Expertise scientifique collective sur le devenir de la population de loups en France

DEMARCHE D'EVALUATION PROSPECTIVE A L'HORIZON 2025/2030 ET VIABILITE A LONG TERME

7 Mars 2017

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Président du Panel : LE MAHO Yvon.

Membres du Panel : BEUDELS-JAMAR Roseline, CHAPRON Guillaume, DUCHAMP Christophe, GIMENEZ Olivier, LE MAHO Yvon, ROBERT Alexandre, SARRAZIN François.

Rédacteurs de l'expertise : BEUDELS-JAMAR Roseline, CHAPRON Guillaume, DUCHAMP Christophe, GIMENEZ Olivier, MARBOUTIN Éric, ROBERT Alexandre, SARRAZIN François.

Coordinateurs : MARBOUTIN Éric, SAVOURE-SOUBELET Audrey, TRUDELLE Laurène.

Comité de pilotage : GUINOT-GHESTEM Murielle, HAFFNER Patrick, LE MAHO Yvon, MARBOUTIN Éric, ROUSSET Guillaume, SAVOURE-SOUBELET Audrey, SIBLET Jean-Philippe, TRUDELLE Laurène.

Commanditaire : Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer.

Citation suggérée du rapport : Duchamp C, Chapron G, Gimenez O, Robert A, Sarrazin F, Beudels-Jamar R, Le Maho Y, 2017. Expertise collective scientifique sur la viabilité et le devenir de la population de loups en France à long terme sous la coordination ONCFS-MNHN de : Guinot-Ghestem M, Haffner P, Marboutin E, Rousset G, Savoure-Soubelet A, Siblet JP, Trudelle L (par or. alph.).

Table des matières

I. INTRODUCTION : CADRE DE L'EXPERTISE 4

1. LETTRE DE COMMANDE 4
2. ORGANISATION 4

II. LE LOUP : ELEMENTS D'ECOLOGIE & BILAN DE POPULATION 5

1. ELEMENTS D'ECOLOGIE 5
   a. Structure de population & comportement 5
   b. Régime alimentaire 8
2. RETOUR DE L'ESPECE EN FRANCE ET ETAT DE LA POPULATION 10
   a. Dynamique passée et situation actuelle en France 10
   b. Situation à l'étranger 13
3. ACTION PUBLIQUE DE GESTION DES INTERACTIONS AVEC LES ACTIVITES D'ELEVAGE EN FRANCE 14
   a. Période 1992 - 2003 14
   b. Période 2004 - 2012 15
   c. Période 2013 - 2017 15
4. CONTEXTE JURIDIQUE FRANÇAIS 16
   a. Application de la Directive européenne Habitats Faune Flore 16
   b. Autres textes 18
5. STATUT JURIDIQUE DU LOUP DANS LES AUTRES ETATS EUROPEENS 18

III. DYNAMIQUE ET VIABILITE DES POPULATIONS A LONG TERME 20

1. VIABILITE DE POPULATION : CONCEPT ET MESURE 20
   a. Concept de viabilité 20
   b. Analyses de viabilité 21
   c. Echelles spatiales et temporelles 24
2. CONDITIONS D'ANALYSE DE VIABILITE DE LA POPULATION FRANÇAISE DE LOUP 25
   a. Horizon temporel pour mesurer la viabilité 25
   b. Facteurs écologiques et génétiques à prendre en compte pour mesurer la viabilité 26
   c. Fragmentation de la population française et connexion avec les autres populations européennes ... 27

IV. ÉVOLUTION PREVISIBLE DE LA POPULATION DE LOUPS EN FRANCE D'ICI 2025/2030..... 29

1. LE PREALABLE A UNE PREVISION FIABLE : UN SUIVI DE POPULATION ROBUSTE..... 29
   a. Un suivi non-invasif qui combine des outils fiables et reconnus 29
   b. Qualité et mise à jour des données en France 30
2. DYNAMIQUE OBSERVEE DE LA POPULATION DE LOUPS EN FRANCE 31
   a. Modèles démographiques 31
   b. Mesure des bilans et paramètres démographiques de la population 34
3. RISQUE D'EXTINCTION DEMOGRAPHIQUE : UNE APPROCHE COMPARATIVE 36
   a. Rôle de la mortalité sur le risque d'extinction 36
   b. Existe-t-il un seuil minimum de viabilité ? 38
   c. Intérêts et limites des analyses de viabilité 40
4. PREDIRE LE DEVENIR DE LA POPULATION DE LOUPS SOUS CONTRAINTE DE PRELEVEMENT : UNE APPROCHE ADAPTATIVE 40
   a. Modéliser la croissance et prédire les effectifs 40
   b. Cartographier la probabilité de présence de l'espèce 44
   c. Quel pouvoir de prédiction des modèles ? 48

V. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS 50

1. LA VIABILITE ECOLOGIQUE A L'HORIZON TEMPOREL DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION 50
2. LA VIABILITE A L'HORIZON TEMPOREL DE LA PRATIQUE DE GESTION 51

a. Un taux de survie « plancher » à surveiller 51
b. Suivi de l'aire de répartition sur le territoire national 52
c. Une vision adaptative nécessaire pour le processus de décision 53
3. VIABILITE, DEVENIR DE LA POPULATION DE LOUPS ET GESTION DES ATTAQUES AUX TROUPEAUX 56
GLOSSAIRE 60
BIBLIOGRAPHIE 63
FIGURES ET TABLEAUX 73
ANNEXE 1 75
ANNEXE 2 80

I. INTRODUCTION : CADRE DE L'EXPERTISE

1. Lettre de commande

Cette expertise collective répond à la commande du Ministère en charge de l'Environnement du 7 avril 2016, annexée à ce document (Annexe 1), commande qui a été présentée par Mme Barbara Pompili, Secrétaire d'Etat chargée de la Biodiversité, le 7 juillet 2016 (Annexe 2). Elle entre dans le cadre d'une démarche politique prospective d'évaluation de la situation à long-terme du loup gris (*Canis lupus*) en France. Cette démarche sera aussi nourrie des recommandations en cours d'élaboration par différents groupes de travail organisés par thématique (mesures de protection, gestion des foyers d'attaques aux troupeaux, typologie des territoires) adossés au Groupe National Loup. De même, les résultats d'une expertise collective sociologique récemment initiée contribueront, avec ceux de la présente expertise biologique, à éclairer l'Etat quant à comment atteindre son objectif politique de « garantir une cohabitation socialement et économiquement acceptable entre le loup et les activités humaines ».

L'avis rendu dans cette expertise porte donc exclusivement sur les aspects biologiques de la conservation et de la déclinaison opérationnelle en termes de cadre de gestion d'une population de loups en France.

Cette expertise collective concerne la population française de loups, sauf mention contraire le cas échéant, notamment sur la question de la viabilité génétique en lien avec la population italienne.

2. Organisation

Animée par le Service du Patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle et la Direction Recherche et Expertise de l'Office national de la Chasse et de la Faune Sauvage, cette étude vise à produire une expertise collective par un panel d'experts reconnus sur le plan scientifique, issus des grands organismes de recherche. Le panel est présidé par Yvon le Maho, Directeur de Recherche de Classe Exceptionnelle au CNRS et membre de l'Académie des Sciences (Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS et Université de Strasbourg). Les experts sont :

- Roseline C. Beudels-Jamar : Docteur à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. *Expert en biologie de la conservation. Espèces menacées et communautés fragiles. Suivi de populations. Réintroduction et renforcement de populations.*

- Guillaume Chapron : Professeur associé, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. *Expert en modélisation et dynamique des populations d'espèces carnivores.*

- Christophe Duchamp : Ingénieur de travaux, chargé de recherche sur le loup à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. *Expert sur le suivi du Loup en France et les relations prédateurs– proies.*

- Olivier Gimenez : Directeur de recherche au CNRS, UMR 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. *Expert en biostatistiques et dynamique de populations*.

- Alexandre Robert : Enseignant Chercheur, UMR 7204 Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation. *Expert en génétique des populations.*

- François Sarrazin : Professeur, Université Pierre et Marie Curie, UMR 7204 Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, président du conseil scientifique de la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité. *Expert en restauration et suivi de populations*.

Ce panel d'experts a œuvré en toute indépendance de réflexion et diagnostic.

II. LE LOUP : ELEMENTS D'ECOLOGIE & BILAN DE POPULATION

1. Eléments d'écologie

a. Structure de population & comportement

Une population de loups peut schématiquement se résumer en trois composantes (Mech & Boitani 2003) : a) des animaux en meutes, territoriaux, et qui, pour l'essentiel, vivent sur un domaine de 200 à 300 km² environ (ordre de grandeur mesuré en France, ONCFS 2008) ; b) les individus en dispersion*[1], venant de quitter leur meute de naissance et qui peuvent parcourir des distances considérables de manière erratique avant de se sédentariser (Kojola et al. 2006) ; c) des animaux isolés et sédentarisés après avoir quitté leur meute d'origine, moins territoriaux qu'une meute en termes de défense passive (marquage olfactif) et précurseurs potentiels de l'installation d'une nouvelle meute. Les probabilités pour que, dans un pas de temps donné, un individu en dispersion* se sédentarise, qu'il soit rejoint par un animal de sexe opposé et que ces individus fondent une meute, ne sont pas connues.

L'unité démographique principale d'une population de loups est donc la meute. Elle est structurée autour d'un couple reproducteur et de ses descendants. La taille du groupe peut varier de, 2 à 10 animaux environ en hiver pour les plus grosses meutes détectées en France (cf. exemple Figure 1). La taille des groupes varie également au sein d'une année donnée par le jeu des naissances, de la mortalité et de la dispersion*[1] de printemps et/ou d'automne des subadultes.

[1] Les termes avec un astérisque sont définis dans le glossaire

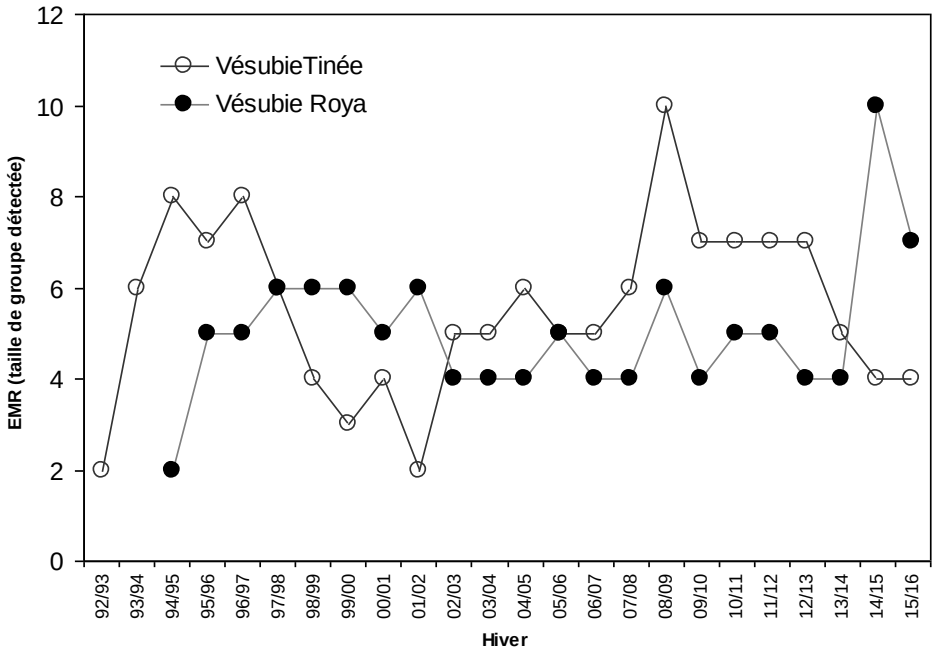


Figure 1 Variation annuelle de la taille de groupe de 2 meutes voisines sur le massif du Mercantour, mesurée par l'EMR (nombre minimum d'animaux se déplaçant ensemble en période hivernale), détectée par pistage et observations visuelles. Source : Réseau Loup-Lynx.

La superficie des territoires occupés par les meutes varie selon les conditions écologiques, mais aussi, et de façon pas toujours distinguable, selon les méthodes de suivi utilisées. De multiples facteurs dont les conditions écologiques locales comme le type et l'abondance des proies (Mattisson et al. 2013), mais aussi les méthodes mobilisées (télémétrie, ADN non invasif), ou la pression d'observation, engendrent ainsi une forte variabilité des superficies mesurées pour un territoire de meute. Ces dernières varient de 150 km² (Kusak et al. 2005) à plus de 1600 km² (Mattisson et al. 2013). En Italie, l'estimation du domaine vital moyen d'une meute réalisée en différents endroits varie de 200 km² à partir de données télémétriques de géo localisation (Ciucci et al. 1997), à seulement 75 km² à partir d'analyses sur fèces de l'autocorrélation spatiale* des distances génétiques entre loups détectés (Caniglia et al. 2014). A noter que dans ce dernier cas, les auteurs signalent qu'il s'agit plutôt du « cœur de meute » et pas du « domaine vital », et que leurs résultats peuvent être sous-évalués par le processus d'échantillonnage des excréments collectés sur le terrain. Il n'existe pas de travaux comparant en même temps les effets sur l'estimation de superficie occupée par une meute, des facteurs écologiques et des biais induits par les méthodes utilisées. Il n'est dès lors pas possible, à partir de la littérature scientifique disponible, d'identifier de manière formelle, quelle part de la variation observée d'une étude à l'autre dans les superficies occupées par les meutes, est due aux simples différences de méthodes utilisées (notion de confusion de facteurs). Ces limites illustrent aussi la difficulté qu'il y aurait à estimer une capacité d'accueil à l'échelle d 'un territoire aussi vaste qu'un pays (en termes de nombre de meutes par exemple), un paramètre pourtant essentiel dans les analyses de viabilité.

La meute, structure sociale territoriale, est aussi à l'origine des animaux en dispersion* du fait que, souvent en lien avec la densité locale (e.g. Wabakken et al. 2015), ils l'ont quittée pour coloniser de nouvelles zones, en parcourant des distances de parfois plusieurs centaines de

kilomètres tel que cela a été observé par le suivi d'animaux marqués (GPS) en Allemagne (Reinhardt, comm. pers., Figure 2a) ou en Suède (Wabakken et al. 2007, Skandulv, comm. pers., cf. Figure 2b). Le déterminisme conditionnant l'orientation et la distance de dispersion*, de même que la sédentarisation des individus concernés ne sont pas encore expliqués, possiblement parce qu'aucun facteur ne conditionne à lui seul ces paramètres. En particulier, la disponibilité alimentaire semble peu explicative (cf. Larsen & Ripple 2006), probablement parce que la plasticité écologique de l'espèce l'amène à pouvoir se nourrir à partir d'une très grande diversité de proies sauvages et domestiques (cf II 1 b Régime alimentaire). . Il s'agit néanmoins, le plus souvent et majoritairement, d'ongulés sauvages qui se trouvent par ailleurs être en abondance suffisante de manière assez générale en Europe (de l'ordre de 18 millions d'animaux, Apollonio et al. 2010) pour subvenir, quasiment partout, aux besoins énergétiques du prédateur. Pour ce qui est des ongulés en France, la distribution large et l'abondance relativement importante de ces espèces sur la quasi-totalité du territoire national, montrent que la disponibilité en proies potentielles ne constituent pas un facteur qui pourrait à lui seul structurer la présence du loup à l'avenir, et ne permettent donc pas d'en prédire l'expansion (cf. Réseau ongulé sauvage ONCFS/FDC 2015 et Figure 3).

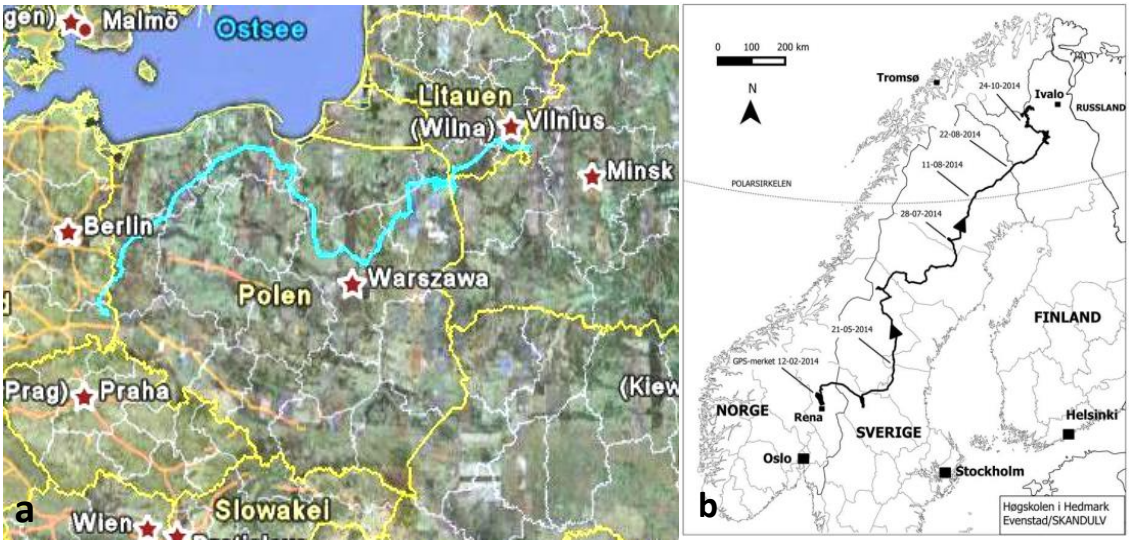


Figure 2 Exemples de distances parcourues par le loup en phase de dispersion* (suivi GPS/GSM) ; a) distance équivalant à 800 km en ligne droite en Allemagne entre le 23/04 et le 12/10/2009 (I. Reinhard, Lupus Consulting). b) distance équivalant à 1200 km en ligne droite en Suède entre le 12/02 et le 24/10/2014 (C. Milleret, Skandulv).

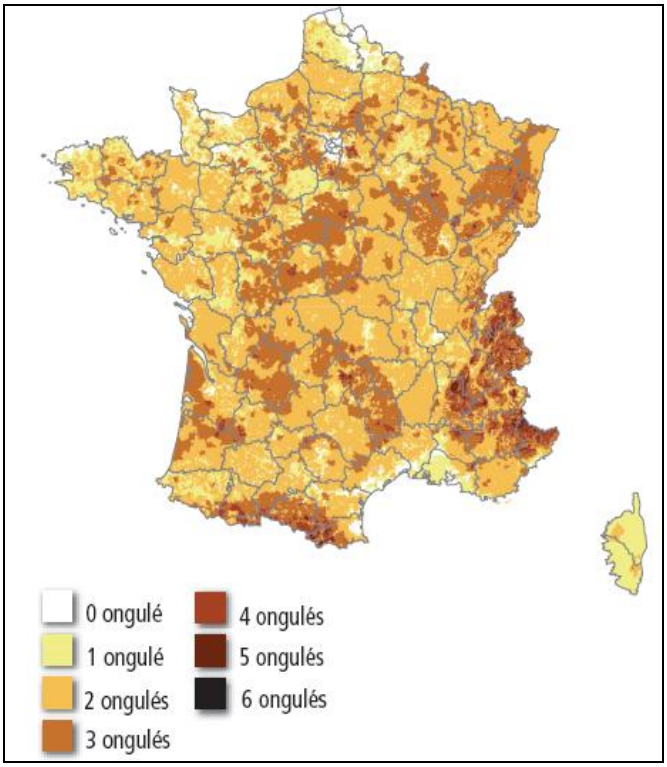


Figure 3 Carte de présence du nombre d'espèces différentes d'ongulés. Au vu de la plasticité écologique du loup, l'abondance et la distribution de ces espèces ne constituent pas des facteurs pertinents pour prédire l'expansion de la population de loups. Source : Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FDC.

b. Régime alimentaire

L'essentiel des espèces consommées par le loup gris sont des ongulés sauvages de taille moyenne à grande (chevreuil, chamois, mouflons, cerfs, voire élans) mais aussi domestiques (Zlatanova et al. 2014, Newsome et al. 2016). C'est particulièrement le cas là où des troupeaux ovins à vocation de production viande sont élevés de manière extensive, et donc confrontés au risque de prédation durant des périodes potentiellement assez longues dans l'année selon les dates de mise à l'herbe (Garde et al. 2014).

En France, le régime alimentaire a été documenté via l'analyse des macro-restes détectés dans les excréments après certification génétique loup ; cette méthode basée sur la microscopie optique a été validée par comparaison avec des analyses ADN du régime alimentaire (Duchamp, non publié). Le régime alimentaire de 9 meutes, sélectionnées selon la diversité de situations écologiques et de présence des espèces proies potentielles sur l'ensemble des Alpes (Figure 4), a été étudié à partir de 1357 excréments de loups, collectés et classés selon le pourcentage d'occurrence de l'item principal consommé (Fluhr 2008). En moyenne, les ongulés sauvages constituaient 76% des cas d'item principal consommé, les espèces domestiques 16% et tous les autres items 8% (Figure 5) ; c'est à ce qui est observé de façon similaire ailleurs en Europe de l'Ouest (en Espagne : Barja 2009 ; en Italie : Gazzola et al. 2005). Des cas de glissement du régime d'une proie majeure à une autre entre années successives ont été observés, notamment entre mouflon, chamois puis chevreuil, probablement liés à l'évolution du rapport entre abondance et difficulté de capture des espèces de proies en présence du loup. La proportion d'excréments de loups composés en majorité de restes

d'espèces domestiques varie fortement selon les saisons (été-hiver), en lien avec la période à laquelle le plus de troupeaux sont confrontés au risque de prédation dans la zone d'étude alpine (transhumance estivale). Parmi les 9 meutes étudiées, une meute située dans une zone où les ovins sont présents à l'extérieur tout au long de l'année a présenté un régime alimentaire annuel composé de presque 50% de proies domestiques. Globalement, la prédation sur ces espèces domestiques évolue d'une année à l'autre (nombre total annuel d'attaques aux troupeaux) de façon très liée à l'augmentation de l'aire de présence du prédateur. Néanmoins, pour une année donnée, la distribution de la pression de prédation est très hétérogène d'un troupeau à l'autre, y compris entre troupeaux voisins (Saubusse et al. *in prep*, Hemery 2008, Karlsson & Johansson 2010). Les typologies pastorales, le fonctionnement de la meute, le contexte géographique ou paysager, ou encore l'expérience et la connaissance locale en matière de conduite de troupeaux, sont autant de facteurs interactifs qui ont été identifiés comme pouvant moduler une partie des niveaux de prédation (Plisson 2011). Tous les troupeaux localisés en zone de présence du loup ne sont pas touchés : on dénombrait 1100 éleveurs touchés en 2015 au niveau national, pour environ 2900 éleveurs d'ovins viande présents dans l'ensemble des Alpes source (source : DREAL RA). Parmi ceux dont le troupeau a subi la prédation du loup, 43% avaient subi une seule attaque cette année-là, alors que 22% avaient subi 5 attaques et plus. Une telle hétérogénéité spatiale des bilans de prédation entre élevages n'est pas une spécificité française, mais a aussi été observée en Italie par exemple (Gazzola et al. 2008).

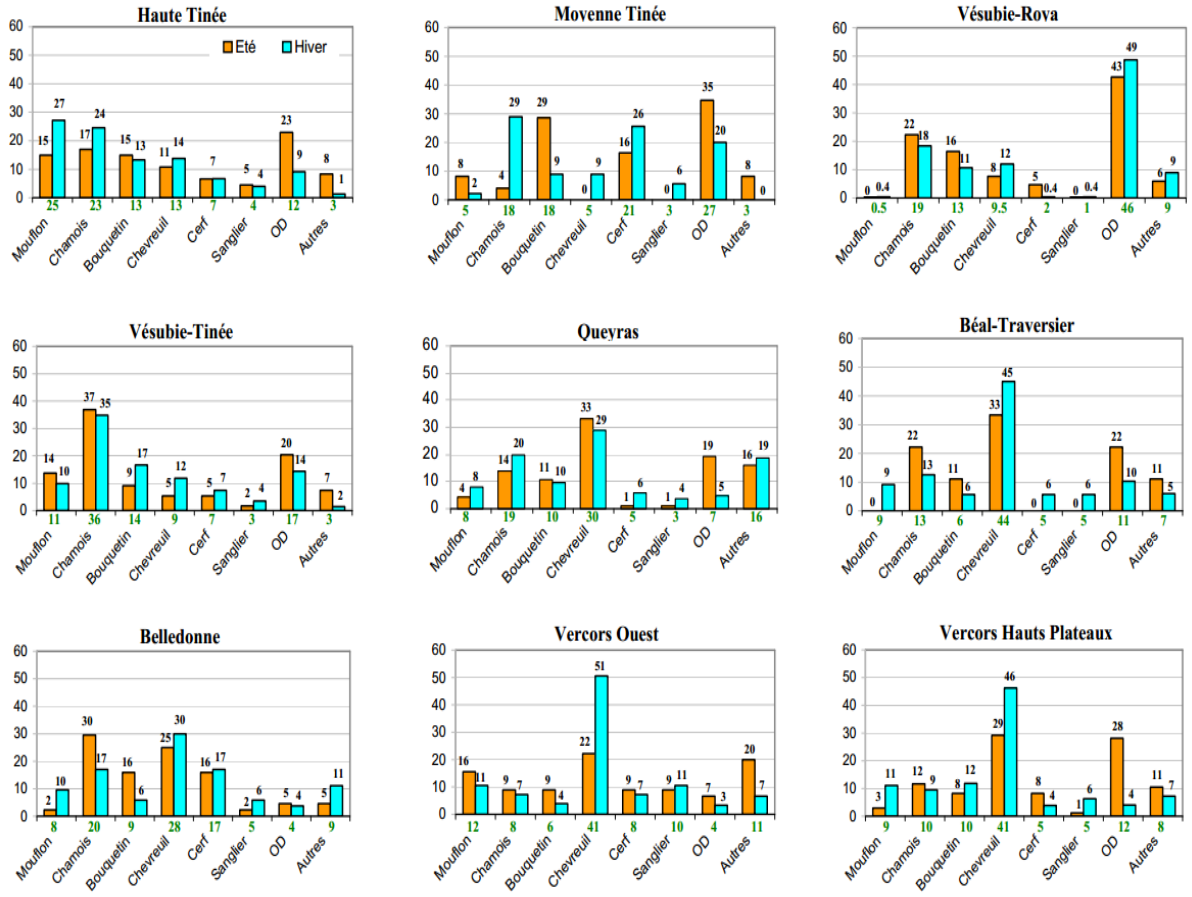


Figure 4 Régime alimentaire du loup en France (N= 1357 fèces), exprimé en nombre d'occurrences (axe vertical) de la proie principale (axe horizontal) diagnostiquées dans le nombre donné d'excréments. NB : sur l'axe horizontal, O.D. signifie ongulé domestique. (Source : Fluhr 2008).

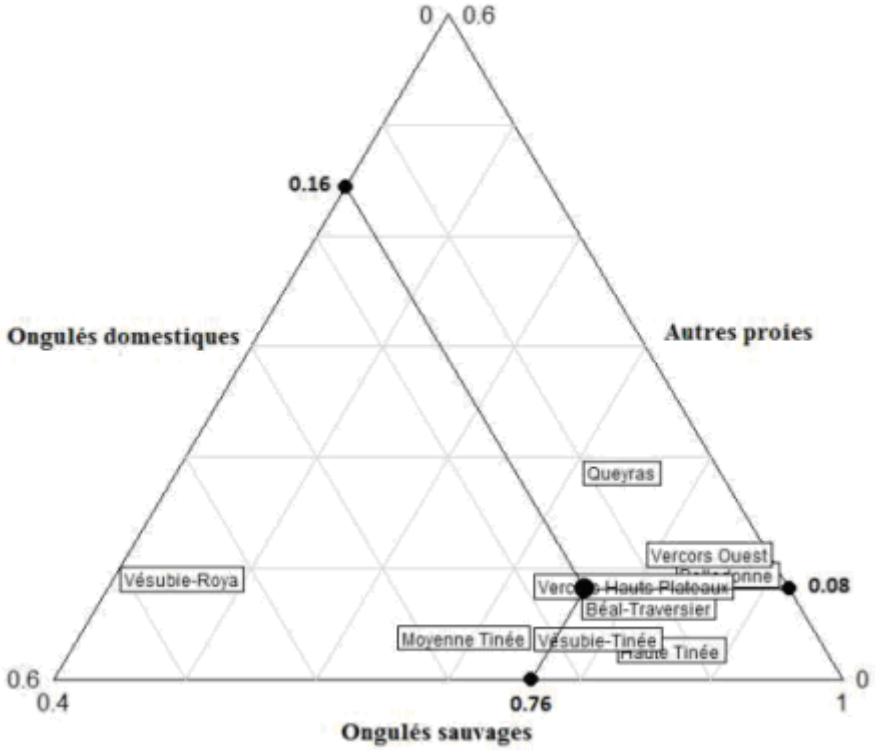


Figure 5 Proportion des ongulés domestiques, des ongulés sauvages et autres proies consommées par le loup sur 9 meutes françaises à partir de l'analyse de 1357 excréments analysés (Extrait de Fluhr 2008).

2. Retour de l'espèce en France et état de la population

a. Dynamique passée et situation actuelle en France

Disparue de France au milieu des années 1930 (De Beaufort, 1987), l'espèce a été détectée comme de retour sur le territoire avec l'observation de deux individus le 4 novembre 1992, ce lors d'un comptage d'ongulés à poste fixe dans le massif du Mercantour (Peillon & Carbone 1993). Rien ne permet d'établir avec certitude qu'il s'agissait des deux premiers animaux en provenance de la population italienne, cette dernière étant déjà en développement depuis plusieurs années, aussi bien sur le plan des effectifs que de l'aire de présence (Boitani & Ciucci 1993). L'identification d'un loup, tué par balle dans les Hautes Alpes ce même mois de novembre 1992 et caractérisé a posteriori comme de lignée génétique italienne (Randi 2011), illustrait le fait que le processus de recolonisation avait déjà commencé. Différents indices relevés sur le terrain ont rapidement fait naitre la suspicion de présence d'un mâle et d'une femelle (Houard & Lequette 1994), puis d'une meute dès l'hiver 1993/1994 (Poulle et al. 1995). D'abord confiné à la seule zone de présence au sein du parc national du Mercantour (Houard & Lequette 1994), le suivi de l'espèce s'est rapidement organisé pour en documenter de manière fiable la colonisation *in situ* et au-delà (Dahier T et al. 2002, Duchamp et al. 2012, Liberg 2012, Liberg et al. 2012) pour une évaluation complémentaire). Le développement (Valière 2002), puis l'utilisation massive des analyses génétiques non invasives* (Valière et al. 2003, Miquel et al. 2006) ont permis de décrire les mouvements des animaux détectés, que ce soit au sein des meutes ou en dispersion* (Wolf Alpine Group 2014). Fabbri et al. (2007) ont ensuite illustré la fréquence des échanges génétiques entre le noyau central italien de présence historique du loup

dans les Apennins et l'entité transfrontalière alpine (sensu Linnell et al. 2008), d'abord seulement partagée entre France et Italie, mais qui s'étend désormais aussi à la Suisse et jusqu'en Autriche (même lignée génétique dite italo-alpine). Ces analyses génétiques montrent que 8 à 16 individus fondateurs sont a minima nécessaires pour expliquer la diversité génétique observée sur l'entité alpine franco-italienne (Fabbri et al. 2007). La connexion génétique entre cette population et celle du massif des Apennins a été estimée à environ 2,5 migrants dits « efficaces » (c'est-à-dire participant au pool génétique de la population) par durée de génération, soit 4 à 5 ans chez le loup – (Mech et al. 2016). Ce contexte génétique est donc a priori plus favorable que celui de la population scandinave, par exemple, confrontée à une importante dépression de consanguinité* (Liberg et al. 2005) à la suite d'un fort goulot d'étranglement génétique, dû à trois individus fondateurs seulement et à un taux d'immigration très réduit estimé à un migrant efficace toutes les deux générations en provenance de la population source russo-finlandaise.

La population alpine transfrontalière fait l'objet d'un suivi standardisé entre les pays concernés. Le Groupe Loup Alpin rassemble en effet des biologistes et des généticiens français, italiens, suisses, allemands, slovènes et autrichiens. Le dernier bilan publié (Wolf Alpine Group 2014) faisait état d'un ensemble de 40 meutes au printemps 2012, dont à peu près le même nombre en France et en Italie, auquel s'ajoutaient 6 meutes transfrontalières entre ces 2 pays, une en Suisse et une en Slovénie (de lignée génétique différente, dite « Europe de l'Est »). Un bilan actualisé est en cours de rédaction par le groupe Loup Alpin, et fin 2015 étaient détectées : 35 meutes dans les Alpes françaises, dont 4 transfrontalières avec l'Italie (Réseau Loup/Lynx 2016), 30 meutes dans les Alpes italiennes (dont les 4 transfrontalières avec la France ; Marucco et al. 2016), 2 en Suisse et 10 à 12 en Slovénie (Potocnik 2016), soit probablement de l'ordre de 70 meutes dans l'ensemble du massif alpin transfrontalier. A noter que la dispersion* d'un mâle slovène a déjà conduit à la formation d'un couple avec une femelle de lignée italienne et à l'installation d'une meute reproductrice de lignée génétique mixte dans le nord-est de l'Italie (Ražen et al. 2016).

