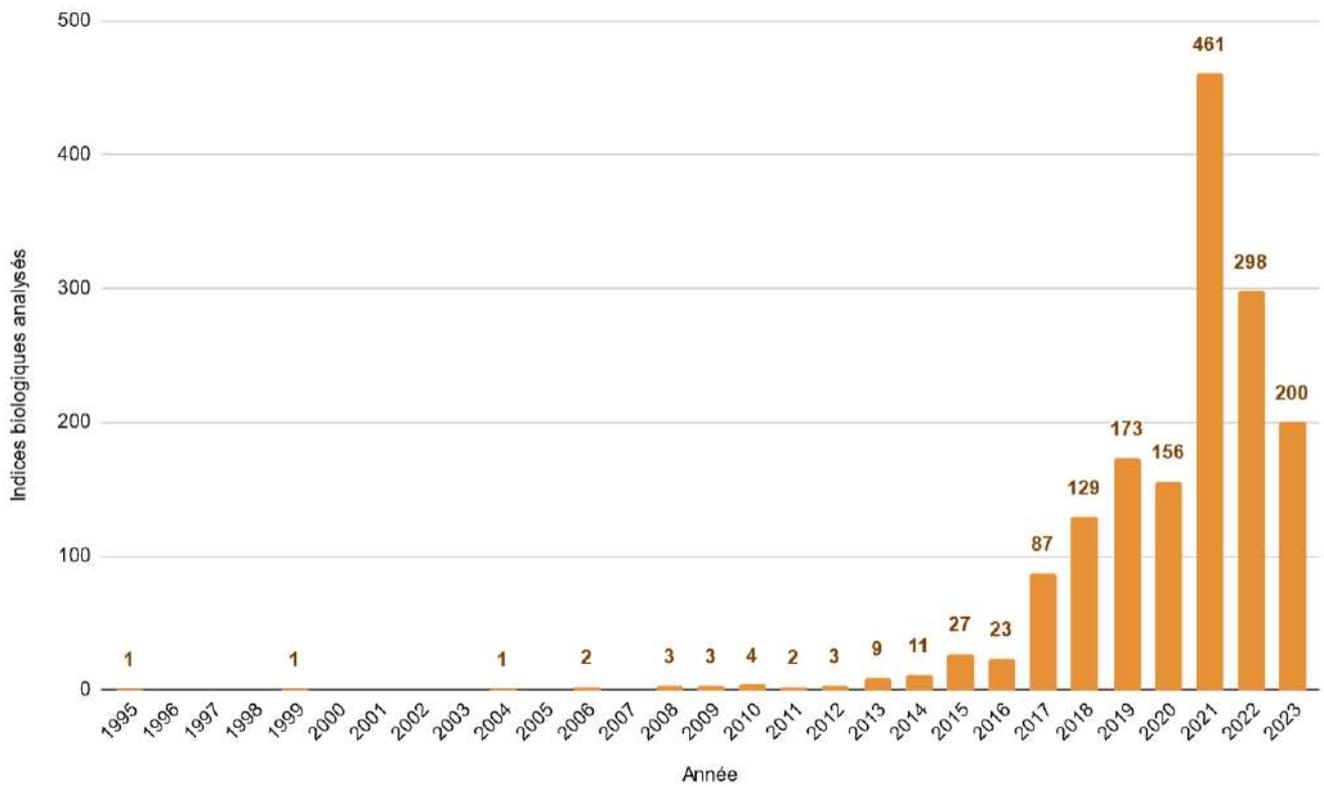


Figure 1: Répartition annuelle des 1594 indices biologiques analysés



Figure 2: Photos de la collecte de fèces et de manipulations en laboratoire.

A l'issue des analyses réalisées par le laboratoire Antagène, tous les indices ne se sont pas avérés exploitables. Certains indices biologiques dits « non exploitables » peuvent être contaminés, avoir un indice de qualité insuffisant ($IQ < 0,5$) ou ne pas provenir d'un loup. L'état de fraîcheur des échantillons au moment de leur collecte influence leur indice de qualité en laboratoire. Ainsi, une fèces fraîche a plus de chance de présenter un indice de qualité élevé ($IQ > 0,5$), permettant l'extraction d'un génotype fiable.

Ainsi, sur les 1594 indices analysés, 1002 soit **63 % sont exploitables et appartiennent au loup**. Lorsque ces indices exploités indiquent leur appartenance à l'espèce loup, un génotype est associé à chaque indice biologique permettant de différencier les individus entre eux (Fig. 2).

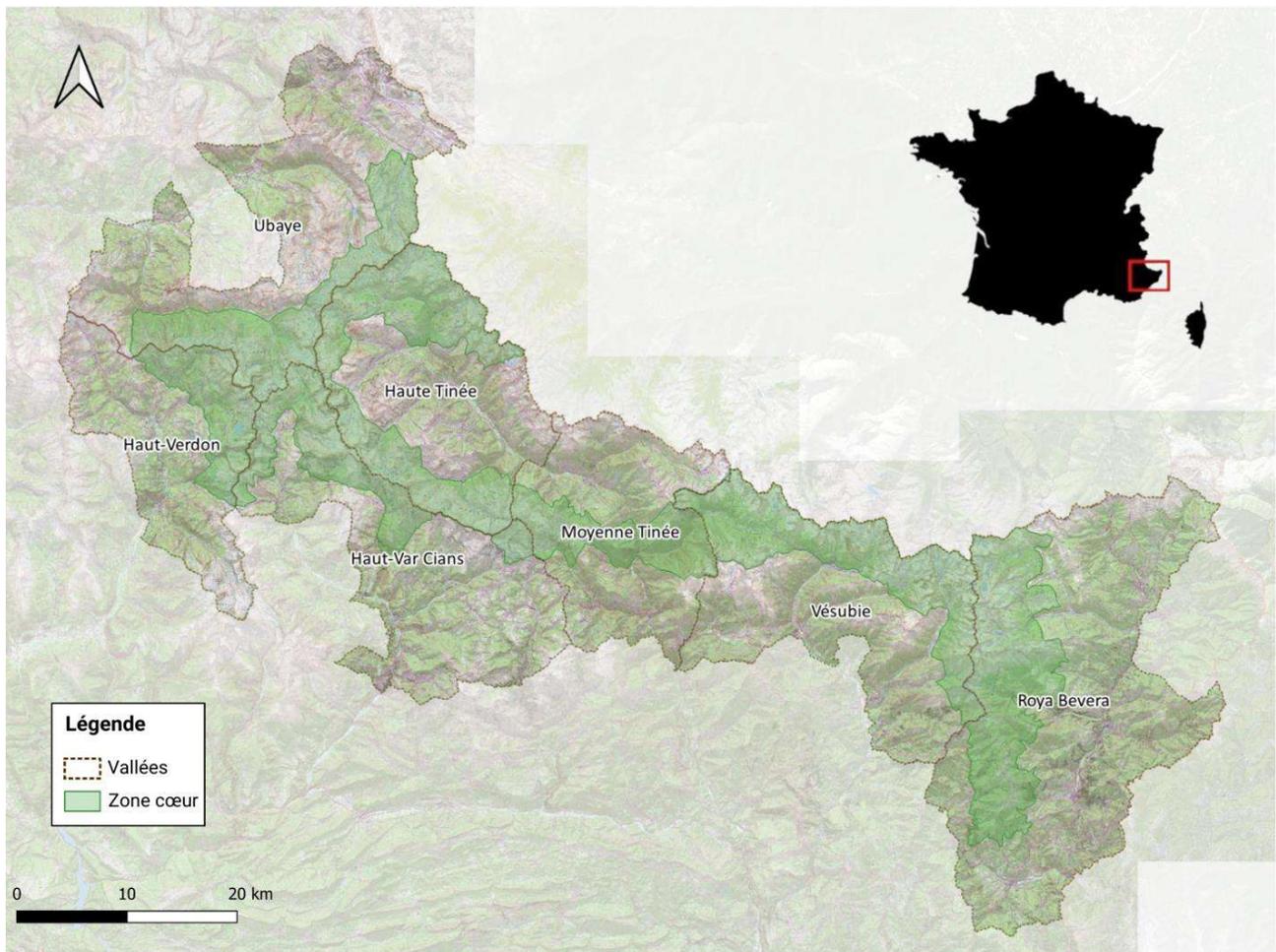


Figure 3: Localisation du Parc national du Mercantour et de ses vallées.

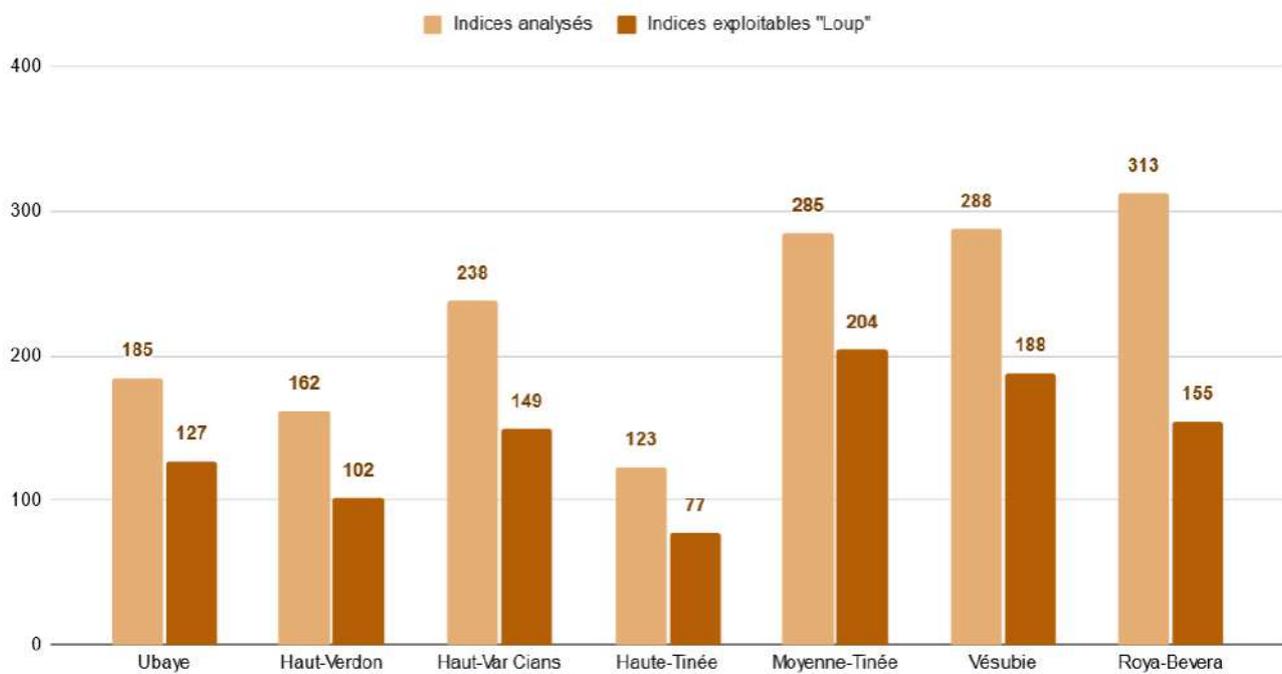


Figure 4 : Répartition des indices analysés et exploités « Loup » dans les vallées du Parc.

Parmi les 1002 indices identifiés comme étant du loup, certains génotypes ont été recapturés plusieurs fois, ainsi **441 génotypes uniques de loups ont été recensés dans le Parc du Mercantour entre 1995 et 2023**. Sur cet ensemble, **149 individus soit 34 % ont été recapturés au moins une fois suite à leur première identification**.

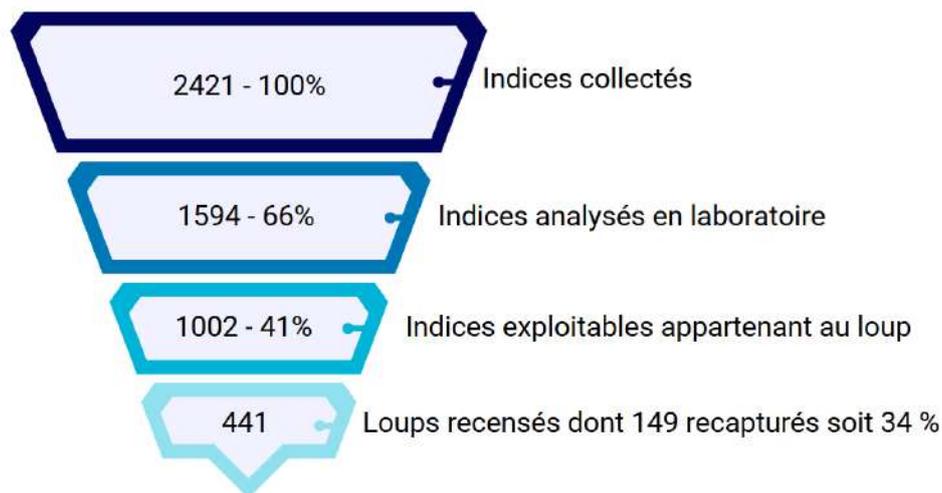


Figure 5: Récapitulatif du devenir des indices biologiques collectés dans le Parc national du Mercantour entre 1995 et 2023.

Les génotypes ont été recapturés en moyenne 2,3 fois, avec un maximum de 38 recaptures pour une femelle localisée en Moyenne vallée de la Tinée*. Cependant, la médiane est de 1 recapture, ce qui signifie que plus de la moitié des génotypes ont été capturés une seule fois. Cette différence entre la moyenne et la médiane indique une distribution très asymétrique, influencée par un petit nombre de génotypes ayant un grand nombre de recaptures, et une majorité de génotypes rarement recapturés.

Le suivi le plus long est celui d'une femelle présente dans le Parc depuis 8 ans et 5 mois, elle a été découverte en 2015 dans le Haut-Verdon, et a ensuite dispersé en Haute-Tinée où elle était toujours présente en 2023. Au sein du Parc, la plus longue distance parcourue par un loup entre deux recaptures est de 60km (ex dispersant max). Il s'agit d'un mâle initialement découvert en Haute-Tinée qui a ensuite dispersé en Roya-Bévéra où son génotype a été identifié 1 an et 4 mois plus tard.

* Pour faciliter la compréhension des résultats, nous distinguons la localisation de la vallée « Moyenne vallée de la Tinée », du territoire et de la meute dits de « Moyenne-Tinée ».

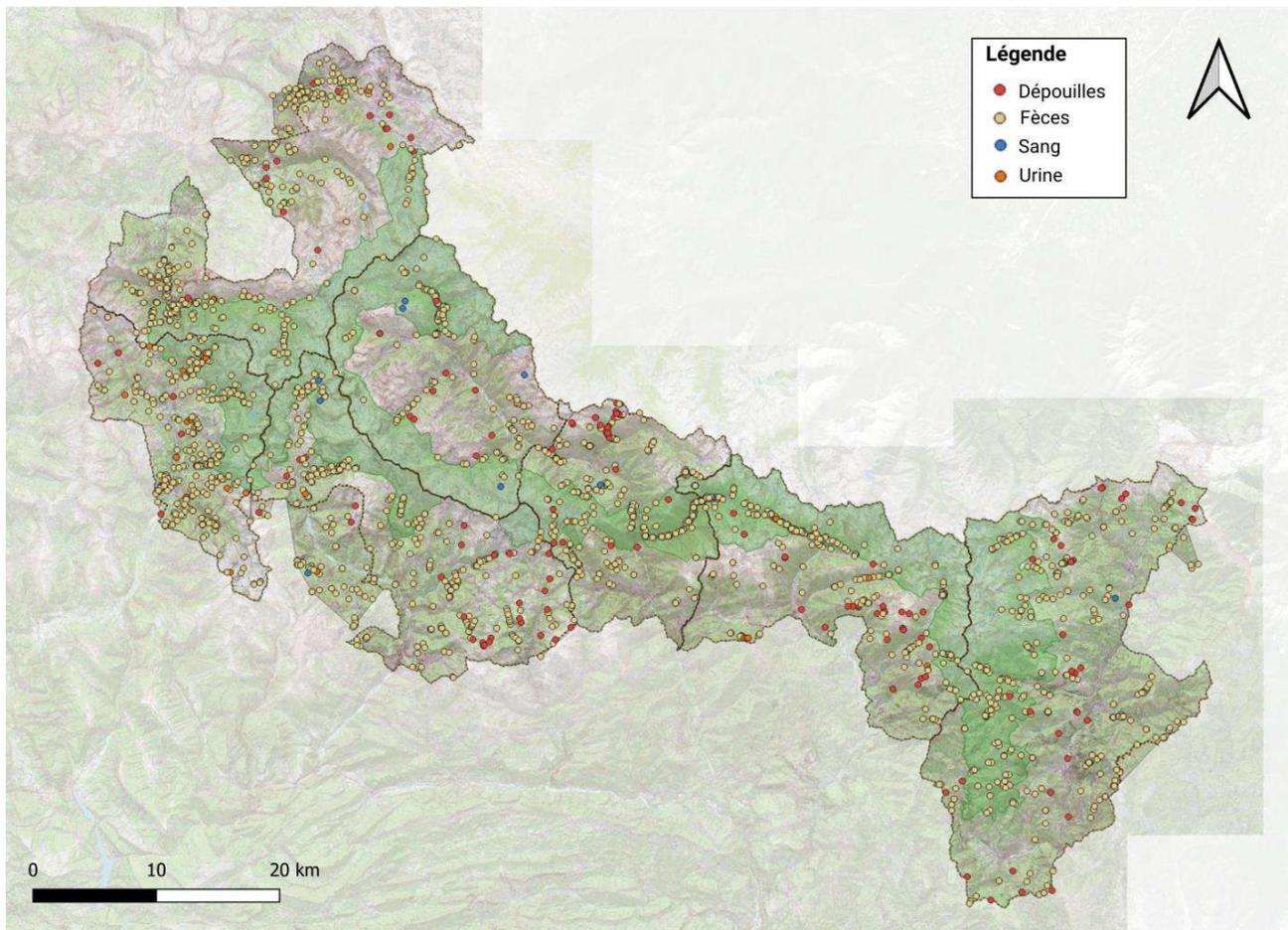


Figure 6: Carte de la répartition des indices biologiques analysés entre 1995 et 2023 dans le Parc national du Mercantour.

La carte ci-dessus permet de visualiser la répartition de l'ensemble des indices biologiques analysés entre 1995 et 2023 dans le Parc national du Mercantour. Selon les secteurs, on constate une bonne homogénéisation ou au contraire, une concentration des lieux de collectes des indices (Annexe 1). En effet, certains sites sont inaccessibles ou impraticables en hiver, tandis que d'autres sont surfréquentés (ex : stations de ski), ce qui n'est pas propice au suivi de l'espèce. De plus, les agents et membres du Réseau Loup-Lynx ont tendance à privilégier certaines routes et pistes accessibles où ils savent que les loups marquent régulièrement. Par conséquent, les localisations des différents loups (génotypes) sont directement dépendantes des lieux de prospection, et n'exclut pas la présence de ces mêmes loups au-delà des limites prospectées et à l'inverse de la présence d'autres loups sur les zones moins prospectées.

C) Focus sur les dernières années du suivi 2017-2023

Plus de **94 % des indices exploitables « Loup » ont été collectés entre 2017 et 2023** sur le territoire. Depuis le début de cette période, le Parc connaît un succès croissant dans

l'identification « Loup » des indices biologiques collectés. Ainsi, **sur 5 indices analysés en laboratoire, 3 sont attribués au loup**, soit 61 % en moyenne. Ce succès d'analyse est maximal en 2023 avec 3 indices exploitables « Loup » sur 4 indices analysés (Fig. 7).

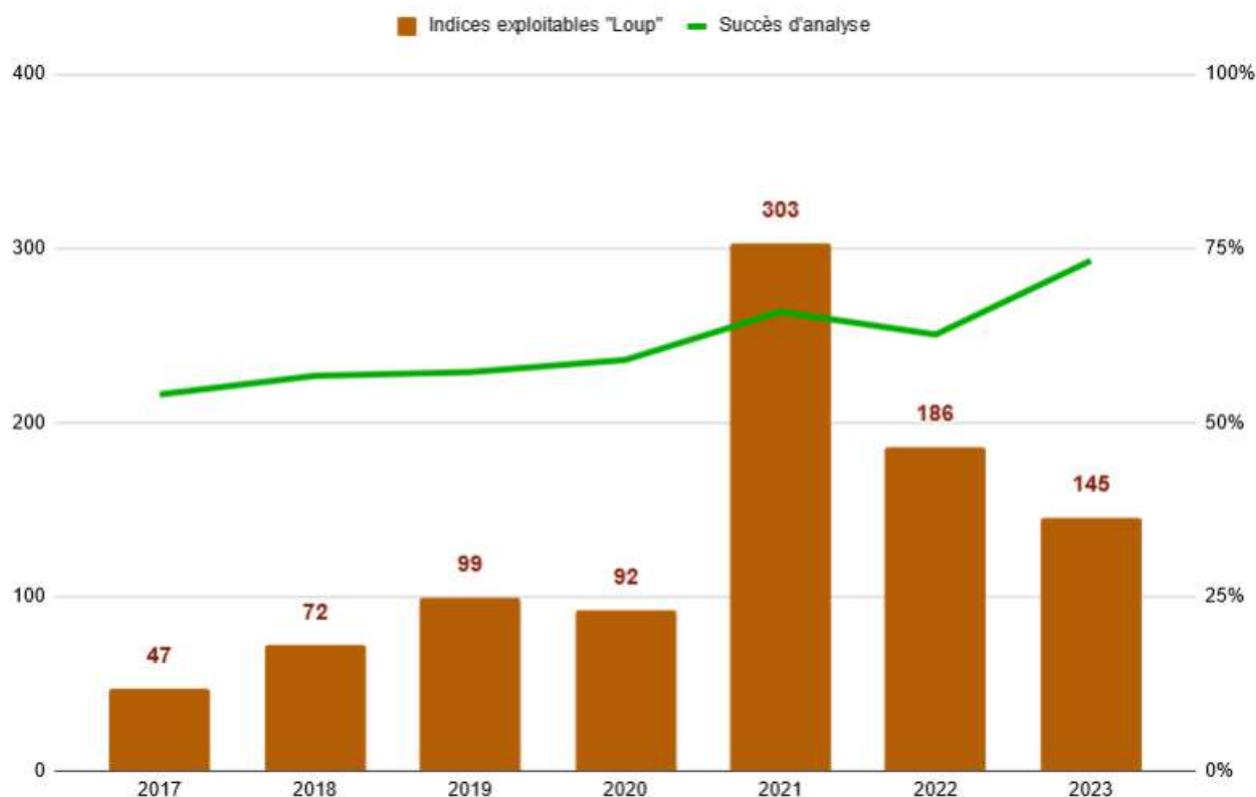


Figure 7: Indices exploitables « Loup » par année (barres marron) – 1002 indices au total depuis 1995, et pourcentage du nombre d'indices exploitables « Loup » parmi les indices analysés = succès d'analyse illustré par la courbe verte.

La figure 8 présente le nombre de loups identifiés par année, en indiquant parmi eux, ceux qui ont déjà été capturés entre 1995 et l'année étudiée (croix bleue). On observe une augmentation croissante du nombre de loups identifiés sur le Parc avec un pic en 2021 (+263 % depuis 2017), avant une diminution progressive. Ce pic est directement corrélé à l'augmentation du nombre d'indices collectés et exploitables (+545 % depuis 2017). Ainsi, pour interpréter correctement les données, le ratio « nombre de loups identifiés sur le nombre d'indices exploitables » a été ajouté (courbe jaune). On constate alors que 2021, bien qu'étant l'année où le maximum de loups ait été identifié, est aussi l'année la moins « productive » par rapport à la quantité d'indices exploitables. Cela suggère que l'augmentation du nombre d'indices ne conduit pas à une augmentation proportionnelle du nombre de loups identifiés, mais favorise le nombre de recaptures d'indices par individu (Annexe 1).

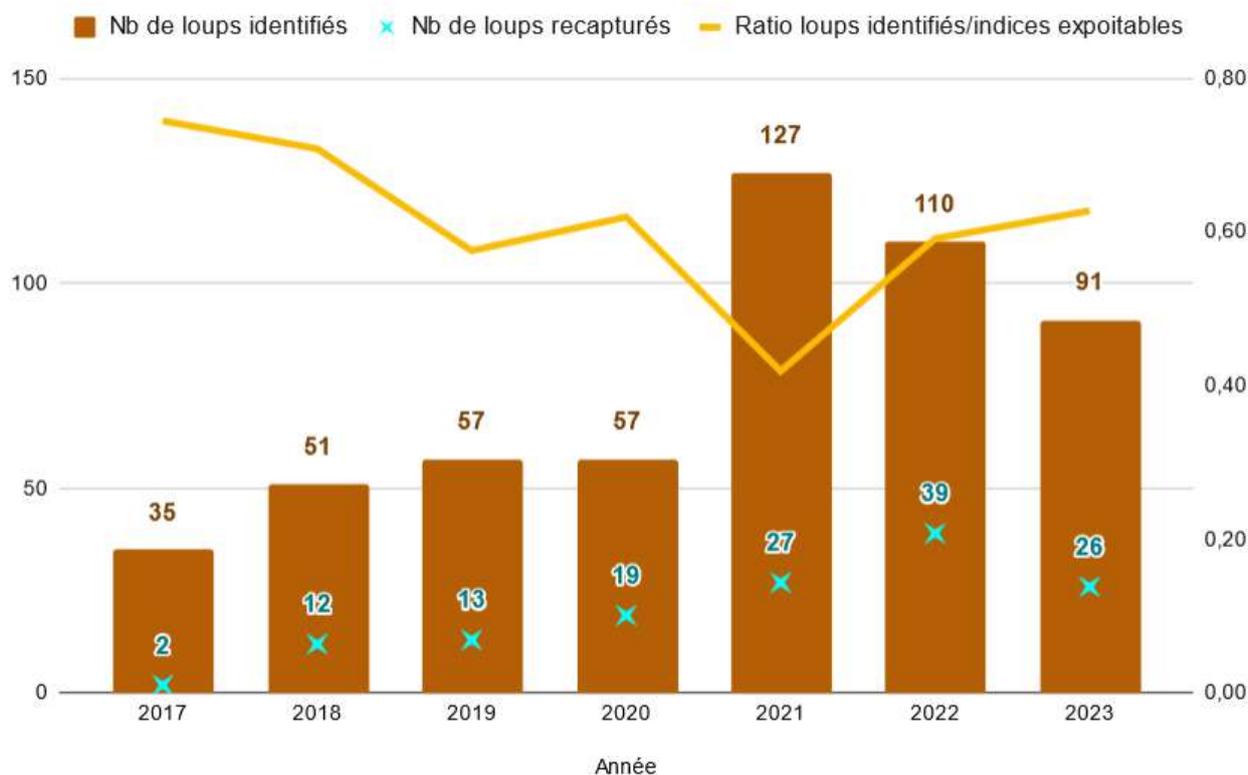


Figure 8: Nombre de loups identifiés (barres marrons) et recapturés par année (croix bleue) et nombre de loups identifiés par rapport au nombre d'indices exploitables (courbe jaune).

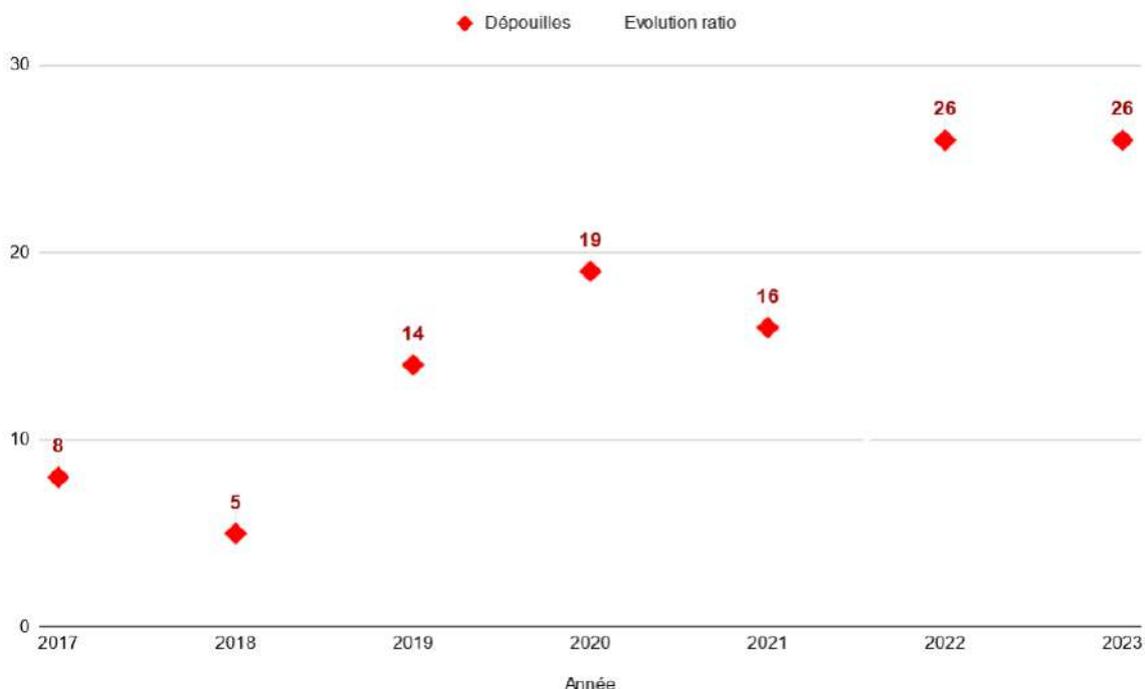


Figure 9: Nombre de dépouilles de loups par année.

Depuis 1995, soit en presque 30 ans, **162 dépouilles** de loups ont été identifiées dans le PNM dont **près de la moitié au cours de ces 3 dernières années** (Fig. 9). Ces loups sont

morts de causes anthropiques (tirs de défense accordés pour la protection des troupeaux, collision routière, braconnage ...) ou de causes naturelles (maladie, blessure...). Seulement 30 des 162 dépouilles étaient déjà connues avant leur mort, soit moins de 20 %, autrement dit, 80 % des loups morts dans le PNM depuis 1995 sont des individus qui ont été découverts au moment de l'analyse de leur dépouille en laboratoire. Ces résultats indiquent que la majorité des loups retrouvés morts sont probablement des individus subordonnés, de passage ou dispersants.

D) Méthode d'estimation des territoires et des meutes

- **Territoire**: espace occupé par au minimum 2 loups dont un mâle et une femelle, pendant au moins 2 années, consécutives ou non. Les territoires sont établis grâce à l'emprise spatiale définie par les recaptures génétiques des loups. Il s'agit d'espaces privilégiés par les loups, reflétés par plusieurs recaptures d'individus différents, composant ou non une meute.
- **Meute**: un couple reproducteur et ses descendants, identifié par filiation génétique (étude des liens de parenté biologique). Une meute est considérée comme établie dès que des preuves de reproduction sont collectées sur son territoire. Une nouvelle meute est considérée dès qu'au moins un membre du couple reproducteur est remplacé.
- **Couple non-reproducteur**: Deux individus de sexes opposés avec plusieurs* recaptures de leurs génotypes sur un même espace-temps donné, sans descendance reconnue par filiation génétique.

* Pour cette étude, nous avons considéré plus de 10 recaptures.



L'emprise des territoires et meutes estimés doivent être considérés comme des espaces à minima, car plusieurs limites affectent la précision de cette méthode. D'abord, ces surfaces ne tiennent pas compte de la topographie du milieu, de plus les lieux de collecte des indices de présence sont directement dépendant des lieux de prospection, souvent biaisés vers les zones les plus accessibles par les agents (sentiers, pistes forestières...), et n'exclut pas la présence d'autres indices au-delà des limites prospectées. Ensuite, les loups n'utilisent pas leur territoire de manière uniforme : leurs déplacements varient selon les saisons, la disponibilité des proies ou les perturbations humaines, d'autant plus que la grande majorité de la collecte des indices biologiques se fait durant la saison hivernale. De plus, tous les individus ne laissent pas forcément d'indices détectables, et certains échantillons peuvent

être trop dégradés pour une identification génétique. Ainsi, l'emprise des territoires et meutes identifiées ne représentent qu'une portion de l'espace réellement occupé, d'où l'importance de les considérer comme des estimations à minima.

3. Les territoires

La méthode de définition des territoires repose sur l'analyse des données génétiques et spatiales collectées sur le terrain, et plus précisément à partir de l'étude des recaptures des génotypes de loup. En effet, les loups ne déposent pas leurs fèces au hasard, mais sur des lieux de passages fréquentés par d'autres loups afin d'augmenter leur probabilité de détection, et jouer un rôle dans la défense du territoire (Barja *et al.*, 2004 ; Poulard, et al, 2021 ; Roda *et al.*, 2023). De fait, ce marquage défensif est principalement assuré par les couples dominants la meute pour délimiter et protéger leur territoire en signalant aux autres loups que la zone est déjà occupée et défendue (Barja *et al.* 2005). Ainsi, lorsque le génotype d'un individu est capturé plusieurs fois à divers endroits, il devient possible de définir son espace minimal occupé en reliant les multiples localisations où ses indices génétiques ont été collectés (Fig. 10). En reproduisant l'exercice pour l'ensemble des loups recapturés, on peut ainsi visualiser les superpositions d'espaces occupés par les différents loups à un temps donné et définir, à minima, les territoires occupés (définition encadré page 9).

