

Un suivi à double niveau pour évaluer les changements dans le temps et l'espace de la population de loups colonisateurs en France

Published by Associazione Teriologica Italiana	Online first – 2012
Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy	
Available online at:	
http://www.italian-journal-of-mammalogy.it/article/view/4559/pdf	doi:10.4404/hystrix-23.1-4559

Research Article

A dual frame survey to assess time- and space-related changes of the colonizing wolf population in France

Christophe DUCHAMP^{a,*}, Jérôme BOYER^b, Pierre-Emmanuel BRIAUDET^b, Yannick LEONARD^a, Perrine MORIS^c, Alain BATAILLE^c, Thierry DAHIER^a, Gilles DELACOUR^d, Gérard MILLISHER^d, Christian MIQUEL^e, Carole POILLOT^e, Eric MARBOUTIN^b

^aOffice national de la chasse et de la faune sauvage, Applied Research Unit on Predator and Depredator species, Parc Micropolis, F-05000 Gap, France

^bOffice national de la chasse et de la faune sauvage, Applied Research Unit on Predator and Depredator species, ZI Mayencin, F-38600 Gières, France

^cOffice national de la chasse et de la faune sauvage, Délégation régionale Languedoc Roussillon, F-66500 Prades, France

^dParc national du Mercantour, 6 Allée d'Italie, F-06000 Nice cedex 06, France

^eLaboratoire d'écologie Alpine, CNRS UMR 5551, Université J. Fourier, F-38000 Grenoble, France

Résumé

Le rétablissement du loup en France date de 1992, à la suite de l'expansion naturelle de l'aire de répartition de la population Italienne restante depuis la fin des années 1960. Face à un niveau élevé d'interactions entre les loups et l'élevage ovin, les décideurs ont dû rapidement trouver un équilibre entre la nécessité de gérer les déprédations du bétail et la conservation des loups en tant qu'espèce protégée. Les autorités Françaises avaient donc besoin d'une évaluation fiable de l'évolution de l'aire de répartition et des effectifs de l'espèce, ainsi que d'un suivi fiable des déprédations sur le bétail, autant de variables clés à intégrer dans le processus décisionnel gouvernemental. **En raison de leur comportement insaisissable, de leur grande mobilité et de leur territorialité, l'application d'un plan d'échantillonnage aléatoire standard à la surveillance d'une population de loups ne donnerait pratiquement aucune chance de recueillir des indices de présence.** Afin d'augmenter la **délectabilité**, nous utilisons une enquête à double niveau basée sur **deux échelles spatiales** (« aire de population » et « unité de reproduction ») investiguées séquentiellement grâce à un réseau d'experts en loups spécifiquement formés et répartis sur 80000 km² pour collecter les données. **Premièrement**, une enquête extensive sur les indices à grande échelle fournit des données dites transversales (ensemble d'indices provenant d'individus inconnus pour une année donnée), permettant ainsi la détection de nouvelles occurrences de loups, de nouvelles formations de meutes, et la documentation de tendances géographiques. **Deuxièmement**, une étude intensive des indices à l'intérieur de chaque territoire de loup détecté, basée sur des sessions standard de suivi dans la neige et de simulation de hurlements de l'espèce, fournit des indicateurs du **modèle démographique** pouvant être mis à jour annuellement. La combinaison avec un suivi moléculaire non invasif fournit des données **longitudinales** pour développer des modèles de marquage-recapture et estimer les taux vitaux, la taille de la population et le taux de croissance, tout en tenant compte des probabilités de détection. Ces dernières sont utilisées à leur tour pour contrôler la

fiabilité des proxies et pour mettre en œuvre des modèles démographiques avec des paramètres de population locaux. Enfin, les schémas d'activité des loups en relation avec la dynamique prédateur-proie sont étudiés par le biais d'une étude pilote réalisée avec des loups et quatre proies ongulés équipés de colliers émetteurs. Une attention particulière est accordée à la vérification de la fiabilité des données des indices de présence, ainsi qu'à l'amélioration du rapport coût-efficacité du suivi. Enfin, ces résultats sont également utilisés par le gouvernement comme l'un des éléments du processus décisionnel relatif à la gestion de la coexistence avec les loups.

INTRODUCTION

Les loups se sont reconstitués dans les Alpes Françaises depuis le début des années 1990, suite à l'expansion de l'aire de répartition de la population Italienne (Lucchini et al., 2004 ; Ciucci et al., 2009). La génétique non invasive a suggéré un flux génétique unidirectionnel des Apennins vers les Alpes avec un petit nombre de fondateurs, expliquant la diversité génétique actuelle de la population Alpine (Fabbri et al., 2007). Le rétablissement du loup en France a lieu dans une zone d'activité agricole intensive avec de grands troupeaux de moutons qui paissent dans les pâturages d'été. Il en résulte de fortes interactions entre la présence du loup et les activités d'élevage ovin. Le premier objectif des autorités Françaises était d'obtenir des estimations fiables de la distribution, des tendances de la population et des niveaux de déprédation du loup, afin de pouvoir fonder le processus décisionnel sur des mises à jour annuelles de l'état de conservation de l'espèce. Le plan d'action national sur le loup (MEDEEM, MAP, 2008) vise à répondre aux exigences des directives Européennes relatives à la conservation du loup (Conseil de l'Europe, 1992), tout en permettant à l'élevage ovin d'être économiquement et socialement viable.

Suivant les recommandations de Pollock et al. (2002), le choix du système de suivi est conçu pour fournir (1) des estimations robustes de la dynamique de la population (par exemple, l'abondance, les tendances de l'aire de répartition, les taux de survie, etc.), et (2) des mises à jour annuelles de l'état de conservation de cette espèce protégée, comme base pour la gestion. Le système de surveillance doit également permettre des détections et des rapports rapides des vagabonds en dispersion dans les zones nouvellement colonisées, afin que les décideurs puissent anticiper politiquement les réactions sociales et mettre en œuvre des actions de gestion (par exemple, des mesures préventives pour diminuer les taux d'attaque sur le bétail).

Le suivi des grands carnivores est notoirement difficile car ils sont insaisissables, se présentent en faibles densités, bien qu'ils soient regroupés dans l'espace en raison de leur comportement territorial (par exemple les meutes), et sont capables de se disperser sur des centaines de kilomètres en quelques semaines (Boyd et Pletscher, 1999). **Trouver un loup, ou simplement un indice de sa présence sur son territoire, signifie avoir affaire à des événements statistiques rares.** La radio-télémetrie est largement utilisée dans le monde pour le suivi de petites populations de loups ou (sur des sites d'étude spécifiques) pour estimer la taille des territoires et des meutes (Jedrzejewski et al., 2001), documenter les schémas de dispersion (Kojola et al., 2006), le statut de reproduction (Ausband et al., 2010) ou les taux de prédation (Sand et al., 2005). Mais ces techniques invasives ne sont généralement pas adaptées au suivi d'une population dans son ensemble (Kunkel et al., 2005) en raison de l'intensité de la main-d'œuvre et du coût élevé des méthodes qui ne peuvent couvrir un nombre suffisant d'animaux marqués à grande échelle. C'est pourquoi la surveillance non invasive (c'est-à-dire ne nécessitant pas la manipulation de l'animal) est généralement préférée car

elle est plus efficace au niveau de la population pour les espèces insaisissables (Linnell et al, 1998 ; Long et al., 2008).

La capacité à détecter des patrons géographiques ou démographiques est fonction à la fois de l'étendue et du grain des enquêtes d'échantillonnage (Wiens, 1989). Par conséquent, la surveillance du loup nécessite de travailler à différentes échelles spatiales. Une approche à grande échelle spatiale est nécessaire pour cibler l'ensemble de la population, y compris les individus territoriaux et les disperseurs, afin d'évaluer de manière fiable les tendances démographiques et géographiques de la population. Cependant, une échelle spatiale plus petite est également nécessaire pour étudier spécifiquement la dynamique démographique au sein des unités de reproduction (meute) et, à partir de ce sous-ensemble de données, pour dériver des approximations des tendances démographiques de la population d'une manière rentable en ce qui concerne l'effort de terrain.

Nous proposons une enquête à **double niveau** basée sur une collecte de données séquentielle (sensu Christman 2004) impliquant d'abord une enquête extensive à grande échelle (niveau « **population** ») et ensuite une enquête intensive à petite échelle (niveau « **unité de reproduction** ») une fois qu'une règle de décision a été prise au premier niveau. Un réseau spatialement contrôlé de personnes de terrain formées à la détection des indices de présence nous permet de compiler deux sources de données - c'est-à-dire **transversales** et **longitudinales** - toutes deux collectées à chaque échelle spatiale. Le présent article décrit comment le programme de surveillance est mis en œuvre, quel type de données est collecté et comment ces données sont utilisées pour évaluer l'état de conservation du loup dans les Alpes Françaises et pour alimenter le processus décisionnel pour définir les actions de gestion.