L'évolution du nombre de zones de présence dite permanente (ZPP) au cours du temps est un indicateur pertinent du statut de conservation de la population (Figure 6). La ZPP définit une unité sociale de un ou plusieurs loups occupant un territoire en période hivernale pendant au moins deux hiver consécutifs (des animaux qui sont donc sédentarisés). Est considéré comme meute tout groupe d'au moins deux individus territoriaux de sexes opposés, constatés reproducteurs au moins une fois, ou tout groupe sédentarisé d'au moins trois animaux. Le dernier bilan hivernal disponible identifiait 49 ZPP en sortie d'hiver 2015-2016, parmi lesquelles 35 étaient constituées en meutes (Réseau Loup/Lynx 2016). Lors de la phase d'installation dans les Alpes durant les 20 dernières années, le nombre de ZPP a doublé tous les 5 ans. Actuellement, toutes les ZPP constituées en meutes, sauf une (dans les Vosges), sont installées dans le massif alpin. Cette présence de groupes sédentarisés, ainsi que celle d'animaux en dispersion*, est convertie en une typologie de cartographie annuelle, distinguant une présence régulière d'une présence occasionnelle, telle que détectée sur le territoire national, Figure 7a) et publiée en ligne annuellement (http://www.oncfs.gouv.fr/Cartographie-ru4/Le-portail-cartographique-de-donnees-ar291). L'aire de présence détectée en France est globalement en progression (Figure 7b) d'environ 10 % en moyenne par an (mini-maxi : 4%-21%).

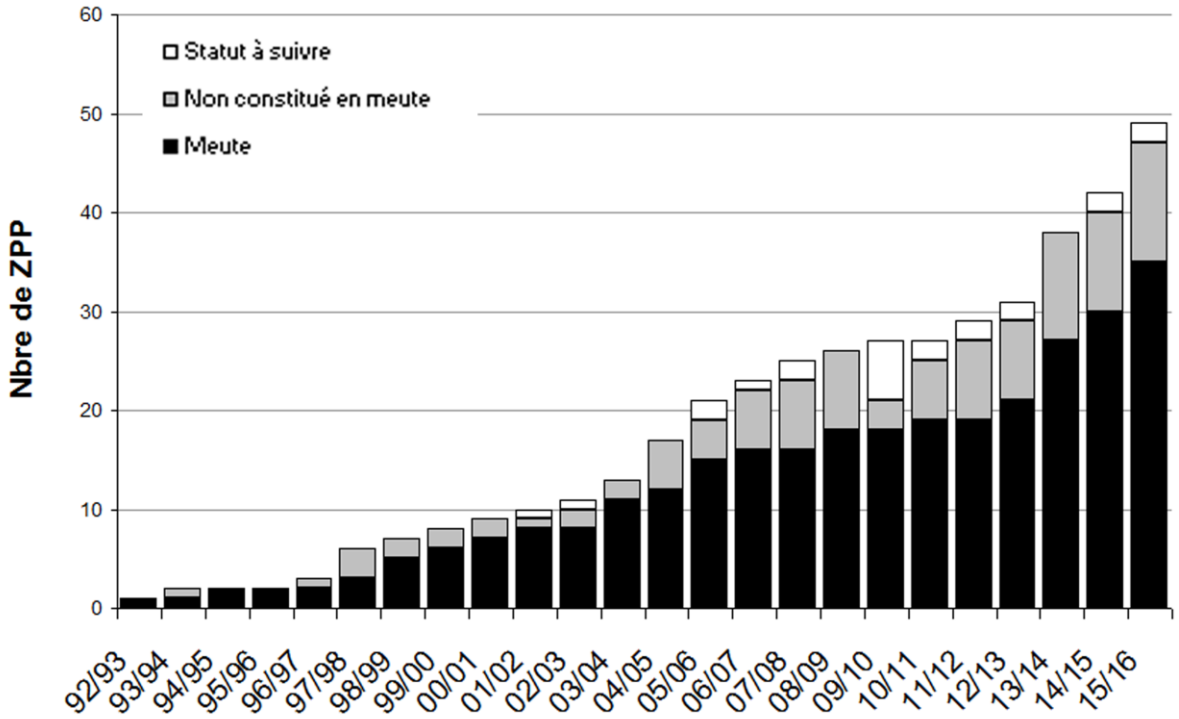
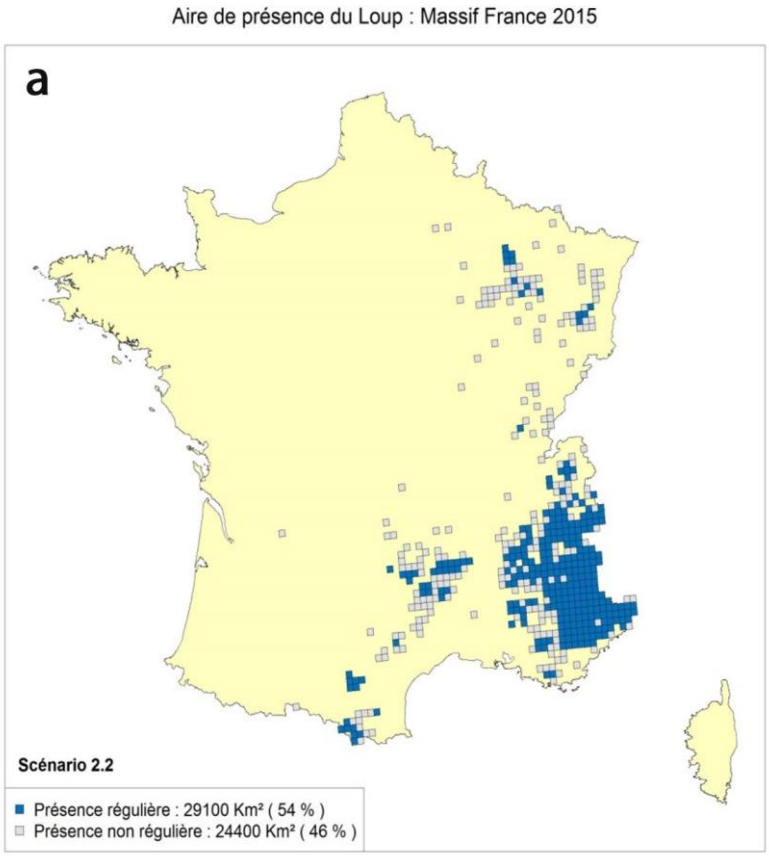


Figure 6 Cinétique du nombre de zones de présence dite permanente des loups en France depuis l'hiver 1992/1993. Source : réseau Loup/Lynx, 2016.



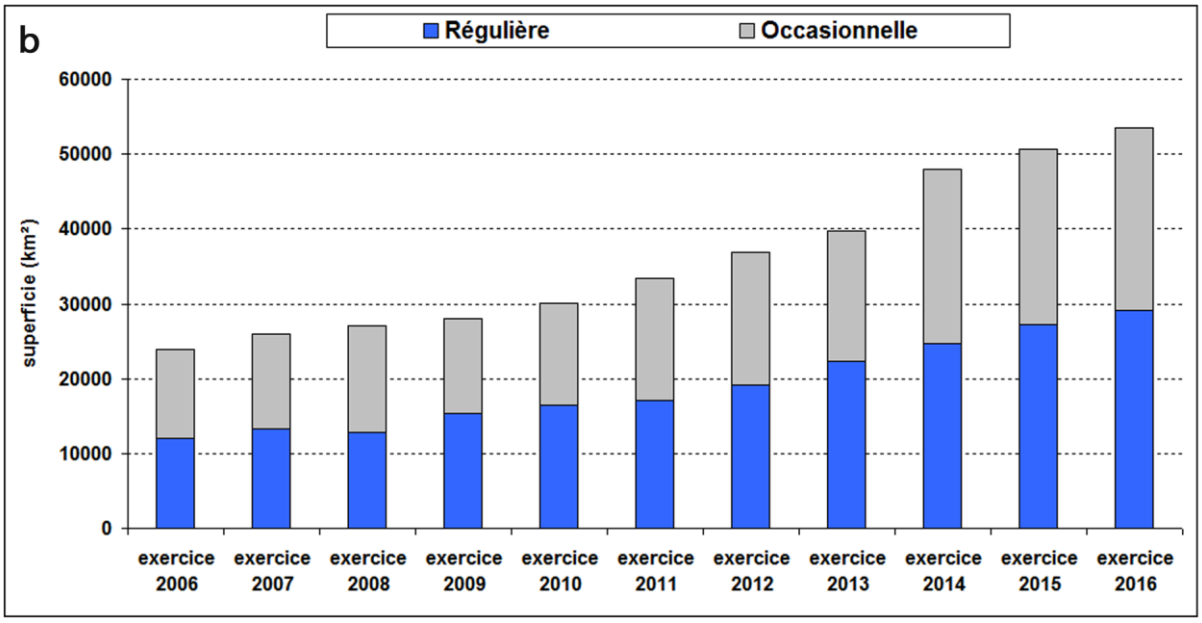


Figure 7 a) Carte de la présence détectée du loup (mailles de 10x10 km) et b) tendance annuelle observée en France en 2016. La classification en présence régulière ou occasionnelle est basée sur un critère de nombre minimum d'indices et constats d'attaques validés par maille et par période de deux années biologiques chevauchantes (voir www.oncfs.gouv.fr pour la méthode).

b. Situation à l'étranger

A partir d'un bilan récemment publié (Chapron et al. 2014), on peut distinguer trois types de situation démographique des populations en Europe au sens des limites géographiques des pays concernés :

- Les populations d'effectifs modestes à conséquents, mais en voie de reconstitution depuis quelques décennies telles qu'observées en France, Allemagne, Scandinavie, Portugal, Pologne et Grèce ;

- Les populations d'effectifs plus importants mais en développement modéré voire stable, telles celles du nord de l'Espagne, de l'Italie ;

- Celles, plus rares, concernant des populations en diminution (Bosnie-Herzégovine), voire en voie d'extinction (Sierra Morena en Espagne).

Toutes regroupées, les populations européennes représenteraient environ 12 000 loups. Ce chiffre ne peut être considéré au mieux que comme un ordre de grandeur, ne serait-ce qu'à cause des limites d'interprétation des informations fournies par les différents pays et des différentes méthodes utilisées pour estimer les effectifs. On remarque que les populations à effectifs faibles à modestes sont suivies avec un panel de méthodes bien plus robustes et onéreuses (ADN non invasif, marquage VHF/GPS), que les grandes populations, souvent suivies de façon beaucoup plus approximative, par exemple par compilation d'informations de terrain plus ou moins robustes et d'enquêtes à dire d'experts locaux (cf. Blanco & Cortés 2012, pour l'exemple de l'Espagne).

En ce qui concerne plus précisément les pays voisins de la France (cf. Tableau 1), Chapron et al. (2014) mentionnent 600 à 800 animaux en Italie en excluant la fraction alpine, estimée à une

vingtaine de meutes supplémentaires, et 2200 à 2500 pour la péninsule ibérique, dont 220 à 435 pour le Portugal. Des chiffres actualisés issus du plan national loup italien (MATTM 2017) font état d'une population estimée entre 1070 et 2472 animaux (intervalle à 50%, i.e. entre quartiles 25% et 75%). Galaverni et al. (2016) l'estiment à 321 meutes pour un total minimal que ces auteurs estiment à 1269-1800 animaux. En Suisse la présence de trois meutes est confirmée (KORA 2016), ainsi que plusieurs individus en dispersion* pour un total évalué à environ 30 - 35 animaux localisés surtout dans l'est et le sud de ce pays. En Allemagne, enfin, 40 meutes ont été dénombrées. Elles appartiennent à la lignée génétique dite « Europe de l'Est » (NABU 2016), en continuité avec la population polonaise. Durant les deux dernières années, deux échantillons (de salive relevée sur proies) de cette même lignée ont été détectés non loin de la frontière franco-allemande, issus des individus en dispersion* depuis la population localisée surtout dans les Länder de la partie orientale de la population germanique. Aucun cas de dispersion* en provenance de la population espagnole, c'est-à-dire de la lignée génétique dite « ibérique », n'a été pour l'instant documenté en France.

Tableau 1 Récapitulatif des effectifs estimés dans les pays limitrophes de la France.

Pays	Effectifs	Date	Méthode	Référence
Espagne	2200-2500 (individus)	Fin 2011	Enquête « nombre de meutes x effectif moyen intra meute ».	Chapron et al. (2014)
Italie	1269-1800 (individus) 321 (meutes) 1070-2472 (individus)	Période 2009-2013 Début 2016	Compilation multi-sources de données. Simulation « aire de présence x nombre de meutes x effectif intra-meute » ; [I.C.50%].	Galaverni et al. (2016) MATTM (2017)
Allemagne	40 (meutes/couples)	Début 2016	Suivi génétique + piégeage photographique.	NABU (2016)
Suisse	3 (meutes/couples) 30 – 35 individus en tout	Début 2016	Suivi génétique + piégeage photographique.	KORA (2016)

3. Action publique de gestion des interactions avec les activités d'élevage en France

a. Période 1992 - 2003

- 1993-1996 : programme d'actions restreintes à la zone d'emprise géographique du Parc National du Mercantour ; suivi local de la présence de l'espèce ; définition d'une procédure de compensation des dommages et d'aide au gardiennage.

- 1997-1999 : premier programme Life « Alpes Maritimes, Alpes de Haute Provence, & Hautes Alpes » ; formalisation du dispositif de suivi de l'espèce – création du Réseau Loup ; acquisition locale des connaissances biologiques de base ; élaboration du protocole de diagnostic des attaques aux troupeaux ; définition et extension de nouvelles mesures de protection des troupeaux.

- 2000-2002 : deuxième programme Life « le Loup dans les Alpes » ; mise en place élargie du suivi de l'espèce, des moyens de protection et des diagnostics pastoraux de vulnérabilité, création des postes de techniciens pastoraux, stratégie de communication, stratégie nationale « pérennité de l'élevage et présence durable du loup » : protocoles annuels de prélèvements létaux dérogatoires (au sens de l'article 16 de la Directive européenne HFF) d'individus sous condition de récurrence de 3

attaques en 3 semaines totalisant au moins 18 victimes ; possibilité de destruction d'au maximum un loup dans chacun des 6 départements concernés.

- 2003 : protocole graduant les mesures d'intervention (effarouchement, protection) et seuils d'intervention par tir de destruction dérogatoire entre front de colonisation (3 attaques totalisant 10 victimes en 3 semaines) et zone de présence sédentarisée (2 attaques totalisant 8 animaux, au moins, en 3 semaines). Commission d'enquête parlementaire sur les conditions de retour du loup ; préconisation de mise en œuvre d'un zonage d'exclusion du loup là où il y a de l'élevage.

b. Période 2004 - 2012

- 2004 : choix ministériel de ne pas retenir de stratégie de zonage par exclusion, mais au contraire une approche indifférenciée géographiquement, basée sur l'utilisation d'une partie du taux de croissance* sous forme d'un « plafond maximum dérogatoire » ; l'Etat choisit de le calculer en considérant que la moitié de l'accroissement annuel des effectifs peut être prélevée, soit, en 2004, 10% de la population française de loups population estimée à une soixantaine d'animaux.

- 2004-2008 : premier plan national d'actions Loup ; principes d'intervention graduelle de protection des troupeaux et de prélèvements dérogatoires, en nombre modulé selon l'évolution des dommages aux troupeaux et des effectifs de loups.

- 2008-2012 : deuxième plan national d'actions Loup ; même principe de tirs dérogatoires sans zonage géographique et sous même condition de viabilité démographique (au sens de Chapron et al. 2003).

c. Période 2013 - 2017

- L'Etat choisit une démarche plus explicite d'appréciation des risques encourus par la population de loups à court terme (d'une année à l'autre) en lien avec les niveaux de prélèvements dérogatoires.

- Adaptation de la démarche de modélisation utilisée en Suède pour prise en compte explicite des attendus de la Directive Habitat Faune Flore (i.e. le risque que l'action publique de prélèvements dérogatoires induise une décroissance de la population).

- Conversion de l'imprécision liée à l'estimation des effectifs et de l'incertitude sur la capacité à prédire le taux de croissance* en un calcul de la probabilité statistique que les effectifs de la population diminuent, ou augmentent de moins de 10%, ou de plus de 10%, selon un nombre croissant d'animaux tués (cf. Réseau Ongulé Sauvage ONCFS/FDC, 2015).

- En 2015 et 2016 : prélèvements dérogatoires avec un plafond de 36 animaux, chaque année, correspondant à une probabilité d'environ 40% que la population diminue (60% qu'elle soit numériquement stable ou en augmentation).

4. Contexte juridique français

a. Application de la Directive européenne Habitats Faune Flore

Le loup gris (*Canis lupus*) est une espèce d'intérêt communautaire relevant de la Directive Habitats Faune Flore (DHFF) 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. Cette Directive constitue la pierre angulaire de la politique de conservation de la nature en Europe (avec la Directive Oiseaux 2009/147/CE) et a récemment fait l'objet d'une évaluation qui a conclu à son adéquation avec les objectifs recherchés (cf. le dossier descriptif de la méthode utilisée et des résultats obtenus à l'adresse http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/fitness_check/index_en.htm).

Le loup est présent dans l'Annexe II qui requiert des Etats Membres la désignation des habitats de l'espèce dans des sites d'importance communautaire et inclus dans le réseau Natura 2000. Ces sites doivent être gérés en conformité avec les besoins écologiques de l'espèce. Le loup est également présent sur l'Annexe IV qui oblige les Etats Membres à adopter un régime de protection stricte sur toute son aire de répartition naturelle au sein de l'UE, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des sites Natura 2000. Les possibilités de destructions de loups sont donc soumises à des dérogations très strictes.

La DHFF impose aux États membres de l'UE que les espèces d'intérêt communautaire atteignent un état de conservation favorable (ECF) défini à l'article 1 (i) de la Directive tel que :

> " *- les données relatives à la dynamique de la population de l'espèce en question indiquent que cette espèce continue et est susceptible de continuer* ***à long terme à constituer un élément viable*** *des habitats naturels auxquels elle appartient*
> *et*
> *- l'aire de répartition naturelle de l'espèce* ***ne diminue ni ne risque de diminuer dans un avenir prévisible***
> *et*
> *- il existe et il continuera probablement d'exister un* ***habitat suffisamment étendu*** *pour que ces populations se maintiennent à long terme*"

Une récente étude remarquée par la Commission Européenne (Science for Environment Policy 457) a proposé une clarification du concept d'ECF en se basant sur des analyses de textes juridiques clés de l'UE, y compris la Directive elle-même, et sur des décisions de la Cour de Justice de l'Union Européenne (CJUE) qui ont une force légale supérieure à la Directive, plus divers textes consultatifs (Epstein et al. 2015).

Les États Membres doivent chercher à atteindre l'ECF des populations qui sont en totalité ou en partie à l'intérieur des frontières nationales et il n'est pas précisé que l'ECF puisse être évalué à un niveau supranational. La Directive ne précise pas non plus explicitement sur quel laps de temps une population doit rester un élément viable de son habitat naturel, mais le préambule suggère le très long terme. La population doit donc maintenir une diversité génétique afin de préserver le potentiel évolutif et éviter l'extinction. A titre indicatif, dans l'affaire C-383/09 Commission européenne contre République française, la CJUE a retenu la viabilité à long terme pour les populations de hamster en Alsace en indiquant que "*aucune population de ladite espèce n'atteint en Alsace le seuil minimal de population viable pour celle-ci, laquelle est estimée à 1 500 individus*".

La Directive implique aussi de considérer non seulement la viabilité démographique de la population, mais aussi sa relation avec d'autres espèces et son habitat. Cela inclut donc de prendre en compte le rôle de l'espèce dans le contexte écologique, dont son influence sur les populations de proies et les dynamiques qui en découlent. Par ailleurs, les documents d'orientation de la Commission Européenne soulignent que l'ECF pourrait être évalué comme une « *distance à un état favorable* », plutôt qu'une distance à l'extinction. L'ECF pourrait ainsi être préférentiellement estimé à partir de la capacité de charge*, soit le nombre maximal d'individus qu'un habitat peut accueillir, plutôt qu'à partir du risque d'extinction à court terme. L'utilisation de la capacité de charge* dans le cas de la conservation du loup en Pologne a été remarquée comme un exemple positif par la Commission Européenne.

La lettre de commande de la présente expertise collective porte strictement sur la viabilité de la population de loups, et pas sur la notion d'état de conservation favorable par rapport aux attendus de la Directive Habitats Faune Flore. Les résultats et conclusions fournis ci-après ne peuvent donc pas être considérés comme permettant de définir l'état de conservation de ladite population au titre de cette directive.

Du fait du placement du loup en Annexe IV sur le territoire français, sa destruction est strictement encadrée par l'article 16.1 de la Directive. Elle stipule en effet que :

À condition qu'il n'existe pas une autre solution satisfaisante et que la dérogation ne nuise pas au maintien, dans un état de conservation favorable, des populations des espèces concernées dans leur aire de répartition naturelle, les États membres peuvent déroger aux dispositions des articles 12, 13, 14 et de l'article 15 points a) et b) :

a) dans l'intérêt de la protection de la faune et de la flore sauvages et de la conservation des habitats naturels ;

b) pour prévenir des dommages importants, notamment aux cultures, à l'élevage, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et à d'autres formes de propriété ;

c) dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, ou pour d'autres raisons impératives d'intérêt public majeur, y compris de nature sociale ou économique, et pour des motifs qui comporteraient des conséquences bénéfiques primordiales pour l'environnement ;

d) à des fins de recherche et d'éducation, de repeuplement et de réintroduction de ces espèces et pour des opérations de reproduction nécessaires à ces fins, y compris la propagation artificielle des plantes ;

e) pour permettre, dans des conditions strictement contrôlées, d'une manière sélective et dans une mesure limitée, la prise ou la détention d'un nombre limité et spécifié par les autorités nationales compétentes de certains spécimens des espèces figurant à l'annexe IV.

Bien que l'article 2.3 de la Directive indique que « *Les mesures prises en vertu de la présente directive tiennent compte des exigences économiques, sociales et culturelles, ainsi que des particularités régionales et locales* », la CJUE a clarifié dans l'affaire C-371/98 qu'un Etat Membre « *ne saurait, de son propre chef, fût-ce en raison d'exigences économiques, sociales et culturelles, ou des particularités régionales et locales, écarter des sites revêtant, au niveau national, un intérêt écologique pertinent au regard de l'objectif de la conservation sans mettre en péril la réalisation de ce même objectif au niveau communautaire* ». Dans les affaires C-6/04 et C-342/05, la cour a réaffirmé que la Directive devrait être interprétée « *strictement* ».

La gestion de l'espèce, y compris sous des modalités différenciées selon les territoires tel que mentionné dans la lettre de mission, devra donc être conçue en regard de l'interprétation de la

Directive. De précédentes décisions de la CJUE fournissent un éclairage sur le cadre que fixe la Directive Habitats à la gestion du loup en France.

Dans l'affaire C-342/05 Commission des Communautés européennes contre République de Finlande concernant la chasse au loup en Finlande, la CJUE a statué que « *Dans la présente affaire, un tel assouplissement des conditions fixées à l'article 16, paragraphe 1, de la directive habitat ne saurait justifier la pratique finlandaise. Étant donné que la chasse aux loups n'est pas limitée aux individus dont la mise à mort est nécessaire pour la prévention des dommages et que, de plus, aucun fondement scientifique suffisant plaidant en faveur de son efficacité n'a été avancé, on ne saurait supposer l'existence de motifs exceptionnels en faveur de la chasse* ».

Par ailleurs, dans l'affaire C-344/03 Commission des Communautés européennes contre la République de Finlande concernant la chasse printanière de certains oiseaux aquatiques, la CJUE a interprété la provision correspondent à l'article 16(1) dans la Directive Oiseaux (Article 9.1(c)) par *« il convient de considérer comme une « petite quantité » tout prélèvement de l'ordre de 1 % de la mortalité annuelle totale de la population concernée pour les espèces pouvant être l'objet d'actes de chasse* ».

b. Autres textes

Le loup figure dans :

- L'annexe II de la Convention de Berne « Espèces de faune strictement protégées » ;
- La liste des espèces de mammifères protégés sur le territoire français (actuel arrêté ministériel du 23 avril 2007) ;
- L'arrêté du 27 mai 2009 modifiant l'arrêté du 9 juillet 1999 fixant la liste des espèces de vertébrés protégées menacées d'extinction en France et dont l'aire de répartition excède le territoire d'un département ;
- La partie réglementaire du code de l'environnement (articles R. 411-8 et R. 411-13) et les arrêtés interministériels qui décrivent les conditions dans lesquelles des dérogations au statut d'espèce protégée peuvent être accordées par les préfets.

5. Statut juridique du loup dans les autres états européens

Dans le périmètre européen, l'espèce est le plus souvent classée en annexe II (définition des sites Natura 2000) et IV (espèce strictement protégée). Dans plusieurs pays, elle relève cependant d'une classification en annexe V (Tableau 2), comme par exemple en Finlande dans la zone d'élevage de rennes semi-domestiques ou en Espagne au nord du fleuve Duero. Pour les pays qui ne sont pas membres de l'Union Européenne (Suisse, Norvège), l'espèce est classée dans les annexes correspondantes de la Convention de Berne.

Tableau 2 Récapitulatifs du statut des populations de loups sur le continent européen et du régime juridique mobilisé en cas de prélèvements légaux (source : Kaczensky et al. 2013).

Pays	Annexes de classification DHFF	Annexes de classification convention Bern	Dérogations article 16 DHFF	Prélèvements au titre annexe V	Prélèvements hors cadre UE
Norvège	-	II	nc	nc	oui
Suède	II & IV	II	oui	nc	nc
Finlande	IV & V	nc	oui	oui	nc
Estonie	V	II	nc	oui	nc
Lettonie	V	nc	nc	oui	nc
Lituanie	V	III	nc	oui	nc
Allemagne	II & IV	II	non	nc	nc
République Tchèque	II & IV	nc	non	nc	nc
Hongrie	II & IV	II	non	nc	nc
Pologne	II & V	nc	oui	non	nc
Roumanie	II & IV	II	oui	nc	nc
Slovaquie	II & V	nc	nc	oui	nc
Albanie	nc	II	nc	nc	non
Bosnie Herzégovine	nc	II	nc	nc	oui
Bulgarie	II & V	nc	nc	oui	nc
Croatie	nc	II	nc	nc	oui
Grèce	II & IV & V	II	non	non	nc
Kosovo	nc	inconnu	nc	nc	inconnu
Ex-République yougoslave de Macédoine	nc	nc	nc	nc	oui
Monténégro	nc	II	nc	nc	inconnu
Serbie	nc	II	nc	nc	oui
Slovénie	II & IV	nc	oui	nc	nc
Italie	II & IV	II	oui *	nc	nc
Suisse	nc	II	nc	nc	oui
Portugal	II & IV	II	non	nc	nc
Espagne	IV & V	III	oui	oui	nc

* : à/c de la mise en œuvre du nouveau plan national d'action pour la conservation et la gestion du loup (2017)

Messages clés à retenir :

- Une population de loups est définie en 3 composantes : la meute (couple reproducteur et descendants), des individus en dispersion, des animaux isolés et sédentarisés.
- Le régime alimentaire du loup se caractérise surtout par une diversité d'ongulés sauvages, et de proies domestiques selon les conditions locales.
- La pression de prédation entre élevages est très hétérogène et dépend de nombreux facteurs mal identifiés qui peuvent agir en interaction.
- La connexion génétique de l'entité alpine franco-italienne est estimée à 2,5 migrants efficaces par durée moyenne de génération de loup (environ 4 à 5 ans).
- On constate une augmentation des zones de présence permanente (ZPP) avec une population française constituée, fin mars 2016, de 35 meutes et 14 autres ZPP (avec au moins un individu sédentarisé sur un territoire).
- Le loup est une espèce strictement protégée par les traités internationaux ratifiés par la France, avec des clauses dérogatoires spécifiques qui peuvent être utilisées sous conditions strictes.

III. DYNAMIQUE ET VIABILITE DES POPULATIONS A LONG TERME

1. Viabilité de population : concept et mesure

a. Concept de viabilité

Le concept de viabilité de population est central en biologie de la conservation. Il caractérise les possibilités de persistance des populations dans le temps et l'espace (Beissinger & McCullough 2002, Morris & Doak 2002). Cette persistance est nécessaire au maintien à long terme des trajectoires évolutives et des interactions écologiques au sein de la biodiversité. La dynamique et la viabilité d'une population résultent uniquement de son état (abondance, distribution, structure d'âge, statut reproducteur, sex-ratio*, diversité génétique) et de ses paramètres démographiques (taux de mortalité, taux de natalité ou de recrutement*, immigration et émigration). La valeur moyenne et les variations possibles de ces paramètres sont elles-mêmes liées à la stratégie reproductive, aux comportements et à l'écologie de l'espèce, mais dépendent aussi de facteurs externes environnementaux divers dont ceux d'origine anthropiques, de l'état génétique de la population considérée, et des interactions possibles entre tous ces éléments. La viabilité des populations présente donc des réponses et des sensibilités variables à ces processus. Ainsi, suivant les espèces ou les espaces considérés, les changements de différents paramètres démographiques auront des impacts différents sur la dynamique et la viabilité d'une population.

Bien que la viabilité soit un concept fondamentalement démographique, certains auteurs utilisent également le concept de « viabilité génétique » ou « extinction génétique » (Lynch et al. 1995, Robert 2011), qui quantifie la contribution des problèmes d'ordre génétique au risque d'extinction. Les principaux problèmes génétiques sont la dépression de consanguinité*, la fonte mutationnelle* et la réduction du potentiel adaptatif*. Ces problèmes sont associés à un « fardeau génétique » global, c'est-à-dire une diminution des performances démographiques de la population pour causes génétiques. L'extinction génétique correspond à un seuil atteint par le fardeau génétique amenant la population à décroître sur le long terme. En intégrant les considérations démographiques et génétiques ayant trait à la viabilité, on peut étudier sa viabilité « démo-génétique* », qui inclut également les possibles interactions entre ces processus (Gilpin & Soulé 1986, Lynch et al. 1995).

b. Analyses de viabilité

i. Mesures de viabilité

Ces analyses visent à quantifier les possibilités de persistance des populations dans le temps et l'espace. Elles portent donc sur les effets des processus génétiques, comportementaux, interspécifiques, abiotiques* (cf. facteurs abiotiques) et anthropiques sur la démographie des populations. Les mesures de viabilité utilisées le plus souvent dans la littérature scientifique sont des mesures probabilistes de risque qui sont obtenues à l'aide de projections issues de modèles mathématiques ou informatiques (Beissinger & McCullough 2002, Morris & Doak 2002). Elles peuvent être exprimées de différentes façons, mais la plupart du temps il s'agit d'une ***probabilité d'extinction calculée pour un horizon temporel donné***. La probabilité d'extinction et le temps moyen d'extinction varient, éventuellement de manière non linéaire, avec cet horizon temporel. Dans ce cadre conceptuel, viabilité et risque d'extinction sont donc deux concepts quasiment « synonymes », et qui classiquement sont soit évalués, soit modélisés, en regard des effectifs d'une population et de leur évolution au cours du temps.

Le modèle de viabilité sert à simuler la dynamique numérique d'une population selon des valeurs variables d'effectifs de départ, et de paramètres démographiques (survie, fécondité, dispersion* etc.). Ces derniers sont organisés selon un pas de temps (typiquement une année) et une **structure théorique** imitant au mieux la réalité biologique de la population étudiée, structure qui est utilisée par itérations successives pour simuler la dynamique des effectifs au cours du temps. Il faut alors définir ce qui est considéré comme effectif non viable c'est-à-dire à risque de s'éteindre : c'est le seuil minimum théorique d'effectifs en dessous duquel on considère que la population ne doit pas descendre à l'échéance d'un horizon temporel donné (par exemple « pas moins de 5 individus au bout de 50 années biologiques simulées »). La modélisation consiste à simuler des milliers de fois la dynamique possible des effectifs de départ selon les paramètres démographiques et leur variabilité naturelle. Parmi les trajectoires numériques obtenues, la proportion de celles avec un effectif inférieur à la valeur seuil (e.g. 5 loups) à l'horizon temporel choisi (e.g. 50 ans) donne le risque dit « d'extinction » (exemple : si parmi 5000 trajectoires simulées, 500 comprennent moins de 5 loups au bout de 50 ans, alors le risque est de 500/5000 = 10%).

Certains niveaux de risque sont jugés plus acceptables que d'autres par la communauté scientifique (cf. IV.3.b). Par ailleurs, la structure du modèle utilisé influence aussi la proportion des trajectoires simulées qui, à un horizon temporel donné, verront leurs effectifs passer en dessous de la valeur seuil choisie. Cette proportion peut ainsi changer selon qu'une composante génétique explicitant les effets négatifs de la consanguinité* sur la survie est intégrée (modèle démo génétique) ou non (modèle démographique). Ces analyses de viabilité ne peuvent donc fournir que des résultats relatifs, à comparer les uns aux autres. Par exemple, si deux stratégies de conservation conduisent à, respectivement, 6% et 30% de risque « d'extinction », rien ne dit que telles seront en nature les vraies valeurs du risque si on choisit telle ou telle stratégie. Par contre, la modélisation indiquera clairement la différence relative d'efficacité des deux stratégies : la seconde sera 5 fois moins efficace que la première en matière de viabilité résultante.

ii. Intégration des contraintes génétiques

Le principe des analyses de viabilité est donc de projeter sur l'horizon temporel défini la complexité des processus pouvant affecter la dynamique et, à terme, l'extinction de la population considérée. Cette complexité impose de rassembler le plus d'informations possibles sur ce qui a pu affecter ces dynamiques par le passé ou affecte celles de systèmes comparables. Dans tous les cas, le choix des facteurs considérés pour initier ces projections impose de définir des scénarios qui font intervenir de manière probabiliste différentes gammes de paramètres agissant sur la dynamique de la population considérée. Dans le cas fréquent de données non disponibles, l'explicitation de ces scénarios permet d'identifier les paramètres à estimer en priorité sur le terrain (e.g. Urban et al. 2016).

Pour tenir compte des contraintes génétiques à relativement court terme (i.e. quelques générations, Frankham et al. (2002), l'approche la plus utilisée consiste à modéliser non pas les mutations responsables de la dépression de consanguinité*, mais l'ensemble des effets négatifs à l'échelle d'un individu ou de la population. On utilise dans ce cas le concept d'équivalents létaux*, qu'on estime en analysant la relation (généralement négative) entre le coefficient de consanguinité* (individuel) et un paramètre démographique tel que la survie juvénile ou la fertilité (ou tout autre trait démographique impacté par la consanguinité*). Cela revient à mesurer les effets de la dépression de consanguinité* en tant que telle, qui peut aussi être quantifiée plus simplement, mais moins précisément, en utilisant des données génériques existantes pour un grand nombre d'espèces (O'Grady et al. 2006).

