



Points chauds de déprédation du loup en France : Analyses de regroupement en tenant compte de la disponibilité du bétail

Biological Conservation 267 (2022) 109495

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Biological Conservation


journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Wolf depredation hotspots in France: Clustering analyses adjusting for livestock availability

Oksana Grente^{a,b,*}, Thibault Saubusse^{a,1}, Olivier Gimenez^b, Eric Marboutin^c, Christophe Duchamp^a

^a Office Français de la Biodiversité, Unité Prédateurs Animaux Déprédateurs et Exotiques, Micropolis, La Bérardie 05000 Gap, France
^b CEFPE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Université Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France
^c Office Français de la Biodiversité, Unité Ongulés sauvages, ZI Mayencin, F-38610 Gières, France



Résumé

Les zones présentant des niveaux élevés de prédation sur le bétail génèrent des conflits entre l'homme et les grands carnivores. Les gestionnaires cherchent généralement à identifier ces **hotspots**, afin de diagnostiquer les causes qui conduisent à leur formation et d'apporter un soutien financier ou technique aux éleveurs concernés. Lors de la localisation des hotspots de déprédation, les études précédentes n'ont pas ajusté la disponibilité du bétail, ce qui rend difficile pour les gestionnaires de discriminer les hotspots résultant de groupes de bétail sous-jacents de ceux dus à d'autres facteurs tels que les facteurs environnementaux. Nous avons étudié les hotspots de déprédation du loup sur les moutons en France depuis le début de la recolonisation naturelle du loup en 1994 jusqu'en 2018. Pour chaque année, nous avons appliqué la fonction K de Ripley et le K_{inbom} de Ripley pour déterminer le schéma spatial général de déprédation et la statistique de Kulldorff pour localiser les hotspots de déprédation. Nous avons montré que l'omission de la disponibilité du bétail dans ces analyses conduisait à des déductions erronées sur le schéma de déprédation, et entraînait un nombre important de points chauds non identifiés, y compris des surfaces pastorales avec une faible disponibilité de moutons. Notre méthodologie fournit des informations fiables aux gestionnaires pour comprendre le schéma de déprédation dans l'espace et le temps et pour allouer les ressources.

1. INTRODUCTION

La prédation des proies domestiques par les grands carnivores, ci-après la déprédation, est le principal moteur des conflits entre les humains et les grands carnivores (Lute et al., 2018). Les coûts financiers et sociaux associés aux déprédations réduisent l'acceptation de ces espèces et conduisent à des abatages de représailles (Abade et al., 2014). Comprendre les **schémas spatiaux et temporels** de la déprédation est un défi majeur pour la conservation des grands carnivores afin d'atténuer les conflits actuels et de prévenir ceux à venir (Miller, 2015). Pour ce faire, deux approches complémentaires peuvent être appliquées, à savoir l'analyse de **corrélacion spatiale** et la **modélisation des risques**. L'analyse de corrélacion spatiale quantifie le niveau de regroupement ou de régularité (c'est-à-dire de répulsion) d'un modèle de déprédation (Baddeley et al., 2015 ; Hoffmann et al., 2019) et permet d'identifier les hotspots ou les coldspots où les événements sont inhabituellement agrégés ou rares, respectivement. La modélisation du risque vise à estimer le

risque spatial de déprédation, en quantifiant la relation entre les caractéristiques écologiques ou non écologiques et les nombres ou occurrences de déprédation (Miller, 2015).

L'analyse de la **corrélation spatiale** est souvent présentée comme une étape préliminaire à la **modélisation des risques** et comme présentant un intérêt limité si elle est appliquée seule (Gastineau et al., 2019 ; Hoffmann et al., 2019). Cela peut expliquer pourquoi la modélisation des risques est plus populaire (par exemple Bradley et Pletscher, 2005 ; Fowler et al., 2019) que les analyses de corrélation spatiale dans la littérature scientifique. Cependant, les modèles de risque ne reflètent que les relations entre les facteurs de déprédation à un moment donné dans le temps et l'espace. Ces relations peuvent évoluer car les systèmes prédateurs-proies sont dynamiques et les carnivores peuvent adapter leur comportement de prédation en fonction des changements environnementaux ou de gestion du bétail (Miller, 2015). Cela est particulièrement vrai pour les populations de grands carnivores en (re)colonisation d'espèces plastiques telles que le loup gris (*Canis lupus*) qui peuvent vivre dans une large gamme d'habitats (Llaneza et al., 2012 ; Mech et Boitani, 2003). Les modèles de risque développés pour cette espèce étaient soit limités à une région et un type d'habitat uniques (par exemple, Clark et al., 2020), soit ont montré un faible **pouvoir prédictif** lorsqu'ils ont été appliqués à des habitats différents de ceux initialement utilisés dans l'analyse (Hanley et al., 2018). Par conséquent, les résultats des modèles de risque sont difficilement transposables à d'autres zones ou sur des périodes à long terme, ce qui rend leur adoption par les gestionnaires difficile (Miller, 2015). En revanche, les informations sur les emplacements actuels ou passés des hotspots fournies par les analyses de corrélation spatiale peuvent directement aider les gestionnaires lors de l'allocation des ressources de conservation telles que les subventions des mesures préventives ou lors de la recherche des causes de déprédation in situ. **Il est en effet recommandé de prioriser les efforts de conservation sur les hotspots de déprédation, car la récurrence de niveaux élevés d'attaques dans les mêmes zones est susceptible de déclencher des attitudes négatives** (Stahl et al., 2001).

Jusqu'à présent, plusieurs analyses de la corrélation spatiale ont été développées pour identifier les hotspots de déprédation. **La plus simple consiste à définir un seuil arbitraire pour un indicateur sélectionné comme le nombre de déprédations qui, s'il est atteint, transforme l'unité spatiale en un hotspot.** Les unités peuvent être des zones administratives (par exemple Dhungana et al., 2019) ou des formes simples comme des cercles (Stahl et al., 2001). Pour éviter les seuils arbitraires, certaines études ont appliqué des analyses statistiques spatiales (par exemple, Gastineau et al., 2019 ; Hoffmann et al., 2019 ; Packer et al., 2019) où les événements de déprédation sont considérés comme un modèle de points spatiaux, c'est-à-dire un ensemble de données sur les emplacements spatiaux observés d'un processus biologique (Baddeley et al., 2015). Les zones présentant un nombre d'événements de déprédation significativement plus élevée que prévu dans le cadre du hasard spatial complet (CSR) sont identifiées statistiquement comme des points chauds. Pour mieux comprendre le processus biologique, les analyses statistiques spatiales peuvent également être menées pour déterminer la structure spatiale résumée du modèle, c'est-à-dire la plage de distances sur laquelle le modèle présente généralement un regroupement, un caractère aléatoire ou régulier (Baddeley et al., 2015), comme dans Kushnir et al. (2014).