MATERIAUX ET METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude (Fig. 3a) couvre toute la partie Française des formations Alpines et préalpines (de 4°44'E, 43° 05'N à 7°05'E, 46°20'N). Les zones montagneuses sont principalement concernées, mais les bas-fonds sont également inclus. L'habitat (comprenant des forêts de conifères, des arbustes et des pâturages) est influencé par le climat méditerranéen dans le sud, tandis que l'habitat dans la partie nord de la zone d'étude est continental avec des forêts mixtes, des pâturages Alpines et des montagnes rocheuses.

Le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le mouflon (*Ovis ammon*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf (*Cervus elaphus*), le bouquetin (*Capra ibex*), le sanglier (*Sus scrofa*) et le mouton domestique (*Ovis aries*), sont les principales espèces constituant la communauté des proies. L'élevage ovin est une activité agricole majeure avec environ 900 000 moutons élevés pour la production de viande (Ernault et al., 2001). Cette pratique est basée sur une utilisation extensive des pâturages naturels de montagne pendant la période estivale (transhumance). L'élevage ovin en plein air peut avoir lieu toute l'année dans les régions méridionales de la zone d'étude, alors qu'il est limité à une période de 3-4 mois (été) dans la partie nord des Alpes.

Conception de l'enquête de suivi

Le suivi du loup en France est réalisé depuis la première confirmation de la présence de l'espèce en 1992 (Houard et Lequette, 1993 ; Valière et al., 2003). Ce suivi vise à étudier la dynamique des populations de l'espèce afin d'évaluer son état de conservation.

Comme l'estimation des paramètres de la dynamique des populations nécessite généralement un suivi à long terme, elle ne correspond pas toujours à la question de la gestion d'une espèce aussi controversée qui nécessite des mises à jour annuelles de l'état de la population. Nous combinons donc différentes sources de données (Fig. 1) pour répondre à la fois aux problèmes de gestion et de dynamique de la population : 1) les données **transversales** - c'est-à-dire l'échantillonnage d'un ensemble d'individus inconnus à un moment donné - permettent d'estimer les changements d'une année à l'autre dans l'aire de répartition de l'espèce ou les nouvelles formations de meutes, et 2) les données **longitudinales** - c'est-à-dire les observations répétées d'individus connus dans le temps - sont nécessaires pour contrôler les variations de la probabilité de détection, pour estimer les taux de croissance démographique et les taux de survie, qui peuvent ensuite alimenter les modèles démographiques. Les résultats des modèles démographiques peuvent à leur tour être mis en œuvre dans les questions de gestion, par exemple lors de la calibration des proxys dérivés des ensembles de données transversales.

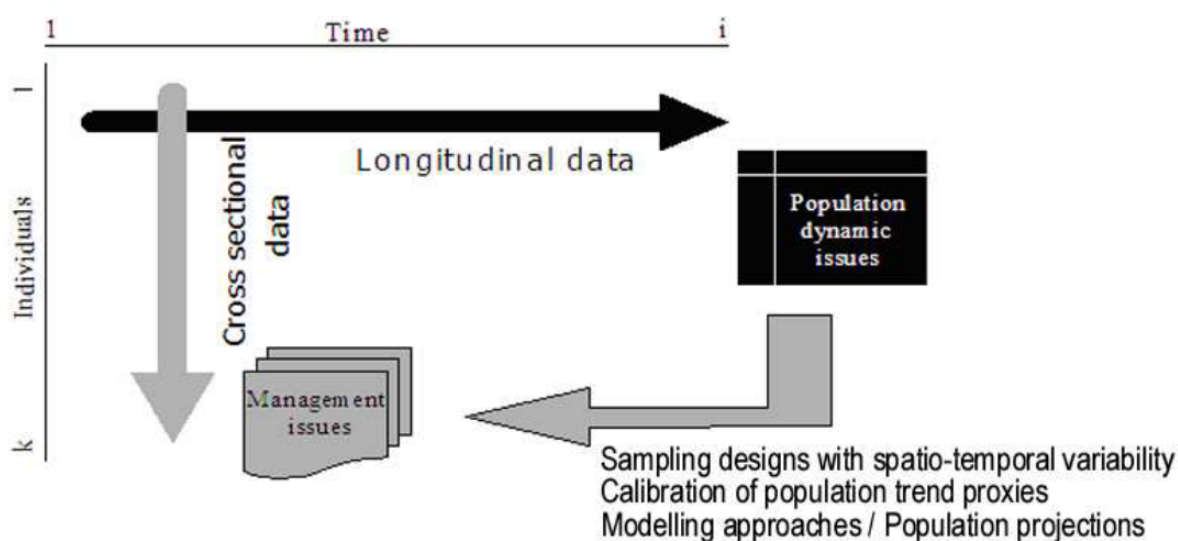


Figure 1 - Étude de deux sources de données différentes afin d'atteindre à la fois les exigences de gestion et des résultats robustes de dynamique de population à utiliser dans le processus de prise de décision

La collecte d'ensembles de données **transversales** et **longitudinales** est basée sur un réseau d'observateurs de terrain spécifiquement formés lors d'un cours de 3 jours, couvrant l'identification des espèces et les méthodes de relevé des indices. Nous avons porté une attention particulière à la mise en commun des différents milieux socioprofessionnels (écologie, environnement, agriculture, chasse) des experts. Cela a permis d'améliorer l'acceptation sociale des résultats, tout en augmentant les chances de détecter toute présence de loup, puisque les membres ont des habitudes d'activités de terrain différentes. Ces experts de terrain ($n = 1024$ en 2009) proviennent d'organisations gouvernementales ou non gouvernementales (services de la chasse et de la faune sauvage, parcs, associations de chasse, offices forestiers, naturalistes, agriculteurs, etc.). Le noyau technique est composé à 67% de professionnels de la faune sauvage issus d'agences gouvernementales, qui sont disponibles à tout moment. Parmi les ONG, 10% sont des professionnels, les 23% restants sont des personnes qui ne revendiquent aucune appartenance à une OG ou une ONG liée à la faune sauvage, comme les chasseurs, les naturalistes, les guides de montagne ou les bergers (Fig. 2).

Pour optimiser le rapport coût/bénéfice de l'effort d'enquête, le réseau d'experts de terrain est mis en place de manière séquentielle dans l'espace, en fonction de la séquence des indices de loup

documentés. Tout d'abord, un suivi de base est effectué dans tous les districts exempts de loups, sur la base des gardes-chasse de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) déjà déployés dans toute la France pour la politique environnementale et le suivi de la faune ($n = 10-18$ par département administratif de taille moyenne $S = 5718 \text{ km}^2$, $SE = 198$). Malgré une pression d'échantillonnage aussi faible, ils peuvent détecter de nouvelles occurrences puisqu'ils sont régulièrement répartis dans l'espace pour leurs activités quotidiennes de faune sauvage en extérieur (surveillance ou politique). Une fois qu'un loup errant est régulièrement détecté à un endroit donné (c'est-à-dire qu'il n'est plus dispersant), des sessions de formation ($n = 30-70$ volontaires) sont organisées pour augmenter l'effort d'enquête afin d'appliquer l'enquête de suivi à double cadre suivante. Chaque année, d'autres volontaires sont formés, de sorte que leur nombre augmente régulièrement. L'activité du réseau est coordonnée et promue au niveau régional par un référent loup chargé de contrôler la fiabilité technique de chaque indice de présence rapporté, selon une approche standardisée (voir « relevé d'indices et suivi moléculaire »). L'ensemble des données collectées est mutualisé au sein d'une base de données unique, gérée par notre équipe de recherche ONCFS.

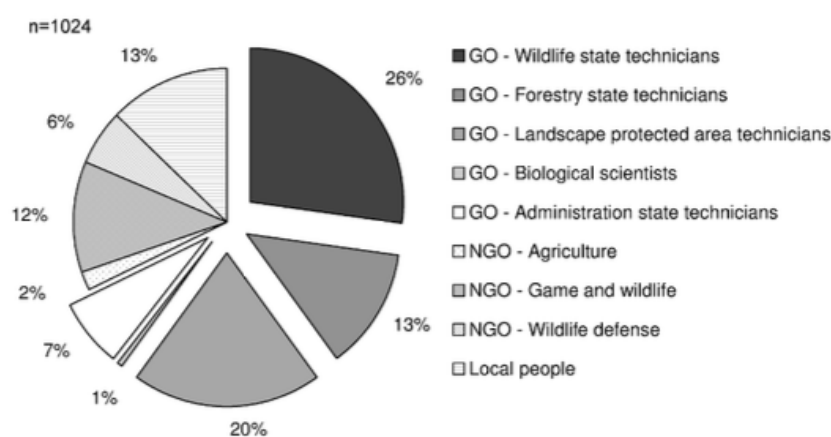


Figure 2 - Origine socioprofessionnelle des experts appartenant au Réseau Loup/Lynx (N= 1024 personnes en 2009)

L'évaluation de l'état de conservation d'une espèce nécessite l'estimation d'un large panel de paramètres démographiques tels que les flux génétiques, la tendance du nombre d'unités de reproduction ou de l'étendue de la population, l'estimation des domaines vitaux de chaque meute, etc. Cependant, tous ces paramètres peuvent nécessiter une investigation à différentes échelles spatiales. Cependant, tous ces paramètres peuvent nécessiter une étude à différentes échelles spatiales. En raison de contraintes logistiques, on peut être contraint de stratifier le plan d'échantillonnage à un nombre limité d'échelles spatiales différentes pour s'adapter à la biologie de l'espèce a minima. Nous avons défini deux échelles spatiales : i) l'échelle « aire de répartition de la population » qui vise à enregistrer les nouvelles occurrences de loups et à surveiller l'aire de répartition dans le temps et ii) l'échelle « unité de reproduction » qui vise à étudier les estimations de la dynamique de la population (Tab. 1).

