

Prévision de la recolonisation spatio-temporelle des populations de grands carnivores et du risque de déprédation du bétail : les loups dans les Alpes Italiennes

Journal of Applied Ecology



Journal of Applied Ecology 2010, 47, 789–798

doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01831.x

Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: wolves in the Italian Alps

F. Marucco^{1,2*} and E. J. B. McIntire³

¹Centro Gestione Conservazione Grandi Carnivori, Parco Naturale Alpi Marittime, 12010 Valdieri, Italy; ²Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA; and ³Centre d'étude des forêts, Pav. ABP, Université Laval, Québec City, QC G1K 7P4, Canada

Résumé

1. Les loups *Canis lupus* ont récemment recolonisé les Alpes occidentales par dispersion depuis les Apennins Italiens, représentant l'un des nombreux exemples mondiaux de grands carnivores en expansion dans des paysages fortement dominés par l'homme. Comprendre et prévoir l'expansion de cette population est important pour la conservation en raison de son impact direct sur le bétail et de son haut niveau d'opposition sociétale.

2. Nous avons construit un **modèle prédictif**, spatialement explicite et basé sur l'individu pour examiner l'expansion de la population de loups dans ce paysage fragmenté, et le risque de déprédation du bétail. Nous avons développé le modèle sur la base des processus démographiques connus, de la structure sociale, du comportement et de la sélection de l'habitat des loups recueillis au cours d'une étude intensive de 10 ans sur le terrain de cette population de loups.

3. Lors de la validation du modèle, **notre modèle a décrit avec précision le processus de recolonisation dans les Alpes Italiennes, en prédisant correctement la localisation des meutes de loups, leur nombre et la taille de la population de loups, entre 1999 et 2008.**

4. Nous avons prévu des meutes et des disperseurs dans l'ensemble des Alpes Italiennes pour 2013, 2018 et 2023 : 25 meutes (IC 95% : 19-32) en 2013, 36 (23-47) en 2018 et 49 (29-68) en 2023. Les Alpes du Sud-Ouest ont été la principale source de repeuplement des Alpes entre 1999 et 2008. Après 2008, la zone d'origine des autres dispersions réussies se déplacera probablement vers les Alpes du Nord-Ouest, mais les grands lacs des Alpes centrales constitueront probablement une barrière spatiale qui ralentira l'expansion du loup.

5. En utilisant les prévisions de présence de meute, nous avons estimé de manière spatialement explicite le risque de déprédation par les loups sur les animaux vivants, permettant ainsi des actions de gestion locales et régionales adaptées.

6. Synthèse et applications. **Notre modèle prédictif est nouveau car nous suivons la dynamique spatio-temporelle des meutes, et pas seulement la taille de la population, qui ont des exigences et des impacts sur les conflits loup-homme sensiblement différents de ceux des disperseurs errants.** Notre approche permet de prioriser les efforts de gestion, y compris la minimisation des déprédations du bétail, l'identification des corridors et des barrières importantes, et la localisation des futures populations sources pour une recolonisation réussie des Alpes par le loup.

INTRODUCTION

Les stratégies de conservation des espèces menacées et en danger ont été élaborées à l'aide de modèles de complexité variable, notamment des modèles de population (par exemple, des analyses de viabilité des populations), des modèles de paysage (par exemple, des fonctions de sélection des ressources) et des modèles dynamiques spatialement explicites [par exemple, des **modèles spatialement explicites basés sur l'individu (SE-IBM)**] (Shenk & Franklin 2001 ; Wiegand et al. 2004). Pour les grands carnivores, les principaux facteurs conduisant les petites populations à l'extinction sont souvent la contraction et la modification de leur habitat et l'augmentation des abattages illégaux par les humains (Ferrerias et al. 2001). Pour certains, cependant, les populations sont en augmentation, ce qui crée des controverses et des défis pour leur conservation. Les loups, par exemple, entrent en conflit avec l'homme principalement à cause de la compétition pour le bétail, un effet secondaire naturel de l'expansion des populations de loups en Europe où les territoires des carnivores et de l'élevage se chevauchent souvent (Linnell, Swenson & Anderson 2001). Par conséquent, les pressions exercées sur les autorités pour définir des stratégies de contrôle sont souvent élevées, même lorsque l'abondance est inférieure à une population viable minimale (Nilsson 2003). Les loups Italiens *Canis lupus* Linnaeus, 1758 [en danger : directive Habitat 92/43 / CEE, Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (19.IX.1979) et liste rouge (UICN 2001)] sont préoccupants car ils ont récemment recolonisé naturellement les Alpes occidentales après avoir été extirpés de la majeure partie de l'Europe occidentale au cours du 20^{ème} siècle, et leur statut futur est incertain. Les modèles prédictifs pourraient donc être très importants pour guider les décisions de conservation et de gestion, en minimisant les coûts écologiques et économiques des essais et des erreurs pour les espèces en danger. Cependant, les questions de conservation sont complexes et nécessitent une combinaison d'analyse des paysages spatiaux et une connaissance du comportement des animaux et de la dynamique des populations.

Les modèles de population (par exemple l'analyse de la **viabilité** des populations) ont souvent été utilisés pour définir des stratégies de conservation pour les grands carnivores (Samson 2002), y compris les loups, pour évaluer le risque d'extinction sous différentes stratégies de gestion (Chapron et al. 2003), et pour étudier les effets de la dépression de consanguinité, de la politique de chasse et des événements catastrophiques sur les populations isolées en Scandinavie (Nilsson 2003). Cependant, ces modèles ont été critiqués parce qu'ils représentent de manière inadéquate le **comportement** des animaux (DeAngelis et al. 2001), et parce qu'ils ne sont souvent pas spatialement liés aux paysages réels (Macdonald & Rushton 2003 ; McIntire, Schultz & Crone 2007). **Pour les loups, une espèce hautement sociale et territoriale structurée en meutes avec un seul couple reproducteur, leur comportement affecte de manière disproportionnée la densité, la configuration du domaine vital, la reproduction et la mortalité** (Mech & Boitani 2003). La structure sociale peut gonfler l'importance ou amplifier la stochasticité démographique en limitant le nombre d'unités de reproduction au nombre de groupes sociaux (Caro & Durant 1995 ; Vucetich, Peterson & Waite 1997). Pourtant, les données comportementales ont rarement été intégrées dans les modèles de population (Gonzalez-Suarez & Gerber 2008).