Alors que les études sur la modélisation du risque de déprédation contrôlaient généralement la disponibilité spatio-temporelle du bétail (par exemple, Balbuena-Serrano et al., 2021 ; Fowler et al., 2019), les études quantitatives de la corrélation spatiale ne le faisaient pas. La raison en était que la méthode statistique qu'elles utilisaient ne le permettait pas ou que les données pertinentes n'étaient

pas disponibles. Pourtant, le schéma spatial des déprédations est inhérent à l'exposition au risque du bétail. Non seulement les conflits sont exclusifs aux zones où les distributions des carnivores et du bétail se chevauchent, mais ils dépendent également de la disponibilité du bétail, qui est elle-même un sous-produit du nombre de bêtes et du temps passé dans une zone spécifique. Si l'on ne tient pas compte de la **disponibilité** du bétail, il est difficile de distinguer les points chauds basés sur des niveaux élevés de disponibilité du bétail des points chauds où les densités de bétail sont faibles mais où les taux de prédation sont disproportionnés. Dans ces derniers cas, les conflits peuvent être favorisés par des facteurs liés, par exemple, à l'environnement, au prédateur ou aux pratiques d'élevage qui peuvent être identifiés et gérés dans une certaine mesure.

Le loup gris recolonise naturellement la France depuis le début des années 1990 en provenance des Apennins Italiens. Depuis, les loups se sont étendus et densifiés dans le sud-est de la France (Louvrier et al., 2018). Cette recolonisation s'est accompagnée d'une augmentation progressive du nombre de déprédations, avec plus de 3000 attaques sur le bétail en 2018, 90% des attaques de loups étant sur des moutons (*Ovis aries*). Les autorités Françaises se sont jusqu'à présent concentrées sur les hotspots pour gérer le conflit en subventionnant des mesures préventives en fonction du niveau et de la **récurrence** des événements de déprédation à l'échelle de la commune (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2019), mais sans comptabiliser la disponibilité des moutons à risque pour identifier les hotspots.

Ici, nous avons eu pour objectif de réaliser des **analyses de corrélation statistique spatiale des** déprédations de loups sur les moutons dans le sud-est de la France, tout en comptabilisant **l'exposition au risque** des moutons. Tout d'abord, nous avons déterminé la structure spatiale résumée du modèle de déprédation et ensuite, nous avons localisé les points chauds de déprédation significatifs. Nous avons comparé comment l'ajustement de la disponibilité des moutons dans l'espace et dans le temps affectait les résultats. Nous avons effectué des analyses annuelles, de 1994 à 2018, afin d'étudier les variations temporelles des schémas de déprédation et de la localisation des hotspots tout au long de la recolonisation par le loup. Nous avons également exploré les schémas de déprédation à une échelle locale, dans la zone historique de recolonisation par le loup. Les objectifs de l'analyse à l'échelle locale étaient d'augmenter la perceptibilité du comportement territorial du loup dans les résultats, et d'observer si les années de présence du loup ont modifié le schéma de déprédation au fil du temps par rapport à l'échelle régionale où le processus de colonisation était toujours en cours. Enfin, nous discutons des implications de nos résultats en termes de gestion.

2. MATERIAUX ET METHODES

2.1. Zone d'étude et période d'étude

La zone d'étude couvre les deux régions du sud-est de la France, Provence-Alpes-Côte-d'Azur et Auvergne-Rhône-Alpes, et comprend toutes les Alpes Françaises et la partie Est du Massif central (102 483 km², Fig. A.1). Hormis les plus hautes altitudes qui sont dépourvues de forêts, les habitats vont de la brousse à la forêt de conifères sous climat méditerranéen dans le sud, à la forêt mixte dans le nord et l'Est.

Nous avons analysé la **structure spatiale** résumée du schéma de déprédation à deux échelles de la zone d'étude. **Premièrement**, les analyses ont été appliquées à l'ensemble de la zone d'étude, c'est-à-dire à **l'échelle régionale**. **Deuxièmement**, les analyses ont été appliquées sur une sous-zone de la zone d'étude, située à l'extrême sud-est de la zone d'étude (2146 km², Fig. A.1), c'est-à-dire

l'échelle locale. L'échelle locale recouvre le Parc National du Mercantour et ses environs (ci-après « PNM »), qui est une zone montagneuse caractérisée par une succession d'étages de végétation alpine le long d'une large gamme altitudinale, de 600 à 3200 m, et par une activité pastorale importante pour la production de viande. Le PNM est le plus ancien endroit où le loup et le pastoralisme coexistent dans le pays depuis la recolonisation du loup dans les années 1990 à partir de l'Italie.

Conformément à la biologie du loup, nous avons défini les périodes annuelles sur lesquelles les analyses ont été appliquées comme des années biologiques y , à partir du 1^{er} avril de l'année $y-1$ (c'est-à-dire la naissance des louveteaux) jusqu'au 31 mars de l'année y . L'ensemble de la période d'étude a couvert les années biologiques (ci-après, « années ») de 1995 à 2018.

