

# Utilisation de l'espace par le loup laineux *Canis lupus chanco* dans le parc national de Gangotri, Himalaya occidental, Inde



## Space Use by Woolly Wolf *Canis lupus chanco* in Gangotri National Park, Western Himalaya, India

Ranjana Pal, Anshu Panwar, Surendra Prakash Goyal and Sambandam Sathyakumar\*

Wildlife Institute of India, Dehradun, India

### Résumé

Le loup laineux *Canis lupus chanco* est de plus en plus accepté comme un taxon unique qui nécessite une protection et une gestion immédiates ; cependant, les informations sur son écologie restent limitées dans toute son aire de répartition. Nous avons utilisé un ensemble de données de piégeage par caméra sur 4 ans (2015- 2019) pour étudier les schémas d'activité saisonniers et l'utilisation de l'espace et évalué les habitudes alimentaires du loup laineux dans le parc national de Gangotri, Himalaya occidental, Inde. Nous avons utilisé des modèles mixtes linéaires généralisés pour évaluer la distribution du loup sur les proies, le pâturage saisonnier du bétail, la présence humaine, l'habitat et les saisons. Nous avons observé une association positive avec l'altitude et une réponse négative à une augmentation de la rugosité (relief). La capture photographique de loups a augmenté en hiver, ce qui indique un effet possible de la neige sur le modèle de répartition. **L'évitement spatial de la pression anthropique n'était pas évident dans notre étude ; cependant, l'évitement temporel a été observé.** Le modèle d'activité des loups varie selon les saisons. En été, les loups étaient surtout actifs le matin et en fin de soirée, tandis qu'en hiver, ils présentaient un schéma d'activité diurne. Une alimentation moins diversifiée a été observée, le pourcentage moyen de fréquence d'occurrence et la biomasse relative étant les plus élevés pour le bharal, suivi du bétail. La marmotte de l'Himalaya *Marmota himalayana*, les oiseaux et les rongeurs constituent également des éléments mineurs du régime alimentaire. En synthétisant les trois facteurs (espace, alimentation et activité), on peut affirmer que la présence du loup dans la région est influencée par la disponibilité des proies sauvages et la saisonnalité. Par conséquent, la conservation des loups laineux nécessiterait de sécuriser un vaste paysage avec des proies sauvages optimales.

### INTRODUCTION

Le statut des grands carnivores est en déclin à travers le monde (Ripple et al., 2014), avec un impact négatif sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Estes et al., 2011). Ils influencent les écosystèmes par un contrôle « descendant », qui permet d'équilibrer les effets des facteurs environnementaux ou « ascendants », tels que la productivité primaire ou le climat (Ripple et al., 2016). En raison de leurs exigences métaboliques élevées, ces carnivores ont souvent besoin de grandes proies et d'habitats étendus (Ripple et al., 2014). Cependant, ces exigences entrent souvent en conflit avec les humains et le bétail, ce qui en fait les espèces les plus controversées et les plus difficiles à conserver (Noss et al., 1996 ; Chapron et al., 2014 ; Lute et al., 2018). Les loups sont des

exemples typiques de carnivores qui ont souffert et ont été exterminé d'une grande partie de leur aire de répartition (Reynolds et Tapper, 1996 ; Laliberte et Ripple, 2004 ; Musiani et al., 2005 ; Newsome et al., 2016). En conséquence, dans de nombreux endroits, les loups sont devenus pour la plupart restreints à des zones éloignées avec une faible présence humaine (Paquet et Carbyn, 2003 ; Chapron et al., 2014 ; López-Bao et al., 2015).

Le loup laineux de l'Himalaya a été proposé pour être listé comme une **sous-espèce** du loup gris (Joshi et al., 2020), ce qui nécessite des recherches et une attention particulière en matière de conservation (Aggarwal et al., 2003 ; Lyngdoh, 2020). Le loup laineux est un prédateur emblématique de l'écosystème de haute altitude de la région himalayenne, dont le rôle est intimement lié à l'écologie de la région (Sharma et al., 2007). Cependant, le statut du loup laineux dans la région est en baisse en raison de la persécution (Namgail et al., 2007 ; Kaczensky et al., 2008) et du déclin des espèces proies (Werhahn et al., 2019). Bien que le concept de loup laineux en tant que taxon unique gagne en soutien grâce à des preuves scientifiques (Sharma et al., 2004 ; Aggarwal et al., 2007 ; Werhahn et al., 2019), son écologie reste peu explorée (Werhahn et al., 2019). L'une des premières tentatives pour comprendre son écologie dans les régions du Ladakh et du Spiti a enregistré une abondance extrêmement faible dans ces zones (Fox et Chundawat, 1995). Par la suite, des recherches dans d'autres régions ont permis d'obtenir de nouveaux enregistrements de distribution, notamment dans les États d'Uttarakhand et de Sikkim en Inde et au Népal (Jackson et al., 1996 ; Bhattacharya et Sathyakumar, 2010 ; Chanchani et al., 2011 ; Habib et al., 2013 ; Maheshwari et al., 2013). Malgré un début de compréhension de son écologie, la plupart des études réalisées jusqu'à présent ont utilisé des témoignages indirects (à l'exception de Lyngdoh, 2020) tels que des entretiens, des signes et, des excréments pour comprendre les exigences en matière d'habitat (Subba, 2012 ; Chetri et al., 2017 ; Werhahn, 2020), et les questions de conflit (Subba, 2012 ; Habib et al., 2013 ; Suryawanshi et al., 2013 ; Chetri et al., 2020 ; Werhahn, 2020).

