

# Effets de la taille et de la forme de la grille lors de la cartographie de l'aire de distribution d'une population de loups (*Canis lupus*) en voie de recolonisation

Eur J Wildl Res  
DOI 10.1007/s10344-010-0453-2

ORIGINAL PAPER

## On the effects of grid size and shape when mapping the distribution range of a recolonising wolf (*Canis lupus*) population

Eric Marboutin · Marie Pruszek · Clément Calenge ·  
Christophe Duchamp

### Résumé

Une estimation des changements dans l'aire de répartition d'une espèce est une variable clé dans l'évaluation de son état de conservation. Elle peut être basée sur la détection directe d'individus, ou sur l'utilisation d'enquêtes indirectes sur d'indices de présence. Dans les deux cas, le processus nécessite de passer d'une approche ponctuelle, où les individus/indices de présence sont localisés à l'aide d'un système de coordonnées, à une approche surfacique, chaque point initial étant remplacé par une **unité de surface cellulaire** (CAU), de forme et de taille données. **L'aire de distribution estimée** (EDR) est l'union spatiale des CAU sur la zone d'intérêt. Sur la base des indices de présence du loup collectés en France (1996- 2006), nous avons analysé l'influence de la forme et de la taille des types de CAU (zone circulaire versus maille carrée ; 6, 25, 50 et 100 km<sup>2</sup>) sur les changements de l'EDR. L'EDR a augmenté avec le temps et une phase de saturation a été remarquée à la fin de la période. Nous avons évalué les effets de l'année et du type de CAU sur l'EDR en utilisant une analyse exploratoire des données. Des CAU plus grandes ont logiquement entraîné des valeurs d'EDR plus importantes, quelle que soit la forme de la CAU. Pour une taille de CAU donnée, les grilles carrées contiguës ont donné des valeurs d'EDR plus importantes que les tampons circulaires se chevauchant. L'effet des interactions entre l'année et le type de CAU sur les changements d'EDR a été mis en évidence à l'aide d'une méthode d'auto-modélisation basée sur l'analyse en composantes principales. Par rapport aux unités plus petites, les CAU plus grandes ont entraîné des taux de croissance plus importants pendant la phase d'augmentation de l'aire de répartition, et des taux plus faibles pendant la phase de saturation. Un modèle conceptuel de base et descriptif a permis d'interpréter ce schéma comme une conséquence des caractéristiques du processus de colonisation dans la population de loups. Nous discutons les présents résultats dans le cadre de l'évaluation de l'état de conservation et de la gestion de la population de loups.

### INTRODUCTION

L'évaluation de l'état de conservation d'une espèce nécessite des informations sur plusieurs paramètres, en particulier l'aire de répartition de la population. Cependant, pour certaines espèces insaisissables ou rares telles que les grands carnivores, la détection directe des individus est généralement irréalisable : l'aire de distribution de la population serait mieux déduite par un suivi

indirect, tel que les enquêtes sur les indices de présence (Linnell et al. 1998 ; Kunkel et al. 2005). En effet, les indices de présence, notamment les empreintes de pas, les proies, les excréments, etc. peuvent être plus facilement collectés et cartographiés. Ces données de présence définissent un **modèle spatial ponctuel**, tout comme les données déduites du suivi direct des animaux (par exemple, sur la base de la télémétrie). Une question centrale est alors de savoir comment estimer la zone de distribution de l'espèce cible à partir de ses emplacements : comment passer d'un processus à zéro dimension (points) à un processus à deux dimensions (surface) ? Différentes approches ont été développées : certaines se concentrent sur la modélisation de l'étendue de l'occurrence (par exemple Pearce et Boyce 2006), d'autres reposent sur l'estimation de la zone d'occupation (par exemple Telfer et al. 2002). Dans les deux cas, les algorithmes utilisés peuvent interférer avec les questions de conservation (e.g. Araujo et Williams 2000 ; Araujo 2004), comme pour d'autres composantes de l'évaluation de l'état des populations (e.g. Patterson et Murray 2008).

La taille et la forme réelles de l'aire de répartition étant généralement inconnues, seule une image relative peut être déduite des données de terrain et comparée dans le temps. Une représentation intuitive de cette aire de distribution consiste à associer à chaque indice de présence une **unité de surface cellulaire** (CAU) de taille et de forme ad hoc (tampon, quadrat de grille, etc.) (UICN 2008) ; l'**aire de distribution estimée** (EDR) de la population est alors mesurée par l'union de toutes les USC dans lesquelles des indices de présence ont été détectés. La taille de l'EDR est donc une fonction évidente de la taille de la CAU (plus cette dernière est grande, plus la première est grande ; UICN 2008, p. 35), mais aussi éventuellement de la forme de la CAU (par exemple, une CAU circulaire qui se chevauche peut donner des estimations plus conservatrices qu'une CAU à grille carrée qui ne se chevauche pas). Cela soulève la question de l'influence de la taille et de la forme de la CAU sur les estimations résultantes des changements dans l'EDR, et donc sur la perception des processus biologiques qui se produisent à cette échelle (Thomas et Abery 1995).

Nous abordons cette question dans cet article en utilisant une étude de cas de la population de loups en France qui est actuellement en expansion (Cubaynes et al. 2009). Le Comité Habitats de la C.E. a adopté un format de rapport standardisé pour l'évaluation de l'état de conservation des espèces en vertu de l'article 17 de la Directive 92/43 (C.E. 2006). L'accent est mis sur l'utilisation de procédures et de grilles cartographiques standardisées, de sorte que les données des pays voisins puissent être mises en commun pour établir des cartes communes de détection/non-détection. L'Agence Européenne pour l'environnement fournit une grille de cellules de  $10 \times 10$  km (AEE ; <http://data.service.eea.europa.eu/dataservice/metadetails.asp?id=760>), qui devrait être utilisée pour ce rapport. Quelles sont les conséquences du choix d'une CAU de  $100 \text{ km}^2$  pour estimer l'EDR sur la perception des processus biologiques se déroulant à l'échelle de l'aire de répartition d'une espèce ? Quel serait l'effet d'un choix différent de la forme et de la taille de la CAU sur l'EDR et ses changements dans le temps ?