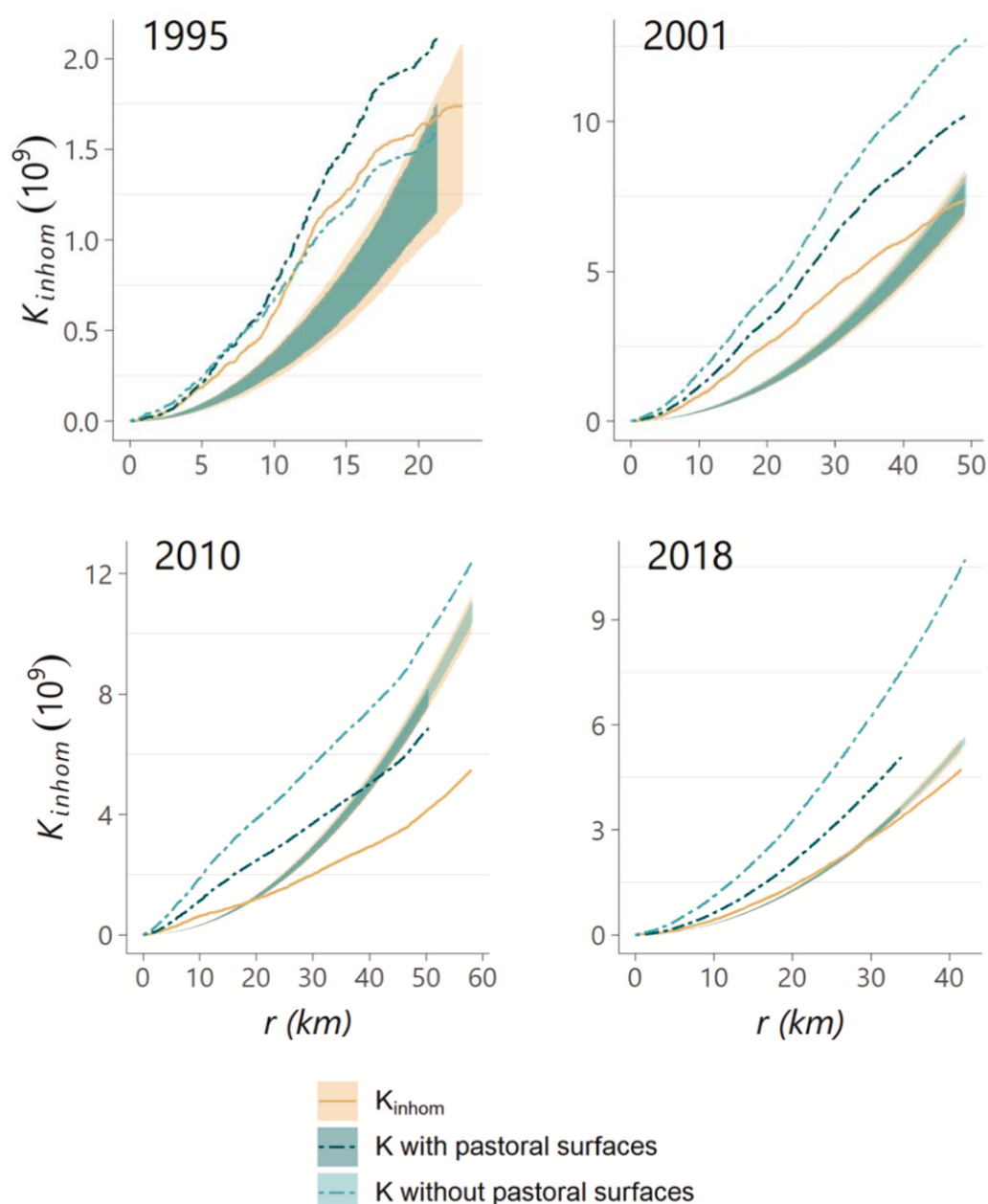


Fig. 1. Résultats à l'échelle régionale de la fonction K_{inhom} (ligne jaune pleine) et de la fonction K où la grille d'analyse a été simulée sur les surfaces pastorales à risque de prédation (ligne bleu foncé pointillée) ou sur la distribution des loups (ligne bleu clair pointillée), par rapport à leurs enveloppes de contrôle correspondantes, pour les années y 1995, 2001, 2010 et 2018. Les distances r ont été limitées dans la figure à celles calculées par la fonction K_{inhom} . Voir la Figure B.4 pour toutes les années et tous les r calculés

2.2. Enregistrements des déprédations

Environ trois quarts des déprédations ont eu lieu entre juin et octobre, lorsque la plupart des troupeaux d'ovins paissaient dans les pâturages. Jusqu'en 2019, le ministère Français de l'Écologie indemnisait tout animal d'élevage tué pour lequel la responsabilité du loup ne pouvait être écartée, quelles que soient les mesures de prévention. Chaque demande était contrôlée et vérifiée sur le terrain par un agent gouvernemental accrédité qui utilisait un protocole standardisé (Duchamp et al., 2012). Par conséquent, la plupart des déprédations, sinon toutes, étaient signalées si elles étaient remarquées, et le risque de fausses déclarations était faible. Nous avons limité les analyses de regroupement aux déprédations sur les moutons uniquement car elles constituaient 90% des déprédations sur le bétail. **Un événement de déprédation correspondait à au moins un mouton tué ou blessé par les loups.** L'activité de pâturage pouvant s'étendre en dehors des limites pastorales officielles, ou en raison d'approximations de géolocalisation, certains événements de déprédation n'ont pas été localisés à l'intérieur des surfaces pastorales géolocalisées (22% du jeu de données annuel en moyenne). Nous avons exclu les déprédations situées à plus de 500 m de toute surface pastorale (10% de l'ensemble des données annuelles en moyenne) et avons assigné les autres à la surface pastorale la plus proche.

2.3. Répartition du loup

Le Réseau Français Loup-Lynx géré par l'Agence française pour la biodiversité est en charge du suivi national du loup en France. Ses experts de terrain sont formés pour collecter de manière opportuniste des indices de présence tout au long de l'année, tels que des échantillons biologiques (principalement des fèces, combinés à des analyses génétiques), des traces ou des observations directes, qui sont géolocalisés et validés selon un protocole standardisé (Duchamp et al., 2012 ; Louvrier et al., 2018). **La distribution annuelle des loups a été déterminée en combinant les indices de présence annuels et toutes les déprédations de loups** (c'est-à-dire sur tout type de bétail, y compris tous ceux situés en dehors des pâturages) dans la zone d'étude. La présence du loup pendant l'année y a été rapportée sur une grille de cellules de 10 × 10 km, et définie comme la collecte d'au moins un indice de présence ou une déprédation dans la cellule de y-1 à y-3 et de y-2 à y (voir Marboutin et al., 2011). **L'utilisation des données de déprédation pour estimer la distribution des loups était nécessaire pour identifier les pâturages qui se trouvaient aux limites de la zone de recolonisation des loups.** En effet, les déprédations (ainsi que les observations visuelles) sont généralement les premières détections de loups qui s'installent dans les zones nouvellement recolonisées en France (Duchamp et al., 2012).

2.4. Disponibilité spatio-temporelle des moutons

Environ 1 500 000 moutons sont élevés pour la production de viande ou de lait chaque année dans la zone d'étude (IDELE, 2018). Pendant la période estivale, une grande partie de ces troupeaux devient transhumante et se déplace vers les pâturages d'altitude dans les Alpes. Sinon, les moutons pâturent dans des pâturages de basse ou moyenne altitude autour des fermes. Les moutons sont dans des étables pendant tout l'hiver, sauf dans le sud où le climat est doux (Gervasi et al., 2021).

Deux recensements géoréférencés des surfaces pastorales de la zone d'étude ont été réalisés en 1996-1997 et en 2012-2014 par l'Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (IRSTEA). Pour chaque surface pastorale, des informations sur le nombre de bêtes de pâturage par espèce et le nombre annuel de jours de pâturage ont été incluses. Un ou plusieurs troupeaux, d'une ou plusieurs espèces de bétail, pouvaient se nourrir sur une surface pastorale. Nous avons restreint l'ensemble des données aux surfaces pastorales où paissent

des moutons, que d'autres espèces de bétail soient présentes ou non (Fig. B.1). Pour les deux recensements, la disponibilité spatio-temporelle des moutons était inhomogène dans la zone d'étude (Fig. B.1), en particulier pour le temps de pâturage entre le nord et le sud de l'échelle régionale en raison des différences climatiques et de la phénologie de l'herbe qui en résulte. Les surfaces pastorales du premier recensement et du deuxième recensement étaient respectivement de 2,7 km² et 1,9 km² en moyenne, et elles ont accueilli 606 moutons (sd = 649) et 516 moutons (sd = 547), pendant 146 jours (sd = 96) et 202 jours (sd = 96) par an en moyenne.

Pour chaque année y , nous avons identifié l'ensemble des surfaces pastorales à risque de déprédation pour les deux échelles en sélectionnant les surfaces pastorales qui se chevauchent, même partiellement, avec la distribution des loups. Pour les années entre 1995 et 2005, nous avons utilisé les 6 488 surfaces pastorales avec moutons du recensement le plus ancien, et pour les années entre 2006 et 2018, nous avons utilisé les 12 438 surfaces pastorales avec moutons du dernier recensement. Le recensement le plus ancien n'incluait pas les pâturages à l'ouest de la zone d'étude (c'est-à-dire en dehors de la zone alpine), ce qui explique le nombre plus faible de pâturages par rapport au dernier recensement. Cependant, la distribution des loups entre 1995 et 2005 s'est principalement limitée à l'Est de la zone d'étude, à l'intérieur de la zone alpine (Fig. B.2), où les informations pastorales du recensement le plus ancien étaient disponibles. Ainsi, l'utilisation du dernier recensement au lieu du plus ancien n'a fourni qu'une différence de 6,7% en moyenne dans le nombre de surfaces pastorales à risque de déprédation à l'échelle régionale de 1995 à 2005. Nous avons donc considéré que cet écart était de faible impact.