Il est important de noter que ces aspects génétiques présentent d'autant plus d'intérêt que l'on se place dans une perspective de projection à un horizon temporel éloigné. En effet, la mesure des paramètres démographiques réalisée actuellement à partir de la population française du loup (comme la survie moyenne des animaux), même si elle intègre déjà de façon implicite les effets actuels d'une éventuelle détérioration génétique, ne renseigne en rien sur l'ampleur de son influence négative cumulée à long terme.

iii. Taille minimale de population viable (TMPV)

Certains auteurs ont tenté de calculer une TMPV universelle purement empirique, en analysant des données issues d'un très grand nombre de populations de nombreuses espèces. Cette TMPV est complètement intégrative (elle inclut implicitement des considérations démographiques, environnementales, génétiques) et représente le plancher en termes de nombre d'adultes reproducteurs nécessaires pour obtenir une population viable à long terme, c'est-à-dire qui ne s'éteint pas car s'affranchissant des aléas démographiques et génétiques inhérents aux petites populations. Ces estimations, « universelles » puisque s'appliquant à toutes les espèces, s'échelonnent entre 1181 et 7316 individus (Reed et al. 2003, Brooks et al. 2006, Traill et al. 2007, Clements et al. 2011). Elles ont été critiquées car elles sont basées sur des espèces et des contextes très hétérogènes. Elles reposent cependant sur les mêmes principes que les critères généralement utilisés pour définir les degrés de menace des espèces, comme l'UICN avec les listes rouges d'espèces menacées et un seuil de 1000 individus matures nécessaires pour classer une espèce comme non vulnérable (« de préoccupation mineure »).

La détermination d'une TMPV universelle a également été discutée dans un contexte génétique, avec la règle dite des « 50/500 » (Franklin 1980, Lynch & Lande 1998). Le nombre 50 correspond à la taille efficace* minimale nécessaire pour minimiser l'impact de la dépression de consanguinité* à court terme. En effet, une taille efficace* de 50 correspond à un accroissement de la consanguinité* de 1% par génération, ce qui est suffisant pour accroître sévèrement le risque d'extinction en 20-25 générations (Latter et al. 1995). Sur le plus long terme, une taille efficace* de 500 a longtemps été considérée nécessaire pour préserver le potentiel évolutif et réduire suffisamment les problèmes de dépression de consanguinité*. Les généticiens considèrent aujourd'hui qu'il s'agit d'une sous-estimation, et recommandent des tailles efficaces de l'ordre de 1000-5000 (Frankham et al. 2014). Sur la base de ces considérations, pour la conservation d'une population démographiquement et écologiquement viable et capable de répondre évolutivement aux changements environnementaux futurs, une taille efficace* de 500 constitue le minimum absolu (Steeves et al. 2017).

Quelle est la correspondance entre une taille efficace* (Ne) de 500 et le nombre (N) d'adultes requis ? Cette correspondance est liée au cycle de vie de l'espèce qui conditionne la distribution en classe d'âges, de sexes, la variance du succès reproducteur entre individus, ainsi qu'à la structuration interne des populations, leur fragmentation dans l'espace et les variations temporelles de leurs effectifs. La correspondance Ne -> N est généralement effectuée à l'aide d'une donnée générique : le ratio Ne/N. L'estimation de ce ratio varie entre 0.1 et 0.2 (Frankham 1995, Palstra & Ruzzante 2008, Palstra & Fraser 2012), ce qui suggère un nombre d'adultes minimal compris entre 2500 et 5000 individus. Une étude plus récente basée sur la modélisation mécaniste d'un grand nombre de cycles de vie réels a proposé un ratio médian *Ne/N* de 0.71 pour les mammifères (Waples et al. 2013, tableau S4). Cependant, cette estimation ne tient compte ni de la variation temporelle dans les effectifs, ni de la structuration dans l'espace et est donc probablement fortement biaisé positivement (Engen et al. 2005). D'autres paramètres jouent un rôle dans cette relation, et en particulier l'état génétique initial de la population, par exemple la diversité allélique parmi les fondateurs de la population. Une forte consanguinité* de la population fondatrice peut être une limite supplémentaire à la viabilité génétique de la population, et doit être prise en compte.

Cette taille minimale de 2500 à 5000 individus, obtenue en se basant exclusivement sur des aspects génétiques peut sembler élevée, mais elle est assez concordante avec les TMPV universelles décrites plus haut.

iv. Analyses de sensibilité

Les TMPV universelles décrites plus haut constituent un outil important pour préciser l'ordre de grandeur minimum d'un objectif de conservation et de gestion d'une population. Néanmoins, si on souhaite des approches plus précises sur la viabilité à pas de temps plus courts, un modèle d'analyse de viabilité de population*doit être développé spécifiquement. Cette approche, décrite en détail dans le chapitre 4, présente un grand nombre d'avantages incluant :

- La possibilité d'intégrer des paramètres démographiques, génétiques, environnementaux spécifiques à la population étudiée ;

- La possibilité de comprendre quels sont les paramètres qui conditionnent le plus la dynamique et la viabilité du système (analyse de sensibilité) et d'en déduire les mesures de gestion les plus efficaces ;
- La possibilité d'intégrer différents scénarios de gestion (prélèvements) ;
- La possibilité d'estimer la viabilité à différentes échelles de temps.

c. Echelles spatiales et temporelles

La probabilité d'extinction et le temps moyen d'extinction dépendent de la définition de l'emprise géographique de la population considérée. Passer d'une population locale à un ensemble de populations plus ou moins connectées à une échelle régionale, nationale, continentale ou mondiale, a pour effet de diminuer la probabilité d'extinction et d'augmenter le temps d'extinction estimé, toutes choses égales par ailleurs. Sur le plan strict de la biologie de la conservation, l'évaluation de viabilité doit logiquement se faire à l'échelle biogéographique pertinente qui puisse rendre compte du fonctionnement de la population, qu'il s'agisse de la prise en compte des flux démographiques (immigration/émigration) ou génétiques. A ce titre les TMPV évoquées ci-dessus peuvent, biologiquement parlant, s'entendre à l'échelle de la population transfrontalière de loups (massif alpin *sensu* Linnell et al. 2008), mais pas juridiquement parlant au sens de l'évaluation de l'état de conservation favorable (que la Directive HFF ne prévoit pas à l'échelle supranationale ; cf. § II.4.a).

La probabilité et le temps moyen d'extinction sont aussi susceptibles d'augmenter non proportionnellement avec l'augmentation de l'horizon temporel choisi. Son choix est donc primordial pour obtenir des résultats qui aient un sens écologique d'une part, et qui soient compatibles avec la conservation (dont les stratégies de gestion) d'autre part. Il s'agit en effet de tenir compte du cycle de vie de l'organisme considéré, et notamment de son temps de génération, mais aussi du rythme des fluctuations environnementales, de la vitesse de changement des habitats, et des échelles de temps des actions de conservation et de gestion mises en œuvre autour de la population étudiée. Dans ce cadre, la prise en compte de problèmes génétiques potentiels complique nécessairement le choix de l'horizon temporel parce que ces processus opèrent sur une base générationnelle et non annuelle, et parce que leur dynamique est complexe. À relativement court terme (moins de 10 générations), le fardeau de consanguinité* (Charlesworth & Charlesworth 1999, Keller & Waller 2002) est le mécanisme qui joue le plus grand rôle dans la limitation de la viabilité. A plus long terme (dizaines ou centaines de générations), les autres mécanismes évoqués plus haut (fonte mutationnelle* et perte de potentiel adaptatif*) peuvent être limitants.

Néanmoins, un consensus se dégage pour éviter le plus souvent des projections au-delà du siècle afin de limiter la gamme des scénarios possibles dans un contexte de changements globaux en général et de changements climatiques en particulier. A titre d'exemple, le critère E de la Liste Rouge de l'UICN (Mace & Lande 1991) considère différents horizons temporels pour les catégories en danger critique (10 ans ou 3 générations avec un maximum de 100 ans), en danger (20 ans ou 5 générations avec un maximum de 100 ans) ou vulnérable (100 ans).

Par ailleurs, le choix des échelles temporelles considérées pour analyser la viabilité doit tenir compte du contexte particulier des populations en phase de colonisation ou de restauration. Dans la phase d'installation, les premiers individus immigrants dans un nouvel habitat et leurs premiers

descendants peuvent présenter des paramètres démographiques altérés par la découverte de nouveaux habitats et par les effets stochastiques démographiques* (cf. stochasticité démographique*), génétiques et comportementaux liés à leurs petits effectifs (cf. ci-après). La projection à long terme d'une viabilité déduite des paramètres estimés dans cette phase d'installation peut être de ce fait particulièrement pessimiste. Lorsque cette phase d'installation est franchie avec succès, la population peut croître parfois exponentiellement en conditions favorables, exprimant le taux d'accroissement intrinsèque maximum* de la population. Une viabilité projetée à long terme sur la base des paramètres estimés pendant cette phase de croissance est alors particulièrement optimiste si elle ne considère pas les facteurs de régulation naturelle de cette population. C'est en effet en fonction de la capacité de charge* du milieu pour l'espèce considérée que la viabilité à long terme peut être estimée de manière plus pertinente, en tenant compte des limites écologiques avérées ou potentielles qui contraignent la démographie de la population. Suivant l'échelle spatiale à laquelle la dynamique de la population est considérée, on peut par ailleurs observer des paliers locaux d'installation, de croissance et de régulation. Il convient donc de distinguer dynamique locale et dynamique globale de l'espèce à une échelle plus large.

Ces diagnostics de dynamique de population et ces projections de viabilité doivent permettre de se placer dans une démarche de gestion adaptative (Walters 1986, Nichols & Williams 2006). Cette gestion adaptative repose sur le suivi récurrent de l'état de la population considérée et la confrontation de cet état aux projections précédentes, de façon à rentrer dans une boucle de rétroaction améliorant la compréhension de l'efficacité des mesures de gestion envisagées et mises en œuvre et leur éventuelle réorientation.

2. Conditions d'analyse de viabilité de la population française de loup

a. Horizon temporel pour mesurer la viabilité

Comme pour la plupart des espèces, et en particulier les espèces de grands vertébrés, un horizon minimum de plusieurs décennies semble nécessaire pour obtenir des résultats exploitables, et ceci, pour deux raisons principales. D'une part, il existe une forme d'inertie dans les processus démographiques : à titre d'exemple, si la population actuelle de loups en France subissait un déclin continu et irréversible, mais très modéré annuellement, il lui faudrait plusieurs décennies pour s'éteindre complètement (mais de façon certaine). Evaluer sa viabilité à un horizon très court (5, 10 ou 20 ans) ne permettrait pas d'apprécier pleinement l'impact de ce déclin sur la viabilité. D'autre part, certains processus génétiques sont susceptibles d'impacter la viabilité du loup. La dynamique de ces processus s'effectue sur une base générationnelle, et certains d'entre eux sont des processus d'accumulation, dont les effets ne sont visibles et effectifs qu'à long terme, parfois même seulement à l'échelle des temps évolutifs.

b. Facteurs écologiques et génétiques à prendre en compte pour mesurer la viabilité

Les paramètres démographiques moyens sont déjà documentés de façon spécifique pour le loup en France et ces valeurs constituent une base solide (cf. infra) pour la modélisation de sa dynamique. Toute aussi importante est la connaissance de la variation de ces paramètres, entre catégories d'individus, dans le temps, dans l'espace et en fonction de la densité.

i. Variations des paramètres démographiques entre catégories d'individus

Les paramètres démographiques doivent être différenciés au moins en fonction de l'âge, du sexe, et du statut reproducteur. La probabilité de survie* (locale) des loups peut décroître au-delà de 6 ans (Cubaynes et al. 2014). Le taux de dispersion* varie avec le sexe et l'âge des loups (Gese & Mech 1991, Boyd & Pletscher 1999). La taille de territoire d'individus d'une même meute peut varier avec l'âge, le sexe et le statut reproducteur (Jędrzejewski et al. 2007). La taille et la survie des portées augmentent avec la masse des femelles et déclinent avec leur âge (Stahler et al. 2013).

ii. Variations des paramètres démographiques avec la densité de loups

Chez certaines espèces, il existe un mécanisme démographique (appelé effet Allee*, Stenglein & Van Deelen 2016) selon lequel, à faible densité, le taux de croissance* est limité par une réduction des paramètres survie, de succès reproducteur, et une augmentation de la dispersion* (Courchamp et al. 1999). Chez le loup, des études montrent que la taille des meutes influence la taille des portées (avec un pic de taille de portée pour un effectif de meute à 8 loups) ainsi que la survie des louveteaux (Stahler et al. 2013). Par ailleurs, la dispersion* semble peu dépendante de la densité (Hayes & Harestad 2000), contrairement à la survie des adultes (Cubaynes et al. 2014), et à la taille des groupes (Thurber & Peterson 1993). Des modifications comportementales à faible densité sont aussi suspectées chez les loups (Hurford et al. 2006).

Toutes ces interactions entre paramètres démographiques, comportement et densité jouent un rôle important dans le risque d'extinction (Stephens & Sutherland 1999) et doivent être considérées pour évaluer l'effet des destructions sur le risque d'extinction.

iii. Influence de la variation de l'environnement dans l'espace et dans le temps

La capacité de charge* par unité de surface de différentes catégories d'habitats (au sens large, incluant tous les effets des différentes variables d'environnement sur la formation de meutes) doit être évaluée. Dans ce but, la dépendance des paramètres démographiques à la densité doit aussi être prise en considération selon la typologie et la disponibilité de l'habitat. La distribution/densité de loups peut, en effet, être en partie habitat-dépendante (Falcucci et al. 2013, Milanesi et al. 2016),

voire parfois être en lien avec la densité de proies (Messier 1985), même si dans ce domaine, les résultats de la littérature sont hétérogènes (voir par exemple Larsen & Ripple 2006).

En outre, la variation temporelle de la qualité environnementale doit être prise en compte, de même que la façon dont cette variation s'opère dans l'espace (notion d'autocorrélation spatiale*). Cette variation est associée dans la littérature à ce que l'on nomme la stochasticité environnementale*. D'autres part, des évènements rares catastrophiques ou « die-offs » (Young et al. 1994, Reed et al. 2003, Ameca y Juárez et al. 2014) de différentes natures doivent être considérés. Ces événements catastrophiques, qu'ils soient de nature climatique ou biotique*, sont reconnus comme une cause majeure d'extinction (Lande 1993, Mangel & Tier 1994, Coulson et al. 2001) mais sont quasiment impossibles à documenter spécifiquement. Des données génériques sur ces catastrophes doivent être utilisées pour ne pas biaiser les estimations de viabilité vers une surestimation dans le cadre d'une analyse quantitative. Ces données génériques de distribution de fréquence de catastrophes selon leur sévérité ont été documentées chez différentes espèces de vertébrés, en lien avec leur durée de génération, ou encore la taille de leur domaine vital et leur stratégie alimentaire (Young et al. 1994, Reed et al. 2003, Ameca y Juárez et al. 2014).

iv. Dépression de consanguinité dans le cas du loup

Des effets négatifs de la consanguinité* ont été mis en évidence chez le loup (Laikre 1999). Ils suggèrent en particulier une diminution de la survie des portées avec le degré d'apparentement des parents (voir Liberg et al. 2005 pour un exemple en Suède). Néanmoins, la force de la dépression de consanguinité* obtenue chez des populations sauvages de loups est généralement inférieure aux estimateurs médians chez les populations sauvages de vertébrés : environ 6 létaux équivalents* diploïdes d'après Liberg et al. (2005) contre une médiane de 12 pour les oiseaux et les mammifères (d'après O'Grady et al. 2006). Ces estimateurs génériques et spécifiques de la dépression de consanguinité* peuvent fournir une base réaliste pour modéliser ses effets sur la dynamique des populations et le risque d'extinction.

c. Fragmentation de la population française et connexion avec les autres populations européennes

i. Impacts attendus de la fragmentation

Sur le plan génétique, il apparaît important de tenir compte des dynamiques démographique et spatiale de la population, ainsi que de la connectivité spatiale pour l'espèce, c'est-à-dire de la capacité des individus à se déplacer d'un site à l'autre du fait de la perméabilité des mosaïques d'habitats. La connectivité géographique est importante à considérer dans le cas du loup et cela pour deux raisons :

- Elle détermine les modalités d'immigration et de colonisation en provenance de populations extérieures à la France et notamment la vitesse avec laquelle ces échanges se produisent. L'étude des phénomènes de colonisation montre en effet que les fronts de colonisation sont des zones où la consanguinité* est maximale, parce que les individus présents sur ces fronts sont en faible densité et l'immigration y est faible (Tobin et al. 2007, Facon et al. 2011) ;

- A plus long terme, elle détermine la structure et le degré de fragmentation de la population française c'est-à-dire la façon dont la population française est morcelée en plusieurs ensembles génétiques plus ou moins connectés entre eux. Cette fragmentation est un déterminant majeur de la viabilité génétique de l'ensemble (Saccheri et al. 1998, Higgins & Lynch 2001).

ii. Immigration et impact génétique

Au sens géographique, la population française fait partie intégrante de la population transfrontalière, dite alpine, à l'intérieur de laquelle des flux génétiques modérés existent en lien, encore plus modéré, avec celle des Apennins (Fabbri et al. 2007). Le taux de migration, entre ce noyau central italien de présence historique du loup et l'entité transfrontalière alpine était estimé à environ 2,5 migrants efficaces par durée de génération au début de la période de colonisation du loup dans les Alpes. Cette valeur se situe entre celles qui correspondent à un quasi-isolement génétique des populations, c'est-à-dire moins d'un migrant par génération, et celles qui l'excluent, c'est-à-dire au moins quatre migrants par génération (Dobzhansky et al. 1977). Par ailleurs, dans un futur proche, cette population pourrait se connecter, si elle ne l'est pas déjà, avec les populations centre européennes, elles-mêmes en expansion (Fabbri et al. 2014, Wolf Alpine Group 2014). Néanmoins, le développement récent de barrières physiques liées à la crise migratoire en Europe (Linnell et al. 2016, Trouwborst et al. 2016) invite à rester vigilant sur le développement de cette connectivité. Plus les connexions génétiques entre populations de loups en Europe seront fréquentes, plus sera préservé leur potentiel adaptatif* et garanti leur viabilité à long terme.

iii. Fonctionnement écologique et responsabilité politique

La présente expertise vise à éclairer les politiques publiques françaises concernant la population de loups en France. Les échelles de fonctionnement écologique des populations naturelles correspondent rarement aux échelles des entités institutionnelles, politiques et administratives en charge de leur conservation ou de leur gestion. Comme nous l'avons vu précédemment, la population française de loup fait partie d'un ensemble plus large : la population transfrontalière alpine. Suivant son développement futur, elle est susceptible à long terme de connexions avec d'autres noyaux européens, dont celui germano-polonais de lignée génétique dite « Europe de l'Est ». Néanmoins, il serait biologiquement et juridiquement risqué de faire reposer la viabilité à long terme de l'entité française uniquement sur le devenir des autres noyaux européens et des connexions avec ces derniers. Si l'évaluation de cette viabilité s'avérait satisfaisante en considérant les connexions avec ces autres noyaux, sous l'hypothèse d'en vérifier régulièrement la fonctionnalité, elle ne constituerait évidemment pas une garantie de la persistance à long terme de l'entité française en dehors de ces connexions.

Messages clés à retenir :

- Il est impossible d'estimer directement la viabilité démo-génétique (i.e. à très long terme) d'une population animale à l'échelle d'un territoire aussi grand que la France métropolitaine. Cette forme de viabilité s'entend par ailleurs, sur le plan théorique, pour des entités isolées dont on cherche à évaluer les possibilités de persistance à long terme malgré le dit isolement génétique.
- Les connaissances générales sur le fonctionnement des populations permettent néanmoins de donner un ordre de grandeur qui correspond à un effectif minimal à atteindre, de l'ordre de 2 500 à 5 000 individus matures sexuellement.
- Au titre des attendus légaux (Directive HFF) sensu stricto, il appartiendrait à la France d'avoir une population nationale viable de loups ; faire reposer la viabilité à long terme de l'entité française pour partie sur le devenir des autres noyaux européens, et sur les connexions avec ces derniers, présente des risques biologiques évidents.
- Le maintien de la continuité démographique et des échanges génétiques à cette échelle spatiale transfrontalière constitue néanmoins un élément important contribuant positivement aux possibilités génétiques d'adaptation de la population française à long terme.
- L'analyse du risque d'extinction purement démographique se conçoit à l'horizon temporel de 50 à 100 ans.

IV. ÉVOLUTION PREVISIBLE DE LA POPULATION DE LOUPS EN FRANCE D'ICI 2025/2030

1. Le préalable à une prévision fiable : un suivi de population robuste

a. Un suivi non-invasif qui combine des outils fiables et reconnus

Le mode de vie des loups, qu'ils évoluent en meute pour la plupart ou à l'état d'individus en dispersion* erratique pour les autres, rend leur suivi particulièrement difficile car, relativement à d'autres espèces, tous vivent sur des superficies immenses et à faible densité. La territorialité sociale très marquée chez cette espèce conduit à ce que plusieurs meutes n'utilisent pas la même zone, même vaste. Le système de colonisation repose quant à lui sur les grandes capacités de déplacement des individus à la recherche d'un territoire vacant. Ces caractéristiques engendrent des densités locales de l'ordre de 1 à 3 loups au 100 km². Un suivi de l'espèce qui reposerait sur des dénombrements « à vue » (aussi appelés « directs par corps ») ne serait donc ni réaliste ni fiable, vu la faible probabilité de détection de l'espèce. Les techniques utilisées et validées par la communauté scientifique internationale pour le suivi des grands carnivores (Long et al. 2008, Boitani & Powell 2012) reposent donc sur des approches indirectes révélant leur présence (traces, excréments, poils, carcasses de proies etc.), voire leur abondance en mobilisant des méthodes dédiées de modélisation pour tenir compte des risques de sous-estimation liée à la faible détectabilité des animaux.

C'est précisément ce qui est mis en œuvre en France (Cubaynes et al. 2010, Marescot et al. 2012), avec une déclinaison adaptée au contexte des attendus juridiques (e.g. art. 1 de la Directive HFF), basée sur des indicateurs de tendances i) géographique traduisant la vitesse de colonisation de l'espèce et ii) démographique traduisant l'évolution des effectifs de la population. Le suivi opérationnel en France repose sur une collecte et analyse des données de terrain (cf. Duchamp et al.

2012) organisée au travers d'un réseau de 3000 correspondants formés et répartis sur le territoire national pour permettre :

- De localiser chaque détection d'indice de présence, qui une fois validée sert à réaliser des cartes annuelles de présence détectée de l'espèce et estimer ainsi sa progression géographique, sans avoir recours à l'identification individuelle des animaux ;

- De suivre individuellement une partie des individus de la population au cours du temps, au travers de leurs profils génétiques issus de l'ADN trouvé dans les excréments, poils, urines, sang, et autres tissus (Miquel et al. 2006), pour ensuite estimer (au sens statistique) les paramètres démographiques de la population (notamment la survie) et les effectifs.

Toute méthode de suivi d'animaux vivant dans leur milieu naturel est entachée d'une erreur de mesure liée à leur détection imparfaite. L'intérêt des modèles mathématiques utilisés réside dans la mesure de cette détection imparfaite (géographique ou numérique), en d'autre termes une mesure du risque de ne pas détecter un animal alors qu'il est présent (probabilité de détection < 1). L'estimation de cette probabilité est un pré requis à une modélisation fiable des taux de survie* et de recrutement* des animaux dans la population, des données fondamentales pour simuler l'évolution démographique d'une population de loups. Cette modélisation doit aussi tenir compte des effets induits par un dispositif d'échantillonnage hétérogène – i.e. des différences d'intensité de prospection dans l'espace, liées au nombre et à la répartition des correspondants du réseau– mais aussi des variations liées au statut des animaux en lien avec le cycle biologique de l'espèce – i.e. rang social, classe d'âge.

Le suivi du loup tel qu'appliqué en France utilise la combinaison de toutes ces approches à l'échelle nationale. Ce suivi fait aussi l'objet de collaborations avec les équipes de scientifiques italiens, suisses, allemands, slovènes et autrichiens, dans le cadre du groupe Loup Alpin mis en place par l'ONCFS dès 2001. Ces échanges formalisés ont permis de standardiser les méthodes, développer de nouveaux outils communs et établir des bilans périodiques internationaux de la cinétique de colonisation de cette population transfrontalière. Une cartographie standardisée des meutes est mise régulièrement à jour (Wolf Alpine, Group 2012, 2014, bilan 2016 en préparation).

b. Qualité et mise à jour des données en France

Un audit du système français de suivi des loups a été organisé par l'IUCN à la demande du Ministère chargé de l'environnement en 2012, dans le cadre de l'évaluation du Plan national loup 2008-2012, et confié à Olof Liberg (Swedish University of Agricultural Sciences http://slu-se.academia.edu/OlofLiberg). Celui-ci conclut : *« le programme français de suivi de la population de loups, la manière dont il est organisé, les méthodes utilisées ainsi que les personnels impliqués, se caractérise par un niveau de qualité exceptionnellement élevé, y compris d'un point de vue international. Le recours à plusieurs méthodes indépendantes et complémentaires constitue un atout considérable. Ceci est particulièrement vrai pour l'estimation du taux de croissance*, qui constitue probablement le paramètre le plus important dans la gestion et la préservation de cette espèce… j'estime que le système de suivi français est un des meilleurs en Europe. Il est difficile de suggérer une méthode qui pourrait améliorer les résultats et qui ne soit pas déjà utilisée actuellement. À l'heure actuelle, les méthodes qui sont utilisées satisfont toutes les exigences en matière de gestion et de conservation de l'espèce. Le défi pour l'avenir sera de continuer à faire aussi bien y compris lorsqu'un*

nombre plus important de loups coloniseront des zones qui ne sont pas recouvertes d'un manteau neigeux en hiver […]. Une estimation approximative de la taille de la population déterminée en multipliant le nombre de meutes par la taille moyenne des meutes (obtenue grâce aux hurlements et à la génétique par exemple) pourrait permettre de contourner certains des problèmes relatifs à la détection des individus en l'absence de neige ».

L'analyse approfondie des jeux de données disponibles a permis de confirmer sans équivoque la fiabilité des informations recueillies, et donc leur utilisation dans les modélisations de viabilité ou de projection du devenir de la population. Deux conditions doivent être respectées : i) expliciter comme pour tout exercice de modélisation, les sources d'incertitude et le degré de confiance des résultats produits et, ii) supposer que l'effet de l'ensemble des facteurs ayant conduit à observer la dynamique de la population sur la période 1992-2016 sera similaire durant la période à venir de simulation de cette dynamique. C'est une hypothèse forte, particulièrement si le régime de gestion par prélèvements dérogatoires venait à être modulé en dehors de la gamme de variation utilisée durant la période 1992-2016.

Plusieurs mises à jour et améliorations ont été réalisées pour la présente expertise collective, en lien avec les préconisations de l'audit d'O. Liberg, notamment concernant les points suivants :

- refonte de la méthode d'analyse génétique opérée en 2015 par l' ONCFS avec son partenaire du LECA (CNRS Grenoble) sur la base de séquençage nouvelle génération (cf. ONCFS Bulletin du Réseau Loup N°34 http://www.oncfs.gouv.fr/Bulletin-dinformation-du-reseau-Loup-download130) ; amélioration du pouvoir discriminant (13 marqueurs au lieu de 6 précédemment) et réduction des sources d'erreurs de génotypage (Pompanon et al. 2005) ;

- Actualisation des estimations d'effectifs par Capture-Marquage-Recapture (CMR) par l'ONCFS et son partenaire du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive à Montpellier (CEFE) ; réétalonnage de la relation de calibrage (sur la période 1995-2013) à laquelle on doit avoir recours pour estimer les effectifs totaux (2014-2016) déduits par correction statistique des pistages hivernaux dits EMR (cf. infra) ;

- Prise en compte de la variabilité de pression d'observation sur le terrain pour production de cartes de probabilité de présence tenant compte des différences de détection des indices entre front de colonisation et zones de présence déjà connues.

2. Dynamique observée de la population de loups en France

a. Modèles démographiques

La simulation du fonctionnement démographique d'une population de loups passe en premier lieu par la caractérisation de son cycle biologique. Une fois établi, celui-ci permet de formaliser, par modélisation, le devenir potentiel de chaque individu (ou classe d'individus) avec des probabilités de transition (par exemple taux de survie* entre classes d'âge ou de rang social successifs) qui lui seront affectées sur la base des données de terrain. Reposant sur un large corpus de connaissances scientifiques (voir Mech & Boitani 2003 pour une revue), le fonctionnement d'une population de loups peut se résumer à :

- des unités sociales familiales vivant sur des territoires exclusifs,

- dans lesquelles un couple dominant produit des jeunes,
- lesquels, lorsqu'ils sont subadultes vont soit rester dans leur territoire de naissance comme subordonnés, soit disperser pour fonder un nouveau territoire, voire fonder une nouvelle unité sociale.

Ce fonctionnement peut s'écrire sous la forme d'un schéma (Figure 8, modèle 1) dont les compartiments représentent les différentes catégories d'animaux constituant la structure sociale, les transitions entre catégories étant conditionnés à des probabilités de changer d'« état » (passage de jeune à adulte ou de résident vers disperseur etc.).

A partir de la construction d'un tel modèle théorique, vient immédiatement ensuite la nécessité de confronter ses prédictions à la réalité du terrain, pour vérifier la fiabilité de la paramétrisation de chacune des étapes et des transitions entre elles. Idéalement, l'exercice supposerait en effet de pouvoir mesurer tous les paramètres sur toutes les catégories d'animaux (par classe d'âge ou par catégorie sociale) à partir de la population d'intérêt. Ces mesures sont évidemment le plus souvent impossibles à réaliser dans leur intégralité sur une même population, surtout en milieu naturel. Si certains paramètres sont accessibles par les mesures de terrain, d'autres, manquants, sont mobilisés à partir d'autres études scientifiques.

Ainsi, il est essentiel de pouvoir simplifier au maximum la représentation du système pour que le nombre de paramètres requis et à mesurer localement soit le plus restreint possible tout en permettant une prédiction fiable de la dynamique de la population. Marescot et al. (2012) ont donc étudié ce cycle de vie, en vérifiant jusqu'où lesdites simplifications permettaient néanmoins de prédire de façon fidèle la dynamique de l'espèce (Figure 8, modèle 3).

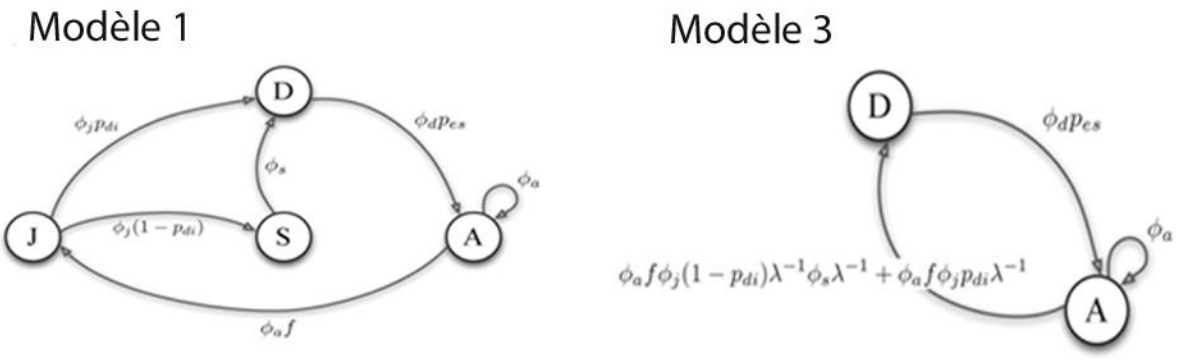


Figure 8 Modélisation du cycle biologique d'une population de loups incluant (modèle 1) chaque classe d'individus socialement structurés en meute comprenant les adultes reproducteurs(A), les jeunes (J), les subordonnés (S) et les disperseurs (D) tous connectés pour passer d'un « état » à un autre par des probabilités à estimer. Ce modèle peut être simplifié (modèle 3) en deux classes, reproducteurs (A) et disperseurs (D), pour produire le même résultat de mesure du taux de croissance*. ϕ taux de survie, λ taux de croissance, f fécondité, p_{di} probabilité de dispersion. Tiré de Marescot et al. (2012).

Le diagnostic fait ressortir les trois points suivants :

- La mesure du taux de croissance* de la population est identique si le modèle est simplifié en deux classes (adultes résidents et disperseurs), et si fécondité, survie, et probabilités de recapture de chacune de ces deux classes d'animaux sont connues. Cette réduction de modèle est particulièrement intéressante dans le cadre d'évaluation de mesure de gestion, par exemple pour mesurer l'impact sur le taux de croissance* de la population d'un retrait d'animaux résidents ou disperseurs (cf. infra) ;

- Sous un régime de colonisation avec suffisamment d'espaces vacants pour assurer sans frein l'établissement de nouvelles meutes, la croissance exponentielle de la population dépend très fortement des taux de mortalité dans les différents compartiments du modèle. Le taux de croissance* d'une population de loups devient nul à partir d'un seuil de mortalité moyen de 34% (toutes sources et classes confondues), et la population décline au-delà. La gamme des amplitudes extrêmes pouvant produire une décroissance de la population varie entre des taux de mortalités de 13% pour les populations les plus fragiles à 55% pour les populations les plus résistantes (Figure 9) ;

- Un changement de la survie des adultes résidents affecte davantage le taux de croissance* qu'un changement de la survie des disperseurs (D), ou des juvéniles (J). Pour un taux constant de survie annuelle des adultes reproducteurs (A) (i.e. résidents) de l'ordre de 80%, une baisse de survie des jeunes jusqu'à 40% a moins de conséquence sur la croissance globale que la baisse de survie des disperseurs. Cependant, un modèle reposant sur une estimation unique de la mortalité pour toutes les catégories d'animaux reste fiable pour ce qui est de la relation globale entre mortalité et taux de croissance*.