Dans cet article, nous comparons l'évolution de l'EDR de la population Française de loups sur une période de 11 ans, en utilisant deux formes de CAU (circulaire, carrée) et quatre tailles allant de 6 à  $100 \text{ km}^2$ . La plus grande CAU que nous avons utilisée ( $100 \text{ km}^2$ ) correspond à une approche conservatrice de la taille du domaine vital des loups (Mech et Boitani 2003), tandis que la plus petite ( $6 \text{ km}^2$ ) est proche des valeurs par défaut recommandées par l'UICN (2008, p. 33).

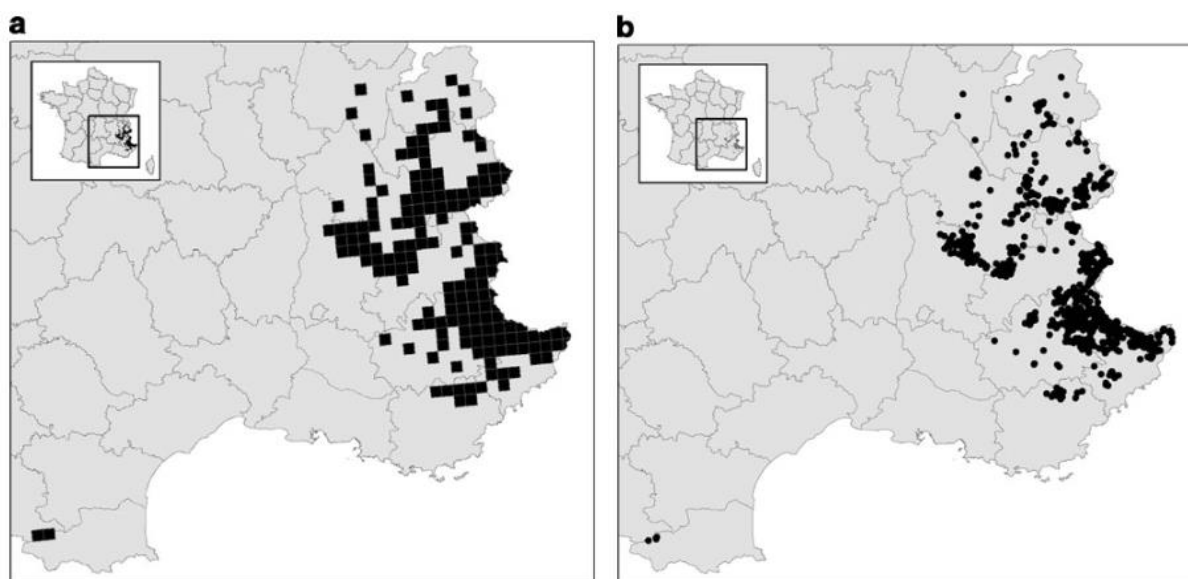
## MATERIEL ET METHODES

### Données sur le loup

Cette population est suivie depuis 1994 grâce à un réseau de 882 experts de terrain formés qui collectent des indices de présence tout au long de l'année (selon Linnell et al. 1998) et à un suivi génétique non invasif (Valière et al. 2003). Au cours de la période d'étude (1996-2006), plus de 10 000 indices de présence ont été validés et utilisés pour des analyses ultérieures, y compris des prélèvements génétiques non invasifs (excréments, urine, poils, sang ;  $n = 1\ 160$  loups positifs), des proies sauvages et domestiques, des empreintes, des observations et des photos et des hurlements. Pour chaque indice de présence détecté, un formulaire standardisé a été rempli avec tous les critères techniques nécessaires à une analyse plus approfondie (par exemple, la description des morsures et de la consommation des proies ; les mesures et l'alignement des traces et des pistes pour les données de suivi dans la neige ; etc.). **Nous avons classé les données comme non vérifiables si seulement moins de la moitié des critères étaient décrits, ou vérifiables et liées au loup si tous les critères indiquaient des caractéristiques du loup.** Dès qu'un critère ne correspondait pas aux attentes d'un indice réel de loup, l'indice était écarté (par exemple, une longueur de queue erronée). Fin 2006, la population de loups était composée de 17 meutes, dont cinq transfrontalières. Ce segment de la population Française fait partie de la population Alpine partagée entre la Suisse, l'Italie et la France (Linnell et al. 2007).

### Cartographie SIG

Les données ponctuelles ont été géo-référencées à la projection Lambert II étendue et cartographiées à l'aide d'Arcview 9.2 (Esri 2007). Pour chaque année, neuf cartes ont été calculées sur la base de quatre tailles de CAU (6, 25, 50 et 100 km<sup>2</sup>) et de deux formes géométriques (tampons circulaires autour de chaque observation et grilles de quadrats centrées sur la France). Nous avons également utilisé la grille de 10 × 10 km de l'AEE, centrée sur l'Europe. Au total, neuf valeurs de CAU par an ont été calculées. Les CAU circulaires pouvaient se chevaucher alors que celles des quadrats de la grille étaient contiguës (Fig. 1).



**Fig. 1** Exemple d'estimation de l'aire de distribution du loup en 2005, basée soit sur une grille de 10×10 km (a) de quadrats contigus, soit sur des tampons circulaires de 25 km<sup>2</sup> se chevauchant (b)

## Analyse des données

Nous avons effectué une analyse exploratoire de l'ensemble des données pour identifier l'effet de la taille et de la forme des CAU sur l'EDR, en utilisant des méthodes graphiques, comme recommandé par Tukey (1977) et plus récemment par Cleveland (1993). Nous avons choisi une **approche exploratoire** car : (a) nous n'avions pas d'idée a priori des modèles possibles capables de décrire correctement les processus biologiques complexes qui sous-tendent la colonisation du loup en France et (b) il est probable que les hypothèses communes qui sous-tendent les méthodes inférentielles classiques soient violées (indépendance entre les unités d'échantillonnage, distribution connue, etc...).

Nous avons tout d'abord identifié les principales caractéristiques de l'expansion du loup dans les Alpes Françaises, en examinant les changements temporels de l'EDR une fois moyennés sur les types de CAU : premièrement, une valeur a été calculée par année et par forme et taille de CAU ; deuxièmement, les neuf EDR résultants ont été moyennés au sein de chaque année et troisièmement, les EDR moyennés ont été tracés en fonction du temps ( $n = 11$  ans). Nous avons ensuite calculé les résidus de ce modèle graphique simple pour étudier les différences entre les EDR estimées en utilisant les différentes formes et tailles de CAU et les EDR moyennes pour chaque année. Ceci nous a permis d'identifier les effets du type de CAU sur l'EDR. En gros, nous avons donc ajusté un modèle simple prédisant l'EDR selon les effets additifs de l'année et du type de CAU.