Les loups laineux habitent les zones froides et arides de haute altitude de l'Himalaya occidental au nord de l'Inde jusqu'à l'Himalaya oriental au Népal et le plateau Tibétain en Chine. La plupart des zones protégées de la région sont de petite taille et les populations d'animaux sauvages se trouvent principalement dans le paysage, souvent mélangées à l'utilisation humaine (Mishra et al., 2010). Le pâturage du bétail est le type d'utilisation des terres le plus prédominant dans la région et est pratiqué partout dans le paysage, y compris dans les zones protégées (Rawat, 2007). **La forte densité de bétail et le déclin associé des proies sauvages ont apparemment un effet en cascade qui intensifie le conflit entre les humains et les grands carnivores concernant la déprédation du bétail** (Mishra et al., 2010 ; Suryawanshi et al., 2013). Outre les influences anthropiques, la topographie et les conditions d'habitat saisonnières devraient également influencer l'utilisation de l'habitat par les loups (Lyngdoh, 2020). L'habitat de haute altitude expose les espèces aux contraintes imposées par des températures extrêmement basses, telles que des périodes de chargement de neige et de glace longues et variables et une disponibilité limitée de la nourriture (Sandercock et al., 2005). Certaines proies et espèces cooccurrentes du loup laineux répondent à ces changements en migrant [par exemple, le chiru (Schaller, 1998) ou en entrant en hibernation (par exemple, la marmotte et l'ours brun de l'Himalaya)]. En hiver, la présence des bergers et du bétail est le plus souvent absente ou réduite dans la région de haute altitude de l'Himalaya (Rawat, 2007). La présence de neige influence également le comportement des animaux (Moriarty et al., 2015), leur physiologie (Shiple et al., 2019) et leurs déplacements (Martin et al., 2020). Dans le cas du loup laineux, les relations entre l'utilisation de l'espace et d'autres aspects de la configuration du paysage, comme la façon dont ils

répondent aux changements des conditions d'habitat causés par la présence saisonnière de la neige et les pratiques de pâturage, n'ont pas été bien étudiées.

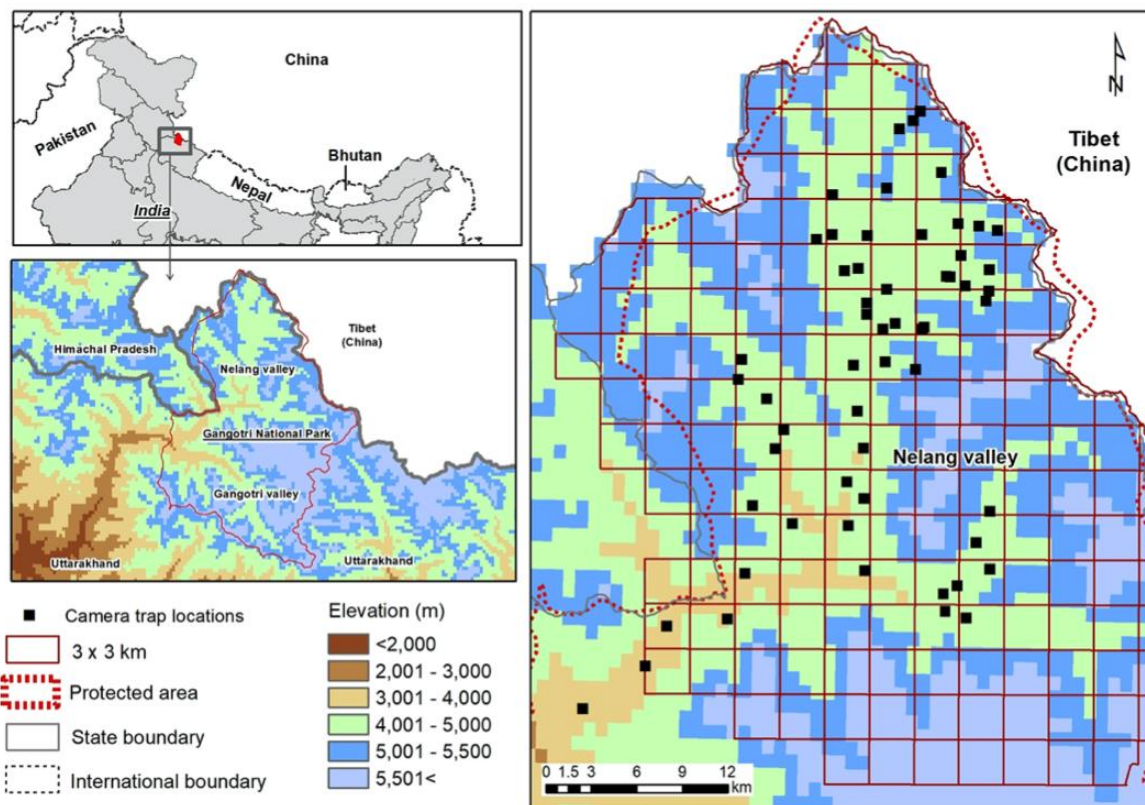
Nous avons examiné l'utilisation de l'espace et le régime alimentaire des loups laineux dans le parc national de Gangotri, dans l'État d'Uttarakhand, dans la région de l'Himalaya occidental, pour évaluer l'influence relative des facteurs abiotiques (topographie et saison) et biotiques (proies et pression anthropique) sur leur **écologie spatiale**. Pour comprendre l'utilisation spatiale, nous avons collecté des données d'occurrence des loups en utilisant des pièges à caméra le long du gradient d'altitude de 3 000 à 5 000 m en deux saisons (été et hiver) sur plusieurs sessions (novembre 2015 -mars 2019). Sur la base d'études précédentes, nous avons émis l'hypothèse que la topographie (pentes accidentées ou abruptes) influencerait l'utilisation de l'espace par les loups (Jumabay-Uulu et al., 2014 ; Lyngdoh, 2020). **Nous nous attendions à observer une forte saisonnalité dans l'utilisation de l'espace par les loups en raison de l'absence d'humains et de bétail et de la présence d'une couverture neigeuse en hiver.** Ces perturbations saisonnières et ces changements de température devraient également influencer les schémas d'activité de l'espèce (Nielsen, 1984 ; Patterson et al., 1999). Des études antérieures sur les loups ont suggéré l'influence de l'homme (Vilà et al., 1995 ; Ciucci et al., 1997 ; Kusak et al., 2005) et de la chaleur du jour (Theuerkauf, 2009) sur les schémas d'activité. Ainsi, pour comprendre l'influence des changements saisonniers et des pressions anthropiques sur le schéma d'activité du loup laineux dans le parc national de Gangotri, nous avons étudié les schémas d'activité saisonniers et leur chevauchement avec les perturbations anthropiques (enregistrements de personnes, de bétail et de chiens domestiques). En outre, nous avons décrit les habitudes alimentaires du loup laineux dans la zone d'étude afin de comprendre ses besoins alimentaires. L'étude apporte des informations essentielles sur la distribution et l'utilisation des ressources du loup laineux, peu étudiées, afin de concevoir un partage efficace des terres et une planification de la conservation dans le paysage de Gangotri.