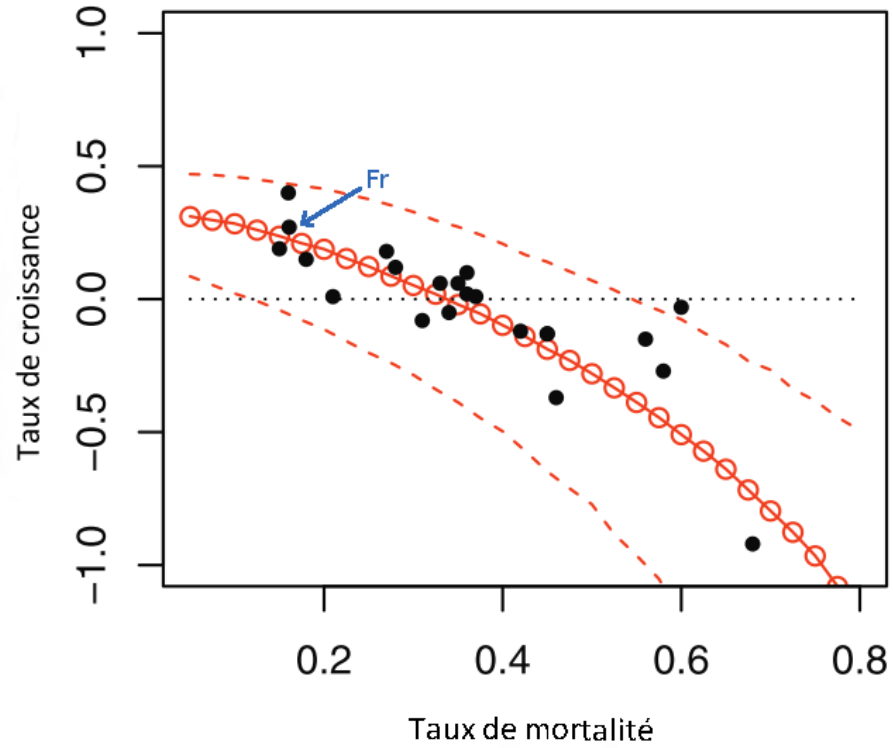


Figure 9 Modélisation (en rouge) de la relation entre taux de mortalité moyen (axe horizontal) et croissance obtenue (axe vertical) d'une population de loups simplifiée en deux classes sociales (adultes reproducteurs et disperseurs). Ce modèle est ensuite contraint à s'ajuster aux points noirs représentant les données de différentes populations de loups, incluant la donnée de la population française observée pour la période 1995-2003 (flèche bleue). L'ajustement du modèle aux données de terrain étant statistiquement bon, il peut être utilisé pour prédire qu'en moyenne, un seuil de mortalité de 34% entraine la population sur une phase décroissante (figure issue de Marescot et al. 2012).

b. Mesure des bilans et paramètres démographiques de la population

De 600 à 800 échantillons de crottes, poils, urines ou tissus sont récoltés annuellement par le réseau de correspondants sur l'ensemble de l'aire de répartition détectée du loup, puis soumis à analyse génétique de façon à dresser la carte d'identité ADN (génotype) de chacun des animaux détectés. L'ensemble de ces génotypes identifiés constituent un échantillonnage de la population. Ce suivi biomoléculaire répété d'année en année permet alors de mesurer les chances statistiques de retrouver (ou pas) un animal, selon deux issues possibles : la probabilité qu'il soit mort, ou bien la probabilité qu'on ne le détecte pas alors qu'il est vivant. Des modèles dits de CMR spécifiques ont été développés en France par l'équipe du CEFE partenaire de l'ONCFS pour avoir accès aux mesures précises de l'ampleur de cette détection imparfaite et de la probabilité de survie*. Il est ensuite possible de modéliser les effectifs de loups en France en tenant compte à la fois de la mortalité (toutes causes confondues) et des risques statistiques de ne pas détecter des animaux pourtant vivants. Cette approche, mise au point et utilisée en France, a été validée par la communauté scientifique grâce à des publications dans des revues internationales à comité de relecture (Cubaynes et al. 2010, Caniglia et al. 2012).

Dans le cadre de l'expertise collective, et sur la base des typages génétiques disponibles de 1995 à 2013, le meilleur modèle possible d'estimation des effectifs et de modélisation de la survie a été ajusté en tenant compte des différences de détectabilité entre animaux. Il consiste à catégoriser la population en deux groupes d'animaux (Tableau 3) : une faible proportion (11%) d'animaux fortement détectables année après année (possiblement les animaux dominants, résidents dans les ZPP), et une forte proportion (89%) plus faiblement détectable (possiblement les loups subordonnés, louveteaux et animaux en dispersion*). Ce modèle donne une survie annuelle moyenne estimée à 0.78 [0.73-0.82] soit 22% de mortalité toutes causes confondues. Pour mémoire, Cubaynes et al. (2010) estimait une survie quasi similaire sur la période 1995-2007 comprise entre 75% et 90% selon les catégories d'animaux (soit 0.79 toutes classes confondues).

Reporté sur le modèle présenté Figure 9, ce taux de mortalité correspondrait alors à une croissance résiduelle moyenne de +15% par an dégagée par la population à l'orée de l'année 2013, soit avant l'augmentation des niveaux de prélèvement dérogatoires. Cette croissance résiduelle calculée (15%), déduite de la mesure de la survie locale, est en adéquation avec celle obtenue par l'approche, complètement différente sur le plan méthodologique, de modélisation de la série de valeurs annuelles des effectifs (cf. § 4.a ci-après). Cette concordance constitue une forme de validation croisée des modèles utilisés, et renforce la confiance dans les résultats obtenus et les données dont ils sont déduits.

Tableau 3 Taux de mortalité et probabilités de détections [Intervalles de confiance 95%] mesurés sur la population de loups en France par les méthodes CMR. Deux catégories d'animaux sont identifiées : une faible proportion que l'on retrouve souvent d'une année sur l'autre (colonne de droite), et une large majorité que l'on détecte plus rarement (colonne de gauche).

	Classe d'animaux faiblement détectables	*Classe d'animaux fortement détectables*
Proportion d'animaux	0.89 [0.62-0.98]	0.11 [0.02-0.38]
Taux de survie annuel	0.78 [0.73-0.82]	
Probabilité de détection	0.33 [0.24-0.44]	0.91 [0.79-0.96]

Les effectifs CMR ont été mis à jour dans le cadre de cette expertise collective jusqu'en 2013, l'ensemble des typages génétiques n'étant que partiellement disponibles pour les années suivantes. L'effectif estimé à la fin de l'hiver 2011-2012 est d'environ 200 animaux (N=187, IC 95% [151-269]). Il faut noter que l'estimation suivante (fin mars 2013) s'est avérée plus faible que celle qu'on aurait pu prédire par la croissance moyenne jusque-là observée, comme cela avait déjà pu être le cas par exemple en 2004 ou 2007 (

Figure **10**). Les trois dernières valeurs d'effectifs totaux ne pouvant être estimées directement par CMR, sont obtenues à partir de la conversion de l'indicateur hivernal du nombre minimum d'animaux résidents détectés dans les ZPP (appelé l'Effectif Minimum Retenu*). On utilise les résultats, tant d'EMR que de CMR, de 1995 à 2013 pour établir la relation CMR=f(EMR), sous forme d'une relation linéaire forte (coefficient de détermination r^2=0.9). Les effectifs de 2014, 2015 et 2016 sont donc déduits de cette relation mise à jour dans le cadre de l'expertise. L'évolution numérique globale de la population depuis le retour de l'espèce s'inscrit dans une tendance de fond positive. Néanmoins, l'évolution récente correspond à une stabilisation avec 250 à 300 individus en moyenne durant ces trois dernières années.

Nous pouvons noter que cette stabilisation est en corrélation temporelle avec l'augmentation des prélèvements dérogatoires réalisés en France, ce qui ne constitue pour autant pas encore une démonstration de cause à effet. Cependant, cette stabilisation des effectifs justifie une analyse du devenir démographique de la population en tenant compte de ce changement de la tendance observée depuis 2013.

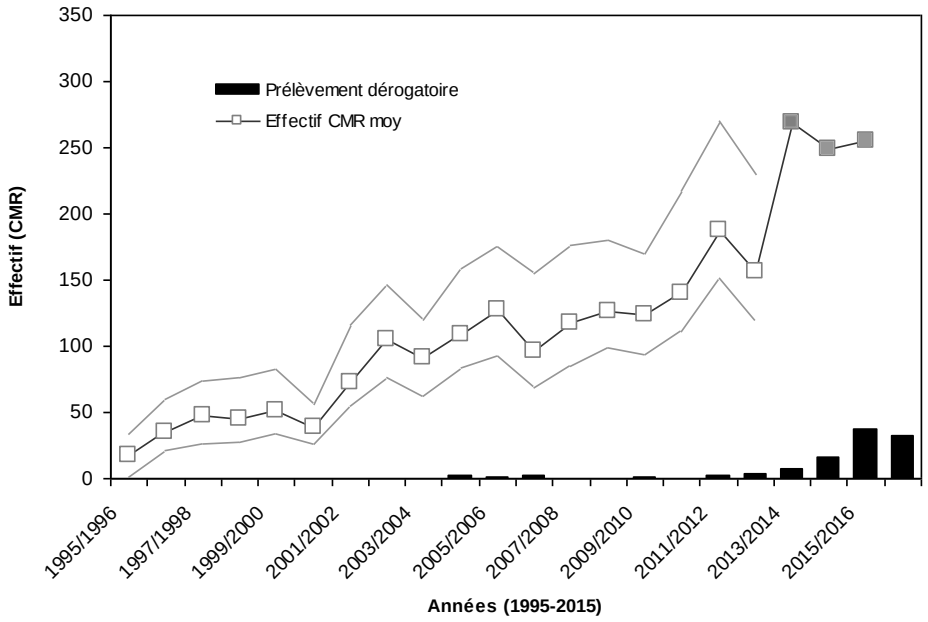


Figure 10 Estimation des effectifs de la population de loups en France sur la base des modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) appliqués aux profils génétiques établis par le suivi biomoléculaire des excréments, poils, urines, sang ou tissus (voir Cubaynes et al. 2010 pour la méthode). Le modèle est réajusté sur la base des données génétiques disponibles (1995-2013 ; carré blanc). Les points de 2014 à 2016 (carrés gris) sont projetés sur la base de la relation calibrée de la CMR en fonction de l'effectif minimum dénombré dans les ZPP (indicateur EMR). Cette relation permet en effet de passer d'un effectif minimum retenu* sur seules ZPP à un effectif total sur toute l'aire de présence. L'histogramme indique le nombre d'animaux prélevés dans le cadre des tirs dérogatoires accordés.

Messages clés à retenir :

- Des modèles décrivant les cycles de vie du loup sont utilisés pour retracer sa dynamique. Leur simplification permet d'alléger le nombre et la complexité des paramètres à mesurer.
- Selon ces modèles, la croissance d'une population de loups devient nulle à partir d'un seuil de mortalité totale de 34% en moyenne (IC : [13- 55] toutes causes confondues), et négative (décroissance) au-delà.
- Le taux annuel moyen de mortalité est de 22% dans la population française, tel qu'estimé par modélisation de type CMR sur la période 1995-2013. Replacé dans le modèle liant la mortalité à la croissance de la population, celle-ci est estimée à 15% par an en moyenne pour la même période.
- Les effectifs présentent cependant une phase récente de stabilisation (à confirmer/infirmer d'après la mise à jour des estimations à venir, en Avril 2017), concomitante à la période d'augmentation des prélèvements par dérogation
- Il semble justifié de simuler les effectifs à l'horizon 2030 en tenant compte de cette stabilisation qui pourrait signifier que, sur la période 2014-2016, l'ensemble des causes de mortalité cumulées (dont les prélèvement légaux) pourrait représenter un total d'environ 34% (selon les résultats de Marescot et al. 2012).

3. Risque d'extinction démographique : une approche comparative

a. Rôle de la mortalité sur le risque d'extinction

L'utilisation la plus fiable et recommandée (Boyce et al. 2001, Reed et al. 2002) des modèles de viabilité démographique n'est donc pas, contrairement à ce qui en est souvent attendu, de leur faire évaluer un effectif unique et absolu au-delà duquel ladite viabilité serait garantie. Ils sont en revanche d'une utilité certaine, une fois le cadre théorique décidé (c'est-à-dire la structure de formalisation du cycle de vie fixée, le niveau de risque d'extinction considéré comme acceptable et l'horizon temporel de projection du scénario choisi), dans l'objectif de comparer les différences de trajectoire d'une population en fonction de différents scénarios de mortalité, de reproduction ou tout autre paramètre pouvant conditionner la dynamique de l'espèce. A ce titre, Chapron et al. (2003) ont présenté un modèle démographique adapté au loup, et qui fait varier principalement les taux de mortalité pour analyser le risque d'extinction, défini au seuil de 2% des trajectoires d'effectifs s'éteignant sur 50 ans. Ce modèle décrit le cycle de vie du loup de manière similaire au mécanisme présenté en §IV2 sur la base de l'unité démographique principale qu'est la meute. Les individus sont répartis dans différentes classes en fonction de leur âge et de leur statut de résidents dans les meutes ou de disperseurs à la recherche de nouveaux territoires sur lesquels s'établir. Cinq scénarios ont été construits en faisant varier les taux de mortalité le long d'un gradient faible-fort (Tableau 4) et les probabilités d'extinction de la population simulées selon le nombre de meutes présentes au départ. Le modèle a considéré un fonctionnement biologique « isolé » au sens d'absence d'immigration d'animaux en provenance d'autres populations. Les résultats obtenus reflètent donc une évaluation précautionneuse puisque ne tenant pas compte des échanges existants avec la population source italienne (Fabbri et al. 2007).

Tableau 4 Paramètres utilisés dans les 5 scénarios imitant le fonctionnement de la population de loups du plus pessimiste (S0) au plus optimiste (S4). Le scenario S2 est le plus représentatif du fonctionnement actuel de la population de loups en France. Seuls les paramètres de survie sont considérés comme variables entre scenarios.

Paramètres	Scénario				
	S0	S1	S2	S3	S4
Survie des chiots	0.55	0.6	0.65	0.7	0.75
Survie des juvéniles	0.65	0.7	0.75	0.8	0.85
Survie des subadultes	0.65	0.7	0.75	0.8	0.85
Survie des adultes	0.65	0.7	0.75	0.8	0.85
Survie des dominants	0.65	0.7	0.75	0.8	0.85
Survie des dispersants	0.45	0.5	0.55	0.6	0.65
Fécondité			5		
Dispersion des juvéniles			0.25		
Dispersion des subadultes			0.5		
Dispersion des adultes			0.9		

Le modèle montre qu'une population décline dès lors que les taux annuels de mortalité toutes classes d'âge confondues sont supérieurs à 32 % (scenario 0). Un scénario de survie moyenne (labellisé S2 et plus dans le Tableau 4), conduit au maintien d'une population composée d'au moins 4 meutes (i.e. probabilité d'extinction inférieure à 2% sur 50 ans). Avec un scénario basé sur une survie plus modeste (S1), telle que plus fréquemment observé en nature, entre 10 et 15 meutes sont nécessaires pour la non extinction de la population.

Cependant la probabilité d'extinction d'une population dépend davantage d'une variation de la survie des loups dits dominants que de tout autre paramètre. Dans une stratégie de gestion de la population qui nécessiterait des prélèvements, le modèle préconise, une fois la viabilité minimum atteinte pour un scénario de type S3 (survie de l'ordre de 0,8), la possibilité d'une élimination de 10 % de la population les années qui suivent celles avec un taux de croissance* d'au moins 5%. En revanche, le prélèvement ne doit pas excéder 5% des effectifs au cours des années suivant celles à plus faible taux de croissance*.

La structure de ce modèle n'est pas spatialisée c'est-à-dire qu'il ne tient pas compte de la distribution de l'espèce sur son aire de répartition. Cependant, il prévoit quand même de comparer une stratégie dite de zonage (stratégie plafonnant le nombre de meutes sur une zone), à une stratégie de gestion qui n'empêche pas le nombre de meutes de se développer (ce qui revient à ne pas contrôler géographiquement la population). La probabilité d'extinction d'une population non zonée (Figure 11a) reste alors toujours inférieure à celle d'une population zonée (Figure 11b). Sous le scénario intermédiaire S2 par exemple, une population limitée à 6 meutes est exposée à un risque d'extinction de 8%, alors qu'une limitation à 4 meutes entraînerait un risque d'extinction de 90%. La stratégie de gestion dite de zonage implique par ailleurs une plus forte sensibilité du risque d'extinction aux variations des paramètres démographiques qu'un mode de gestion non différentié.

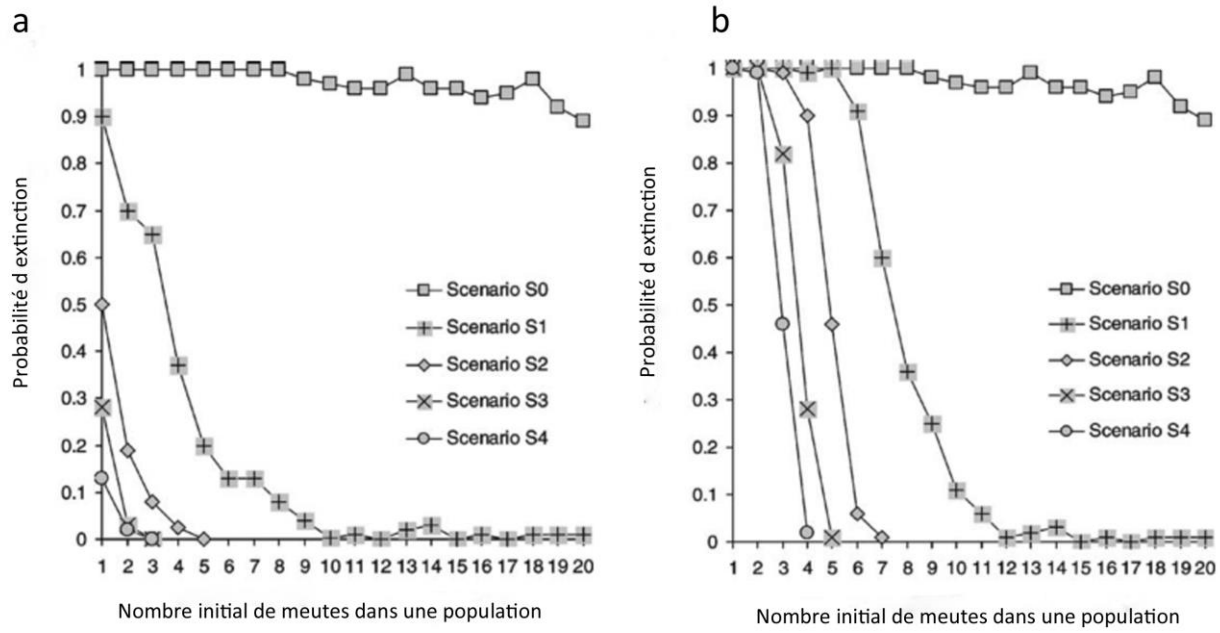


Figure 11 Probabilités d'extinction (axe vertical) modélisées sous un risque de 2% à l'horizon de 50 ans selon le nombre initial de meutes composant une population de loups (axe horizontal), selon 5 scénarios allant du plus pessimiste (faible survie des animaux, S0) au plus optimiste (forte survie des animaux, S4). b) sous un régime de mortalité aléatoire, b) sous un régime de mortalité équivalent à une stratégie de gestion différentiée i.e. empêcher la population de dépasser un nombre de meutes. Extrait de Chapron et al. (2003).

b. Existe-t-il un seuil minimum de viabilité ?

En théorie, la taille minimum viable d'une population correspondrait à l'effectif le plus faible à partir duquel le risque d'extinction serait considéré comme acceptable. Il n'y a pas de valeur unique retenue pour définir un niveau de risque « acceptable », mais au contraire plusieurs possibles selon les dires d'experts auxquels on fait référence. Des niveaux de risque plus ou moins précautionneux sont ainsi utilisés, comme 2% sur 50 ans ou à l'inverse 1% sur 1000 ans. Le seuil de 10% sur 100 ans correspond généralement au consensus accepté par des organismes tels que l'UICN chargée de la classification des états de conservation des espèces.

Par ailleurs, la façon même d'évaluer si une population donnée risque de s'éteindre repose sur l'hypothèse irréaliste (surtout dans le cas de populations soumises à une forme de gestion des effectifs) d'une valeur moyenne constante des paramètres démographiques tout au long des années simulées. En effet, même si les modèles peuvent prendre en compte la variabilité naturelle autour de ces valeurs moyennes (correspondant à l'influence des contraintes environnementales auxquelles les animaux ont à faire face telles les pathologies, la disponibilité alimentaire, les variations d'origine climatique etc.), les orientations en matière de politique publique sur la gestion des effectifs peuvent varier au cours du temps et influer directement sur la valeur moyenne des dits paramètres.

Le seuil minimum requis pour éviter l'extinction à un horizon temporel donné dépend par conséquent de la dynamique démographique de la population. Chapron et al. (2012) réalisent ce type de simulations avec un modèle démographique général non spécifique du loup, ayant comme paramètres le taux de croissance* de la population et la capacité de charge* qui agit comme seuil de

viabilité. La mesure de terrain du taux de croissance* d'une population étudiée (à un instant t) peut être intégrée aux résultats simulés et synthétisés sous forme graphique (Figure 12). Ainsi en France, le taux de croissance* modélisé sur la période 1995-2016 sous un régime considéré exponentiel (cf. infra § IV.4.a et Figure 13a) correspondrait à un effectif plancher d'environ 50 loups pour respecter un risque de 10% sur un horizon de 100 ans (point noir sur Figure 12). Par contre, si on modélise la dynamique observée sous un régime de croissance freinée (tenant ainsi compte de la stabilisation des effectifs entre 2014 et 2016, cf. infra § IV.4.a et Figure 13b), l'effectif plancher de viabilité est de 100 à 125 individus pour un même seuil de risque (carré noir sur Figure 12). Notons qu'un taux de croissance* correspondant à une population stable (assorti de son incertitude mesurée ici par le paramètre SD=0.15) donnerait ainsi un seuil minimum de 400 à 500 animaux pour éviter un risque d'extinction de 10% à l'horizon de 100 ans.

La viabilité d'une population, à des horizons temporels de 50 ou 100 ans, doit donc être vue comme fluctuante par nature, d'autant qu'elle dépend des variations de son taux de croissance*, variations très probables dans le cas d'une espèce en phase de colonisation et soumise à un plan de gestion, dont la dynamique n'est pas stabilisée, ni dans l'espace ni dans le temps.

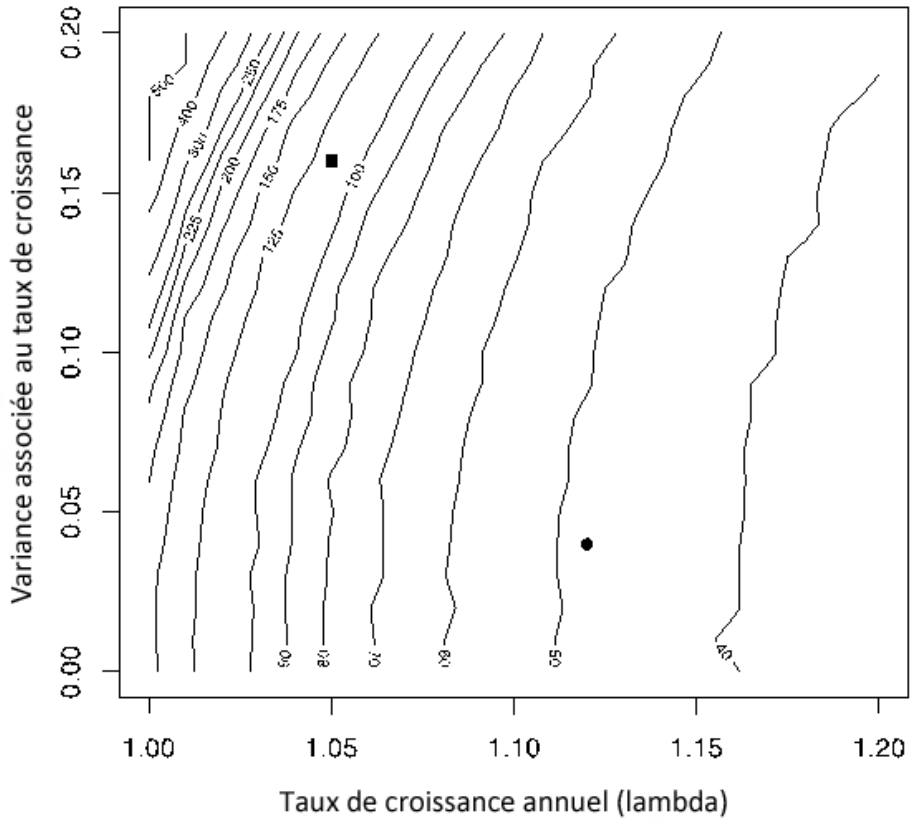


Figure 12 Courbes de niveaux des seuils minimum de population viable en fonction du taux de croissance* de la population et de sa variance observée. Le point noir représente le taux de croissance* de la population française estimé avec un modèle exponentiel, alors que le carré noir représente le taux de croissance* de la population française estimé avec un modèle à croissance freinée. La taille minimale de population démographiquement viable est estimée en exécutant 10 000 simulations Monte-Carlo sur la base d'un taux de croissance* tiré d'une distribution normale (à l'exclusion des valeurs négatives, soit $\lambda > 0$). Se reporter à Chapron et al. (2012) pour les détails.

c. Intérêts et limites des analyses de viabilité

Toute approche de modélisation repose forcément sur des hypothèses plus ou moins réalistes de construction du modèle sous-jacent. Les projections d'effectifs au cours du temps supposent en plus que les scénarios considérés ne changent pas. Dans le cas du loup et de sa gestion, cela signifie qu'aucun système de rétroaction n'est inclus, c'est-à-dire qu'une action de gestion conduite au début est maintenue constante les années suivantes. A l'inverse de ce que peuvent proposer des approches dites adaptatives (cf. infra), l'estimation du risque d'extinction est extrêmement sensible à toutes ces hypothèses, si bien que le résultat, fourni par les projections d'un modèle figé initialement, n'a pas de valeur absolue (Flather et al. 2011) qui puisse être utile pour une gestion opérationnelle (Boyce 1992, Ludwig 1999, Reed et al. 2003).

En revanche, l'étude de la sensibilité du résultat obtenu à la variation des valeurs des paramètres, ici les différences de taux de survie*, donne l'étendue de la flexibilité ou non du système. En France, le modèle de Chapron et al. (2003) a été utilisé au cours du premier plan d'action dans une démarche de révision annuelle des règles de gestion. À partir de la variation mesurée du taux de croissance* mis à jour annuellement, était déduit le scénario démographique, c'est-à-dire le taux de survie*, le plus probable à l'origine de la dynamique observée et était évaluée la marge de manœuvre pour le prélèvement dérogatoire l'année suivante en fonction de la dite croissance (Marboutin & Duchamp 2008). Par ailleurs la composante spatiale, c'est-à-dire la distribution de l'espèce, n'est pas prise en compte dans ces modèles alors même que cette composante est l'un des points centraux de la dynamique d'une espèce sociale comme le loup dont le développement numérique et géographique sont intimement liés par des mécanismes de compétition intra- et inter-territoires des meutes.

La valeur du risque d'extinction reste un outil de mesure en valeur relative du devenir de la population, pour comparer les réponses obtenues entre différents scénarios et modèles démographiques. La projection de scénarios pour prédire l'avenir d'un système n'a donc de réelle utilité opérationnelle que si ses objectifs sont clairement définis. Wolf et al. (2015) proposent d'aller au-delà de seuils absolus de viabilité et recommandent un cadre d'évaluation basé sur « les trois R » - Représentation, Résilience, et Redondance - consistant à utiliser différentes approches analytiques pour atteindre l'objectif de gestion ciblé, qui doit inclure la viabilité de la population. Dans un contexte où la stabilité démographique des populations n'est pas atteinte et où un schéma de gestion inclut des éléments non prévisibles car liés à des politiques économiques, sociales, et environnementales elles-mêmes non prévisibles, il est possible de privilégier une vision plus dynamique de la trajectoire à court terme du système biologique (contraints par des facteurs humains), tout en gardant à l'esprit les objectifs à long terme.

4. Prédire le devenir de la population de loups sous contrainte de prélèvement : une approche adaptative

a. Modéliser la croissance et prédire les effectifs

Les analyses de viabilité montrent clairement leur utilité pour comparer les résultats obtenus entre les différents scénarios, en l'occurrence les différences dans l'issue des trajectoires

démographiques simulées selon les taux de survies* de classes d'individus. En revanche, l'exercice suppose que la structure démographique de la population reste stable, et que toutes les autres contraintes soient égales par ailleurs. Les trajectoires ainsi simulées considèrent que les paramètres sont stables en moyenne à l'horizon de la projection, donc que des facteurs tels la dépendance à la densité, des effets compensateurs*, ou bien les règles de décision pour sa gestion le soient aussi. Ces analyses de viabilité se prêtent donc très mal à la prédiction d'un système dont on sait par avance ne pouvoir garantir la stabilité des paramètres et/ou des actions qui en conditionnent pourtant la réponse.

Sous ce constat, la vision du devenir de la population de loups soumise aux contraintes de prélèvements dérogatoires doit s'organiser selon une démarche plus dynamique et réactive à échéances temporelles plus courtes, à savoir :

(1) Mesurer les paramètres de la population (effectifs, taux de survie*) sur des bases scientifiquement robustes en termes de méthodes mobilisées ;

(2) Projeter le devenir de la population à court, moyen ou long terme ;

(3) Mesurer le degré d'incertitude de la prédiction à ces différentes échéances temporelles, pour identifier laquelle présente une vraie opérationnalité, tout en gardant une vision à long terme du système biologique afin d'assurer sa viabilité démographique et écologique.

Un modèle hiérarchique à espace d'états[2] a été utilisé pour estimer les conséquences de divers niveaux de tirs sur la population de loups en France (cf. http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/pdf/Bulletin-ReseauLoup-29_def.pdf pour un résumé des principes). Ces modèles hiérarchiques présentent l'avantage de formaliser dans un cadre probabiliste cohérent, à la fois le processus écologique et à la fois le processus d'observation desquels découlent les données d'effectifs. Dans le cas du loup, le processus écologique est la dynamique de la population de loups en France, qui est principalement gouvernée par la survie des animaux. Le processus d'observation est la série d'effectifs mesurés et leur imprécision, grâce aux analyses dites de capture-marquage-recapture, effectuées par le CEFE en collaboration avec l'ONCFS.

La force des modèles hiérarchiques réside dans la prise en compte des multiples sources d'incertitude, traitées de manière cohérente et systématique. En ce sens, les conclusions sont donc plus robustes pour comparer la dynamique des effectifs de la population sous des modèles différents, et évaluer la pertinence des projections en vue de leur utilisation dans le processus de décision de gestion de la population.

Le modèle est conceptuellement assez simple et considère que l'effectif de la population au temps t+1 est égal à celui au temps t multiplié par le taux de croissance*. Pour l'écrire d'une façon hiérarchique, la construction identifie séparément puis combine le processus biologique (le fonctionnement dynamique de la population) et le modèle d'observation (incluant l'incertitude autour de la série d'effectifs utilisés). L'exercice a consisté à comparer deux modèles alternatifs qui pourraient être à même de caractériser au mieux la dynamique observée de l'espèce en France :

[2] Voir McCarthy (2007), Bayesian Methods in Ecology, Cambridge University Press pour une introduction aux modèles hiérarchiques à espace d'états.

a) la croissance des effectifs a été considérée comme modélisable sous une forme exponentielle (Figure 13a, colonne de gauche) ;

b) le taux de croissance* a été considéré comme modélisable avec une forme de freinage (Figure 13b, colonne de droite), telle qu'observée sur les effectifs des 3 dernières années, imitant ainsi les effets de, par exemple, un phénomène de dépendance à la densité (à savoir que les espaces vacants sont de moins en moins disponibles dans les Alpes pour accueillir de nouveaux territoires), et/ou de l'augmentation de la mortalité globale due aux tirs dérogatoires qui ralentiraient l'accroissement de la population.