Un autre type de modèle - **le modèle de paysage spatialement explicite**, basé sur un système d'information géographique - peut également être très utile pour la gestion des espèces (Adriaensen et al. 2003), et a été largement utilisé en Europe de l'Ouest pour prédire la distribution des loups dans des zones non encore recolonisées (par exemple Corsi, Duprè & Boitani 1999 ; Jedrzejewski

et al. 2008). Dans les Alpes Italiennes, où le paysage est dominé par l'homme et où l'habitat approprié pour les carnivores est fortement fragmenté à la fois par la topographie et par l'homme, l'habitat peut jouer un rôle important dans la réduction de la capacité de charge du système pour les loups. Cependant, les dynamiques sociales et de population n'ont jamais été abordées dans ces modèles, et donc aucune rétroaction potentielle au sein du système n'a été prise en compte (McIntire, Schultz & Crone 2007). De plus, aucune exigence de meute pour l'établissement d'un territoire n'a été prise en compte, **ce qui implique qu'il n'y a aucune différence entre la présence potentielle de loups solitaires errants et de meutes établies.**

Pour analyser ce processus complexe de recolonisation naturelle et la dynamique de la population dans un paysage fragmenté, et pour contourner ces lacunes, nous avons construit un **SE-IBM** pour les loups qui incorpore la reproduction, la mortalité par âge, la structure sociale, la territorialité, la dispersion des jeunes, et la sélection de l'habitat agissant sur la dispersion et la localisation du territoire directement dans les Alpes. Comme notre modèle s'inscrit dans le paysage réel, il est ouvert aux tests empiriques et à la validation, et permet d'étudier le rôle de divers paramètres de la population et du paysage. De plus, le **SE-IBM** que nous avons développé est un moyen de relier les traits individuels et la complexité des systèmes sociaux, tels que la structure des meutes de loups, car ils rendent directement compte de la façon dont la dynamique des populations émerge du comportement individuel (Grimm & Railsback 2005). Les IBM permettent de prendre en compte de manière simple les effets de la stochasticité démographique et de la complexité interne d'une population (Matsinos, Wolff & DeAngelis 2002), et sont donc particulièrement bien adaptés aux petites populations (DeAngelis et al. 2001). Ainsi, nous calibrons et validons d'abord notre modèle, puis nous prédisons la recolonisation potentielle future des loups afin de guider les décisions de conservation et de gestion des loups. Nous prédisons les probabilités spatiales absolues des futures meutes de loups dans les Alpes pour les 5, 10 et 15 prochaines années (c'est-à-dire 2013, 2018 et 2023), ainsi que le nombre de meutes et d'autres paramètres de population. Nous avons également identifié les zones critiques pour l'établissement de meutes de loups, qui seront fondamentales pour les sources futures dans le processus de recolonisation par le loup de l'ensemble du système des Alpes Italiennes. Enfin, nous avons prédit spatialement le risque de déprédation du bétail par les loups tout au long du processus de recolonisation par les loups.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude et modèle d'adéquation de l'habitat

La zone d'étude couvre les Alpes occidentales, centrales et orientales en Italie (Fig. 1). Cette zone est faiblement connectée au sud aux Apennins, l'unique source de la population de loups dans les Alpes (Fabbri et al. 2007). Le flux génétique entre les Apennins et les Alpes est modéré (1,25-2,50 loups par génération ; Fabbri et al. 2007), nous avons donc considéré l'immigration comme négligeable pour les besoins initiaux de notre sous-modèle démographique. La population de loups dans les Alpes est actuellement en expansion dans les Alpes Françaises (Marboutin & Duchamp 2005) ; cependant, nous avons limité notre analyse au côté Italien des Alpes en raison de la disponibilité des données. À l'avenir, lorsque les données seront disponibles, il sera important d'étendre le modèle à l'ensemble des Alpes. Cela implique que notre modèle prédictif ne prend pas en compte le potentiel d'immigrants (gains) ou d'émigrants (pertes) ou de connectivité supplémentaire par des routes non incluses dans la zone que nous avons modélisée. Malgré la tendance à des approches internationales plus coordonnées, l'accent mis actuellement sur l'Italie reflète les structures de gestion actuelles. L'élevage ovin est très répandu dans les Alpes Italiennes

et la déprédation du bétail par les loups a provoqué des conflits croissants au fil des ans (Marucco et al. 2009a). Aujourd'hui, cependant, la population de loups est entièrement protégée en Italie et la chasse est illégale.

Nous avons utilisé le modèle d'adéquation de l'habitat du loup pour les Alpes Italiennes (Fig. 1), développé par Marucco (2009), pour représenter explicitement les Alpes grâce au SE-IBM. Marucco (2009) a appliqué un modèle d'occupation multisaisonnier inconditionnel pour estimer les paramètres d'occupation des loups et les probabilités de détection (MacKenzie 2006), en se basant sur des données collectées à l'aide d'un modèle robuste pendant 5 ans dans les Alpes Italiennes occidentales. Le modèle d'habitat approprié produit avait une structure de grille de 25 km², et les valeurs d'adéquation de l'habitat allaient de 0 à 1000 (Fig. 1). Nous avons utilisé ce modèle d'adéquation de l'habitat à la fois pour l'établissement et la disparition du territoire (voir ci-dessous).