L'IRSTEA n'a pas réalisé le processus de recensement chaque année pour deux raisons. **Premièrement**, le processus de recensement était le résultat d'une longue période de travail, dépassant une année de travail. Le travail de terrain, qui consistait en des rencontres avec les interlocuteurs locaux, correspondait à lui seul à 750 jours de travail complet pour le deuxième recensement (F. Bray, com. pers.). Ensuite, l'utilisation des surfaces pastorales par les agriculteurs a été relativement stable dans le temps, car les caractéristiques environnementales (superficie, topographie, type de végétation, météo...) d'un pâturage limitaient la taille du troupeau que celui-ci pouvait accueillir et le temps de pâturage. De plus, le nombre important mais limité de pâturages a entraîné une forte concurrence entre les éleveurs pour l'accès aux ressources pastorales. Les éleveurs avaient tendance à sécuriser leur accès en louant ou en achetant ces surfaces pour une longue période de temps (C. Duchamp, com. pers.). Pour toutes ces raisons, nous avons supposé que les informations sur la distribution spatio-temporelle des moutons d'un recensement étaient valables pendant plusieurs années avant et après le recensement.

2.5. Analyse 1 : structure spatiale résumée des déprédations de loups

Pour chaque année y , nous avons analysé à l'échelle régionale et locale la structure spatiale résumée du schéma de déprédation des loups en considérant la disponibilité des moutons en utilisant le K_{inhom} de Ripley (Baddeley et al., 2015). Nous avons utilisé le paquet *spatstat* (Baddeley et Turner, 2005) dans R 4.0.2 (R Core Team, 2020) pour effectuer l'analyse.

Tout d'abord, nous avons simulé le schéma de déprédation attendu dans le cadre du CSR en tenant compte de la disponibilité des moutons. Le schéma simulé était composé de n points appelés « contrôles », en opposition aux n déprédations annuelles observées appelées « cas ». La distribution des contrôles a été simulée sur une grille de cellules de 200 × 200 m sur les surfaces pastorales à risque de déprédation, selon un processus ponctuel de Poisson inhomogène (PPP). Dans ce

modèle, le nombre de contrôles tombant dans une cellule g était censé être égal à l'intensité $\lambda(g)$ définie comme :

$$\lambda(g) = \exp(a + b \times \log(pop_u) + c \times \log(time_u)).$$

où pop_u et $time_u$ sont les nombres de moutons et de jours de pâturage de la surface pastorale u couverte par g , et a , b et c sont les paramètres du modèle à estimer. Les covariables ont été transformées en logarithme en raison de leurs distributions asymétriques. Ainsi, les témoins avaient plus de chances de tomber dans les cellules couvrant des surfaces pastorales avec des nombres élevés de pop_u et de $time_u$. Pour chaque année, nous avons simulé 499 modèles de contrôle à l'aide de ce modèle.

Deuxièmement, nous avons calculé K_{inbom} pour le modèle de n cas. Cette fonction a dessiné un cercle de rayon r autour de chaque déprédation i couvrant plus ou moins les déprédations voisines $\{j\}$. Ensuite, la fonction a additionné les valeurs $1/(\lambda(g_i)\lambda(g_j))$ pour toutes les paires de déprédations $i-j$ à l'intérieur de ce cercle, $\lambda(g_i)$ et $\lambda(g_j)$ étant les valeurs d'intensité de la ou des cellules contenant i et j respectivement. Comme l'unité de mesure de λ était en ind/cellule (c'est-à-dire ind/ 0,04km²), K_{inbom} a renvoyé une surface pour chaque r testé. Si le motif était distribué aléatoirement compte tenu de la disponibilité des moutons, la surface devrait être égale à la surface du cercle, πr^2 . Par conséquent, à un r spécifique, si la valeur de K_{inbom} du motif de déprédation observé était supérieure ou inférieure à πr^2 , nous pouvions conclure que les déprédations formaient respectivement des hotspots ou des coldspots de rayon r . Un large ensemble de radius continus r a été testé.

Cependant, plus l'ensemble de données est petit, plus la probabilité de différences par rapport au nombre attendu de points dans un cercle est grande, même si l'ensemble de données présente un motif aléatoire. Par conséquent, une valeur de K_{inbom} qui différait de πr^2 n'était pas nécessairement le résultat d'un motif de points non aléatoires, mais pouvait être due à des effets stochastiques. Pour en tenir compte, nous avons également calculé K_{inbom} pour les 499 motifs de contrôle et sélectionné les 50e valeurs les plus basses et les 50e valeurs les plus élevées pour construire une « enveloppe de contrôle ». Pour un r spécifique, si le K_{inbom} observé était supérieur (ou inférieur) à la limite supérieure (ou inférieure) de l'enveloppe, les déprédations étaient significativement groupées (ou régulières, c'est-à-dire qu'elles avaient tendance à s'éviter) à cette distance compte tenu de la disponibilité des moutons. Plus les écarts avec l'enveloppe sont importants, plus le schéma est agrégé ou régulier.

Nous avons également appliqué chaque année la fonction K de Ripley à l'échelle régionale. Le PPP de la fonction K était homogène. Par conséquent, le nombre de contrôles tombant dans les cellules devait être égal sur l'ensemble de la zone d'analyse (Baddeley et al., 2015). Nous avons testé deux possibilités pour définir la grille des cellules de 200×200 m. **Premièrement**, nous avons simulé la même grille sur les surfaces pastorales à risque de déprédation que dans l'analyse de K_{inbom} , afin de simuler une situation pour laquelle la distribution des moutons était connue, mais pas leur disponibilité. **Deuxièmement**, nous avons simulé la grille sur la distribution des loups, afin de simuler une situation pour laquelle les données pastorales étaient totalement indisponibles.

2.6. Analyse 2 : localisation des points chauds de déprédation par les loups

Pour chaque année y , nous avons localisé à l'échelle régionale les hotspots de déprédation du loup significatifs en appliquant la première version de la statistique de Kulldorff (Kulldorff, 1997) qui

s'ajuste à une population à risque spatialement inhomogène. Nous avons utilisé le paquet *SpatialEpi* (Kim et Wakefield, 2018) dans R 4.0.2 (R Core Team, 2020) pour effectuer l'analyse.

Tout d'abord, nous avons défini toutes les zones possibles Z qui pourraient être ultérieurement identifiées comme hotspot par la statistique de Kulldorff. Nous avons défini la surface pastorale comme la plus petite zone possible Z . Ensuite, un cercle a été placé sur le centroïde de chaque surface pastorale, avec un rayon progressivement croissant. Chaque fois que les cercles croissants englobaient le centroïde d'une surface pastorale adjacente, une nouvelle zone Z était définie. La disponibilité des moutons d'une zone Z a été calculée comme la somme de la disponibilité des moutons $\omega(u)$ de toutes les surfaces pastorales u dont les centroïdes étaient dans Z . Nous avons déterminé la taille limite d'une zone Z comme suit : une zone Z ne pouvait pas inclure plus de 5% de la somme de $\omega(u)$ de toutes les surfaces pastorales. Sinon, les hotspots étaient trop vastes pour être informatifs (Kulldorff, 1997). L'information sur la surface pastorale ayant été omise dans cette analyse, nous l'avons incluse dans la définition de la disponibilité ovine d'une surface pastorale $\omega(u)$, comme $\omega(u) = pop_u \times time_u \times area_u$, où $area_u$ était la surface u en km^2 . Par conséquent, plus une surface pastorale est grande, plus son risque de déprédation est important. Nous avons en effet considéré que deux troupeaux de même taille et de même temps de pâturage devraient avoir un risque de déprédation différent selon la taille de leurs pâturages. Les agriculteurs utilisaient généralement la totalité du pâturage pour leur troupeau, soit en divisant le troupeau en plus petits troupeaux, soit en déplaçant le troupeau dans le pâturage. L'augmentation de la surface de pâturage devrait rendre le troupeau plus exposé à la déprédation en augmentant le risque de rencontre avec les loups. De plus, nous avons limité l'analyse aux surfaces pastorales où des déprédations ont eu lieu (ci-après « surfaces pastorales déprédées »). L'inclusion des surfaces pastorales sans déprédation dans l'analyse aurait en effet augmenté les disponibilités ovines de certaines zones, notamment les zones où les surfaces pastorales déprédées étaient entourées de surfaces pastorales sans déprédation. Cela aurait réduit la capacité de l'analyse à identifier ces zones comme des hotspots.