Enfin, nous avons étudié les résidus de ce modèle additif pour identifier un éventuel effet des interactions entre le type de CAU et l'année sur l'EDR. Nous avons utilisé l'analyse en composantes principales (ACP) comme méthode d'auto-modélisation (Chessel et Thioulouse 1991) pour étudier ces interactions. Nous décrivons brièvement cette méthode ici. Soit  $\mathbf{X}$  le tableau contenant la valeur de l'EDR pour un type de CAU donné (colonne) pour une année donnée (ligne). Ce tableau est centré par ligne (la moyenne de l'EDR pour chaque année est égale à 0) et par colonne (la moyenne de l'EDR pour chaque type de CAU est égale à zéro). Par conséquent, ce tableau contient les résidus du modèle additif décrit ci-dessus. L'analyse en composantes principales de ce tableau consiste en la diagonalisation de la matrice  $\mathbf{V}$  :

$$\mathbf{V} = \mathbf{X}^t \mathbf{X} / n$$

Où  $\mathbf{X}^t$  désigne la transposition de  $\mathbf{X}$ , et  $n$  est le nombre d'années de l'étude (ici égal à 11). Cette diagonalisation renvoie un ensemble de vecteurs  $\mathbf{u}_i$  contenant les scores des types d'UCA sur les axes principaux, un ensemble de vecteurs  $\mathbf{v}_i$  contenant les scores des années sur les composantes principales et un ensemble de valeurs propres  $\lambda_i$  mesurant la variance des scores sur les composantes/axes principaux (dans le cas particulier d'une ACP réalisée sur un tableau centré par ligne et par colonne, les variances des scores des lignes sur une composante principale donnée est identique à la variance des scores des colonnes sur l'axe principal correspondant). Soit  $\mathbf{u}_i^* = \mathbf{u}_i / \sqrt{\lambda_i}$  et  $\mathbf{v}_i^* = \mathbf{v}_i / \sqrt{\lambda_i}$  les vecteurs propres contenant les scores normés des types d'UCA et des années sur la  $i$ ème composante principale (c'est-à-dire les scores mis à l'échelle de telle sorte que leur variance soit égale à 1). Une propriété bien connue de l'ACP (Gabriel 1971) est la suivante :

$$\mathbf{X} = \sum_i \mathbf{v}_i^* \mathbf{u}_i^{*t} \sqrt{\lambda_i}$$

La valeur de l'EDR pour une année donnée et un type de CAU donné est égale à la somme sur toutes les composantes principales du score normé du type de CAU multiplié par le score de l'année. Il est donc possible de « reconstituer » le tableau **X** en utilisant seulement un ensemble restreint de composantes principales. Dans cette étude, nous n'avons utilisé que la première composante principale pour cette opération d'auto-modélisation (voir « Résultats ») de sorte que l'interaction entre l'année et le type de CAU est considérée comme étant de la forme :  $\alpha_k \beta_l$ , où  $\alpha_k$  est l'effet du CAU  $k$  et  $\beta_l$  est l'effet de l'année  $l$ . Toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2008).

La dépendance d'échelle dans la croissance annuelle de l'EDR transformée en  $\log_2$  a été quantifiée davantage à partir des tailles extrêmes des CAU (100 km<sup>2</sup> contre 6 km<sup>2</sup>). Nous avons calculé la somme des carrés des écarts dans la croissance de l'EDR en fonction de l'échelle sur la période d'étude, et l'avons comparée entre les grilles et les tampons en utilisant :

$$\sum_{t=1}^{t=11} \left[ \left( 2^{\log(\text{EDR}_{t+1}) - \log(\text{EDR}_t)} \right)_{\text{quadrats100}} - \left( 2^{\log(\text{EDR}_{t+1}) - \log(\text{EDR}_t)} \right)_{\text{quadrats6}} \right]^2,$$

d'une part pour les quadrats S.S.D. et

$$\sum_{t=1}^{t=11} \left[ \left( 2^{\log(\text{EDR}_{t+1}) - \log(\text{EDR}_t)} \right)_{\text{buffers100}} - \left( 2^{\log(\text{EDR}_{t+1}) - \log(\text{EDR}_t)} \right)_{\text{buffers6}} \right]^2,$$

d'autre part pour les tampons S.S.D.

## RESULTATS

### Première visualisation des données

Nous avons remarqué un effet fort et positif de la taille des CAU sur l'EDR, et une dispersion entre les courbes qui augmente avec l'EDR (Fig. 2a). Ceci suggère une croissance multiplicative (Cleveland 1993) : la surface nouvellement colonisée par les loups durant l'année  $t$  est proportionnelle à la surface estimée durant l'année  $t-1$ . Plus l'EDR <sub>$t-1$</sub>  est grande, plus l'EDR <sub>$t$</sub>  est grande. En utilisant des données transformées en  $\log_2$ , les courbes sont parallèles (Fig. 2b) et la différence entre deux valeurs d'EDR consécutives doit être considérée comme une croissance relative  $[\log(\text{EDR}_{t+1}) - \log(\text{EDR}_t) = \log(\text{EDR}_{t+1}/\text{EDR}_t)]$ . Par exemple, avec un quadrat CAU couvrant 6 km<sup>2</sup>,  $\log(\text{EDR}_{1996}) = 8,5$  et  $\log(\text{EDR}_{2006}) = 11,5$ . La différence est de 3, ainsi, au cours de la période de 11 ans, l'EDR a augmenté d'un facteur 2<sup>3</sup>, c'est-à-dire  $\text{EDR}_{2006} = 8 \times \text{EDR}_{1996}$  ; en raison d'un fort parallélisme apparent entre les courbes, ce résultat pourrait sembler à première vue faiblement dépendant de la forme et de la taille de la CAU (contrairement à la croissance absolue qui pourrait être déduite de données non transformées en log). L'EDR a cependant fortement augmenté au début de la période d'étude, puis une phase de saturation a été observée à la fin. **On peut donc s'interroger sur la constance du parallélisme sur ces phases (augmentation, saturation), en fonction des formes et des tailles des CAU.**