L'enquête de surveillance à double cadre est basée sur ces deux échelles spatiales, étudiées l'une après l'autre (Tab. 1). Premièrement, une enquête par indice étendue et opportuniste est menée tout au long de l'année par les experts de terrain sur l'ensemble de l'aire de répartition de la population (appelée ci-après « échelle de la population »). L'effort d'échantillonnage n'est pas contrôlé de manière quantitative mais est organisé spatialement, en se concentrant sur la distribution des experts sur la zone à étudier afin d'avoir le moins de zones possibles sans aucun

Tableau 1 - Questions relatives à la dynamique de la population de loups étudiées par le biais d'un modèle de surveillance de la population de loups dépendant de l'échelle, combiné à deux collectes de données

	Cross-sectional data frame	Longitudinal data frame
“Population range” scale	Detecting new area of presence Detecting pack formation	Dispersal pattern Genetic structure Survival rates and Population size
“Reproductive unit” scale	Proxies of demographic population trend (minimum wintering pack size, reproduction occurrence...)	Home ranges and activity patterns Predation pressure Pack social structure

expert. Cette enquête extensive vise à détecter de nouvelles présences de loups, qu'elles soient documentées par un fait concret (photographie, analyse génétique) ou par d'autres indices de présence (observation visuelle, déprédation sur le bétail, proies sauvages, empreintes, etc.) Pour vérifier l'étendue de la zone échantillonnée en fonction de la distribution spatiale des experts, nous avons analysé la distribution de fréquence des distances euclidiennes entre chaque indice de présence géo-référencé et la position connexe du lieu de résidence de l'expert qui l'a recueilli. La distance moyenne et les limites de confiance à 95% associées sont calculées et la limite supérieure est ensuite utilisée comme une zone tampon autour du domicile de chaque expert pour cartographier la couverture la plus probable du réseau. La carte a pour but de montrer si la distribution des experts dans l'espace est pertinente pour surveiller la distribution géographique de l'espèce sur la majeure partie de l'aire de répartition de la population (c'est-à-dire la zone Alpine) ou non. Nous avons estimé la tendance de la distribution géographique (EDR) en utilisant la projection de chaque indice de présence en tenant compte des différentes tailles et formes de grille. Étant donné que le choix des types de cellules et des unités peut influencer la tendance de l'aire de distribution (Marboutin et al., 2010), le changement annuel de l'aire de distribution estimée (EDR) est évalué comme les déviations moyennes pour chaque année par rapport à l'EDR moyenne sur toutes les années et 4 types de cellules (tampon et forme de grille de 6, 25, 50 et 100 km²) d'unités d'aires de cellules.

A ce stade, le coût spécifique consacré à la **détection** de la présence du loup peut difficilement être quantifié en raison de la nature **opportuniste** de l'enquête. En dehors du contrôle systématique de chaque déprédation in situ qui nécessite en moyenne 59 (écart-type = 21) jour × homme × loup et territoire⁻¹ × année⁻¹, tous les autres indices de présence sont relevés « gratuitement » lors de l'ensemble des enquêtes de politique faunistique ou lors d'autres activités de plein air (chasse, ski de montagne...).

Dès que des indices de présence du loup ont été enregistrés au cours de deux hivers consécutifs sur un site donné (avec au moins une identification génétique), il s'agit alors d'une zone de présence sédentaire de l'espèce, c'est-à-dire un territoire détenu par un loup seul, un couple ou une meute. **La présence détectée pendant deux hivers consécutifs constitue la règle de décision pour passer à la deuxième étape de la surveillance.** Une enquête intensive est alors menée au sein de chacun de ces territoires de loups (appelés ci-après « échelle de l'unité de reproduction ») une fois identifiés par la première étape. L'effort d'échantillonnage est alors contrôlé spatialement et quantitativement, avec un schéma d'échantillonnage explicite pour le suivi de la neige (échantillonnage par transects) en hiver et le hurlement des loups (échantillonnage ponctuel) en été. L'enquête d'hiver (de novembre à mars) vise à enregistrer les tailles minimales des meutes, c'est-à-dire le nombre minimal le plus élevé de membres de meute détectés alors qu'ils se déplacent ensemble, et la composition de la meute (basée sur une génétique non invasive utilisant des fèces et des urines collectées le long

des transects). Les sessions de suivi dans la neige sont effectuées 48 heures après chaque chute de neige, en ski ou en raquettes, en utilisant des itinéraires régulièrement répartis afin d'échantillonner l'ensemble du territoire attendu des loups et d'optimiser la détection des traces (Linnell et al., 2007 ; Beier et Cunningham, 1996), tout en garantissant la sécurité des personnes contre les risques d'avalanche. La densité des transects varie de $1/30 \text{ km}^2$ à $1/50 \text{ km}^2$, et la longueur moyenne des transects est d'environ 12 km. Les transects sont répétés au moins 2 à 6 fois par hiver, le nombre de répétitions variant selon les sites en fonction de la récurrence locale des conditions favorables à la détection des indices. Une fois qu'une piste de loup est rencontrée, le transect est laissé si les loups ne le suivent pas, et nous suivons leurs traces aussi longtemps que possible pour favoriser l'enregistrement d'éventuelles informations supplémentaires (taille du groupe, collecte de crottes ou restes de proies). En procédant ainsi, nous ne sommes pas en mesure de calculer le nombre total de km échantillonnés (puisque toutes les personnes impliquées n'utilisent pas de « tracker » GPS). La distribution du nombre minimum d'animaux différents le long de chaque piste donne une estimation de la taille minimale de la meute. Nous utilisons la somme de chaque taille de meute maximale enregistrée (c'est-à-dire les nombres minimums détectés) comme un proxy de la tendance démographique de la population, sachant que le taux d'augmentation annuel $\lambda = N_{t+1}/N_t$ dérivé de ce proxy correspondait bien à celui estimé à partir des modèles de marquage-recapture (Marboutin et Duchamp, 2005).

Le suivi d'été (d'août à septembre) vise à documenter les événements de reproduction. Des sessions de playback de hurlements de loups (Harrington et Mech, 1982) sont conduites sur une série de points d'échantillonnage dispersés sur chaque territoire de meute préalablement détecté par le premier niveau d'enquête. Nous avons commencé l'enquête sur le hurlement des loups en 2003. L'effort d'échantillonnage était en moyenne de 12,9 (SD = 10,8) points \times session⁻¹ \times meute⁻¹ totalisant de 76 points en 2003 à 411 points en 2009 sur l'ensemble du massif Alpin Français. La variabilité observée de l'effort d'échantillonnage entre les meutes dépend principalement du nombre de répliques nécessaires pour réussir, avec un maximum de 6 répliques pour chaque meute. Nous avons appliqué l'échantillonnage des hurlements de loups du 1^{er} août au 15 septembre. Le choix de cette période correspond au moment **i**) où les vocalisations des louveteaux peuvent être distinguées de celles des adultes (Harrington, 1986 ; Sebe et al., 2006 ; Nowak et al., 2007) et **ii**) où les louveteaux restent sur les sites de rendez-vous avant de se déplacer avec les autres membres de la meute (Gazzola et al., 2002 ; Packard, 2003). Nous utilisons la proportion de meutes qui se sont reproduites parmi celles qui ont été détectées pour identifier la tendance du modèle de reproduction de la population, en supposant une constance au cours des années dans la différence entre les taux de réponse d'une meute avec et sans petits.