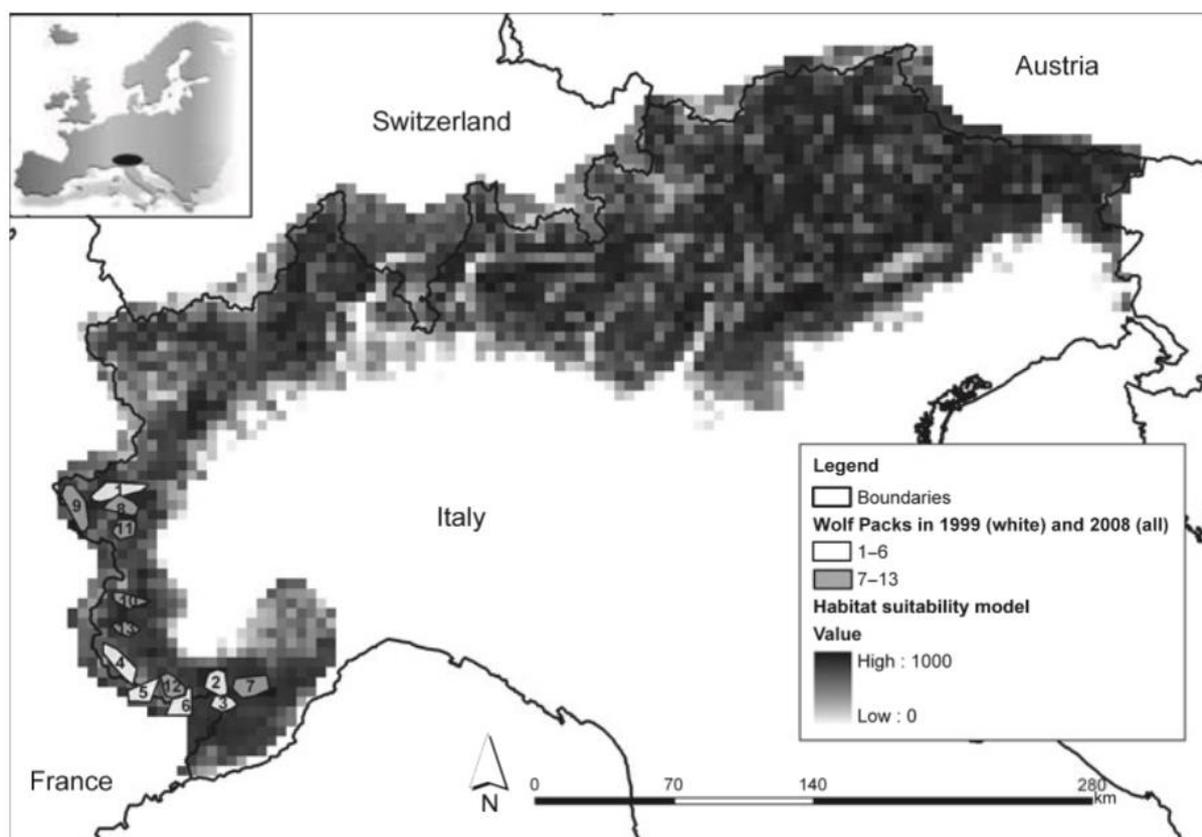


Figure 1. Modèle d'adéquation de l'habitat pour les loups dans les Alpes Italiennes, dérivé de Marucco (2009), et localisation réelle des six premières meutes dans les Alpes du Sud-Ouest utilisée comme état initial du modèle de simulation en 1999, et localisation réelle des 13 meutes dans les Alpes occidentales utilisée comme état initial du modèle de simulation en 2008

Modèle spatialement explicite, basé sur l'individu

Structure du modèle

Nous avons construit le SE-IBM en utilisant le Spatially Explicit Landscape Event Simulator (SELES) (Fall & Fall 2001). Le SELES est un cadre de modélisation spatiale basé sur des matrices. Pour la structure du modèle, nous avons utilisé une version finement divisée du modèle d'adéquation de l'habitat (cellules matricielles de 1,56 km²) pour permettre des formes flexibles de territoires. Notre modèle SE-IBM comporte trois sous-modèles principaux : le modèle principal pour les processus de la population de loups qui suit la survie annuelle, la reproduction et la

formation de la structure sociale des loups individuels (non spatial) ; un sous-modèle de dispersion (spatial) ; et un sous-modèle d'établissement de territoires potentiels (spatial). Les sous-modèles spatiaux sont à la fois affectés par la carte d'adéquation de l'habitat (Fig. 2) et interagissent avec le modèle de processus de population de loups. Les sous-modèles de dispersion et de territoire potentiel se déroulent sur une échelle temporelle plus fine, avec jusqu'à 100 déplacements et évaluations de territoires potentiels par an. L'incertitude structurelle (sensu Burgman & Possingham 2000) du modèle est relativement faible car la biologie des loups est bien connue (Mech & Boitani 2003). Cependant, les mécanismes qui sous-tendent la dispersion des juvéniles et la décision d'accepter un emplacement potentiel comme territoire sont relativement inconnus. Cette composante structurellement incertaine a fait l'objet de la calibration décrite ci-dessous.

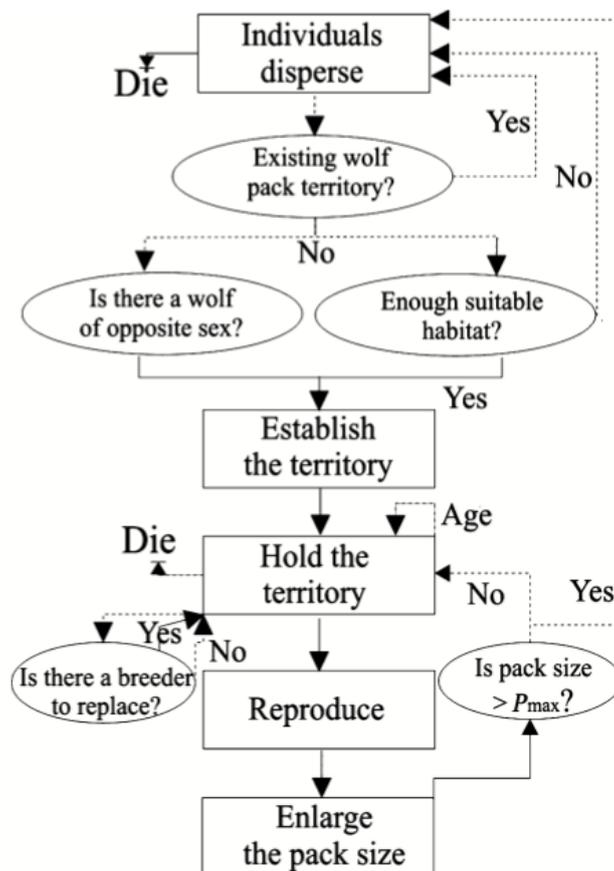


Figure 2. Organigramme montrant comment le modèle spatialement explicite, basé sur l'individu, des loups dans les Alpes Italiennes a suivi le destin des loups individuels et simulé le mouvement des loups qui se dispersent, l'établissement du domaine vital des loups qui se dispersent avec succès, la mortalité et la reproduction pour le couple reproducteur au sein d'une meute chaque année. Les lignes pleines reliant les cases et les ovales représentent les reproducteurs ; les lignes pointillées représentent les non-reproducteurs. Les ovales représentent des questions et les rectangles des états ou des processus

Paramètres utilisés dans le modèle

Nous avons utilisé deux types de paramètres définis par la manière dont ils ont été estimés : (i) les paramètres basés sur des données dérivées d'une étude intensive de 10 ans sur les loups dans les Alpes Italiennes occidentales (Marucco et al. 2009a, b), qui a commencé avec la formation de la première meute dans les Alpes (Tableaux 1 et 2) ; et (ii) les paramètres estimés ci-dessous pendant la calibration du modèle (Tableau S1). Les paramètres basés sur les données ont été utilisés directement dans le modèle pour le fonctionnement du modèle (Tableau 1), pour la calibration (Tableau 2) ou pour la validation (Tableau S2).