## MATÉRIAUX ET MÉTHODES

### Zone d'étude

Le parc national de Gangotri (2 390 km<sup>2</sup>) situé dans le district d'Uttarkashi de l'État d'Uttarakhand, en Inde, couvre une zone continue de la grande région et de la région trans-himalayenne de l'Himalaya occidental. L'étude a été réalisée dans un parc de la vallée trans-himalayenne (Nelang) située entre 31°00'44,1" -31°27'06,26" de latitude et 78°53'39" -79°15" E de longitude (Figure 1). S'étendant sur environ 1 360 km<sup>2</sup>, elle constitue le bassin versant de la rivière Jadh Ganga et de ses affluents. Cette région représente la chaîne d'extension sud-est du Zaskar et constitue une zone de collision entre les plaques Asiatique et Indienne, située immédiatement au nord du Main Central Thrust (Chandola, 2008). La vallée de Nelang présente des affinités géobotaniques avec le trans-Himalaya (Kumar et al., 2017). Près de 25% de la vallée de Nelang (partie sud-ouest) est extrêmement accidentée et abrupte sous la forme d'un profond canyon formé par la rivière Jadh Ganga. Les parties nord sont caractérisées par des pentes douces et des plateaux. La partie inférieure de la vallée (3 000-3 500 m) abrite une forêt tempérée composée principalement de pins bleus *Pinus wallichiana*. À mi-altitude (3 500-3 800 m), on assiste à un changement progressif du pin bleu vers le genévrier ouvert et les broussailles alpines comprenant des espèces telles que *Artemisia* spp, *Juniperus* spp, *Cotoneaster* spp et *Lonicera hypoleuca*. Au-delà de 4 000 m, les vallées et les pentes ondulées présentent des caractéristiques de végétation steppique dominées par *L. spinosa* et *Caragana versicolor*. Les enregistreurs de données (HOBO U23 Pro V2, niveau de précision  $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$ ) déployés dans la vallée de Nelang (~4 000 m) ont documenté (2018) un maximum annuel moyen de 11,6°C

et un minimum de 4,6°C de température, et la température varie entre un maximum de 28,9°C et un minimum de -26,5°C. Les chutes de neige maximales ont lieu de décembre à mars. De 2000 à 2008, la moyenne des chutes de neige en hiver était d'~546 mm (2000-2008, Bhambri et al., 2011). Le léopard des neiges (*Panthera uncia*) et le loup laineux sont les grands prédateurs présents dans la région. Les espèces de proies sauvages potentielles comprennent le mouton bleu de l'Himalaya ou bharal (*Pseudois nayaur*), la marmotte de l'Himalaya (*Marmota himalayana*) et le lièvre laineux du Tibet (*Lepus oiostolus*). Les espèces de Galliformes signalées dans la vallée de Nelang comprennent le tétraogalle de l'Himalaya (*Tetraogallus himalayensis*), la perdrix chukar (*Alectoris chukar*), le tétraogalle du Tibet (*Tetraogallus tibetanus*) et le tétras des sables du Tibet (*Syrrhaptes tibetanus*). L'argali du Tibet (*Ovis ammon*) est rare dans la région (Chandola, 2008 ; Pal et al., 2018). La présence humaine dans la région comprend le pâturage saisonnier du bétail (~30 000), le personnel frontalier et les travailleurs saisonniers pour les activités de construction et d'entretien liées au développement des infrastructures (Chandola, 2008). Une précédente analyse de la pression anthropique saisonnière dans la zone d'étude a montré une faible présence humaine et des activités associées en hiver par rapport à l'été (Pal et al., 2020).



**FIGURE 1.** Localisation des pièges à caméra dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde

## Méthode

### Utilisation de l'espace

Le piégeage par caméra a été réalisé d'octobre 2015 à mars 2019, en se concentrant sur deux saisons : l'été (mai à septembre) et l'hiver (novembre à mars) (Tableau 1). La durée de la session a été choisie de manière à ce que les conditions en termes de perturbation anthropique et de saison restent les mêmes. La présence humaine (pâturage, construction et paramilitaire) augmente en été, de mai à septembre. À l'inverse, le pâturage du bétail est absent et la zone est enneigée de novembre à mars. Des pièges à caméra Cuddeback C1 Cuddeback, De Pere, WI, USA ont été déployés pour documenter la présence saisonnière de grands mammifères le long d'un gradient d'altitude de 3 000

à 5 000 m. Au cours des deux premières années (octobre 2015 à avril 2017), les pièges à caméra ont été déployés en utilisant des grilles de 4 km × 4 km. De mai 2017 à mars 2019, l'intensité d'échantillonnage a été augmentée en utilisant des grilles de 3 km × 3 km. L'espacement moyen entre les pièges photographiques au cours de la session était de 2,38 km (écart-type : 1,77). Sur chaque site, les pièges photographiques ont été déployés (fixés à un tas de pierres) dans des endroits susceptibles d'être utilisés par des mammifères sur la base d'indices tels que des excréments et des empreintes, à une hauteur d'environ 30-45 cm au-dessus du sol. Chaque site de caméra n'a pu être visité qu'une seule fois par saison en raison de contraintes logistiques.

**TABLEAU 1.** Résumé de sept sessions de piégeage par caméra (2015-2019), menées dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde : l'année de l'enquête, la saison, le nombre de stations de caméra avec un nombre de nuits de piégeage, le nombre des photographies des loups indépendants (les captures multiples d'un même individu en 30 min sur un site de caméra ont été exclues)

Session	Season	No. of camera traps (total trap nights)	No. of independent captures of the wolf
November 2015–March 2016	winter	21 (2,505)	107
May–September 2016	summer	24 (2,526)	10
November 2016–March 2017	winter	22 (2,105)	61
May–September 2017	summer	47 (5,012)	16
November 2017 -March 2018	winter	47 (5,538)	103
May–September 2018	summer	39 (3,893)	19
November 2018–March 2019	winter	36 (3,640)	68