Deuxièmement, la statistique de Kulldorff a modélisé le nombre total de déprédations observées n comme :

$$n \sim \text{Poisson}(p_Z \times \omega(u \in Z) + q_Z \times \omega(u \notin Z))$$

avec les probabilités p_Z et q_Z qu'un événement de déprédation se soit produit à l'intérieur ou à l'extérieur de Z , respectivement, et $\omega(u \in Z)$ et $\omega(u \notin Z)$ la somme de $\omega(u)$ à l'intérieur et à l'extérieur de Z , respectivement. Pour chaque Z , la statistique de Kulldorff a testé l'hypothèse nulle $p_Z = q_Z$ (M_0) et l'hypothèse alternative $p_Z > q_Z$ (M_A). Elle a calculé le rapport de vraisemblance $LR(Z)$ comme $L(Z)/L_0$. $L(Z)$ correspondait au résultat de la fonction de vraisemblance L du modèle sous M_A pour la zone Z . L_0 correspondait au résultat de la fonction de vraisemblance L du modèle sous M_0 , qui était le même pour toutes les zones car sous M_0 le modèle peut être réduit à $n \sim \text{Poisson}(p \times \sum \omega(u))$. Les zones Z pour lesquelles M_A était le plus probable avaient le $LR(Z)$ le plus élevé.

Troisièmement, nous avons simulé 499 ensembles de n contrôles répartis aléatoirement sur les surfaces pastorales déprédées, proportionnellement à leurs disponibilités en moutons. La deuxième étape a été répétée pour chaque ensemble de contrôle, pour finalement calculer la distribution de contrôle du rapport de vraisemblance le plus élevé $LR(Z)$. Si les $LR(Z)$ les plus

élevés observés se situaient dans les 5% supérieurs de cette distribution de contrôle, alors les zones correspondantes étaient des points chauds significatifs.

Nous avons répété cette analyse en simulant une disponibilité ovine homogène afin de montrer les divergences lorsqu'on ignore la disponibilité des proies : chaque surface pastorale déprédée avait alors une disponibilité ovine égale à la disponibilité ovine moyenne observée des surfaces pastorales déprédées.

3. RESULTATS

3.1. Tendances du risque de déprédation et déprédations observées

Nous avons collecté 25 220 indices de présence de loups et 18 764 déprédations vérifiées sur tout type de bétail, rapportés de 1995 à 2018 dans la zone d'étude. La distribution annuelle estimée du loup qui en résulte s'est étendue au fil des années, et a atteint 40% de la zone d'étude en 2018 (Fig. A.2A ; Fig. B.2). La proportion annuelle de surfaces pastorales à risque de déprédation dans l'ensemble des surfaces pastorales a augmenté à l'échelle régionale, atteignant 70% en 2018. Ce chevauchement a généré de plus en plus de déprédations sur les moutons par an, partant de 49 événements de déprédation en 1995 à 2289 en 2018. Cependant, la proportion annuelle de surfaces pastorales déprédées parmi toutes les surfaces à risque est restée assez stable dans le temps à l'échelle régionale, avec une moyenne de 18%. La plupart de ces surfaces pastorales ont subi une ou deux déprédations par an (Fig. B.3). Un événement de déprédation correspondait en moyenne à 3,8 moutons blessés ou tués (écart type = 0,3) si l'on retire les mortalités indirectes (par exemple, chute d'une falaise). La situation à l'échelle locale diffère de celle à l'échelle régionale (Fig. A.2B). La majorité de l'échelle locale a été recolonisée par les loups à partir de 2003. La quasi-totalité des surfaces pastorales étaient à risque de déprédation à partir de 2003. La plupart des surfaces pastorales déprédées ont également connu une ou deux déprédations par an (Fig. B.3). Comme le nombre de surfaces pastorales à risque de déprédation s'est rapidement stabilisé, la tendance du nombre de déprédations a suivi celle de la proportion de surfaces pastorales déprédées.

3.2. Analyse 1 : structure spatiale résumée des déprédations par les loups

A l'échelle régionale, la fonction de K_{inbom} a identifié une agrégation significative des déprédations pour toutes les années, avec certaines valeurs de K_{inbom} supérieures à l'enveloppe de contrôle (Fig. 1 ; Fig. B.4). L'enveloppe de contrôle s'est amincie avec le temps, le schéma de déprédation comprenant de plus en plus d'événements. Cependant, selon les années, la plage de rayons r pour laquelle l'agrégation était significative variait, ainsi que l'intensité de l'agrégation (c'est-à-dire la différence entre les valeurs de l'enveloppe observée et de l'enveloppe témoin pour un même r). Nous avons identifié quatre périodes.

La première période s'étend de 1995 à 1999. En 1995, l'agrégation était significative jusqu'à 20 km. Le schéma de déprédation présentait un caractère aléatoire au-delà. A partir de 1996, l'agrégation était significative pour toute la gamme des rayons calculés r , jusqu'à 15-30 km autour des déprédations. L'agrégation a eu tendance à s'intensifier avec r , surtout en 1996 et 1998. Ceci suggère que le schéma de déprédation ne présente pas de structure spatiale particulière, sauf en 1995. Au cours de la deuxième période, de 2000 à 2003, l'intensité de l'agrégation a diminué pour les plus grandes valeurs de r calculées. À partir de 2001, les valeurs de K_{inbom} ont fusionné avec l'enveloppe de contrôle entre 40 et 50 km, ce qui suggère l'émergence d'un schéma groupé local. Au cours de la troisième période, de 2004 à 2012, une faible agrégation significative a été observée uniquement

sur les valeurs r les plus faibles, et s'est transformée en une répulsion significative entre 15 et 35 km. Ce phénomène était typique d'un modèle en grappe, avec des points chauds produisant des interzones de points froids (Hoffmann et al., 2019). Enfin, la **dernière** période de 2013 à 2018 a montré une agrégation significative sur 25 à 40 km suivie d'un caractère aléatoire (sauf 2014 avec une agrégation continue). Certaines années, une faible répulsion a été observée aux plus grandes valeurs de r . **L'intensité de l'agrégation était plus importante en 2013 par rapport à 2012, mais elle a eu tendance à diminuer les années suivantes, ce qui a rapproché le schéma de déprédation de l'aléatoire avec le temps.**