Reproduction, survie et structure de la meute

Toute meute comportant à la fois un mâle et une femelle se reproduit au cours d'une année donnée ; cependant, seul le couple reproducteur d'une meute se reproduit, comme cela a été documenté dans les Alpes (Marucco et al. 2009a). La taille de la portée est déterminée par un tirage aléatoire de N_{pup} (Tableau 1), le sexe étant attribué aléatoirement avec une probabilité égale. Après la naissance, les petits restent dans la meute pendant au moins un an ; ensuite, les jeunes sont forcés de quitter la meute si celle-ci est plus grande qu'un tirage aléatoire de la taille maximale de la meute, P_{max} (Tableau 1). La mortalité survient chaque année chez les jeunes, les adultes et les disperseurs à des taux de m_y , m_a , m_{dpm} (Tableau 1 et 2). Les loups âgés de plus de 14 ans meurent (A_{max}). Le taux de mortalité annuel apparent des adultes ($m_{\text{app,a}}$) et le taux de mortalité annuel apparent des jeunes ($m_{\text{app,y}}$) ont été estimés à partir d'une analyse de capture-marquage-recapture (CMR) non invasive par Marucco et al. (2009b). Les taux de mortalité annuels apparents comprennent la mortalité réelle et toutes les pertes de la zone d'étude (c'est-à-dire les dispersions). Comme la dispersion concerne principalement les jeunes loups (Boyd & Pletscher 1999), nous avons supposé que la mortalité annuelle apparente des adultes était égale à la mortalité réelle des adultes. Cependant, nous ne pouvions pas faire cette hypothèse pour les juvéniles. Ainsi, le taux de mortalité juvénile réel a été estimé pendant la phase de calibrage (décrite ci-dessous).

Tableau 1. Paramètres estimés à partir des données recueillies au cours d'une étude intensive de 10 ans sur le processus de recolonisation du loup dans les Alpes Italiennes occidentales, et utilisés pour le paramétrage direct du modèle SE-IBM

Parameters estimated from data	Code	Statistics	SD	<i>n</i>
Mean pack size detected in late winter*	P_{mean}	4-405	1-251	74
Mean number of pups per litter	N_{pup}	3-387	1-210	31
Maximum wolf older age	A_{max}	14		
Minimum value of total habitat suitability per wolf territory	Q_{tot}	89 288	16 655	36
Minimum value of habitat suitability per cell in the wolf territory	Q_{min}	376		36
Mean value of habitat suitability per cell in the wolf territory	Q_{mean}	840		36
Maximum territory size (km ²)*	T_{max}	404		36
Annual apparent adult mortality rate†	m_a	0-18	± 0-04	87
Starting number of packs in 1999*	P_{start}	6		6
Starting location of packs in 1999*	S_{nl}	Fig. 1		6
Starting social structure of packs in 1999 (each individual)*	sss			23

*From Marucco *et al.* 2009a.

†From Marucco *et al.* 2009b.

Tableau 2. Paramètres estimés à partir des données recueillies au cours d'une étude intensive de 10 ans sur le processus de recolonisation du loup dans les Alpes Italiennes occidentales, et utilisés dans le modèle SE-IBM pour la calibration du modèle

Parameters	Code	Statistic	SE	<i>n</i>	Calibration (95% CI)
Dispersal distance quantiles (0-025-0-25-0-50-0-75-0-975)	d_{disp}	11-93-24-20-54-60-176-95-365-05		23	10-08, 36-76, 75-98, 143-16, 278-32
Apparent annual juvenile mortality rate	$m_{\text{app,j}}$	0-76	± 0-06	87	0-76 (0-67-0-86)
Pack number in 2006	N_{pack06}	10			10 (5-17)

Dispersion

Les jeunes loups âgés de 1 et 2 ans se dispersent et recherchent leur propre territoire s'ils sont contraints de quitter la meute. Nos données de dispersion comprenaient 23 loups individuels dont les distances de dispersion étaient connues (Tableau 2). Pour convertir ces distances de dispersion empiriques en un processus de mouvement mécaniste à utiliser dans les simulations (c'est-à-dire un ensemble de règles qui régissent le mouvement dans le paysage), nous avons supposé que la dispersion des loups se produit par une marche aléatoire corrélée (c'est-à-dire que la direction

attendue au temps t est la direction au temps $t-1$ (Turchin 1998) avec deux paramètres : la longueur du pas (α : le nombre de cellules qu'un loup déplace par pas de temps de dispersion), et la déviation angulaire (σ : la déviation standard d'une distribution normale enveloppée). Ces deux paramètres sont estimés dans la phase de calibration en comparant cinq quantiles (0,025, 0,25, 0,5, 0,75 et 0,975) calculés à partir de la distribution empirique des distances de dispersion avec les mêmes quantiles provenant des distances de dispersion simulées. La cellule de destination potentielle doit avoir une qualité d'habitat qui dépasse Q_{moy} . La longueur du pas étant >1 cellule (voir Tableau S1), les loups simulés peuvent passer à travers n'importe quelle qualité de cellule pour atteindre la cellule de destination potentielle. Par conséquent, une cellule de faible qualité ne constitue qu'une barrière partielle (c'est-à-dire une « matrice ») lorsqu'elle est isolée, mais de nombreuses cellules contiguës de faible qualité constitueraient une barrière complète. De plus, comme nous savons qu'il existe une mortalité par dispersion (Marucco et al. 2009a), mais que nous n'avons pas de données sur ses mécanismes, nous avons supposé que la probabilité de mortalité augmente avec la distance et/ou le temps parcouru. Ainsi, nous avons introduit un paramètre pour le taux de mortalité par étape de la dispersion (m_{dpm}) à estimer dans le cadre de la phase de calibration. Ce paramètre est une probabilité constante de mortalité pour chaque étape, et sa meilleure valeur sera celle trouvée lors de la calibration qui contribue à la fonction de coût minimisée. Il s'agit d'une simple hypothèse de mortalité par dispersion sans composante spatiale ; par conséquent, les événements de mortalité à contrainte spatiale (comme la mortalité sur les routes) seront attribués à ce taux de mortalité non spatiale par étape. Enfin, dans les premières tentatives de simulation, aucun passage n'a produit les dispersions à longue distance connues lorsque seul l'habitat était utilisé, car tout l'habitat proche inoccupé était utilisé en premier. Pour capturer cette dynamique, nous avons introduit un paramètre de transition comportementale (ζ ; Tableau S1) pour décrire une période initiale (en nombre de pas) immédiatement après avoir quitté la meute natale où le loup n'établira pas un nouveau territoire, mais rejoindra un territoire déjà existant avec un seul loup du sexe opposé, s'il est rencontré.