Le processus d'observation est commun aux deux modèles. Il est réalisé en intégrant une marge d'erreur associée à l'estimation de la taille de la population par la méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR) à partir des signatures génétiques. Les deux modèles, une fois ajustés aux données CMR, fournissent non seulement la valeur moyenne du taux de croissance* décrivant au mieux la tendance, mais aussi une distribution de fréquences des valeurs possibles pour ce taux de croissance*. Ces résultats (valeur moyenne de croissance et incertitude) servent à simuler la dynamique des effectifs sur l'horizon temporel demandé (2030). Les effectifs « attendus » sous ces 2 modèles de croissance pour la population en 2016 ne diffèrent en moyenne qu'assez peu (268 individus, IC 95% = 220 - 331 dans le cas du modèle sans freinage ; 261 individus, IC 95% = 205 – 335, dans le cas du modèle avec freinage), et sont compris dans l'intervalle de confiance de la valeur mesurée à partir des données de terrain (IC 95% = 189 – 296). On utilise un critère statistique (appelé DIC , Spiegelhalter et al. 2003) pour mesurer la qualité d'ajustement du modèle aux données : plus sa valeur est faible, meilleur est le compromis entre qualité de l'ajustement et complexité du modèle. Sur cette base, les deux modèles sont équivalents (celui avec fonction de freinage : DIC = 178.2 ; celui à croissance exponentielle : DIC = 179.9). En l'état des données actuelles, il n'est donc pas possible de choisir lequel décrit le mieux, au sens statistique, l'évolution des effectifs. Le choix entre un modèle à croissance exponentielle et un modèle à croissance freinée pourra par contre être intégré dans une démarche de gestion adaptative : ce choix sera fait au fur et à mesure que de nouvelles estimations d'effectifs annuels à venir seront disponibles. Sous le modèle avec croissance exponentielle, le taux médian de croissance annuelle est λ =1.12 [1.05-1.22]. Si les années futures devaient s'inscrire dans la continuité du plateau d'effectifs observé depuis 2014, le modèle avec freinage s'imposera au contraire sans doute comme celui permettant de décrire au plus juste la dynamique observée de la population. Sous ce régime, le taux médian de croissance annuelle sera alors de λ = 1.05 [0.77-1.42]. A noter que son intervalle de confiance contient des valeurs inférieures ou égales à 1 ce qui correspond à une stationnarité ou un déclin de la population (cf. l'importante zone grisée, Figure 13, en haut). Les projections des effectifs possibles à l'horizon 2030 ont été réalisées sous ces 2 scénarios, en tenant compte à la fois de l'imprécision autour de l'effectif initial de la simulation (IC 95% en 2016) et de l'étendue des variations possibles autour du taux de croissance* à venir (IC95% du taux médian sous chacun des deux scénarios). Les trajectoires simulées (enveloppes grisées au-delà de l'année 2016 sur la Figure 13) résultent donc la combinaison de deux processus non distinguables : un processus biologique (la croissance vraie d'effectifs) et un processus méthodologique (la propagation des sources d'erreurs combinées sur les effectifs et la croissance, erreurs qui s'accumulent au cours du temps simulé). Sous un régime de croissance exponentielle, ce qui supposerait évidemment un développement continu de la population en dehors du massif alpin, quasiment toutes les trajectoires simulées évolueraient à la hausse (Figure 13a). Sous un régime de croissance freinée, illustrant une dynamique dans la continuité de celle observée ces 3 dernières années, plus de 40% des trajectoires simulées évolueraient à la baisse Figure 13b).

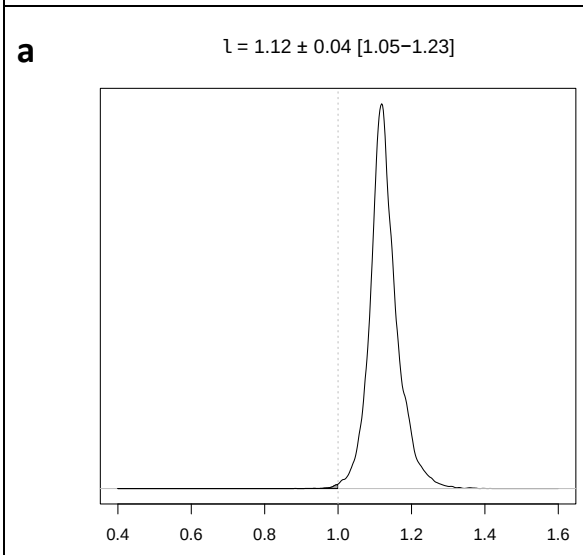
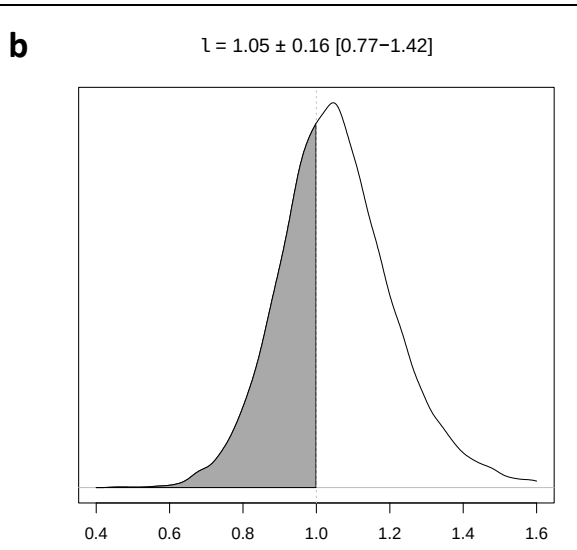
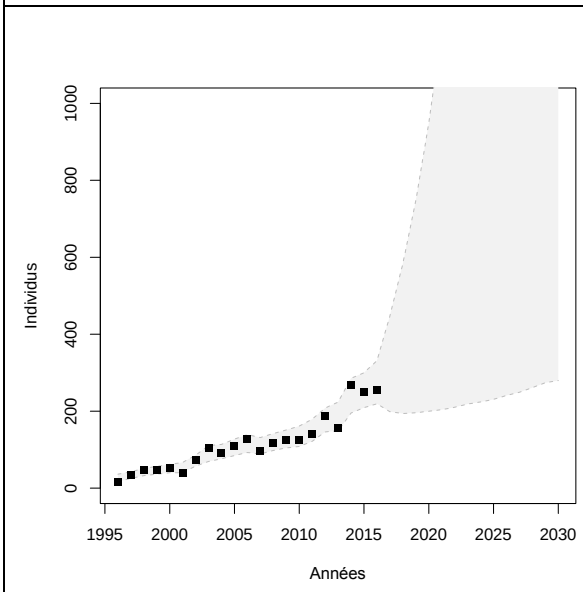
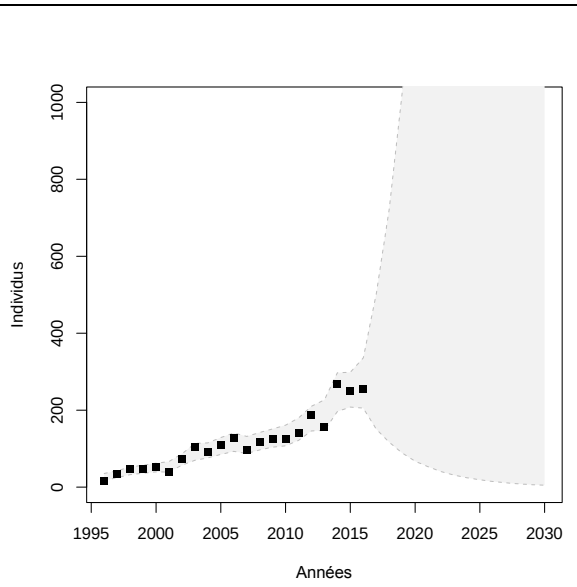
Modèle à croissance exponentielle	**Modèle à croissance avec freinage**
Estimations du taux de croissance	
	
Simulations de la population de 1995 à 2030	
	

Figure 13 Ajustement des modèles de croissance de la population de loups pour a) (colonne gauche) une croissance exponentielle monotone et b) (colonne droite) une croissance avec freinage pour prendre en compte la dynamique récente de la population telle que pressentie sur les 3 dernières années de la série de données. Première ligne : distribution du taux de croissance* estimé par le modèle. Le pic de la courbe correspond à la valeur du taux de croissance* (sur l'axe horizontal) qui est la plus vraisemblable, la zone grisée foncée indique la probabilité que la population décroisse. Deuxième ligne : simulations de la population de 1995 à 2030. De 1995 à 2016, les modèles sont ajustés aux données (carrés noirs). De 2017 à 2030, les modèles projettent la population avec les paramètres issus de l'ajustement. Les zones grisées claires montrent les intervalles de confiance à 95%.

Les niveaux de prélèvements dérogatoires réalisés ces trois dernières années représentent quelques 14% de la population totale estimée, une proportion quasi-équivalente à l'excédent de croissance déduit du modèle exponentiel. De manière concordante, l'estimation des taux de survie* (78%) avant la période d'augmentation des tirs indique que la marge de manœuvre pour exploiter l'excédent de croissance (si tel était l'objectif politique) ne devrait pas dépasser 12% de mortalité supplémentaire dans l'objectif de garantir au moins la stationnarité des effectifs. La mise à jour progressive des estimations par capture-recapture des taux de survie* pour ces dernières années devra permettre de vérifier si la mortalité induite par les niveaux de tirs de prélèvements s'inscrit dans ce que la population peut supporter globalement comme mortalité totale sans orienter sa dynamique à la baisse. Dans les deux cas, il faut surtout noter l'étendue des trajectoires possibles (largeur de la zone grisée) limitant ainsi les capacités d'utilisation de ces prédictions dans la gestion. (Cf. § IV.4.c)

Le modèle repose en grande partie sur la démographie observée dans le contexte alpin qui rassemble l'essentiel des effectifs. Rien ne permet de présager de sa capacité à prédire de manière fiable la dynamique d'installation et de développement numérique de la population dans les autres zones de France. Des animaux sédentarisés et reproducteurs sont connus ailleurs, pour le moment uniquement dans le massif des Hautes Vosges. Le suivi de la progression géographique constitue donc un complément indispensable à l'analyse et la prédiction, même à court terme, de l'évolution numérique.

b. Cartographier la probabilité de présence de l'espèce

La dispersion* des animaux depuis leur territoire de naissance constitue le mécanisme par lequel la population évolue géographiquement puis numériquement une fois de nouveaux groupes reproducteurs constitués. Le nombre d'animaux colonisateurs, ainsi que la proportion de ceux qui vont se fixer sur un territoire, sont des déterminants majeurs du bilan démographique de l'espèce (Chapron et al. 2016). Cependant, leur quantification – et surtout leur variation – sont rarement disponibles directement par des mesures de terrain, voire impossibles à obtenir à l'échelle d'un pays. Cartographier la distribution d'espèces mobiles, en recolonisation, telles que le loup, qui est capable de parcourir plusieurs centaines de kilomètres pour établir de nouvelles unités sociales, constitue un défi méthodologique majeur en écologie, et en prédire la dynamique encore plus.

i. A la recherche des facteurs qui conditionneraient la colonisation du loup

La première difficulté réside dans l'identification des facteurs écologiques susceptibles d'orienter la colonisation d'une espèce vers tel ou tel type d'habitat, selon la présence d'autres espèces proies par exemple. La plasticité écologique du loup est si grande, que les facteurs retenus dans les études disponibles sont avant tout le reflet des conditions locales d'environnements dans lesquels ils ont été étudiés. A ce titre, Falcucci et al. (2013) s'intéressent à la distribution du loup à l'échelle de tous les pays partageant le massif alpin transfrontalier. Les auteurs considèrent 4 grandes classes de variables pouvant influencer la distribution du loup : l'utilisation des terres, les facteurs anthropiques, les ressources trophiques et la topographie. Ils utilisent un modèle de distribution d'espèces relativement récent – la distance de Mahalanobis partitionnée – qui a l'avantage de ne pas

faire l'hypothèse d'équilibre entre la distribution observée de l'espèce et les variables environnementales, un critère important à prendre en compte pour une population en voie de colonisation (voir Bassi et al. 2015). Les auteurs montrent l'influence négative d'une forte densité humaine et des hautes altitudes sur la distribution du loup, et l'influence positive de la couverture forestière, des altitudes moyennes et de la présence de proies sauvages, un résultat globalement assez trivial et déjà mis en évidence par d'autres études (Corsi et al. 1999, Glenz et al. 2001). Notons que les auteurs n'ont pu inclure la présence de proies domestiques dans leurs analyses. Une fois ces relations établies, ils les « projettent géographiquement » sur toutes les Alpes, et concluent à une grande disponibilité et une continuité marquée d'habitats favorables au loup.

Marucco & McIntire (2010) avaient également développé un modèle pour étudier l'expansion du loup dans les Alpes italiennes et le risque de prédation sur les troupeaux domestiques, cette fois sous une approche spatialement explicite. L'originalité de leur approche réside dans cette prise en compte explicite de l'habitat favorable et de la structure sociale comme un facteur crucial de la dynamique d'installation des meutes. Les auteurs insistent sur l'importance de distinguer une présence de meutes formées de celle d'un individu seul, car l'installation de ces dernières est souvent largement postérieure à celle des premiers loups en dispersion*. Les résultats sont une simulation de la présence de l'espèce à l'horizon 2013, 2018 et 2023, utilisée pour identifier son recouvrement spatial avec les prairies d'altitude (un proxy supposé du risque de prédation aux troupeaux).

Ces modèles contribuent à expliciter ce que pourrait être la dynamique de colonisation et la distribution de l'espèce à venir sur des entités de massifs cohérentes d'un point de vue des variables environnementales qui les structurent. Rien ne garantit par contre qu'aucun autre facteur non étudié ne puisse être déterminant dans la progression de l'espèce, particulièrement à d'autres échelles spatiales (celle d'un pays par exemple). Les cartes de présence future ainsi réalisées sont, en plus, complètement conditionnelles aux données utilisées ; ici elles proviennent uniquement du massif alpin. En d'autres termes, le même modèle ajusté à des données de présence des loups en plaine ne sélectionnera évidemment pas les mêmes facteurs environnementaux et produira, après projection, une distribution prévisionnelle très différente. Marucco & McIntire (2010) discutent par ailleurs l'importance d'événements stochastiques, comme l'installation de meutes dans des endroits à faible probabilité donnée par le modèle, ce qui pourrait rendre la dynamique d'expansion très différente de celle prédite.

ii. Modéliser la distribution géographique du loup : le rôle de la détection imparfaite

Une autre composante largement ignorée dans les études sur la distribution du loup en Europe est la détection imparfaite de l'espèce. En effet, la non-détection de l'espèce à un endroit ne signifie pas forcément qu'elle en soit réellement absente. Mesurer cette probabilité de détection, c'est-à-dire quantifier le risque de ne pas la détecter alors qu'elle est présente (Kéry et al. 2013, Yackulic et al. 2013, Lahoz-Monfort et al. 2014) permet de « corriger » une carte *de présence détectée* en une carte de *probabilité de présence*. C'est précisément ce que Louvrier et al. (2017) proposent dans une analyse des données disponibles en France durant la période 1993-2014. Pour tenir compte des effets de l'effort d'échantillonnage sur la détection de l'espèce, ces auteurs ont utilisés a posteriori le nombre de correspondants du Réseau Loup/Lynx présents chaque année en un endroit donné. En partant d'une situation où l'effort était dédié à la détection du lynx depuis 1988

dans le quart nord-est de la France, l'extension des mêmes procédures de suivi à celle du loup a permis, dès 1994, le déploiement et l'intensification progressive du réseau d'observateurs sur le territoire national (Figure 14).

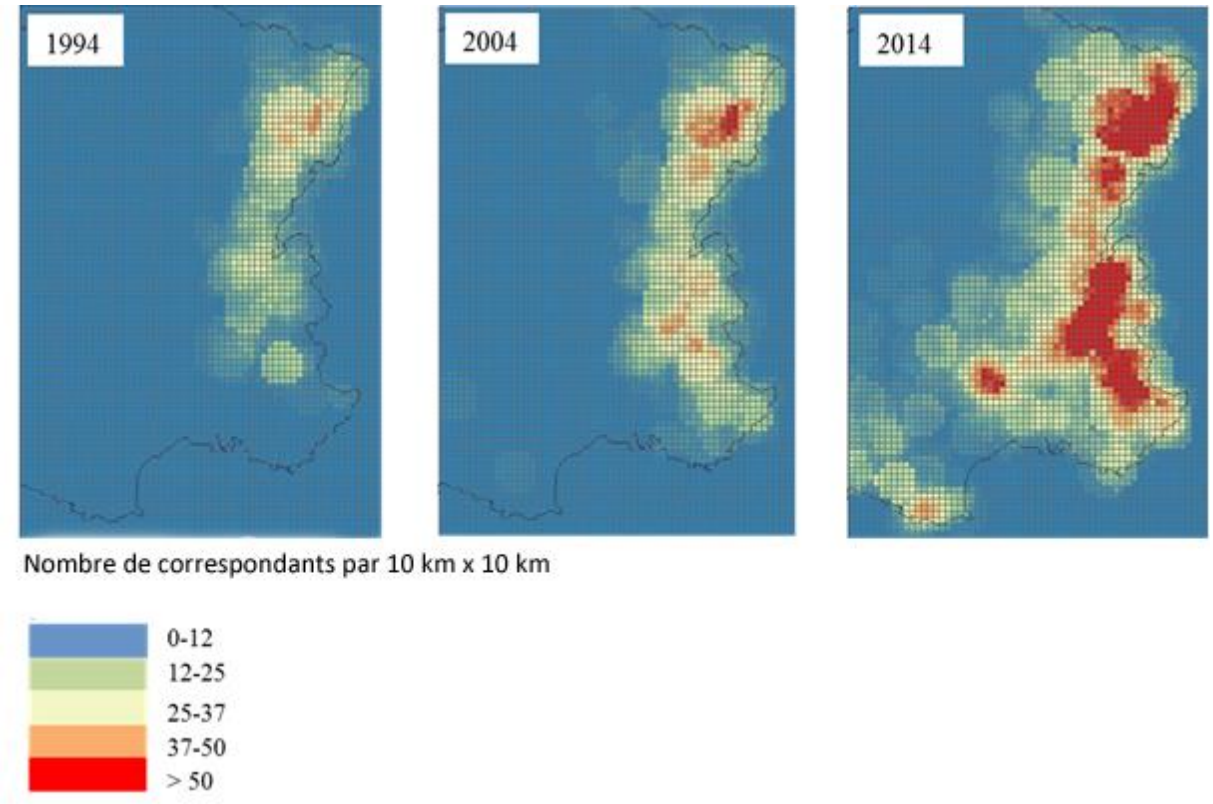


Figure 14 Cartes de l'effort de prospection (approximée par le nombre et la localisation des correspondants du Réseau Loup Lynx / 100 km²) en 1994, 2004, et 2014.

Cette approche permet ainsi de différencier l'absence réelle de l'espèce en considérant l'effort de prospection, d'une absence qui ne serait simplement que le résultat d'un déficit d'échantillonnage. Pour ce faire, Louvrier et al. (2017) ont eu recours dans une seconde étape aux modèles dit « d'occupation dynamique » (MacKenzie et al. 2003). Sur la base d'un échantillonnage répété dans le temps et l'espace (les cellules 10x10 km de la grille

Figure **14** dans notre cas), ces modèles permettent d'estimer a posteriori :

- La probabilité d'occupation d'un site ;
- La probabilité d'extinction locale (un site occupé par l'espèce une année devient inoccupé l'année suivante) ;
- La probabilité de colonisation (un site non occupé une année devient occupé l'année suivante).

Ces trois paramètres sont estimés en même temps, et corrigés par la probabilité de détecter l'espèce. Une représentation cartographique de la distribution probabilisée du loup en France est

ainsi produite pour chaque année (Figure 15), afin d'apprécier la dynamique de colonisation de l'espèce. Ce type d'approche permet de dire que même si elle n'a pas été détectée, il y a une probabilité non-nulle que l'espèce soit quand même présente sur un site donné. Dans les Vosges, par exemple, la présence du loup est détectée par le réseau (carré rouges Figure 15). Cependant, compte-tenue de la détection imparfaite, et conditionnellement aux paramètres environnementaux déterminés comme importants (en l'état de la présence actuelle du loup), le modèle montre que plusieurs sites alentours au sud du massif ont entre 50 à 75% de chance d'être occupés par l'espèce (Figure 15a). Cette mesure est par ailleurs assortie d'un degré de confiance qui permet de mesurer l'incertitude associée à l'estimation (Figure 15b).

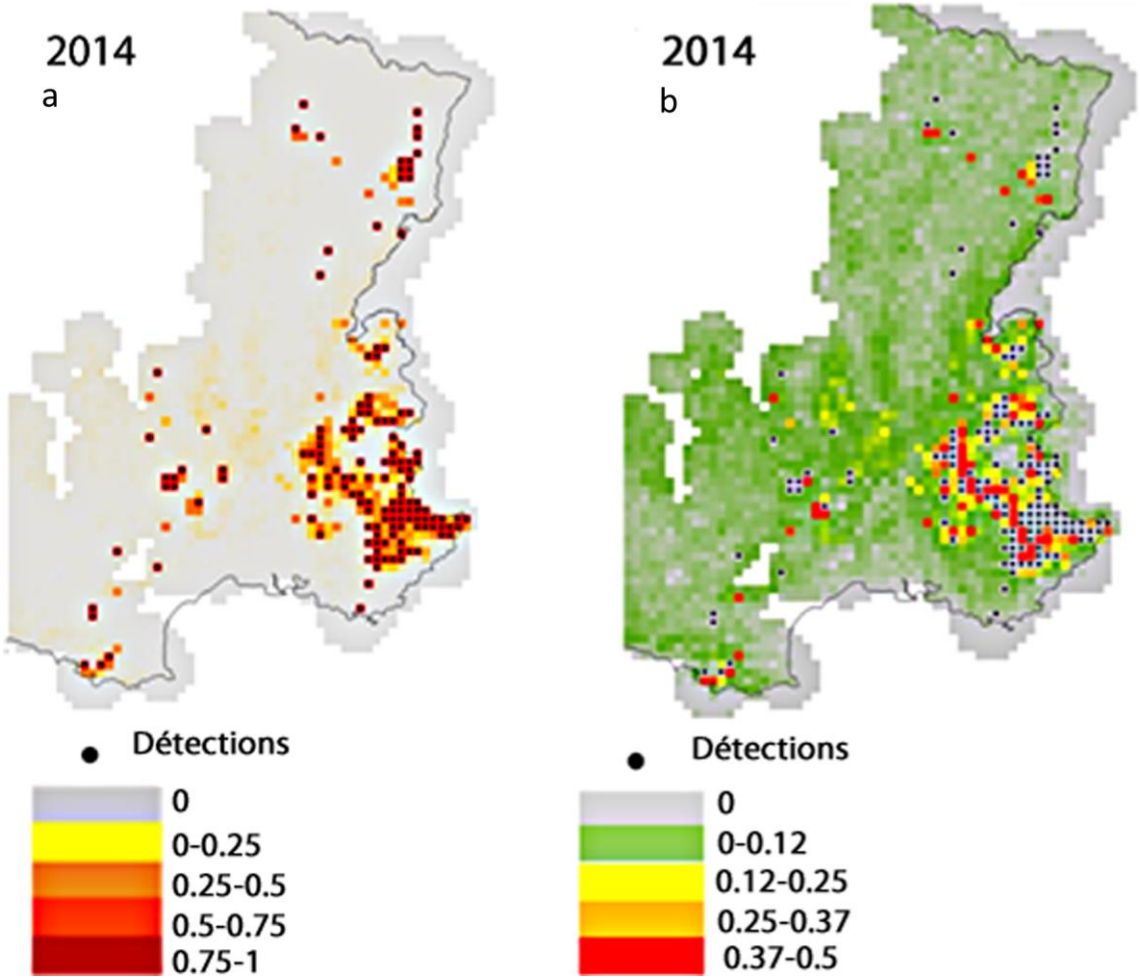


Figure 15 Cartes de l'occupation estimée du loup a) et de l'incertitude associée b) pour l'année 2014. Les points noirs sont les détections réalisées par le Réseau de correspondants en 2014. Tiré de Louvrier et al. (2017).

Réalisée chaque année, l'approche permet de mesurer le taux d'expansion de l'espèce. Il est défini comme le ratio du nombre de sites nouvellement occupés une année donnée sur le nombre de sites occupés l'année précédente. Après une phase de décroissance de la vitesse de colonisation jusqu'à la fin des années 90, la progression moyenne de l'aire de distribution du loup est de 17%/an. La tendance est en revanche plus faible et relativement constante depuis le début des années 2000 (Figure 16), correspondant à une valeur moyenne d'environ 5 à 10% de surface nouvellement colonisée chaque année.



Figure 16 Taux de croissance* géographique – nombre de sites nouvellement occupés divisé par le nombre de sites occupés l'année précédente) de 1994 à 2014. Après une phase de décroissance de la vitesse de colonisation jusqu'à la fin des années 90, la progression de l'aire distribution du loup reste depuis relativement constante. Tiré de Louvrier et al. (2017).

c. Quel pouvoir de prédiction des modèles ?

Les modèles démographiques et géographiques présentés ici permettent de rendre compte de la distribution actuelle de l'espèce et de sa dynamique. La tentation de projeter leurs résultats dans le futur est donc grande, mais elle dépend également du degré d'incertitude attachée aux estimations, incertitude qui se propage en s'amplifiant à chaque itération de projection. Quantifier l'incertitude attachée aux différentes phases du processus de modélisation - depuis la récolte des données jusqu'à la prise en compte d'une forme de variabilité non prévisible dans la dynamique environnementale - est donc primordial pour juger du degré de confiance à accorder à la prédiction.

Nous avons analysé cette propagation de l'incertitude autour des prédictions du devenir des effectifs de la population de loups sous les deux régimes de croissance exponentielle ou de croissance avec freinage (Figure 13). Ainsi, même à l'horizon de quelques années, les modèles estiment jusqu'à 600% de variation autour de la valeur médiane prédite. Quel que soit le scenario envisagé, il est clair que l'éventail des possibles autour de chaque point de prédiction empêche toute utilisation fiable du modèle pour prédire les bilans démographiques en France à l'horizon 2030 (Figure 13). La précaution qui s'impose est donc d'inscrire l'évaluation de la population dans une démarche « pas à pas » à courtes échéances, pour compenser la non prévisibilité du système démographique à long terme. Il faut adapter le processus de décision de manière réactive à la lumière des connaissances acquises à brève échéance (cadre de gestion adaptative – cf. infra). Par ailleurs, l'accumulation des connaissances acquises au fil du temps permettra de gagner en puissance

de projection. C'est de toute évidence bien plus pertinent biologiquement et socialement que d'espérer planifier des actions à très long terme avec le corollaire d'une immense incertitude sur les résultats.

De même, la tentation de projection du modèle de distribution géographique pour les années futures est bien sûr conditionnée aux hypothèses sous-jacentes qui ont servi à le construire. De manière similaire à la projection démographique et en plus du cumul de l'incertitude qui se propage, la projection du modèle de distribution tel qu'établi ici supposerait deux conditions :

- Que les paramètres environnementaux majoritairement alpins sur lesquels le modèle repose restent ceux qui conditionnent l'installation future du loup dans le centre, le nord ou encore l'ouest de la France. La plasticité écologique de l'espèce est telle qu'elle est capable de vivre dans une grande diversité de milieux. Il est fort probable que la colonisation du loup en milieu de plaine ou de bocage déjà observée ponctuellement modifiera la sélection des facteurs environnementaux déterminants pour l'installation de l'espèce et la cartographie de sa distribution future ;

- Que la distribution des habitats ainsi que les contraintes de densité humaine et d'utilisation des terres ou de modes de gestion des espèces restent inchangées.

Par rapport à la première condition, Milanesi et al. (2016) ont choisi d'utiliser l'ensemble de l'aire européenne de distribution de l'espèce comme source de données pour ajuster le modèle. Cette étude s'intéresse à l'expansion future de l'aire de présence potentielle des grands carnivores à l'échelle de Europe, en comparant les données de distribution historique à celles de distribution actuelle des carnivores (Chapron et al. 2014). Un résultat important de cette étude est la mise en évidence de la plasticité écologique du loup puisque l'espèce a recolonisé entre les périodes 1950-70 et 2010-2012 des zones qui n'étaient pourtant pas identifiées en première approche comme favorables pour son installation. Après avoir mis en évidence l'importance des facteurs anthropiques pour expliquer la distribution des grands carnivores, les auteurs projettent ces distributions en prenant en compte des scénarios de changements d'utilisation des terres et de projection de densité humaine (par analogie aux scénarios climatiques développés par le GIEC). Le modèle à l'horizon 2040, montre bien l'étendue des possibilités de colonisation du loup lorsque les données utilisées pour calibrer le modèle regroupent tout l'éventail de diversités d'habitats en Europe. Ainsi tous les milieux pourraient être colonisés en France, à l'exception d'après ce modèle des franges normandes, bretonnes, et des zones très urbanisées (Figure 17). Cette étude relève toutefois de la macro-écologie qui s'intéresse aux patrons de distribution à large échelle spatiale et temporelle et n'a pas pour objectif de fournir des outils pour la gestion des grands carnivores. Dans quelle mesure tel ou tel scénario va-t-il se réaliser ? Aucune étude n'est en mesure de le montrer sur cette espèce non affiliée à un type d'habitat précis.

L'alternative réside encore une fois dans l'utilisation des *démarches adaptatives,* qui année après année, au fur et à mesure que les nouvelles données sont acquises, réajustent le prévisionnel à court terme (avec les mêmes modèles ou un modèle alternatif) sur la base d'un processus d'apprentissage. Cette démarche produit un gain opérationnel certain pour assurer la légitimité ainsi qu'une flexibilité nécessaire aux objectifs de gestion et de conservation du loup (cf. infra §V).

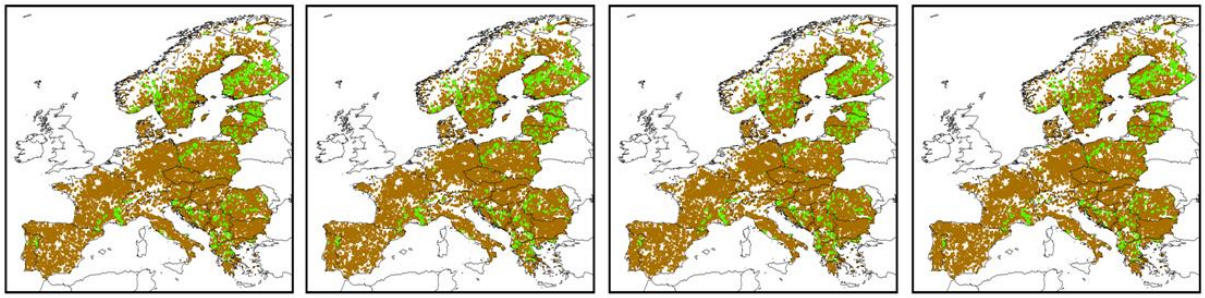


Figure 17 Projection d'une distribution prévisionnelle macro-écologique du loup en Europe à l'horizon 2040 sous différents scénarios de changement des habitats et de leur exploitation par l'homme (de gauche à droite : gradient de croissance économique de fort à modéré). Tiré de Milanesi et al. (2016). En vert : superposition avec la présence déjà détectée tirée de Chapron et al. (2014). En marron : présence prédite.

Messages clés à retenir :

- Le risque d'extinction démographique d'une population de loup dépend principalement du taux de mortalité des animaux, et surtout de celui de la classe d'âge adulte.
- La taille minimum viable de population correspond à l'effectif le plus faible à partir duquel le risque d'extinction serait considéré comme acceptable.
- La population française de loups dans son état actuel (nombres de meutes, survie estimée, taux de croissance) n'apparaît pas comme dépassant un seuil de risque théorique d'extinction de 10% à l'horizon de 100 ans, tout en gardant à l'esprit l'impossibilité d'avoir des projections fiables au-delà de quelques années.
- La viabilité changeant au cours du temps, selon notamment la survie des animaux, sa modélisation devrait donc être réservée à la comparaison des effets relatifs de différents régimes démographiques, plutôt qu'à établir une référence absolue valable uniquement à un instant et dans un contexte méthodologique donnés.
- Le taux de croissance des effectifs a été modélisé sur la période 1995-2016 sous deux régimes : croissance exponentielle (environ 12% / an) et croissance freinée (environ 5% / an).
- Simuler l'évolution des effectifs à l'horizon temporel demandé (2030) fait ressortir une immense variabilité des résultats possibles, comprenant aussi bien des trajectoires en augmentation qu'en diminution (dans le cas du modèle avec croissance freinée).
- Il n'est donc pas possible de simuler avec confiance des stratégies plus compliquées de type gestion différenciée dans l'espace à l'échelle de plusieurs années.
- Il faut privilégier une évaluation plus dynamique des réponses de la population aux orientations de gestion, par le suivi régulier et à échéances rapprochées des taux de survie et de croissance.

V. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

1. La viabilité écologique à l'horizon temporel de la biologie de la conservation

- La viabilité est toujours multifactorielle et complexe à traiter parce qu'elle dépend de facteurs intrinsèques, extrinsèques et de leurs interactions. Faire des inférences sur la viabilité d'une espèce à l'échelle d'un pays nécessiterait non seulement de modéliser la dynamique démographique

et génétique de la population à long terme, mais aussi de connaître la variation de l'environnement du pays entier ainsi que la variation de ses modalités de gestion dans l'espace et dans le temps.

- En l'absence de données suffisantes pour estimer cette viabilité à l'échelle du pays, on peut utiliser des « règles générales » issues de la littérature scientifique et basées sur un grand nombre d'études et d'espèces pour définir une taille minimale de population viable. Cette approche, largement basée sur des considérations génétiques, nous indique que pour permettre à la population de s'adapter aux changements futurs et ainsi assurer sa viabilité sur le long terme, un effectif de 2500 à 5000 individus adultes constitue le minimum nécessaire.

- Si ces seuils d'effectifs semblent admis par la communauté scientifique comme permettant d'absorber l'ensemble des aléas naturels futurs, y compris les plus dommageables à long terme, il n'en demeure pas moins que la variabilité et l'ampleur des changements d'origine sociopolitique et autres causes anthropiques sont difficilement prévisibles.

- Dans le meilleur des cas, ces changements ne peuvent être abordés que de manière probabiliste. Ainsi, l'analyse de la viabilité d'une population doit se concevoir comme une démarche comparative de scénarios, chacun conduisant à des probabilités différentes d'observer des évolutions diverses d'effectifs de la population à une échelle de temps donnée.

- En effet, l'échelle de temps considérée conditionne le résultat obtenu : la probabilité de persistance d'une population d'ici à demain est de quasiment 100%, tandis que sur un temps infini elle est nulle. Une échelle trop courte (5, 10 ans…) n'a aucune pertinence biologique, tandis qu'une échelle trop longue sera associée à un résultat très imprécis et donc inutile. Des horizons de 50 ou 100 ans sont fréquemment envisagés en analyse de viabilité parce qu'ils correspondent à un compromis acceptable entre faisabilité, pertinence biologique et implications en termes de gestion.