Nous avons examiné l'effet de l'habitat et des perturbations humaines à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés, en utilisant le package `glmmTMB1` (Magnusson et al., 2017) dans R 3.6.2 (R Core Team, 2019). Certaines des cellules de la grille avaient plus d'un emplacement de caméra. Par conséquent, nous avons testé l'autocorrélation spatiale entre les emplacements échantillonnés, en utilisant le coefficient de corrélation pondéré de Moran (I de Moran) dans ArcGIS 10.4 (Esri, Redlands, États-Unis). Nous avons utilisé les données des pièges à caméra provenant d'échantillonnages répétés sur les mêmes sites (été et hiver) et avons incorporé les sites comme variable à effet aléatoire. Nous avons utilisé les captures de loups laineux comme variable de réponse et le nombre de jours de piégeage (log-transformé) comme compensation pour tenir compte de la variation de l'effort de piégeage entre les sites (Tableau 2). Les taux de capture des espèces proies, des humains et des chiens en liberté ont été calculés comme des événements de capture, indépendants pour ces variables à chaque emplacement de caméra, divisés par le nombre de nuits de piégeage pendant lesquelles les caméras à cet emplacement étaient opérationnelles, multiplié par 100 (Bashir et al., 2014). Les espèces proies potentielles ont été regroupées en trois catégories : (i) bharal (la seule grande proie sauvage de la région), (ii) bétail, et (iii) marmotte, le lièvre laineux étant rare dans la région, elles ont été regroupées en petites espèces proies (Tableau 2). Les caractéristiques de l'habitat, les espèces-proies potentielles, les humains et les chiens ont été utilisés comme variables prédictives fixes (Tableau 2). Les variables continues ont été normalisées en  $\bar{x}$  avant l'analyse. Nous avons testé la présence d'une surdispersion dans l'ensemble des données et avons choisi la distribution binomiale négative (c'est-à-dire Poisson et binomiale négative). Nous avons également évalué les données pour l'inflation nulle. Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AICc) ajusté à la taille de l'échantillon pour classer les modèles et nous avons considéré que les modèles dont les valeurs AICc étaient  $< 2$  avaient un support équivalent aux modèles les mieux classés (Burnham et Anderson, 2002). Nous avons appliqué la moyenne des modèles et calculé une estimation des paramètres et une erreur standard conditionnelle pour chaque paramètre. Pour examiner toute multicollinéarité entre les variables prédictives, nous avons

effectué un test de corrélation de Pearson. Les variables corrélées (coefficient de corrélation de Pearson > 0,7) n'ont pas été utilisées dans le même modèle.

**TABLEAU 2.** Description des variables utilisées dans les modèles mixtes linéaires généralisés utilisés pour comprendre la réponse du loup laineux à l'habitat et aux facteurs anthropogéniques dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde

Variable	Name of the variable	Type	Source
Response	Species capture	Count	Number of captures of wolf in camera traps
Offset	Trap effort	Continuous	Camera trapping days
Random effect	Site	Categorical	
Fixed effect	Human	Continuous	Capture rate (#/100 trap nights) of humans in camera traps
	Dog	Continuous	Capture rate (#/100 trap nights) of dogs in camera traps
	Livestock capture rate	Continuous	Capture rate (#/100 trap nights) of dogs in camera traps
	Bharal capture rate	Continuous	Capture rate (#/100 trap nights) of bharal in camera traps
	Small prey capture rate	Continuous	Capture rate (#/100 trap nights) of small prey in camera traps
	Elevation	Continuous	Shuttle Radar Topography Mission (Jarvis et al., 2008).
	Ruggedness	Continuous	Ruggedness raster was created using terrain analysis tool in QGIS from Elevation layer
	Slope	Continuous	Slope raster was created using spatial analyst tool in ArcGis 10.4 software from Elevation layer
	Season	Categorical	Three summer sessions (May to September) and four winter sessions (November to March)
	Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)	Continuous	MODIS (Didan, 2015)

### *Schéma d'activité*

Sur la base de l'horodatage des images des pièges à caméra, nous avons évalué le schéma d'activité des loups, des humains, des chiens et du bétail en été et en hiver. De plus, nous avons évalué l'interaction temporelle interspécifique en estimant le chevauchement temporel entre les espèces. Les captures par piège photographique des espèces sur un site ont été considérées comme des enregistrements indépendants à 30 minutes. Toutes les captures indépendantes de l'espèce au cours de différentes années ont été regroupées en fonction des saisons d'hiver et d'été afin d'établir le schéma d'activité global de l'espèce. L'heure des captures des espèces a d'abord été convertie en radians pour tenir compte de la distribution circulaire de l'heure de la journée (Meredith et Ridout, 2014). Par la suite, une fonction de densité de noyau non paramétrique a été utilisée pour estimer les schémas d'activité quotidienne des espèces. Pour évaluer les chevauchements d'activité, nous avons calculé les coefficients de chevauchement ( $\Delta$ ) par paire pour chaque saison. Le coefficient  $\Delta$  de 0 (aucun chevauchement) à 1 (chevauchement complet) indique l'étendue du chevauchement entre deux estimations de densité de noyau (c'est-à-dire la comparaison des schémas d'activité quotidienne des deux espèces) (Ridout et Linkie, 2009). Nous avons utilisé le coefficient de chevauchement 1 comme recommandé par Ridout et Linkie (2009) dans les cas de faibles tailles d'échantillon. L'analyse temporelle a été réalisée à l'aide du package overlap (Meredith et Ridout, 2014) dans le programme R 3.6.2 (R Core Team, 2019).

### Habitudes alimentaires

Pour les habitudes alimentaires, les crottes rencontrés lors des enquêtes par caméra, une fois par saison de juin 2015 à juillet 2019, ont été collectés de manière opportuniste pour étudier les habitudes alimentaires. Les échantillons de crottes ont été identifiés sur le terrain en fonction de leur taille et de leur apparence. Ceux-ci ont ensuite été vérifiés à l'aide d'une analyse de l'ADNmt, car les erreurs de classification sur le terrain peuvent être élevées (Jumabay-Uulu et al., 2014 ; Weiskopf et al., 2016). Les crottes ont été séchées au four à 40°C jusqu'à ce que l'humidité ne soit plus observée au milieu de l'échantillon (Piggott et Taylor, 2003). Après le séchage des échantillons, seule la couche muqueuse supérieure de la crotte a été grattée, et < 0,2 g a été prélevé pour l'analyse génétique. La partie restante a été conservée pour l'analyse des habitudes alimentaires à température ambiante avec de la silice (silice : scat = 4 : 1) dans des sacs en plastique. L'ADN a été extrait à l'aide du kit QIAamp DNA stool (QIAGEN, Allemagne), en suivant le manuel de Qiagen avec de légères modifications. Un contrôle négatif a également été effectué avec les échantillons pour vérifier la contamination par de l'ADN exogène.

...