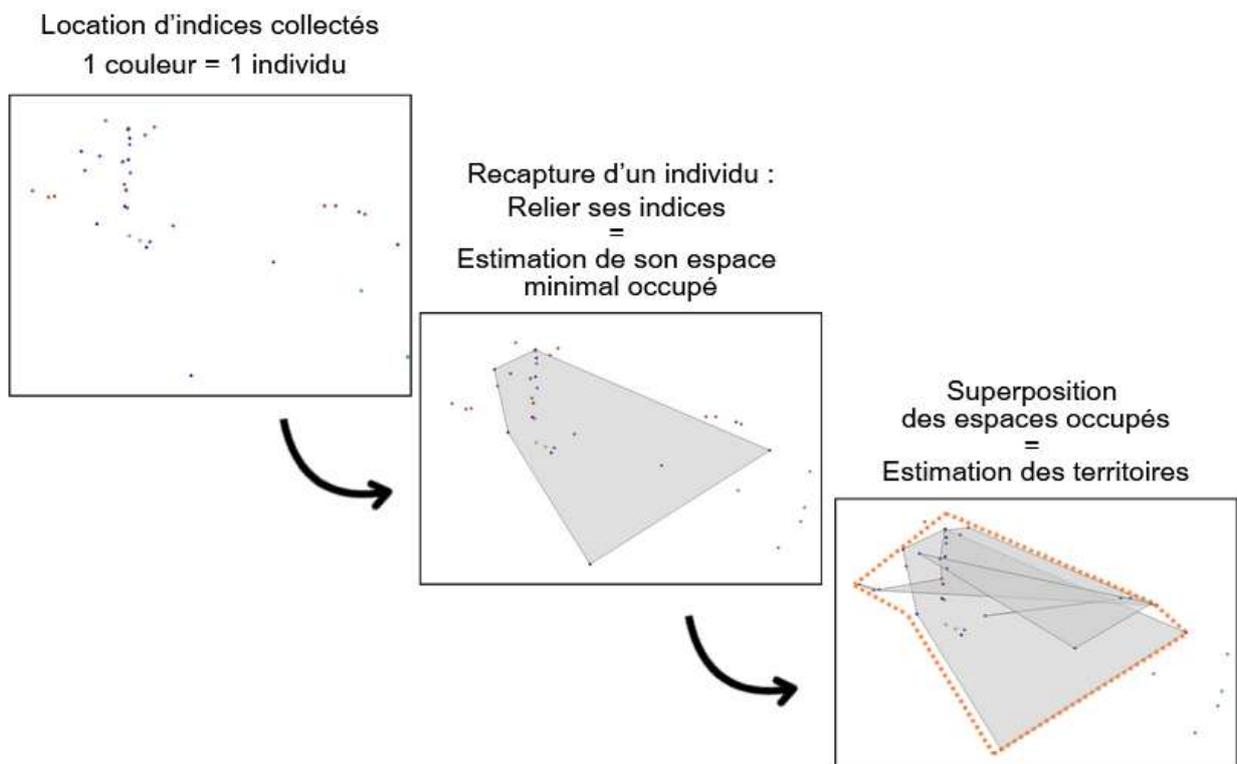
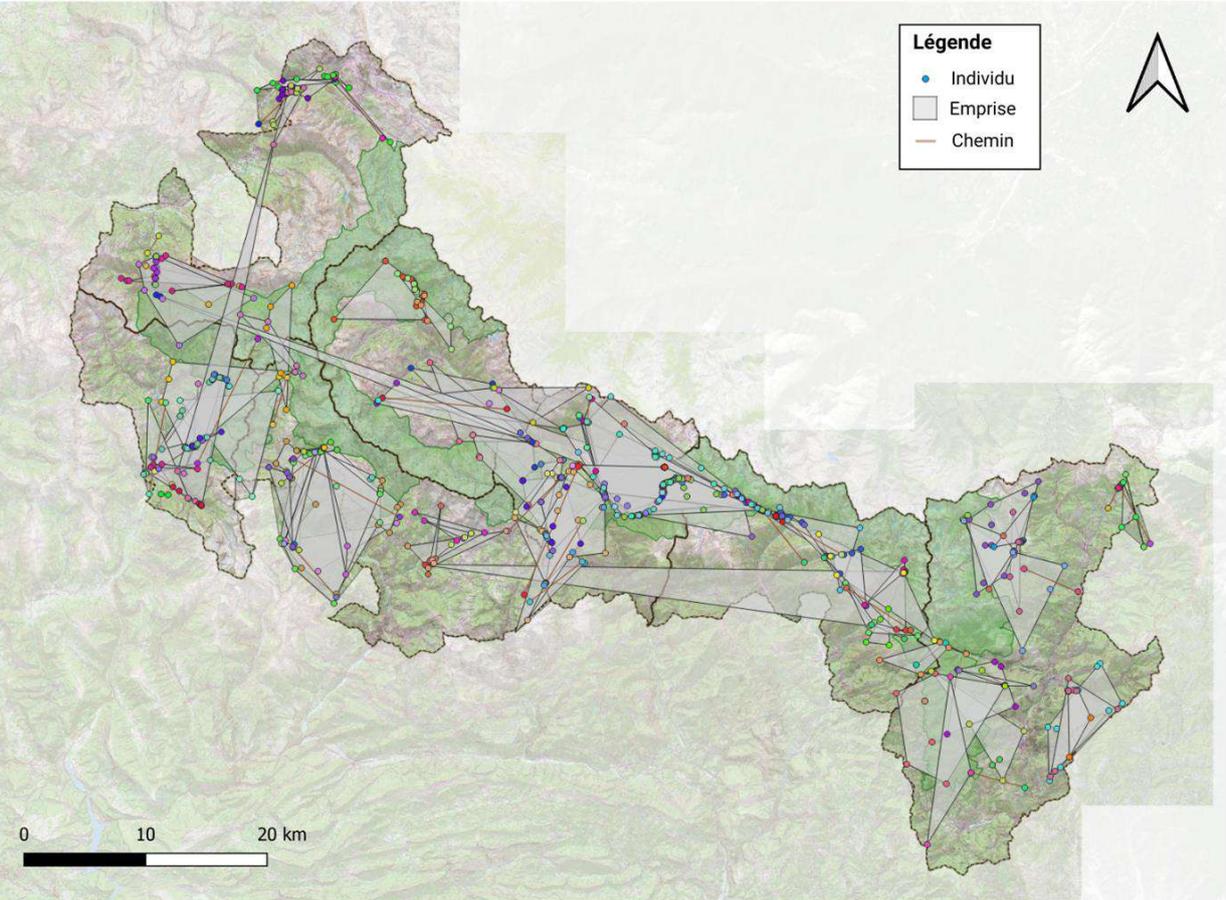
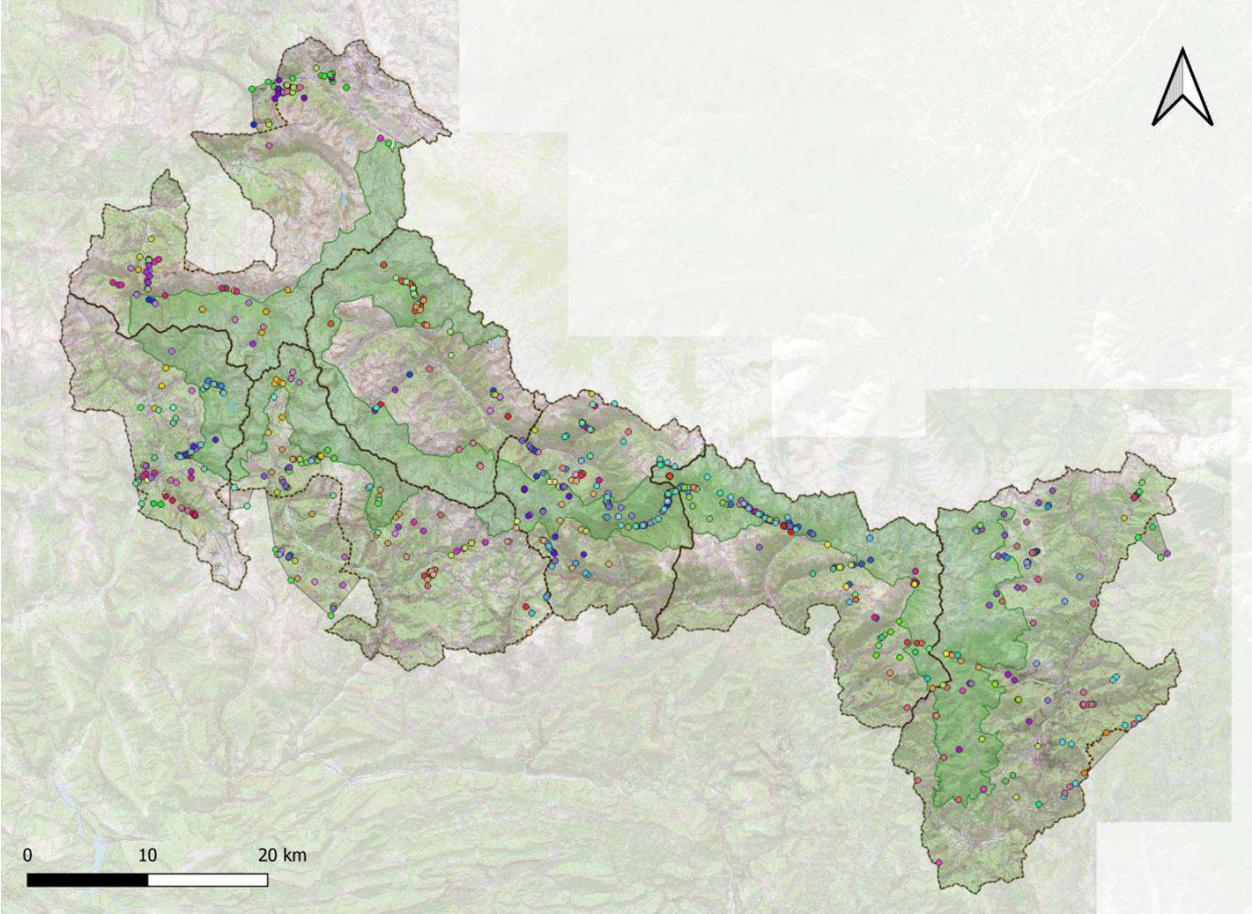


Figure 10: Schéma illustrant le processus d'estimation des territoires.

Pour maximiser le nombre de recapture d'indices, lorsqu'un génotype était identifié à partir d'un indice exploitable, les indices considérés par le laboratoire comme « non exploitables », mais associés à ce même génotype, étaient conservés pour l'étude des territoires si leur localisation étaient cohérente avec les indices de qualité supérieur. Cette manipulation a permis de récupérer 113 recaptures de génotypes supplémentaires **soit 7% du total d'indices utilisés, concernant près de 20% des loups.**

Pour estimer les territoires préférentiellement occupés, seuls les génotypes recapturés entre 2017 et 2023 sont utilisés. Sur les 149 loups recapturés au moins une fois dans le Parc du Mercantour entre 1995 et 2023, 145 ont été identifiés entre 2017 et 2023. Dès qu'un loup est détecté sur le territoire du Parc, son historique complet de capture est intégré à la base de données, que ce soit à l'intérieur ou à l'extérieur du Parc, avant ou après sa première détection. Ceci nous a permis d'élargir le nombre de loups recapturés à **174 individus** (Fig. 11). Une fois la base de données constituée, l'emprise spatiale de chaque individu est projetée sur une carte en reliant les localisations de collecte de leurs indices biologiques comme illustré sur la Figure 10 (Fig. 11).

Figure 11: Localisations (haut) et emprises (bas) des 174 géotypes « Loup » recapturés entre 2017 et 2023, ayant servi pour l'estimation des territoires. Chaque couleur correspond à un individu, avec une emprise par individu (bas).



Chaque loup est ensuite classé en fonction du nombre de fois où son génotype est capturé au cours d'une année, considéré du 1er octobre de l'année N au 30 septembre de l'année N+1. Dans un premier temps, l'emprise des territoires est définie à partir de l'emprise spatiale des individus ayant été recapturés pendant au moins 3 ans sur le territoire (le maximum étant de 6 ans). Dans un second temps, afin d'affiner l'étendue de ces territoires, l'emprise spatiale des individus présents pendant 2 années sur le territoire est ajoutée à la projection, et enfin, l'emprise des individus recapturés lors d'une seule année ainsi que celles des individus n'ayant qu'une recapture. Ce déroulement permet d'estimer la structure centrale du territoire puis d'affiner son étendu. **Pour rappel, on parle bien ici d'une estimation à minima des territoires (encadré page 9).**

4. Les meutes

La méthode de définition des meutes de loups repose sur l'analyse des données génétiques et spatiales collectées sur le terrain. Tout commence par la sélection des individus présents sur les territoires estimés grâce aux recaptures. Une première étape va être de rechercher les liens de parentés biologiques entre tous les individus trouvés dans ces territoires, que leurs génotypes aient été collectés une seule ou plusieurs fois. Pour rechercher ces liens de parentés, on va comparer entre-elles les séquences alléliques des 22 loci* qui composent l'ADN trouvé dans les indices collectés sur le terrain. Ce travail s'est fait en suivant une méthodologie rigoureuse :

- Pour chaque individu, on considère le sexe, l'année de capture de l'échantillon biologique, le nombre de capture génétique et les séquences alléliques des 22 loci.
- Les individus les plus fréquemment recapturés sont considérés comme les alphas (ou dominants) potentiels. Une observation des déplacements permet d'identifier les alphas de sexes opposés partageant le même territoire.
- L'utilisation du logiciel ML-Relate permet d'établir des matrices de parenté mettant en évidence les liens potentiels qui unissent les individus, en suivant la méthode du maximum de vraisemblance.

Prendre ces étapes en considération permet de guider l'étape suivante qui consiste à vérifier manuellement la compatibilité des combinaisons alléliques entre un couple potentiel et leur éventuelle descendance. Pour ce travail, nous avons considéré une tolérance maximale de deux erreurs génétiques entre les correspondances. Les notions de meute et de couple non-reproducteur sont définies dans l'encadré en page 9.

Pour travailler de manière exhaustive et ne louper aucune meute potentiellement présente au-delà ou en dehors des territoires occupés (Fig. 13), nous avons découpé le territoire du

PNM en 3 zones distinctes : le Nord, le Centre et le Sud (Fig. 12) et avons réitéré l'étude des liens de parentés en considérant ces zones.

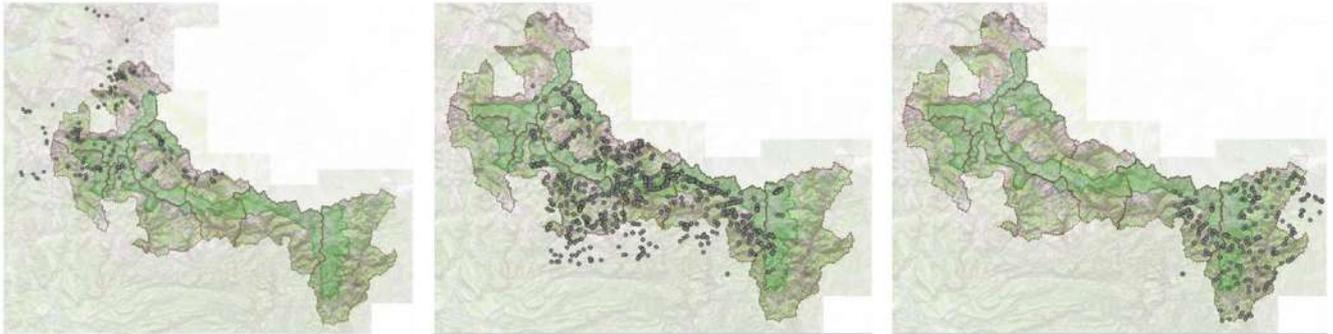


Figure 12: Répartition des indices biologiques entre les zones : Nord (gauche), Centre (milieu) et Sud (droite) du PNM.

Une fois toutes les correspondances établies, il est possible de visualiser la localisation des meutes. Cette représentation spatiale se fait à partir des échantillons collectés l'année de la première reproduction du couple. Si le couple reproducteur reste le même sur plusieurs années, les données sont cumulées pour affiner la cartographie du territoire de la meute. Enfin, si aucun indice de présence d'un loup alpha n'est relevé l'année de la reproduction, les données de l'année antérieure ou postérieure peuvent être utilisées pour compléter la représentation spatiale.

* Localisation d'un marqueur génétique de l'ADN.

E) Résultats basés sur les estimations de territoires

L'analyse des recaptures génétiques dans le Parc national du Mercantour fait ressortir la présence de **12 territoires préférentiellement utilisés par les loups**. Leur **surface moyenne minimale est de 79 km² (min : 28 km² - max : 132 km²)**. En plus des 12 territoires « avérés », **4 territoires supplémentaires sont à considérer avec précaution**, car leur estimation est basée sur un faible nombre d'individus recapturés et/ou d'échantillons. Ces quatre territoires sont : le Col de la Cayolle, Fromagine, la Servia et la Bendola (Fig. 13) pour lesquels les analyses de filiation permettront d'attester de leur utilisation par des meutes. **Par ailleurs, certaines meutes sont transfrontalières (la Servia et la Bendola) ou partiellement en dehors du territoire étudié, en raison de l'incompatibilité des méthodes génétiques utilisées entre la France et l'Italie, les données issues des indices collectés en Italie n'ont pas été intégrées à la base de données.**

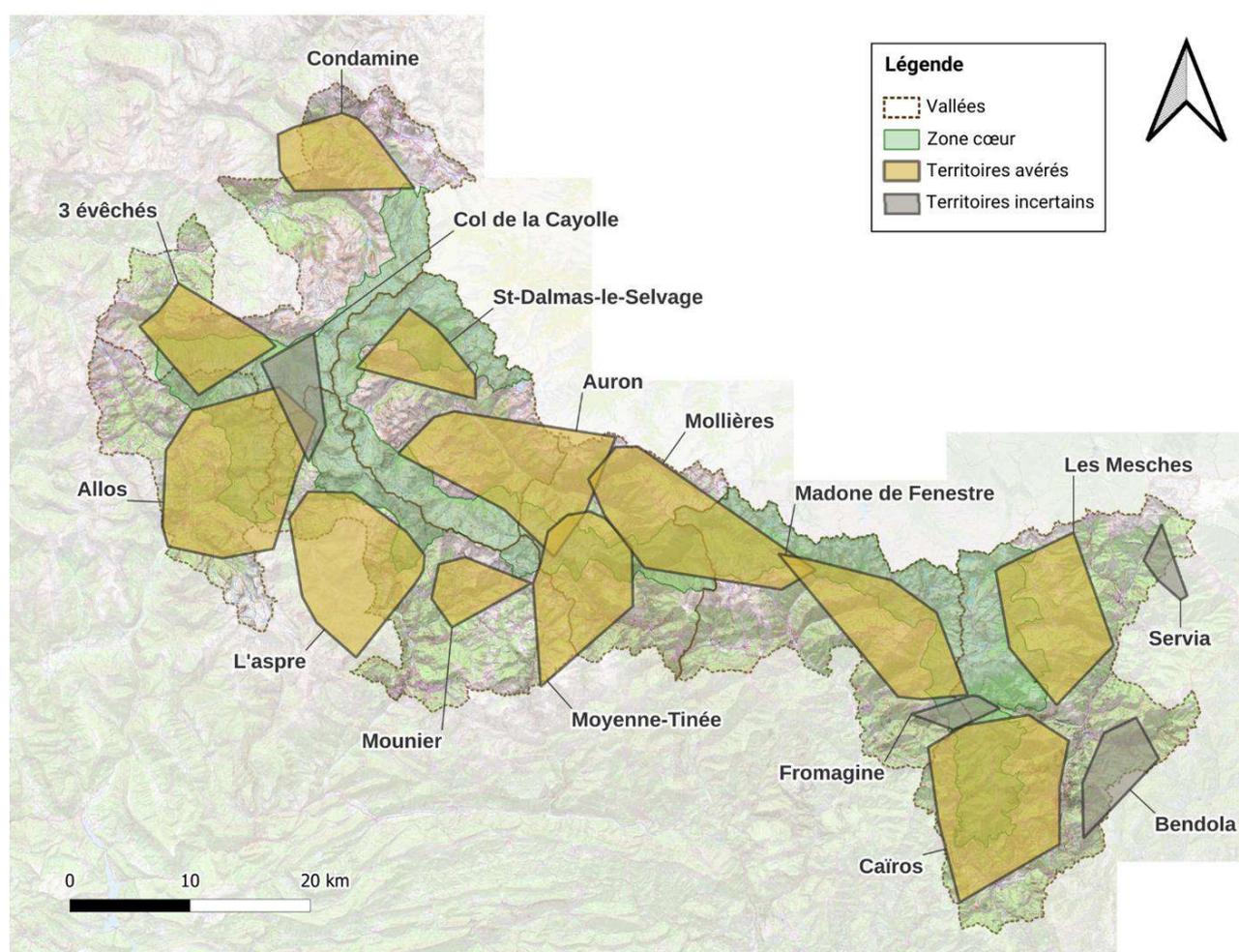


Figure 13: Localisation des 16 territoires (12 territoires avérés (jaune), 4 territoires incertains (gris)).

En confrontant nos résultats à la lumière des connaissances terrain des agents, la quasi-totalité des territoires estimés concorde avec leurs ressentis. Comme supposé, certains territoires s'étendent sur une moindre surface, notamment, celles du Mounier ou de la Bendola, tandis que d'autres sont plus étendus comme le territoire d'Allos ou celui des Mesches. Les limites de territoires situés dans la Moyenne vallée de la Tinée se chevauchent entres-elles, tout comme le territoire d'Allos avec celui du Col de la Cayolle, suggérant une importante compétition intraspécifique.

Concernant les zones vides, plusieurs hypothèses peuvent être émises :

- Le manque de données disponibles causé par un faible effort de prospection (Fig. 6).
- Un nombre de recapture insuffisant, en effet, l'efficacité de cette technique repose sur la recapture des individus et donc, un certain nombre d'années de suivi est nécessaire, ce qui souligne deux limites :
 - L'établissement récent d'un territoire, comme par exemple au centre de l'Ubaye et au sud du Verdon où les agents suspectent l'installation de nouvelles meutes.
 - L'impact des tirs de prélèvement empêchant de stabiliser un territoire.

Pour chaque territoire estimé, nous avons étudié l'évolution année après année des effectifs maximums de loups collectés, grâce aux différents outils de suivi que sont les indices de présence biologique (fèces) et non biologiques (traces et pièges-photographiques). Les indices non biologiques ont été sélectionnés à partir des limites de territoires déterminées par les recaptures génétiques (Fig. 13).

Le territoire pour lequel on obtient l'effectif le plus important est celui de **Mollières** avec **12 loups recapturés** en 2021. Toutes années confondues, 7 loups en moyenne sont recapturés sur ce territoire de 111 km². L'effectif maximal collecté grâce aux **pièges-photos** est quant à lui de **9 loups** et concerne 3 territoires : Allos, la Moyenne-Tinée et les Mesches. En ce qui concerne le **suivi trace**, le maximum estimé est de **8 loups** pour 2 territoires : ceux d'Allos et de l'Aspres (Annexe 2).

F) Résultats basés sur les estimations de meutes

Au sein de ces territoires, plusieurs meutes (définies grâce à l'analyse génétique des filiations) **se sont succédées dans le temps**, chacune composée d'individus différents et de leur descendance, soulignant une fois de plus la dynamique et l'instabilité des meutes dans le temps (Fig. 14 – Annexe 3). Dans les pages suivantes nous étudierons en détail, territoire par territoire, la succession temporelle de ces meutes. **Sur les territoires estimés, la surface minimale des meutes est en moyenne de 38 km² (min : 2 km² – max: 102 km²).**

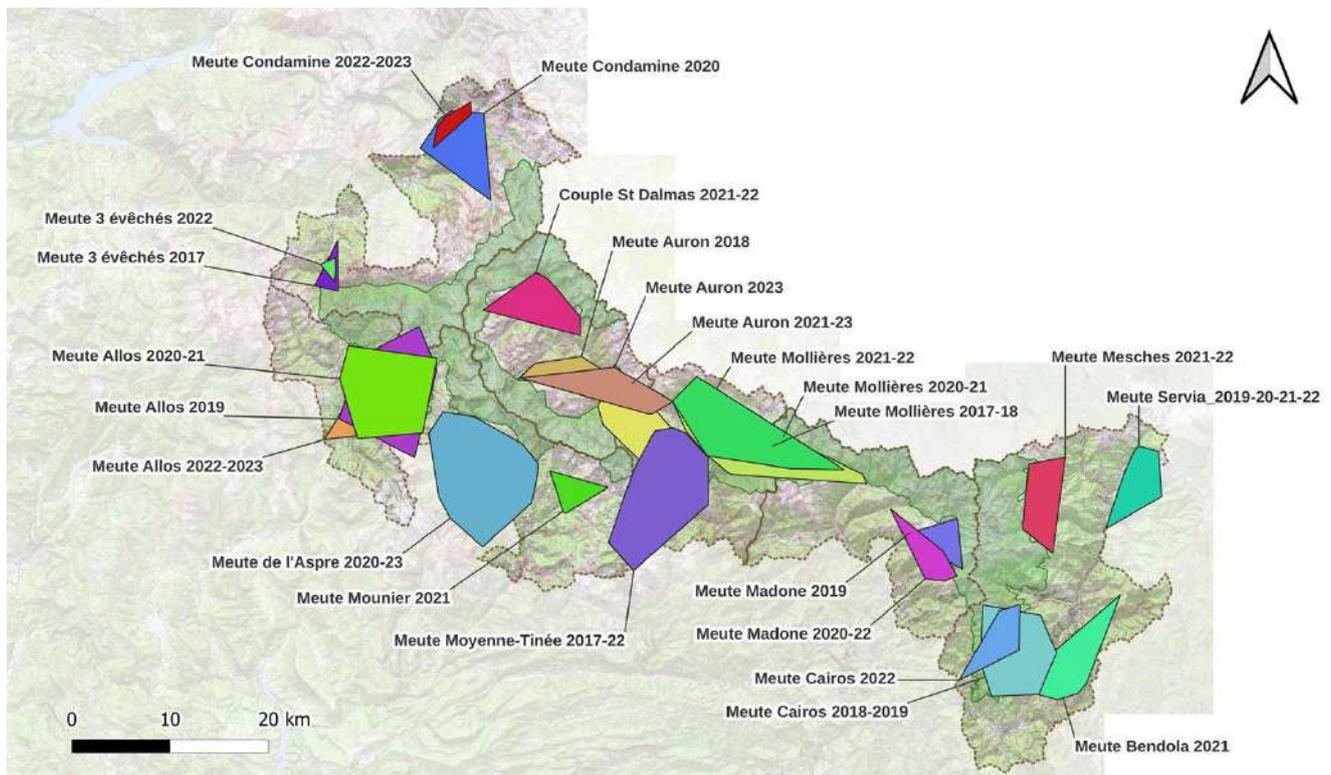


Figure 14: Localisation des meutes identifiées entre 2017 et 2023 sur le Parc national du Mercantour (Annexe 3 pour une vue agrandie).

Au total, on a identifié **65 descendants** probables nés de ces meutes, avec autant de mâles que de femelles. Ces résultats reposent sur l'analyse de **442 indices** biologiques collectés sur le terrain, se répartissant entre les descendants (42 %), les femelles alpha (37 %) et les mâles alpha (21 %). Parmi les individus constituant ces meutes, **18 dépouilles** ont été recensées, soit 17 % des loups morts dans le PNM pendant la période d'étude.

Le **nombre de meutes recensées a progressivement augmenté** au fil des années (Fig. 14a), en partant de 3 meutes potentielles en 2017 pour atteindre 7 meutes en 2020, avant un **pic de 11 meutes en 2021 et 2022** puis une **diminution** en 2023 avec 5 meutes. A ce recensement s'ajoute le potentiel couple non-reproducteur présent sur St-Dalmas-le-Selvage entre 2021 et 2022.

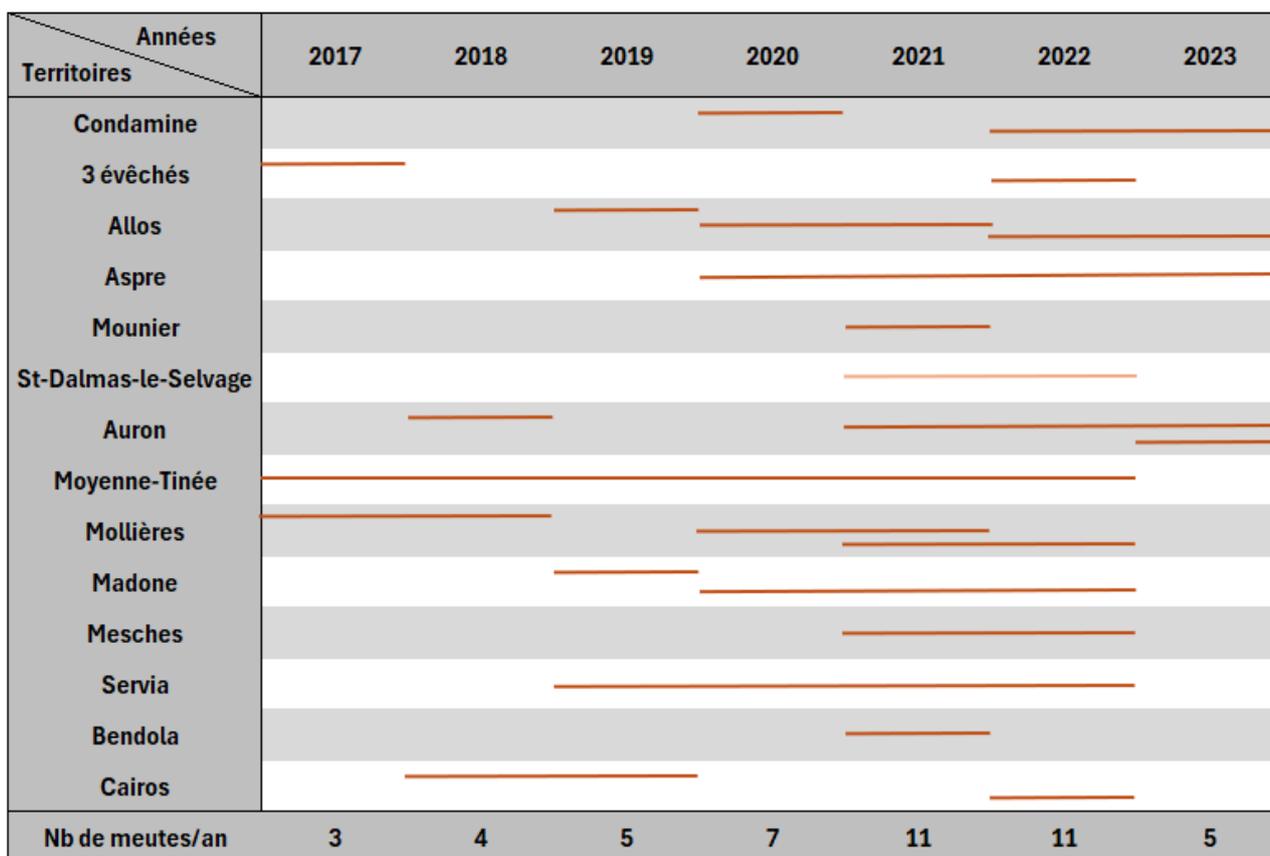


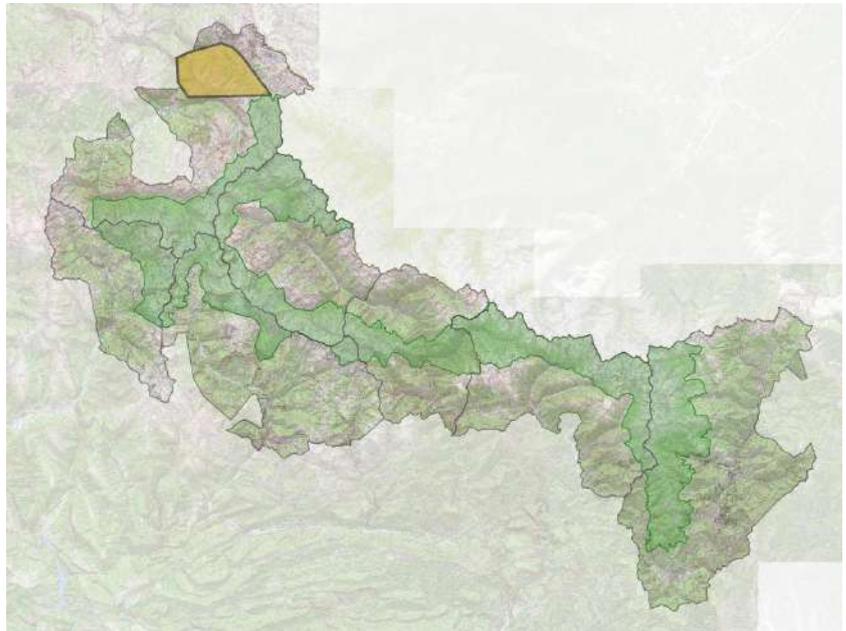
Figure 14b : Frise chronologique illustrant la succession temporelle des différentes meutes présentes sur les territoires du Parc. *DETECTE*

La **durée de suivi** des meutes par filiation est de **2 ans en moyenne**, avec 10 meutes suivies pendant une année, 8 meutes et le couple non-reproducteur suivis pendant 2 années, et enfin 5 meutes suivis pendant au moins 3 ans, avec un **maximum de 6 années** de suivi pour la meute de la Moyenne-Tinée, ce qui en fait, d'après les données disponibles, la meute la plus ancienne et la plus stable présente dans le Parc national du Mercantour.