### Modélisation graphique des données

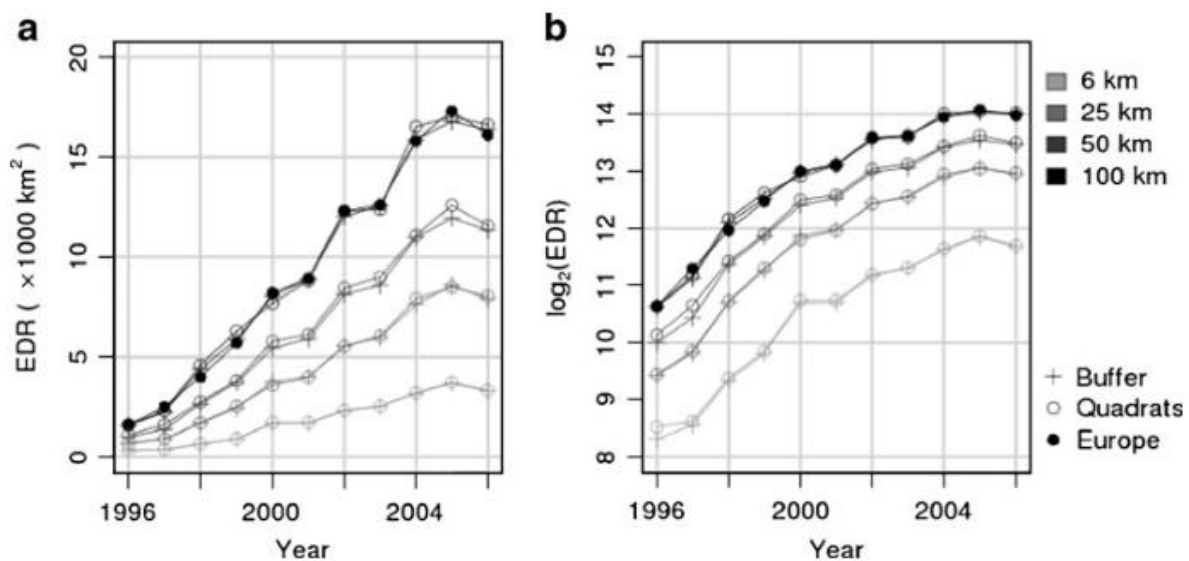
L'analyse visuelle de la Figure 2b suggère un modèle additif où  $\log(\text{EDR})$  est fonction de l'ANNÉE et de la CAU. Lorsqu'elle est calculée par année et pour une taille de CAU donnée, la différence  $\log(\text{EDR}_{\text{quadrats}}) - \log(\text{EDR}_{\text{buffers}})$  est le plus souvent positive (43 cas sur 55 valeurs possibles) mais plus importante au début de la période d'étude que plus tard. Cette interaction possible entre

l'ANNÉE et le type de CAU a été mise en évidence au moyen d'une ACP appliquée à  $\log(\text{EDR})$  une fois le tableau centré par ligne et par colonne (voir « Analyse des données »).

La valeur propre du premier axe étant quatre fois plus grande que les autres, nous nous sommes concentrés uniquement sur le premier axe pour le processus d'auto-modélisation (Fig. 3c). Cette opération nous a permis d'identifier visuellement les principaux schémas apparaissant dans les résidus du modèle prédisant l'EDR comme un effet additif de l'année et du type de CAU (Fig. 3a et b).

La taille de la CAU, plutôt que sa forme, semble être la principale cause du modèle modélisé par l'ACP sur son premier axe, et ce modèle distingue nettement trois années par rapport au reste de la période (Figure 3b). Au début de la période, les plus grandes CAU ont eu tendance à produire des EDR plus importantes que celles attendues dans l'hypothèse d'une additivité des effets de l'année et du type de CAU. Plus tard (à partir de 2000), les CAU plus petites ont eu tendance à produire des EDR plus importants que ceux attendus sous cette hypothèse d'additivité (Fig. 3b).

L'évolution du  $\log_2(\text{EDR})$  en fonction de la surface de la cellule ou du temps est cependant beaucoup plus forte que celle provenant de leur interaction (Fig. 4) : la variation de la variable de réponse est environ dix fois moins importante dans le second cas que dans le premier.



**Fig. 2.** Évolution dans le temps de l'aire de répartition estimée du loup en France (EDR) en fonction de la forme de l'unité de surface cellulaire (quadrats ou tampon) et de sa taille (6, 25, 50 et 100 km<sup>2</sup>) : **a** évolution de l'EDR sur une échelle linéaire ; **b** évolution de l'EDR sur une échelle logarithmique (la base 2 a été choisie pour ce logarithme)

### Schémas de croissance de l'EDR

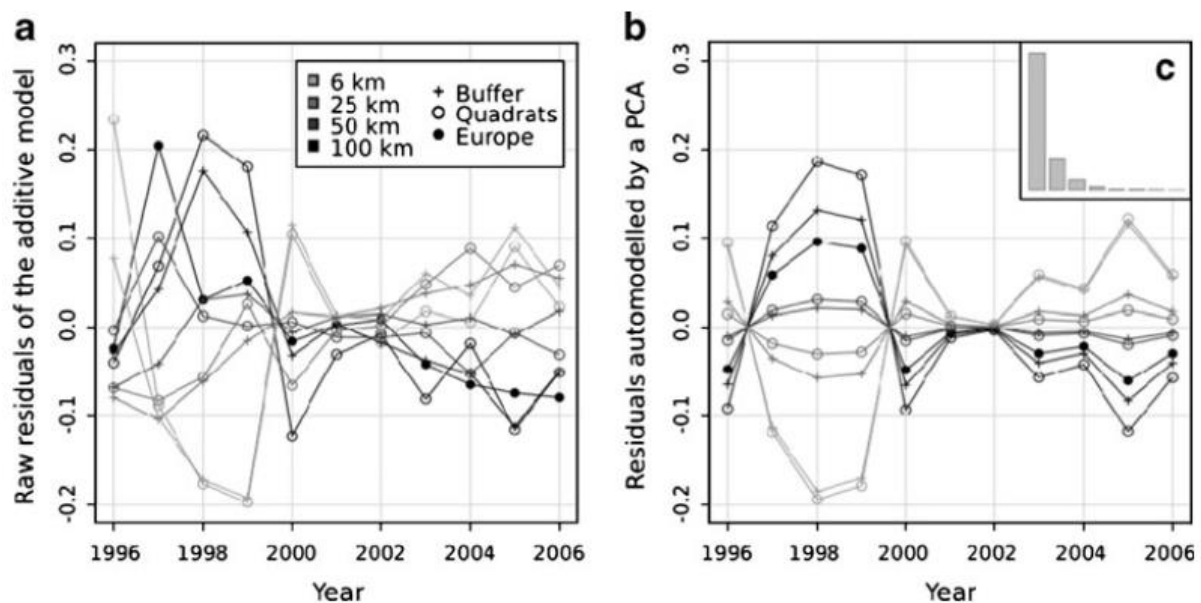
La Figure 4 suggère que (a) les changements dans l'EDR ont été plus importants avant 2000 qu'après (Figure 4a) et que (b) par rapport aux petites CAU, les grandes CAU ont accentué ce schéma dans les données : la phase de forte croissance a été accentuée, tandis que celle de saturation a été lissée.