## RÉSULTATS

L'effort de piégeage par caméra de 25 219 nuits-pièges a donné lieu à 384 incidences de capture de loups. Le taux de capture (nombre de captures/100 jours de piégeage ; intervalle de confiance de 95%) de loups en été et en hiver était de 0,174 (0-0,52) et de 2,55 (1,45-3,65), respectivement. Les taux de capture du léopard des neiges et des espèces proies potentielles sont mentionnés dans le Tableau 3. La présence d'humains et de chiens était plus élevée en été qu'en hiver (Tableau 3). Le bétail n'est présent que pendant la saison estivale (Tableau 3).

TABLEAU 3. Taux de capture saisonnier (#/100 nuits-pièges) d'humains, de bétail, de chiens, de panthères des neiges et d'espèces-proies potentielles du loup laineux dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde

Species	Capture rate (95% confidence interval)	
	Summer	Winter
Human	27.82 (15.28–40.36)	3.73 (2.28–5.18)
Livestock	13.80 (8.43–19.17)	
Domestic dog	9.04 (5.67–12.41)	1.56 (0.78–2.34)
Snow leopard <i>Panthera uncia</i>	0.74 (0.43–1.05)	1.35 (0.88–1.82)
Blue sheep or bharal <i>Pseudois nayaur</i>	2.59 (1.88–3.30)	3.99 (2.76–5.22)
Tibetan argali <i>Ovis ammon</i> ,	4*	
Himalayan marmot <i>Marmota himalayana</i>	0.73 (0–1.63)	
Tibetan woolly hare <i>Lepus oiostolus</i>	8.44 (3.74–13.14)	3.82 (1.72–5.92)

\*Total number of captures in seven sessions.

Pour l'analyse spatiale, le test de corrélation utilisant le test de Pearson a montré une corrélation significative entre le bétail et les chiens ( $r = 0,7$ ) et entre la rugosité et la pente ( $r = 0,95$ ) ; ces variables n'ont donc pas été utilisées ensemble dans les modèles. Aucune autocorrélation spatiale n'a été détectée parmi les sites (tous les scores Z étaient compris entre -1,96 et 1,96), sauf pour les sessions d'hiver 2015 et 2016 (score  $Z > 1,96$ ) (Tableau 4). Ceci est dû à un nombre moins important de caméras et à peu de captures de loups limitées à la partie nord de la zone d'étude. Compte tenu du jeu de données limité, nous n'avons pas retiré ces sessions de l'analyse, car l'autocorrélation spatiale uniquement sur deux saisons n'est pas susceptible d'influencer l'analyse

globale. Nous avons testé 27 modèles biologiquement significatifs (Tableau 5, Tableau supplémentaire 1). Le modèle le plus soutenu (valeurs  $\Delta AICc < 2$ ) a montré que la présence de loups laineux est influencée par la saison, les variables topographiques et les proies (Figure 2). La probabilité d'occurrence des loups laineux était positivement associée à la saison hivernale ( $\beta = 1,96$ , IC 95% : 1,33-2,59) et aux altitudes plus élevées ( $\beta = 1,1$ , C.I : 0,3-1,90), mais négativement associée aux fortes pentes ( $\beta = -0,69$ , C.I : -1,34 à -0,04) (Figure 2). Même si le bharal et le NDVI faisaient partie des meilleurs modèles (valeurs  $\Delta AICc < 2$ ), les estimations de pente de ces variables se chevauchaient avec zéro et leur impact sur l'utilisation de l'espace par les loups reste peu clair (Tableau 6). Le schéma d'activité temporelle des loups diffère en été et en hiver. En été, les loups présentaient deux pics distincts à  $\sim 6$  h et 20 h. En hiver, les loups ne présentaient pas de schéma de préférence clair mais étaient surtout actifs pendant la journée entre 6 h et 18 h. L'analyse du chevauchement temporel a montré un chevauchement considérable ( $\Delta_1 \geq 50$ ) avec l'activité des humains, des chiens et du bétail dans la zone (Figure 3).

**TABLEAU 4.** Le test d'autocorrélation spatiale (I de Moran) a été utilisé pour examiner si les sites de piégeage photographique étaient indépendants entre les sept sessions d'échantillonnage, 2015-2019, dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde

Season	Index	z value	p value
Winter 2015–16	0.3	2.8	0.004
Summer 2016	0.2	1.5	0.13
Winter 2016–17	0.3	3.7	0.0002
Summer 2017	0.11	1.56	0.11
Winter 2017–18	0.2	1.5	0.13
Summer 2018	1.42	1.9	0.05
Winter 2018–19	-0.02	0.08	0.99

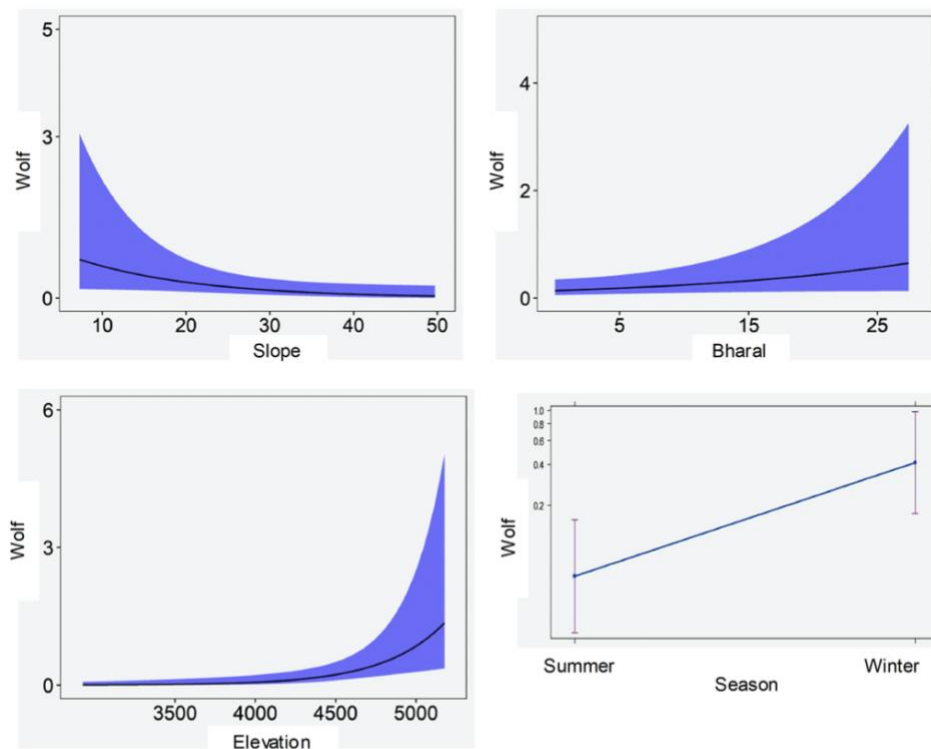
**TABLEAU 5.** Les trois meilleurs modèles candidats pour examiner la relation entre l'abondance relative du loup laineux, l'habitat, la saison et les pressions anthropiques saisonnières dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde, avec le critère d'information d'Akaike de chaque modèle ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AICc), le nombre de paramètres (k), la différence d'AICc par rapport au modèle le plus performant ( $\Delta AICc$ ) et le poids d'Akaike