G) Zoom sur chaque territoire et meute(s) associée(s)

Territoire et meutes de la Condamine

Le territoire de la Condamine s'étend sur **un minimum de 43 km²** dans la vallée de l'Ubaye. L'estimation de ce territoire repose sur **la présence continue ou non** de 8 loups totalisant 42 recaptures entre 2017 et 2023, dont un mâle ayant dispersé pour rejoindre le territoire d'Allos en 2022. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,8 loups ($\sigma = 1,6$) et un maximum de 5 en 2023.



Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un

effectif moyen à 2,8 et 3,7 loups (Fig. 15a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et suivis par trace augmente, tandis que les effectifs collectés par piège-photo diminuent. Depuis 2021, on observe une augmentation globale des effectifs avec un maximum de 3 à 5 loups sur ce territoire (Fig. 15a).

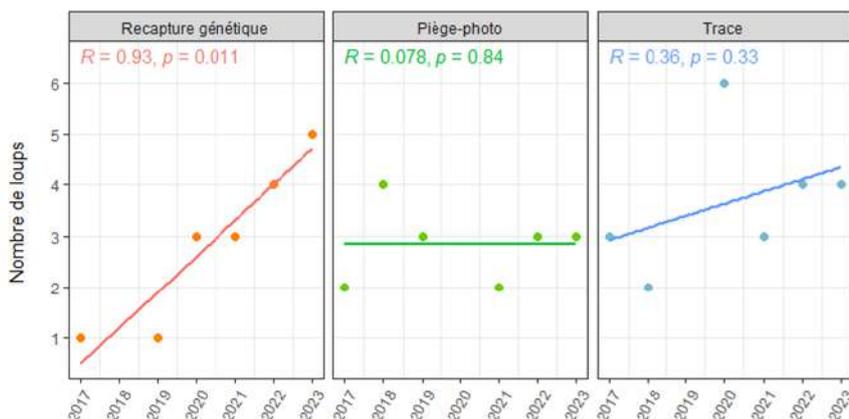
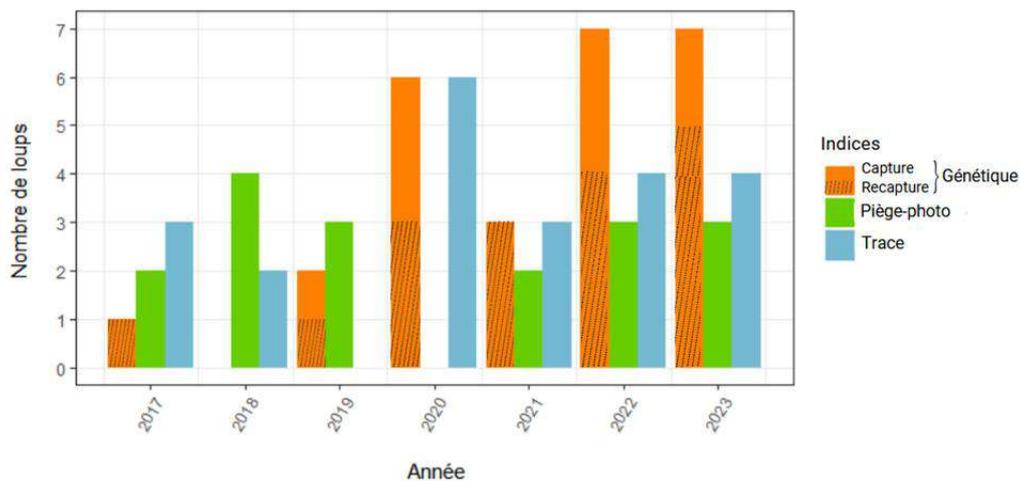


Figure 15a : En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 2 meutes constituées de différents individus affiliés, qui se sont succédés en 2020 puis en 2022-2023.

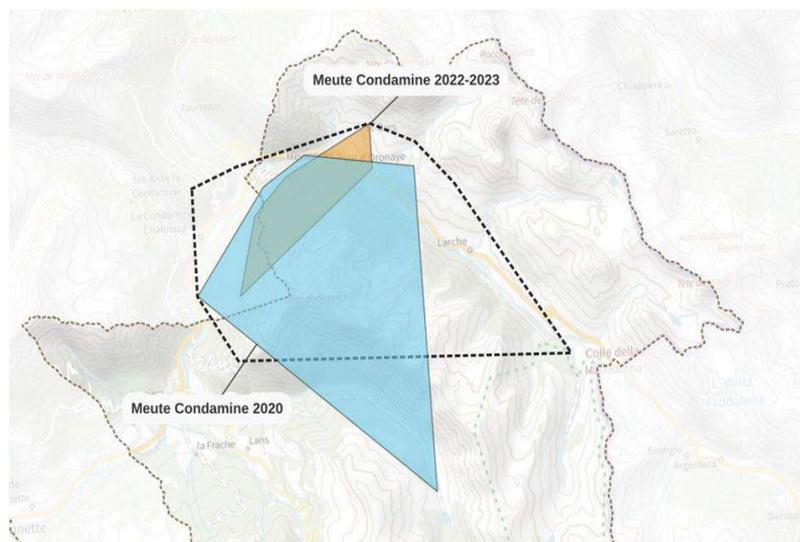


Figure 15b: Territoires des 2 meutes successives potentielles (zone bleue et orange) identifiées sur le territoire de la Condamine défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

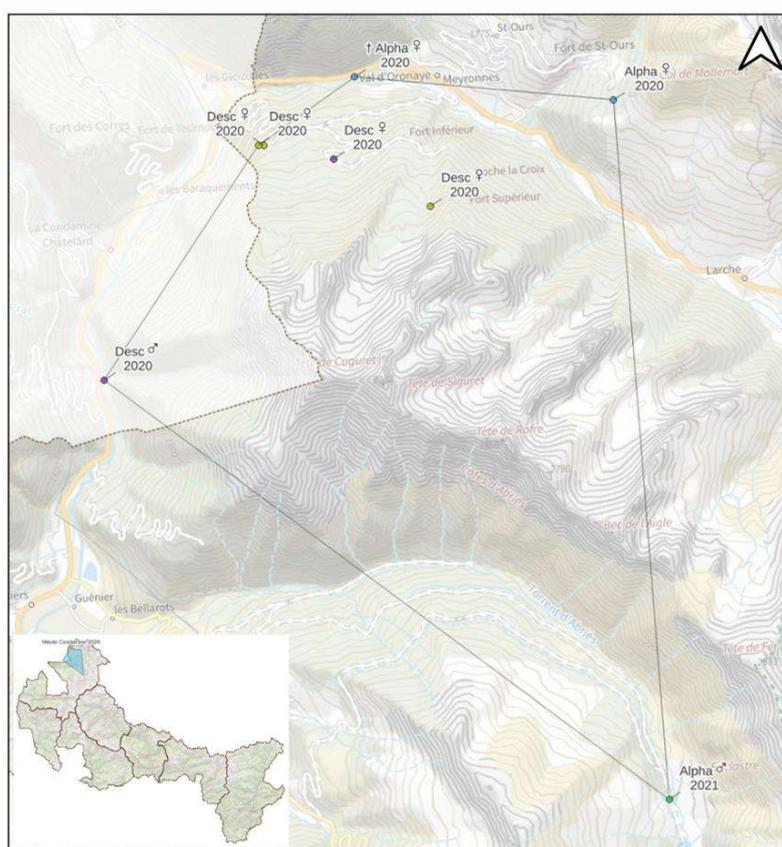


Figure 15c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2020 sur le territoire de la Condamine.

C'est en 2020 que l'on trouve la première meute sur le territoire de la Condamine, via la méthode de filiation génétique (meute bleue – Figure 15b et 15c). Tandis que les indices de présence du couple reproducteur étaient collectés sur ce territoire depuis 2016, leur signature génétique ne sera retrouvée que 4 ans plus tard chez un mâle et une femelle issue

de leur reproduction. Tandis que la femelle alpha s'est faite abattre en 2020, aucun nouvel indice de présence de son partenaire n'a été trouvé depuis 2021.

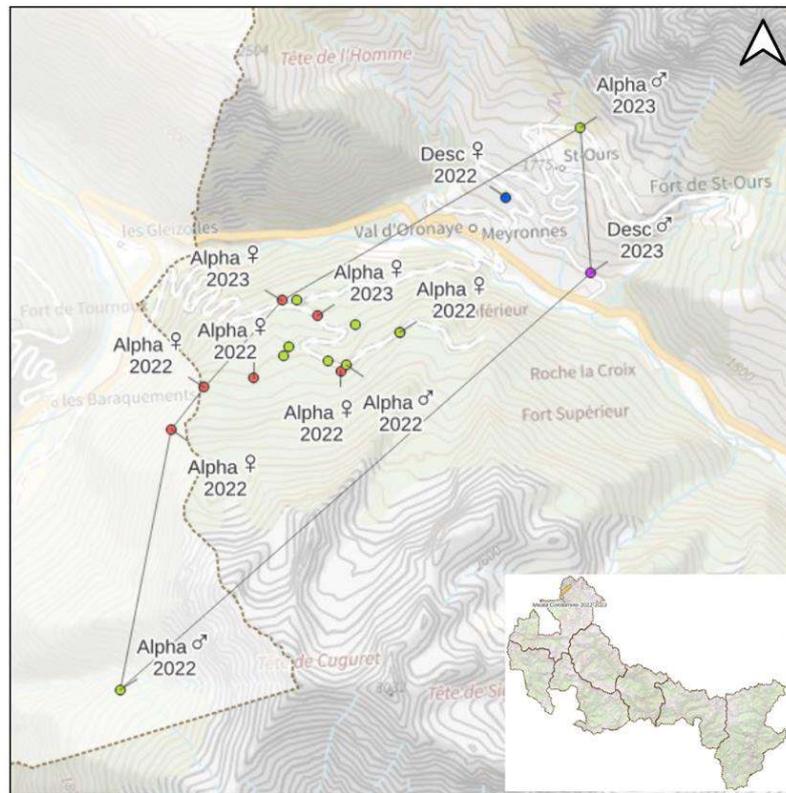


Figure 15d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2022-2023 sur le territoire de la Condamine.

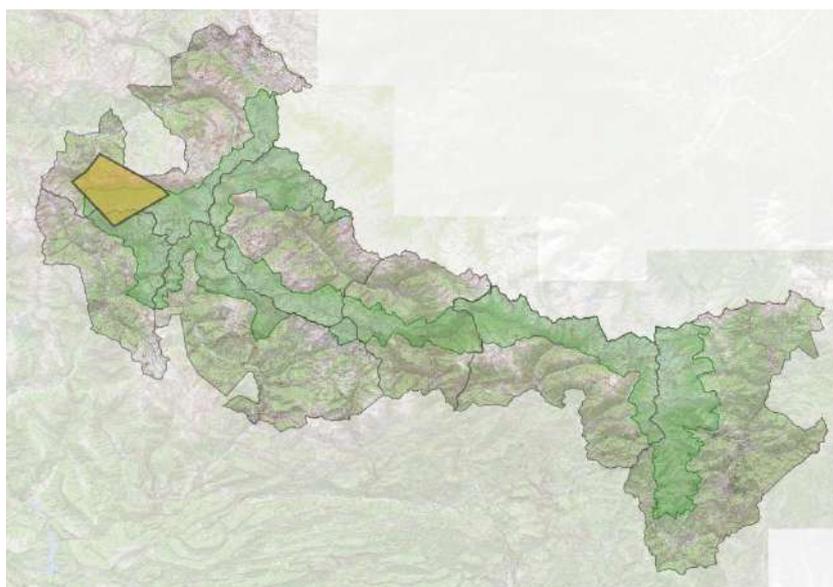
Suite à la mort de la femelle dominante en 2020, la femelle issue de sa reproduction deviendra la nouvelle louve alpha du territoire (meute orange – Figure 15b et 15d). En effet, selon l'« hypothèse de la fille favorisée » proposée par Hiraiwa-Hasegawa en 1993, les femelles héritent fréquemment du rôle de leur mère au sein de la meute (Hewison & Gaillard, 1999 ; Jedrzejewski *et al.*, 2010 ; Sidorovich *et al.*, 2007). Sa première reproduction avec un mâle alpha en 2022 puis une seconde en 2023 donneront naissance à une femelle et un mâle identifiés sur le territoire. D'après le ressenti des agents du Parc travaillant sur ce secteur, le territoire de cette meute s'étalerait davantage au nord.

Le mâle issu de la meute de 2020 (frère de la louve alpha de la meute de 2022-2023) est retrouvé sur le territoire de la Condamine jusqu'en 2023.

Globalement, les résultats issus des analyses par filiation génétique concordent avec les estimations faites grâce aux recaptures génétiques de loups présents sur ce territoire. Il en est de même avec les autres outils de suivi que sont les pièges-photos et le suivi trace (entre 2 et 5 loups recapturés ou dénombrés par les pièges-photos et traces).

Territoire et meutes des 3 évêchés

Le territoire des 3 évêchés s'étend sur **un minimum de 46 km²**, principalement dans la vallée de l'Ubaye, on le retrouve jusqu'au nord du Haut-Verdon. L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 8 loups recapturés 41 fois entre 2017 et 2023, dont un mâle ayant dispersé en 2017 avant d'être retrouvé à Mollières en 2018.



La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,2 loups ($\sigma = 1,6$) et un maximum de 5 en 2022, confirmé par les pièges-photos.

Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 2,2 et 3,8 loups (Fig. 16a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et suivis par trace reste stable, tandis que les effectifs collectés par piège-photo augmentent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 5 loups sur ce territoire (Fig. 16a).

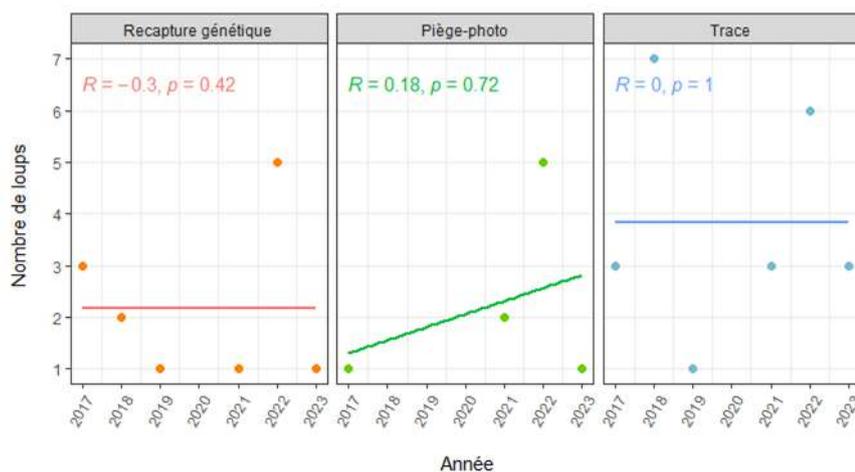
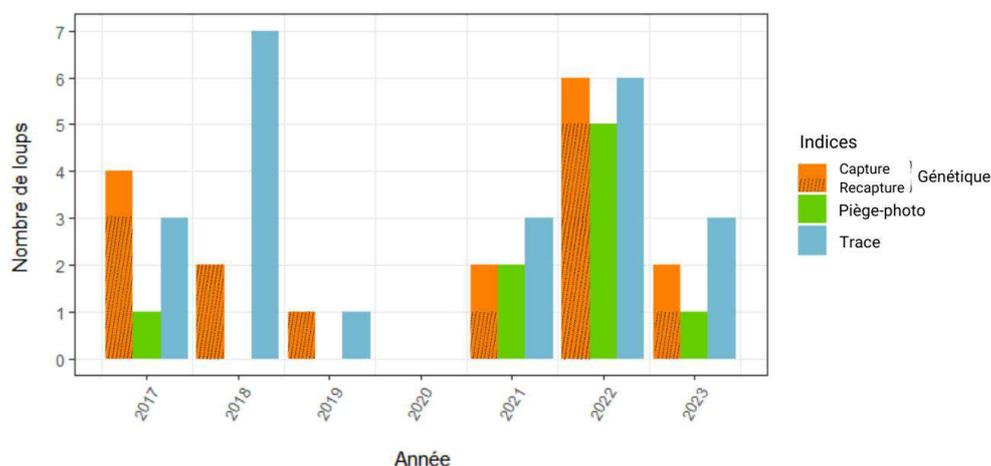


Figure 16a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 2 meutes constituées de différents individus affiliés qui se sont succédés, une première en 2017 puis une seconde en 2022.

Figure 16b: Territoires des 2 meutes successives potentielles (zone marron et rouge) identifiées sur le territoire des 3 évêchés défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

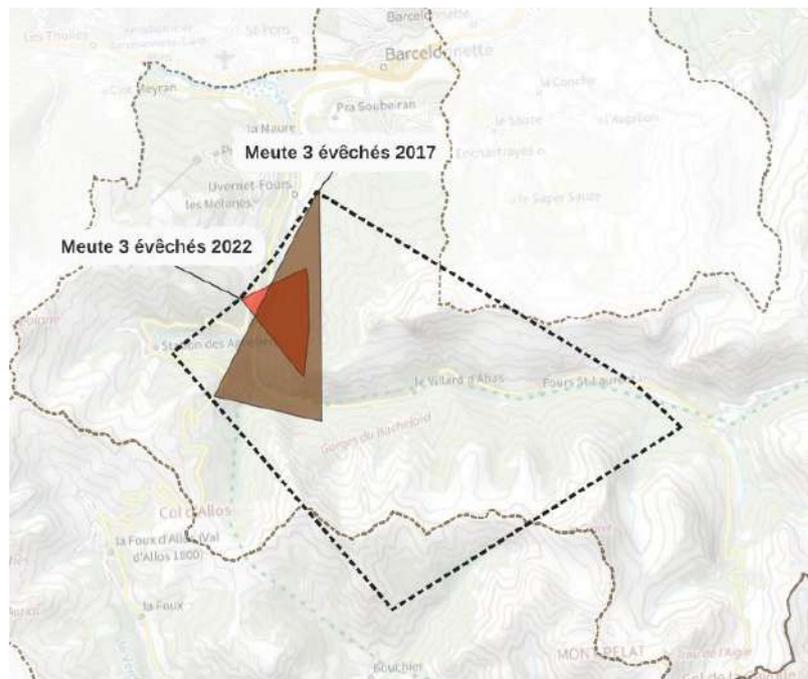


Figure 16c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2017 sur le territoire des 3 évêchés.

En 2017, une meute est identifiée sur le territoire des 3 évêchés, via la méthode de filiation génétique (meute marron – Figure 16b et 16c), lorsque la signature génétique du couple reproducteur est retrouvée chez une femelle issue de leur reproduction. Le mâle alpha trouvé aux 3 évêchés en 2017, sera retrouvé sur le territoire de Mollières en 2018 et 2019 où il aura dispersé. La femelle alpha ne sera identifiée qu'en 2017 tandis que leur fille sera encore présente sur le territoire l'année suivante.

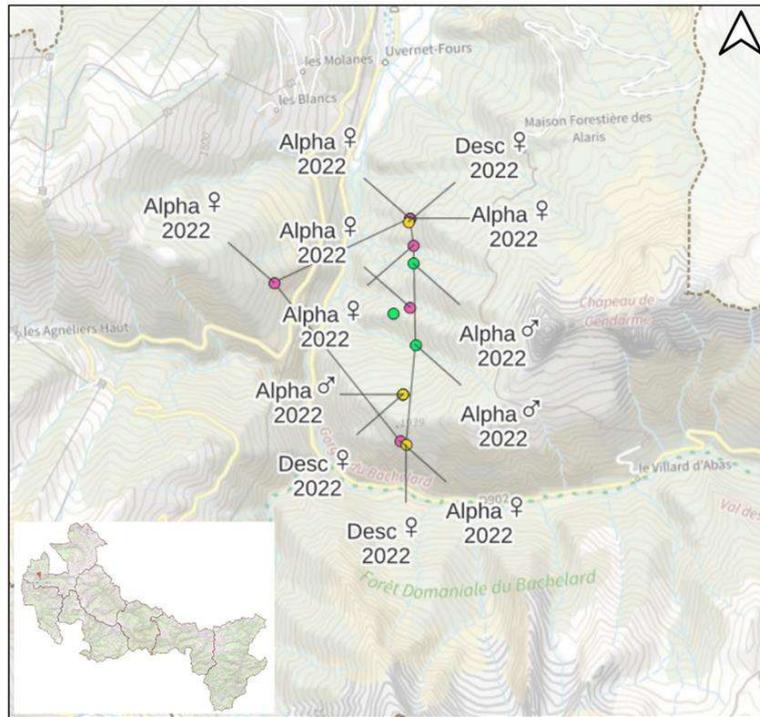


Figure 16d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2022 sur le territoire des 3 évêchés.

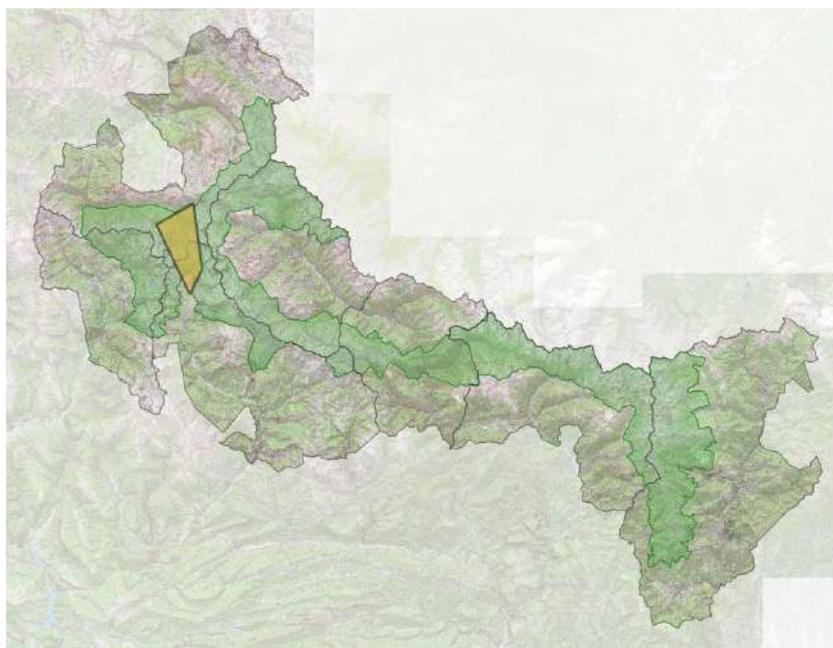
Les années suivantes, le faible nombre d'indices de présence analysés sur ce territoire ne permettront pas de révéler des possibles liens de parenté, avant l'apparition d'un nouveau couple identifié sur ce territoire en 2021. Ce couple formera une meute en 2022 avec la naissance d'une femelle (meute rouge – Figure 16b et 16d).

Avec 3 individus recapturés génétiquement en 2017, puis un creux dans les données génétiques, pièges-photos et traces jusqu'en 2021 (Fig. 16a), les résultats issus des analyses par filiation génétique concordent. Cependant, en 2022, les outils de suivi (Fig. 16a) font ressortir la présence de 5 à 6 loups sur ce territoire, contre 3 loups reliés par filiation génétique, laissant supposer l'existence d'une meute plus nombreuse.

Territoire du Col de la Cayolle

Le territoire du Col de la Cayolle s'étend sur **un minimum de 33 km²**, entre le sud de l'Ubaye et le nord du Haut-Var Cians.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 2 loups totalisant 10 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2 loups. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen de 2,2 et 3,3 loups (Fig. 17a). Depuis 2017,



très peu de génotypes ont été recapturés. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir une estimation maximale de 2 à 4 loups sur ce territoire (Fig. 17a).

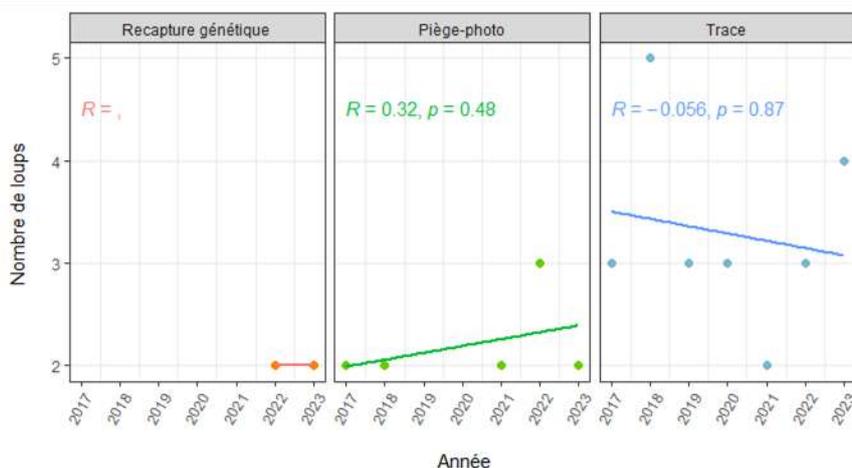
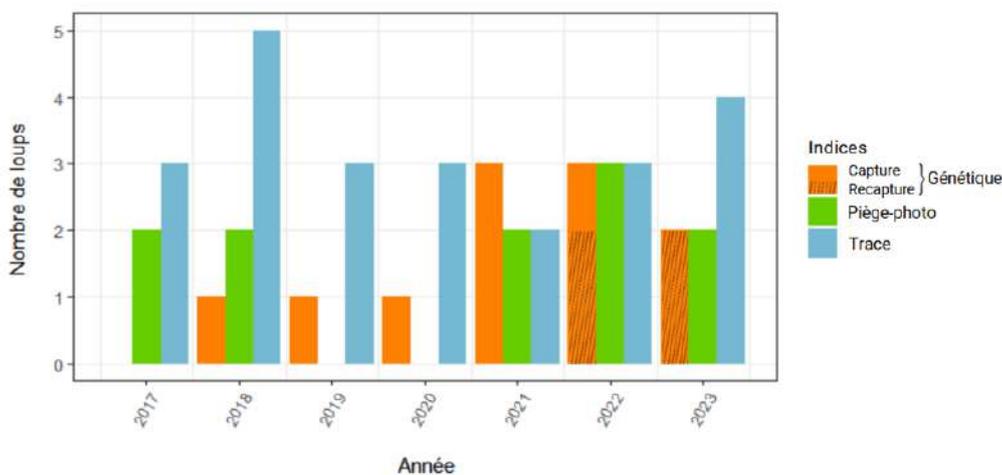


Figure 17a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

Tandis que les outils de suivi (piège-photo et suivi trace) font ressortir la présence de 2 à 3 loups se déplaçant sur le territoire du Col de la Cayolle (Fig. 17a), seulement 3 individus ont été détectés génétiquement sur ce territoire depuis 2017, et l'étude des filiations génétiques n'a fait ressortir aucun lien de parenté entre ces individus. Par ailleurs, le faible nombre de recapture de leur génotype ne permet pas de conclure à la présence potentielle d'un couple. Dans un second temps, nous avons donc élargi la zone de comparaison génétique à tout le tiers le plus au nord du Parc national du Mercantour (du Col de la Lombarde à St-Paul-sur-Ubaye en passant par Allos), mais une fois de plus, aucune ressemblance génétique n'est ressortie.

Territoire et meutes d'Allos

Le territoire d'Allos s'étend sur **un minimum de 132 km²**, principalement dans la vallée du Haut-Verdon, on le retrouve jusqu'au sud de l'Ubaye et à l'est du Haut-Var Cians.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 22 loups totalisant 87 recaptures entre 2017 et 2023, dont un mâle provenant du territoire de la Condamine. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 4,6 loups ($\sigma = 2,8$) et un maximum de 9 en 2021 tout comme en 2019 sur piège-photo. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 6 et 4,9 loups (Fig. 18a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et observés grâce aux pièges-photos augmente, tandis que l'effectif du suivi trace diminue. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 7 à 9 loups sur ce territoire (Fig. 18a).

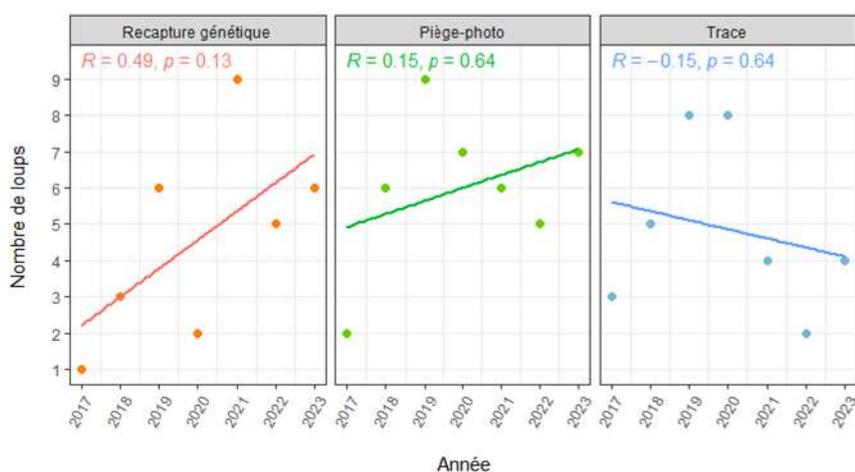
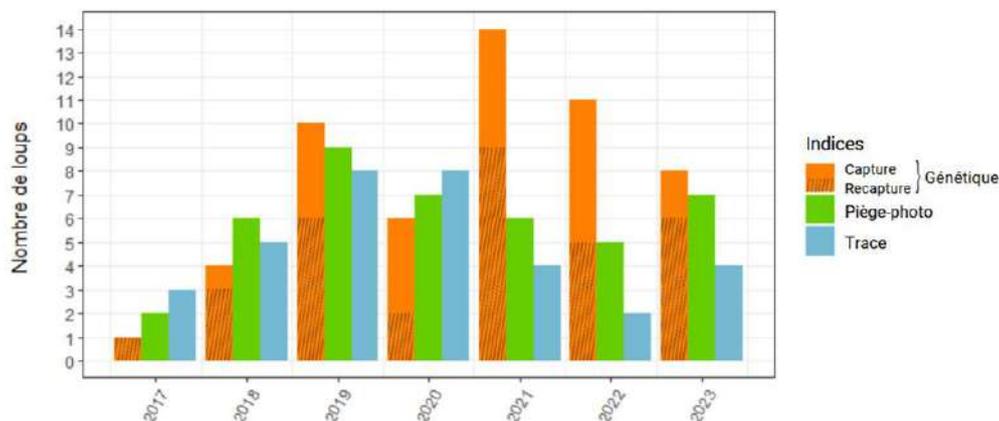
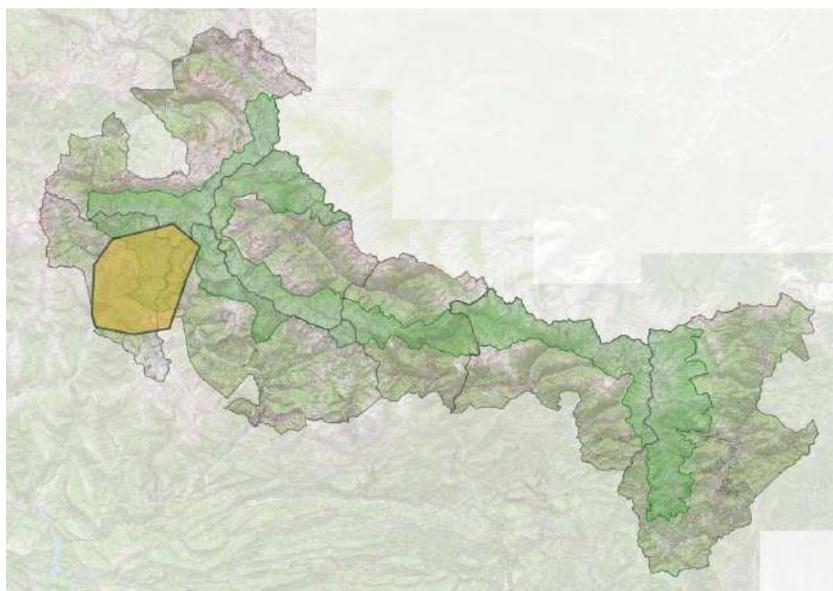


Figure 18a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 3 meutes qui se sont succédées entre 2019 et 2023.