Lorsque de telles divergences sont observées en fonction de la taille ou de la forme de l'CAU, on est obligé de fournir le plus grand intervalle [min, max] pour les changements dans l'EDR (Tableau 1), plutôt que de choisir arbitrairement l'un des points. Par exemple l'expansion de l'EDR entre



1996 et 1997 devrait être considérée dans l'intervalle  $[2^{\log(\text{EDR}_{1997})-\log(\text{EDR}_{1996})}]_{\text{quadrats}_6}$  à  $[2^{\log(\text{EDR}_{1997})-\log(\text{EDR}_{1996})}]_{\text{quadrats}_{100}} = [1,06, 1,44]$  ou  $[1,18, 1,40]$  si elle est estimée à partir de tampons de 6 ou 100 km<sup>2</sup>. Cet effet d'échelle sur la croissance de l'EDR était cependant plus faible lors de l'utilisation de tampons circulaires que lors de l'utilisation de grilles, comme le montre la somme des carrés des différences (S.S.D.<sub>buffers</sub>=0,39 ; S.S. D.<sub>quadrats</sub>=0,73).

L'effet d'échelle était également plus faible pour les changements à long terme de l'EDR (c'est-à-dire les tendances dans l'aire de répartition de l'espèce) que lorsqu'on se concentre sur les changements annuels, en particulier lorsque la croissance de l'EDR a été estimée à partir de tampons circulaires :  $[2^{\log(\text{EDR}_{2006})-\log(\text{EDR}_{1996})}]_{\text{quadrats}_6} = 9$  comparé à  $[2^{\log(\text{EDR}_{2006})-\log(\text{EDR}_{1996})}]_{\text{quadrats}_{100}} = 10,4$  ;  $[2^{\log(\text{EDR}_{2006})-\log(\text{EDR}_{1996})}]_{\text{buffer}_{100}} = 10,4$ .



**Fig. 3** a Évolution temporelle des résidus du modèle additif prédisant l'aire de distribution estimée du loup en France en fonction du type d'unité cellulaire utilisé et de l'année ; b Auto-modélisation de ces résidus en utilisant le premier axe d'une analyse en composantes principales (ACP) du tableau contenant ces résidus ; c Diagramme à barres montrant les valeurs propres de cette analyse en composantes principales