Le suivi moléculaire non invasif et l'étude des indices indirects ne sont cependant pas assez précis pour étudier les schémas d'activité des loups ou documenter les domaines vitaux des meutes, principalement en raison de l'effort d'échantillonnage dépendant de l'espace consacré à la collecte des fèces. L'utilisation de nouveaux dispositifs GPS/GSM est en revanche très pertinente pour comprendre, par exemple, les **schémas d'activité spatiale** ou le rôle de la prédation dans le façonnement de la communauté des proies (Merrill et al., 2010). L'étude des interactions entre prédateurs et proies en France implique de travailler avec de nombreuses espèces de proies à la fois (chevreuil, cerf, chamois, mouflons), soumises ailleurs à diverses sources de variations démographiques (climat, densité, maladies, chasse et prédation). Une meute située dans les montagnes du Mercantour (6°54'E, 44°6'N) est utilisée pour étudier l'impact du loup dans un système multi-proies. Les quatre espèces d'ongulés mentionnées sont marquées intensivement

depuis 2004 avec des colliers VHF capteurs de mortalité (Followitt Inc). Les signaux de mortalité de tous les animaux sont vérifiés 3 fois par semaine. En cas de mortalité, la carcasse est contrôlée sur le terrain pour déterminer si elle a été prédatée ou non, sur la base des caractéristiques des morsures au cou et de la consommation. Les données sont ensuite utilisées pour la modélisation de capture-recapture. En plus du suivi des proies, nous avons capturé 3 loups femelles à l'aide de pièges à pattes (Beslile™) ou d'un héliportage et équipés de colliers GPS/GSM (Wildcell SG - Loteck Inc). Le protocole d'immobilisation a suivi celui d'Arnemo et Fahlman (2007). Les données GPS ont été programmées toutes les 6 heures tout au long de l'année, associées à une localisation intensive de 30 minutes de 18h00 à 5h30 (GMT) pendant 13 jours par mois, afin de suivre la sélection des proies (Manly et al., 2002), les taux de mortalité (Zimmerman et al., 2007) et d'estimer le schéma spatial de la pression de prédation à l'aide des données GPS.

Nous avons utilisé la méthode du noyau fixe pour estimer le domaine vital à 95% (Worton, 1989 ; Lichti et Swihart, 2011) avec un facteur h de lissage estimé pour chaque collier avec la méthode de validation croisée des moindres carrés (Horne et Garton, 2006).

Relevé des indices et suivi moléculaire

Tout indices de présence de loup détecté est collecté, y compris les empreintes, les contacts visuels, les restes de proies, les poils, les dépôts d'excréments ou d'urine, les hurlements ou les loups morts. Nous insistons sur la nécessité d'utiliser toutes les catégories possibles d'indices de présence, à condition qu'elles soient toutes contrôlées et validées à l'aide de critères standardisés pour garantir la fiabilité technique. Les mêmes formulaires techniques (un pour chaque catégorie d'indices) sont utilisés par chacun des experts loup, pour décrire ce qui a été enregistré sur la base de plusieurs critères techniques (par exemple la couleur, la taille du corps, le comportement, la longueur de la queue pour un contact visuel, ou la taille, la longueur et l'alignement des coussinets le long d'une piste de loup, ou les morsures et les caractéristiques de consommation pour les restes de proies). Chaque indice est ensuite soumis à un processus de validation standardisé selon la règle suivante : si moins de la moitié des critères techniques requis sont remplis, l'indice est classé comme « **indéterminé** » ; si plus de la moitié des critères sont remplis, tous relatifs à des caractéristiques du loup, l'indice de présence est classé comme « **fiable** » ; si l'un d'eux ne correspond pas à une caractéristique du loup, l'indice est classé comme « **non fiable** » et écarté. Les dommages causés au bétail sont considérés comme des indices de présence du loup. Tous les cas de déprédation sont contrôlés sur le terrain par un expert loup/lynx du réseau selon quinze critères (comme pour les proies sauvages) relatifs aux morsures, aux caractéristiques de consommation et aux événements environnants (Dahier et Lequette, 1997 ; Francis, 2004). La même règle est appliquée comme pour les autres indices de présence pour le processus de validation. En résumé, seuls les indices de présence présentant suffisamment de critères techniques et sans aucune divergence par rapport aux caractéristiques du loup sont pris en compte pour une analyse plus approfondie.

Le suivi dans le temps d'un ensemble d'individus marqués est le point clé pour tenir compte des probabilités de détection. Au lieu d'attraper les loups, l'analyse génétique non invasive des excréments, des urines, des poils, des tissus d'animaux morts, du sang collecté de manière opportuniste, le long des pistes des loups et sur les sites de rendez-vous, permet d'obtenir un plus grand nombre d'animaux « marqués » que dans les études classiques basées sur la télémétrie (Waits et Peatkau, 2005). Tous les échantillons de crottes, de poils, de tissus ou d'urine sont soumis à une analyse génétique (Taberlet et al., 1999 ; Valière et Taberlet, 2000). Un ensemble de 7 microsattellites (incluant le sexe) FH2054, FH2096, FH2137, FH2140, FH2161, PEZ17, YChr, ont été

sélectionnés pour effectuer des discriminations individuelles avec une probabilité d'identité observée $P_{id\ obs} < 0.001$ (Valière, 2002). Ces microsatellites sont utilisés en commun entre les laboratoires Français, Suisses et Italiens pour permettre un suivi génétique transfrontalier de cette unité de population Alpine (Fabbri et al., 2007 ; Linnell et al., 2008). L'approche multi-tube est utilisée avec 8 réplicats PCR indépendants par locus. Un **indice de qualité** est attribué à chaque échantillon en fonction de la stabilité des fréquences alléliques à tous les loci sur les 8 répliques afin d'éviter les erreurs d'identification (Miquel et al., 2006). Le suivi moléculaire utilise tous les échantillons collectés, que ce soit par les enquêtes extensives ou intensives.

Ces individus sont suivis génétiquement pendant des années, et s'adaptent bien aux modèles de marquage-recapture (MR) pour estimer les paramètres démographiques. Nous utilisons des modèles MR **multi-événements** sur des occasions de recapture saisonnières (périodes de 4 mois) pour estimer les taux de survie et les probabilités de détection tout en tenant compte des effets du temps sur les deux paramètres et de l'hétérogénéité de détection entre les individus (voir Cubaynes et al. 2010 pour plus de détails).

RESULTATS ET DISCUSSION

Conception de l'enquête de surveillance avec le réseau loup

Le réseau d'experts en matière de loup est mis en œuvre sur la grande partie sud-est de la France (Fig. 3a) avec 8 à 140 experts par unité administrative en fonction de l'étape de détection du loup (zone sans loup ou présence déjà connue d'une meute). Au total, 14849 indices de présence de loups ont été validés au cours de la période 1992-2009. Près de la moitié (47%) des experts de terrain n'ont trouvé aucun indice de présence de loup pour une année donnée, en partie parce que plusieurs d'entre eux n'ont pas prospecté à l'intérieur de territoires de loups déjà connus (enquête passive). Si l'on se base uniquement sur ceux qui ont signalé au moins un indice de présence, le taux de déclaration annuel moyen était de 1,4 (IC 95% = 0,3-7,0) indices de présence de loup \times année⁻¹ \times expert⁻¹ jusqu'à 5,1 (IC 95% = 4,0-6,4) indices de présence de loup \times année⁻¹ \times expert⁻¹ (meilleure année), avec un maximum de 135 indices enregistrés par le même expert pour une année donnée. Dans le sous-ensemble de données Alpines, la fréquence de distribution des distances entre la position de l'indice et l'emplacement administratif de l'expert qui l'a trouvé, était fortement asymétrique (Fig. 3b), ce qui montre que la plupart des experts sont des échantillonneurs à courte distance et que peu d'entre eux sont des observateurs de terrain à longue distance. Une fois transformé en \log_2 , le rayon d'action moyen de l'expert était de 15,8 km (IC 95% = 15,33-16,11) autour de son lieu administratif (lieu de travail ou domicile). En utilisant la limite supérieure de confiance de 95% comme rayon tampon pour toutes les localisations d'experts correspondantes, 81,5% de la chaîne Alpine Française est couverte (Fig. 3c) par un réseau d'experts représentant une zone étudiée de 42073 km².

On peut raisonnablement supposer que presque partout dans les Alpes, la probabilité de détecter un indice de présence du loup est non nulle, compte tenu de la présence de l'espèce. Il existe quelques lacunes non couvertes, peut-être étudiées par des experts « longue portée », mais il est toujours difficile de faire la différence entre une véritable absence et une présence non détectée de l'espèce. Les résultats obtenus ne tiennent pas compte des variations possibles des probabilités de détection entre les années et ne doivent donc être considérés que comme une **approximation** de la tendance de la distribution du loup, en supposant qu'il n'y ait pas de variations entre les années. Ces résultats soulignent le besoin crucial d'un réseau bien conçu et contrôlé dans l'espace, avec des

personnes formées travaillant dans le même cadre, afin de minimiser la **variabilité** de la **détection** et de détecter la présence du loup aussi rapidement que possible, surtout si des questions de gestion sont concernées.