Model	k	logLik	AICc	delta	weight
Wolf ~ Slope + Season + Bharal + Elevation	7	-271.799	558.1	0	0.257
Wolf ~ Elevation + Slope + Season	6	-273.358	559.1	0.99	0.156
Wolf ~ Season + Elevation + Slope + NDVI	7	-272.595	559.7	1.59	0.116

Pour l'analyse des habitudes alimentaires, un total de 94 excréments a été collecté dans la vallée de Nelang. Une confirmation génétique a été obtenue pour 63 excréments, dont 32 se sont avérés être des loups laineux. L'identification sur le terrain des excréments de loup a été précise à 44,5% et a été confondue avec les excréments de léopard des neiges (55,5%). L'identification sur le terrain était insuffisante pour confirmer l'identité des excréments du loup laineux, nous avons donc utilisé uniquement les excréments confirmés génétiquement pour étudier les habitudes alimentaires. En raison du nombre limité d'excréments, nous n'avons pas pu étudier les habitudes alimentaires saisonnières du loup, et tous les excréments ont été regroupés pour étudier les informations générales sur les proies consommées. Selon Trites et Joy (2005), un minimum de 59 excréments est nécessaire pour décrire avec précision le régime alimentaire des espèces d'un site. Notre échantillon de 32 excréments est petit pour décrire les habitudes alimentaires des loups dans la vallée de Nelang et les résultats doivent être considérés comme des données de base sur les proies consommées par les loups laineux dans le parc national de Gangotri. Les matières non digérées



étaient présentes par ordre décroissant comme suit : poils (100%, présents dans tous les excréments), os (81,3%), sabots (18,8%), griffes (3,1%), plumes (9,8%), restes d'herbe (6,2%) et coquilles d'œufs (6,2%). Le pourcentage moyen de fréquence d'occurrence et la biomasse relative étaient les plus élevés pour le bharal, suivi par le bétail, la marmotte *M. himalayana*, les oiseaux et les petites proies (Tableau 7).



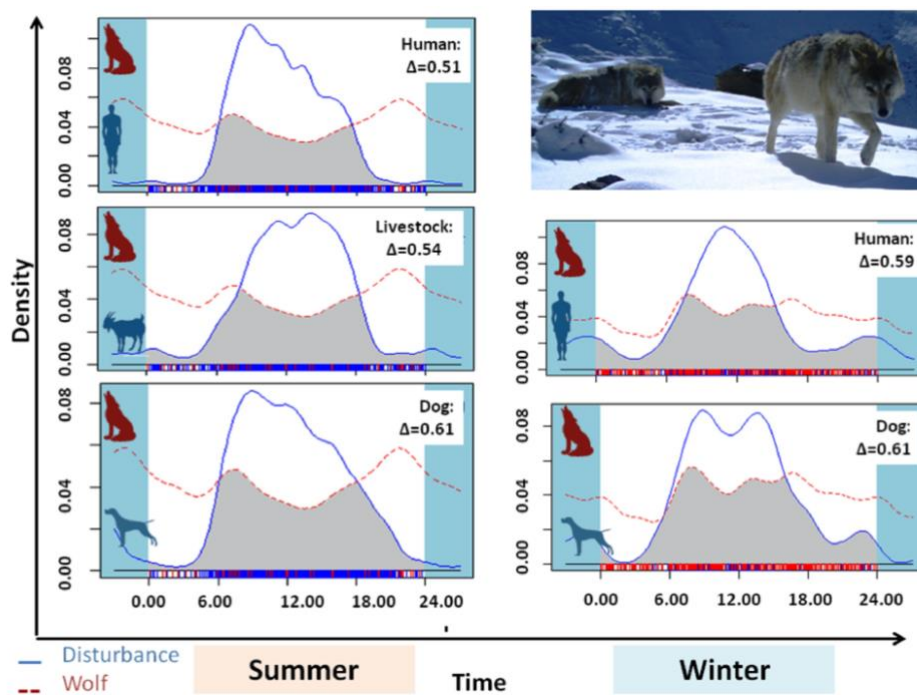
**FIGURE 2.** Relation prédite entre le taux de capture du loup laineux et les variables de l'habitat : altitude, pente et saison, et le taux de capture de l'espèce proie : bharal, tel que déterminé par les modèles mixtes linéaires généralisés dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde. L'axe des  $y$  de chaque graphique représente le taux de capture photo et l'axe des  $x$  représente la valeur de la variable (altitude en m, pente en degré, taux de capture de bharal/100 jours)

**TABLEAU 6.** Résumé des estimations de l'effet fixe du modèle moyen pour les modèles soutenus (valeurs  $\Delta AICc < 2$  ; loup  $\sim$  pente + saison + bharal + élévation, loup  $\sim$  élévation + pente + saison, loup  $\sim$  saison + élévation + pente + NDVI) du loup laineux dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde. Les valeurs  $p < 0,05$  indiquent que l'estimation est significative

Predictor variable	Estimates	S.E	95% C.I	z-value	P-value
Slope	-0.69	0.33	(-1.34--0.04)	2.093	0.04
Season (winter)	1.96	0.32	(1.33-2.59)	6.163	<0.001
Bharal	0.28	0.16	(-0.03-0.59)	1.766	0.083
Elevation	1.10	0.41	(0.30-1.90)	2.713	0.007
NDVI	-0.50	0.42	(-1.32-0.32)	1.197	0.23

## DISCUSSION

L'utilisation principale de l'espace par tout animal est déterminée par l'obtention de ressources alimentaires suffisantes pour survivre et assurer une reproduction réussie (White, 1978). De plus, pour les carnivores, la densité de population (Ballard et al., 1987), la compétition interterritoriale (Hayes et Harestad, 2000), la migration des proies (Mech et Boitani, 2003), les caractéristiques du paysage corrélées au succès de la chasse (Rich et al., 2012) et l'influence anthropique (Rich et al., 2012) peuvent jouer un rôle crucial dans la modulation de l'utilisation de l'espace dans un paysage.