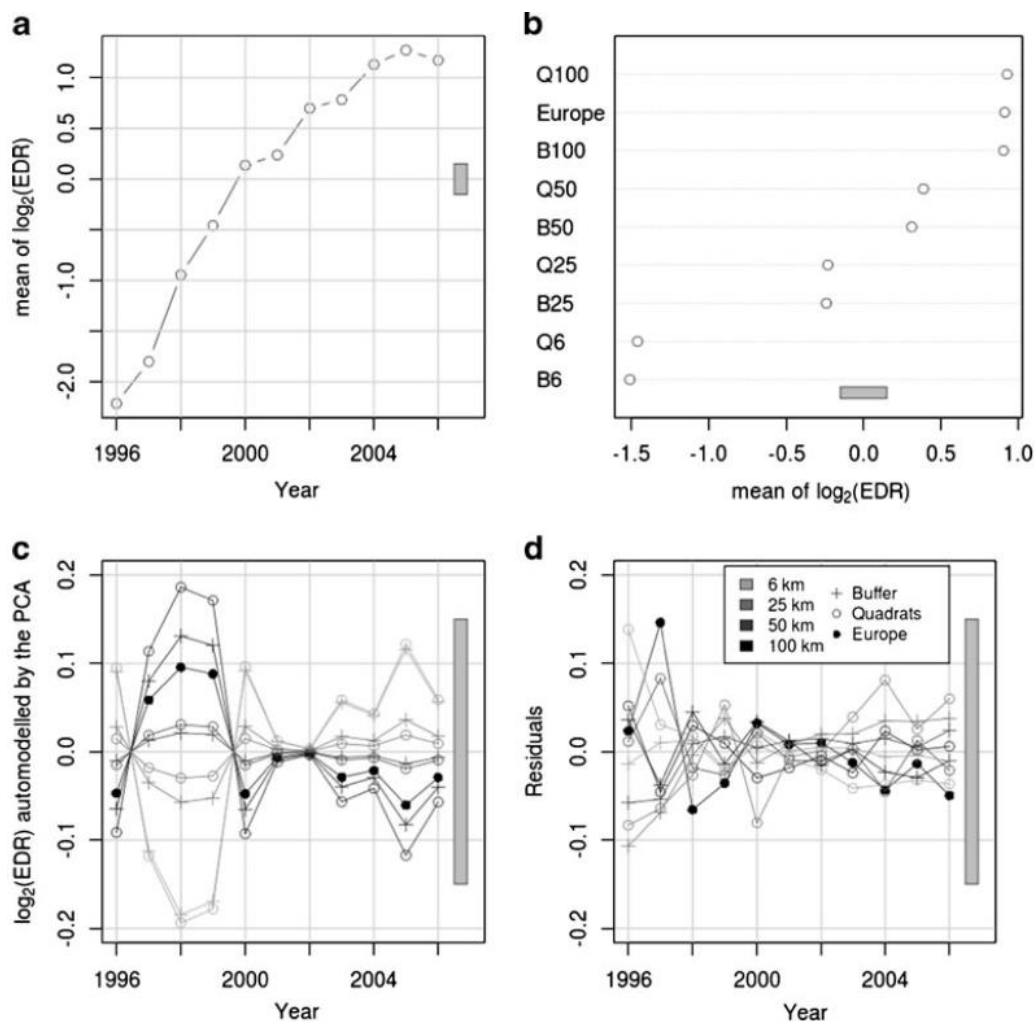
## DISCUSSION

Nos résultats sont issus d'une analyse descriptive et graphique (sensu Valois 2000). Il est important de souligner qu'une analyse exploratoire des données documentera principalement des modèles au sein de celles-ci lorsqu'il n'y a pas d'attentes a priori, contrairement au test d'hypothèse traditionnel conçu pour vérifier de telles hypothèses a priori (Tukey 1977). Le premier n'aboutit pas à des conclusions associées, par exemple, à une valeur *p*, mais fournit plutôt des hypothèses de travail concernant les processus étudiés. Dans ce cadre, les données aident à définir un modèle conceptuel qui peut probablement sous-tendre le processus observé.

### Un modèle conceptuel pour le processus de colonisation

L'aire de répartition estimée a augmenté avec le temps, mais deux phases ont pu être distinguées, une phase de forte augmentation, puis une phase de saturation. La cartographie avec la plus grande unité de surface cellulaire a donné lieu à un EDR plus important, ce qui est trivial. Notre

principale question de travail était d'identifier le processus sous-jacent à l'interaction entre le type de CAU et les facteurs annuels. Pourquoi les CAU les plus grandes entraînent-elles des changements perçus dans l'EDR différents de ceux des CAU plus petites, en fonction de la phase de croissance ? Un modèle simple peut être proposé, basé sur l'influence de la distance entre la zone de présence déjà documentée et les emplacements de nouveaux indices de présence de l'espèce. Considérons une EDR fictive au temps  $t$  qui est estimée à partir d'un indice de présence, en utilisant des formes carrées ou circulaires comme tampons de 6 ou 100 km<sup>2</sup> par exemple. Au moment  $t+1$ , un autre indice de présence soit trouvé au même endroit, ainsi qu'un autre, proche du premier (Fig. 5a). La croissance relative  $EDR_{t+1}/EDR_t$  est de 2 avec de petits tampons, et toujours inférieure à 2 avec de grands tampons tant que leur taille est suffisamment grande par rapport à la distance entre les signes de présence. A  $t+2$ , les deux signes de présence peuvent encore être enregistrés aux mêmes endroits, ainsi qu'un troisième, un peu plus éloigné (Fig. 5b). Maintenant,  $EDR_{t+2}/EDR_{t+1}$  est de  $3/2 = 1,50$  avec les petites CAU circulaires, et de  $2,36/1,36 = 1,74$  avec les grandes. Avec les grilles carrées, l'écart peut être encore plus grand ( $3/2 = 1,5$  avec les petites cellules contre  $2/1 = 2$  avec les grandes).



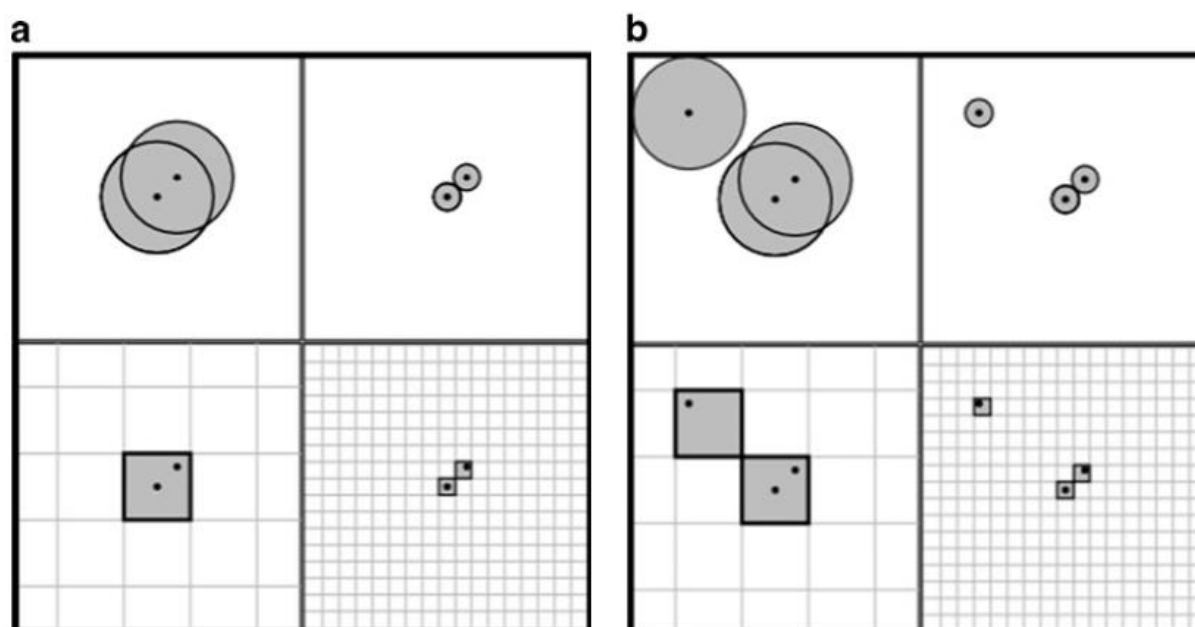
**Fig. 4.** Résumé du modèle ajusté pour expliquer la gamme de distribution estimée (EDR). Sur chaque figure, un rectangle gris de taille fixe indique l'importance de chaque modèle identifié : **a** effet de l'année exprimé comme les déviations moyennes pour chaque année par rapport à l'EDR moyenne sur toutes les années et tous les types d'unités de surface cellulaire ; **b** effet de l'unité de surface cellulaire, exprimé comme la déviation moyenne pour chaque type de CAU par rapport à l'EDR moyenne sur toutes les années et tous les types de CAU (B tampon, Q quadrats ; le nombre indique la surface de la CAU en km<sup>2</sup>) ; **c** auto modélisation par une analyse en composantes principales (ACP) des interactions entre l'année et le type de CAU ; **d** résidus de ce modèle