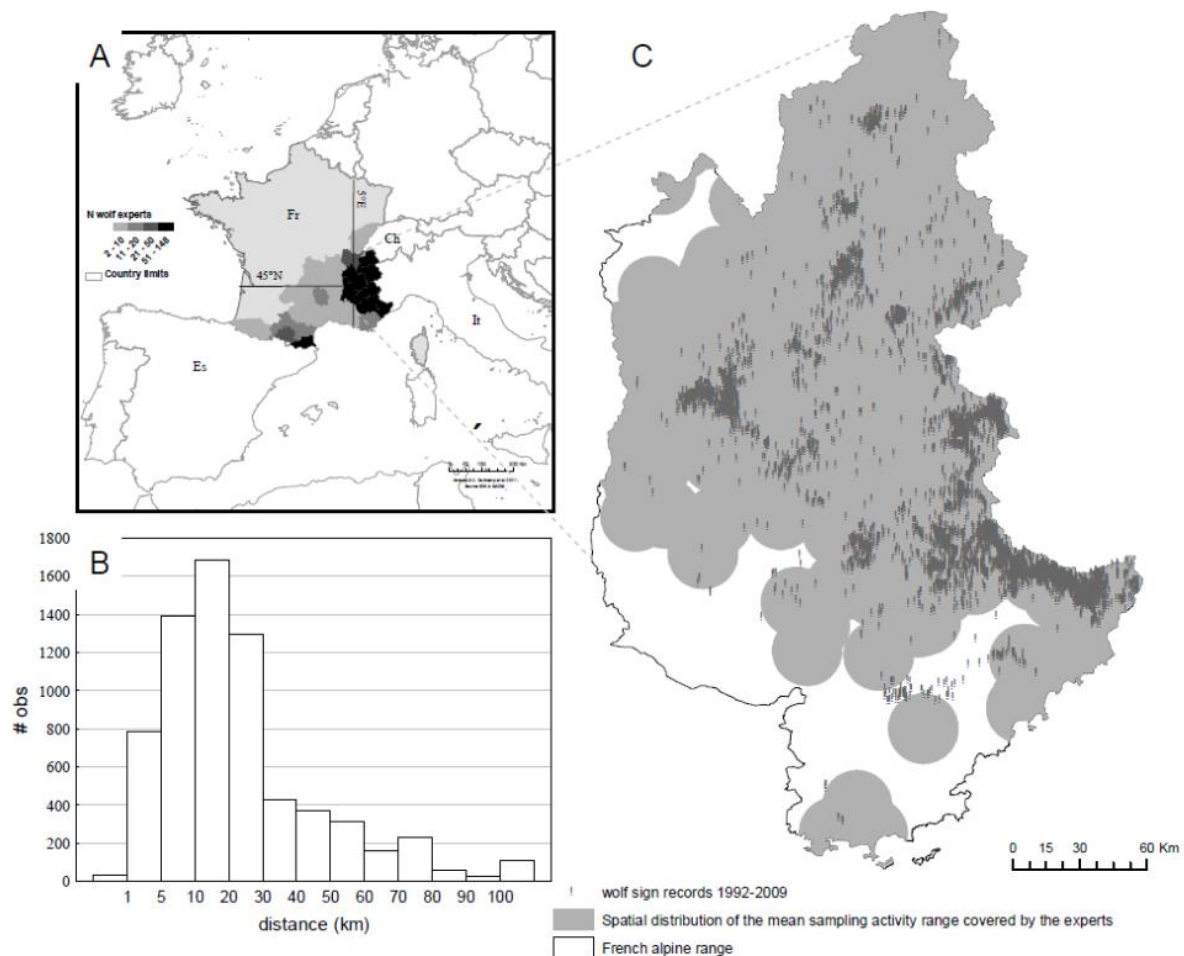


Figure 3 - A) Distribution des experts de terrain appartenant au réseau loup/lynx par districts en France et localisation de la zone d'étude utilisée pour le test (massif Alpin Français) ; **B)** Distribution des distances auxquelles les indices sont enregistrés par rapport au lieu de résidence de l'expert ; **C)** Couverture spatiale moyenne de l'effort d'échantillonnage déployé par le réseau d'experts loup dans les Alpes lors de la recherche d'indices de présence du loup (excluant les dommages sur le bétail qui sont contrôlés de manière exhaustive sur le terrain une fois apparus n'importe où). Le rayon tampon a été calculé en utilisant la valeur moyenne (transformée en log_e) des distributions de l'encadré B

Données transversales à l'échelle de la « population » et de « l'unité de reproduction »

A l'échelle de la **population**, tous les types d'indices enregistrés ne contribuent pas de manière égale à l'estimation de la zone de présence (Tab. 2). **Les dommages au bétail représentent presque la moitié des enregistrements d'indices, et contribuent le plus à identifier les zones nouvellement colonisées. Ces zones sont généralement confirmées par des faits concrets additionnels (fèces, poils, tissus ou échantillons de sang basés sur l'ADN) en moyenne 1,5 an plus tard.** Les contacts visuels ne représentent que 10% de l'ensemble des données, mais contribuent souvent à la **première** documentation de la présence de l'espèce dans une nouvelle zone. Les faits concrets et les traces représentent 33% de l'ensemble des données validées, et sont principalement rapportés à partir de territoires de loups déjà connus. **Si seuls les faits concrets tels que le génotypage ou les photographies avaient été pris en compte, seuls 10% de l'aire de répartition annuelle auraient été documentés.** Ce schéma de répartition des données dans l'espace et dans le temps souligne la nécessité de prendre en compte toutes les sources de données validées (qu'il s'agisse de dommages causés au bétail, de contacts visuels documentés ou d'analyses génétiques) afin de fournir une vision

fiable de la répartition des loups. La standardisation de l'évaluation de la **fiabilité technique** pour chaque enregistrement de données est un moyen efficace d'écarter les **faux positifs** (sensu Rondinini et al. 2006) et permet d'obtenir une estimation conservatrice de l'aire de répartition de la population. Par exemple, près de 30% des cas de déprédation, 38% des contacts visuels et 49% des carcasses de proies ont été rejetés parce qu'ils étaient soit insuffisamment documentés, soit incompatibles avec l'identification de l'espèce. Afin d'éviter d'éventuels faux positifs, nous avons également utilisé une règle de décision conservatrice pour évaluer la présence d'un groupe sédentaire, qui devait être documentée pendant deux hivers consécutifs dans la même zone, combinée à au moins une identification génétique. Il est particulièrement important de trouver un équilibre entre des règles trop restrictives et des interprétations trop permissives, pour que toutes les parties prenantes aient confiance dans l'approche scientifique et pour éviter une surinterprétation des données.

Tableau 2 - Proportion et taux de validation des différents types d'indices enregistrés pour détecter la présence du loup et leur contribution relative dans la détection des zones nouvellement colonisées de 1992 à 2009

	% validated among each sign type	N validated	Contribution to the first detection of a new area of presence (%)	% occurrence / total validated
Track	70.9	2417	8.9	16.2
Visual contact	62.0	1511	26.4	10.1
Wild prey remains	51.5	1082	7.6	7.3
Faeces, urine or blood ¹	37.4	2461	5.6	16.5
Howls	61.1	276	0.5	1.9
Hairs ¹	6.1	16	0.2	0.1
Canis skull or tissues ¹	56.6	43	1.7	0.3
Livestock damage	73.3	7043	49.1	47.3
Total	-	14849	100	100

¹ mtDNA-based identification only.

Sur la base des différences entre l'estimation annuelle de l'aire de répartition de la population et sa grande moyenne lorsqu'elle est calculée sur la période 1996-2006 (Marboutin et al., 2010), l'aire de répartition estimée augmente d'environ 10 fois en 10 ans (Fig. 4a) mais de façon non linéaire au fil des ans. Le taux d'augmentation annuel de l'aire de distribution varie de $\lambda_{cdr} = 2,00$ au début de la colonisation en 1997 jusqu'à $\lambda_{cdr} = 0,98$ en 2006. La légère phase de **saturation** depuis 2004 pourrait suggérer i) une diminution continue de l'espace disponible dans les Alpes tendant à augmenter les interactions entre les meutes et donc à ralentir la vitesse de formation de nouvelles meutes entre celles déjà installées, et ii) de grandes barrières naturelles ou anthropiques entourant le massif Alpin (bien que les loups puissent substituer cette contrainte), ralentissant toutes deux la vitesse du processus de colonisation.