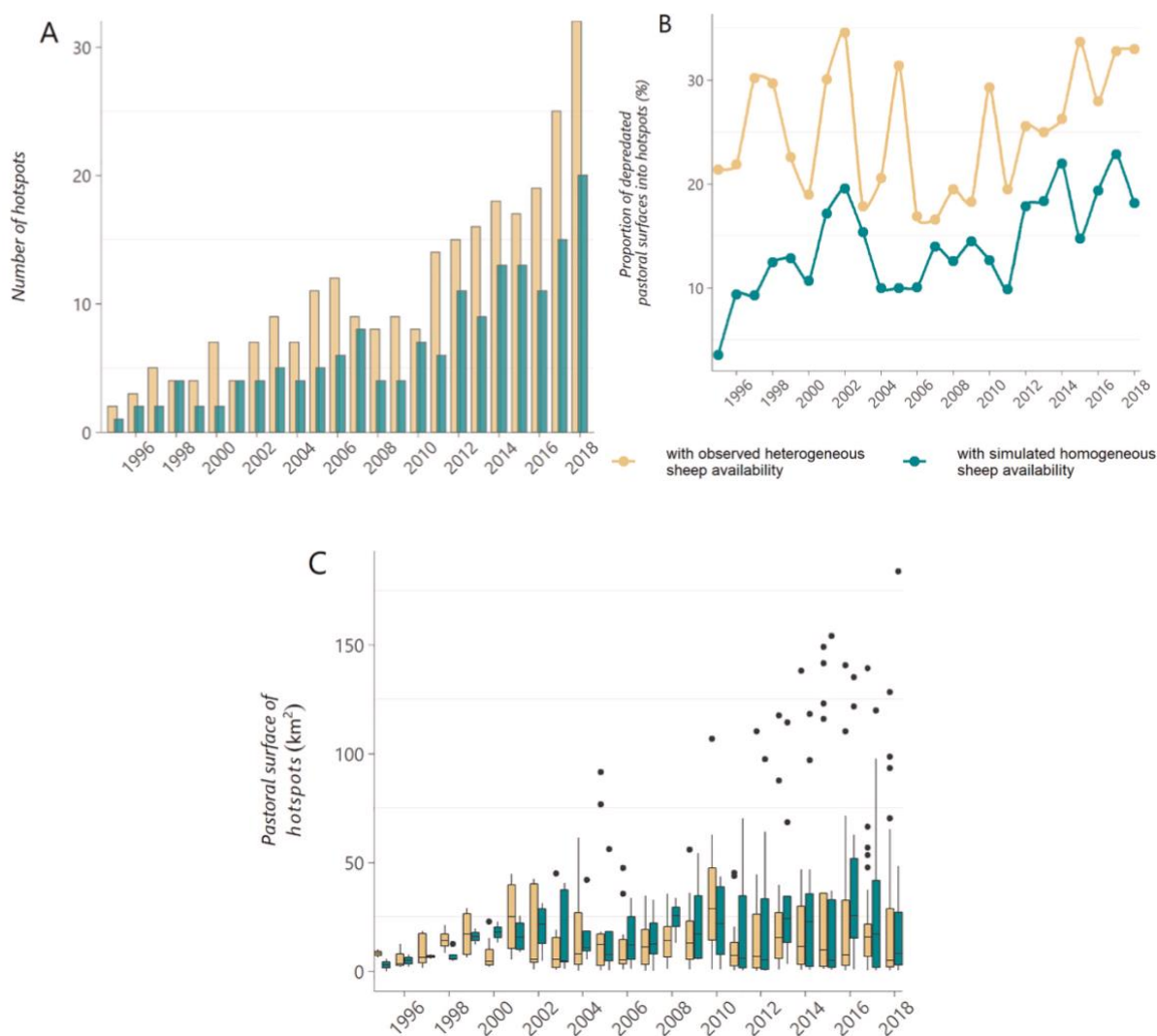


Fig. 2. Résultats descriptifs de la statistique de Kulldorff utilisée avec la disponibilité hétérogène observée (jaune) ou homogène simulée (bleu) des moutons, pour chaque année, dans la zone d'étude. **(A)** Nombre de hotspots significatifs ; **(B)** Proportion de surfaces pastorales déprédées dans les hotspots significatifs dans l'ensemble des surfaces pastorales déprédées ; **(C)** Distribution de la somme des surfaces des surfaces pastorales incluses dans chaque hotspot (avec les points noirs aberrants)

L'utilisation de K_{inbom} ou de la fonction K n'a donné des résultats comparables que pendant la première période. Mais, à partir de 1999, les différences entre l'analyse de K_{inbom} et les deux analyses de la fonction K ont augmenté (Fig. 1 ; Fig. B.4). La première analyse avec la fonction K qui a considéré la disponibilité des moutons comme homogène sur les surfaces pastorales a identifié la structure typique du hotspot (c'est-à-dire l'agrégation suivie de la répulsion) seulement en 2009 et 2010 avec un rayon de 30 et 40 km respectivement. Les autres années, l'agrégation était significative pour toutes les valeurs de r et toujours plus intense que celle obtenue par K_{inbom} . Lorsque la grille

d'analyse était uniquement basée sur la distribution des loups, la fonction K a analysé le motif sur des valeurs de r plus importantes que les analyses précédentes car des cellules de distribution isolées à l'ouest de la zone d'étude pouvaient apparaître sporadiquement sans se superposer aux surfaces pastorales. Cette analyse n'a identifié qu'une agrégation significative qui, la plupart des années, s'est intensifiée avec r .

À l'échelle locale, la fonction K_{inhom} a fourni deux résultats principaux. **Premièrement**, de 1995 à 2011, l'analyse a identifié une **agrégation significative** sur 12 à 17 km, suivie occasionnellement d'un caractère aléatoire sur de grands rayons (Fig. B.4). La répulsion n'a jamais été observée, sauf en 2004 où les déprédations semblaient regroupées dans trois zones uniques (Fig. B.2). **Deuxièmement**, l'intensité de l'agrégation diminuait généralement avec le temps à partir de 2013, même si les enveloppes de contrôle étaient d'épaisseur équivalente. Le schéma tendait vers l'aléatoire pour toutes les valeurs de r à partir de 2015, avec un aléatoire presque complet observé en 2016. Par conséquent, les déprédations étaient de plus en plus répandues à l'échelle locale et ne se regroupaient plus de manière significative au cours des dernières années de la période d'étude, bien après la recolonisation complète du PNM par les loups.

3.3. Analyse 2 : localisation des hotspots de déprédation par le loup

Le nombre de hotspots identifiés par la statistique de Kulldorff en ajustant la disponibilité des moutons a eu tendance à augmenter au cours du temps dans la zone d'étude, passant de 2 hotspots en 1995 à 32 en 2018 (Fig. 2A). La proportion annuelle de surfaces pastorales déprédées dans les hotspots était plus élevée pour la période 2012-2018 (moyenne = 29,2%, sd = 3,8%) que pour la période 1995-2011 (moyenne = 23,5%, sd = 5,9%) (Fig. 2B). Les points chauds étaient de tailles diverses mais ne dépassaient généralement pas 50 km² de surface pastorale (Fig. 2C). Le nombre moyen de surfaces pastorales au sein des hotspots a eu tendance à augmenter avec le temps, passant de 3,0 en 1995 (sd = 0) à 7,8 en 2018 (sd = 11,5). Les hotspots pouvaient être situés à différents endroits de la zone d'étude (Fig. 3A ; Fig. B.5). Ils pouvaient être sporadiques, apparaissant pendant une année. Mais d'autres pouvaient persister dans le temps, comme dans le PNM où des points chauds étaient présents pendant toute la période d'étude, et dans le sud pour la période 2013-2018.