Établissement du territoire

Si un loup qui se disperse atterrit sur une cellule qui fait partie du territoire d'un loup sinueux du sexe opposé, il rejoindra le territoire de ce loup et ils se reproduiront l'année suivante. Pour établir un nouveau territoire, chaque cellule inoccupée visitée par un loup dispersé après la transition comportementale (Fig. 2) sera évaluée pour la qualité de l'habitat en fonction des paramètres de convenance de l'habitat (Q) que nous avons dérivés empiriquement à partir des 36 meutes connues et cartographiées entre 1999 et 2008. Si une cellule visitée a une qualité d'habitat qui dépasse Q_{moy} , cette cellule sera le centre d'un territoire potentiel. L'individu évaluera ensuite toutes les cellules inoccupées voisines suffisamment bonnes ($>Q_{\text{min}}$) (jusqu'à une superficie de $T_{\text{max}} = 404 \text{ km}^2$), en additionnant les valeurs d'adéquation de l'habitat (chacune sur la même échelle relative, mais arbitraire, de 0 à 1000), jusqu'à ce qu'une adéquation totale de l'habitat, Q_{tot} , soit atteinte. Si Q_{tot} n'est pas atteint dans la zone T_{max} , le territoire potentiel est abandonné. Une fois qu'un territoire est formé, son emplacement est permanent, à moins que tous les membres de la meute ne meurent.

Phase de calibration

Il y avait cinq paramètres inconnus dans notre modèle (Tableau S1). Nous avons simulé à plusieurs reprises le processus de recolonisation jusqu'en 2006 (7 ans) avec de nombreuses (10 000) combinaisons biologiquement plausibles de ces paramètres et avons choisi la meilleure

combinaison qui minimisait une fonction de coût d'ajustement du modèle. Les détails de la procédure de calibration sont présentés dans l'Annexe S1.

Phase de validation

Nous avons validé notre modèle en utilisant des données qui n'ont pas été utilisées pour la calibration du modèle (Tableau S2). Nous avons simulé 10 000 répliques jusqu'en 2008 (9 ans), soit 2 ans après notre phase de calibration, afin de tester les prédictions de notre modèle. **Premièrement**, au niveau individuel, nous avons utilisé le sort connu et l'historique d'établissement du territoire de tous les loups morts parmi les 23 loups initiaux ($n = 16$). **Deuxièmement**, au niveau de la population, nous avons comparé le taux de croissance annuel simulé avec une estimation génétique de CMR (Marucco et al. 2009*b*). **Troisièmement**, nous avons évalué l'estimation de la taille de la population de loups en 2008 obtenue en utilisant les résultats de l'analyse génétique sur les échantillons de crottes et les données de suivi de la neige (Marucco et al. 2009*a*). **Quatrièmement**, nous avons effectué un test de validation croisée spatiale couramment utilisé dans la littérature sur les fonctions de sélection des ressources (Boyce et al. 2002). **Cinquièmement**, pour comparer la **force** de ce modèle avec des approches non dynamiques, nous avons calculé et comparé la probabilité binomiale des données pour chacune des trois hypothèses de présence de la meute : le hasard spatial complet, une hypothèse d'habitat seul et notre SE-IBM. Le SE-IBM crée des probabilités absolues en sortie et peut être utilisé directement dans la vraisemblance. Pour le modèle habitat seul, nous avons calculé la probabilité absolue d'utilisation attendue pour chaque cellule comme le rapport entre le nombre réel de cellules utilisées (« taille de la population » ; 992) et le nombre de cellules disponibles (44 592) multiplié par la probabilité relative obtenue dans la carte de convenance de l'habitat. Cette approche part de l'hypothèse irréaliste que les cellules sont l'unité de sélection de l'habitat (et non des groupes de cellules) ; cependant, étant donné que notre carte d'adéquation de l'habitat est stationnaire dans toute la région (c'est-à-dire qu'il y avait des cellules de haute qualité partout), nous prévoyons que ce test simple sera approximativement égal à la procédure d'optimisation beaucoup plus complexe consistant à placer les meutes dans les meilleurs groupes de cellules. Dans le cas d'un aléa spatial complet, la procédure est la même, sauf que nous n'avons pas tenu compte de l'adéquation relative de l'habitat. Enfin, nous avons procédé à une validation spatiale croisée de la carte des risques de déprédation prévue pour 2008 avec les événements de déprédation par le loup documentés en 2008 dans les Alpes Italiennes.

Prédictions de recolonisation par le loup et analyse du risque de déprédation

Nous avons effectué 10 000 simulations répétées (dont les paramètres figurent dans les Tableaux 1 et S1) afin de prédire les futurs emplacements des meutes, leur nombre et la taille de la population pour les années 2013, 2018 et 2023. Nous avons utilisé les emplacements 2008 des 13 meutes connues (Fig. 1) et les structures des meutes (c'est-à-dire le nombre, le sexe et l'âge de chaque individu) comme état de départ du modèle de simulation. Les cartes de probabilité absolue de la présence de meutes de loups ont été obtenues en faisant la moyenne de toutes les cartes matricielles répétées de la présence de meutes (1 pour une meute présente, 0 pour une meute absente). Pour prévoir le risque de déprédation relatif (faible, moyen, élevé), nous avons supposé que chaque pâturage ouvert non rocheux pouvait être utilisé par le bétail pendant l'été et nous avons multiplié ces chiffres par les cartes de probabilité de la présence de meutes de loups, en supposant qu'un nombre accru de meutes installées dans une zone augmente le risque de déprédation (Kaartinen, Luoto & Kojola 2009).

RESULTATS

Calibration et validation du modèle

À partir de la procédure de calibration du modèle, nous avons pu trouver des combinaisons de paramètres (Tableau S1) qui s'ajustent parfaitement pour les paramètres non spatiaux ; les quantiles de distance de dispersion spatiale avaient une déviation moyenne de 21% entre les valeurs simulées et les données (Tableau 2).