Figure 18b: Territoires des 3 meutes potentielles (zone jaune, verte et violette) identifiées sur le territoire d'Allos défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

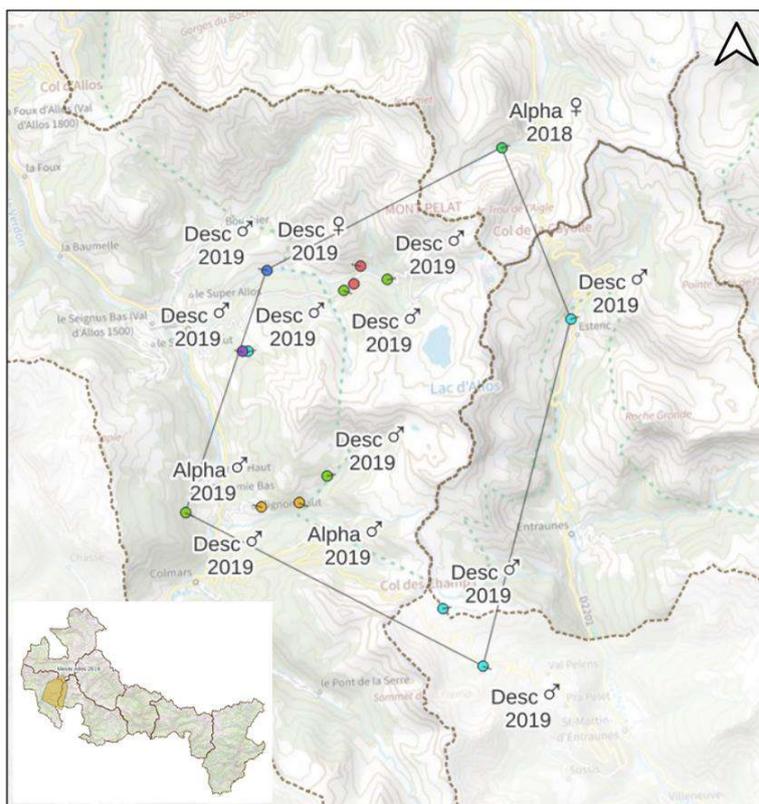
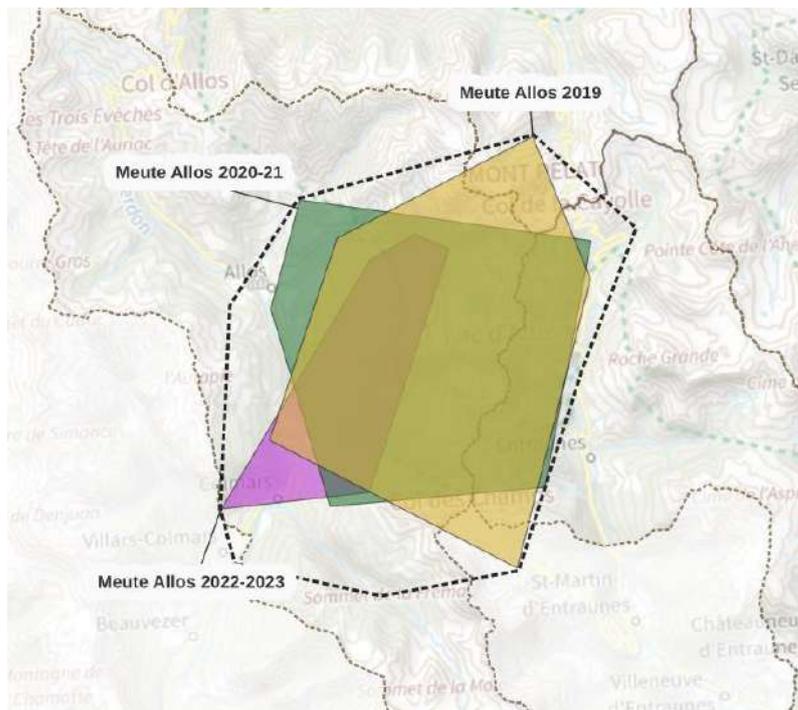


Figure 18c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2019 sur le territoire d'Allos.

C'est en 2019 que l'on trouve la première meute sur le territoire d'Allos, via la méthode de filiation génétique (meute jaune – Figure 18b et 18c). Tandis que les indices de présence du couple reproducteur étaient collectés sur ce territoire depuis 2015 pour la femelle et 2017

pour le mâle, leur signature génétique ne sera retrouvée qu'en 2019 auprès de 5 descendants : 4 mâles et 1 femelle. Les indices de présence collectés sur ce territoire appartiennent principalement à la progéniture du couple, tandis que la femelle alpha n'est plus retrouvée après 2018.

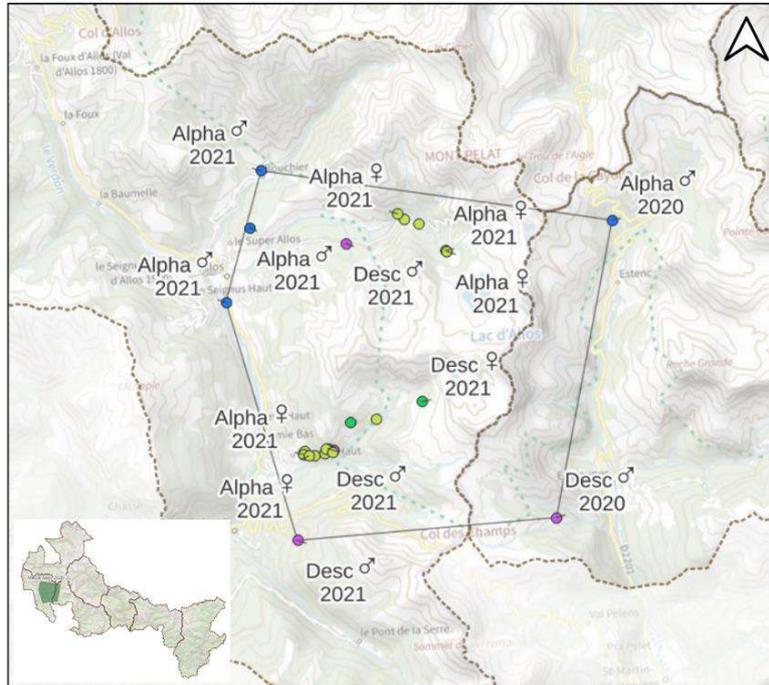


Figure 18d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2020-2021 sur le territoire d'Allos.

Le mâle alpha de la meute de 2019 est toujours présent sur le territoire. Sa signature génétique est retrouvée à l'occasion de deux reproductions avec une nouvelle femelle, en 2020 et 2021, qui engendreront un mâle et une femelle (meute verte – Figure 18b et 18d). Ce mâle dominant s'est donc reproduit pendant 3 années (2019-2021) avec un changement de femelle entre 2019 et 2020-2021. De nombreux indices génétiques de cette meute ont été collectés (N= 27) dont la moitié issue de la femelle alpha.

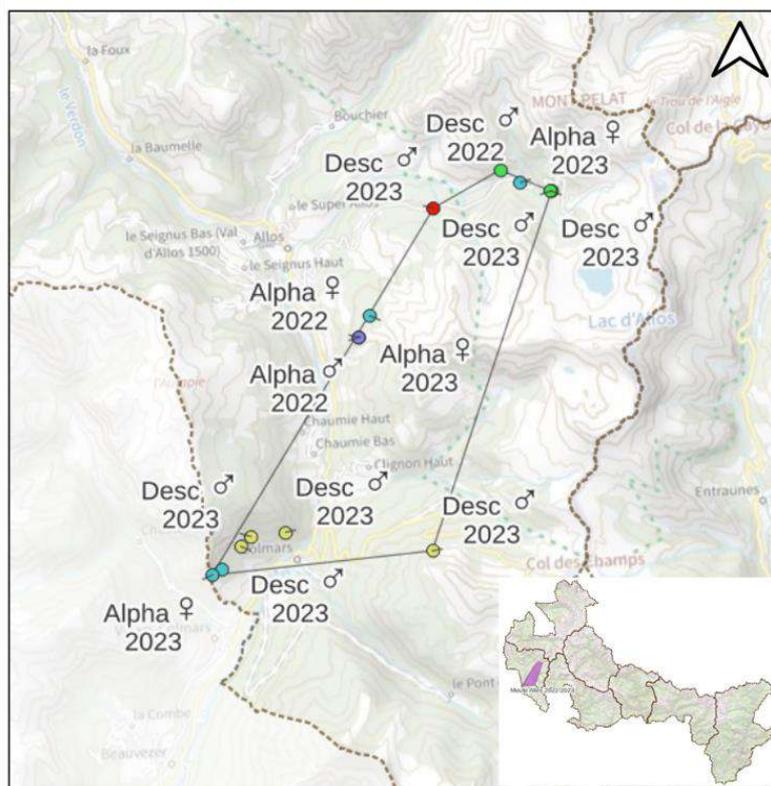


Figure 18e: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2022-2023 sur le territoire d'Allos.

En 2022 et 2023, un nouveau couple reproducteur est identifié sur le territoire d'Allos avec 3 descendants mâles (meute violette – Figure 18b et 18e).

Avec la majeure partie du territoire d'Allos en zone cœur de Parc, où les tirs de prélèvements sont interdits, aucune dépouille n'a été collecté parmi les loups constituant les 3 meutes identifiées entre 2019 et 2023.

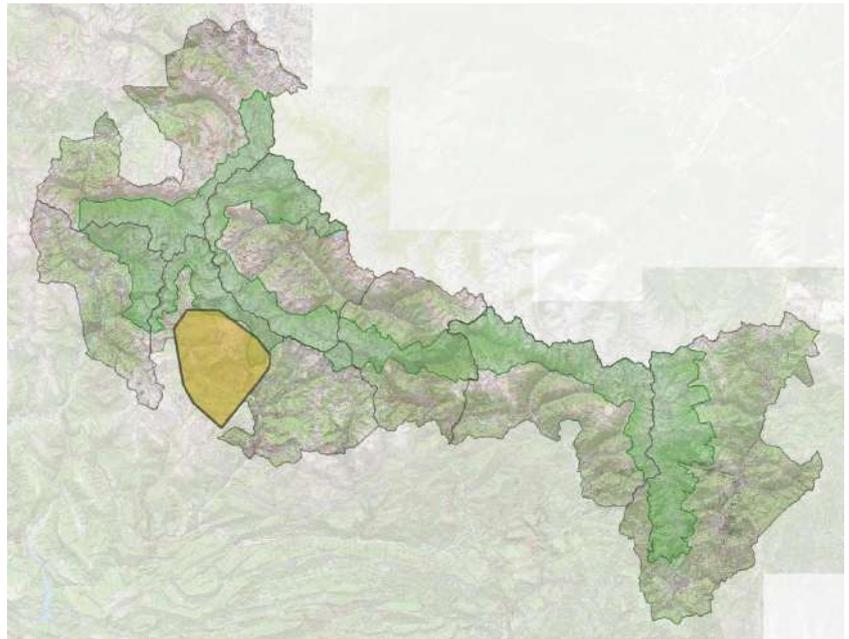
D'après le ressenti des agents du Parc, un autre territoire de meute serait à considérer au niveau du Sommet de la Mole, mais les analyses par filiation génétique n'ont rien révélé.

Globalement, les résultats issus des analyses par filiation génétique concordent avec le grand nombre de loups recapturés génétiquement sur ce territoire. Il en est de même avec les autres outils de suivi que sont les pièges-photos et le suivi trace : 9 loups dénombrés en 2019 sur une vidéo piège-photo contre 7 membres d'une même meute identifiée, et 5 loups dénombrés en 2022 à la fois par les pièges-photos et par la filiation.

Territoire et meute de l'Aspre

Le territoire de l'Aspre s'étend sur **un minimum de 101 km²**, avec sa partie haute située au sud de la vallée du Haut-Var Cians et sa partie basse en dehors du PNM.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 16 loups totalisant 70 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 4,5 loups ($\sigma = 2,3$) et un maximum de 7 en 2022. Les pièges-photos et suivis trace estiment



respectivement un effectif moyen à 5,9 et 5 loups (Fig. 19a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés augmente, tandis que les effectifs observés par pièges-photos et suivis trace diminuent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 6 à 7 loups relativement stable sur ce territoire (Fig. 19a).

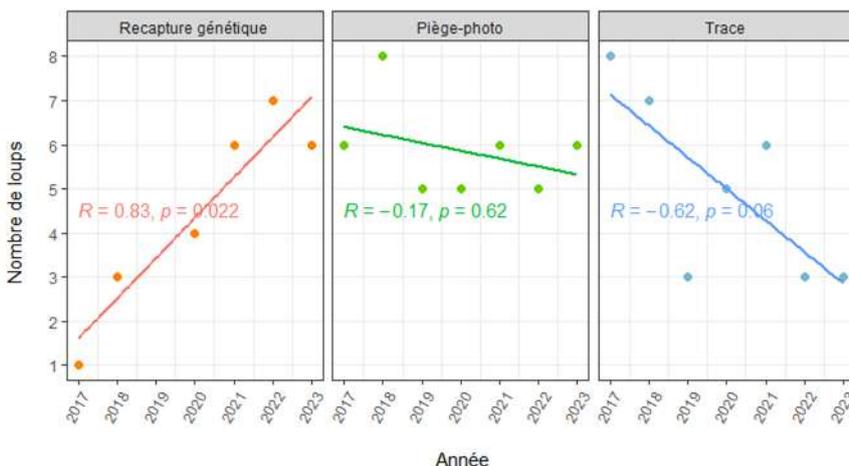
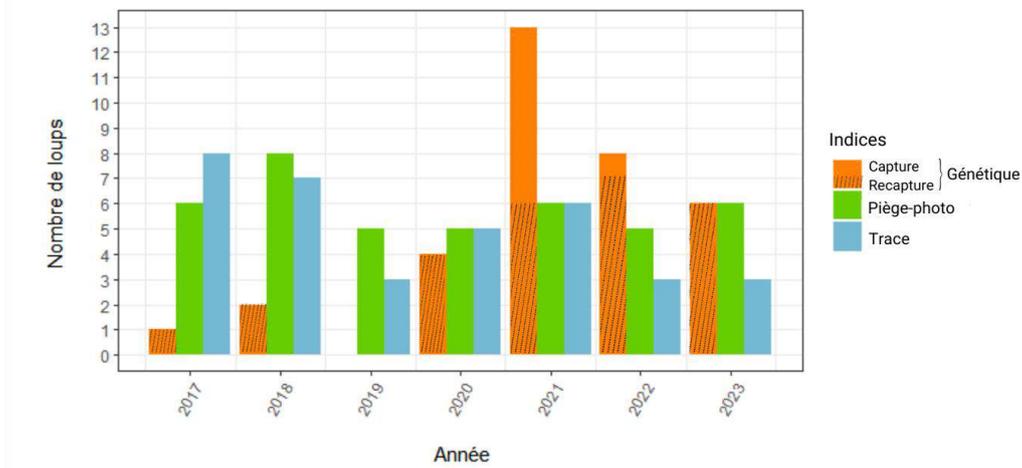


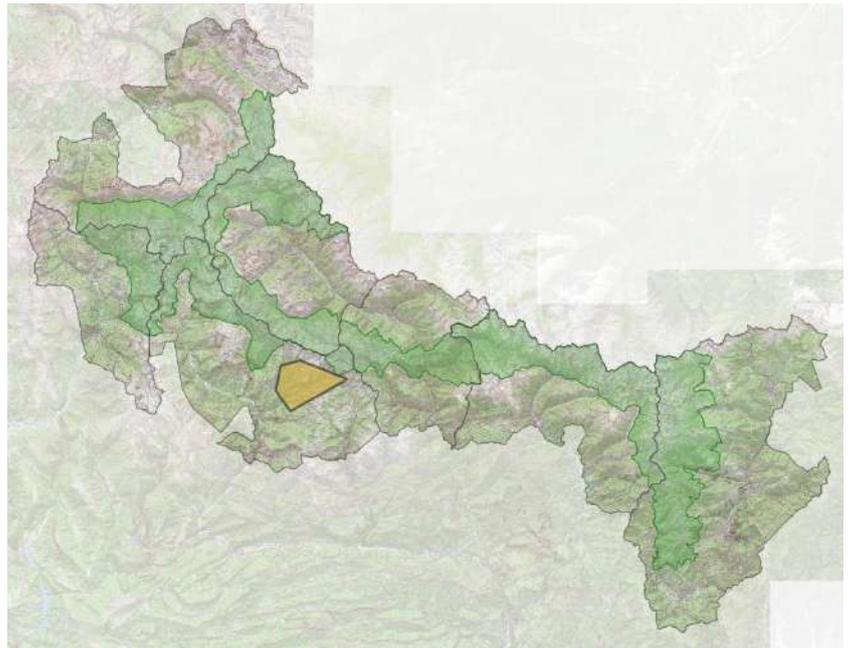
Figure 19a: En haut: Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas: Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

Sur le territoire de l'Aspre, on retrouve le même couple reproducteur depuis 4 ans (2020-2023) (meute violette – Figure 19b et 19c). On identifiera au fil des années et des reproductions successives jusqu'à 9 loups descendants de ce couple alpha : 6 femelles et 3 mâles. Cela en fait la seconde meute du Parc du Mercantour pour laquelle le plus de descendants ont été recensés grâce à la collecte d'indices de présence et l'analyse des filiations génétiques, juste derrière une meute présente sur le territoire de la Moyenne-Tinée. Les descendants génétiquement identifiés ne restent pas tous sur le même territoire au fil des années. En effet, le phénomène de dispersion favorise le départ de la plupart des loups nés les années précédentes.

Avec 6 loups dénombrés en 2021 sur une vidéo piège-photo et tout autant identifiés grâce à la filiation, on peut supposer avoir réussi à collecter les indices de présence de tous les membres de cette meute cette année-là (Fig. 19a). Il en est de même en 2022, ce qui nous permet de conclure que les résultats issus des analyses par filiation génétique concordent avec les autres outils de suivi.

Territoire et meute du Mounier

Le territoire du Mounier s'étend sur un **minimum de 28 km²**, à l'est de la vallée du Haut-Var Cians. L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 7 loups totalisant 24 recaptures entre 2017 et 2023, dont une femelle ayant dispersé en 2019 avant d'être retrouvée à la Madone en 2021. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,7 loups ($\sigma = 2,1$) et un maximum de 5 en 2021, confirmé par les pièges-photos.



Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un

effectif moyen à 4 et 4,6 loups (Fig. 20a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs du suivi trace augmentent, tandis que les effectifs observés par pièges-photos diminuent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 5 loups sur ce territoire (Fig. 20a).

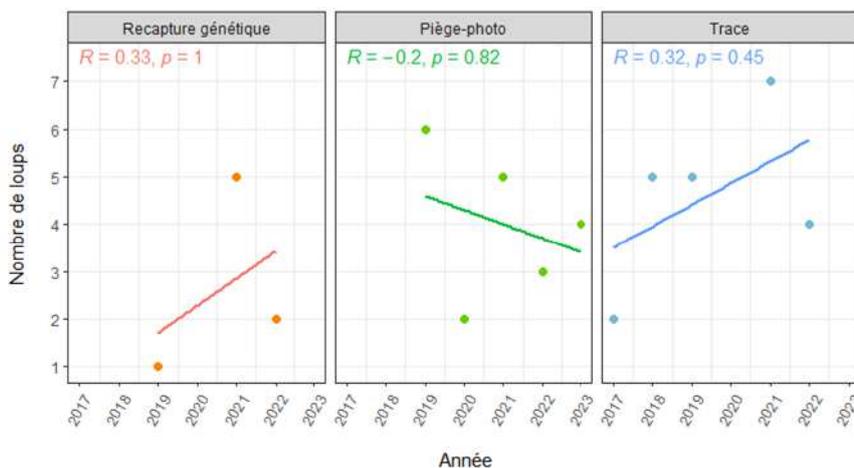
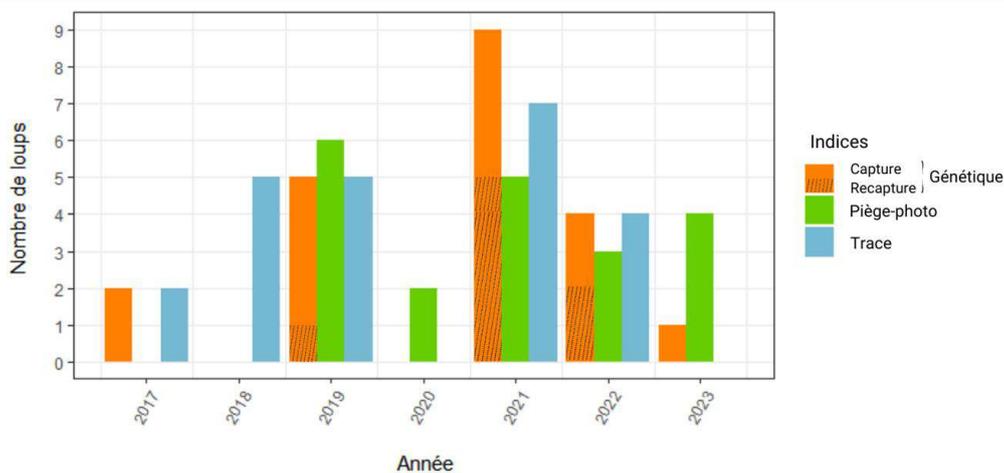


Figure 20a: En haut: Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas: Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence d'une meute en 2021.

Figure 20b: Territoire de la meute potentielle (zone rose) identifiée sur le territoire du Mounier défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

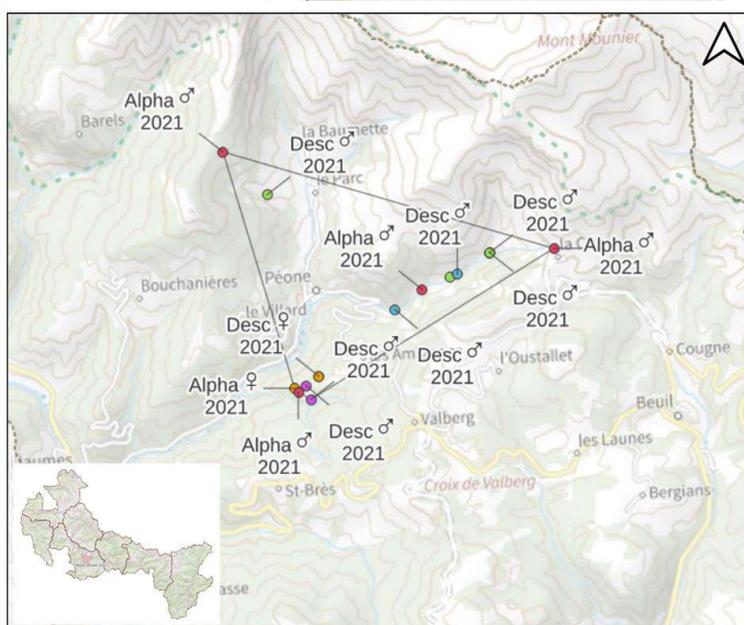
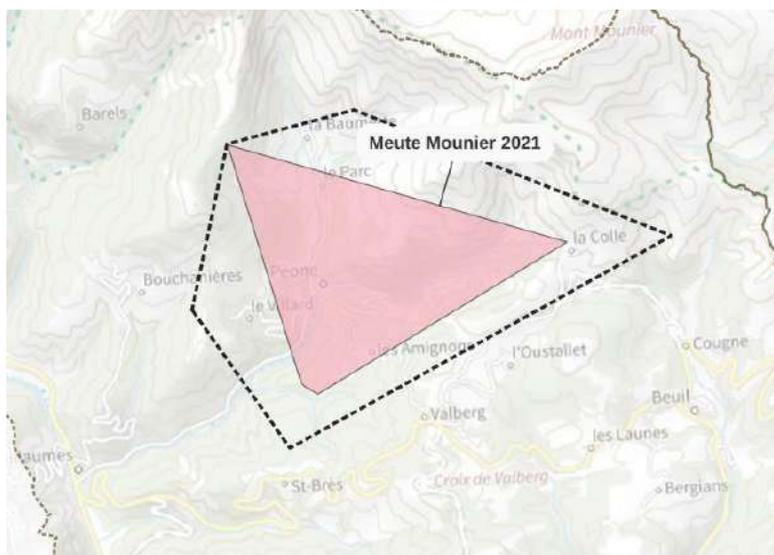


Figure 20c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2021 sur le territoire du Mounier.

C'est en 2021 que l'on trouve la première meute sur le territoire du Mounier, via la méthode de filiation génétique (meute rose – Figure 20b et 20c). La signature génétique du couple alpha sera retrouvée chez 4 descendants : 3 mâles et 1 femelle issus de leur reproduction. Tandis que la femelle alpha s'est fait abattre l'année suivante par un tir de défense (2022), aucun nouvel indice de présence de son partenaire ni de leurs descendants communs n'a été trouvé depuis 2021.

D'après le ressenti des agents, la meute du Mounier s'étendrait sur un territoire bien plus vaste que celui défini par les indices de présence collectés, s'étalant jusqu'à la limite la plus au Sud de la vallée du Haut-Var Cians.

Bien que le nombre de loup identifié par filiation concorde avec les autres outils de suivi en 2021 (Fig. 20a), on ne peut pas en dire autant pour les autres années de suivis.

Territoire et couple de St-Dalmas-le-Selvage

Le territoire de St-Dalmas-le-Selvage s'étend sur **un minimum de 38 km²**, en Haute-Tinée. L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 4 loups totalisant 34 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2 loups ($\sigma = 0,7$) et un maximum de 3 en 2022. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 1,8 et 2,1 loups (Fig. 21a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs maximums observés par piège-photo augmentent, tandis que les effectifs observés par suivis trace diminuent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 2 à 3 loups relativement stable sur ce territoire (Fig. 21a).

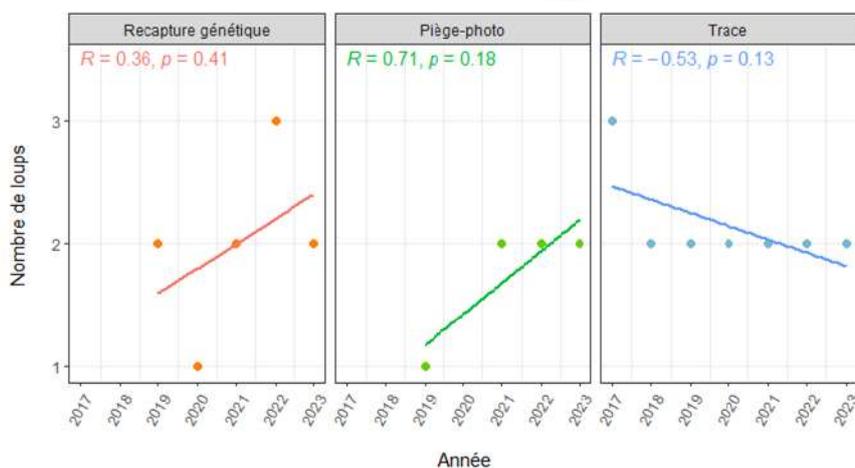
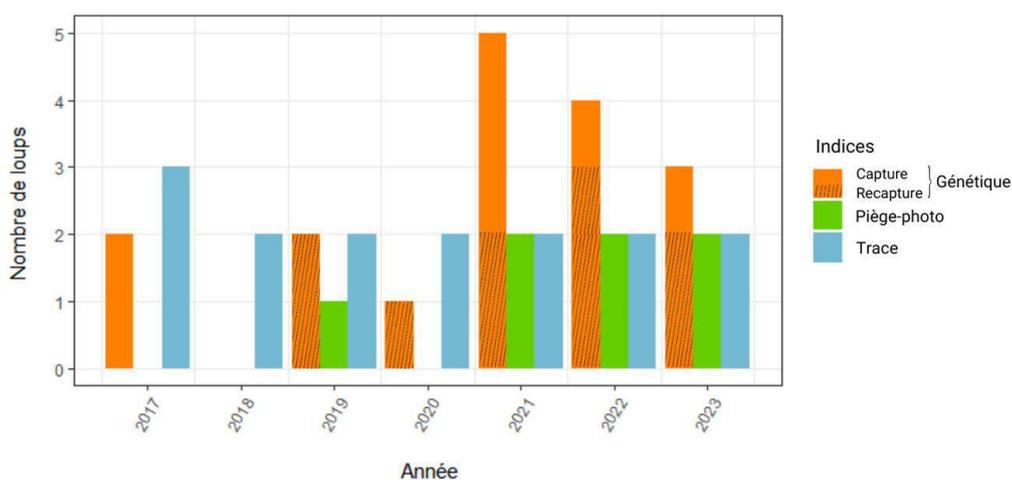
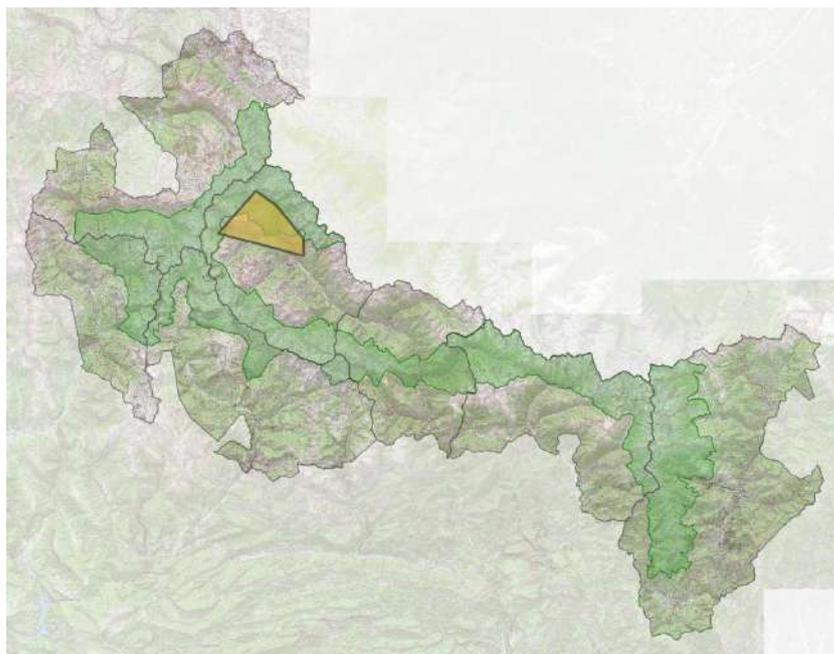


Figure 21a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence d'un couple non reproducteur en 2021-2022.