**Tableau 1.** Changements annuels de l'aire de distribution estimée (EDR) en fonction de la forme de l'unité de surface cellulaire (CAU) (grilles de quadrats contigus, tampons circulaires se chevauchant) et de la taille de l'aire (6 km<sup>2</sup>, 100 km<sup>2</sup>), sur la base de plus de 10 000 indices de présence du loup recueillis de 1996 à 2006 en France

Growth of EDR	Quadrat grids		Circular buffers	
	6 km <sup>2</sup>	100 km <sup>2</sup>	6 km <sup>2</sup>	100 km <sup>2</sup>
1996–1997	1.06	1.44	1.18	1.40
1997–1998	1.69	2.00	1.72	1.97
1998–1999	1.39	1.37	1.39	1.34
1999–2000	1.87	1.22	1.87	1.38
2000–2001	1.00	1.14	1.00	1.09
2001–2002	1.36	1.40	1.37	1.36
2002–2003	1.09	1.01	1.10	1.05
2003–2004	1.22	1.33	1.25	1.26
2004–2005	1.21	1.03	1.16	1.06
2005–2006	0.89	0.98	0.90	0.98
	S.S.D. <sub>quadrat grids</sub> =0.73		S.S.D. <sub>circular buffers</sub> =0.39	

L'interaction entre la taille de la CAU et les changements estimés dans l'EDR peut donc être en partie une conséquence de l'importance des distances entre les indices de présence déjà documentés et ceux nouvellement documentés, par rapport à la taille et à la forme de la CAU. Si l'on considère la population Française de loups, cela signifie que plus le processus de colonisation est lent, plus l'effet de lissage des grandes CAU sur les changements estimés dans l'EDR est fort. Inversement, lorsque le processus de colonisation est plus rapide (c'est-à-dire que les zones nouvellement colonisées sont plus éloignées des zones de présence déjà connues), les CAU de petite taille ont tendance à sous-estimer les changements dans l'EDR par rapport aux plus grandes.



**Fig. 5** Processus de croissance spatiale simulé (a temps t+1 ; b temps t+2) qui entraîne différentes valeurs de changements dans l'aire de distribution estimée (zones grises), en fonction de la forme et de la taille de l'unité de surface de la cellule et de la distance entre les indices de présence (points noirs)

## Conséquences concernant l'évaluation de l'état de la population

L'aire de répartition réelle et les changements connexes au fil du temps sont inconnus. Aucune valeur de référence n'est disponible pour calibrer le système de cartographie, de sorte que nous ne pouvons pas déterminer laquelle des différentes unités de zone cellulaire dont nous disposons est la meilleure dans l'absolu. On pourrait souhaiter ajuster le processus d'évaluation des changements dans l'aire de répartition de l'espèce en fonction d'une échelle temporelle (**fluctuations à court terme** contre **tendances à long terme**) et de l'état de la population déduit d'autres indicateurs, tels que la taille de la population, les menaces, etc.

En ce qui concerne les changements à court terme de l'EDR (par exemple d'une année à l'autre), il semble plus approprié d'utiliser une présentation des résultats basée sur les intervalles en utilisant les changements minimum et maximum estimés de l'EDR en fonction de la taille et de la forme des CAU (voir « schémas de croissance de l'EDR »). Cela mettrait en évidence l'incertitude des résultats due à l'analyse elle-même, alors que se concentrer arbitrairement sur une estimation ponctuelle donnée serait trompeur. Cette forme d'incertitude devrait être mise en œuvre dans le processus décisionnel (Bradshaw et Borchers 2000), en se basant de préférence sur des tampons circulaires se chevauchant, car ils minimisent l'effet d'échelle par rapport aux grilles contiguës. On peut recommander un processus en deux étapes : (a) estimer le changement de l'EDR en utilisant l'approche par zone d'échelle (par exemple, comme dans le Tableau 1) et (b) si une certaine divergence est observée en fonction de l'échelle, choisir la limite d'intervalle la plus adaptée compte tenu du contexte de conservation de la population (voir ci-dessous).

Pour évaluer le statut de petites populations en voie de reconstitution, comme les loups en France, il est préférable de procéder à des estimations conservatrices du processus de colonisation, en particulier lorsque des données de présence uniquement sont utilisées et que des détections faussement négatives ou positives peuvent se produire (Rondini et al. 2006). L'équilibre entre le risque de surestimer l'EDR (c'est-à-dire d'inclure les faux positifs) et de le sous-estimer (c'est-à-dire d'écarter les faux négatifs) est une question importante. Cependant, le loup est une espèce cryptique qui vit à faible densité, de sorte que les indices de présence ne sont pas facilement détectés. Bien entendu, les différentes catégories d'indices ne sont pas également fiables : par exemple, les données génétiques non invasives sont plus résistantes aux erreurs d'identification que les observations. **Il est tentant d'évaluer l'EDR en se basant uniquement sur des faits concrets tels que les preuves génétiques, mais cela aboutirait à une estimation trop conservatrice, une stratégie socialement non viable.** Une approche plus équilibrée prendrait en compte toutes les catégories d'indices de présence validés, à condition que le processus de validation soit conservateur. **Dans le présent travail, environ 40% des indices de présence détectés (empreintes, proies et observations) ont été rejetés.** Un taux de rejet aussi élevé est susceptible de produire des estimations conservatrices de l'aire de répartition de l'espèce. De plus, la probabilité de détection des différentes catégories n'est probablement pas uniforme sur l'aire de distribution du loup : les excréments sont facilement trouvés - et validés génétiquement - dans les zones d'occupation permanente du loup, **alors que les observations sont souvent rapportées - et rejetées - d'abord sur le front de colonisation de l'espèce.** Une telle hétérogénéité spatiale des taux de détection et de validation en fonction des catégories d'indices peut également entraîner une sous-estimation de l'aire de répartition. Enfin, en raison d'un effort d'échantillonnage limité au-delà des limites de l'aire de répartition du loup déjà documentée, les changements estimés sont probablement conservateurs. La sensibilité des changements estimés de l'aire de répartition aux différences entre les catégories de taux de détection et de validation est

probablement faible puisque l'on peut raisonnablement supposer que ces différences sont constantes dans le temps. Cette hypothèse doit néanmoins être examinée de manière plus approfondie. Pour prendre en compte les biais possibles qui en résultent, en particulier lorsque le processus de colonisation est lent pendant la période de focalisation, il faut préférer des CAU plus grandes pour suivre les changements annuels dans l'EDR car elles permettront probablement une meilleure perception d'un faible taux de récupération.