Nos cinq tests de validation ont montré un bon soutien pour le modèle. Tout d'abord, les âges au décès des 14 individus connus se situaient tous dans les intervalles de confiance à 95% des âges prédits à partir du meilleur scénario du modèle (Fig. S1). De plus, parmi ces individus dont le sort est connu dans les données, seuls trois ont réussi à se disperser et à établir de nouvelles meutes, ce qui correspond aux prédictions du modèle. **Deuxièmement** et **troisièmement**, le taux de croissance moyen de la population de loups et la taille de la population que nous avons prédits étaient tous deux très proches des moyennes estimées à partir des données, et ces estimations se situaient dans les intervalles de simulation de 95% (Tableau S2). **Quatrièmement**, la validation spatiale de la prévision de probabilité absolue de la distribution des meutes de loups en 2008 avec les données de présence des meutes pour 2008 a donné un coefficient de rang de Spearman ($r_s = 0,969$) hautement significatif ($P \ll 0,0001$), indiquant une grande cohérence avec les données indépendantes. Cette corrélation aurait été plus élevée ; cependant, le modèle a prédit de manière égale 0 loup dans les 4 classes les moins adaptées sur les 10, et a donc été pénalisé. **Cinquièmement**, les comparaisons AIC des trois modèles (aléa spatial complet, habitat seul et le modèle actuel) ont indiqué un soutien important et sans ambiguïté pour le SE-IBM (meilleur : SE-IBM, $\Delta AIC = 0$; deuxième : habitat seul, $\Delta AIC = 3256$; troisième : CSR, $\Delta AIC = 15\,536$). Enfin, la validation de la carte des risques de déprédation de 2008 pour les Alpes Italiennes a donné un test hautement significatif ($P \ll 0,0001$), montrant une grande cohérence entre les données indépendantes sur les événements de déprédation de loups de 2008 ($n = 109$) et les simulations.

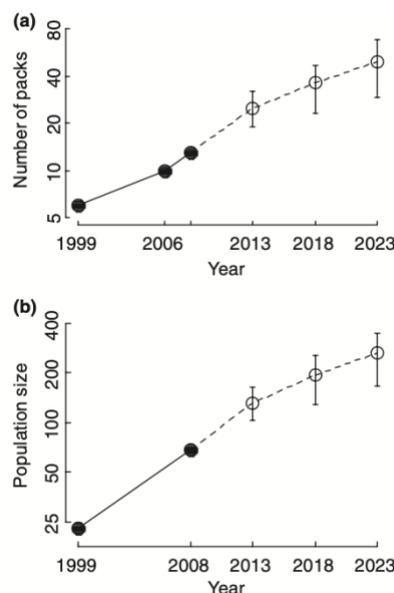


Figure 3. Nombre moyen estimé (cercles pleins et lignes pleines ; données d'entrée utilisées dans cette étude) et simulé (cercles ouverts et lignes pointillées) de meutes de loups avec des intervalles de confiance à 95% (a) et taille moyenne de la population de loups avec des intervalles de confiance à 95% (b) jusqu'en 2023, sur la base de 100 simulations répétées du modèle spatialement explicite et individuel du processus de recolonisation des loups dans les Alpes Italiennes. Les simulations ont commencé avec des meutes et des loups connus en 2008

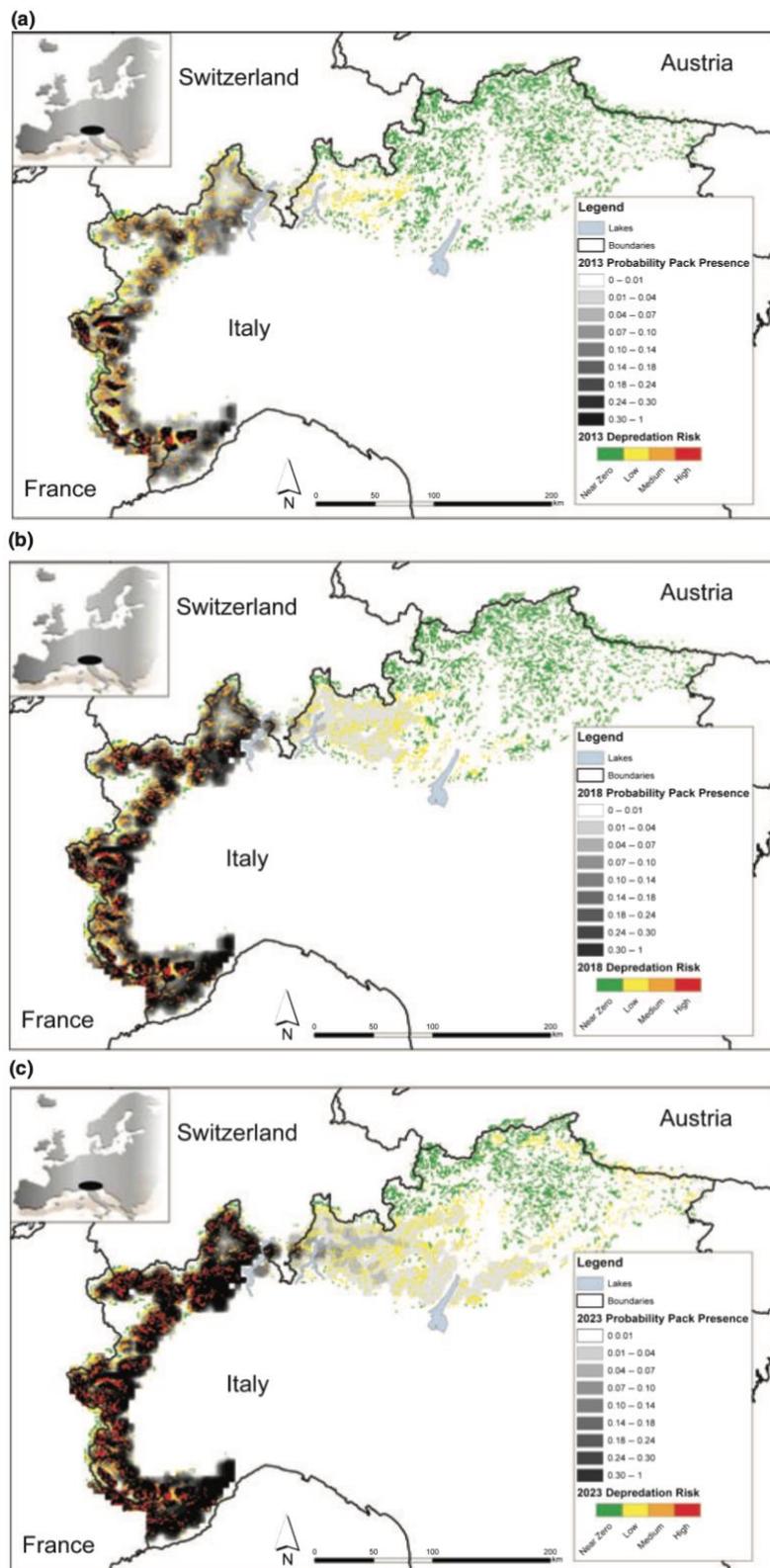


Figure 4. Cartes de probabilité absolue qui prédisent les emplacements des meutes de loups et le risque de déprédation en 2013 (a), 2018 (b) et 2023 (c) à partir du SE-IBM du processus de recolonisation des loups dans les Alpes Italiennes, avec un scénario de départ de 2008 sur les 5, 10 et 15 prochaines années, après 10 000 simulations. Note : extrémité de jambe inégale pour la clarté du tracé