2. La viabilité à l'horizon temporel de la pratique de gestion

a. Un taux de survie « plancher » à surveiller

Les procédures de gestion, particulièrement si elles reposent entre autres sur des prélèvements d'animaux de la population concernée, ont des effets qui se cumuleront pour tout ou partie avec ceux d'autres facteurs environnementaux et/ou intrinsèques. Dans le cas du loup, le devenir de sa population en termes d'évolution numérique est très corrélé au bilan de mortalité totale. Quelles que soient les approches de modélisation utilisées (Marucco & McIntire 2010, Marescot et al. 2012), les résultats obtenus convergent vers une mortalité maximale de 34% en moyenne au-delà de laquelle toute population de loups déclinera et, si elle est maintenue sur cette tendance, s'éteindra de manière certaine. Chapron et al. (2012) ont étudié les changements de seuils de viabilité en fonction du taux de mortalité, qui variait de 10% à 50%. Les auteurs notent cependant que des possibilités d'extinction restent substantielles pour des seuils en deçà et proches de 34%. En présence d'événements catastrophiques (épizooties, climat, etc.), les simulations montrent qu'il faudrait au moins tous les 10 ans une catastrophe qui ampute la population de plus de 60% de ses effectifs pour que celle-ci ne soit pas viable.

Telle qu'elle fonctionne actuellement, la population de loups en France peut être considérée comme n'étant pas exposée à un risque d'extinction démographique immédiat, et ce tant que le taux global de mortalité est maintenu en dessous de 34%, ce qui correspond à un taux de croissance* au

moins égal à 1. Le nombre de migrants efficaces par générations (Fabbri et al 2007) montre que la population n'est pas en situation génétique précaire à court terme, contrairement à la situation scandinave par exemple. Reste qu'il faudra évaluer comment s'organise la responsabilité juridique française pour atteinte des objectifs de viabilité à long terme et à quelle échelle géographique (seuils minimums d'effectifs efficaces à l'échelle nationale ou supra nationale), dans un contexte de connectivité génétique globalement croissante avec les populations voisines (Alpes, Europe de l'Est, Espagne).

La mesure régulière (base annuelle ou pluri annuelle) du taux de survie* globale et de la croissance réalisée par la population constitue sans doute un moyen opérationnel permettant de s'assurer a minima de sa viabilité en terme de trajectoire à moyen terme. En France, la survie moyenne calculée à partir des données de 1995 à 2013 varie entre 73% et 82%, soit un taux de mortalité moyen de 22% avant la période d'augmentation significative des prélèvements. Compte tenu de ce taux de mortalité, la population dégageait donc une marge de croissance lui permettant d'échapper à une quelconque possibilité d'extinction démographique, le seuil minimum de viabilité démographique en l'absence de catastrophe, pour ce taux de croissance*, étant largement atteint (30 individus ou 4 meutes minimum). Sur le plan purement comptable, et en supposant que le fonctionnement réel du système biologique dont sa réponse aux destructions légales de loups soit bien représentée par la structure du modèle utilisé, les prélèvements légaux ne devraient pas, s'ils sont purement additionnels aux autres causes de mortalité, dépasser 10 % de l'effectif estimé pour que la population présente un bilan numérique au moins stable, tout en notant que l'état actuel des connaissances on ne peut affirmer que ce mode de gestion permet d'atteindre l'objectif de viabilité démo-génétique à long terme (cf. p.23).

L'effet des prélèvements sur la survie moyenne n'est pas disponible pour la période récente puisque l'estimation de survie par CMR nécessite toujours un recul temporel sur les données de terrain. En revanche, la série d'effectifs estimés jusqu'en 2016 suggère qu'un modèle comportant un terme de freinage est vraisemblable en l'état actuel des données disponibles. Ainsi la population dégagerait, sur la période 2013-2016, un reliquat annuel de croissance de 5% (Lambda=1.05 [0.77-1.42]) post prélèvement. Le pourcentage d'animaux prélevés légalement représente environ 14% des effectifs estimés en 2015, soit quasiment l'équivalent de l'excédent de croissance observé avant la période d'augmentation des tirs dérogatoires. La modélisation du taux de survie* pour la période 2013-2016 permettra de mieux évaluer quel est le modèle à retenir pour rendre correctement compte des données, et ainsi garantir les ajustements des règles de gestion par prélèvements selon l'objectif de la politique envisagée.

b. Suivi de l'aire de répartition sur le territoire national

Mesurer seulement les paramètres de survie et de croissance démographique de la population ne peut permettre de documenter la dimension spatiale de la colonisation qui doit aussi être prise en compte si l'objectif d'une gestion différentiée sur le territoire national était d'actualité. L'effet de la dépendance à la densité est en effet à même de s'exprimer plus fortement dans les zones déjà plus fortement occupées comme les Alpes, en réduisant les taux de survie* naturels ou les paramètres de reproduction (un effet non documenté dans la littérature consacrée à la dynamique des populations de loup jusqu'à présent). De même le paramètre de dispersion*, et surtout la capacité des animaux à se fixer sur un nouveau territoire, représentent le cœur de la dynamique de colonisation et d'expansion d'une population de loups (voir Chapron et al. (2016) pour une étude de

la sensibilité). Ces paramètres restent cependant rarement disponibles dans la littérature et difficilement mesurables sans un nombre important d'animaux suivis finement dans leurs déplacements de colonisation, par télémétrie.

Comme le modèle démographique, le modèle de distribution géographique (Louvrier et al. 2017) présente un réel potentiel pour décrire a posteriori la dynamique spatiale de l'espèce, sous réserve que la surveillance réalisée par le Réseau Loup/Lynx continue de contrôler la répartition des observateurs. La qualité du modèle et des résultats est donc conditionnée à la pérennité du déploiement du système de suivi de l'espèce sur l'ensemble du pays. Puisqu'on ne peut prédire de façon fiable la colonisation à long terme, une réévaluation périodique a posteriori des modèles de distribution, selon une base pluriannuelle de 2 à 3 ans par exemple et prenant en compte la détection imparfaite de l'espèce, serait judicieuse. De cette façon, la carte de probabilité de présence de l'espèce pourrait ainsi être réajustée en fonction des caractéristiques des milieux nouvellement colonisés par le loup dans une démarche itérative de réévaluation à chaque pas de temps.

c. Une vision adaptative nécessaire pour le processus de décision

Qu'ils soient purement démographiques ou démo-génétiques (au sens de l'incorporation explicite des effets génétiques), les modèles constituent une base incontournable pour représenter le fonctionnement d'une population. Leur pertinence dépend de leur qualité d'ajustement aux données observées. De par sa construction, l'utilisation d'un modèle pour prédire le futur suppose le plus souvent que l'on considère les conditions environnementales au sens large à venir comme équivalentes à celles observées par le passé. Si ce n'est pas le cas, de nombreux modèles alternatifs devraient être considérés ; le principal enjeu pour leur utilisation dans un processus de décision réside surtout dans la capacité à identifier lequel des scénarios possibles est le plus à même de se réaliser.

Les analyses engagées dans cette expertise se sont justement attachées à évaluer ce pouvoir de prédiction des modèles purement démographiques pour estimer le devenir numérique de la population. Que ce soit sous une option de croissance exponentielle continue ou d'une population freinée, la modélisation montre clairement la propagation de l'incertitude grandissante au fil des années. Accorder plus de confiance à l'un ou l'autre des scénarios est impossible en l'état actuel des données disponibles : c'est d'autant plus vrai si l'on prend bien en compte la plasticité écologique et les capacités de déplacement de l'espèce, imprévisibles en l'état de nos connaissances", qui lui permettent de s'adapter à une large diversité de conditions environnementales.

i. Une démarche construite sur « l'apprentissage » par les politiques publiques

Comme nous l'avons vu avec les analyses de viabilité, la structure démographique de la population de loups n'est pas figée dans le temps, les phénomènes de densité-dépendance sont complexes et les objectifs de gestion peuvent être amenés à changer sur la base des politiques économiques, sociales et environnementales. Une approche résolument dynamique de la gestion est donc nécessaire. Dans un contexte où les sources d'incertitudes sont multiples et où prédire à long terme la dynamique de la population et l'effet des actions de gestion est difficile voire impossible,

nous recommandons une gestion adaptative de la conservation de la population française de loups (cf. p.25).

Il existe une certaine confusion autour du sens du terme « gestion adaptative » notamment à cause des nombreuses définitions qui existent dans la littérature. Ici nous adopterons le sens donné par Williams & Brown (2014), repris du National Research Council (2004) : la gestion adaptative est un « processus flexible de prise de décisions, qui est ajustable au regard des incertitudes au fur et à mesure que les résultats des actions de gestion et d'autres événements sont mieux compris. Un suivi attentif de ces résultats permet à la fois de faire avancer la compréhension scientifique et d'aider à ajuster les politiques ou les interventions dans le cadre d'un processus d'apprentissage itératif ». Cette analyse était dans l'esprit des pionniers qui ont introduit la gestion adaptative dans les sciences de l'environnement pour la gestion des ressources naturelles à la fin des années 70 (Holling 1978, Walters & Hilborn 1978).

La gestion adaptative est ainsi généralement vue comme un processus dynamique qui intègre apprentissage, par une compréhension croissante du système au cours du temps et ajustement des orientations choisies au cours du temps. Elle est particulièrement utile dans le cas de systèmes naturels qui répondent aux actions intentées, mais pour lesquels des sources d'incertitude existent quant aux processus qui gouvernent ces systèmes et à l'effet des actions mises en place (Williams et al. 2009). Le principe général ne consiste pas à supprimer la prise en compte de cette incertitude mais au contraire à l'intégrer correctement pour affiner le processus de décision.

La mise en place de la gestion adaptative se conçoit selon un processus d'apprentissage en deux phases, une phase de planification au cours de laquelle les composantes de la prise de décision sont formulées et une phase itérative (Figure 18) au cours de laquelle ces composantes sont liées dans un processus séquentiel de décision (Williams et al. 2009).

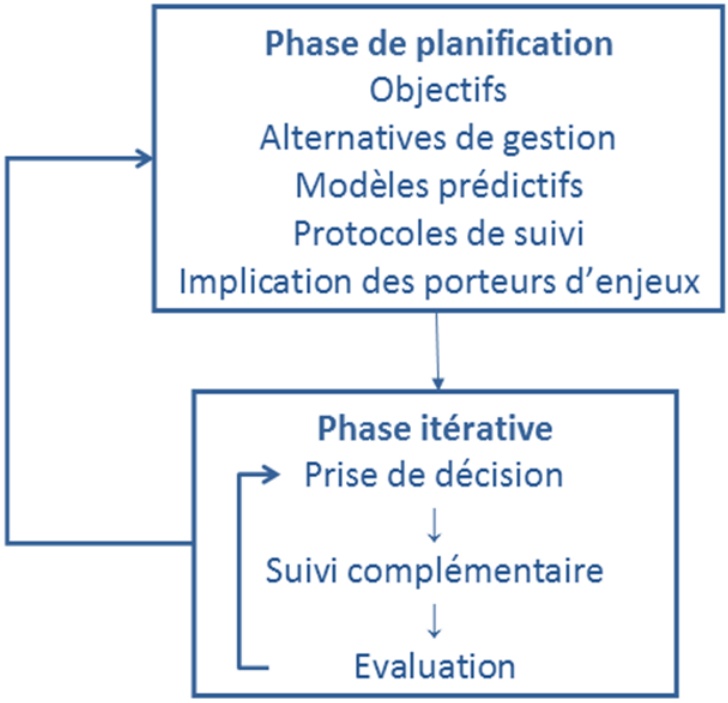


Figure 18 Schématisation du processus d'apprentissage dans la gestion adaptative. Tiré de Williams et al. (2009)**.**

Techniquement, la gestion adaptative nécessite de choisir parmi un ensemble d'actions alternatives destinées à optimiser l'atteinte d'un objectif, ici de conservation de l'espèce, tout en minimisant son impact sur d'autres enjeux de société. Il s'agit donc d'un problème d'optimisation qu'il faut résoudre (Williams & Johnson 2013). Pour ce faire, on privilégie généralement la programmation dynamique, une méthode mathématique qui permet de décomposer un problème complexe, comme atteindre un objectif de gestion à long terme, en sous-problèmes plus simples que l'on peut résoudre plus rapidement (Marescot et al. 2013). La programmation dynamique nécessite d'exprimer l'objectif de gestion comme une agrégation des préférences des acteurs impliqués pour le résultat de chaque alternative de gestion. On parle de fonctions d'utilité pour ces préférences ; celles-ci peuvent être exprimées comme un bénéfice économique, un statut écologique désirable ou encore une amélioration sociale (Williams et al. 2002).

ii. Les clés pour une mise en place en France

Les deux principaux écueils à éviter si on veut implanter avec succès une stratégie de gestion adaptative sont bien connus (Westgate et al. 2013, Williams & Brown 2016) :

- Un manque d'implication des porteurs d'enjeux, des désaccords sur la formulation du problème de gestion, sur les objectifs ou sur les actions de gestion, mènent à un ralentissement de la mise en place de la gestion adaptative, voire à un échec ;

- un défaut de reconnaissance par les institutions des multiples sources d'incertitude liées à la gestion des systèmes naturels : celles-ci devraient opérer une transition d'une posture « commande et contrôle » à une posture plus inclusive, collaborative, tolérante au risque et flexible (Stankey et al. 2005).

A la lumière du travail préliminaire effectué dans le cadre de la thèse de Lucile Marescot co-encadrée par plusieurs membres du présent panel d'experts (O. Gimenez, G. Chapron, C. Duchamp, E. Marboutin), nous examinons chacune de ces composantes dans le contexte de la population de loups en France :

- Les objectifs ultimes de conservation : si le choix politique est, par exemple, de garantir la croissance numérique et spatiale de la population de loups sans stratégie de zonage, tout en gardant la possibilité d'éliminer des individus sur les zones de foyer d'attaque, l'objectif pourrait être de maximiser les chances d'avoir un taux de croissance* entre une borne minimale et une borne maximale (croissance numérique), et/ou d'avoir un nombre minimal de meutes (croissance spatiale) à définir. Les coûts et bénéfices des tirs ainsi que d'autres mesures non-létales peuvent être intégrés (McManus et al. 2015) ;

- Les alternatives de gestion par prélèvements : les règles d'intervention sont-elles les mêmes dans les différentes régions ? Faut-il cibler les foyers d'attaque ou opérer des tirs de manière opportuniste ? Doit-on focaliser sur les individus résidents, ou les individus en dispersion* ? L'important dans le choix de ces alternatives est de s'assurer qu'elles soient opérationnelles, i.e. qu'elles puissent être techniquement mises en place sur le terrain. Proposer par exemple d'étudier le retrait total de meutes entières, constituerait ainsi une gageure en matière de faisabilité sur le terrain ;

- Les modèles prédictifs : une approche spatialement explicite est nécessaire pour pouvoir prédire les conséquences potentielles des stratégies de gestion différentiée *vs* aléatoire ou encore tirs opportunistes vs. tirs ciblés sur les foyers d'attaque. Une approche du type de celle développée par Marucco & McIntire (2010) est recommandée, prenant en compte les résultats disponibles sur les effectifs (Cubaynes et al. 2010, Marescot et al. 2011), la distribution géographique (Louvrier et al. 2017), et la modélisation de la structure sociale (Marescot et al. 2012) ;

- Les protocoles de suivi du système tel que réalisés aujourd'hui via les indicateurs de tendance : ils restent au cœur du système d'évaluation ;

- L'implication des porteurs d'enjeux, à toutes les étapes : elle est essentielle pour partager aussi bien les objectifs que le choix des alternatives d'actions.

On retiendra de la gestion adaptative les points suivants :

- Elle doit nécessairement prendre en compte qu'il existe une grande incertitude sur la connaissance du fonctionnement des systèmes naturels et sur la façon dont ces systèmes répondent aux actions de gestion mises en œuvre à des fins de conservation ;

- Il s'agit d'un processus conçu pour i) améliorer la compréhension du fonctionnement des systèmes naturels et ii) remplir des objectifs de gestion ;

- Les interventions de gestion et de suivi de population permettent de promouvoir la compréhension et améliorer la prise de décision qui en découle au pas de temps suivant, voire au-delà.

Si la société et sa représentation politique acceptent les tirs de loups comme un des outils de gestion des dégâts sur les troupeaux domestiques, et cela bien que ce ne soit pas le seul possible et qu'il puisse être insuffisant, l'un des enjeux est de décider comment effectuer ces prélèvements sans engager la viabilité de la population, de façon à les inscrire dans un objectif ultime de conservation de l'espèce tel que défini par les textes légaux. Vue l'incertitude associée à la réponse des populations de loups à l'effet des prélèvements dérogatoires, une gestion adaptative de cette approche semble particulière pertinente. La démarche itérative sous-jacente montre toute son utilité, vu sa flexibilité et les possibilités de réévaluer les actions en fonction de la réponse du système aux actions précédentes (phase d'évaluation), pour réinjecter la nouvelle connaissance à chaque pas de temps (apprentissage) et réorienter les décisions si besoin.

3. Viabilité, devenir de la population de loups et gestion des attaques aux troupeaux

Cette expertise collective contribue à préciser les notions de viabilité de population à différents horizons temporels, tels qu'applicables à la conservation du loup en France. Les estimations de viabilité sont clairement dépendantes des modulations de croissance de la population de loups, eux-mêmes dépendants des stratégies de gestion de l'espèce qui impactent principalement le taux de survie*. Les projections démographiques à l'horizon 2030 montrent aussi toute l'étendue des trajectoires possibles, en réponse aux différentes sources de variations à l'œuvre et susceptibles

de s'exprimer dans un futur proche. Les prédictions du modèle exponentiel sont surtout influencées par la dynamique de la population telle qu'observée depuis le retour du loup jusqu'en 2013. Elles correspondent donc à une dynamique avec peu de contraintes de prélèvements et surtout une poursuite de colonisation de l'espèce supposée identique à celle observée dans les Alpes. Le modèle « avec freinage » traduit les différentes trajectoires de la population si sa dynamique restait conforme à elle observée ces 3 dernières années, et qui se réaliserait éventuellement en dehors des Alpes. La « cassure » observée dans la courbe d'évolution des effectifs correspond dans sa temporalité au changement de politique de gestion de l'espèce, une politique qui a vu depuis 3 ans le nombre réalisé de prélèvements dérogatoires passer de quelques individus à presque une quarantaine chaque année. Si cette politique devait entrainer une stabilité des effectifs elle induirait l'impossibilité d'atteindre les objectifs de viabilité génétique à long terme au sein du seul territoire français.

Actuellement, l'Etat identifie la problématique des dégâts aux troupeaux comme motif de recours aux décisions de prélèvements dérogatoires sur la population de loups en mobilisant l'article 16(1).b de la Directive Habitat Faune-Flore. Ce dernier stipule que des dérogations sont possibles *« en cas de dommage important et en l'absence de solutions alternatives satisfaisantes »,* c'est-à-dire, tel qu'interprété en France, une fois que les mesures non létales de protection des troupeaux ont montré des limites d'efficacité. Cette ligne de conduite vise à ce que le prélèvement d'un certain nombre de prédateurs, localisé ou non dans l'espace, permette de « *prévenir des dommages importants* ». Si celle stratégie devait être intégrée dans une logique de gestion adaptative, il serait essentiel d'au moins évaluer le lien entre la dynamique démographique et/ou spatiale du loup et la réponse attendue de diminution des « dommages » considérés « importants » à des échelles d'espace et de temps qui resteraient à définir.

Que sait-on de la relation entre nombre de loups tués et baisse des dégâts aux troupeaux ?

La courte expérience française, qui concerne actuellement 3 années de prélèvements plus conséquents qu'auparavant, n'autorise pas, en l'état et dans le cadre de cette expertise collective, de démarche analytique poussée pour vérifier localement une telle relation de cause à effet. Au mieux elle autorise d'ores et déjà la description de la diversité des typologies qu'il conviendra de traiter à différentes échelles spatiales et temporelles. Plusieurs méta-analyses ont récemment tenté de comparer les études scientifiques de l'efficacité des mesures de prévention sur les niveaux de dégâts à celles concernant l'efficacité des tirs létaux (Miller et al. 2016, Trèves 2016). Toutes espèces de grands carnivores confondues, Miller et al. (2016) ont conclu que les méthodes non létales possédaient le plus grand potentiel mais aussi une plus grande variation d'efficacité (42% à 100%). Au contraire, les méthodes létales ont montré une plus petite variation d'efficacité (67% à 83%). Les études évaluant l'efficacité des méthodes létales et non létales pour réduire les dommages souffrent en général d'un manque de rigueur statistique et méthodologique, et ne permettent pas de conclure avec confiance.

Analyser de simples corrélations entre variables prises deux à deux peut ne pas suffire à démontrer en soi une relation de cause à effet, car de nombreux autres facteurs et l'échelle spatiale à laquelle ils sont analysés, peuvent expliquer pour partie au moins les différences observées de niveaux d'attaque. Ainsi à l'échelle nationale, la corrélation forte et positive entre le nombre total de chiens de protection et d'attaques aux troupeaux ne démontre pas l'inefficacité des chiens. En réalité

cette corrélation indique plutôt que le nombre de chiens mis en place d'années en années par les éleveurs augmente en réponse à la colonisation par le loup de nouveaux territoires, une colonisation spatiale qui explique près de 90% des variations du volume annuel d'attaques à cette échelle.

Il est évident que la relation entre le nombre de loups tués (donc *in fine* la limitation du taux de croissance* de la population associée) et les dégâts aux troupeaux est bien trop complexe pour n'être analysée que par une simple relation de nombre, et ce pour plusieurs raisons :

(1) les analyses de corrélation peuvent générer de fausses conclusions si elles ne tiennent pas compte de la dépendance entre les mesures réalisées d'une année à l'autre. Par exemple, il y a évidemment un lien « biologique » entre l'effectif de loups une année donnée et celui mesuré l'année suivante. L'auto corrélation de série augmente ainsi artificiellement la perception du lien de cause à effet entre deux variables structurellement dépendantes. Alors que Wielgus & Peebles (2014) estiment, par exemple, sans tenir compte de cette autocorrélation, que l'augmentation des prélèvements de loups générerait une augmentation des attaques de 4 à 6% l'année suivante, Poudyal et al. (2016) montrent, sur le même jeu de données, que la prise en compte de la non-indépendance des mesures dans la série temporelle change diamétralement la nature des conclusions. Ainsi, pour chaque loup tué, une baisse moyenne de 3% des attaques sur les moutons est observée à l'échelle d'un Etat américain.

(2) l'autre point essentiel devra s'attacher à prendre en compte les différences de distribution des loups ainsi que celle des ovins sur le territoire pour analyser les effets des prélèvements. Dans l'absolu, la limitation du taux de croissance* numérique de la population globale peut contribuer à ralentir sa progression géographique, facteur principal expliquant l'augmentation du total d'attaques au niveau national. En revanche, il est clair que les attaques ne sont pas réparties uniformément sur l'aire de présence du loup. Environ 20% des unités pastorales attaquées concentrent plus de 60% des victimes. On peut donc s'attendre à ce que les effets du prélèvement sur les attaques soient différents s'ils sont réalisés sur ces foyers ou en dehors. Bradley et al (2015) souligne l'importance de la capacité à relier l'effet des tirs à l'échelle des territoires de meutes pour montrer le ralentissement des récurrences d'attaques. L'analyse des effets du prélèvement devra donc s'attacher à bien évaluer ses effets à différentes échelles spatiales telles que l'unité pastorale, le territoire de meute, le massif, et l'aire de répartition du loup, de même qu'à différentes échelles temporelles (effet à court, moyen et long terme – cf. Le Cam (2012) pour une première approche)

(3) Enfin le dernier point réside dans les effets alternatifs – et contre intuitifs - que peuvent produire les tirs à la fois en modifiant la structure sociale des meutes ou les réactions démographiques compensatoires face à cette contrainte (Ausband et al. 2015, Bradley et al. 2015). Le loup vivant en unité sociale territoriale, on peut en effet s'attendre à ce que le prélèvement de quelques animaux dans les meutes diminue la taille de groupe mais ne diminue pas forcément l'aire d'emprise de la prédation et donc le taux de rencontre avec les moutons. Les effets des tirs sont dans la plupart des études documentés comme additifs à la mortalité déjà existante (Murray et al. 2010). Cependant, les mécanismes de compétition territoriale entre les unités sociales voisines sont également documentés comme impactant significativement la survie des loups. Le réduction des tailles de meute par les tirs peut donc en compensation alléger l'effet de la compétition et améliorer la survie des autres membres du groupe (Cubaynes et al. 2014). La perte de l'un des animaux reproducteurs de la meute produit son éclatement dans 40% des cas en moyenne, cet effet étant d'autant moins impactant que la taille de groupe est grande (Brainerd et al. 2008, Borg et al. 2015). Le prélèvement peut également contribuer à générer de l'instabilité sociale et favoriser l'intégration d'animaux non apparentés au groupe (Rutledge et al. 2010), expliquant ainsi la persistance des

territoires grâce au taux de remplacement plus important favorisé par les tirs. Les observations récentes - dans le massif alpin - d'une accélération des découvertes de nouveaux groupes s'installant dans les espaces interstitiels vacants pourraient être, pour partie au moins, la résultante de tels effets compensatoires induits indirectement par les prélèvements des deux dernières années. Seule l'intensification de l'échantillonnage génétique sur certaines zones cibles, ou le suivi répété d'animaux équipés de GPS sur des sites pilotes pourra permettre d'apprécier ce type d'effets mesurés in situ.

En conclusion, la viabilité et le devenir de la population de loups en France restent logiquement dépendants de la stratégie de conservation de l'espèce. Dans le cadre d'une gestion adaptive de cette stratégie de conservation, incontournable à la lumière de la gamme d'évolution numérique et spatiale possible de la population de loups, il est clair que le nombre de loups pouvant être retirés de la population ne pourrait à lui seul moduler les niveaux d'attaques sur le long terme. A partir de travaux récents en écologie de la faune et en sciences sociales, Bergstrom (2017 et articles associés) suggèrent que les méthodes non létales pour réduire les dégâts sur les troupeaux seraient plus efficaces et plus justifiables que les tirs de prédateurs. Nous ne pouvons qu'encourager les approches complémentaires, au même titre que ce qui a été fait dans cette expertise collective, pour favoriser la mise en place combinée de tous les outils disponibles visant à une population viable de loups en France coexistant avec le pastoralisme, et ce dans le cadre d'une gestion adaptative, donc d'un processus de décision évolutif dédié à la réduction des interactions avec l'élevage.

Glossaire

ANALYSES GENETIQUES NON INVASIVES. Méthodes d'analyses génétiques développées pour le typage individuel des animaux (génotypage) à partir d'une source ADN qui ne nécessite pas la capture physique des animaux. Dans le cas des loups, la source ADN vient des excréments, urines, sangs ou poils qu'ils laissent sur le terrain.

AUTOCORRELATION SPATIALE. Absence d'indépendance entre observations géographiques. Les mesures d'autocorrélation spatiale permettent d'estimer la dépendance spatiale entre les valeurs d'une même variable en différents endroits de l'espace.

CAPACITE DE CHARGE. Nombre maximal d'individus qu'un milieu donné peut supporter. Il s'agit d'une propriété du système constitué par la population et son milieu (Tirard et al. 2016). Suivant la nature du facteur limitant, ce nombre peut être parfois dépassé ponctuellement mais pas durablement.

CONSANGUINITE (ou DEPRESSION DE CONSANGUINITE). La consanguinité d'une population résulte de l'accouplement d'individus qui se ressemblent génétiquement (par exemple, provenant de la même famille). Chez de nombreuses espèces, de tels croisements consanguins sont rares tant que l'effectif de la population (*i.e.* le nombre d'individus) est grand. Mais lorsque l'effectif diminue, la population devient génétiquement homogène et les croisements consanguins entrainent l'expression de mutations défavorables qui affectent la survie ou la fécondité des individus.

DEMO-GENETIQUE. Adjectif qui caractérise une approche (de modélisation par exemple) dans laquelle des processus démographiques (survie, reproduction…) et génétiques (consanguinité…), ainsi que leurs possibles interactions, sont pris en compte.

DISPERSION (ou TAUX DE DISPERSION). Tout mouvement d'individus entre différentes zones de reproduction d'une espèce (donc susceptible de générer des flux de gènes). On appelle dispersion efficace les mouvements qui se traduisent par des flux de gènes effectifs (Tirard et al. 2016).

EFFECTIF MINIMUM RETENU (acronyme EMR). Indicateur de tendance des effectifs d'une population de loup mesuré par la somme des effectifs des groupes en hiver, détectés par les relevés de traces et les observations visuelles, au sein des zones de présence permanentes de l'espèce (animaux résidents). La variation de cette somme d'individus d'une année à l'autre reflète fidèlement la tendance de la population globale.

EFFET ALLEE. Dépendance positive à la densité dans le taux de croissance d'une population qui peut intervenir à faible densité. S'il y a un seuil de densité sous lequel le taux de croissance d'une population devient négatif, l'effet Allee peut mener à l'extinction. Il peut être attribuable à de nombreuses causes, y compris le risque accru de prédation, les difficultés à trouver un individu avec qui s'accoupler, l'endogamie ou une moins grande efficacité à obtenir de la nourriture, à élever les jeunes ou à obtenir un abri lorsque la taille du groupe est limitée.

EFFETS COMPENSATEURS. Mécanisme biologique qui sous l'action d'un autre, vient contrebalancer l'effet de ce dernier. La mortalité compensatoire par exemple, est celle qui va toucher en majorité des animaux qui seraient mort de toute façon d'une autre cause ; si bien que son effet est négligeable dans l'issu démographique de la population.

EQUIVALENTS LETAUX. Ils caractérisent des allèles (ou variants génétiques) dont l'effet est délétère, et dont la somme cumulée aboutit en moyenne à la mort d'un individu. A une échelle plus large, la métrique « équivalents létaux (LE) » quantifie l'effet négatif de la consanguinité sur la démographie d'une population.

FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES.

Abiotique : l'ensemble des facteurs physico-chimiques d'un écosystème qui influencent les espèces qui y vivent. C'est l'action du non-vivant sur le vivant.

Biotique : l'ensemble des interactions du vivant sur le vivant dans un écosystème.

FARDEAU DE CONSANGUINITE. Diminution des performances démographiques d'une population associée au phénomène de dépression de consanguinité (par rapport à une population non consanguine).

FONTE MUTATIONNELLE. Dans les grandes populations, les mutations désavantageuses qui se produisent en permanence et se transmettent sont éliminées par le processus de sélection naturelle. Dans les petites populations, ce processus de sélection n'est plus aussi efficace et aboutit à l'accumulation par chance de mutations délétères, qui peu à peu, vont réduire la capacité de la population à croitre.

MODELE D'ANALYSE DE VIABILITE DE POPULATION (ou PVA " POPULATION VIABILITY ANALYSIS "). Ensemble de méthodes quantitatives (typiquement modèle mathématique ou informatique) qui mime des processus populationnels (démographiques, génétiques, etc.) pour évaluer le risque d'extinction et projeter la viabilité d'une population dans le futur selon différents scénarios.

POTENTIEL ADAPTATIF (PERTE/REDUCTION). Sur le long terme, l'environnement des espèces est fluctuant, pour des raisons astronomiques, climatiques, géologiques, biotiques et, de plus en plus souvent, anthropiques. La diversité de patrimoine génétique est le support de la réponse adaptative potentielle des espèces à ces changements renouvelés. Lorsque la taille d'une population diminue, cette diversité diminue, ainsi que la capacité à s'adapter aux changements environnementaux futurs.

RECRUTEMENT. Addition de nouveaux individus dans une population soit par naissance soit par immigration. On emploie parfois le terme pour parler de l'addition d'individus devenus matures à la fraction reproductive d'une population (Tirard et al. 2016).

SEX-RATIO. Rapport du nombre de mâles et de femelles au sein d'une espèce à reproduction sexuée pour une population, une génération ou un âge donnés.

STOCHASTICITE DEMOGRAPHIQUE. Réalisation aléatoire à l'échelle des individus des taux vitaux moyens de survie, reproduction et dispersion constituant une source potentielle de déclin des petites populations (Primack et al. 2012).

STOCHASTICITE ENVIRONNEMENTALE. Variation aléatoire des conditions biotiques et abiotiques de l'environnement entraînant des fluctuations des taux vitaux moyens de tout ou partie des populations, ce qui augmente leurs risques d'extinction y compris, dans le cas de fortes fluctuations démographiques, pour celles présentant de grands effectifs (Primack et al. 2012).

TAILLE (ou EFFECTIF) EFFICACE. Dans les populations naturelles, tous les individus ne participent pas forcément au processus reproductif : l'effectif efficace est composé des animaux potentiellement

reproducteurs à un instant donné. De ce fait, en général, l'effectif de la population qui détermine le rythme de la dérive génétique n'est pas égal à l'effectif de recensement de la population.

TAUX D'ACCROISSEMENT INTRINSEQUE MAXIMUM. Taux auquel une population est capable de croître (par exemple d'une année à l'autre) en l'absence de facteurs de régulation, et notamment en conditions de ressources non limitantes.

TAUX DE CROISSANCE. Mesure de la variation de l'effectif d'une population pour un territoire donné, sur un pas de temps donné, souvent annuel.

TAUX DE SURVIE (OU PROBABILITE DE SURVIE). Probabilité pour un individu (d'un âge ou d'un sexe donné) de survivre sur un pas de temps donné, souvent annuel.