Figure 21b: Territoire du couple potentiel (zone verte) identifié sur le territoire de St-Dalmas-le-Selvage défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

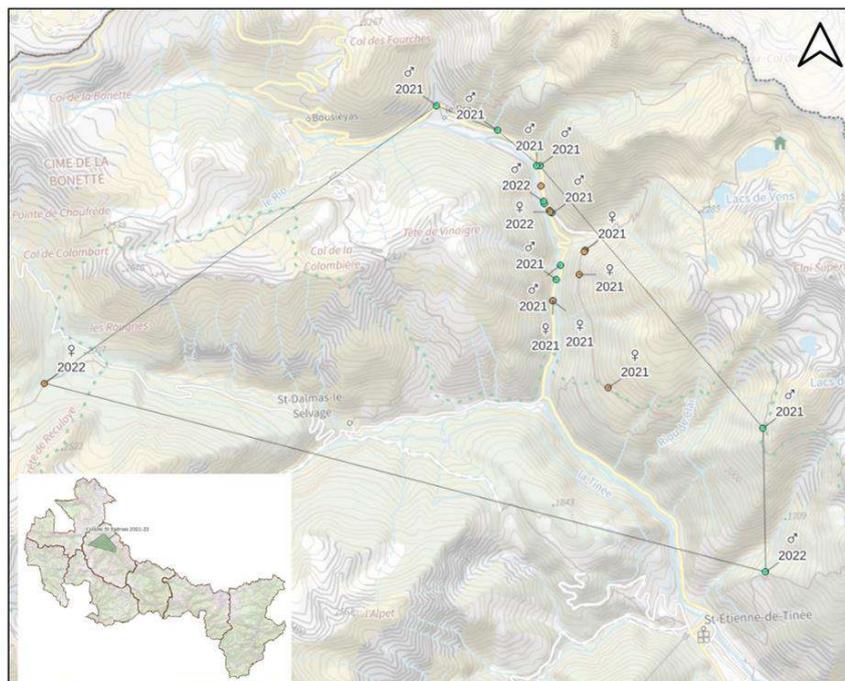
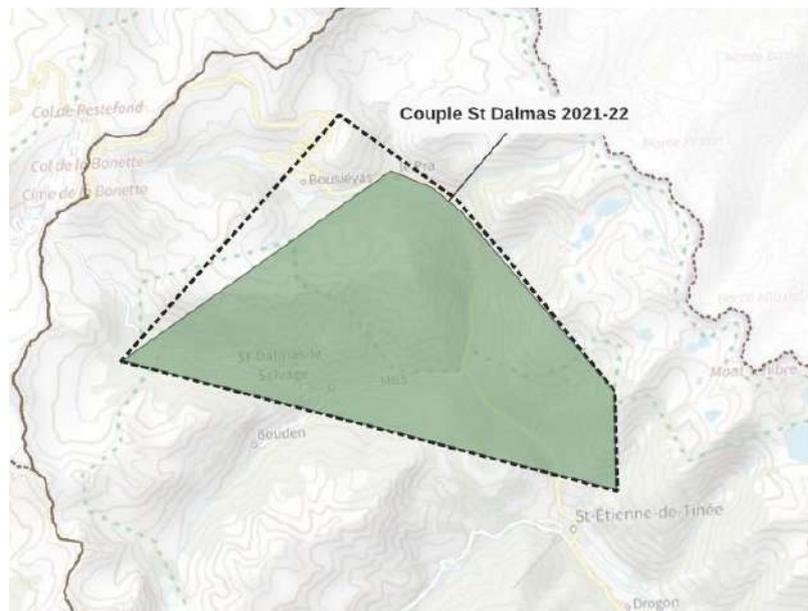


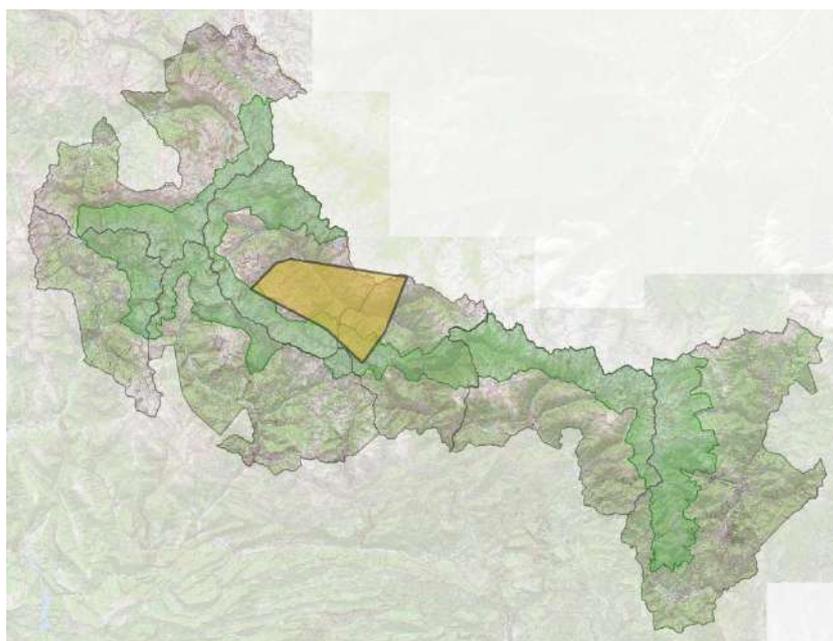
Figure 21c: Représentation spatiale du territoire du couple potentiel identifié en 2021-2022 sur le territoire de St-Dalmas-le-Selvage.

Sur le territoire de Saint-Dalmas-le-Selvage, il ne s'agit pas d'une meute, mais potentiellement d'un couple. Après une première détection dans le Haut-Var Cians en 2015, les indices de présence de la femelle, probablement dominante avec 18 recaptures sur le territoire de St-Dalmas-le-Selvage, ont été collectés à proximité de ceux d'un mâle en 2021 et 2022, dont le génotype a été échantillonné à 11 reprises. Bien que, d'après les agents du Parc, des indices de reproduction ont été constatés sur le terrain, aucune descendance n'a été identifiée par la méthode de filiation génétique. Ces résultats s'accordent avec les données issues des pièges-photos qui dénombrent au maximum 2 loups par observation.

Territoire et meutes d'Auron

Le territoire d'Auron s'étend sur **un minimum de 107 km²**, principalement dans la vallée de la Haute-Tinée, on le retrouve jusqu'à l'est de la Moyenne vallée de la Tinée.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 9 loups totalisant 33 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,8 loups ($\sigma = 1,3$) présent sur ce territoire, avec un maximum de 5 en 2021 confirmé par les pièges-photos.



Les pièges-photos et suivis trace estiment tous deux un effectif moyen à 3,8 loups (Fig. 22a). Depuis 2017, les 3 outils de suivi montrent une augmentation du nombre de loups, bien que les recaptures diminuent ces 3 dernières années, avec une stabilisation du nombre de loup observé par piège-photo autour de 4 individus (Fig. 22a).

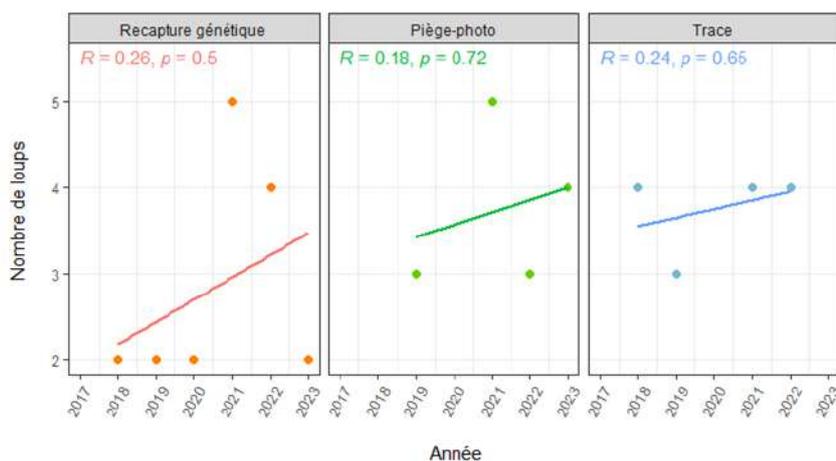
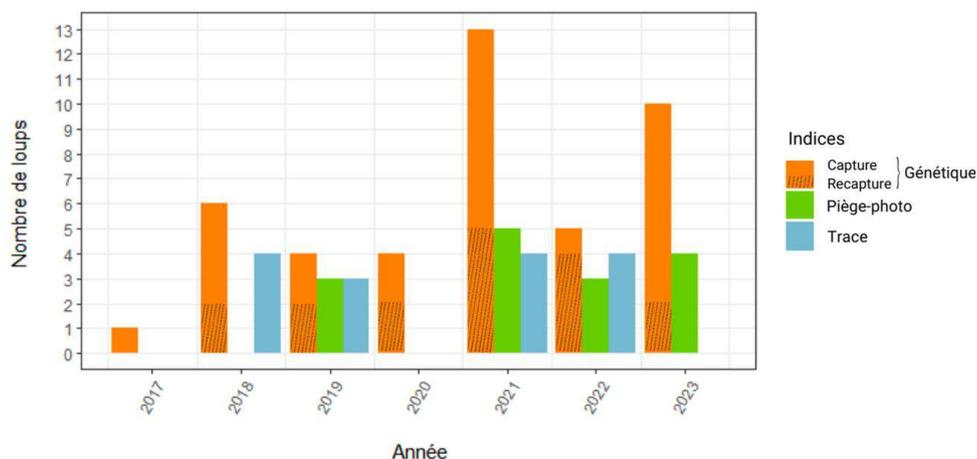


Figure 22a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 3 meutes constituées de différents individus affiliés, qui se sont succédés entre 2018 et 2023.

Figure 22b: Territoires des 3 meutes potentielles (zone grise, rose et orange) identifiées sur le territoire d'Auron défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

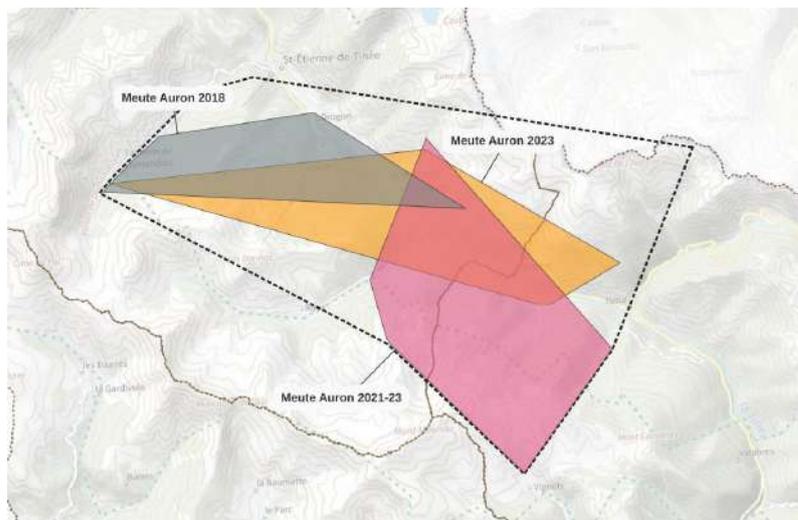


Figure 22c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2018 sur le territoire d'Auron.

En 2018, une première meute a été identifiée génétiquement sur le territoire d'Auron grâce à la présence du couple alpha et de sa descendance, constituée d'une femelle et d'un mâle dont le génotype a été découvert avec sa dépouille (meute grise - Figure 22b et 22c). Le génotype de la femelle alpha a été collecté jusqu'en 2021 sur ce territoire, tandis que les autres membres de la meute n'ont pas été retrouvés, ni d'autres descendants.

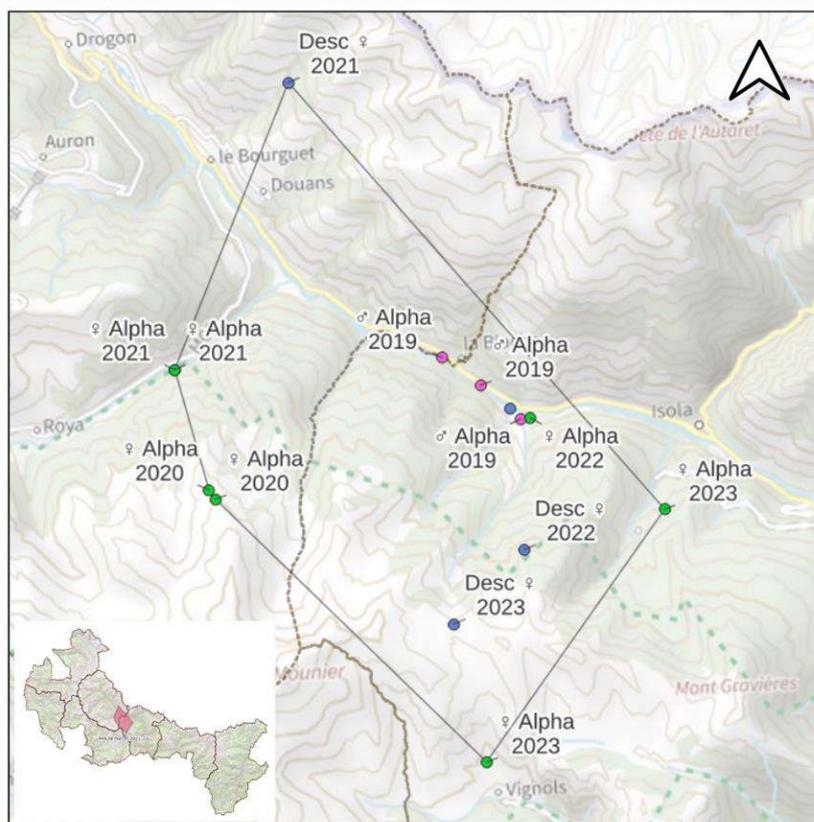


Figure 22d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2021-2023 sur le territoire d'Auron.

En 2021, une autre meute est identifiée sur le territoire d'Auron avec la découverte d'une femelle issue de la reproduction du couple alpha (meute rose - Figure 22b et 22d). Bien que la louve dominante n'ait été échantillonnée qu'en 2019, le génotype de son partenaire ainsi que celui de leur fille ont été collectés jusqu'en 2023.

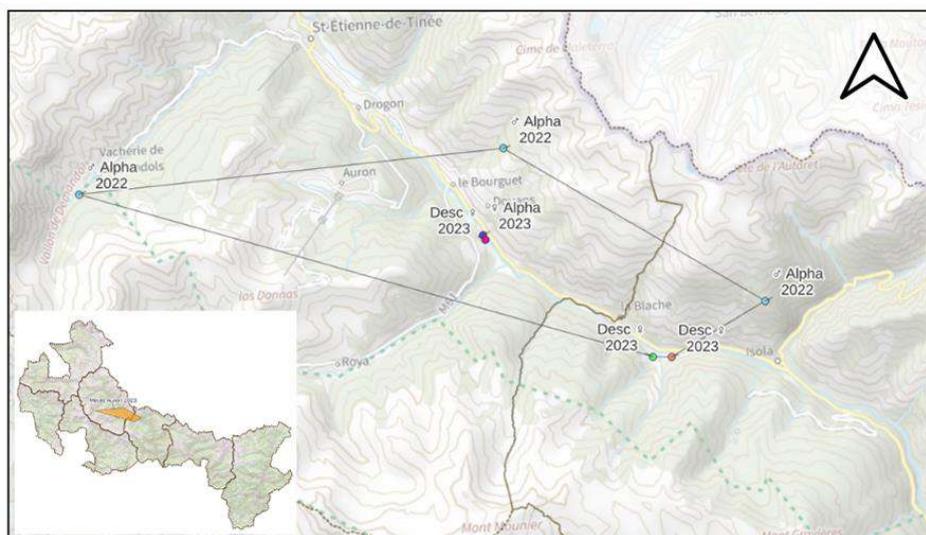


Figure 22e: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2023 sur le territoire d'Auron.

En 2023, une nouvelle meute est identifiée, composée d'un couple alpha et de leur 3 descendants, toutes des femelles (meute orange - Figure 22b et 22e).

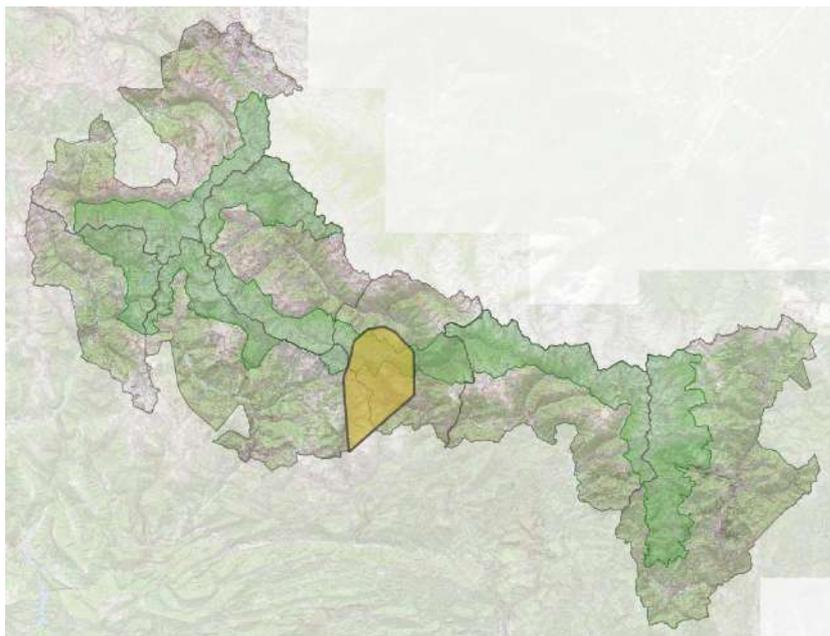
En accord avec les indices de reproduction recueillis par les agents du Parc, ce territoire témoigne de nombreuses reproductions. Il se caractérise par un renouvellement total des individus formant les couples reproducteurs à chaque découverte de nouvelle meute.

A l'arrivée de la meute de 2023 (meute orange - Figure 22e), la meute 2021-2023 précédemment identifiée (meute rose - Figure 22d) cède son territoire. Cependant, elle semble toujours constituée puisque les indices de leur présence ont été collectés en 2023 au sud d'Isola et près de Vignols, au chevauchement avec la meute de la Moyenne-Tinée (Fig. 23c).

La concordance entre les résultats issus de la filiation et ceux issus des autres outils de suivi n'est que partielle (Fig. 22a). En effet, hormis les observations collectées par piège-photo en 2023, certaines données semblent incomplètes.

Territoire et meute de la Moyenne-Tinée

Le territoire de la Moyenne-Tinée s'étend sur **un minimum de 80 km²**, principalement dans la Moyenne vallée de la Tinée, on le retrouve jusqu'à l'est du Haut-Var Cians. L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 11 loups totalisant 64 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 4 loups ($\sigma = 2$) et un maximum de 7 en 2022. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un



effectif moyen à 5,6 et 3,8 loups (Fig. 23a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs maximums observés par piège-photo augmentent, tandis que les effectifs observés par suivis trace diminuent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 7 à 9 loups sur ce territoire (Fig. 23a).

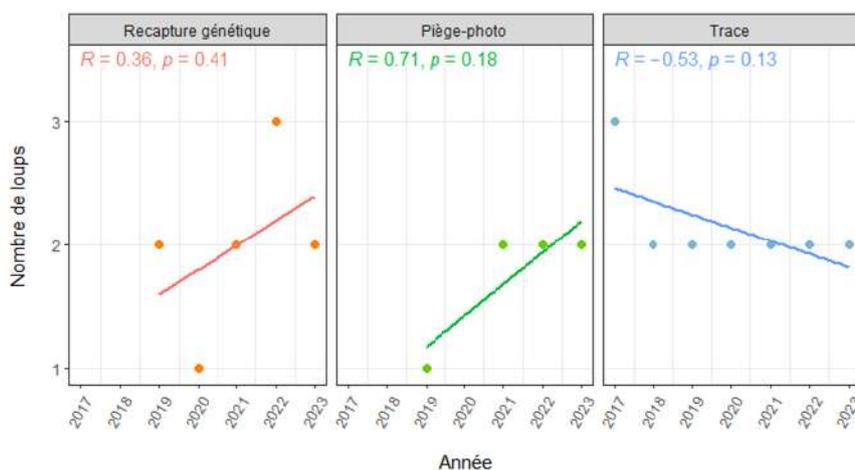
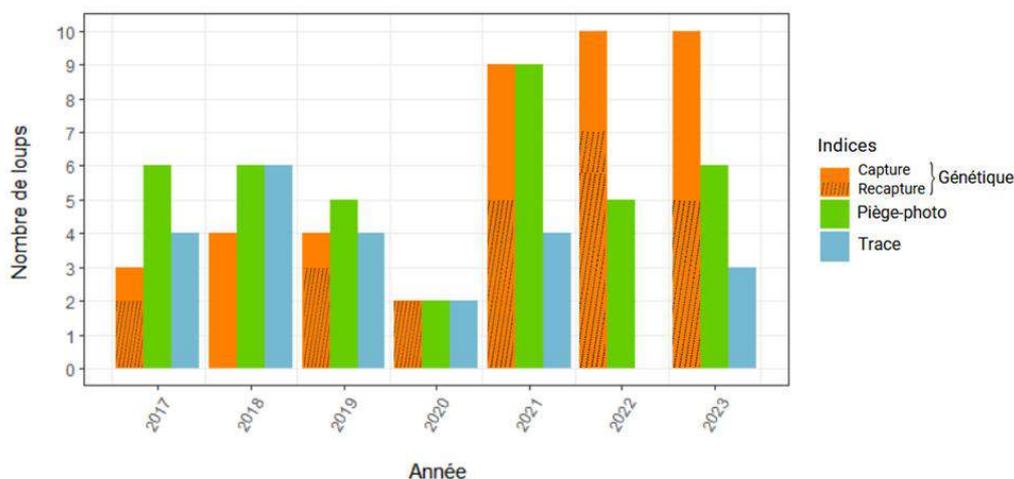


Figure 23a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence d'une meute entre 2017 et 2022.

Figure 23b: Territoire de la meute potentielle (zone marron) identifiée sur le territoire de la Moyenne-Tinée défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

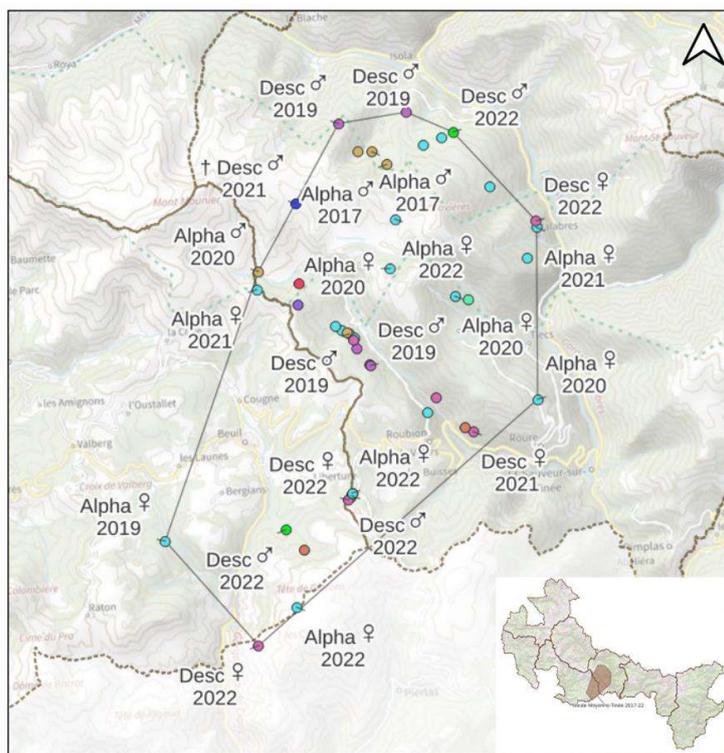
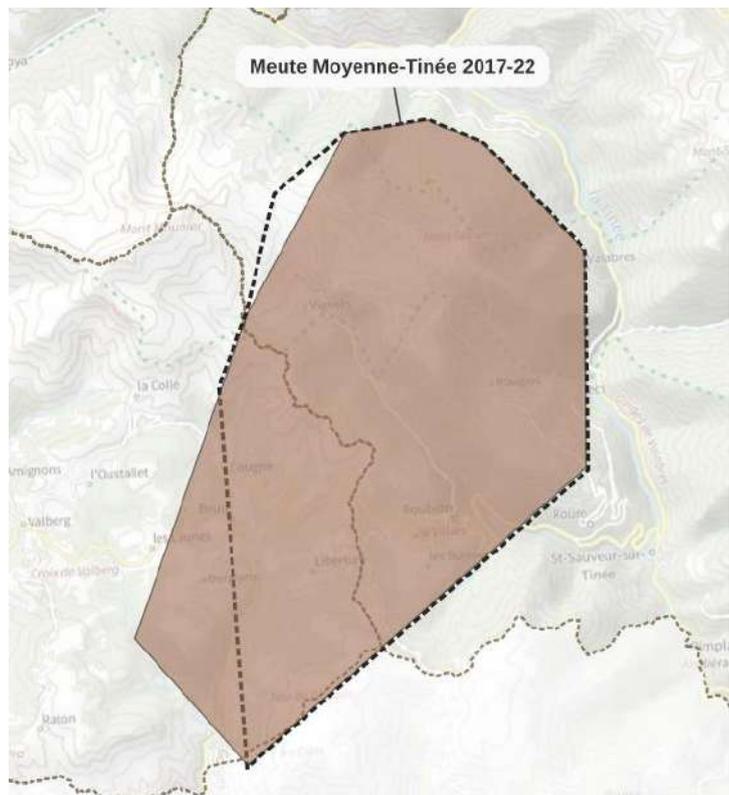


Figure 23c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée entre 2017 et 2022 sur le territoire de la Moyenne-Tinée.

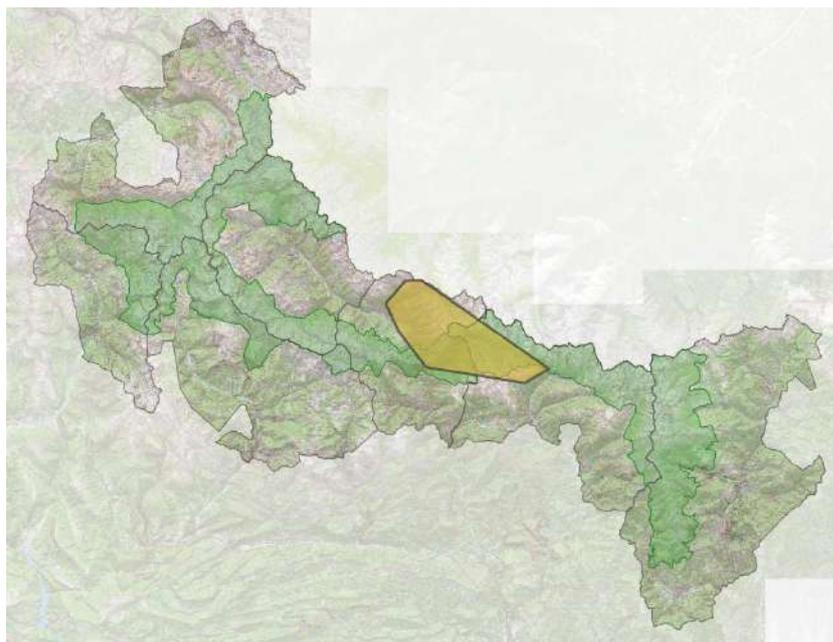
Sur le territoire de la Moyenne-Tinée, on retrouve le même couple reproducteur depuis 6 ans (2017-2022), ce qui en fait la plus ancienne meute présente dans le Parc national du

Mercantour (meute marron – Figure 23b et 23c). On identifiera au fil des années et des reproductions successives jusqu'à 10 loups descendants de ce couple alpha : 3 femelles et 7 mâles (dont 2 morts). Ce qui en fait la meute pour laquelle le plus de descendants ont été recensés grâce à la collecte d'indices de présence et l'analyse des filiations génétiques. Les descendants génétiquement identifiés ne restent pas tous sur le même territoire au fil des années. En effet, le phénomène de dispersion favorise le départ de la plupart des loups nés les années précédentes.

Avec un maximum de 9 loups dénombrés en 2021 sur une vidéo piège-photo et 5 par filiation génétique, on peut supposer ne pas avoir collecté les indices de présence de tous les membres de cette meute cette année-là (Fig. 23a). Il en est de même pour les autres années, sauf en 2022 où les chiffres coïncident. D'après les observations faites par pièges-photos en 2023, on peut supposer que la meute est toujours présente sur le territoire, bien que la filiation génétique ne nous le confirme pas.

Territoire et meutes de Mollières

Le territoire de Mollières **s'étend sur un minimum de 111 km²**, principalement dans la Moyenne vallée de la Tinée, elle est aussi bien présente à l'ouest de la Vésubie. L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 23 loups totalisant 169 recaptures entre 2017 et 2023, dont un mâle provenant de la meute des 3 évêchés. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 7 loups ($\sigma = 3,2$) et un maximum de 12 en 2021. Les



pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 6 et 4,8 loups (Fig. 24a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs maximums observés par piège-photo augmentent, tandis que les effectifs observés par suivis trace diminuent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 8 à 12 loups sur ce territoire (Fig. 24a).

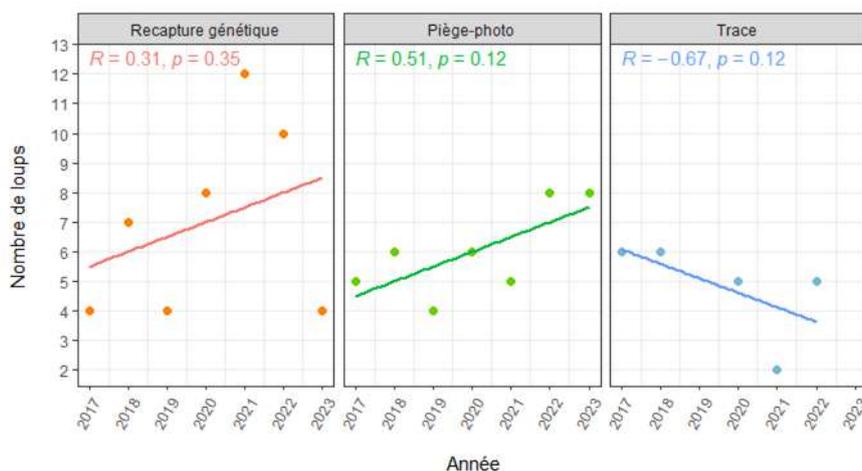
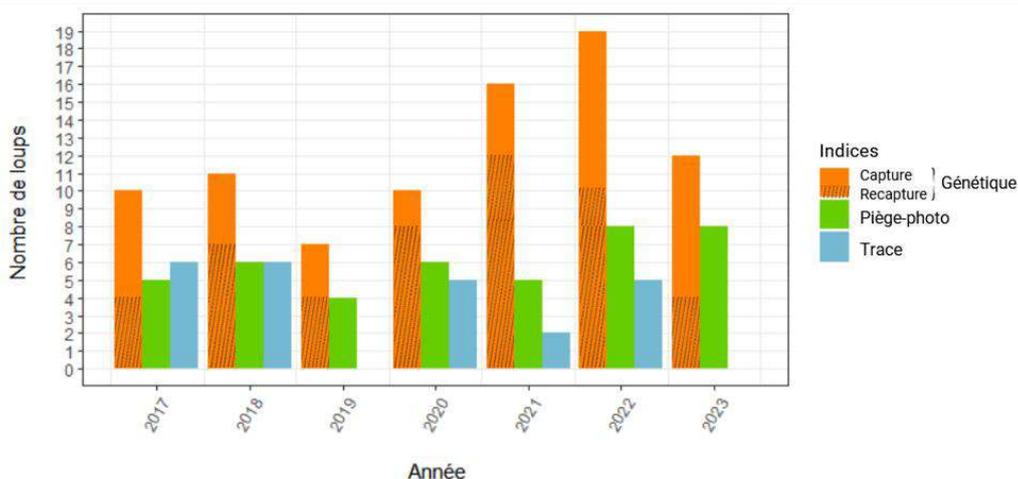


Figure 24a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 3 meutes, constituées de différents individus affiliés, qui se sont succédés entre 2017 et 2022.

Figure 24b: Territoires des 3 meutes potentielles (zone rouge, bleue et orange) identifiées sur le territoire de Mollières défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

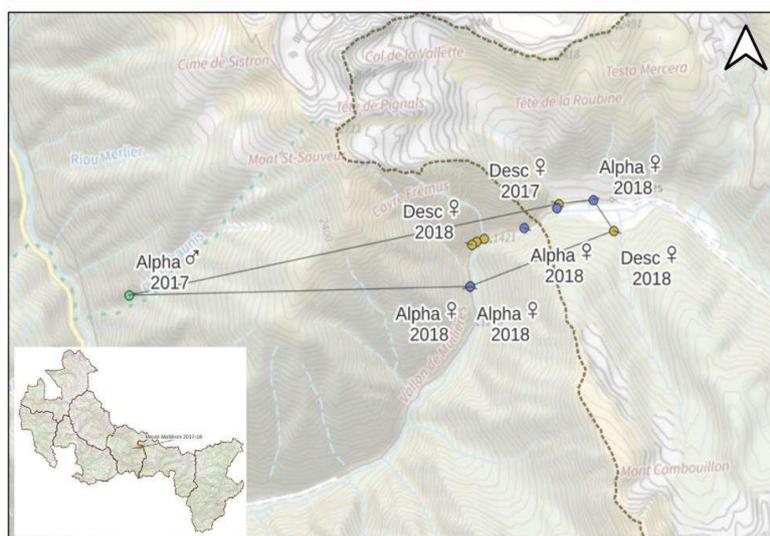
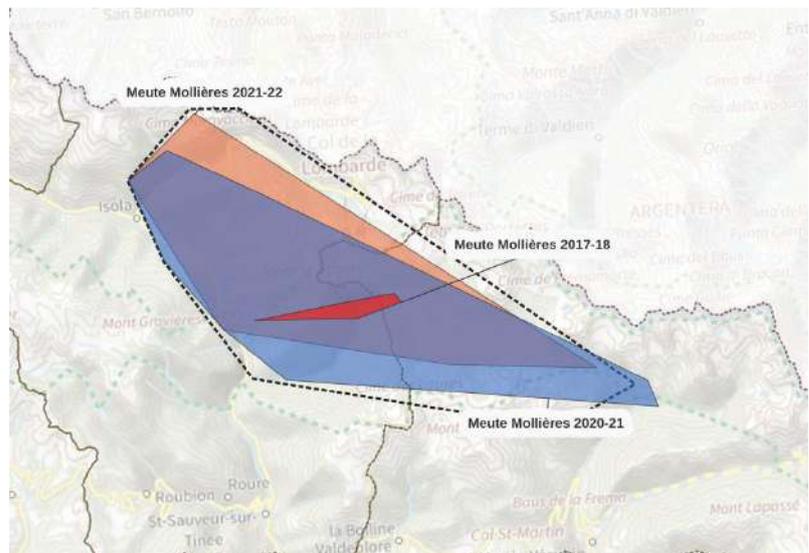


Figure 24c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2017-2018 sur le territoire de Mollières.