Dans les populations de loups bien établies, les taux de croissance sont généralement faibles (voir Salvatori et Linnell 2005 pour une étude à l'échelle Européenne), mais les conflits avec les intérêts humains peuvent être aigus en raison du grand nombre de loups. Si une gestion active (sensu Linnell et al. 2007) est mise en œuvre, y compris un contrôle légal, le fait de cibler un rendement légal maximal et toujours durable de loups (Chapron et al. 2003 ; Chapron 2004) peut être perçu par les parties prenantes comme une stratégie équilibrée. L'utilisation d'indicateurs de population trop lissés dans de tels contextes (tels que les changements de l'EDR estimés avec de grandes CAU) peut cependant entraîner des options de gestion déséquilibrées : la vitesse du processus de colonisation serait alors sous-estimée, ce qui pourrait conduire à des décisions conservatrices (par exemple, un rendement possible de loups sous-estimé). Les parties prenantes recherchent généralement un traitement équilibré des revendications concurrentes (par exemple, les chasseurs, les agriculteurs, les défenseurs de la nature, voir Giller et al. 2008) et la gestion active vise à améliorer l'acceptation sociale de l'espèce. L'estimation des changements à court terme de l'EDR à partir de CAU de petite taille peut donc être la bonne option à choisir dans ces circonstances.

Cependant, l'effet d'échelle sur les tendances de l'EDR était faible dans notre étude (moins de 15% de variation entre les zones de cellules de 6 et 100 km<sup>2</sup>), en particulier avec les tampons circulaires. Globalement, nos résultats sont susceptibles de dépendre de l'interaction entre les caractéristiques de la dispersion au sein de la population étudiée et la taille de la zone cellulaire. L'occurrence relative de la dispersion à longue et courte distance affectera la sensibilité du processus de cartographie aux changements dans l'aire de répartition de l'espèce. Le processus de colonisation au sein de la population Française de loups est en partie basé sur la dispersion à longue distance (Valière et al. 2003), ce qui interagit évidemment avec le processus de cartographie. **En théorie, il est donc préférable d'utiliser une zone cellulaire large et circulaire plutôt qu'une grille pour suivre l'évolution de l'aire de répartition d'une telle population de loups.** Ce système tampon est moins sensible aux effets d'échelle, qu'il s'agisse de variations à court ou à long terme de l'aire de répartition de l'espèce.

## CONCLUSION

En pratique, beaucoup a déjà été fait dans le monde de la biologie de la conservation en utilisant des représentations basées sur des grilles plus ou moins standardisées. Les lignes directrices de l'UICN (UICN 2008) soulignent que « ...le choix de l'échelle à laquelle [l'EDR] est estimé peut influencer le résultat des évaluations de la Liste rouge et pourrait être une source d'incohérence et de biais », par exemple si l'échelle est inappropriée aux caractéristiques de l'espèce. Ils suggèrent en outre que l'estimation de l'EDR « ...peut nécessiter une standardisation à une échelle de référence appropriée pour réduire ce biais », et proposent une boîte à outils pour calculer les facteurs de correction d'échelle ad hoc.

Compte tenu de la recolonisation de la population Française de loups (Cubaynes et al. 2009), nous sommes surtout préoccupés par le biais lié à l'échelle lorsque nous évaluons les changements dans

l'EDR au fil des ans. En effet, les instructions pour rapporter le statut des espèces selon l'article 17 de la Directive Habitats mettent l'accent sur l'estimation des changements dans l'EDR. **Estimer la valeur de l'aire de répartition d'une espèce à un moment donné est une chose, évaluer les changements de cette aire au fil du temps en est une autre.** Comme la valeur réelle de l'aire de répartition est toujours inconnue, on ne peut que comparer les estimations dans le temps pour évaluer les tendances éventuelles. Le défi, étant donné que le Comité des Habitats de la C.E. suggère d'utiliser la grille de cellules de 10×10 km de l'A.E.E., est d'équilibrer le besoin de fusionner les diagnostics entre les zones (ou les pays) et le besoin de robustesse du diagnostic intra-zone. D'une part, les cartes basées sur une grille utilisant une zone de cellules à échelle fixe sont largement utilisées pour surveiller les changements dans l'aire de répartition des espèces ; d'autre part, nos résultats suggèrent que d'autres approches cartographiques pourraient être moins sujettes à la sur- ou sous-estimation des changements dans l'aire de répartition. Nous proposons une approche en deux étapes pour résoudre ce paradoxe apparent. Tout d'abord, la méthode classique basée sur le quadrillage pourrait être utilisée comme une approche à gros grain des changements dans l'aire de répartition des grandes populations transfrontalières (sensu Linnell et al. 2007), pour évaluer les tendances mondiales. Deuxièmement, une méthode dépendant de l'échelle utilisant des tampons circulaires pourrait être mise en œuvre comme une approche à grain fin des changements dans l'aire de répartition des segments de population locaux (par exemple, les animaux contenus dans un des pays qui partagent une population transfrontalière), pour évaluer la tendance locale.

L'objectif de la surveillance obligatoire (sensu Lindenmayer et Likens 2010) est généralement d'identifier des modèles grossiers tels que les tendances à grande échelle dans le nombre et la répartition des populations. Cependant, il est essentiel de connaître le processus biologique qui sous-tend la tendance observée pour choisir l'approche la plus appropriée. Étant donné que les loups sont connus pour combiner à la fois la dispersion à courte et à longue distance lors de la recolonisation (par exemple Kojola et al. 2006), même une approche descriptive comme la cartographie de base de la présence détectée peut être confrontée à certains pièges cachés comme les effets d'échelle/de forme en interaction avec les caractéristiques de l'espèce.