Contrairement à l'analyse ajustée pour la disponibilité des moutons (ci-après « première analyse de Kulldorff »), les résultats de l'identification des hotspots ont changé dans l'analyse avec une disponibilité ovine simulée homogène (ci-après « deuxième analyse de Kulldorff »). Pour presque toutes les années, le nombre de points chauds était plus faible dans la deuxième analyse de Kulldorff que dans la première (Fig. 2A). La proportion annuelle de surfaces pastorales déprédées dans les points chauds était toujours plus faible que dans la deuxième analyse de Kulldorff et ne dépassait 20% qu'en 2014 et 2017 (Fig. 2B). Les surfaces pastorales identifiées comme hotspots dans la seconde analyse de Kulldorff ont généralement été identifiées comme hotspots dans la première analyse de Kulldorff (par exemple, Fig. 3B ; Fig. B.5). Les hotspots non identifiés dans la seconde analyse de Kulldorff englobaient généralement de petites surfaces pastorales où la disponibilité des moutons était faible ainsi que le nombre de déprédations. Ainsi, les moyennes annuelles du nombre de moutons, du temps de pâturage et des déprédations des surfaces pastorales au sein des hotspots étaient significativement plus importantes dans la seconde analyse de Kulldorff que dans la première (tests de Wilcoxon : $P < 0,001$, $\alpha = 0,05$).

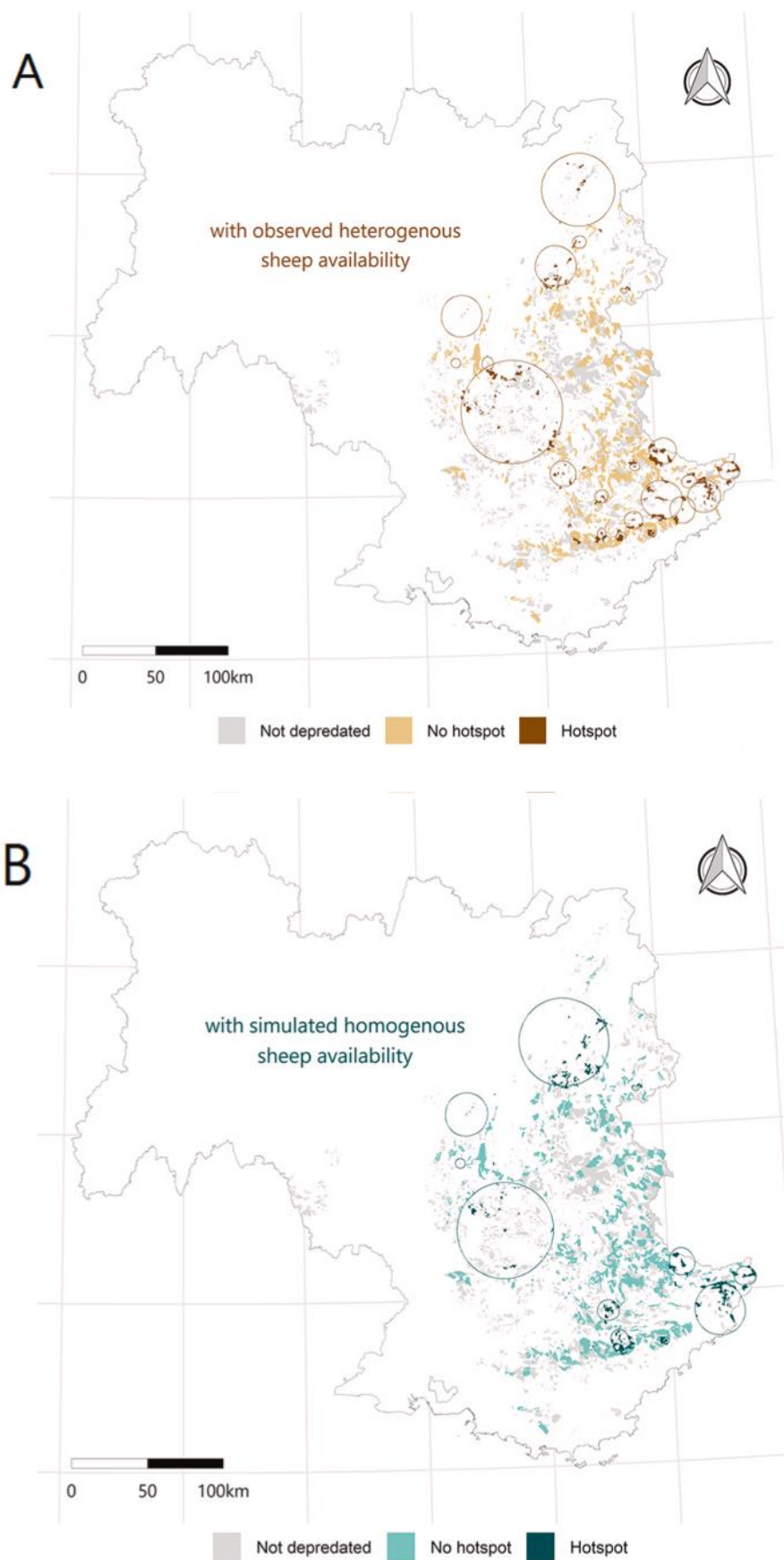


Fig. 3. Localisation des surfaces pastorales déprédées identifiées comme hotspots (couleur sombre) ou non (couleur claire) dans la zone d'étude en 2017 selon les résultats de la statistique de Kulldorff ajustés pour la disponibilité hétérogène (**A**) observée ou homogène (**B**) simulée des moutons. Les surfaces pastorales situées dans les mêmes cercles appartenaient au même hotspot. Les surfaces pastorales qui n'ont pas été déprédées (en gris) sont indiquées à titre d'information mais n'ont pas été utilisées dans l'analyse statistique. Voir Fig. B.5 pour toutes les années

4. DISCUSSION

Pour réduire le nombre de déprédations dans une zone, les gestionnaires cherchent à agir sur les facteurs de déprédation. Les déprédations dépendent principalement du **taux de rencontres** entre prédateurs et bétail (Mech et Boitani, 2003), et donc de la **disponibilité** du bétail (Balbuena-Serrano et al., 2021 ; Bradley et Pletscher, 2005). La marge de manœuvre sur la disponibilité du bétail est cependant généralement limitée pour les gestionnaires. D'autres facteurs peuvent favoriser les déprédations, comme des facteurs environnementaux, liés à l'élevage ou aux prédateurs, ou une combinaison de ces facteurs (Fowler et al., 2019). Il y a donc un fort intérêt pour les gestionnaires à identifier facilement les zones où le nombre élevé de déprédations n'est pas seulement causé par le facteur primaire de disponibilité du bétail, mais aussi par d'autres facteurs.

Les études de modélisation du **risque spatial** de déprédation ont généralement intégré la disponibilité du bétail. Cependant, les cartes de risque produites ne permettent pas aux gestionnaires de distinguer clairement les zones présentant un regroupement important de déprédations en fonction de la disponibilité du bétail (par exemple, Balbuena-Serrano et al., 2021 ; Fowler et al., 2019). Si elle est ajustée pour la disponibilité du bétail, l'analyse des hotspots de déprédation peut permettre une telle identification. Dans notre étude de cas, nous avons montré que l'ajustement ou non de la disponibilité du bétail modifiait les résultats, que ce soit pour le schéma résumé de déprédation ou la carte des hotspots. Ces deux analyses sont complémentaires pour aider les gestionnaires à identifier les causes favorisant les déprédations.