À l'échelle de « l'unité de reproduction », le suivi intensif est effectué dans chaque territoire de loup préalablement détecté, une fois que la règle de présence pendant deux hivers consécutifs est remplie. A partir de la longueur totale des transects prévus (60 km sur le territoire d'une meute en 1994 ; 1300 km sur 27 territoires en 2010), la longueur moyenne des traces de loups suivies par territoire et par hiver varie de 4,1 (IC 95% = 2,6-6,5) km à 9,1 (IC 95% = 6,9-12,2) km selon que la meute est transfrontalière ou non ($F_{(1, 163)} = 8,51$, $p < 0,01$). Le nombre d'indices de présence détectés dépend du fait que le territoire soit détenu par un couple reproducteur ou non ($F_{(1, 90)} = 23,71$, $p < 0,001$). La taille moyenne de la meute minimale d'hivernage détectée par le suivi de la

neige est de 3,8 (SE = 0,11) loups \times meute⁻¹ \times hiver⁻¹. La taille de la meute ne varie pas entre les hivers ($F_{(1, 18)} = 1,23, p = 0,24$).

Pendant l'été, le taux de détection des meutes (p_{pack}) est en moyenne de $p_{\text{pack}} = 0,67$ en utilisant le hurlement des loups, parmi lesquels des petits sont détectés dans 68% des cas (Fig. 4c). La proportion de meutes détectées avec des petits peut être considérée comme un bon indice du succès de la reproduction, en supposant que la différence entre la probabilité de détecter des meutes reproductrices et celle de détecter des meutes non reproductrices est constante dans le temps. Bien que le nombre de petits vivants après le premier hiver serait un meilleur estimateur du taux de recrutement réel de la population, cette proportion élevée et plus ou moins stable de meutes détectées qui se sont reproduites correspond à un schéma de reproduction habituel des populations colonisatrices. Comme tout protocole de terrain, l'enquête sur les hurlements des loups prend beaucoup de temps, mais son rapport coût-bénéfice peut toutefois être amélioré si on l'utilise également pour localiser les sites de rendez-vous et collecter ensuite les fèces des petits. Ceci, à son tour, améliore fortement l'analyse de la survie liée à l'âge, ou la documentation des modèles de dispersion des jeunes d'un an.

Données longitudinales à l'échelle de la « population » et de « l'unité de reproduction »

A l'échelle de la population, 4408 échantillons ont été soumis à une identification génétique depuis 1993. Le séquençage de l'ADNmt a assigné 65% des échantillons à l'espèce *Canis lupus* (les autres étant soit des amplifications PCR infructueuses, soit d'autres espèces), parmi lesquels 64% ont été génotypés avec succès (Fig. 5). Le taux d'amplifications PCR infructueuses (15,2%) indique la faible qualité et quantité d'ADN extrait d'échantillons non invasifs (excréments, urine, poils) qui sont soumis à une détérioration environnementale avant leur collecte. La plupart des espèces non ciblées proviennent d'échantillons collectés dans de nouvelles zones potentielles de présence. Les experts collectent généralement les échantillons d'excréments en fonction de leur taille, de leur forme et des macro-éléments visibles qui les constituent (poils de proie, os. . .). Mais nous avons demandé à des experts en dehors de la zone de présence du loup déjà connue de les collecter même si la morphologie des fèces n'est pas typiquement celle d'un loup de manière à maximiser la détection de l'espèce.

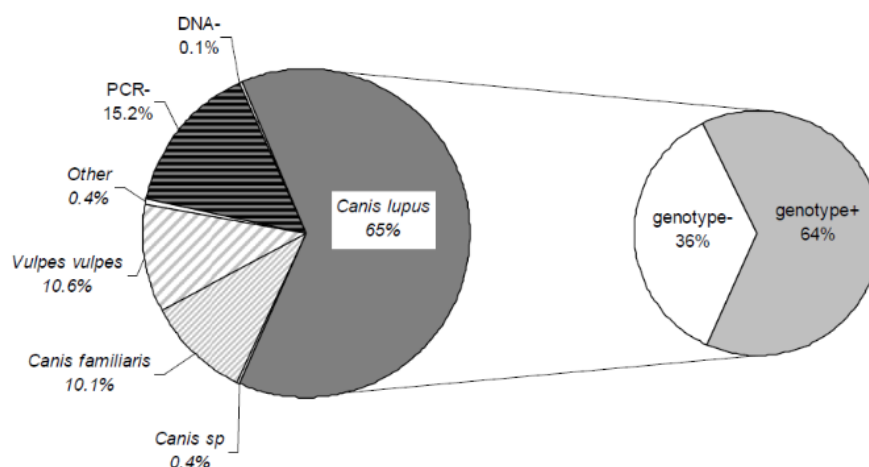


Figure 5 - Proportion d'analyses génétiques non invasives réussies pour la détermination de l'espèce (séquençage inverse de l'ADNmt) et du génotype fiable ultérieur (ADN microsatellite avec un indice de qualité global > 0,6) à partir d'échantillons de fèces, de poils, de sang ou de tissus (N = 4408 échantillons soumis à une analyse génétique). Les "PCR-" sont des amplifications par réaction en chaîne par polymérase qui n'ont pas abouti, les "DNA-" sont des échantillons avec une amplification par PCR réussie mais des séquences d'ADN illisibles

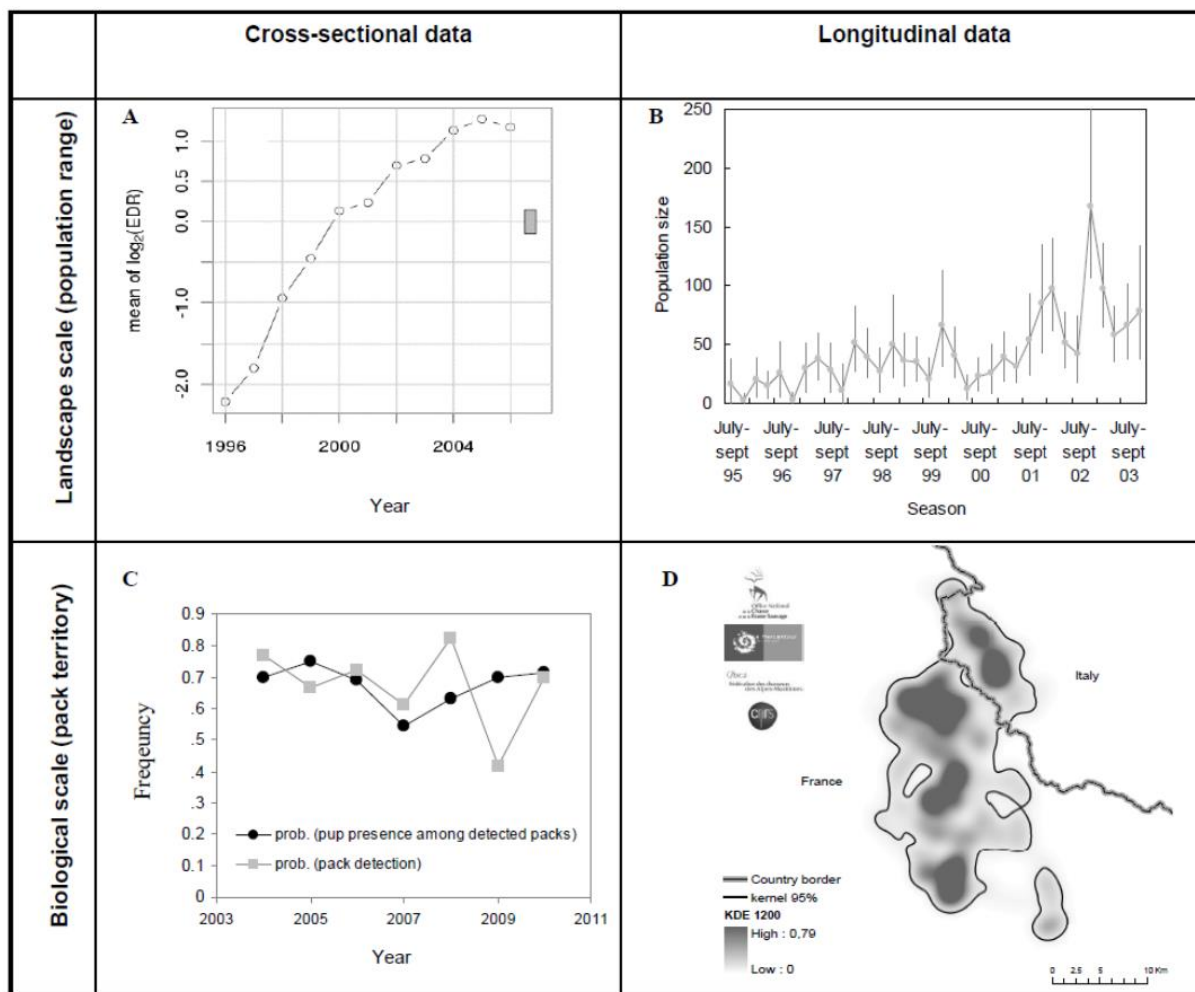


Figure 4 - Exemples de résultats obtenus avec l'enquête à double échelle conçue pour le suivi du loup en France en biologie de la conservation, ou en dynamique des populations selon l'échelle spatiale et le type de données collectées. **A)** Tendence de l'aire de distribution estimée (EDR) du loup en France basée sur le modèle exprimé comme l'écart moyen de l'EDR_t combinant différentes tailles et formes de grille - voir Marboutin et al. 2010 ; **B)** Estimation de la taille de la population de loups depuis 1995 basée sur des données de marquage-recapture utilisant une génétique non invasive tenant compte de l'hétérogénéité de détection - dérivé de Cubayne et al. 2010 ; **C)** Tendence temporelle des meutes reproductrices détectées à l'aide de l'échantillonnage des hurlements de loups - Duchamp et al. non publié ; **D)** Domaine vital (estimation du noyau à 95%) d'une femelle munie d'un collier GPS suivie au sein de la meute de la « Haute Tinée » (44°15'27,80N - 6°55'14,20E) afin d'estimer le schéma des taux de prédation et l'impact des loups sur la communauté des proies (projet Français prédateur-proie, données non publiées)