Prévisions concernant les loups et le risque de déprédation

Dans l'hypothèse d'un habitat, d'un taux de mortalité et d'un statut de protection inchangés, le nombre de meutes de loups et la taille de la population de loups devraient augmenter entre 2008 et les 15 prochaines années dans les Alpes Italiennes (Figures 3 et 4). Après les 15 années de

simulations à partir de 2008, les Alpes Liguriennes-Maritimes (c'est-à-dire les Alpes du Sud-Ouest) ont atteint un niveau de densité élevé et probablement un point de **saturation** (Fig. 4). Nos simulations ont montré que cette région était la principale source de dispersion des loups repeuplant les Alpes de 1999 à 2008 (ce qui est cohérent avec Fabbri et al. 2007 ; Marucco et al. 2009*a*). Cette source de loups dispersés se déplacera vers les Alpes de Cozie (c'est-à-dire les Alpes du Nord-Ouest) les années suivantes jusqu'en 2018 (Fig. 4). En 2023, cette source de recolonisation continuera à se déplacer vers l'Est, vers les Alpes de la Graie, à l'ouest des lacs proches de la Suisse (Fig. 4), permettant ainsi la recolonisation de la partie orientale des Alpes, actuellement trop éloignée pour une recolonisation efficace. Avec la même tendance spatiale, le risque de déprédation augmentera dans les Alpes d'Ouest en Est avec l'expansion du loup (Fig. 4). Cependant, la tendance de la quantité de pâturages à faible, moyen et haut risque de déprédation est différente, avec des augmentations uniquement dans les pâturages à faible et haut risque, probablement en raison de la tendance à la recolonisation par le loup (Fig. 4 et 5).

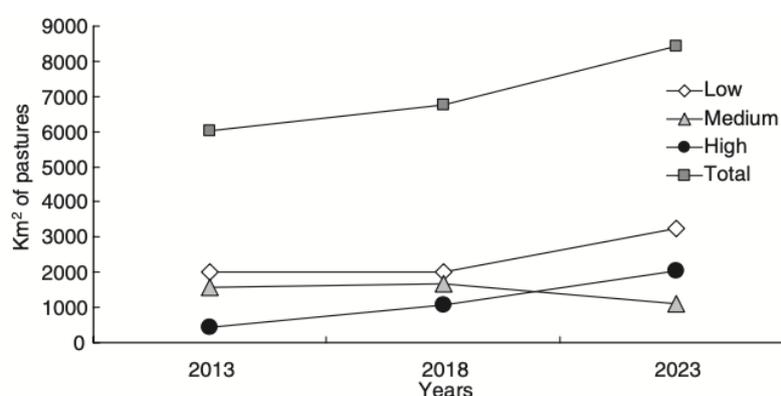


Figure 5. Prédiction de la superficie de pâturage qui devrait présenter des niveaux de risque de déprédation faibles, moyens et élevés dans les Alpes Italiennes

DISCUSSION

Notre modèle prédictif est l'une des premières tentatives de produire des prédictions spatiales et temporelles spécifiques à une année de la recolonisation naturelle des loups dans les Alpes. Le modèle permet de prioriser les efforts de conservation dans différentes zones, notamment les mesures visant à prévenir les déprédations du bétail avant que les loups ne se déplacent dans les zones à haut risque au cours d'une année donnée. Cette capacité à projeter l'expansion spatiale et temporelle de petites populations est essentielle pour la gestion et la conservation (Carroll et al. 2003) et a été réalisée pour d'autres espèces de carnivores en Europe (Kramer-Schadt et al. 2004 ; Wiegand et al. 2004).

Les loups qui se dispersent traversent des zones défavorables, mais le succès de l'établissement d'une meute est limité aux grandes étendues d'habitats de meilleure qualité (Mladenoff et al. 1995) et dépend de l'établissement de couples (Hurford, Hebblewhite & Lewis 2006). Par conséquent, dans toute analyse du paysage du loup, il est fondamental de faire la distinction entre les prédictions de l'établissement des meutes de loups (important dans le contexte des conflits entre loups et humains tels que les déprédations de bétail) et la présence générale des loups, qui comprend des données sur les animaux qui se dispersent (données que notre modèle a produites, mais qui ne sont pas présentées ici). L'estimation du nombre de meutes et leur localisation sont les informations les plus utiles pour décrire l'expansion des populations de loups, notamment à des fins de gestion (Mech & Boitani 2003). De plus, dans les Alpes Italiennes, où le paysage est dominé par l'homme

et où l'habitat approprié est fortement fragmenté, les contraintes d'habitat sur l'établissement des meutes peuvent réduire la capacité de charge pour les loups. Carroll et al. (2003), dans une analyse de modélisation pour la planification d'un programme de réintroduction de loups en Amérique du Nord, ont suggéré que les carnivores sociaux peuvent être plus vulnérables à la stochasticité environnementale et à la fragmentation du paysage que leur vagilité et leur fécondité ne le suggèrent. Hurford, Hebblewhite & Lewis (2006) ont suggéré qu'une probabilité réduite de trouver des compagnons loups à faible densité (effets Allee) peut ralentir les taux de recolonisation et l'établissement de nouveaux couples reproducteurs. Kojola et al. (2009) ont démontré que les loups dispersés en Finlande, également capables de se déplacer sur de longues distances, n'atteignent pas la petite population isolée résidant sur la péninsule Scandinave en raison des barrières et de l'exploitation humaine. Notre étude démontre que les animaux dispersés continueront à parcourir de longues distances à travers les Alpes, mais que l'établissement de meutes et les risques de prédation associés pour le bétail resteront loin derrière.

Nous avons prédit qu'au cours des 15 prochaines années, de 2009 à 2023, la densité des meutes augmentera dans les Alpes occidentales où les probabilités de trouver un partenaire augmenteront. Dans la partie orientale des Alpes, les densités de loups resteront très faibles en raison des faibles probabilités de trouver un partenaire, même en cas de dispersion sur de longues distances. Cela augmentera le risque de déprédation dans les Alpes occidentales, en raison de la forte densité des meutes, alors que dans les Alpes orientales, le risque de déprédation sera plus faible (Figures 4 et 5). Néanmoins, l'importance des meutes en tant que sources pour les colonisateurs se déplacera de l'ouest vers l'Est au cours de cette période. Enfin, dans les Alpes centrales, les grands lacs, associés à une forte densité humaine à proximité, seront susceptibles de ralentir la tendance à l'expansion du loup dans les Alpes orientales. Bien que ces prédictions, dans leur forme qualitative, soient possibles sans cette approche de simulation, la séquence temporelle particulière, le rôle de certaines meutes, les estimations quantitatives des barrières et les évaluations des risques locaux et régionaux ne le sont pas.