La carte des **hotspots** a permis de localiser les zones où des enquêtes in situ peuvent être menées pour comprendre le niveau élevé inattendu des déprédations. Le facteur le plus simple à étudier est l'élevage. En général, les pratiques d'élevage détaillées ou **la mise en œuvre de mesures préventives** ne sont pas disponibles pour les analyses statistiques spatiales, comme dans notre étude de cas. Comme un inventaire régional des mesures préventives est souvent difficile, voire impossible à mettre en place, surtout à long terme, il peut être nécessaire d'aller sur le terrain pour vérifier si les mesures préventives sont appliquées, mais aussi adaptées au contexte local. Les agriculteurs impliqués peuvent bénéficier d'un soutien technique fourni par les autorités publiques dans la mise en place d'outils préventifs appropriés (Littlewood et al., 2020). D'autres facteurs peuvent englober des échelles spatiales plus grandes que le seul pâturage (par exemple, des facteurs environnementaux comme le type de végétation ou les loups). L'étude de ces facteurs est difficile si la définition du hotspot est basée sur chaque unité spatiale sans tenir compte des autres unités, comme le fait actuellement l'administration Française. **Notre approche a l'avantage d'identifier des groupes d'unités spatiales appartenant au même hotspot, et donc de faciliter l'étude des facteurs à grande échelle.**

L'analyse du schéma de déprédation résumé peut également aider à comprendre l'échelle spatiale du schéma de déprédation, et donc l'échelle pertinente pour la gestion. Les rayons des hotspots ont été estimés entre 12 et 50 km dans notre analyse de K_{inhom} aux échelles locale et régionale. **Cela ne correspond pas au rayon de 7-8 km du territoire des loups estimé en France par télémétrie et suivi génétique (Duchamp et al., 2012). Par conséquent, ces résultats suggèrent que la plupart des hotspots englobaient plus d'un pâturage, mais aussi plus d'un territoire de loups. En d'autres termes, le regroupement des déprédations n'était pas lié à un loup ou une meute « problématique », ou à un troupeau isolé non protégé. Ces résultats suggèrent plutôt qu'un contexte local peut favoriser**

les déprédations, par exemple un manque de proies sauvages ou des conditions environnementales rendant difficile un gardiennage efficace (comme les environnements buissonneux). L'analyse K_{inbom} a également montré que le modèle de déprédation avait tendance à être aléatoire dans le temps. Ce modèle de randomisation ne semble pas être lié à l'augmentation de la zone recolonisée par les loups, car la randomisation s'est produite à l'échelle locale longtemps après la recolonisation du PNM par les loups. **L'homogénéisation du risque de déprédation entre les surfaces pastorales pourrait résulter de l'augmentation du nombre d'éleveurs ayant protégé leurs troupeaux contre les déprédations du loup lors de la recolonisation par le loup** (MTES et MAA, 2018), comme le suggèrent Meuret et al. (2021).

Outre l'identification des causes favorisant la déprédation, les résultats fournis par les cartes des hotspots peuvent aider à l'allocation des ressources. Par exemple, la France alloue actuellement son plus haut niveau de subventions aux mesures préventives dans les hotspots de déprédation. Chaque année, les hotspots sont définis comme la commune dont la moyenne des déprédations est d'au moins 15 sur les trois dernières années, et toutes les communes adjacentes. **Cette définition ne tient compte ni de la surface de la commune ni de la surface des pâturages. Cette définition crée des biais, les grandes communes ayant plus de chances d'être identifiées comme hotspots que les autres** (DREAL Auvergne-Rhône-Alpes et al., 2020). **De plus, se baser sur trois années pour définir les hotspots empêche de détecter à temps les hotspots émergents.** Dans notre étude de cas, la méthodologie utilisée a permis de corriger ces biais. La correction de la disponibilité du bétail nous a également permis de détecter des hotspots de surfaces pastorales avec un faible nombre de moutons et un faible temps de pâturage. **La définition administrative actuelle des hotspots ne tient pas compte de la taille des troupeaux ni du temps passé au pâturage. Par conséquent, les hotspots avec une faible disponibilité de bétail vivant peuvent ne pas être détectés par l'administration.** Pourtant, les conséquences des déprédations pour les éleveurs concernés sont élevées dans ces situations, car une forte proportion du troupeau est perdue pour cause de prédation (Stahl et al., 2001).

Ainsi, les analyses de **corrélation spatiale** sont des outils puissants pour la conservation des grands carnivores. Elles permettent de mieux définir les zones de conservation prioritaires. Ces zones peuvent faire l'objet d'une attention particulière de la part des gestionnaires, que ce soit pour subventionner des mesures préventives ou pour étudier la mise en œuvre effective de ces mesures, comme le recommandent Bautista et al., 2019. La méthodologie que nous avons présentée pourrait alors optimiser le rapport coût-efficacité des fonds publics. L'interface utilisateur que nous avons développée pour présenter les cartes des hotspots (Fig. B.5) devrait également faciliter l'adoption de l'outil par les gestionnaires.

Pour les analyses de K_{inbom} et de Kulldorff, les informations sur la disponibilité du bétail étaient d'une importance capitale pour détecter le schéma de déprédation et les points chauds. Ces informations sont généralement difficiles à obtenir, encore plus à l'échelle régionale. Cela explique pourquoi les études sur les hotspots de déprédation ne s'ajustent généralement pas aux informations sur le bétail (par exemple, Hoffmann et al., 2019) ou seulement à la distribution du bétail (par exemple, Gastineau et al., 2019). Ici, nos informations sur la disponibilité du bétail ont été limitées dans le temps à deux recensements qui ont couvert au total une période de 5 ans. Limiter notre période d'étude à cette période de 5 ans aurait été possible et toujours informatif pour montrer les divergences entre les résultats de K_{inbom} et de la statistique de Kulldorff en ajustant ou non la disponibilité du bétail. Cependant, l'extension de l'utilisation des informations sur le bétail aux

années entourant les périodes de recensement a apporté des informations précieuses sur la dynamique du schéma de déprédation. En effet, le temps de pâturage et la taille des troupeaux sont fortement contraints par le climat qui diffère beaucoup entre le nord et le sud de la zone étudiée. S'il est possible que les troupeaux aient plus ou moins pâture avant ou après chaque recensement, nous ne nous attendons pas à ce que ces différences annulent les avantages de l'utilisation des recensements pastoraux qui ont permis l'intégration des différences saisonnières entre les pâturages dans l'analyse.

5. CONCLUSIONS

Nous encourageons l'utilisation d'analyses de regroupement ajustées pour la disponibilité du bétail dans le contexte de la conservation des grands prédateurs et de la gestion de leurs prédateurs sur le bétail. Contrairement à l'idée reçue qui relègue les analyses de regroupement à une étape préliminaire de la modélisation du risque, l'estimation de la localisation des hotspots est un outil décisionnel à part entière. Les hotspots sont les premières cibles pour l'allocation des ressources de conservation, ou pour l'investigation in situ des causes favorisant la déprédation. Les éleveurs des hotspots peuvent être soutenus, financièrement ou techniquement, pour adapter rapidement leurs pratiques d'élevage en fonction des pâturages qu'ils utilisent et du prédateur auquel ils sont confrontés. L'utilisation d'analyses statistiques spatiales avec K_{mbom} ou avec la statistique de Kulldorff combinée aux données de disponibilité du bétail améliorerait considérablement la fiabilité des estimations du schéma de déprédation et de la localisation des hotspots, et donc l'utilisation de ces quantités pour la conservation.