De 1992 à 2009, 292 génotypes fiables ont été identifiés et suivis au fil des ans. Sur la base de ce suivi génétique, le meilleur **modèle de capture-recapture multi-événements** estime les taux de survie (toutes classes d'âge confondues) à 0,75 (IC 95% = 0,54-0,94) jusqu'à 0,90 (IC 95% = 0,71-0,98) selon que les individus appartiennent à une classe de détectabilité faible ou forte (Cubaynes et al., 2010). Une forte **hétérogénéité** du taux de recapture entre les individus a en effet été constatée, certains étant régulièrement détectés au fil des années (avec une probabilité de détection allant de 0,64 à 0,86 selon la saison), d'autres n'étant détectés qu'une ou deux fois (probabilité de détection allant de 0,10 à 0,22 selon la saison). En tenant compte de cette hétérogénéité dans les taux de recapture, la taille de la population ($N = 126$, IC 95% = 85-280 en 2003) est alors réévaluée de 27% par rapport aux modèles standards de Cormack-Jolly-Seber sans hétérogénéité (Fig. 4b). La puissance des tests d'assignation pour inférer sur la parenté n'était pas fiable avec cet ensemble de 7 microsatellites, de sorte que nous n'avons pas été en mesure d'estimer les taux de survie liés à l'âge. Les sources de cette hétérogénéité dans la probabilité de détection doivent encore être identifiées, afin de séparer les composants biologiques (territorial vs. vagabond, rang social, classe

d'âge) des composants méthodologiques, dus à la nature même d'une étude non-invasive d'une espèce insaisissable (erreurs de génotypage malgré les répliques, plan d'échantillonnage non homogène.) sur une zone aussi vaste et une période aussi longue. La modélisation directe du taux d'accroissement de la population plutôt que de la taille de la population semble plus appropriée pour évaluer l'état de la population de loups en raison de sa robustesse face aux variations de l'hétérogénéité de détection entre les individus. De plus, cela permet d'obtenir des **modèles démographiques** avec moins de paramètres et donc une plus grande précision des estimations (Marescot et al., 2011).

A l'échelle de « **l'unité de reproduction** », les sessions de hurlements de loups fournissent des localisations de sites de rendez-vous sur lesquels les excréments des petits peuvent être facilement collectés pour le génotypage suivant. **Cette détection précoce des génotypes des petits permet de suivre les schémas de dispersion pour comprendre le processus de colonisation.** Grâce au suivi par GPS de trois femelles appartenant à la même meute (capturées en 2009, 2010 et 2011), des données comportementales fines ont pu être recueillies. Chacune d'entre elles a été suivie pendant 6 mois depuis juillet, mars et avril respectivement. La première était une femelle non reproductrice. Les deuxième et troisième étaient les femelles alpha de la meute (respectivement en 2010 et 2011). Le domaine vital (noyau de 95%) de la première femelle non reproductrice était de 352 km² (Fig. 4d), alors que celui des deuxièmes et troisièmes femelles reproductrices était de 156 km². Le statut alpha de ces deux femelles qui se sont reproduites pendant le suivi explique la réduction du domaine vital estival. **La densité de points associée aux estimations du noyau fournit une mesure spatiale de la pression de prédation du loup qui pourrait être incluse dans les modèles de prédation du loup** (Fig. 4d). L'ensemble de 330 ongulés marqués par VHF dans la zone de la meute, comparé à plus de 900 ongulés marqués et suivis dans une autre zone sans loup, permettra de comparer les taux de survie avec ou sans prédation, une fois pris en compte la **dépendance à la densité** et la **stochasticité environnementale**. Les objectifs ultimes de cette étude sont **i**) d'estimer si la mortalité des proies due à la prédation est **additive** ou **compensatoire** aux autres sources de mortalité, et **ii**) de mettre en évidence les **effets indirects** de la prédation sur l'utilisation de l'espace et la performance démographique des proies.

Cibler l'ensemble de l'aire de répartition des populations Alpines

Fabbri et al. (2007) ont démontré un flux génétique essentiellement **unidirectionnel** de la région des Apennins en Italie vers les Alpes pendant la phase initiale de la colonisation. Vingt ans plus tard, 33 meutes ont été documentées dans les Alpes Italiennes et Françaises (Wolf Alpine Group, 2011). Il est certain qu'elles contribuent aujourd'hui beaucoup plus à la performance démographique et aux échanges génétiques que les meutes des Apennins Italiens. Puisque plusieurs meutes ont des territoires transfrontaliers et que plusieurs disperseurs ont été documentés entre la France, l'Italie et la Suisse (Marucco, 2010), la population de loups « Alpines » peut être définie comme une unité fonctionnelle démographiquement entière (Linnell et al., 2008). Un Wolf Alpine Group (WAG) a été créé en 2001, rassemblant les biologistes et généticiens des trois pays afin de cibler cette **unité fonctionnelle** dans son ensemble. Les équipes d'Allemagne et d'Autriche se sont jointes récemment car certains individus en voie de dispersion y ont été détectés (Rauer, données non publiées). Jusqu'à présent, le groupe a contribué à l'harmonisation des approches génétiques, à l'édition de cartes périodiques de la distribution des meutes à l'attention de la commission Européenne, et à la standardisation sur le terrain de la collecte des données (Wolf Alpine Group, 2004, 2008).

Fiabilité d'un suivi à grande échelle d'espèces insaisissables

Le choix du **plan de suivi** est toujours un point clé lorsqu'il s'agit d'aborder des questions de biologie de la conservation, en particulier pour les espèces insaisissables qui vivent à de faibles densités, ont des comportements territoriaux et sont très mobiles. Il est également essentiel, pour cartographier l'aire de répartition ou estimer les tendances démographiques, que le plan d'échantillonnage choisi puisse couvrir l'ensemble de l'unité fonctionnelle de la population. Le challenge de toute surveillance des loups est d'obtenir un plan d'échantillonnage fiable capable de faire face à des événements statistiques rares, tels que des indices de présence, à l'échelle de la population. Ces données doivent répondre aux exigences à la fois de l'évaluation de l'état de la population et de la gestion locale des conflits, notamment en ce qui concerne les nouvelles zones de colonisation. Des méthodes récentes ont été développées pour modéliser les taux d'occupation ou les dénombrements à partir de données à détection imparfaite ou d'ensembles de données à inflation nulle (MacKenzie, 2005 ; Cunningham et Lindenmayer, 2005). Les modèles d'occupation pourraient évidemment aider à différencier la véritable absence de la présence non détectée de l'espèce si le modèle pouvait être mis en œuvre à l'échelle de la population. Karanth et al. (2011) ont utilisé avec succès de tels modèles avec une population de tigres, parce qu'ils ont pu d'abord stratifier l'échantillonnage concernant la composition de l'habitat. D'un côté, cette étape de stratification très importante pourrait être difficile à réaliser avec des loups colonisateurs qui peuvent vivre dans presque tous les habitats. Un tel modèle nécessiterait un échantillonnage systématique et très coûteux de cellules où il n'y a pratiquement aucune chance de trouver des indices de présence de loups. D'autre part, l'application de tels modèles sur des données dérivées uniquement de l'échelle de l'unité de reproduction (par exemple, Marucco et McIntire 2010) pour construire des inférences à l'échelle de la population repose sur des hypothèses biologiques fortes. L'interaction entre les **forces motrices** sociales et l'utilisation de l'habitat par un loup au sein d'une meute par rapport à un loup vagabond façonne probablement l'occupation, on peut donc raisonnablement se demander si l'inférence de modèles d'une échelle à l'autre est suffisamment robuste.

Le calcul des **probabilités de détection** dans l'espace peut fortement aider à affiner le protocole d'échantillonnage, mais la fiabilité des prédictions du modèle peut diminuer radicalement avec la colonisation par les loups d'autres habitats (y compris les plaines avec des communautés de proies pauvres). Des taux d'occupation élevés peuvent refléter les endroits où les loups sont et pourraient être, mais des taux faibles ne seront pas liés à des zones défavorables aux loups. De plus, en raison de la rareté des données (nombre d'occasions de recapture par cellule et par an), on pourrait être contraint de supposer des effets constants de facteurs indépendants du temps, une hypothèse très peu probable étant donné le contexte de colonisation d'une espèce socialement régulée.