En 2017, une meute est identifiée sur le territoire de Mollières, via la méthode de filiation génétique (meute rouge – Figure 24b et 24c), lorsque la signature génétique du couple reproducteur est retrouvée chez une femelle issue de leur reproduction. Le mâle alpha ne sera plus retrouvé l'année suivante tandis que sa partenaire et leur descendance seront de nouveau identifiés sur le territoire en 2018.

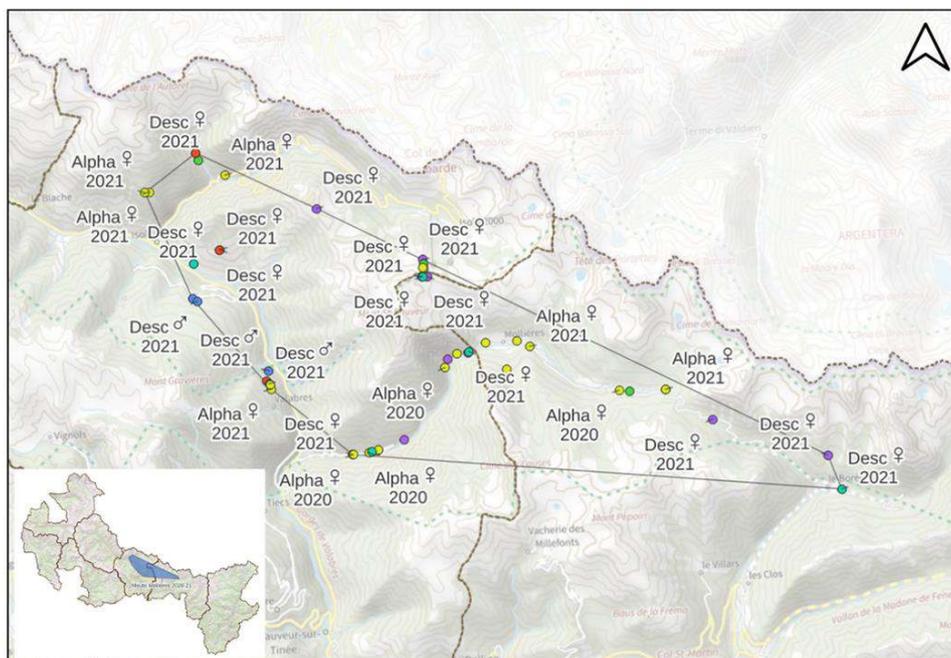


Figure 24d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2020-2021 sur le territoire de Mollières.

En 2020 et 2021, un nouveau couple reproducteur est identifié sur le territoire de Mollières, leur signature génétique est retrouvée chez 4 descendants : 3 femelles et 1 mâle (meute bleue – Figure 24b et 24d). Tandis que le mâle alpha se fait abattre par un tir de défense, 2 des descendants sont retrouvés sur le territoire jusqu'en 2022.

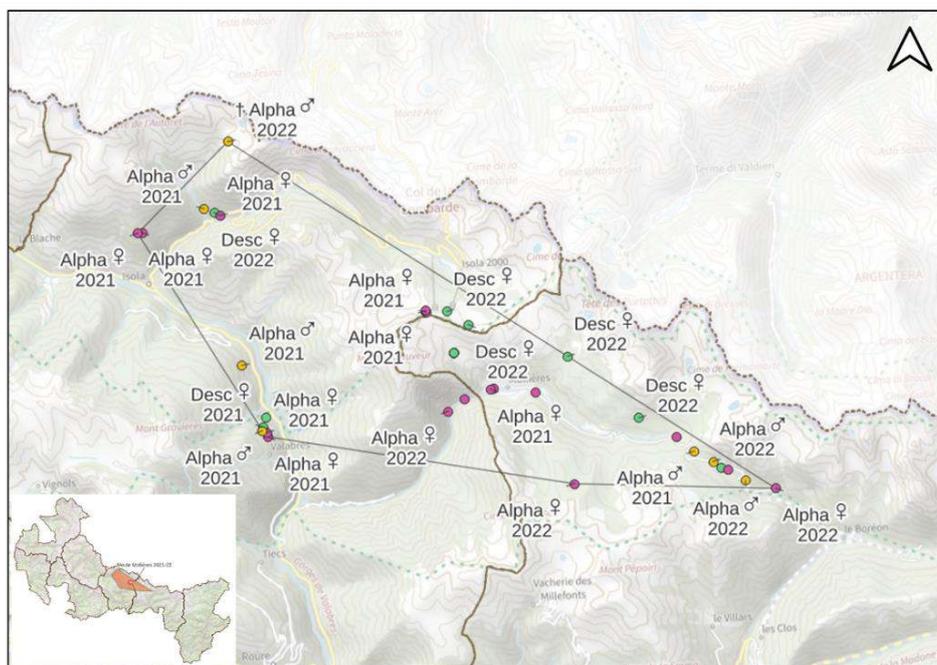


Figure 24e: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2021-2022 sur le territoire de Mollières.

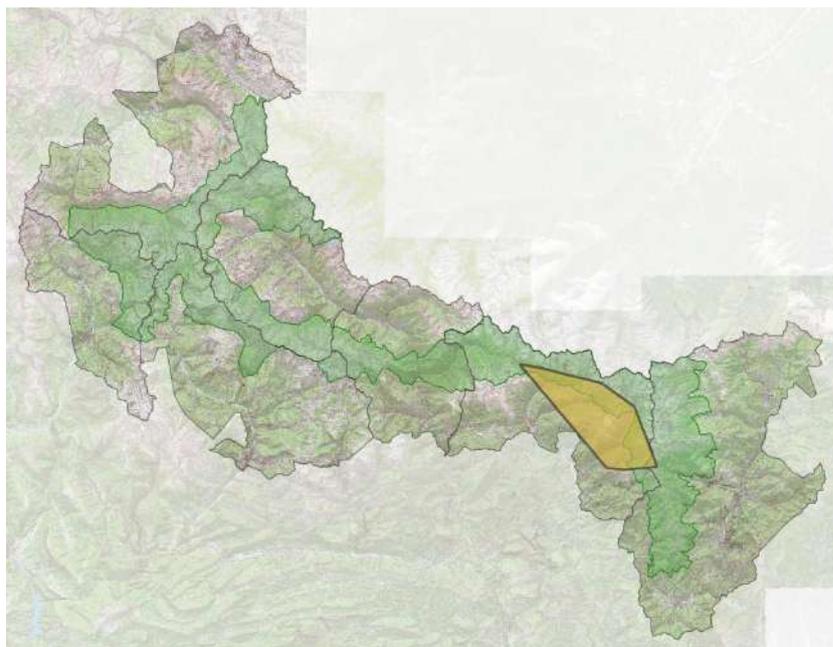
Suite à la mort du premier mâle dominant (meute 2020-2021), la femelle alpha trouve un nouveau partenaire avec lequel elle se reproduit en 2021, donnant naissance à une femelle (meute orange – Figure 24b et 24e). En 2022, alors que tous les membres de cette meute sont de nouveaux identifiés sur le territoire de Mollières, un tir de prélèvement va une nouvelle fois abattre le mâle dominant (meute 2021-2022). En 2023, les indices de présence de la louve alpha et de sa fille sont collectés sur le territoire.

Avec 6 loups dénombrés en 2020 par piège-photo et tout autant identifiés grâce à la filiation, on peut supposer avoir réussi à collecter les indices de présence de tous les membres de la meute présente en 2020-2021 (Fig. 24a). Pour les autres années, le nombre d'indices génétiques utilisés pour tester la filiation semble insuffisant pour avoir une vision complète de la composition des meutes successives présentes puisque de nombreux loups ont été observés ensemble sur les pièges-photos. Toujours d'après cet outil, 8 loups ont été observés ensemble en 2022 et 2023, ce qui suggère de nouvelles reproductions.

Territoire et meutes de la Madone de Fenestre

Le territoire de la Madone de Fenestre **s'étend sur un minimum de 84 km²** dans la vallée de la Vésubie.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 15 loups totalisant 61 recaptures entre 2017 et 2023, dont une femelle provenant du Mounier. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 3,8 loups ($\sigma = 1$) et un maximum de 5 en 2017 et 2019.



Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 4,4 et 2,7 loups (Fig. 25a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs observés par suivi trace diminuent, tandis que les effectifs maximums observés par piège-photo augmentent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 4 à 7 loups sur ce territoire (Fig. 25a).

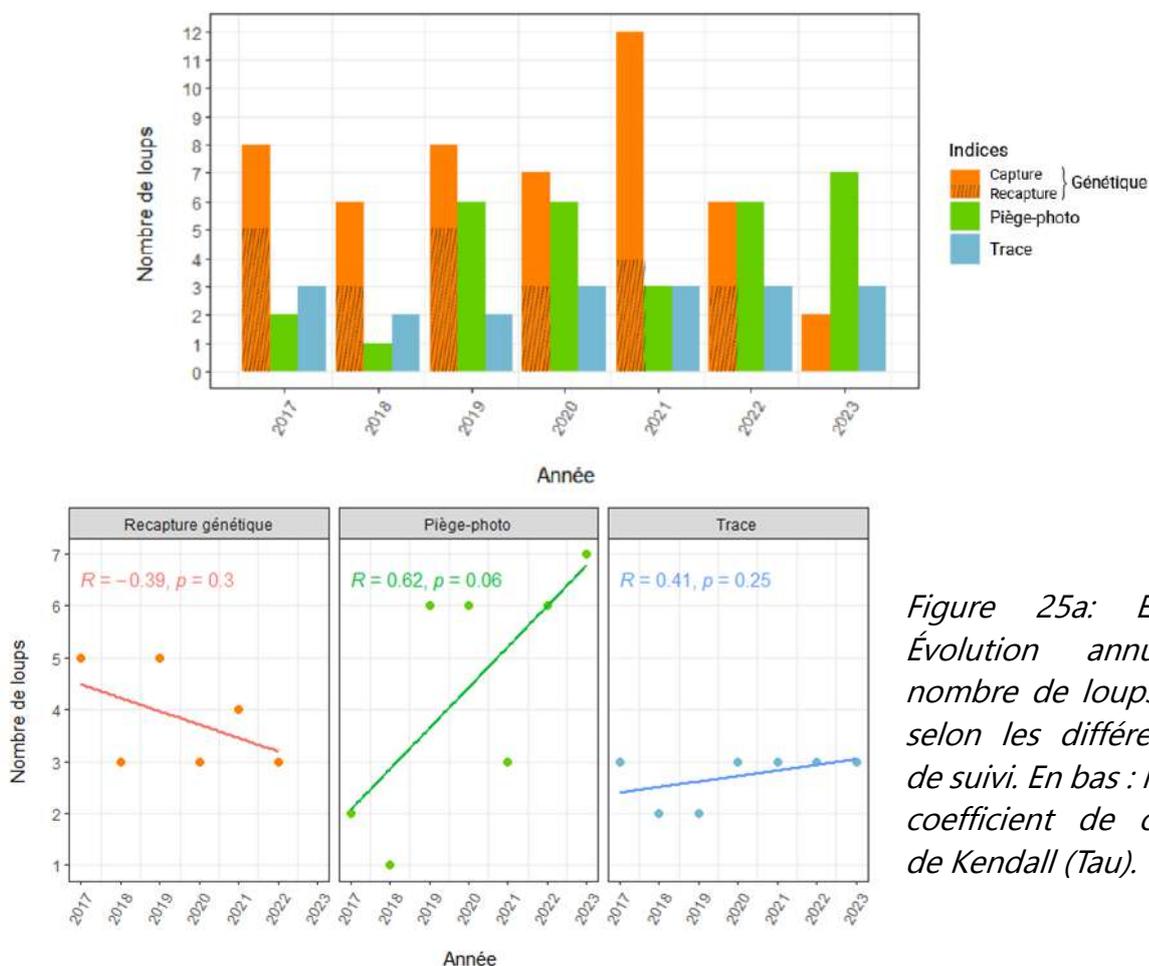


Figure 25a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 2 meutes constituées de différents individus affiliés, qui se sont succédés entre 2019 et 2022.

Figure 25b: Territoires des 2 meutes successives potentielles (zone bleue et marron) identifiées sur le territoire de la Madone de Fenestre défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

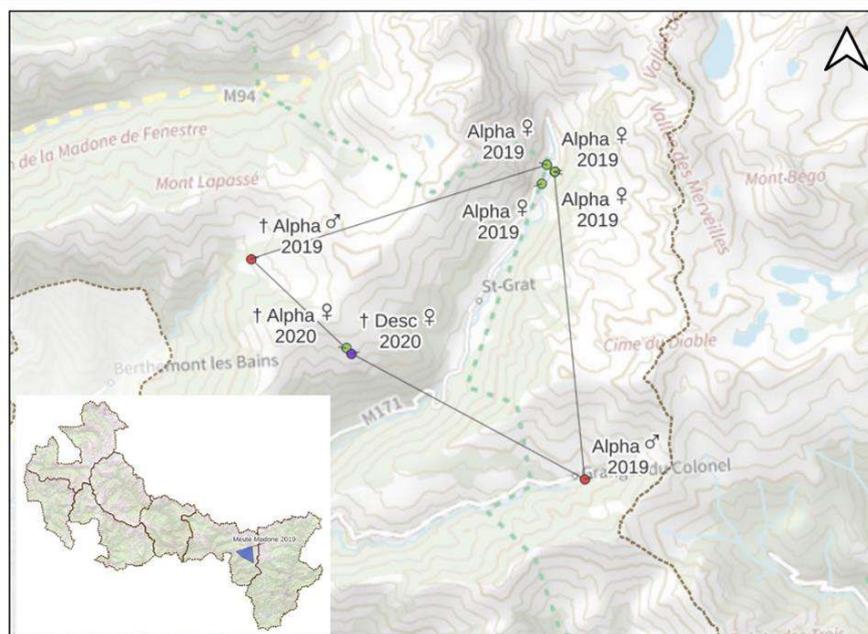
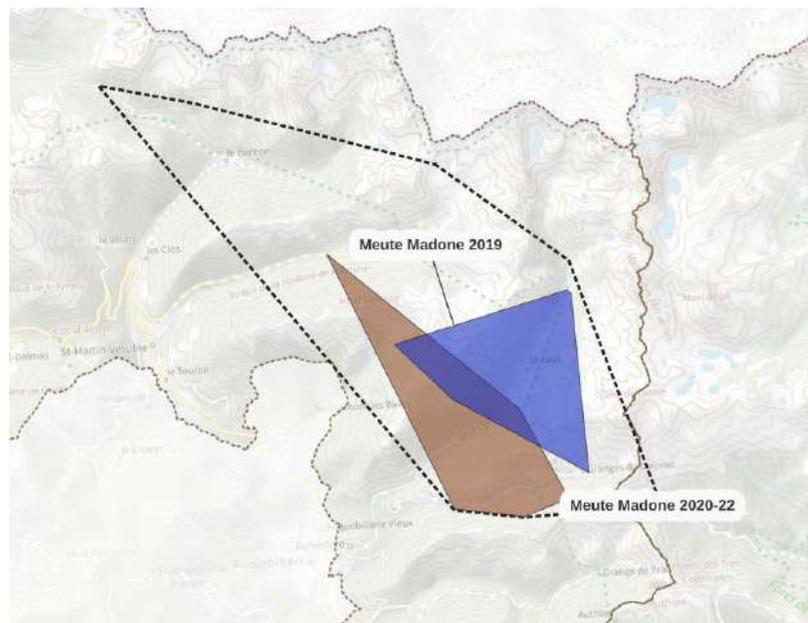


Figure 25c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2019 sur le territoire de la Madone.

En 2019, une meute est identifiée sur le territoire de la Madone via la méthode de filiation génétique (meute bleue – Figure 25b et 25c), lorsque la signature génétique du couple reproducteur est retrouvée chez une femelle issue de leur reproduction. La même année, le mâle alpha est tué suite à un tir de défense.

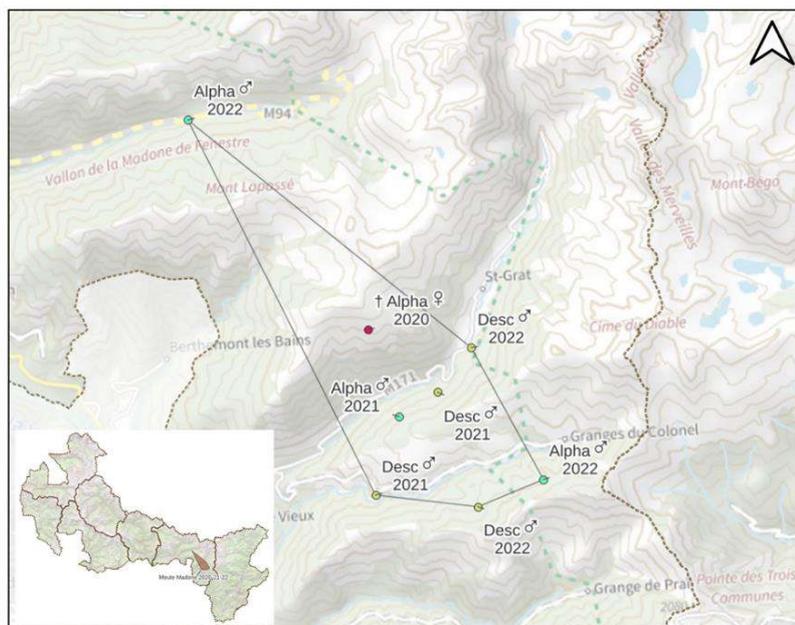


Figure 25d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée entre 2020 et 2022 sur le territoire de la Madone.

Alors qu'en 2020, la femelle alpha se trouve un nouveau mâle avec lequel se reproduire (meute marron – Figure 25b et 25d), elle se fait tuer par tir de défense, tout comme sa progéniture issue de sa reproduction de 2019. Ainsi, tous les membres de la meute identifiée par filiation en 2019 ont été tués sur leur territoire entre 2019 et 2020.

L'autopsie de cette femelle alpha a révélé qu'elle portait 4 cicatrices placentaires et qu'elle était allaitante. Au lendemain de sa mort, une seconde louve allaitante a été tuée sur ce même territoire de meute identifiée entre 2020 et 2022 (Fig. 25d), à 2km du lieu de tir de la femelle alpha. La découverte de deux femelles allaitantes sur un même territoire suggère la possibilité d'une double reproduction de cette meute en 2020 (Mech & Boitani, 2003 ; Sidorovich & Rotenko, 2019) ou de la présence potentielle de deux meutes distinctes dont le territoire se chevauche (Jedrzejewski *et al.*, 2004, Roda *et al.*, 2023).

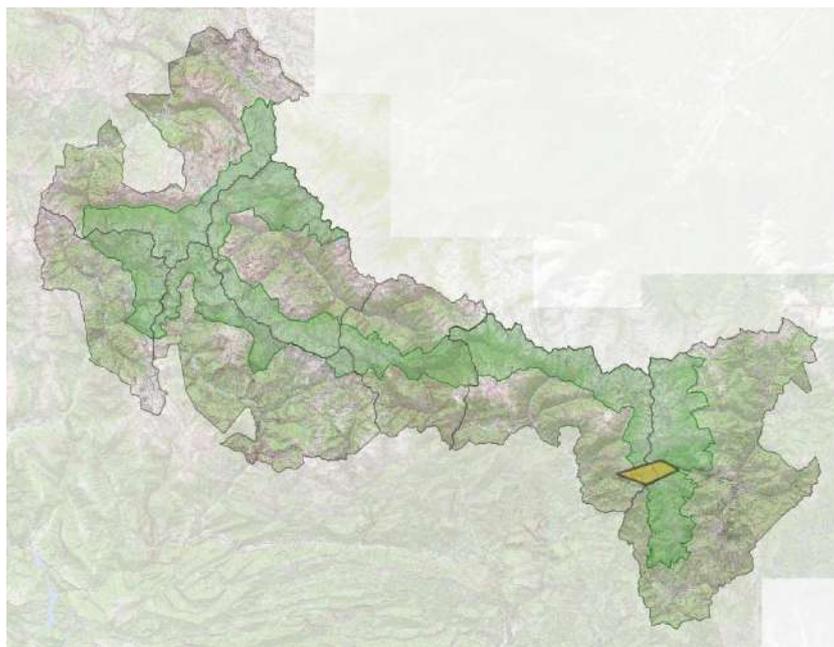
Les indices de présence du second mâle alpha ainsi que le mâle issu de leur reproduction de 2020 seront quant à eux collectés sur le territoire de la Madone en 2021 et 2022 (meute marron – Figure 25b et 25d).

Les données issues des pièges-photos (Fig. 25a) font ressortir la présence d'environ 6 loups sur ce territoire, contre 3 loups reliés par filiation génétique, laissant supposer l'existence d'une meute plus nombreuse, ou d'une autre meute indéterminée, située plus au nord du territoire de la Madone défini par les recaptures génétiques (Fig. 25b).

Territoire de Fromagine

Le territoire de Fromagine s'étend sur un **minimum de 11 km²** entre les vallées de la Vésubie et de la Roya-Bévéra.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 2 loups recapturés 8 fois entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 1,25 loups ($\sigma = 0,5$) et un maximum de 2 en 2020. Les pièges-photos estiment un effectif moyen à 1,7 loups, et aucune trace n'y a été trouvée (Fig. 26a). Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs maximums observés par piège-photo diminuent.



Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 2 loups sur ce territoire (Fig. 26a).

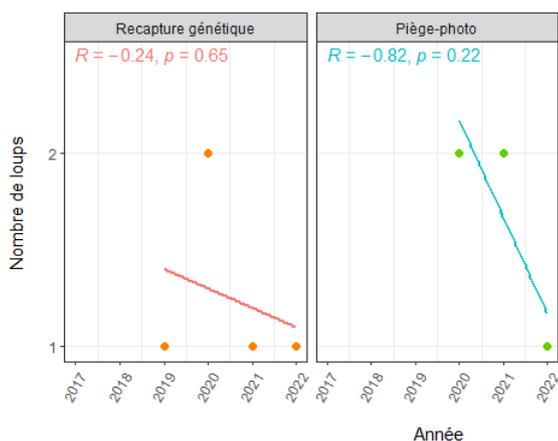
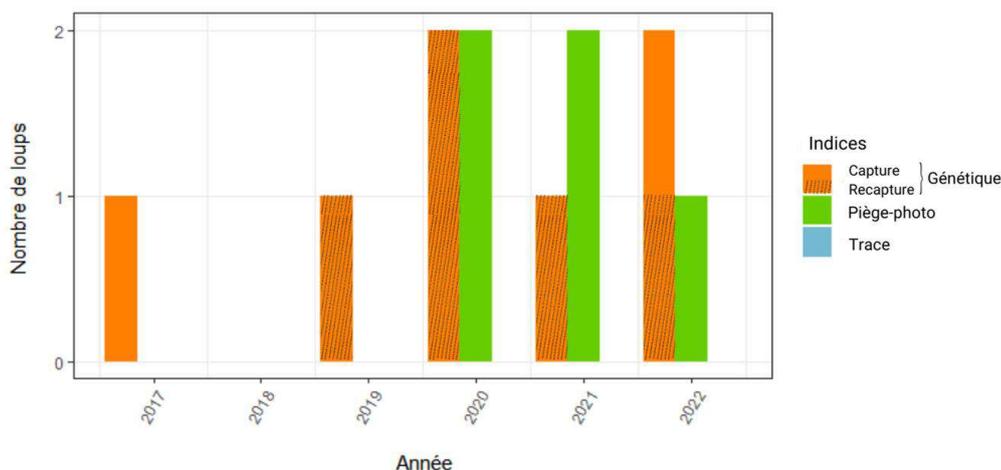


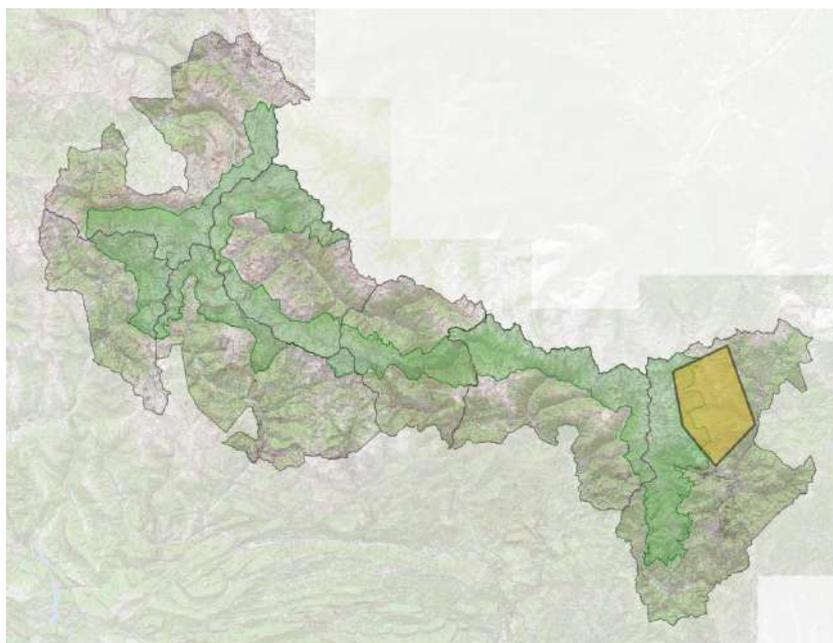
Figure 26a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

Tandis que les outils de suivi (piège-photo et suivi trace) font ressortir la présence de 1 à 2 loups se déplaçant sur le territoire de Fromagine (Fig. 26a), seulement 3 individus ont été détectés génétiquement sur ce territoire depuis 2017, et l'étude des filiations génétiques n'a fait ressortir aucun lien de parenté entre ces individus. Les indices biologiques d'un mâle et d'une femelle (dépouille) ont été collectés en 2020, mais aucune descendance n'a été identifiée. Bien que le mâle ait également été détecté en 2019 et 2022, le faible nombre de recapture ne permet pas de conclure à la présence potentielle d'un couple. Dans un second temps, nous avons donc élargi la zone de comparaison génétique à tout le tiers le plus au sud du Parc du Mercantour (du Boréon au Col de Castillon en passant par la Servia) mais une fois de plus, aucune ressemblance génétique n'est ressortie.

Territoire et meute des Mesches

Le territoire des Mesches **s'étend sur un minimum de 87 km²** dans la vallée de la Roya-Bévéra.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 7 loups totalisant 39 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,5 loups ($\sigma = 1,5$) et un maximum de 5 en 2021. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 6,5 et 4 loups (Fig. 27a).



Depuis 2017 le nombre de loups recapturés augmente, tandis que les effectifs maximums observés par piège-photo et suivis trace restent stables. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 5 à 9 loups sur ce territoire (Fig. 27a).

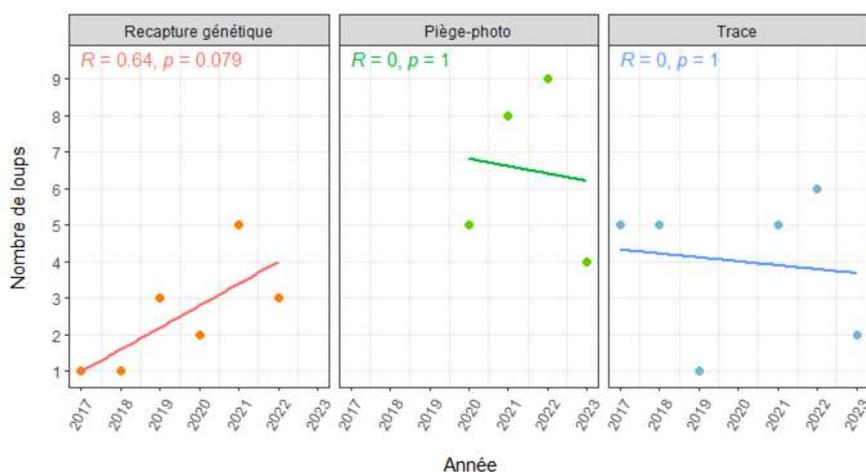
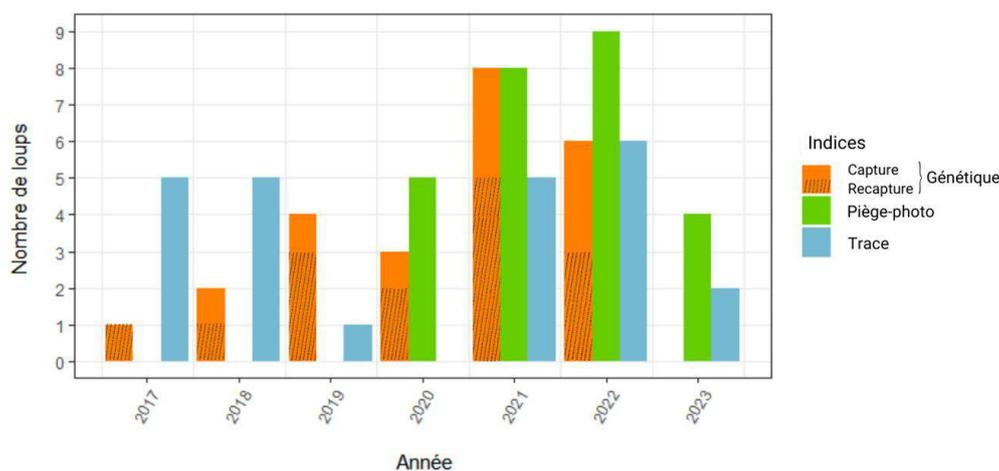


Figure 27a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

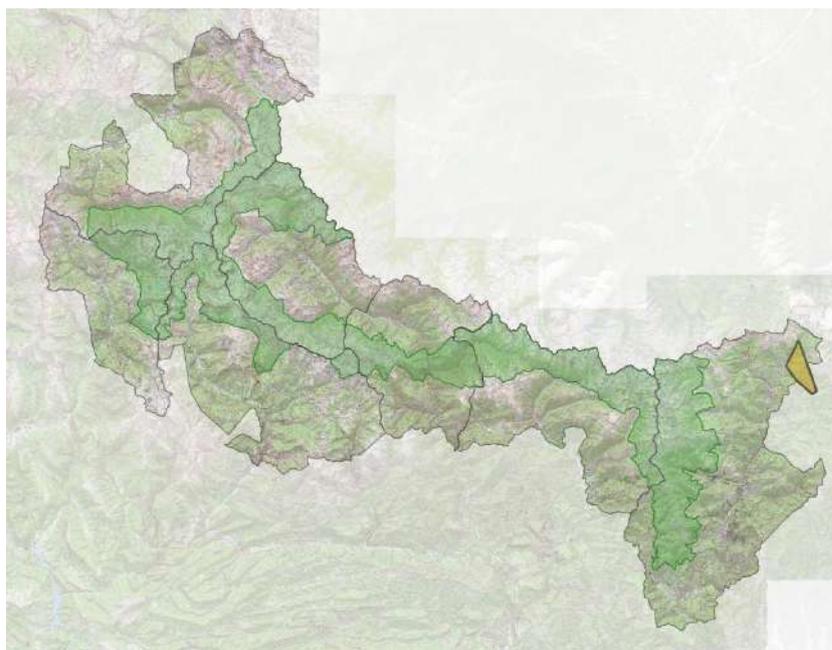
verte – Figure 27b et 27c). Aucun indice de présence du couple alpha ne sera collecté après 2021, tandis que les 2 loups issus de leur reproduction seront tués par tir de défense en 2022.

Les données issues des pièges-photos et des suivis traces (Fig. 27a) font ressortir la présence d'un plus grand nombre de loups sur ce territoire (jusqu'à 9 en 2022), laissant supposer l'existence d'une meute plus nombreuse, ou d'une autre meute indéterminée par la filiation, située plus à l'est du territoire des Mesches défini par les recaptures génétiques (Fig. 27b).

Territoire et meute de la Servia

Le territoire de la Servia **s'étend sur un minimum de 11 km²**, principalement dans la vallée de la Roya-Bévéra, avec une partie en dehors du PNM.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 5 loups totalisant 14 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 1,8 loups ($\sigma = 0,8$) et un maximum de 3 en 2021. Un seul suivi trace a permis d'estimer la présence



de 5 loups en 2017, aucun piège-photo n'a été installé sur cette zone. Depuis 2017 le nombre de loups recapturés diminue (Fig. 28a).