Bibliographie

Ameca y Juárez E, Mace G, Cowlishaw G, Pettorelli N (2014) Identifying species' characteristics associated with natural population die-offs in mammals. Anim Conserv 17:35–43

Apollonio M, Andersen R, Putman R (2010) European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press

Ausband D, Stansbury C, Stenglein J, Struthers J, Waits L (2015) Recruitment in a social carnivore before and after harvest. Anim Conserv 18:415–423

Barja I (2009) Prey and prey-age preference by the Iberian wolf Canis lupus signatus in a multiple-prey ecosystem. Wildl Biol 15:147–154

Bassi E, Willis SG, Passilongo D, Mattioli L, Appolonio M (2015) Predicting the Spatial Distribution of Wolf (Canis lupus) Breeding Areas in a Mountainous Region of Central Italy. Plos One 10 (6), e0124698

Beissinger SR, McCullough DR (2002) Population viability analysis. University of Chicago Press

Bergstrom, B.J. 2017. Carnivore conservation: shifting the paradigm from control to coexistence. J Mammal (2017) 98 (1): 1-6.

Blanco JC, Cortés Y (2012) Surveying wolves without snow: a critical review of the methods used in Spain. Hystrix Ital J Mammal 23:35–48

Boitani L, Ciucci P (1993) Wolves in Italy: critical issues for their conservation. Wolves Eur-Status Perspectives WGM Oberammergau 136pp.74–90

Boitani L, Powell RA (2012) Carnivore ecology and conservation: a handbook of techniques. Oxford University Press

Boitani L, Salvatori V (2016) Piano di conservazione e gestione del lupo in Italia (ver. 19 aprile 2016).

Borg BL, Brainerd SM, Meier TJ, Prugh LR (2015) Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. J Anim Ecol 84:177–187

Boyce MS (1992) Population viability analysis. Annu Rev Ecol Syst 23:481–497

Boyce MS, Vaughan MR, Fuller TK (2001) Population Viability for Grizzly Bears: A Critical Review; a Paper Presented at the 11th International Conference on Bear Research and Management, Gatlinburg, TN, April 1998. International Association for Bear Research and Management

Boyd DK, Pletscher DH (1999) Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central Rocky Mountains. J Wildl Manag 63: 1094–1108

Bradley EH, Robinson HS, Bangs EE, Kunkel K, Jimenez MD, Gude JA, Grimm T (2015) Effects of wolf removal on livestock depredation recurrence and wolf recovery in Montana, Idaho, and Wyoming. J Wildl Manag 79:1337–1346

Brainerd SM, Andrén H, Bangs EE, Bradley EH, Fontaine JA, Hall W, Iliopoulos Y, Jimenez MD, Jozwiak EA, Liberg O (2008) The effects of breeder loss on wolves. J Wildl Manag 72:89–98

Brooks TM, Mittermeier RA, Fonseca GA da, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, Mittermeier CG, Pilgrim JD, Rodrigues AS (2006) Global biodiversity conservation priorities. Science 313:58–61

Caniglia R, Fabbri E, Cubaynes S, Gimenez O, Lebreton J-D, Randi E (2012) An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture–recapture mixture models. Conserv Genet 13:53–64

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. J Mammal 95:41–59

Chapron G, Andrén H, Sand H, Liberg O (2012) Demographic viability of the Scandinavian wolf population. Rep SKANDULV Swed Environ Prot Agency. p55. http://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/chapron-et-al-2012-demographic-viability-of-the-scandinavian-wolf-population.pdf

Chapron G, Kaczensky P, Linnell JDC, Arx M von, Huber D, Andren H, Lopez-Bao J V., Adamec M, Alvares F, Anders O, Bal iauskas L, Balys V, Bed P, Bego F, Blanco JC, Breitenmoser U, Broseth H, Bufka L, Bunikyte R, Ciucci P, Dutsov A, Engleder T, Fuxjager C, Groff C, Holmala K, Hoxha B, Iliopoulos Y, Ionescu O, Jeremi J, Jerina K, Kluth G, Knauer F, Kojola I, Kos I, Krofel M, Kubala J, Kunovac S, Kusak J, Kutal M, Liberg O, Maji A, Mannil P, Manz R, Marboutin E, Marucco F, Melovski D, Mersini K, Mertzanis Y, Mys ajek RW, Nowak S, Odden J, Ozolins J, Palomero G, Paunovi M, Persson J, Poto nik H, Quenette P-Y, Rauer G, Reinhardt I, Rigg R, Ryser A, Salvatori V, Skrbin ek T, Stojanov A, Swenson JE, Szemethy L, Trajce A, Tsingarska-Sedefcheva E, Va a M, Veeroja R, Wabakken P, Wolfl M, Wolfl S, Zimmermann F, Zlatanova D, Boitani L (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Science 346:1517–1519

Chapron G, Kaczensky P, Linnell JD, Von Arx M, Huber D, Andrén H, López-Bao JV, Adamec M, Álvares F, Anders O (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Science 346:1517–1519

Chapron G, Legendre S, Ferrière R, Clobert J, Haight RG (2003) Conservation and control strategies for the wolf (Canis lupus) in western Europe based on demographic models. C R Biol 326:575–587

Chapron G, Wikenros C, Liberg O, Wabakken P, Flagstad Ø, Milleret C, Månsson J, Svensson L, Zimmermann B, Åkesson M (2016) Estimating wolf (Canis lupus) population size from number of packs and an individual based model. Ecol Model 339:33–44

Charlesworth B, Charlesworth D (1999) The genetic basis of inbreeding depression. Genet Res 74:329–340

Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G (1997) Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. J Zool 243:803–819

Clements GR, Bradshaw CJ, Brook BW, Laurance WF (2011) The SAFE index: using a threshold population target to measure relative species threat. Front Ecol Environ 9:521–525

Corsi F, Duprè E, Boitani L (1999) A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. Conserv Biol 13:150–159

Coulson T, Mace GM, Hudson E, Possingham H (2001) The use and abuse of population viability analysis. Trends Ecol Evol 16:219–221

Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. Trends Ecol Evol 14:405–410

Cubaynes S, MacNulty DR, Stahler DR, Quimby KA, Smith DW, Coulson T (2014) Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (Canis lupus). J Anim Ecol 83:1344–1356

Cubaynes S, Pradel R, Choquet R, Duchamp C, GAILLARD J, LEBRETON J, Marboutin E, Miquel C, REBOULET A, Poillot C (2010) Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. Conserv Biol 24:621–626

Dahier T, Poulle M.L, Lequette B (2002) Le retour du loup dans les Alpes françaises : méthodes de suivi et état des connaissances. In Chapron G & Moutou F. (eds). Actes du XXIIIième colloque francophone de Mammalogie, 23-29 octobre 1999, SFEPM. p 10-14

Dobzhansky T, Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW (1977) Evolution. San Francisco. 572 p

Duchamp D, Jérome B, Pierre-Emmanuel B, Yannick L, Perrine M, Alain B, Thierry D, Gilles D, Gérard M, Christian M (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: 1–12

Duchamp, C., & Quenette, P. (2005). La génétique non invasive au service de l'étude des espèces protégées: le cas du loup et de l'ours brun. Faune Sauvage, 265: 47–54.

Engen S, Lande R, Saether B-E (2005) Effective size of a fluctuating age-structured population. Genetics 170:941–954

Epstein Y, López-Bao JV, Chapron G (2015) A legal-ecological understanding of favorable conservation status for species in Europe. Conserv Lett 9:81–88

Fabbri E, Caniglia R, Kusak J, Galov A, Gomerčić T, Arbanasić H, Huber D, Randi E (2014) Genetic structure of expanding wolf (Canis lupus) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps. Mamm Biol-Z Für Säugetierkd 79:138–148

Fabbri E, Miquel C, Lucchini V, Santini A, Caniglia R, Duchamp C, WEBER J, Lequette B, Marucco F, Boitani L (2007) From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (Canis lupus) population. Mol Ecol 16:1661–1671

Facon B, Hufbauer RA, Tayeh A, Loiseau A, Lombaert E, Vitalis R, Guillemaud T, Lundgren JG, Estoup A (2011) Inbreeding depression is purged in the invasive insect Harmonia axyridis. Curr Biol 21:424–427

Falcucci A, Maiorano L, Tempio G, Boitani L, Ciucci P (2013) Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. Biol Conserv 158:63–72

Flather CH, Hayward GD, Beissinger SR, Stephens PA (2011) Minimum viable populations: is there a "magic number"for conservation practitioners? Trends Ecol Evol 26:307–316

Fluhr J (2008) Analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup dans les Alpes françaises. Rapport de stage Master « Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité », Université Montpellier 2 / ONCFS. 37 p

Frankham R (1995) Conservation genetics. Annu Rev Genet 29:305–327

Frankham R, Bradshaw CJ, Brook BW (2014) Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. Biol Conserv 170:56–63

Frankham R, Briscoe DA, Ballou JD (2002) Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press.

Franklin IR (1980) Evolutionary change in small populations. Conserv Biol Evol-Ecol Perspect. p 135–149

Galaverni M, Caniglia R, Fabbri E, Milanesi P, Randi E (2016) One, no one, or one hundred thousand: how many wolves are there currently in Italy? Mammal Res 61:13–24

Garde L, Dimanche M, Lasseur J (2014) Permanence et mutations de l'élevage pastoral dans les Alpes du Sud. J Alp Res Rev Géographie Alp 102 p2

Gazzola A, Bertelli I, Avanzinelli E, Tolosano A, Bertotto P, Apollonio M (2005) Predation by wolves (Canis lupus) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. J Zool 266:205–213

Gazzola A, Capitani C, Mattioli L, Apollonio M (2008) Livestock damage and wolf presence. J Zool 274:261–269

Gese EM, Mech LD (1991) Dispersal of wolves (Canis lupus) in northeastern Minnesota, 1969-1989. Can J Zool 69:2946–2955

Gilpin ME, Soulé M (1986) Minimum viable populations: processes of species extinction. Conserv Biol Sci Scarcity Divers. p 19–34

Glenz C, Massolo A, Kuonen D, Schlaepfer R (2001) A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland). Landsc Urban Plan 55:55–65

Hayes R, Harestad A (2000) Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon. Can J Zool 78:60–66

Hemery A (2008) Vulnérabilité des troupeaux domestiques à la prédation du loup dans les Alpes: analyse de la structure spatio-temporelle des attaques et liaison avec les caractéristiques des unités pastorales. Master Ingénierie En Agron Genie Environ AgroCampus RennesONCFS

Higgins K, Lynch M (2001) Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. Proc Natl Acad Sci 98:2928–2933

Holling CS (1978) Adaptive environmental assessment and management. John Wiley & Sons

Houard T, Lequette B (1994). In: Le retour des loups dans le Mercantour. Riviera Scientifique 1993: 61-66.

Hurford A, Hebblewhite M, Lewis MA (2006) A spatially explicit model for an Allee effect: why wolves recolonize so slowly in Greater Yellowstone. Theor Popul Biol 70:244–254

Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska B, Kowalczyk R (2007) Territory size of wolves Canis lupus: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. Ecography. p 66–76

Juárez A y, Eric I, Mace GM, Cowlishaw G, Cornforth WA, Pettorelli N (2013) Assessing exposure to extreme climatic events for terrestrial mammals. Conserv Lett 6:145–153

Kaczensky P, Chapron M, Von Arx M, Huber D, Andrén H, Linnell J (2013) Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf & wolverine – in Europe, update 2012. Large Carniv Initiat Eur Rep EU Comm Contract N°070307201262908 5SERB3.72 p

Karlsson J, Johansson Ö (2010) Predictability of repeated carnivore attacks on livestock favours reactive use of mitigation measures. J Appl Ecol 47:166–171

Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. Trends Ecol Evol 17:230–241

Kéry M, Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ (2013) Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. J Biogeogr 40:1463–1474

Kojola I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen S, Ilmoni C, Ronkainen S (2006) Dispersal in an expanding wolf population in Finland. J Mammal 87:281–286

KORA (2016) Statut du loup en Suisse. Source : Kora, opérateur scientifique privé sous mandat fédéral OFEV (infos cartographiques directement consultables en ligne sur leur site web). http://www.kora.ch/index.php?id=90&L=2

Kusak J, Skrbinšek AM, Huber D (2005) Home ranges, movements, and activity of wolves (Canis lupus) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. Eur J Wildl Res 51:254–262

Lahoz-Monfort JJ, Guillera-Arroita G, Wintle BA (2014) Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. Glob Ecol Biogeogr 23:504–515

Laikre L (1999) Conservation genetics of Nordic carnivores: lessons from zoos. Hereditas 130:203–216

Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. Am Nat. p 911–927

Larsen T, Ripple WJ (2006) Modeling gray wolf (Canis lupus) habitat in the Pacific Northwest, USA. J Conserv Plan 2:30–61

Latter B, Mulley J, Reid D, Pascoe L (1995) Reduced genetic load revealed by slow inbreeding in Drosophila melanogaster. Genetics 139:287–297

Le Cam M (2012) Evaluation de l'efficacité de la mise en place de tirs de défense ou de prélèvement sur les attaques des troupeaux domestiques par le loup Canis lupus. Master 2 BEEB, Univ. Lyon 1 – DREAL RA. 65p.

Liberg O (2012) Report from an expert mission for evaluation of the wolf monitoring system in France. Saisine Ministère de L'Environnement Modulo Com Fr L'IUCN. 7 p. http://bdm.typepad.com/files/evaluation-of-french-wolf-monitoring-system-final-report.pdf

Liberg O, Andrén H, Pedersen H-C, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Bensch S (2005) Severe inbreeding depression in a wild wolf Canis lupus population. Biol Lett 1:17–20

Liberg O, Chapron G, Wabakken P, Pedersen HC, Hobbs NT, Sand H (2012) Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. Proc R Soc Lond B Biol Sci 279:910–915

Linnell J., V. Salvatori & L. Boitani (2008). Guidelines for population level management plans for large carnivores in Europe. A Large Carnivore Initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2). 85 p.

http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/carnivores/pdf/guidelines_for_population_level_management.pdf

Linnell JD, Trouwborst A, Boitani L, Kaczensky P, Huber D, Reljic S, Kusak J, Majic A, Skrbinsek T, Potocnik H (2016) Border security fencing and wildlife: the end of the transboundary paradigm in Eurasia? PLoS Biol 14 (6), e1002483

Long R, MacKay P, Zielinski W, Ray J (2008) Noninvasive survey methods for carnivores, Island Press: Washington, DC.

Louvrier J, Duchamp C, 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. https://doi.org/10.1101/099424

Ludwig D (1999) Is it meaningful to estimate a probability of extinction? Ecology 80:298–310

Lynch M, Conery J, Burger R (1995) Mutation accumulation and the extinction of small populations. Am Nat 146: 489–518

Lynch M, Lande R (1998) The critical effective size for a genetically secure population. Anim Conserv 1:70–72

Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. Conserv Biol 5:148–157

MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. Ecology 84:2200–2207

Mangel M, Tier C (1994) Four facts every conservation biologists should know about persistence. Ecology 75:607–614

Marboutin E, Duchamp C (2008) Adaptive management of the french wolf population : monitoring program and decision making. Rapport scientifique ONCFS. p 14–19. St Benoist, France

Marescot L, Chapron G, Chadès I, Fackler PL, Duchamp C, Marboutin E, Gimenez O (2013) Complex decisions made simple: a primer on stochastic dynamic programming (R Freckleton, Ed.). Methods Ecol Evol 4:872–884

Marescot L, Gimenez O, Duchamp C, Marboutin E, Chapron G (2012) Reducing matrix population models with application to social animal species. Ecol Model 232:91–96

Marescot L, Pradel R, Duchamp C, Cubaynes S, Marboutin E, Choquet R, Miquel C, Gimenez O (2011) Capture – recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. Ecol Appl 21:2898–2907

Marucco F, Avanzinelli E, Bassano B, Bionda R, Bragalanti N, Calderola S, Chioso C, Colombo M, Fattori U, Groff C, Martinelli L, Mattei L, Pedrotti, L, Righetti D, Sigaudo D, Tironi E, Trucwolf F (2016) Lo status della popolazione di lupo alpina in Italia. in F. Marucco, Proceedings II. In: Conference LIFE WolfAlps – The wolf population in the Alps: status and management. 22nd January, p 15–18

Marucco F, McIntire EJB (2010) Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: Wolves in the Italian Alps. J Appl Ecol 47:789–798

Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JD, Rauset GR, Pedersen HC (2013) Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. Oecologia 173:813–825

McCarthy MA (2007) Bayesian methods for ecology. Cambridge University Press

McManus JS, Dickman AJ, Gaynor D, Smuts BH, Macdonald DW (2015) Dead or alive? Comparing costs and benefits of lethal and non-lethal human–wildlife conflict mitigation on livestock farms. Oryx 49:687–695

Mech LD, Barber-Meyer SM, Erb J (2016) Wolf (Canis lupus) Generation Time and Proportion of Current Breeding Females by Age. PloS One 11 (6), e0156682

Mech LD, Boitani L (2003) Wolf social ecology. Wolves Behav Ecol Conserv. p 1–34

Messier F (1985) Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. Can J Zool 63:1068–1077

Milanesi P, Breiner FT, Puopolo F, Holderegger R (2016) European human-dominated landscapes provide ample space for the recolonization of large carnivore populations under future land change scenarios. Ecography. doi:10.1111/ecog.02223

Miller JR, Stoner KJ, Cejtin MR, Meyer TK, Middleton AD, Schmitz OJ (2016) Effectiveness of contemporary techniques for reducing livestock depredations by large carnivores. Wildl Soc Bull 40:806–815

Miquel C, Bellemain E, Poillot C, Bessiere J, Durand A, Taberlet P (2006) Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. Mol Ecol Notes 6:985–988

Morris WF, Doak DF (2002) Quantitative conservation biology. Sinauer Sunderland Mass USA. 472 p

Murray DL, Smith DW, Bangs EE, Mack C, Oakleaf JK, Fontaine J, Boyd D, Jiminez M, Niemeyer C, Meier TJ (2010) Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. Biol Conserv 143:2514–2524

National Research Council (2004) Adaptive Management for Water Resources Project Planning. National Academies Press, Washington D.C. 138 p. https://doi.org/10.17226/10972

Newsome TM, Boitani L, Chapron G, Ciucci P, Dickman CR, Dellinger JA, López-Bao JV, Peterson RO, Shores CR, Wirsing AJ (2016) Food habits of the world's grey wolves. Mammal Rev 46:255–269

Nichols JD, Williams BK (2006) Monitoring for conservation. Trends Ecol Evol 21:668–673

O'Grady JJ, Brook BW, Reed DH, Ballou JD, Tonkyn DW, Frankham R (2006) Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. Biol Conserv 133:42–51

ONCFS (2008) Les résultats du suivi moléculaire non invasif des loups par ZPP. Bulletin Loup N°18 : 13 – 26. http://www.oncfs.gouv.fr/Bulletin-dinformation-du-reseau-Loup-download130

Palstra FP, Fraser DJ (2012) Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal. Ecol Evol 2:2357–2365

Palstra FP, Ruzzante DE (2008) Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? Mol Ecol 17:3428–3447

Peillon A, Carbone G (1993) Bienvenue aux loups. Terre sauvage, n°73, p 23-43

Plisson A (2011) Etude de la vulnérabilité à la prédation du loup des troupeaux ovins dans le parc naturel régional du Queyras. Ministère de l'enseignement Supérieur de la Recherche. Mémoire Ecole Pratique des Hautes Etudes. EPHE Sciences de la vie et de la Terre - Montpellier / ONCFS. 90 p

Pompanon F, Bonin A, Bellemain E, Taberlet P (2005) Genotyping errors: causes, consequences and solutions. Nat Rev Genet 6:847–846

Potocnik H (2016) Il lupo in Slovenia: status e gestione. in F. Marucco, Proceedings II Conference LIFE WolfAlps – The wolf population in the Alps: status and management, Cuneo 22nd January 2016, Project LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALP. p 21-22.

Poudyal N, Baral N, Asah ST (2016) Wolf lethal control and livestock depredations: counter-evidence from respecified models. PloS One 11 (2), e0148743

Poulle M, Houard T, Dahier T (1995) Le suivi des loups dans le Parc National du Mercantour. Bull Mens L'Office Natl Chasse 201:36–43

Primack RB, Sarrazin F, Lecomte J (2012) Biologie de la conservation. Dunod Paris

Ražen N, Brugnoli A, Castagna C, Groff C, Kaczensky P, Kljun F, Knauer F, Kos I, Krofel M, Luštrik R (2016) Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (Canis lupus) populations. Eur J Wildl Res 62:137–142

Reed JM, Mills LS, Dunning JB, Menges ES, McKelvey KS, Frye R, Beissinger SR, Anstett M, Miller P (2002) Emerging issues in population viability analysis. Conserv Biol 16:7–19

Reed DH, O'Grady JJ, Ballou JD, Frankham R (2003) The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. Anim Conserv 6:109–114

Réseau Ongulé Sauvage ONCFS/FDC (2015) Tableaux de chasse ongulés sauvages – saison 2014-2015. Faune Sauvage 308 : supplément. 8 p

Réseau Loup/Lynx (2016) Bilan du suivi hivernal du loup 2015-2016. Bulletin Loup du Réseau N°35. p 13-19. ONCFS (editeur). http://www.oncfs.gouv.fr/Bulletin-dinformation-du-reseau-Loup-download130

Robert A (2011) Find the weakest link. A comparison between demographic, genetic and demo-genetic metapopulation extinction times. BMC Evol Biol 11:260

Rutledge LY, Patterson BR, Mills KJ, Loveless KM, Murray DL, White BN (2010) Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. Biol Conserv 143:332–339

Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. Nature 392:491–494

Spiegelhalter D, Best NG, Carlin BP, Linde A van der (2003) Bayesian measures of model complexity and fit. Qual Control Appl Stat 48:431–432

Stahler DR, MacNulty DR, Wayne RK, VonHoldt B, Smith DW (2013) The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. J Anim Ecol 82:222–234

Saubusse T, Duchamp C, Marboutin E (in prep) Identifying hotspots of wolf depredations when accounting for underlying livestock distribution. p 37

Stankey GH, Clark RN, Bormann BT (2005) Adaptive Management of Natural Resources : Theory, Concepts, and Management Institutions. For Sci Gen. Tech. p 73

Steeves T, Johnson J, Hale M (2017) A conservation genetic perspective on de-extinction: maximising evolutionary potential in functional proxies for extinct species is imperative.

Stenglein JL, Van Deelen TR (2016) Demographic and Component Allee Effects in Southern Lake Superior Gray Wolves. PloS One 11(3), e0150535

Stephens PA, Sutherland WJ (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. Trends Ecol Evol 14:401–405

Thurber JM, Peterson RO (1993) Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. J Mammal 74:879–889

Tirard C, Abbadie L, Laloi D, Koubi P (2016) Écologie. In: Dunod. p 528

Tobin PC, Whitmire SL, Johnson DM, Bjørnstad ON, Liebhold AM (2007) Invasion speed is affected by geographical variation in the strength of Allee effects. Ecol Lett 10:36–43

Traill LW, Bradshaw CJ, Brook BW (2007) Minimum viable population size: a meta-analysis of 30 years of published estimates. Biol Conserv 139:159–166

Trèves F (2016) Topological Vector Spaces, Distributions and Kernels: Pure and Applied Mathematics. Elsevier. 582 p

Trouwborst A, Fleurke F, Dubrulle J (2016) Border Fences and their Impacts on Large Carnivores, Large Herbivores and Biodiversity: An International Wildlife Law Perspective. Rev Eur Comp Int Environ Law 25:291–306

Urban M, Bocedi G, Hendry A, Mihoub J-B, Pe'er G, Singer A, Bridle J, Crozier L, De Meester L, Godsoe W (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. Science 353:aad8466

Valière N (2002) Amélioration et optimisation des méthodes non-invasives et des marqueurs microsatellites en Biologie des Populations et de la conservation. Thèse doctorat Laboratoire LBBE - Université Lyon1. 101 p

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

Wabakken P, Sand H, Andreassen HP, Maartmann E, Flagstad Ö, Åkesson M, Liberg O, Wikenros C (2015) Density-dependent dispersal distances of Scandinavian wolves

Wabakken P, Sand H, Kojola I, Zimmermann B, Arnemo JM, Pedersen HC, Liberg O (2007) Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. J Wildl Manag 71:1631–1634

Walters C (1986) Adaptive management of renewable resources. MacMillan Publishing Company, New York. 374 p. doi:10.1002/bimj.4710310614

Walters CJ, Hilborn R (1978) Ecological Optimization and Adaptive Management. Annu Rev Ecol Syst 9:157–188

Waples RS, Luikart G, Faulkner JR, Tallmon DA (2013) Simple life-history traits explain key effective population size ratios across diverse taxa. Proc R Soc Lond B Biol Sci 280:20131339

Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB (2013) Adaptive management of biological systems: A review. Biol Conserv 158:128–139

Wielgus RB, Peebles KA (2014) Effects of wolf mortality on livestock depredations. PLoS One 9 (12), e113505

Williams BK, Brown ED (2014) Adaptive management: From more talk to real action. Environ Manage 53:465–479

Williams BK, Brown ED (2016) Technical challenges in the application of adaptive management. Biol Conserv 195:255–263

Williams BK, Johnson FA (2013) Confronting dynamics and uncertainty in optimal decision making for conservation. Environ Res Lett 8, p 25004. http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/025004

Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego. 817 p.

Williams BK, Szaro RC, Shapiro CD (2009) Adaptive management: the U.S. Department of the Interior technical guide. U.S. Department of the Interior, Washington D.C. 136 p https://www2.usgs.gov/sdc/doc/DOI-Adaptive-Management-Applications-Guide-27.pdf

Wolf Alpine, Group (2012) Wolf population status in the Alps: pack distribution and trend from 1993 to 2009. http://www2.nina.no/lcie_new/pdf/635422308773709451_WAG_Document_2012.pdf

Wolf Alpine Group (2014) Wolf population status in the Alps: packs distribution and trends up to 2012. Report of the "7th Wolf Alpine Group Workshop: wolf monitoring over the Alps – towards a unique approach". 2013 March 19th& 20th - JAUSIERS – France

Wolf S, Hartl B, Carroll C, Neel MC, Greenwald DN (2015) Beyond PVA: why recovery under the Endangered Species Act is more than population viability. BioScience 65:200–207

Yackulic CB, Chandler R, Zipkin EF, Royle JA, Nichols JD, Campbell Grant EH, Veran S (2013) Presence-only modelling using MAXENT: When can we trust the inferences? Methods Ecol Evol 4:236–243

Young G, Brown C, Nishioka R, Folmar L, Andrews M, Cashman J, Bern H (1994) Histopathology, blood chemistry, and physiological status of normal and moribund striped bass (Morone saxatilis) involved in summer mortality ('die-off ') in the Sacramento-San Joaquin Delta of California. J Fish Biol 44:491–512

Zlatanova D, Ahmed A, Valasseva A, Genov P (2014) Adaptive diet strategy of the wolf (Canis lupus L.) in Europe: a review. Acta Zool Bulg 66:439–452

Figures et tableaux

FIGURE 1 VARIATION ANNUELLE DE LA TAILLE DE GROUPE DE 2 MEUTES VOISINES SUR LE MASSIF DU MERCANTOUR, MESUREE PAR L'EMR (NOMBRE MINIMUM D'ANIMAUX SE DEPLAÇANT ENSEMBLE EN PERIODE HIVERNALE), DETECTEE PAR PISTAGE ET OBSERVATIONS VISUELLES. SOURCE : RESEAU LOUP-LYNX. 6

FIGURE 2 EXEMPLES DE DISTANCES PARCOURUES PAR LE LOUP EN PHASE DE DISPERSION* (SUIVI GPS/GSM) ; A) DISTANCE EQUIVALANT A 800 KM EN LIGNE DROITE EN ALLEMAGNE ENTRE LE 23/04 ET LE 12/10/2009 (I. REINHARD, LUPUS CONSULTING). B) DISTANCE EQUIVALANT A 1200 KM EN LIGNE DROITE EN SUEDE ENTRE LE 12/02 ET LE 24/10/2014 (C. MILLERET, SKANDULV). 7

FIGURE 3 CARTE DE PRESENCE DU NOMBRE D'ESPECES DIFFERENTES D'ONGULES. AU VU DE LA PLASTICITE ECOLOGIQUE DU LOUP, L'ABONDANCE ET LA DISTRIBUTION DE CES ESPECES NE CONSTITUENT PAS DES FACTEURS PERTINENTS POUR PREDIRE L'EXPANSION DE LA POPULATION DE LOUPS. SOURCE : RESEAU ONGULES SAUVAGES ONCFS/FDC. 8

FIGURE 4 REGIME ALIMENTAIRE DU LOUP EN FRANCE (N= 1357 FECES), EXPRIME EN NOMBRE D'OCCURRENCES (AXE VERTICAL) DE LA PROIE PRINCIPALE (AXE HORIZONTAL) DIAGNOSTIQUEES DANS LE NOMBRE DONNE D'EXCREMENTS. NB : SUR L'AXE HORIZONTAL, O.D. SIGNIFIE ONGULE DOMESTIQUE. (SOURCE : FLUHR 2008). 9

FIGURE 5 PROPORTION DES ONGULES DOMESTIQUES, DES ONGULES SAUVAGES ET AUTRES PROIES CONSOMMEES PAR LE LOUP SUR 9 MEUTES FRANÇAISES A PARTIR DE L'ANALYSE DE 1357 EXCREMENTS ANALYSES (EXTRAIT DE FLUHR 2008). 10

FIGURE 6 CINETIQUE DU NOMBRE DE ZONES DE PRESENCE DITE PERMANENTE DES LOUPS EN FRANCE DEPUIS L'HIVER 1992/1993. SOURCE : RESEAU LOUP/LYNX, 2016. 12

FIGURE 7 A) CARTE DE LA PRESENCE DETECTEE DU LOUP (MAILLES DE 10X10 KM) ET B) TENDANCE ANNUELLE OBSERVEE EN FRANCE EN 2016. LA CLASSIFICATION EN PRESENCE REGULIERE OU OCCASIONNELLE EST BASEE SUR UN CRITERE DE NOMBRE MINIMUM D'INDICES ET CONSTATS D'ATTAQUES VALIDES PAR MAILLE ET PAR PERIODE DE DEUX ANNEES BIOLOGIQUES CHEVAUCHANTES (VOIR WWW.ONCFS.GOUV.FR POUR LA METHODE). 13

FIGURE 8 MODELISATION DU CYCLE BIOLOGIQUE D'UNE POPULATION DE LOUPS INCLUANT (MODELE 1) CHAQUE CLASSE D'INDIVIDUS SOCIALEMENT STRUCTURES EN MEUTE COMPRENANT LES ADULTES REPRODUCTEURS(A), LES JEUNES (J), LES SUBORDONNES (S) ET LES DISPERSEURS (D) TOUS CONNECTES POUR PASSER D'UN « ETAT » A UN AUTRE PAR DES PROBABILITES A ESTIMER. CE MODELE PEUT ETRE SIMPLIFIE (MODELE 3) EN DEUX CLASSES, REPRODUCTEURS (A) ET DISPERSEURS (D), POUR PRODUIRE LE MEME RESULTAT DE MESURE DU TAUX DE CROISSANCE*. ϕ TAUX DE SURVIE, λ TAUX DE CROISSANCE, F FECONDITE, P_{DI} PROBABILITE DE DISPERSION. TIRE DE MARESCOT ET AL. (2012). 32

FIGURE 9 MODELISATION (EN ROUGE) DE LA RELATION ENTRE TAUX DE MORTALITE MOYEN (AXE HORIZONTAL) ET CROISSANCE OBTENUE (AXE VERTICAL) D'UNE POPULATION DE LOUPS SIMPLIFIEE EN DEUX CLASSES SOCIALES (ADULTES REPRODUCTEURS ET DISPERSEURS). CE MODELE EST ENSUITE CONTRAINT A S'AJUSTER AUX POINTS NOIRS REPRESENTANT LES DONNEES DE DIFFERENTES POPULATIONS DE LOUPS, INCLUANT LA DONNEE DE LA POPULATION FRANÇAISE OBSERVEE POUR LA PERIODE 1995-2003 (FLECHE BLEUE). L'AJUSTEMENT DU MODELE AUX DONNEES DE TERRAIN ETANT STATISTIQUEMENT BON, IL PEUT ETRE UTILISE POUR PREDIRE QU'EN MOYENNE, UN SEUIL DE MORTALITE DE 34% ENTRAINE LA POPULATION SUR UNE PHASE DECROISSANTE (FIGURE ISSUE DE MARESCOT ET AL. 2012). 33

FIGURE 10 ESTIMATION DES EFFECTIFS DE LA POPULATION DE LOUPS EN FRANCE SUR LA BASE DES MODELES DE CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE (CMR) APPLIQUES AUX PROFILS GENETIQUES ETABLIS PAR LE SUIVI BIOMOLECULAIRE DES EXCREMENTS, POILS, URINES, SANG OU TISSUS (VOIR CUBAYNES ET AL. 2010 POUR LA METHODE). LE MODELE EST REAJUSTE SUR LA BASE DES DONNEES GENETIQUES DISPONIBLES (1995-2013 ; CARRE BLANC). LES POINTS DE 2014 A 2016 (CARRES GRIS) SONT PROJETES SUR LA BASE DE LA RELATION CALIBREE DE LA CMR EN FONCTION DE L'EFFECTIF MINIMUM DENOMBRE DANS LES ZPP (INDICATEUR EMR). CETTE RELATION PERMET EN EFFET DE PASSER D'UN EFFECTIF MINIMUM RETENU* SUR SEULES ZPP A UN EFFECTIF TOTAL SUR TOUTE L'AIRE DE PRESENCE. L'HISTOGRAMME INDIQUE LE NOMBRE D'ANIMAUX PRELEVES DANS LE CADRE DES TIRS DEROGATOIRES ACCORDES. 35

FIGURE 11 PROBABILITES D'EXTINCTION (AXE VERTICAL) MODELISEES SOUS UN RISQUE DE 2% A L'HORIZON DE 50 ANS SELON LE NOMBRE INITIAL DE MEUTES COMPOSANT UNE POPULATION DE LOUPS (AXE HORIZONTAL), SELON 5 SCENARIOS ALLANT DU PLUS PESSIMISTE (FAIBLE SURVIE DES ANIMAUX, S0) AU PLUS OPTIMISTE (FORTE SURVIE DES ANIMAUX, S4). B) SOUS UN REGIME DE MORTALITE ALEATOIRE, B) SOUS UN REGIME DE MORTALITE EQUIVALENT A UNE STRATEGIE DE GESTION DIFFERENTIEE I.E. EMPECHER LA POPULATION DE DEPASSER UN NOMBRE DE MEUTES. EXTRAIT DE CHAPRON ET AL. (2003). 38