Limites de l'approche de modélisation

Bien que nous puissions fournir des probabilités d'établissement de meutes, nous sous-estimons l'impact des événements stochastiques. Par exemple, notre modèle prédit qu'il existe une faible probabilité (mais non nulle) que les loups établissent des meutes reproductrices à l'Est des grands lacs des Alpes centrales d'ici 2013. Si, en réalité, une meute se forme à cet endroit en 2013, par exemple, ou si deux disperseurs à longue distance établissent une nouvelle meute, cela pourrait modifier radicalement les prédictions pour les dix prochaines années. Par exemple, une population Scandinave isolée de loups gris, qui ne comptait que deux individus, a été rétablie par l'arrivée d'un seul immigrant qui a soudainement entraîné une croissance exponentielle de la population (Vila et al. 2003). Pour ce type d'événements, il est important de disposer d'une simulation dans le cadre d'une stratégie de gestion adaptative permanente, où les événements rares peuvent être immédiatement intégrés au modèle et faire l'objet d'une nouvelle projection.

Notre modèle n'a pas inclus de nouveaux migrants vers ou depuis les Alpes Italiennes, y compris vers ou depuis les Apennins (la population la plus proche au sud), la France (contiguë à la distribution actuelle des loups dans les Alpes Italiennes) ou la Slovénie (la population la plus proche à l'Est qui est actuellement en expansion). Pour les prévisions actuelles, nous estimons que les conséquences de ces hypothèses sont minimales. Les estimations actuelles suggèrent que 1,25-2,5 loups par génération (c'est-à-dire 4 ans) émigrent des Apennins (Fabbri et al. 2007) mais les données

génétiques (Marucco et al. 2009a) indiquent que toutes les nouvelles meutes depuis 1999, sauf une, provenaient de meutes identifiées et utilisées dans notre modèle. Il n'y a donc pas eu d'immigrants pertinents provenant d'autres sources. Cependant, à mesure que la population augmente et s'étend, il deviendra plus important d'étendre le modèle à l'ensemble de l'écosystème des Alpes. Ainsi, les prédictions sont peut-être conservatrices, car la Suisse et l'Autriche pourraient augmenter la zone disponible pour la recolonisation au nord des lacs. Cependant, la Suisse a montré qu'elle n'était pas très tolérante à la présence des loups, et le modèle pourrait donc refléter la réalité. Actuellement, bien que cet impact soit probablement faible dans le modèle, il peut expliquer en partie pourquoi nos prédictions de taille moyenne de population étaient légèrement (c'est-à-dire 4 loups) inférieures au nombre réel. Au fur et à mesure que nous développons ce modèle pour y intégrer des facteurs génétiques, l'impact des immigrants des Apennins et de Slovénie deviendra plus important car ils fourniront de nouveaux allèles, ce qui sera important lors de la prévision de la taille effective de la population.

Questions de conservation et implications de gestion futures

La validation des modèles et de leur structure est importante lorsqu'ils servent de base à des décisions de gestion (Grimm et al. 2005). Notre validation a utilisé des données qui n'avaient pas été communiquées lors du développement et de la calibration du modèle, et nous avons obtenu des ajustements suffisamment précis pour la recolonisation des Alpes Italiennes par le loup. Par conséquent, nous avons une confiance provisoire dans notre modèle en tant qu'outil d'aide à la décision pour mettre en œuvre des efforts visant à prévenir les déprédations du bétail. Ce potentiel « système d'alerte précoce » pourrait être très utile car les loups nouvellement arrivés ont tendance à avoir un impact plus important sur le bétail que les loups installés depuis plusieurs années (Linnell, Swenson & Anderson 2001 ; Marucco et al. 2009a), car les bergers apprennent à mettre en œuvre des mesures préventives, favorisant une coexistence saine. Ainsi, les prédictions temporelles spécifiques des meutes de loups (et pas seulement de la présence d'individus) et des risques élevés de déprédation peuvent optimiser les efforts de prévention en initiant la gestion à un moment approprié avant l'établissement de la meute, favorisant ainsi la coexistence et l'acceptation des loups et des humains.

La population de loups dans les Alpes est susceptible d'augmenter de l'ouest vers l'Est, sauf modification de son statut de protection. La grande capacité de dispersion des loups permet des déplacements sur de longues distances (Boyd & Pletscher 1999) et l'observation potentielle d'individus solitaires, mais cela n'indique pas nécessairement une recolonisation de la meute. Dans le même temps, la densité des meutes va augmenter dans les Alpes occidentales, ce qui accroît l'importance de nouvelles sources de mortalité, telles que les animaux tués sur les routes et une augmentation de la compétition intra-espèce (Mech & Boitani 2003). De plus, le braconnage peut avoir un impact important sur la population (Marucco et al. 2009a), et il sera important d'évaluer les effets de différents niveaux de braconnage sur l'avenir de la population de loups Alpins. Falcucci et al. (2009) ont développé un modèle spatial basé sur des données de présence et de mortalité pour l'ours brun des Apennins *Ursus arctos marsicanus* afin d'identifier des zones attractives ressemblant à des puits, ce qui est important pour définir des interventions de gestion spécifiques à une zone. Ces aspects devraient être intégrés dans le développement futur de ce modèle car ils sont des éléments clés de la dynamique des populations de loups.

Nous avons prédit que les Alpes centrales du Nord, à l'ouest des lacs proches de la Suisse, seront une zone source importante pour une recolonisation efficace des Alpes orientales par le loup. Cette

zone sera susceptible de présenter un risque élevé de déprédation dans les 15 prochaines années, d'où la nécessité de promouvoir des mesures préventives pour limiter la déprédation du bétail avant la recolonisation par le loup. En même temps, il sera important de restaurer ou de préserver un couloir possible près de ces grands lacs pour permettre la connectivité avec les Alpes orientales, une stratégie réussie pour les grands carnivores en Amérique du Nord (par exemple Duke et al. 2001). Ces résultats et d'autres recommandations dérivées de ce modèle peuvent aider à la conservation du loup et, à l'avenir, peuvent également aider à déterminer l'influence que l'utilisation des terres et le développement humain ultérieur peuvent avoir sur l'expansion spatiale et la connectivité de la population de loups dans les Alpes.