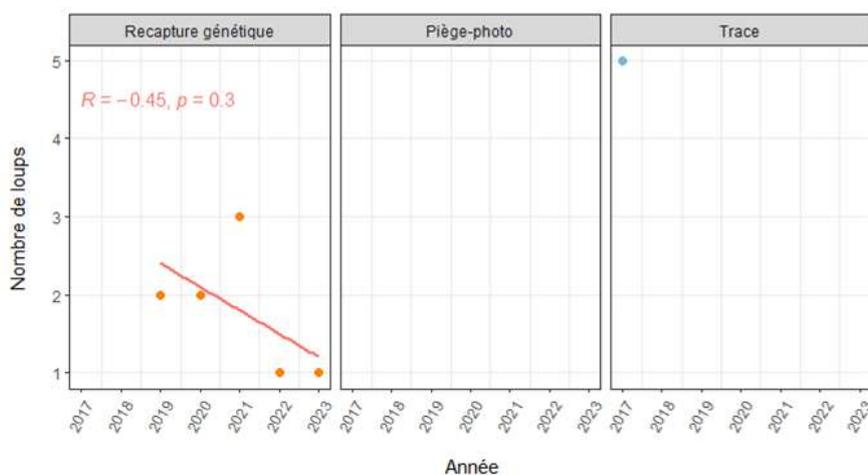
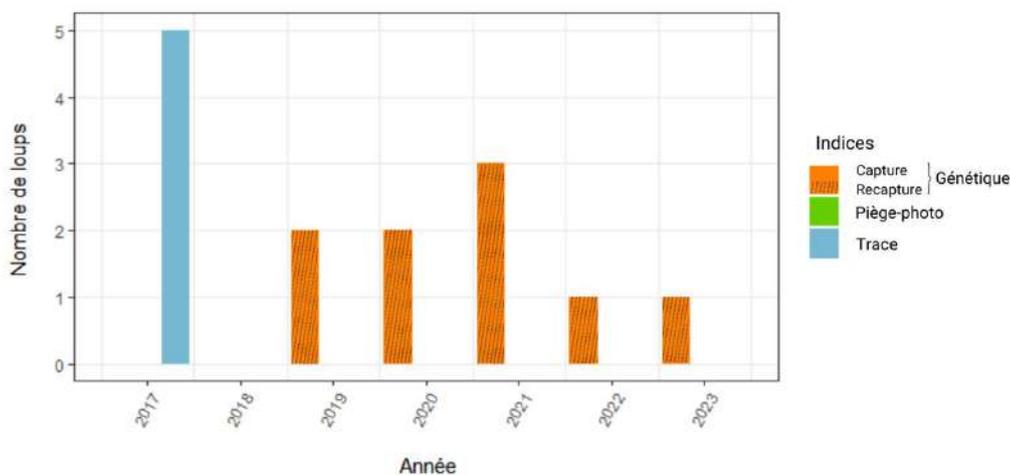


Figure 28a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence d'une meute entre 2019 et 2022.

Figure 28b: Territoire de la meute potentielle (zone violette) identifiée sur le territoire de la Servia défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

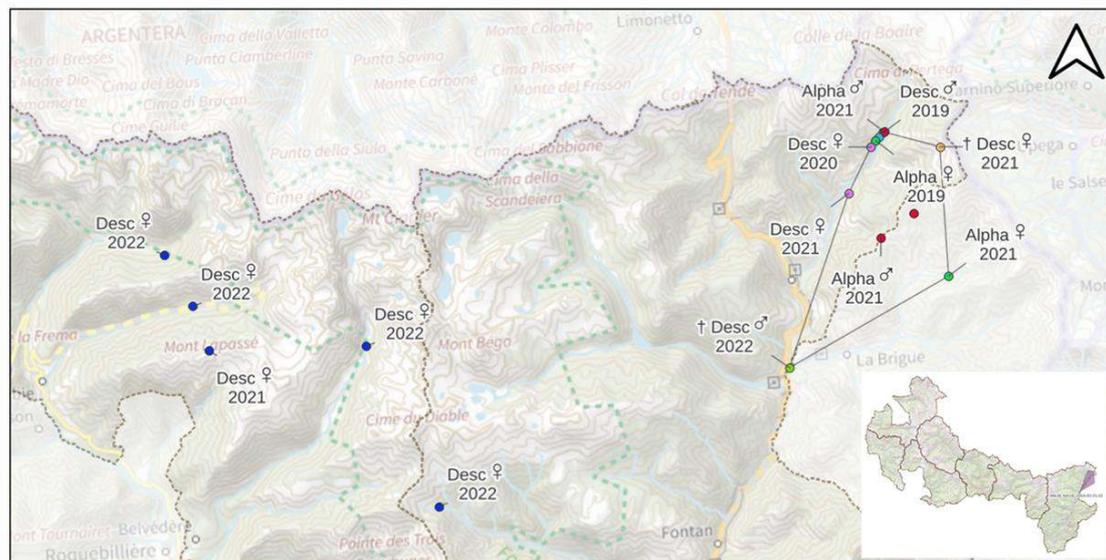
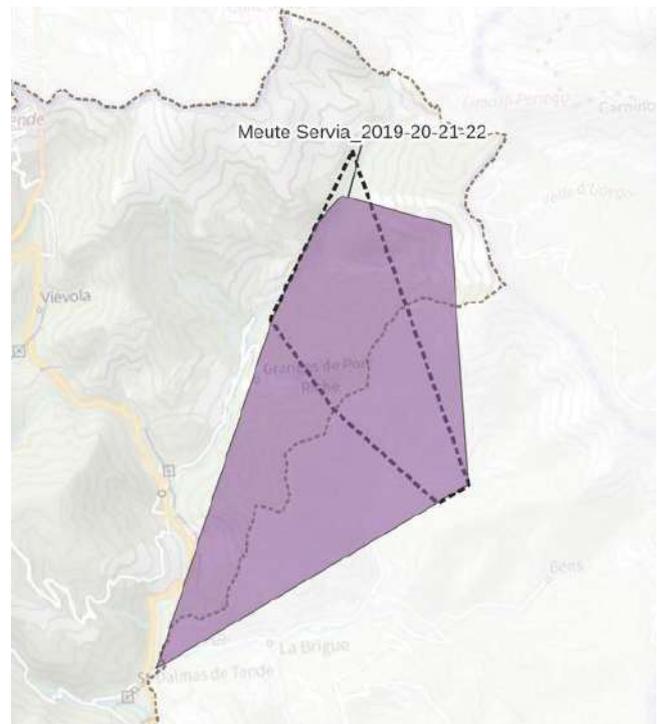


Figure 28c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée entre 2019 et 2022 sur le territoire de la Servia.

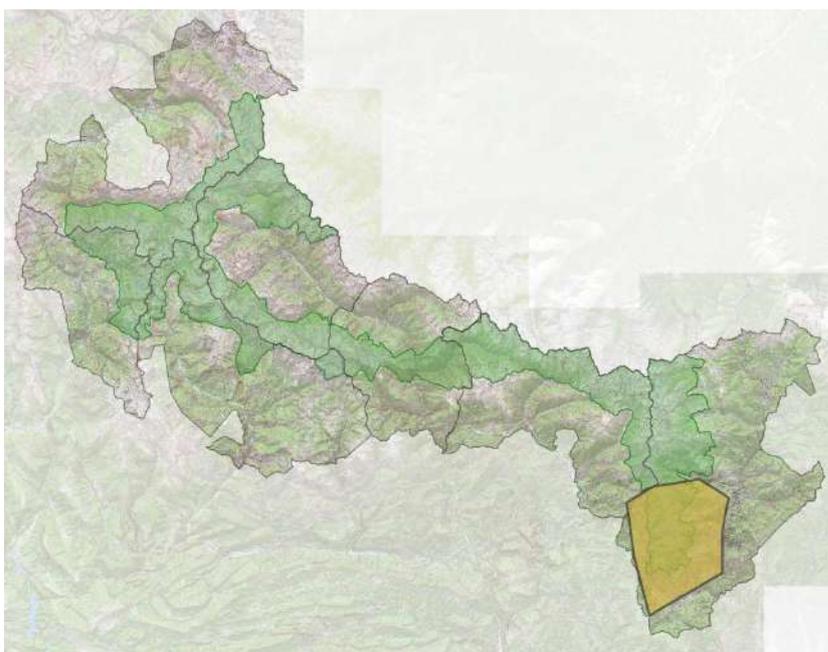
Sur le territoire de la Servia, on retrouve le même couple reproducteur depuis 4 ans (2019-2022) (meute violette – Figure 28b et 28c). On identifiera au fil des années et des reproductions successives jusqu'à 5 loups descendants de ce couple alpha : 3 femelles et 2 mâles. L'une des femelles issue de leur reproduction a dispersé pour s'établir en Vésubie, vraisemblablement sur le territoire de la Madone de Fenestre où son génotype a été collecté à 5 reprises (Fig. 25b). Deux des descendants ont quant à eux été découverts sur le territoire de la Servia à la suite de tirs de prélèvement.

La découverte de cette meute grâce à la filiation génétique a enrichi les connaissances que l'on avait de ce territoire, complétant considérablement les informations apportées par d'autres outils de suivi (Fig. 28a).

Territoire et meutes du Caïros

Le territoire du Caïros **s'étend sur un minimum de 96 km²** dans la vallée de la Roya-Bévéra.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 9 loups totalisant 30 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2,8 loups ($\sigma = 1,7$) et un maximum de 6 en 2021. Les pièges-photos et suivis trace estiment respectivement un effectif moyen à 3,2 et 5 loups (Fig. 29a).



Depuis 2017 le nombre de loups recapturés et les effectifs maximums observés par piège-photo augmentent. Ces trois dernières années, les outils de suivi font ressortir un maximum de 6 loups sur ce territoire (Fig. 29a).

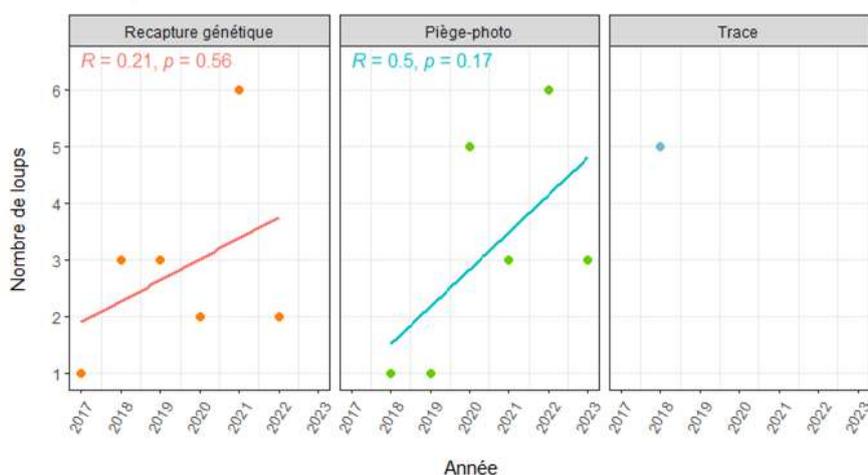
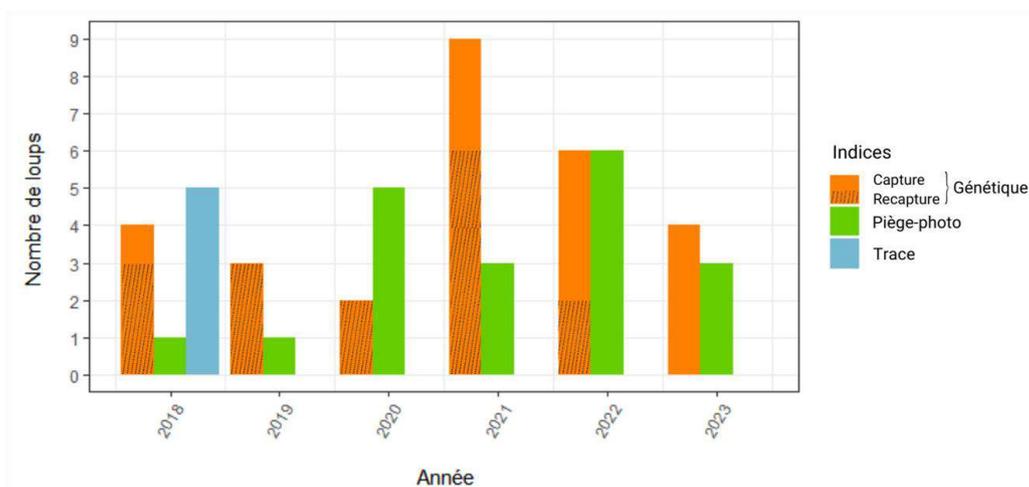


Figure 29a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence de 2 meutes constitués de différents individus affiliés, qui se sont succédés entre 2018 et 2022.

Figure 29b: Territoires des 2 meutes potentielles (zone violette et rose) identifiés sur le territoire du Cairos défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

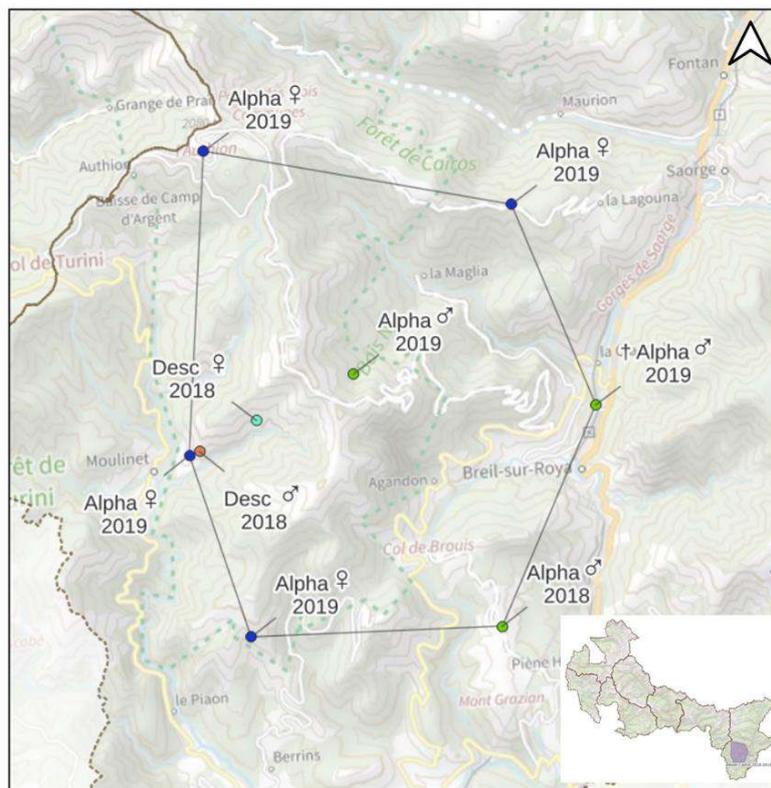
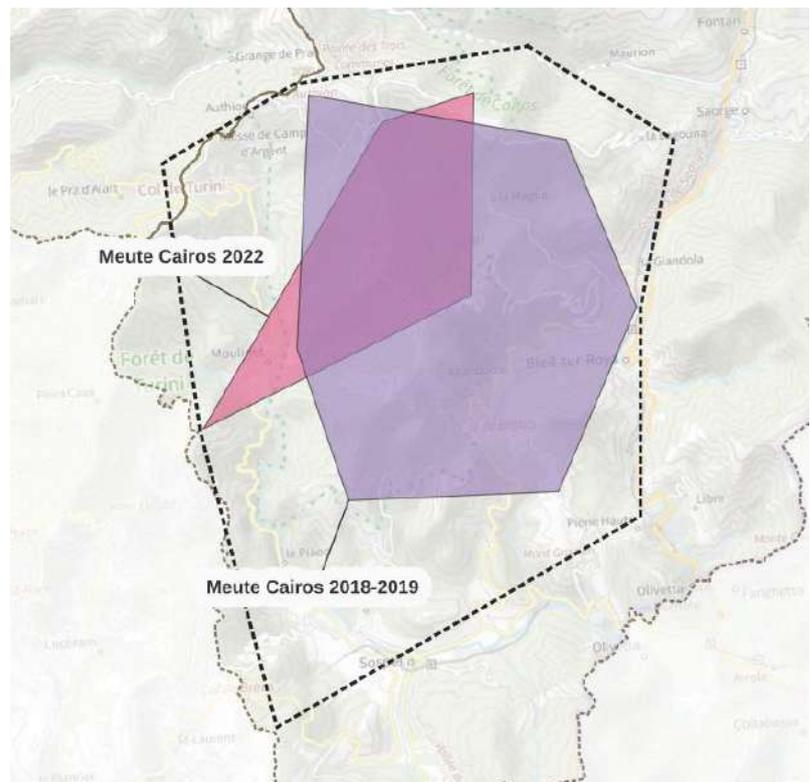


Figure 29c : Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2018-2019 sur le territoire du Cairos.

En 2018, une meute est identifiée sur le territoire du Caïros via la méthode de filiation génétique (meute violette – Figure 29b et 29c), lorsque la signature génétique du couple reproducteur est retrouvée chez une femelle et un mâle issus de leur reproduction. L'année suivante, le mâle alpha est tué par un tir de défense, et sa descendance femelle sera retrouvée dans les mêmes conditions en 2021.

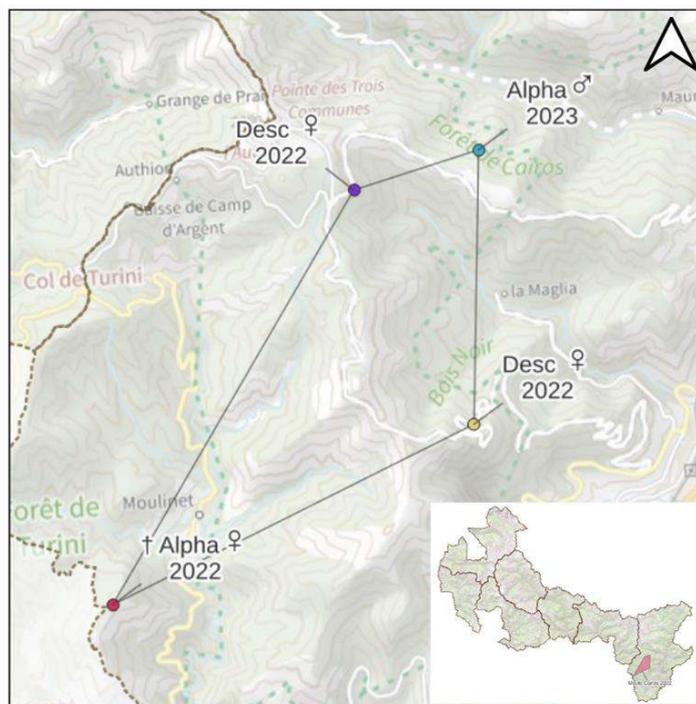


Figure 29d: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2022 sur le territoire du Caïros.

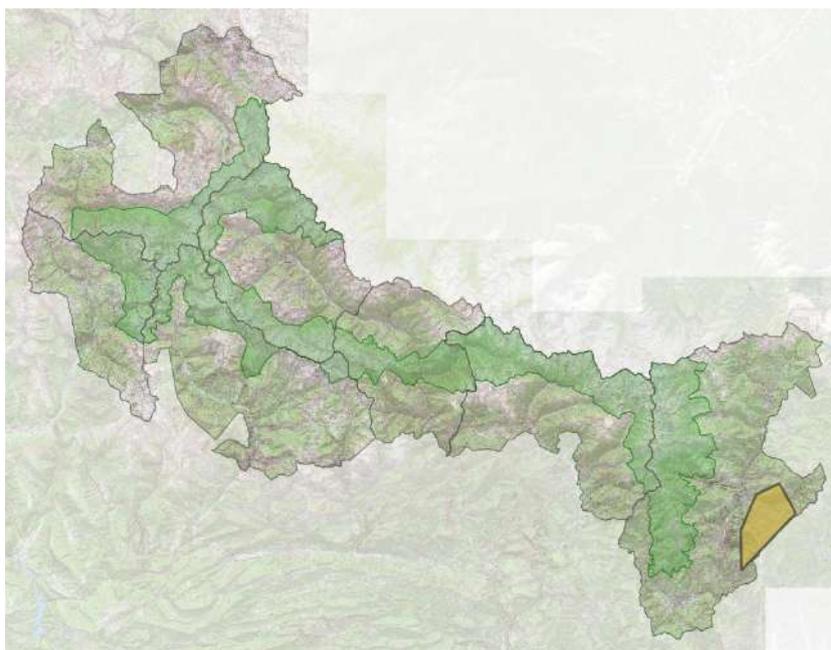
Suite à la mort du premier mâle dominant (meute 2018-2019), la femelle alpha trouve un nouveau partenaire avec lequel elle se reproduit en 2022, donnant naissance à 2 femelles (meute rose – Figure 29b et 29d). Bien que la majeure partie du territoire du Caïros soit en zone cœur de Parc, où les tirs de défense sont interdits, cette louve dominante s'est fait abattre la même année par un tir de défense lors d'un déplacement hors cœur de Parc.

Avec 6 loups dénombrés en 2022 sur une vidéo piège-photo et 4 identifiés avec la filiation, on peut supposer avoir réussi à collecté les indices de présence de la plupart des membres de la meute présente cette année-là (Fig. 29a). A l'exception de 2018 et 2019, le nombre d'indices génétiques utilisés pour tester la filiation semblent insuffisants pour avoir une vision complète des meutes présentes, puisque de nombreux loups ont été observés ensemble sur les pièges-photos.

Territoire et meute de la Bendola

Le territoire de la Bendola **s'étend sur un minimum de 33 km²** dans la vallée de la Roya-Bévéra, avec une partie en dehors du PNM.

L'estimation de ce territoire repose sur la présence continue ou non de 3 loups totalisant 22 recaptures entre 2017 et 2023. La recapture génétique permet d'estimer un effectif moyen de 2 loups ($\sigma = 1$) et un maximum de 3 en 2020 et 2021. Les suivis trace estiment un effectif moyen à 3,5 loups, aucun piège-photo n'a été installé sur cette zone (Fig. 30a).



Depuis 2017 le nombre de loups recapturés est stable et les effectifs maximums observés par les suivis trace augmentent. Ces trois dernières années, les recaptures font ressortir un maximum de 3 loups sur ce territoire (Fig. 30a).

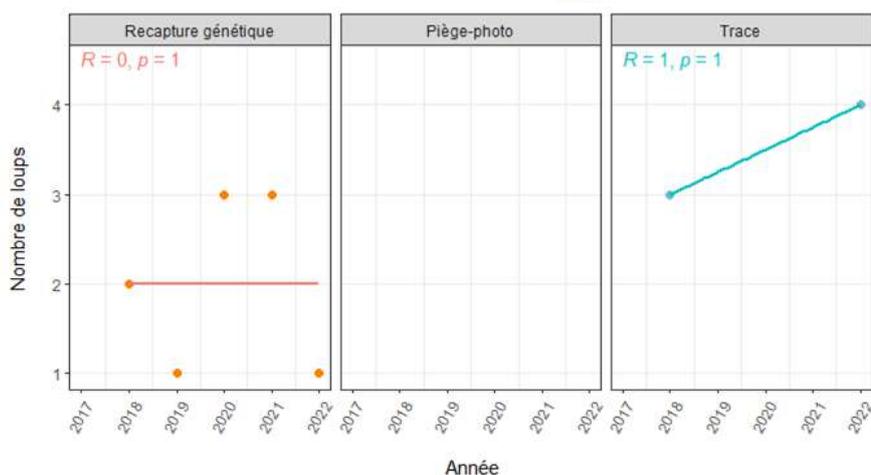
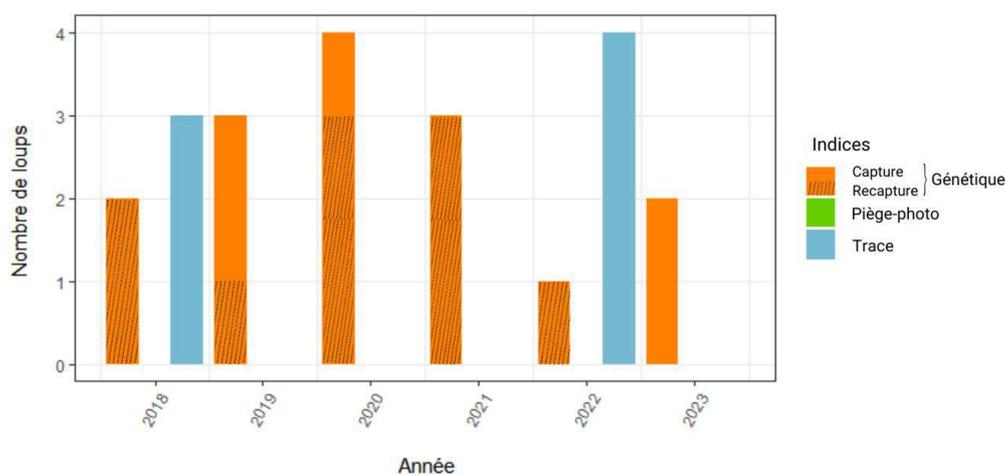


Figure 30a: En haut : Évolution annuelle du nombre de loups maximal selon les différents outils de suivi. En bas : Mesure du coefficient de corrélation de Kendall (Tau).

L'étude de ce territoire au regard des filiations génétiques a fait ressortir la présence d'une meute en 2021.

Figure 30b: Territoire de la meute potentielle (zone marron) identifiée sur le territoire de la Bendola défini par les recaptures génétiques (limite en pointillée).

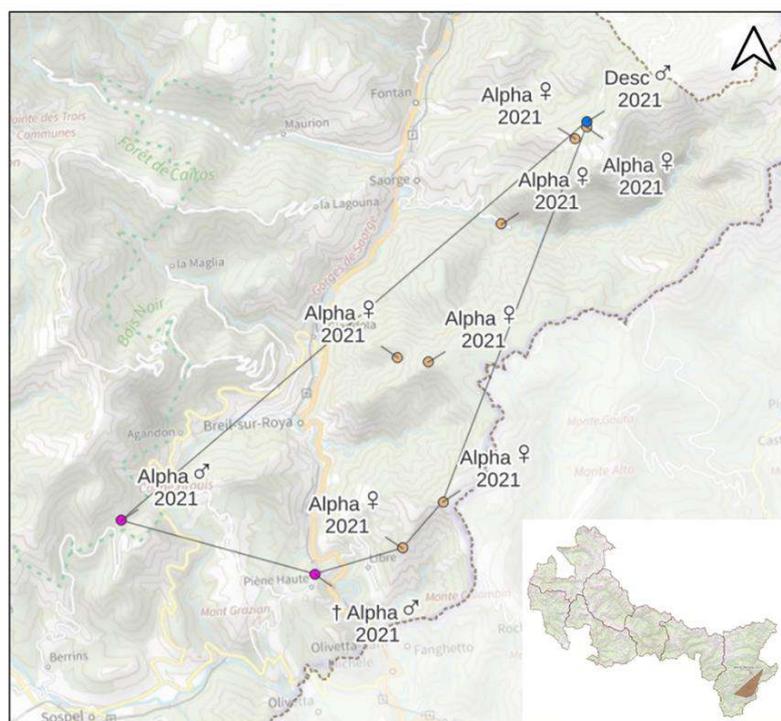
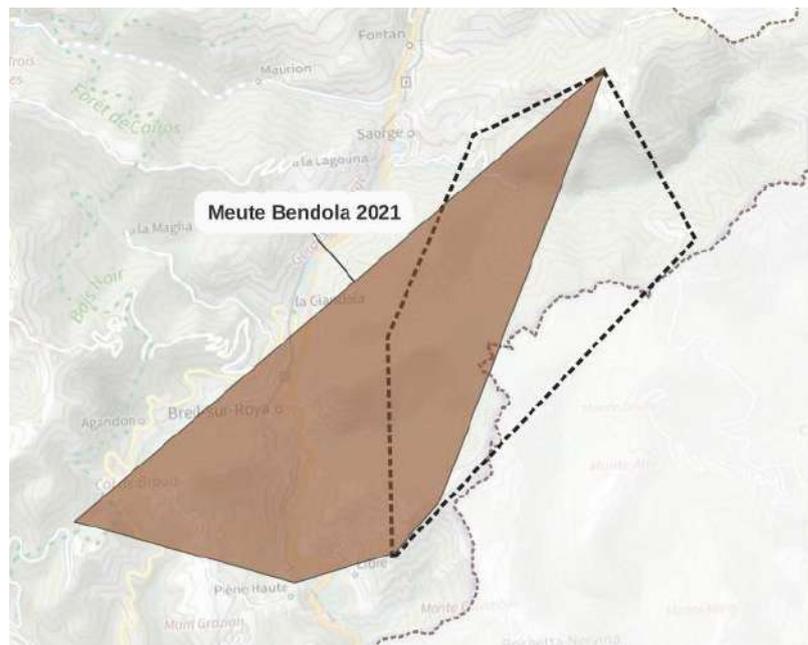


Figure 30c: Représentation spatiale du territoire de meute potentielle identifiée en 2021 sur le territoire de la Bendola.

Uniquement des femelles (5) ont été identifiées sur le territoire de la Bendola défini par les recaptures génétiques. Parmi elles, 2 femelles ont marqué à de nombreuses reprises entre 2018 et 2021 avec 10 et 8 recaptures de leurs génotypes. Afin d'identifier la présence d'une meute potentielle sur ce territoire, nous avons élargi la zone de comparaison génétique au tiers le plus au sud du Parc du Mercantour : du Boréon au Col de Castillon en passant par la Servia. Ce travail nous a permis d'identifier un premier couple reproducteur composé de la femelle aux 10 recaptures génétiques. En 2021, leur signature génétique est retrouvée chez un mâle (meute marron – Figure 30b et 30c). Tandis que le mâle dominant sera tué par tir de

prélèvement la même année, aucun indice de présence de la femelle alpha et de son descendant ne seront collectés après 2021.

Comme pour la meute de la Servia, la découverte de la meute de la Bendola grâce à la filiation génétique a enrichi les connaissances que l'on avait de ce territoire, complétant considérablement les informations apportées par d'autres outils de suivi (Fig. 30a).

H) Les territoires du Parc national du Mercantour et les meute(s) associée(s)

Sur les 4 territoires qui étaient à considérer avec précaution (Fig. 13), les analyses de filiation génétique ont validé la présence de meutes sur les territoires de la Servia et de la Bendola, cependant aucun individu génétiquement apparenté, ou suffisamment recapturé, n'a permis de valider les territoires du Col de la Cayolle et de Fromagine. **Entre 2017 et 2023 et sur l'ensemble du Parc national du Mercantour, on estime donc un total de 14 territoires préférentiellement occupés par les loups ayant été délimité à minima. Ces territoires sont constitués ou non de meutes, dont les membres se renouvellent au fil du temps.**

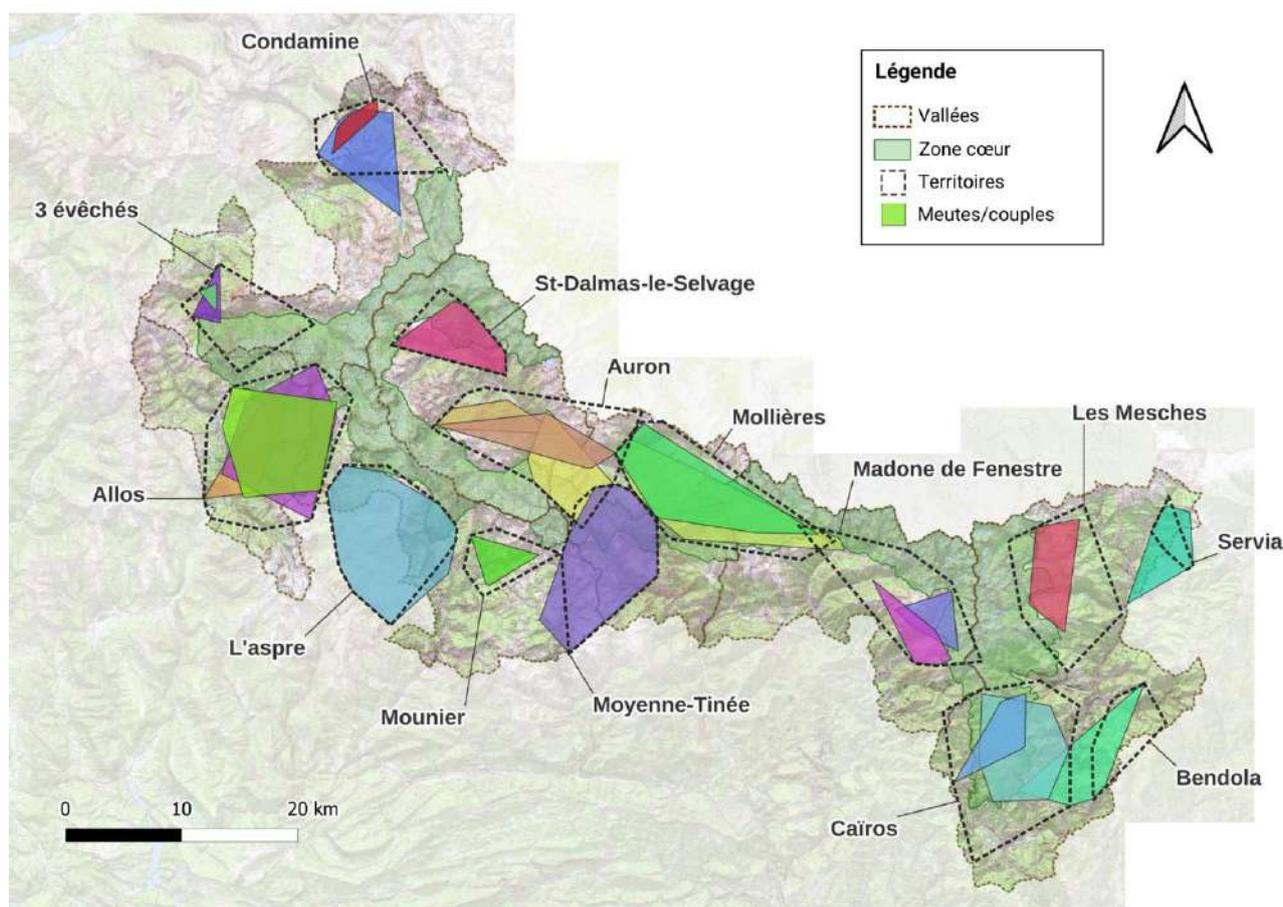


Figure 31: Localisation des 14 territoires, des 23 meutes qui se sont formées successivement sur les 14 territoires et du couple non-reproducteur identifiées entre 2017 et 2023 sur le Parc national du Mercantour.