FIGURE 12 COURBES DE NIVEAUX DES SEUILS MINIMUM DE POPULATION VIABLE EN FONCTION DU TAUX DE CROISSANCE* DE LA POPULATION ET DE SA VARIANCE OBSERVEE. LE POINT NOIR REPRESENTE LE TAUX DE CROISSANCE* DE LA POPULATION FRANÇAISE ESTIME AVEC UN MODELE EXPONENTIEL, ALORS QUE LE CARRE NOIR REPRESENTE LE TAUX DE CROISSANCE* DE LA

population française estime avec un modele a croissance freinee. La taille minimale de population demographiquement viable est estimee en executant 10 000 simulations Monte-Carlo sur la base d'un taux de croissance* tire d'une distribution normale (a l'exclusion des valeurs negatives, soit λ > 0). Se reporter a Chapron et al. (2012) pour les details. 39

Figure 13 Ajustement des modeles de croissance de la population de loups pour a) (colonne gauche) une croissance exponentielle monotone et b) (colonne droite) une croissance avec freinage pour prendre en compte la dynamique recente de la population telle que pressentie sur les 3 dernieres annees de la serie de donnees. Premiere ligne : distribution du taux de croissance* estime par le modele. Le pic de la courbe correspond a la valeur du taux de croissance* (sur l'axe horizontal) qui est la plus vraisemblable, la zone grisee foncee indique la probabilite que la population decroisse. Deuxieme ligne : simulations de la population de 1995 a 2030. De 1995 a 2016, les modeles sont ajustes aux donnees (carres noirs). De 2017 a 2030, les modeles projettent la population avec les parametres issus de l'ajustement. Les zones grisees claires montrent les intervalles de confiance a 95%. 43

Figure 14 Cartes de l'effort de prospection (approximee par le nombre et la localisation des correspondants du Reseau Loup Lynx / 100 km²) en 1994, 2004, et 2014. 46

Figure 15 Cartes de l'occupation estimee du loup a) et de l'incertitude associee b) pour l'annee 2014. Les points noirs sont les detections realisees par le Reseau de correspondants en 2014. Tire de Louvrier et al. (2017). 47

Figure 16 Taux de croissance* geographique – nombre de sites nouvellement occupes divise par le nombre de sites occupes l'annee precedente) de 1994 a 2014. Apres une phase de decroissance de la vitesse de colonisation jusqu'a la fin des annees 90, la progression de l'aire distribution du loup reste depuis relativement constante. Tire de Louvrier et al. (2017). 48

Figure 17 Projection d'une distribution previsionnelle macro-ecologique du loup en Europe a l'horizon 2040 sous differents scenarios de changement des habitats et de leur exploitation par l'homme (de gauche a droite : gradient de croissance economique de fort a modere). Tire de Milanesi et al. (2016). En vert : superposition avec la presence deja detectee tiree de Chapron et al. (2014). En marron : presence predite. 50

Figure 18 Schematisation du processus d'apprentissage dans la gestion adaptative. Tire de Williams et al. (2009). . 54

Tableau 1 Recapitulatif des effectifs estimes dans les pays limitrophes de la France. 14

Tableau 2 Recapitulatifs du statut des populations de loups sur le continent europeen et du regime juridique mobilise en cas de prelevements legaux (source : Kaczensky et al. 2013). 19

Tableau 3 Taux de mortalite et probabilites de detections [Intervalles de confiance 95%] mesures sur la population de loups en France par les methodes CMR. Deux categories d'animaux sont identifiees : une faible proportion que l'on retrouve souvent d'une annee sur l'autre (colonne de droite), et une large majorite que l'on detecte plus rarement (colonne de gauche). 34

Tableau 4 Parametres utilises dans les 5 scenarios imitant le fonctionnement de la population de loups du plus pessimiste (S0) au plus optimiste (S4). Le scenario S2 est le plus representatif du fonctionnement actuel de la population de loups en France. Seuls les parametres de survie sont consideres comme variables entre scenarios. 37

ANNEXE 1

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT, DE L'ÉNERGIE ET DE LA MER,

Direction générale de l'Aménagement,
du Logement et de la Nature

Direction de l'Eau et de la biodiversité
Sous-direction de la protection et de la valorisation des espèces et de leurs milieux
Bureau de la faune et de la flore sauvages

Affaire suivie par : Michel PERRET

michel-m.perret@developpement-durable.gouv.fr
Tél. : 01 40 81 14 73

Paris, le 07 AVR 2016

Le directeur de l'eau et de la biodiversité

à

Monsieur le Président directeur général du Muséum national d'histoire naturelle

Objet : lancement d'une démarche prospective d'évaluation de la situation du loup en France à l'horizon 2025/2030

Monsieur le Président Directeur Général,

Afin d'accompagner la présence du loup en France, espèce emblématique de notre patrimoine naturel, le Gouvernement a mis en place une série de mesures pour soutenir l'élevage et encourager le pastoralisme, qui sont confrontés à la prédation des troupeaux par l'espèce.

D'importants moyens techniques et financiers sont ainsi consacrés à l'équipement des élevages afin qu'ils puissent s'adapter à la présence de l'espèce. Une gestion de l'espèce a été mise en place afin de résoudre les situations marquées par l'importance et la récurrence des dommages sur les troupeaux.

Tout en restant compatible avec les impératifs de protection stricte du loup, la politique de soutien des activités d'élevage est déterminante pour parvenir à une conciliation des différents enjeux et garantir que nos territoires exprimeront pleinement tous leurs atouts.

La ministre a toutefois été amenée à constater que ces mesures continuent à susciter des controverses. Il lui apparaît donc que ces défis ne peuvent être valablement surmontés et les mesures d'accompagnement et de gestion de l'espèce entièrement comprises que si chacun dispose d'une vision prospective de la présence du loup en France au cours des années à venir.

Je piloterai donc en 2016 une démarche d'évaluation prospective de la situation du loup à l'horizon 2025/2030.

Une expertise collective scientifique et technique sera comprise dans cette évaluation pour définir les conditions de viabilité à long terme du loup sur notre territoire. À partir de ces éléments, seront définis des objectifs sur la présence du loup en France pour les années à venir.

Je souhaite que cette expertise collective soit conduite conjointement par votre établissement et l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS). En effet, l'expertise collective sur l'ours conduite par le MNHN avec le concours de l'ONCFS a permis d'objectiver le besoin de renforcement de la population ursine. Son bien fondé scientifique n'a pas été contesté. C'est la même logique qui doit être suivie pour disposer d'une base scientifique objective s'agissant du loup.

Vous trouverez en annexe les différents éléments du cahier des charges que l'expertise collective devra aborder.

La ministre m'a également informé de son souhait que le Conseil scientifique du patrimoine naturel et de la biodiversité (CSPNB) et le Conseil national de la protection de la nature (CNPN) soient consultés au cours de cette démarche d'évaluation dont la conduite doit être exemplaire : les travaux doivent être fondés sur de solides arguments scientifiques et techniques.

Le CSPNB et le CNPN seront consultés aux dates et selon les modalités convenues avec mes services.

Les résultats de l'expertise collective devront m'être transmis avant le 31 janvier 2017.

Je vous prie d'agréer, Monsieur le Président Directeur Général, l'expression de mes salutations respectueuses.

Adjointe au directeur de l'eau et de la biodiversité

Virginie DUMOULIN-WIECZORKIEWICZ

Annexe

L'expertise collective devra permettre que les éléments suivants soient traités :

- État des lieux des connaissances relatives aux paramètres qui conditionnent la dynamique et la viabilité des populations de loups ;

- Evolution prévisible de la population de loups en France d'ici 2025/2030 en termes de nombre de meutes/loups et de répartition spatiale (faire état des différentes hypothèses possibles, prenant en compte l'intervention (destructions d'individus) ou non sur la population de loups ainsi que les différents niveaux d'intervention possibles) ;

- Définition des paramètres qui conditionnent la viabilité de la population de loups en France ; une analyse des conditions de viabilité génétique de la population de loups devra y être incluse de même qu'une analyse des enjeux de connectivité (au sein de la population présente sur le territoire national ou avec les populations de loups présentes dans d'autres pays) ;

- Sur la base de ces paramètres, objectifs quantitatifs et qualitatifs à atteindre afin que la population de loups en France soit considérée comme viable sur le long terme (taille, structure, distribution,…) ;

- Le cas échéant, lacunes en termes de connaissances pour appréhender les points précédemment évoqués et préconisations d'études en la matière.



Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'ENVIRONNEMENT,
DE L'ÉNERGIE
ET DE LA MER

Cabinet de la Secrétaire d'Etat, chargée de la biodiversité

Paris, le 7 juillet 2016

Discours Barbara POMPILI
Lancement de la démarche prospective d'évaluation de la situation du loup en France sur le long terme
Jeudi 7 juillet 2016

Mesdames, Messieurs,

Comme vous le savez, j'ai décidé, en accord avec Ségolène ROYAL de lancer la démarche d'évaluation prospective de la situation du Loup en France à l'horizon 2025-2030. J'ai tenu à venir ouvrir personnellement la rencontre de ce matin, pour montrer clairement ma détermination à ce que le dossier loup ne soit plus traité au coup par coup mais dans le cadre d'une stratégie claire pour tout le monde.

Les politiques conduites depuis les années 90 ont, comme il est légitime, accompagné le retour du loup, en s'attachant à garantir la préservation de l'espèce et à mettre en place les mesures de soutien aux élevages confrontés à la prédation. Mais il nous faut aller plus loin.

La démarche que je vous propose aujourd'hui comprendra 2 volets : la réalisation d'une expertise collective de façon à disposer des données scientifiques qui doivent rester la base de notre action ; l'élaboration d'une stratégie pour 2025-2030 en concertation avec tous les partenaires concernés.

Une expertise collective scientifique et technique sera comprise dans cette évaluation pour définir

Annexe

L'expertise collective devra permettre que les éléments suivants soient traités :

- État des lieux des connaissances relatives aux paramètres qui conditionnent la dynamique et la viabilité des populations de loups ;

- Evolution prévisible de la population de loups en France d'ici 2025/2030 en termes de nombre de meutes/loups et de répartition spatiale (faire état des différentes hypothèses possibles, prenant en compte l'intervention (destructions d'individus) ou non sur la population de loups ainsi que les différents niveaux d'intervention possibles) ;

- Définition des paramètres qui conditionnent la viabilité de la population de loups en France ; une analyse des conditions de viabilité génétique de la population de loups devra y être incluse de même qu'une analyse des enjeux de connectivité (au sein de la population présente sur le territoire national ou avec les populations de loups présentes dans d'autres pays) ;

- Sur la base de ces paramètres, objectifs quantitatifs et qualitatifs à atteindre afin que la population de loups en France soit considérée comme viable sur le long terme (taille, structure, distribution,…) ;

- Le cas échéant, lacunes en termes de connaissances pour appréhender les points précédemment évoqués et préconisations d'études en la matière.



ANNEXE 2

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'ENVIRONNEMENT,
DE L'ÉNERGIE
ET DE LA MER

Cabinet de la Secrétaire d'Etat, chargée de la biodiversité

Paris, le 7 juillet 2016

Discours Barbara POMPILI
Lancement de la démarche prospective d'évaluation de la situation du loup en France sur le long terme
Jeudi 7 juillet 2016

Mesdames, Messieurs,

Comme vous le savez, j'ai décidé, en accord avec Ségolène ROYAL de lancer la démarche d'évaluation prospective de la situation du Loup en France à l'horizon 2025-2030. J'ai tenu à venir ouvrir personnellement la rencontre de ce matin, pour montrer clairement ma détermination à ce que le dossier loup ne soit plus traité au coup par coup mais dans le cadre d'une stratégie claire pour tout le monde.

Les politiques conduites depuis les années 90 ont, comme il est légitime, accompagné le retour du loup, en s'attachant à garantir la préservation de l'espèce et à mettre en place les mesures de soutien aux élevages confrontés à la prédation. Mais il nous faut aller plus loin.

La démarche que je vous propose aujourd'hui comprendra 2 volets : la réalisation d'une expertise collective de façon à disposer des données scientifiques qui doivent rester la base de notre action ; l'élaboration d'une stratégie pour 2025-2030 en concertation avec tous les partenaires concernés.

Pour préparer cette stratégie, j'ai souhaité qu'un groupe de travail, associant représentants des organisations nationales concernés par le loup, des Ministères en charge de l'Environnement et de l'Agriculture, de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvages (ONCFS) et du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) soit constitué.

Cette journée sera donc essentiellement consacrée à jeter les bases de ce groupe et de définir les conditions du dialogue associant scientifiques, personnels de l'Etat, défenseurs et usagers de la nature, acteurs socio-professionnels, notamment les éleveurs, gestionnaires d'espaces…

Je souhaite aussi rappeler qu'il s'agit d'un sujet de nature politique.

Les politiques sont amenés à se saisir des sujets sous la pression du moment, doivent prendre des décisions dictées par des crises, doivent trancher dans l'instant entre des injonctions contradictoires, parer au plus pressé, et finalement mécontenter tout le monde ou perdre de vue l'objectif à moyen ou long terme.

Sans que cela résolve, au fond, les problèmes.

Trop souvent, faire de la politique sur la question du loup se résume à tenter de s'assurer la bienveillance de telle ou telle catégorie de la population, à communiquer sur des symboles, sans que cela apporte des réponses aux questions de fond qui sont posées.

Le loup est devenu un sujet de crise à répétition. Et si ces crises étaient la conséquence de l'absence d'un diagnostic partagé, et donc de compromis acceptés ?

Faire de la politique, c'est deux choses : c'est répondre aux questions du moment, souvent sous la pression des événements, toujours de manière imparfaite, mais de façon aussi équitable que possible ; c'est ce que tentent de faire les arrêtés fixant les prélèvements dont je signale la parution, pour 2016/2017, au Journal Officiel de ce matin.

Mais faire de la politique, c'est aussi, ce devrait être surtout, se porter garant d'un diagnostic complet, objectif, partagé, c'est tout faire pour dégager des compromis, même si c'est difficile.

J'ai la conviction que la politique a son rôle à jouer sur la question du loup, comme c'est le cas

pour d'autres espèces.

Et peut-être plus encore compte tenu du symbole que représente le loup, compte tenu de l'histoire de cette espèce qui a longtemps été considérée comme devant être purement et simplement éliminée de notre territoire, avant que notre société comprenne à quel point le bon fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes est important, à quel point retrouver équilibre et harmonie entre l'homme et la nature est essentiel. A quel point les grands prédateurs sont indispensables aux écosystèmes.

Il nous faut donc avoir une stratégie.

Cette conviction est également celle de Ségolène Royal, et c'est ce qui nous a amenées d'une part à demander au président du Muséum National d'Histoire Naturelle ainsi qu'au directeur général de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de conduire une expertise collective scientifique et technique. Cette expertise devra dégager les conditions de viabilité à long terme du loup sur notre territoire et établir des scénarios sur l'extension future des populations et des territoires occupés.

Cette expertise sera l'un des dossiers sur lequel le groupe de travail va s'appuyer et c'est la raison pour laquelle il va vous être présenté ce matin.

En ce qui concerne la politique, qui fixe les cadres d'action, il y a la volonté de répondre à deux objectifs : assurer la protection de l'espèce, y compris la reconquête du territoire, et garantir une cohabitation socialement et économiquement acceptable entre le loup et les activités humaines, notamment d'élevage.

Rappeler ces deux objectifs peut sembler une évidence mais dans la réalité, c'est loin d'être vrai.

J'assume pleinement ma volonté : des loups qui vivent en harmonie avec les habitants et les utilisateurs du territoire. Protéger les loups est un objectif incontournable de nos politiques de biodiversité.

Le retour, naturel, du loup dans notre pays n'est pas neutre : d'une part, il marque une avancée majeure, dans un contexte général de perte de biodiversité, on doit s'en féliciter ; mais d'autre part, il serait absurde de le nier, il est synonyme de bouleversements profonds et parfois très douloureux dans la gestion des troupeaux dans les zones concernées.

Si le loup est classé parmi les espèces protégées par les instances internationales compétentes, c'est bien que sa présence même sur notre planète était et demeure souvent menacée. Respecter cette protection du loup est donc une exigence.

Et, dans le même temps, la prise en compte des conséquences du retour du loup, notamment sur l'élevage, ne peuvent être niées et doivent trouver des réponses adaptées, au-delà des mesures ponctuelles d'indemnisation et d'autorisations de tirs d'effarouchement ou de défense qui ne sont que des pis allers.

Comment pourrions-nous assurer la permanence de cette présence du loup si elle ne s'accompagnait pas d'une acceptation sociale, si elle devait demeurer un sujet de polémiques permanentes allant croissant, et potentiellement d'actes désespérés voir délictueux ?

Il y aura toujours des partisans de solutions extrêmes, des ultras.

Mais faire de la politique, dans une démocratie, c'est parier sur l'intelligence collective, c'est penser que les citoyens sont aptes aux compromis, quelle que soit leur implication sur la question, qu'elle soit liée à un intérêt matériel ou à un combat de valeurs.

Et ces compromis ne pourront être pertinents que s'ils sont réalisés sur des fondements scientifiques et techniques solides, que s'ils permettent une gestion de l'espèce différenciée selon les territoires, notamment en fonction de la sensibilité des systèmes d'exploitation des élevages à la prédation du loup, et qu'ils utilisent tous les outils disponibles de la meilleure façon possible, notamment pour protéger les troupeaux des agressions.

C'est l'objet de cette expertise collective loup, qui sera présentée ce matin.

Je tiens à remercier le président du Muséum National d'Histoire Naturelle de nous accueillir ce

matin et d'avoir accepté que le Muséum s'investisse dans cette expertise. Il remplit ainsi pleinement une des 5 missions que lui confèrent ses statuts.

Je remercie également tous les participants pour votre présence et suis persuadée que les échanges qui auront lieu ce matin contribueront à la qualité des travaux à venir.

Les objectifs de l'expertise, les modalités de travail envisagés vont vous être présentés ; cette présentation sera suivie d'un temps d'échange afin de répondre à vos questions et de recueillir toute suggestion utile pour les travaux à venir.

Ma volonté, vous l'avez compris, doit être de sortir d'une gestion au coup par coup, et d'adopter une démarche prospective sur le loup à l'horizon 2025/2030 : la démarche que vous engagez aujourd'hui doit donc permettre de fixer des objectifs à atteindre et de définir des méthodes de travail, sur des bases scientifiques et techniques solides, et ceci sur chacun des sujets devant être traités.

Jusqu'ici, les mesures de suivi permettent d'évaluer les effectifs et les zones de présence. Mais il faut aller plus loin, élaborer des scénarios d'évolution, car la situation actuelle n'est pas viable dans le temps.

Nous savons tous que le coût de l'indemnisation des dégâts causés aux élevages croît d'année en année, au risque d'atteindre dans un avenir proche des niveaux où elle ne sera plus finançable.

Nous procédons à la mise en place de mesures de protection : c'est indispensable. Mais il faut en établir un bilan qui observe et analyse leur mise en œuvre, qui évalue leur efficacité technique, qui établisse si les mesures d'indemnisation sont bien accompagnées de mesures de protection.

Le nombre d'animaux susceptibles d'être tirés augmente d'année en année : ce ne peut être la seule réponse, nous ne pouvons pas considérer que ce serait le simple corollaire de l'augmentation des populations : chacun constate que l'opinion publique ne l'accepte pas. Et

pourtant les éleveurs, de leur côté, nous disent qu'il faudrait aller encore plus loin.

Nous voyons bien à quel point nous avons, tous, besoin d'évoluer dans notre appréhension de la question du loup et des moyens d'assurer protection de l'espèce et maintien du pastoralisme.

Désormais, il nous faut aborder une nouvelle étape : celle d'une cohabitation durable et acceptable entre le loup et les activités humaines, ce qui suppose d'anticiper l'évolution des populations, leur arrivée sur de nouveaux territoires dont les sensibilités face au loup sont différentes, d'imaginer des moyens d'accompagnement qui doivent s'adapter en conséquence et peut être, aussi, une autre façon de vivre les activités d'élevage tout en garantissant le maintien du pastoralisme.

Tout autant que le respect d'une espèce protégée, la préservation du dynamisme des secteurs d'élevage, qui constitue une richesse pour nos territoires, doit être pour nous, pour vous, une obsession.

Ségolène ROYAL et moi-même souhaitons que du groupe de travail qui se réunit cet après-midi émergent des propositions ou des pistes de travail : elles seront le résultat d'échanges entre tous les participants sur la base des constats effectués, des données recueillies et exploitées par le groupe d'études, mais aussi des positions de chacune des organisations représentées, qui ont toutes leur légitimité.

Le Conseil Scientifique du Patrimoine Naturel et de la Biodiversité (CSPNB) et le Conseil National de la Protection de la Nature (CNPN) seront à même de fournir des recommandations pour la conduite de l'expertise collective. Bien entendu, ce groupe de travail sera régulièrement informé et consulté lors de l'avancement de l'expertise collective.

Les résultats des travaux de l'expertise collective et du groupe de travail sont attendus pour le début de l'année 2017. Ils devront permettre de définir les actions et les axes de travail qu'il sera pertinent de mettre en œuvre au cours des prochaines années.

Le directeur de l'eau et de la biodiversité, François Mitteault, va expliciter maintenant les objectifs techniques de l'expertise collective. Puis le MNHN et l'ONCFS présenteront quelques

éléments de contexte et détailleront les modalités de travail de l'expertise.

S'en suivront alors des échanges que je souhaite à tous fructueux. Je remercie Monsieur LE MAHO d'avoir bien voulu les animer et d'en faire la synthèse.

Il est de tradition qu'une Ministre en déplacement donne une ou plusieurs bonnes nouvelles. Je ne vais pas y manquer. Elles concernent les éleveurs.

Les indemnisations des dégâts, qui n'étaient plus payées depuis le début de l'année, ne seront plus bloquées pour une raison administrative. Je trouve cette situation insupportable, c'est pourquoi j'ai agi dès que j'en ai eu connaissance.

Je peux donc vous annoncer que les premiers virements seront effectués avant la fin de ce mois et que les 580 dossiers, représentant 710 208,84 euros, vont être réglés rapidement.

En outre, le solde des aides pour les mesures de protection mises en place en 2015 sera également versé d'ici la fin du mois. Et les difficultés rencontrées ne se reproduiront plus pour 2016, les outils étant maintenant opérationnels.

Et puis, pour terminer, je vous informe que le Directeur de l'ONCFS a pratiquement terminé de solder le contentieux syndical et devrait prochainement disposer des données de recensement des loups.

Encore merci de votre présence, du travail que vous allez effectuer dans le meilleur intérêt de la biodiversité, et des activités rurales, particulièrement l'élevage d'ovins.

Contact presse :
Eric FALLOURD : 01 40 81 88 60 – 06 34 17 59 75

244, boulevard Saint-Germain – 75007 PARIS

www.developpement-durable.gouv.fr
@ecologiEnergie

Pour préparer cette stratégie, j'ai souhaité qu'un groupe de travail, associant représentants des organisations nationales concernés par le loup, des Ministères en charge de l'Environnement et de l'Agriculture, de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvages (ONCFS) et du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) soit constitué.

Cette journée sera donc essentiellement consacrée à jeter les bases de ce groupe et de définir les conditions du dialogue associant scientifiques, personnels de l'Etat, défenseurs et usagers de la nature, acteurs socio-professionnels, notamment les éleveurs, gestionnaires d'espaces…

Je souhaite aussi rappeler qu'il s'agit d'un sujet de nature politique.

Les politiques sont amenés à se saisir des sujets sous la pression du moment, doivent prendre des décisions dictées par des crises, doivent trancher dans l'instant entre des injonctions contradictoires, parer au plus pressé, et finalement mécontenter tout le monde ou perdre de vue l'objectif à moyen ou long terme.

Sans que cela résolve, au fond, les problèmes.

Trop souvent, faire de la politique sur la question du loup se résume à tenter de s'assurer la bienveillance de telle ou telle catégorie de la population, à communiquer sur des symboles, sans que cela apporte des réponses aux questions de fond qui sont posées.

Le loup est devenu un sujet de crise à répétition. Et si ces crises étaient la conséquence de l'absence d'un diagnostic partagé, et donc de compromis acceptés ?

Faire de la politique, c'est deux choses : c'est répondre aux questions du moment, souvent sous la pression des événements, toujours de manière imparfaite, mais de façon aussi équitable que possible ; c'est ce que tentent de faire les arrêtés fixant les prélèvements dont je signale la parution, pour 2016/2017, au Journal Officiel de ce matin.

Mais faire de la politique, c'est aussi, ce devrait être surtout, se porter garant d'un diagnostic complet, objectif, partagé, c'est tout faire pour dégager des compromis, même si c'est difficile.

J'ai la conviction que la politique a son rôle à jouer sur la question du loup, comme c'est le cas

pour d'autres espèces.

Et peut-être plus encore compte tenu du symbole que représente le loup, compte tenu de l'histoire de cette espèce qui a longtemps été considérée comme devant être purement et simplement éliminée de notre territoire, avant que notre société comprenne à quel point le bon fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes est important, à quel point retrouver équilibre et harmonie entre l'homme et la nature est essentiel. A quel point les grands prédateurs sont indispensables aux écosystèmes.

Il nous faut donc avoir une stratégie.

Cette conviction est également celle de Ségolène Royal, et c'est ce qui nous a amenées d'une part à demander au président du Muséum National d'Histoire Naturelle ainsi qu'au directeur général de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de conduire une expertise collective scientifique et technique. Cette expertise devra dégager les conditions de viabilité à long terme du loup sur notre territoire et établir des scénarios sur l'extension future des populations et des territoires occupés.

Cette expertise sera l'un des dossiers sur lequel le groupe de travail va s'appuyer et c'est la raison pour laquelle il va vous être présenté ce matin.

En ce qui concerne la politique, qui fixe les cadres d'action, il y a la volonté de répondre à deux objectifs : assurer la protection de l'espèce, y compris la reconquête du territoire, et garantir une cohabitation socialement et économiquement acceptable entre le loup et les activités humaines, notamment d'élevage.

Rappeler ces deux objectifs peut sembler une évidence mais dans la réalité, c'est loin d'être vrai.

J'assume pleinement ma volonté : des loups qui vivent en harmonie avec les habitants et les utilisateurs du territoire. Protéger les loups est un objectif incontournable de nos politiques de biodiversité.

Le retour, naturel, du loup dans notre pays n'est pas neutre : d'une part, il marque une avancée majeure, dans un contexte général de perte de biodiversité, on doit s'en féliciter ; mais d'autre part, il serait absurde de le nier, il est synonyme de bouleversements profonds et parfois très douloureux dans la gestion des troupeaux dans les zones concernées.

Si le loup est classé parmi les espèces protégées par les instances internationales compétentes, c'est bien que sa présence même sur notre planète était et demeure souvent menacée. Respecter cette protection du loup est donc une exigence.

Et, dans le même temps, la prise en compte des conséquences du retour du loup, notamment sur l'élevage, ne peuvent être niées et doivent trouver des réponses adaptées, au-delà des mesures ponctuelles d'indemnisation et d'autorisations de tirs d'effarouchement ou de défense qui ne sont que des pis allers.

Comment pourrions-nous assurer la permanence de cette présence du loup si elle ne s'accompagnait pas d'une acceptation sociale, si elle devait demeurer un sujet de polémiques permanentes allant croissant, et potentiellement d'actes désespérés voir délictueux ?

Il y aura toujours des partisans de solutions extrêmes, des ultras.

Mais faire de la politique, dans une démocratie, c'est parier sur l'intelligence collective, c'est penser que les citoyens sont aptes aux compromis, quelle que soit leur implication sur la question, qu'elle soit liée à un intérêt matériel ou à un combat de valeurs.

Et ces compromis ne pourront être pertinents que s'ils sont réalisés sur des fondements scientifiques et techniques solides, que s'ils permettent une gestion de l'espèce différenciée selon les territoires, notamment en fonction de la sensibilité des systèmes d'exploitation des élevages à la prédation du loup, et qu'ils utilisent tous les outils disponibles de la meilleure façon possible, notamment pour protéger les troupeaux des agressions.

C'est l'objet de cette expertise collective loup, qui sera présentée ce matin.

Je tiens à remercier le président du Muséum National d'Histoire Naturelle de nous accueillir ce

matin et d'avoir accepté que le Muséum s'investisse dans cette expertise. Il remplit ainsi pleinement une des 5 missions que lui confèrent ses statuts.

Je remercie également tous les participants pour votre présence et suis persuadée que les échanges qui auront lieu ce matin contribueront à la qualité des travaux à venir.

Les objectifs de l'expertise, les modalités de travail envisagés vont vous être présentés ; cette présentation sera suivie d'un temps d'échange afin de répondre à vos questions et de recueillir toute suggestion utile pour les travaux à venir.

Ma volonté, vous l'avez compris, doit être de sortir d'une gestion au coup par coup, et d'adopter une démarche prospective sur le loup à l'horizon 2025/2030 : la démarche que vous engagez aujourd'hui doit donc permettre de fixer des objectifs à atteindre et de définir des méthodes de travail, sur des bases scientifiques et techniques solides, et ceci sur chacun des sujets devant être traités.

Jusqu'ici, les mesures de suivi permettent d'évaluer les effectifs et les zones de présence. Mais il faut aller plus loin, élaborer des scénarios d'évolution, car la situation actuelle n'est pas viable dans le temps.

Nous savons tous que le coût de l'indemnisation des dégâts causés aux élevages croît d'année en année, au risque d'atteindre dans un avenir proche des niveaux où elle ne sera plus finançable.

Nous procédons à la mise en place de mesures de protection : c'est indispensable. Mais il faut en établir un bilan qui observe et analyse leur mise en œuvre, qui évalue leur efficacité technique, qui établisse si les mesures d'indemnisation sont bien accompagnées de mesures de protection.

Le nombre d'animaux susceptibles d'être tirés augmente d'année en année : ce ne peut être la seule réponse, nous ne pouvons pas considérer que ce serait le simple corollaire de l'augmentation des populations : chacun constate que l'opinion publique ne l'accepte pas. Et

pourtant les éleveurs, de leur côté, nous disent qu'il faudrait aller encore plus loin.

Nous voyons bien à quel point nous avons, tous, besoin d'évoluer dans notre appréhension de la question du loup et des moyens d'assurer protection de l'espèce et maintien du pastoralisme.

Désormais, il nous faut aborder une nouvelle étape : celle d'une cohabitation durable et acceptable entre le loup et les activités humaines, ce qui suppose d'anticiper l'évolution des populations, leur arrivée sur de nouveaux territoires dont les sensibilités face au loup sont différentes, d'imaginer des moyens d'accompagnement qui doivent s'adapter en conséquence et peut être, aussi, une autre façon de vivre les activités d'élevage tout en garantissant le maintien du pastoralisme.

Tout autant que le respect d'une espèce protégée, la préservation du dynamisme des secteurs d'élevage, qui constitue une richesse pour nos territoires, doit être pour nous, pour vous, une obsession.

Ségolène ROYAL et moi-même souhaitons que du groupe de travail qui se réunit cet après-midi émergent des propositions ou des pistes de travail : elles seront le résultat d'échanges entre tous les participants sur la base des constats effectués, des données recueillies et exploitées par le groupe d'études, mais aussi des positions de chacune des organisations représentées, qui ont toutes leur légitimité.

Le Conseil Scientifique du Patrimoine Naturel et de la Biodiversité (CSPNB) et le Conseil National de la Protection de la Nature (CNPN) seront à même de fournir des recommandations pour la conduite de l'expertise collective. Bien entendu, ce groupe de travail sera régulièrement informé et consulté lors de l'avancement de l'expertise collective.

Les résultats des travaux de l'expertise collective et du groupe de travail sont attendus pour le début de l'année 2017. Ils devront permettre de définir les actions et les axes de travail qu'il sera pertinent de mettre en œuvre au cours des prochaines années.

Le directeur de l'eau et de la biodiversité, François Mitteault, va expliciter maintenant les objectifs techniques de l'expertise collective. Puis le MNHN et l'ONCFS présenteront quelques

éléments de contexte et détailleront les modalités de travail de l'expertise.

S'en suivront alors des échanges que je souhaite à tous fructueux. Je remercie Monsieur LE MAHO d'avoir bien voulu les animer et d'en faire la synthèse.

Il est de tradition qu'une Ministre en déplacement donne une ou plusieurs bonnes nouvelles. Je ne vais pas y manquer. Elles concernent les éleveurs.

Les indemnisations des dégâts, qui n'étaient plus payées depuis le début de l'année, ne seront plus bloquées pour une raison administrative. Je trouve cette situation insupportable, c'est pourquoi j'ai agi dès que j'en ai eu connaissance.

Je peux donc vous annoncer que les premiers virements seront effectués avant la fin de ce mois et que les 580 dossiers, représentant 710 208,84 euros, vont être réglés rapidement.

En outre, le solde des aides pour les mesures de protection mises en place en 2015 sera également versé d'ici la fin du mois. Et les difficultés rencontrées ne se reproduiront plus pour 2016, les outils étant maintenant opérationnels.

Et puis, pour terminer, je vous informe que le Directeur de l'ONCFS a pratiquement terminé de solder le contentieux syndical et devrait prochainement disposer des données de recensement des loups.

Encore merci de votre présence, du travail que vous allez effectuer dans le meilleur intérêt de la biodiversité, et des activités rurales, particulièrement l'élevage d'ovins.

Contact presse :
Eric FALLOURD : 01 40 81 88 60 – 06 34 17 59 75

244, boulevard Saint-Germain – 75007 PARIS

www.developpement-durable.gouv.fr
@ecologiEnergie