**FIGURE 3.** Le chevauchement des activités (zone grise) et le coefficient de chevauchement ( $\Delta$ ) des perturbations anthropiques (personnes, bétail et chiens domestiques) avec les loups laineux pendant les saisons d'été et d'hiver dans la vallée de Nelang du parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde. Les observations originales sont affichées sous forme de tapis au bas du graphique

Nos résultats suggèrent que les loups laineux préfèrent les habitats de plateau à haute altitude et moins escarpés. La plupart des enregistrements de présence de loups dans l'Himalaya sont apparus dans le paysage trans-himalayen (Sharma et al., 2004 ; Habib et al., 2013 ; Chetri et al., 2016) et rarement dans les régions du grand Himalaya (Bhattacharya et Sathyakumar, 2011). L'association positive des loups avec les habitats de prairies et de plateaux que nous avons observée a été constatée dans toute l'aire de répartition du loup laineux (Subba, 2012 ; Habib et al., 2013 ; Rana, 2018). Les effets de la saison, des proies migratoires et des facteurs anthropiques sur la taille et la configuration des domaines vitaux ont été largement étudiés sur d'autres espèces de loups dans les zones néarctiques et paléarctiques (Fuller, 1989 ; Theuerkauf et al., 2003a ; Kaartinen et al., 2005 ; Mattisson et al., 2013). Dans ces études, l'utilisation de l'espace par les loups était déterminée à la fois par les humains et par la densité des proies (Ballard et al., 1997). Les loups adaptent de grands domaines vitaux pour tenir compte des variations saisonnières de la disponibilité des ressources (Hinton et al., 2016) ou pour englober des zones de retraite suffisamment grandes et isolées de l'activité humaine (Mancinelli et al., 2018) et se déplaçaient moins lorsque les proies étaient abondantes (Jedrzejewski et al., 2002 ; Kusak et al., 2005). Une étude récente dans l'écosystème de l'Himalaya a suggéré une saisonnalité de la résidence et des aires récursives (Lyngdoh, 2020). Basée sur les données de collier de trois loups, l'étude a montré un domaine vital réduit pour un loup en hiver, alors que les deux autres ont montré une augmentation du domaine (Lyngdoh, 2020). Le domaine vital et les déplacements des loups en été et en hiver ont montré des zones centrales différentes, probablement influencées par la profondeur de la neige et la disponibilité des proies (Lyngdoh, 2020).

Nous avons constaté une augmentation des captures de loups à l'intérieur du parc en hiver, ce qui indique un effet possible similaire de la neige sur le modèle de parcours. La neige augmente le coût des déplacements (Parker et al., 1984 ; Crête et Larivière, 2003), et les animaux s'adaptent à ces conditions en modifiant leur vitesse et leur trajet (Droghini et Boutin, 2018). De plus, la neige

augmente le taux de réussite des captures d'ongulés par les loups (Nelson et Mech, 1986 ; Fuller, 1991 ; Huggard, 1993). Dans le parc national de Gangotri, il est possible que les loups utilisent intensivement ces zones en hiver pour accéder facilement à leur proie principale, le bharal. Les carcasses d'un grand nombre de bharal ont été observées après l'hiver sur le terrain (R Pal par observation). Pendant l'été, les loups peuvent utiliser des altitudes plus élevées et des zones proches des frontières internationales (adjacentes au plateau Tibétain) où la pression anthropique est très faible. D'autres facteurs contribuant à un plus grand nombre de captures en hiver pourraient être la présence réduite d'humains et de chiens dans la région ; cependant, ces facteurs n'étaient pas significatifs dans notre étude.

**TABLEAU 7.** Contenu de 32 excréments de loups laineux dans le parc national de Gangotri, Uttarakhand, Inde, avec la fréquence moyenne en pourcentage des éléments de proie (avec des intervalles de confiance à 95%, IC, provenant de bootstrapping), biomasse relative estimée en % de la proie consommée

Prey species	Frequency of occurrence	% Relative biomass
Bharal <i>Pseudois nayaur</i>	0.59 (0.42, 0.77)	66.3
Livestock	0.28 (0.12, 0.43)	20
Marmot <i>Marmota himalayana</i>	0.15 (0.03, 0.25)	7.7
Bird	0.13 (0.03, 0.25)	3.9
Small prey	0.063 (0.00, 0.15)	2.1

Bien que notre échantillon soit de petite taille, les résultats montrent que dans le parc national de Gangotri, les loups sont dépendants des grandes espèces d'ongulés, ce qui concorde avec les résultats précédents (Lyngdoh et Habib, 2019) de la région Himalayenne (mais voir Chetri et al., 2017). Les petites proies telles que la marmotte de l'Himalaya *M. himalayana*, les oiseaux et les rongeurs constituent également des éléments mineurs de l'habitude alimentaire. La densité du bharal dans la vallée de Nelang est de 0,64 SE 0,2 individus/km<sup>2</sup> (Pal et al., 2021), et il constitue une source importante de nourriture pour les loups à l'intérieur du parc tout au long de l'année. L'autre source importante de proies est le bétail, qui n'est disponible que pendant 4 mois (juin-septembre). Environ 30 000 bêtes visitent la vallée de Nelang (~1 100 km<sup>2</sup>) en été (Chandola, 2008). Une telle densité est susceptible d'accroître la concurrence pour le fourrage et l'espace pour le bharal, le poussant vers des habitats marginaux (Mishra et al., 2002 ; Bhattacharya et al., 2020 ; Koetke et al., 2020). Par conséquent, une surabondance de bétail peut augmenter les chances de prédation du loup sur le bétail, ce qui est également observé dans d'autres paysages Himalayens (Werhahn et al., 2019 ; Lyngdoh, 2020). Cette déprédation du bétail pourrait dégénérer en conflits avec les humains (Chetri et al., 2020), ce qui est la principale raison de la disparition des loups dans de nombreuses régions. Nous recommandons d'évaluer la réponse des éleveurs à la prédation du bétail par les loups dans la région, dont la compréhension fait actuellement défaut mais qui est essentielle pour développer des stratégies de gestion appropriées. Notre analyse du régime alimentaire des loups ne représente que des informations de base sur le régime alimentaire des loups dans la zone d'étude en raison de la faible taille de l'échantillon. En outre, la forte différence saisonnière dans le régime alimentaire (Chetri et al., 2017) est attendue en raison de l'absence de bétail en hiver et de l'hibernation des espèces proies telles que la marmotte. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre le spectre complet du régime alimentaire des loups et les besoins saisonniers en matière de proies.