I) Discussion et perspectives

Cette étude présente une analyse approfondie de la dynamique des meutes sur le long terme et donne un bel aperçu de l'exploitation qu'il est possible de tirer des indices de présence collectés sur le terrain, à condition qu'ils soient exploitables et suffisamment nombreux. En tant que berceau du retour du loup, et avec près de **30 années de collectes d'indices** sur un territoire aussi vaste que le Parc national du Mercantour (environ 2000 km²), cette étude est considérée comme **une première à l'échelle nationale**.

Avec près de **1600 indices analysés en laboratoire** depuis 1995, le PNM est l'un des principaux fournisseurs d'échantillons de la région PACA (Réseau Loup-Lynx OFB), de surcroît avec 63 % de succès d'analyses (données exploitables appartenant au loup). Malgré un effort hétérogène selon les années, l'augmentation conséquente du nombre d'indices analysés depuis 2017 et encore davantage depuis 2021 grâce aux financements issus de deux projets, nous a permis de référencer plus de **440 géotypes de loup** à l'échelle du Parc depuis 1995, avec **une centaine de loups identifiés annuellement entre 2021 et 2023**, qui pourrait correspondre au nombre approximatif de loups présents sur le territoire du Mercantour. Ces observations ont mis en évidence une présence du loup étendue sur l'ensemble du Parc, avec une **occupation préférentielle de 14 territoires successivement occupés par des loups, organisés ou non en meutes, dont la composition évolue fréquemment, ce qui illustre la forte dynamique de l'espèce**. Ce travail a permis d'identifier, au fil du temps, **23 meutes potentielles et 1 couple non-reproducteur, qui ne coexistaient pas simultanément, mais se sont relayés successivement au sein de ces 14 territoires délimités à minima**.

Les meutes présentes dans le PNM ont pu être identifiées grâce à la **filiation** de 65 descendants portant les signatures génétiques de 23 couples dominants, avec **une taille moyenne des meutes estimée par filiation comprise entre 4 et 5 loups**. **La durée de suivi des meutes sur le territoire du Parc est de 2 ans en moyenne** avec un maximum de 6 années de suivis pour la meute de la Moyenne-Tinée, ce qui en fait, d'après les données disponibles, la plus ancienne et la plus stable des meutes présentes dans la Parc national du Mercantour.

Le nombre de meute recensée a progressivement augmenté au fil des années, pour atteindre **un pic de 11 meutes potentielles, réparties sur le territoire du Parc en 2021 et 2022**. Ce pic coïncide avec l'augmentation du nombre de loups identifiés sur le territoire ces années-là. Bien que l'on ait observé une augmentation du nombre d'indices collectés en 2021 et 2022, cette hausse **n'a pas conduit à une augmentation proportionnelle du nombre de loups identifiés**. **En réalité, elle a favorisé un nombre plus élevé de recaptures d'indices par**

individu, ce qui pourrait **suggérer une certaine capacité d'accueil maximale d'individus** (A valider scientifiquement, Christophe ?) **sur le territoire du Mercantour, avec environ une centaine d'individus recensés annuellement.**

En 2023, le nombre de meutes recensées chute à 5 malgré un effort de collecte constant par rapport aux années précédentes (Fig.1,7,8). Plus aucune meute n'occupe désormais les vallées de la Vésubie et de la Roya-Bévéra d'après les analyses de filiation, ce qui pourrait être lié à un nombre important de dépouilles retrouvées dans ces vallées, où l'on recense 8 et 21 cadavres respectivement en 2021 et 2022. Sur les 5 meutes autrefois présentes dans ces vallées, 6 **tirs de défense** ont été réalisés dont 2 sur des loups alphas, ce qui pourrait expliquer en partie la disparition potentielle de ces meutes sur ces secteurs. Cependant, les indices de présence collectés en 2023 nous confirment que **l'espèce est toujours présente** sur ces territoires, en effet, lorsqu'un individu disparaît, sa place peut être rapidement occupée par d'autres individus, que ce soit par naissance au sein des meutes ou par immigration, assurant ainsi un **renouvellement rapide des individus disparus** (Louvrier *et al.*, 2017). De plus, **la reproduction multiple potentiellement observée sur le territoire de la Madone de Fenestre en 2020 pourrait être une réponse adaptative du loup à la forte pression de prélèvement exercée sur le foyer d'attaque de la Vésubie** (Mech & Boitani, 2003 ; Sidorovich & Rotenko, 2019).

L'estimation moyenne de l'étendue minimale des territoires est de 79 km². Ces estimations, inférieures aux tailles de territoires évaluées dans les Alpes et Pré-alpes occidentales (de l'ordre de 150 km² selon Mathieu, 2019), restent cohérentes puisqu'elles reflètent des surfaces minimales de territoires comme expliqué précédemment. Par ailleurs, l'importante disponibilité en proies et la compétition intraspécifique pourraient justifier la présence de territoires de plus petites surfaces dans le Parc du Mercantour, comme c'est le cas en Italie, où l'étude de Caniglia et ses collaborateurs ont estimé des territoires d'environ 70 km² (Caniglia *et al.*, 2014 ; Fuller *et al.*, 2023 ; Mathieu, 2020 ; Sells *et al.*, 2021).

Sur l'ensemble des indices de présence considérés pendant la période d'étude, près de la moitié ont pu être relié à un membre d'une meute ou d'un couple non-reproducteur. Les fèces ayant une fonction importante dans le marquage territorial par les loups (Roda *et al.*, 2023), ce marquage est principalement assuré par le couple dominant d'une meute (Barja *et al.* 2005). D'après nos données, **les femelles alpha assurent un marquage presque 2 fois supérieur à celui des mâles dominants.** Cette différence souligne l'importance des femelles alpha dans la dynamique sociale et territoriale des meutes de loups (Mech, 1999).

Parmi les 104 **dépouilles** de loups recensées dans le Parc depuis 2017, 18 appartenaient à des meutes potentielles, soit **moins de 20 %**. Ces résultats suggèrent que **la majorité des**

loups retrouvés morts sont probablement des individus subordonnés, de passage ou dispersants.

Les méthodes permettant de délimiter les territoires préférentiellement occupés et d'identifier les meutes de loups qui s'y trouvent, présentent des avantages et des limites.

L'analyse des recaptures – permettant de délimiter les territoires préférentiellement occupés par les loups – apporte une **vue d'ensemble**, et est particulièrement utile pour la sélection des individus sur lesquels chercher des liens de parentés (filiation). Toutefois, cette méthode est directement **dépendante de l'effort de collecte** des indices et **nécessite un grand nombre de recaptures** et donc plusieurs années de suivis. Les résultats peuvent alors devenir **obsolètes si le pas de temps étudié est trop important**, notamment sur un territoire soumis à des **perturbations** (tirs, braconnage, catastrophes naturelles...). Cette contrainte temporelle en fait également une méthode peu adaptée pour étudier l'installation de nouvelles meutes, car elle **ne prend pas en compte les dynamiques à court terme**.

L'analyse des filiations - permettant d'identifier les meutes potentielles présentes sur ces territoires et d'étudier leur évolution au fil du temps - offre une **vision plus fine** des territoires occupés. Elle permet de connaître **l'évolution des meutes d'année en année**, en considérant tous les individus échantillonnés, et en révélant possiblement l'impact des perturbations. Cependant, cette méthode **exige aussi un grand nombre d'indices** pour obtenir des résultats fiables et est **sensible à l'absence de données** sur une ou plusieurs années. De plus, cette méthode est particulièrement **chronophage**, car elle requiert une analyse approfondie de tous les indices avec une lecture des profils génétiques paire d'individus par paire d'individus, qui s'avèrent vite longue et **laborieuse** au-delà d'un certain nombre d'individus.

Les informations apportées par **la génétique et les pièges-photos sont complémentaires**. Là où la génétique dépend d'échantillons collectés en hiver et de l'effort de prospection, les pièges-photos peuvent capturer 24h/24 toute l'année. Leur analyse conjointe permet de **consolider nos connaissances sur l'espèce tout au long de l'année et d'assurer un suivi à long terme**. Les informations apportées par les traces sont plus difficilement exploitables à cause de l'incertitude du dénombrement des **empreintes** laissées dans la neige et le couvert neigeux est de moins en moins fréquent. Elles peuvent cependant apporter une **meilleure compréhension de l'utilisation de l'espace** au sein des territoires préférentiellement occupés.

Depuis le suivi hivernal 2023-2024, le **Réseau Loup-Lynx de l'OFB a modifié son protocole** d'échantillonnage et souhaite analyser un maximum de 5 indices collectés selon un maillage

de 10*10km à l'échelle nationale. Bien que cela réduira considérablement le nombre d'indices analysés dans le PNM, ce nouveau protocole permettra d'avoir davantage de données dans les zones qui n'étaient peu ou pas prospectées.

Poursuivre la collecte d'indices et le suivi par piège-photo permettra de compléter nos connaissances sur certains territoires, notamment celui du couple de St-Dalmas-le-Selvage, actuellement considéré non-reproducteur, ainsi que le probable renouvellement des meutes disparues dans les vallées de la Vésubie et de la Roya-Bévéra. Ces **perspectives** nous aideraient à mieux comprendre la dynamique des loups présents dans le Parc national du Mercantour et leur capacité d'adaptation. Il serait également pertinent d'étudier à échelle locale, si le nombre d'attaques et de victimes sur les troupeaux varient en fonction de la taille du territoire de la meute et du nombre de loups qui la composent, ce dernier pouvant fluctuer en fonction des tirs de défense accordés pour la protection des troupeaux. Cette analyse permettrait d'**évaluer l'impact des tirs de prélèvement sur la déprédation, la structure spatiale des meutes et la stabilité des territoires.**

Bibliographie

- AUSBAND, D.E., RICH, L.N., GLENN, E.M., MITCHELL, M.S., ZAGER, P., MILLER, D.A.W., WAITS, L.P., ACKERMAN, B.B., MACK, C.M., (2014). « Monitoring gray wolf populations using multiple survey methods ». *Journal of Wildlife Management* 78, 11 pp.
- BARJA, I., DE MIGUEL, F.J., BÁRCENA, F., (2004). « The importance of crossroads in faecal marking behaviour of the wolves (*Canis lupus*) ». *Naturwissenschaften* 91, 3 pp.
- BARJA, I., DE MIGUEL, F.J., BÁRCENA, F., (2005). « Faecal marking behaviour of Iberian wolf in different zones of their territory ». *Folia zoologica* 54, 8 pp.
- CANIGLIA, R., FABBRI, E., GALAVERNI, M., MILANESI, P., RANDI, E., (2014). « Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population ». 95(1), 8 pp.
- DUCHAMP, C., BOYER, J., BRIAUDET, P.E., LEONARD, Y., P, BATAILLE, A., DAHIER, T., DELACOUR, G., MILLISHER, G., MIQUEL, C., POILLOT, C., MARBOUTIN, E., (2012). « A dual frame survey to assess time–and space–related changes of the colonizing wolf population in France ». *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 23, 14 pp.
- FULLER T.K., MECH L.D. & COCHRANE J.F., (2003). « Wolf Population Dynamics ». USGS Northern Prairie Wildlife Research Center. 322.
- JEDRZEJEWSKI W., JEDRZEJEWSKA B., ANDERSONE-LILLEY Z., BALCIAUSKAS L., MANNIL P., OZOLINS J., SIDOROVICH Z. E., BAGRADE G., KUBARSEPP M., ORNICANS A., NOWAK S., PUPILA A. & ZUNNA A. (2010). « Synthesizing Wolf Ecology and Management in Eastern Europe: Similarities and Contrasts with North America ». *Livre : The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour and management*.
- JEDRZEJEWSKI, W., SCHMIDT, K., JEDRZEJEWSKA, B., THEUERKAUF, J., KOWALCZYK, R., ZUB K. (2004). « The process of a wolf pack splitting in Białowieża Primeval Forest, Poland ». *Acta Theriologica* 49, 5pp.
- LANDRY, J.M., (2017). « Le loup ». Delachaux et Niestlé. Broché, 368 pp
- LAUDIC L., COMBEAUD S., BERZINS R., DUCHAMP C. (2023). « Utilisation saisonnière de l'espace par le Loup gris via une approche par pièges-photographiques ».
- LOUVRIER, J., DUCHAMP, C., LAURET, V., MARBOUTIN, E., CUBAYNES, S., CHOQUET, R., MIQUEL, C., GIMENEZ, O., (2017). « Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data ». *Ecography* 41, 13 pp.

- MARK HEWISON A.J., GAILLARD J.M., (1999). « Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates ». *Trends in Ecology & Evolution*,
- MATHIEU R. (2019). « Le loup (*Canis lupus*) en Rhône-Alpes et ailleurs ».
- MATHIEU, R., (2020). « Les loups de France ». FRAPNA Drome nature environnement - FNE Auvergne Rhône-Alpes 112 pp.
- MECH L.D., (1999) « Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs ». USGS Northern Prairie Wildlife Research Center. 353.
- MECH, L. D., & BOITANI, L. (2003). « Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. ». University Chicago Press, Chicago, IL, 472 pp.
- POULARD F., DIETRICH R., NASI N. & RODA F. (2021). « Suivi d’une meute de loups au cœur de la Provence à l’aide d’un chien de détection et de pièges photographiques : prédation, utilisation de l’espace, et comportement de marquage par les loups en fonction des saisons ». Faune-PACA Publication 108 : 27 pp + Annexes.
- RODA F., POULARD F., BOURRELLY M., TORTOSA T., CAMBEROQUE N., CHEYLAN G. (2023). « Inventaire génétique des loups du massif de la Sainte-Victoire/Concors (Provence, Bouches-du-Rhône) et suivi par pièges photographiques ». Faune-PACA Publication 121 : 19 pp + Annexe.
- SELLS S., MITCHELL M., PODRUZNY K., GUDE J., KEEVER A., BOYD D., SMUCKER T., NELSON A., PARKS T., LANCE N., ROSS M., INMAN R. (2021). « Evidence of economical territory selection in a cooperative carnivore ». *Proc. R. Soc. B* 288:20210108.
- SIDOROVICH, V., & ROTENKO, I. (2019). « Reproduction biology in grey wolves *Canis lupus* in Belarus: Common beliefs versus reality. ». ChatyryChverci, Minsk.
- SIDOROVICH V.E., STOLYAROV V.P., VOROBEL N.N., IVANOVA N.V., & JEDRZEJEWSKA B., (2007). « Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus ». *Canadian Journal of Zoology* 85(2):295-300 . 6 pp.

ANNEXES

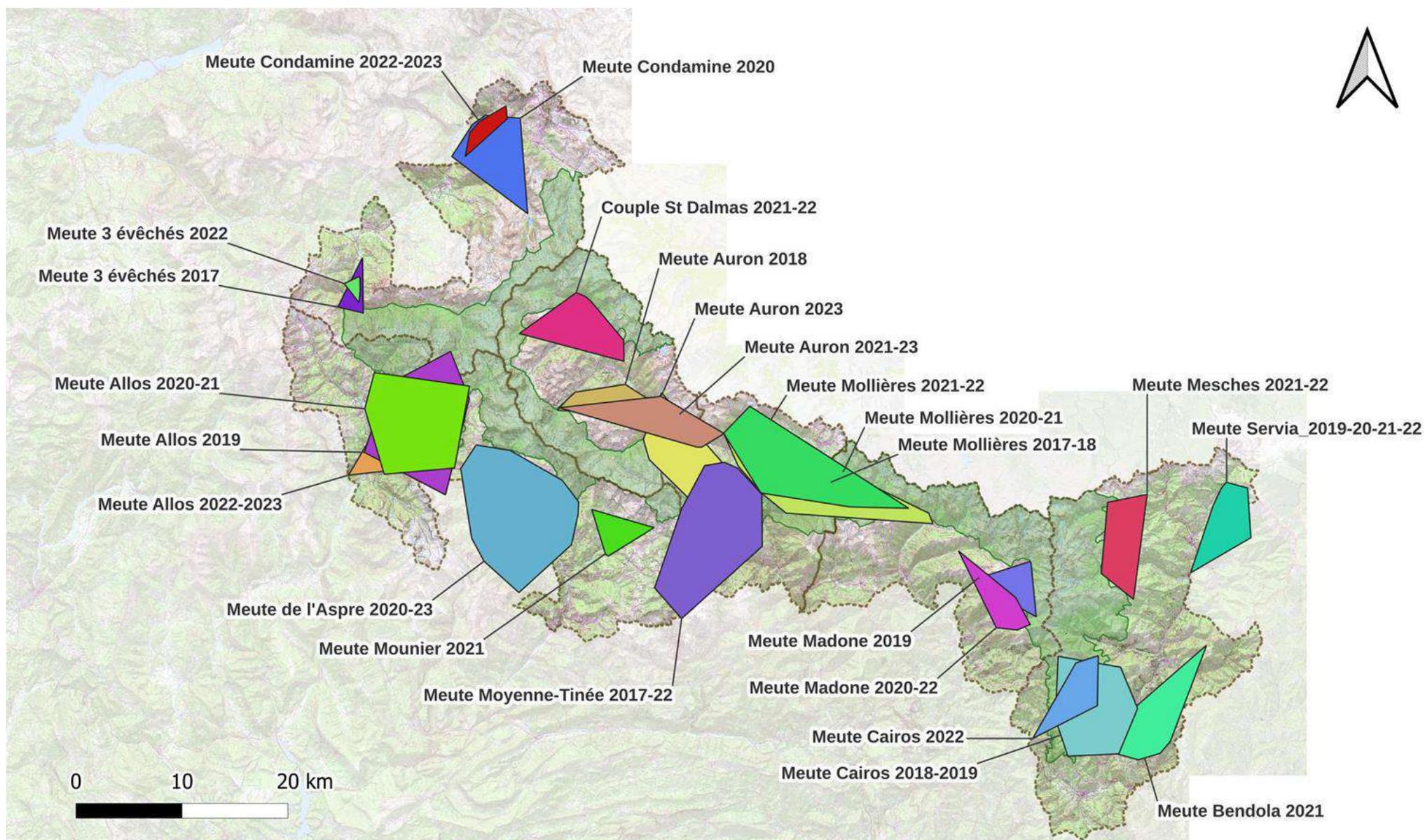
Annexe 1 : Dénombrement des divers indices biologiques associés au loup pour chaque vallée du PNM entre 2017 et 2023. Note : pour chaque vallée, le nombre de génotypes recapturés est calculé à partir des recaptures faites sur tout le territoire du Parc depuis 1995.

Vallée	Type d'indice	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	Total
Ubaye	Indices analysés	15	10	9	19	17	54	30	154
	Indices exploitables "Loup"	9	6	5	11	11	41	26	109
	Génotypes capturés	2	1	2	5	3	6	4	23
	Génotypes recapturés	5	4	2	3	4	10	9	37
	Dépouilles	-	-	-	4	-	-	3	7
Haut-Verdon	Indices analysés	3	7	17	6	55	20	26	134
	Indices exploitables "Loup"	1	6	13	4	38	10	18	90
	Génotypes capturés	1	2	1	2	5	5	2	18
	Génotypes recapturés	-	2	7	1	8	5	6	29
	Dépouilles	-	-	-	-	1	2	-	3
Haut-Var Cians	Indices analysés	16	12	19	21	73	57	36	234
	Indices exploitables "Loup"	7	7	15	13	52	30	21	145
	Génotypes capturés	2	2	8	2	16	10	10	50
	Génotypes recapturés	3	3	4	6	15	12	6	49
	Dépouilles	-	1	7	-	4	2	6	20
Haute-Tinée	Indices analysés	3	8	21	8	41	22	13	116
	Indices exploitables "Loup"	3	6	9	6	28	11	8	71
	Génotypes capturés	3	2	2	1	6	2	3	19
	Génotypes recapturés	-	2	3	4	6	5	2	22
	Dépouilles	2	1	-	-	-	-	-	3
Moyenne-Tinée	Indices analysés	14	22	19	33	82	59	48	277
	Indices exploitables "Loup"	10	17	13	20	56	41	40	197
	Génotypes capturés	2	8	1	3	7	8	16	45
	Génotypes recapturés	6	6	5	9	20	18	9	73
	Dépouilles	3	2	-	5	1	3	6	20
Vésubie	Indices analysés	25	32	35	29	86	42	29	278
	Indices exploitables "Loup"	16	18	23	19	58	26	19	179
	Génotypes capturés	5	4	3	3	7	6	10	38
	Génotypes recapturés	7	6	8	9	17	10	3	60
	Dépouilles	3	1	4	7	5	3	3	26
Roya-Bevera	Indices analysés	11	38	53	40	107	44	18	311
	Indices exploitables "Loup"	1	12	21	19	60	27	13	153
	Génotypes capturés	1	5	6	3	11	16	13	55
	Génotypes recapturés	-	6	8	11	16	8	-	49
	Dépouilles	-	-	3	3	5	16	8	35

Annexe 2 : Dénombrement des divers indices biologiques associés au loup pour chaque vallée du PNM entre 2017 et 2023. Note : pour chaque vallée, le nombre de génotypes recapturés est calculé à partir des recaptures faites sur tout le territoire du Parc depuis 1995.

Territoire	Surface (km ²)	Vallée	Recapture estimation meute N=	Maximum par outil Recapture genet. : PP : T :	Effectif moyen Recapt genet.	Effectif moyen PP	Effectif moyen Trace
Condamine	43	Ubaye	8 N= 42	Recapture genet. : 5 (2023) PP : 4 (2018) T : 6 (2020)	2,8 ($\sigma = 1,6$)	2,8	3,7
3 Évêchés	46	Ubaye	8 N= 41	Recapture genet. : 5 (2022) PP : 5 (2022) T : 7 (2018)	2,2 ($\sigma = 1,6$)	2,2	3,8
Col de la Cayolle	33	Ubaye – Haut-Var Cians	2 N= 10	Recapture genet. : 2 (2022-23) PP : 3 (2022) T : 5 (2018)	2	2,2	3,3
Allos	132	Haut-Verdon	22 N= 87	Recapture genet. : 9 (2021) PP : 9 (2019) T : 8 (2019-20)	4,6 ($\sigma = 2,8$)	6	4,9
Aspre	101	Haut-Var Cians – Hors PNM	16 N= 70	Recapture genet. : 7 (2022) PP : 8 (2018) T : 8 (2017)	4,5 ($\sigma = 2,3$)	5,9	5
Mounier	28	Haut-Var Cians	7 N= 24	Recapture genet. : 5 (2021) PP : 6 (2019) T : 7 (2021)	2,7 ($\sigma = 2,1$)	4	4,6
St Dalmas	38	Haute-Tinée	4 N= 34	Recapture genet. : 3 (2022) PP : 2 (2021-22-23) T : 3 (2017)	2 ($\sigma = 0,7$)	1,8	2,1
Auron	107	Haute-Tinée	9 N= 33	Recapture genet. : 5 (2021) PP : 5 (2021) T : 4 (2018-21-22)	2,8 ($\sigma = 1,3$)	3,8	3,8
Moyenne-Tinée	80	Moyenne-Tinée – Haut-Var Cians	11 N=64	Recapture genet. : 7 (2022) PP : 9 (2021) T : 6 (2018)	4 ($\sigma = 2$)	5,6	3,8
Mollières	111	Moyenne-Tinée – Vésubie	23 N= 169	Recapture genet. : 12 (2021) PP : 8 (2022-23) T : 6 (2017-18)	7 ($\sigma = 3,2$)	6	4,8
Madone	84	Vésubie	15 N= 61	Recapture genet. : 5 (2017-19) PP : 7 (2023) T : 3 (2017-20 à 23)	3,8 ($\sigma = 1$)	4,4	2,7
Fromagine	11	Vésubie – Roya-Bévéra	2 N= 8	Recapture genet. : 2 (2020) PP : 2 (2020-21)	1,25 ($\sigma = 0,5$)	1,7	-
Mesches	87	Roya-Bévéra	7 N= 39	Recapture genet. : 5 (2021) PP : 9 (2022) T : 6 (2022)	2,5 ($\sigma = 1,5$)	6,5	4
Servia	11	Roya-Bévéra – Hors PNM	5 N= 14	Recapture genet. : 3 (2021) T : 5 (2017)	1,8 ($\sigma = 0,8$)	-	5
Caïros	96	Roya-Bévéra	9 N= 30	Recapture genet. : 6 (2021) PP : 6 (2022) T : 5 (2018)	2,8 ($\sigma = 1,7$)	3,2	5
Bendola	33	Roya-Bévéra – Hors PNM	3 N= 22	Recapture genet. : 3 (2020-21) T : 4 (2022)	2 ($\sigma = 1$)	-	3,5

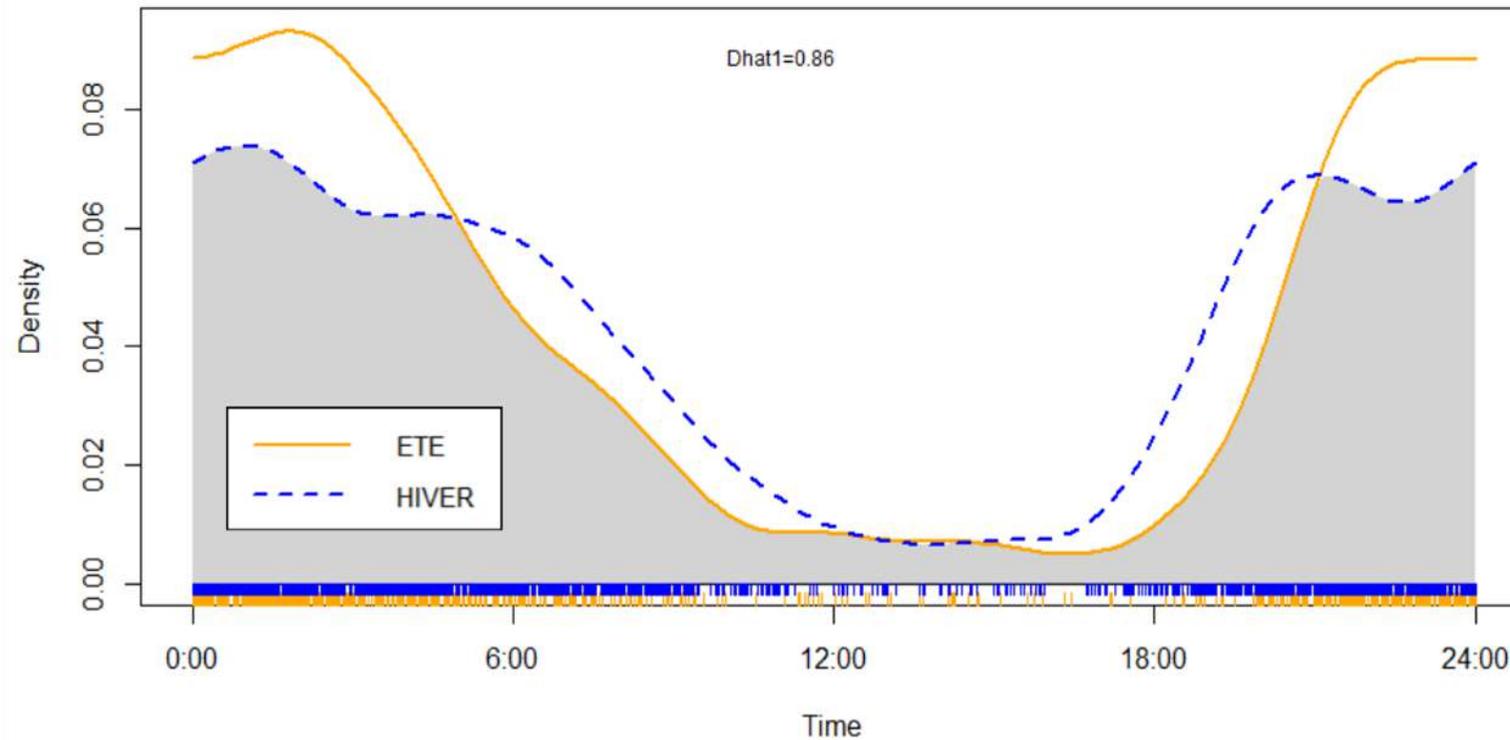
Annexe 3: Localisation des 23 meutes successives identifiées entre 2017 et 2023 sur le Parc national du Mercantour.



Annexe 4: Tableau récapitulatif des principaux chiffres (les surfaces sont à considérer à minima).

Territoire (recapture)	Surface (km ²)	Meute/Couple (filiation)	Couleur figure	Surface (km ²)	Nb descendants	Nb dépouilles	Nb indices femelle alpha	Nb indices mâle alpha	Nb indices descendant	Nb indices total
Condamine	43	2020	orange	38	2	1	7	9	2	18
		2022-2023	bleu	7	2	0	1	2	5	8
3 évêchés	46	2017	marron	6	1	0	1	3	1	5
		2022	rouge	2	1	0	7	5	3	15
Col de la Cayolle	33	-	-	-	-	-	-	-	-	7
Allos	132	2019	jaune	80	5	0	1	2	12	15
		2020-2021	vert	73	2	0	14	5	8	27
		2022-2023	violet	26	3	0	5	1	8	14
Aspre	101	2020-2023	violet	102	9	0	22	3	24	49
Mounier	28	2021	rose	12	4	1	2	4	10	16
St-Dalmas-le-Selvage	38	2021-2022	vert	32	-	-	10	11	-	21
Auron	107	2018	gris	19	2	1	2	1	3	6
		2021-2023	rose	38	1	0	7	3	4	14
		2023	orange	33	3	0	1	3	3	7
Moyenne-Tinée	80	2017-2022	marron	89	10	2	19	5	22	46
Mollières	111	2017-2018	rouge	2	1	0	5	1	5	11
		2020-2021	bleu	79	4	1	20	3	23	46
		2021-2022	orange	70	1	1	16	9	14	39
Madone	84	2019	bleu	14	1	2	5	2	1	8
		2020-2022	marron	17	1	1	1	3	4	8
Fromagine	11	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Mesches	87	2021-2022	vert	29	2	2	5	8	6	19
Servia	11	2019-2022	violet	25	5	2	2	3	6	11
Cairos	96	2018-2019	violet	57	2	2	4	3	2	9
		2022	rose	20	2	1	1	1	2	4

Annexe 5: Rythme d'activité journalier du loup analysé grâce aux données des pièges-photos.



Hiver (1er novembre - 30 avril)

- Lever du soleil entre 7h30 et 8h15
- Coucher du soleil entre 17h00 et 18h30

Été (1er mai - 31 octobre)

- Lever du soleil entre 5h45 et 7h00
- Coucher du soleil entre 19h00 et 21h30

Les rythmes d'activité en été et en hiver sont très proches (indiqués par un indice D_{hat1} proche de 1 = chevauchement élevé), avec quelques décalages très probablement liés aux conditions saisonnières comme la durée d'ensoleillement. En été, les activités semblent commencer plus tôt (avant 6h du matin) et sont plus concentrées le soir. Tandis qu'en hiver les activités commencent un peu plus tard et se répartissent différemment, mais restent globalement similaires.