Cependant, le processus décisionnel doit gérer les interactions sociales et économiques à court terme dans le cadre d'une telle expansion démographique. Par conséquent, il est très important d'organiser la collecte de données afin d'obtenir des approximations « **à gros grains** » mais robustes, actualisables chaque année, de la dynamique de la population. L'approche séquentielle utilisant d'abord un réseau d'observateurs de terrain contrôlé spatialement permet d'allouer l'effort de surveillance à la détection de la meute avant de passer à un plan d'échantillonnage à l'échelle de la meute une fois que la règle de décision (présence détectée pendant deux hivers consécutifs) est atteinte. Ce type d'enquête séquentielle fournit des données empiriques aux décideurs qui recherchent des informations actualisées « rapidement », sur la base d'approximations grossières des tendances de la population (par exemple, le nombre minimum détecté par le suivi des pistes).

Le principal problème concerne la **probabilité de détection**, qui est généralement supposée être **constante** (Pollock et al., 2002). Pour contourner la difficulté de contrôler l'effort d'échantillonnage (sensu Kindberg et al. 2009) sur des dizaines de milliers de kilomètres carrés (aire de répartition actuelle de la population de loups), nous avons choisi dans un premier temps (à l'échelle de la « population ») d'allouer l'effort à la documentation de nouvelles zones de présence avec un nombre croissant d'experts formés et un contrôle de leur distribution spatiale. Ensuite, le contrôle de l'effort d'échantillonnage est étudié par des personnes hautement spécialisées à l'échelle de « l'unité reproductive », où des ensembles de transects ou de points sont étudiés selon un processus d'échantillonnage explicite et quantifié. Une autre solution pour se débarrasser de la **déteçtabilité inégale**, en particulier avec les ensembles de données génétiques longitudinales, est de les analyser avec des modèles MR, et de contrôler a posteriori la fiabilité des proxys démographiques dérivés du suivi de la neige (Marboutin et Duchamp, 2005). En raison de la possibilité d'événements stochastiques une année donnée (par exemple une saison hivernale avec une faible couverture neigeuse entraînant une diminution de la déteçtabilité des indices), il vaut mieux être prudent dans les inférences sur les tendances de la population si elles sont basées uniquement sur les résultats de courtes séries de données.

Il est bien connu que de faibles probabilités de détection combinées à de petites tailles d'échantillon peuvent se traduire par une faible puissance de détection des changements significatifs, par exemple dans l'abondance liée au temps. Une sorte de stratification, qu'elle soit basée sur un modèle (Guisan et al., 2006) ou sur des données (comme dans nos plans à deux échelles), dans la collecte de données sur le terrain peut aider à réduire l'influence d'une détection imparfaite et à améliorer la capacité de détecter des changements dans la tendance de la population.

Comme l'aire de distribution de la population Française de loups pourrait s'étendre au centre et à l'ouest de la France, nous serons probablement confrontés au problème du suivi des loups dans les zones sans neige où le suivi de la neige est probablement irréalisable. **Nous devons peut-être adopter un concept plus simple, par exemple en estimant uniquement le nombre de meutes et la distribution de la population, plutôt que l'abondance relative, éventuellement en nous basant uniquement sur des données de présence-absence** (Andren et al., 2002) comme substitut approximatif aux indices démographiques plus classiques. Dans la plupart des cas, la détection d'une nouvelle occurrence provient d'abord de contacts visuels ou de déprédations, qui ne dépendent pas de la neige. Par conséquent, l'absence de neige n'affecte pas nécessairement la détection de la présence de loups. L'étude des meutes pour la présence-absence doit inclure tous les types d'indices fiables de présence de loups enregistrés de manière intensive, en supposant l'absence lorsqu'aucune donnée n'est enregistrée, à condition que des experts surveillent le site. L'enquête intensive (étape 2) avec des transects peut même être réalisée mais peut fournir des probabilités de détection très faibles en hiver. L'échantillonnage des hurlements de loups est alors un substitut intéressant pour suivre de manière intensive la présence à l'échelle de l'unité reproductive (Ausband et al., 2010).

La conception du suivi d'une espèce aussi controversée doit fournir des données robustes car elles sont souvent utilisées à des fins de gestion (Roux et al., 2006). L'enquête à double échelle que nous avons mise en place semble pertinente puisqu'elle fournit des estimations robustes du taux de croissance de la population (Marescot et al., 2011), et permet donc d'évaluer annuellement l'état de la population et d'alimenter le processus décisionnel lié à la gestion des questions relatives au loup.

LES ENSEIGNEMENTS TIRES :

- Dans le domaine de la biologie de la conservation, la surveillance à grande échelle semble pertinente pour atteindre les objectifs scientifiques et de gestion. La stratification de la collecte de données sur le terrain selon différentes échelles permet d'élaborer une stratégie d'échantillonnage explicite qui convient à l'allocation de l'effort d'échantillonnage sur le terrain.

- La double échelle fournit également un moyen rentable d'aborder diverses questions. Par exemple, le suivi de la neige permet une meilleure détection des excréments, qui sont à leur tour utilisés pour le suivi moléculaire non invasif, et enfin pour l'analyse du régime alimentaire.

- Cependant, aucune approche **probabiliste** unique ne peut répondre à toutes les exigences en matière de gestion de proximité. Nous soulignons la nécessité d'une conception du suivi qui permette de documenter aussi rapidement que possible une nouvelle présence de loups à des fins de gestion, même si elle ne se transforme pas toujours en un territoire régulier de loups par la suite. Dans le contexte d'une population en voie de rétablissement, le réseau d'experts contrôlé spatialement est un facteur clé pour répondre aux attentes des décideurs chargés de résoudre les conflits entre le loup et les activités humaines.

- Les données d'observation sans aucune forme de contrôle méthodologique sont susceptibles de donner des estimations biaisées des tendances de la population. Une structure unique de coordination (qu'il s'agisse d'une agence gouvernementale, d'un laboratoire universitaire, etc.) est le moyen le plus simple de standardiser la collecte des données, de contrôler l'effort de terrain et d'aborder les interprétations biologiques. La contribution de personnes d'horizons divers (fonctionnaires, chasseurs, ONG, bergers, etc.) au sein du réseau contribue fortement à une plus grande couverture de l'effort d'enquête dans l'espace et dans le temps, à une répartition assez régulière des personnes et à un filtre technique commun pour la validation des données. Cela contribue également à ce que les résultats scientifiques soient partagés par toutes les parties prenantes (par exemple, cela améliore l'acceptation sociale des résultats).

- Afin de rendre les résultats significatifs pour les gestionnaires, des mises à jour annuelles (au moins) de l'état de la population sont fortement nécessaires, au moins pendant une phase de colonisation. Les enquêtes sur les indices peuvent être utilisées pour dériver des proxys de sous-unités locales (i.e. meutes) qui peuvent être mis à jour annuellement. Cependant, un processus d'étalonnage doit d'abord être effectué (par exemple avec une génétique non invasive) pour vérifier la **fiabilité** et la **sensibilité** de ces **indicateurs**. Qu'il s'agisse d'une étude de population à grande échelle ou d'une étude de meute à petite échelle, un suivi à long terme est nécessaire, d'une part pour éviter les interprétations erronées d'un changement mineur observé à court terme dans la population, et d'autre part pour répondre aux exigences des modèles de marquage-recapture lors de l'estimation du taux d'accroissement en tenant compte de l'hétérogénéité de détection (Cubaynes et al., 2010).

- Les biologistes de terrain doivent également préciser le niveau **d'incertitude** de leurs résultats, afin que les décideurs en tiennent compte. Parfois, l'incertitude est plus explicite, ou simplement plus faible, dans les systèmes de suivi à gros grains (mais fiables), par exemple lorsqu'on estime uniquement l'occurrence des meutes plutôt que l'occupation ou l'abondance. La prise en compte de tous les types d'indices de présence, à condition qu'un processus de validation standard soit mis

en œuvre, peut équilibrer les risques de sous-estimation et de surestimation du statut de la population.

- Enfin, nous précisons que tout programme de surveillance du loup peut inclure une stratégie de communication. Dans chaque district concerné par la présence du loup, nous avons organisé des réunions annuelles dédiées aux autorités locales et aux experts de terrain, et un bulletin est publié deux fois par an en ligne (<http://www.oncfs.gouv.fr/Le-Bulletin-du-reseau-loup-download130>). La transparence technique, en mettant les mêmes données à la disposition de toutes les parties prenantes, est un facteur clé dans l'élaboration d'un processus décisionnel bien accepté.