Dans cette étude, les loups laineux étaient les plus actifs tôt le matin et tard le soir en été. Une quantité considérable de chevauchement temporel a été trouvée entre les humains et les activités associées aux loups, largement contribué par le chevauchement d'activité pendant les premières

heures du matin (~6 a.m.). Les loups ont montré un pic plus élevé en fin de soirée, ce qui pourrait être une stratégie pour accéder au bétail et éviter la présence humaine (Theuerkauf, 2009). De plus, les températures estivales relativement plus élevées peuvent également avoir favorisé une activité réduite des loups en milieu de journée (Theuerkauf, 2009). **À l'inverse, en hiver, les loups n'ont pas montré de préférence claire et étaient principalement diurnes** (Figure 3). Ce schéma pourrait s'expliquer par le fait que l'évitement de la chaleur pendant la journée n'est pas nécessaire en hiver. Un schéma similaire a été observé sur des sites subarctiques en Alaska et en Finlande, où les loups étaient diurnes en hiver (données uniquement pour l'Alaska) et nocturnes en été (Theuerkauf, 2009). Un autre facteur contributif pourrait être une présence humaine comparativement moindre en hiver. Certes, par rapport à l'été, les loups présentent un chevauchement plus important avec les humains en hiver, mais la présence humaine est limitée (absence de pâturage du bétail et d'activités de construction) et il est moins probable qu'ils soient influencés par leur présence. Les prédateurs sont également connus pour synchroniser leur schéma d'activité avec les espèces proies (Theuerkauf et al., 2003*b*). **Il est intéressant de noter que l'activité des loups en hiver est en étroite corrélation avec celle du bharal, montrant un schéma d'activité diurne** (Pal et al., 2021). L'activité temporelle des loups se chevauchait le plus avec celle des chiens au cours des deux saisons.

Les taux de capture par caméra et le régime alimentaire moins diversifié des loups indiquent la rareté d'autres sources de proies dans la région. Des études menées dans la région Himalayenne ont montré que les loups préfèrent les terrains vallonnés ouverts aux ongulés vivant dans les falaises (Chetri et al., 2017 ; Werhahn et al., 2019). Cependant, les espèces-proies potentielles préférant les terrains vallonnés, l'argali (Sathyakumar et Bhatnagar, 2002 ; Odonjavkhlan et al., 2021), sont extrêmement rares dans la région. L'argali n'a été photographié qu'à quatre reprises en hiver (Pal et al., 2018). **Le pâturage excessif pendant l'été et les chiens sauvages sont les principales menaces pour les ongulés dans le paysage** (Chandola, 2008 ; Pal et al., 2020). De plus, la zone subit des changements dus à l'expansion des infrastructures de sécurité aux frontières (Chandola, 2008 ; Pal et al., 2020). Même si le pâturage n'est pratiqué qu'en été, c'est aussi la période de croissance des plantes. **La consommation préalable des ressources par le bétail dégrade les pâturages et a un impact négatif sur les ongulés** (Bhattacharya et Sathyakumar, 2011 ; Koetke et al., 2020). **Une telle dégradation progressive et souvent inaperçue des prairies et des garrigues subalpines pourrait être la raison du déclin de la diversité des ongulés dans la région** (Bauer, 1990 ; Rawat, 2007 ; Bhattacharya et Sathyakumar, 2011).

Conscients de la nécessité de la conservation et du manque d'informations écologiques, nous avons examiné l'écologie spatiale du loup laineux dans le contexte de la saisonnalité des conditions d'habitat et des pressions anthropiques. **Le loup laineux privilégie les pâturages de haute altitude moins escarpés**. Tragiquement, ces habitats sont aussi les lieux de pâturage du bétail les plus pratiques pour les bergers (Chetri et al., 2017 ; Bhattacharya et al., 2020) ; ainsi, les loups sont souvent en première ligne pour faire face aux conséquences négatives du pâturage et de la présence humaine. La surabondance saisonnière de bétail entraînera inévitablement la prédation des loups sur le bétail, comme l'indique l'analyse des habitudes alimentaires dans notre étude. La présence de chiens à l'intérieur du parc pose des risques supplémentaires tels que l'hybridation et la transmission de maladies aux loups laineux (Hennelly et al., 2015), et nécessite donc des mesures de gestion. Cette étude a également mis en évidence la saisonnalité de l'intensité de l'utilisation de l'espace dans la zone d'étude. En hiver, l'augmentation des captures pourrait être due à une utilisation intensive de la zone d'étude en raison de restrictions des déplacements ou d'un accès facile aux proies grâce

à une couverture neigeuse importante. L'évitement spatial de la pression anthropique n'était pas évident dans notre étude ; cependant, une adaptation temporelle a été observée. L'évitement temporel peut également être dû à l'évitement des températures comparativement plus élevées au milieu de la journée en été. En synthétisant l'utilisation de l'espace, les habitudes alimentaires et l'activité, on peut affirmer que la disponibilité des proies sauvages et la saisonnalité influencent la présence des loups dans la région. Par conséquent, la conservation des loups laineux nécessiterait un vaste paysage avec des proies optimales. La région a le potentiel d'améliorer le statut des proies (par exemple, l'argali). Le développement de poches sans pâturage de bétail est une solution efficace pour pratiquer le pâturage de manière durable dans les habitats alpins et ravive le statut des proies (Mishra et al., 2016). Une approche similaire peut être adoptée dans le parc national de Gangotri, accompagnée de programmes de sensibilisation, de programmes de compensation et du soutien des communautés locales (Mishra et al., 2017). Les loups ont surtout été capturés près de la limite nord du parc, qui forme une frontière internationale avec la Chine (Tibet) Figure supplémentaire 1. Par conséquent, toute initiative de gestion ou de conservation nécessitera une coopération transfrontalière. Pour mieux comprendre le comportement des loups dans l'espace et la variabilité de la sélection de l'habitat, il faudra surveiller leurs déplacements à l'aide de colliers émetteurs.

Hors publication :



Bharal (mouton bleu de l'Himalaya), 55 à 75 kg (Wikipédia)



Argali : 65 à 180 kg (Wikipédia)