

Une approche multidisciplinaire pour estimer la taille de la population de loups dans le cadre d'une conservation à long terme

Received: 6 October 2022	Revised: 6 February 2023	Accepted: 23 May 2023
DOI: 10.1111/cobi.14132		
CONTRIBUTED PAPERS		<i>Conservation Biology</i> 
A multidisciplinary approach to estimating wolf population size for long-term conservation		
Francesca Marucco¹  Maria V. Boiani² Pierre Dupont³ Cyril Milleret³ Elisa Avanzinelli⁴ Kristine Pilgrim⁵  Michael K. Schwartz⁵  Achaz von Hardenberg² Domenica Serena Perrone¹ Olivier P. Friard¹ Arianna Menzano⁴ Francesco Bisi⁶ Umberto Fattori⁷ Michela Tomasella⁷ Sonia Calderola⁸ Sabrina Carolfi⁹ Piero Ferrari⁹ Christian Chioso¹⁰ Fabrizio Truc¹⁰ Giulia Bombieri¹¹ Luca Pedrotti¹² Davide Righetti¹³ Pierluigi L. Acutis¹⁴ Fabio Guglielmo¹⁵ Heidi C. Hauffe¹⁶ Chiara Rossi¹⁶ Romolo Caniglia¹⁷ Paola Aragno¹⁷ Valentina La Morgia¹⁷ Piero Genovesi¹⁷ Richard Bischof³		

Résumé

Le loup (*Canis lupus*) est l'une des espèces sauvages les plus controversées. Des estimations de son abondance sont nécessaires pour éclairer le débat public et les décisions politiques, mais il est difficile de les obtenir à des échelles biologiquement pertinentes. Nous avons mis au point un système d'estimation complète de la population dans toute la région Alpine Italienne (100 000 km²), impliquant 1 513 opérateurs formés représentant 160 institutions. Ce vaste réseau a permis de coordonner le prélèvement d'échantillons génétiques et de réaliser des analyses spatiales de capture-recapture à l'échelle du paysage, transcendant les frontières administratives, afin de produire les premières estimations des paramètres clés pour l'évaluation de l'état de la population de loups. L'abondance des loups a été estimée à 952 individus (intervalle de crédibilité à 95% : 816-1120) et 135 unités reproductrices (c'est-à-dire des meutes) (intervalle de crédibilité à 95% : 112-165). Nous avons également estimé que les individus matures représentaient 33 à 45% de la population totale. L'effort de surveillance a été estimé spatialement, ce qui a permis de surmonter une limitation importante des données issues de la science citoyenne. Il s'agit d'une approche importante pour promouvoir la coexistence entre les loups et les humains, basée sur la surveillance de l'abondance des loups et l'adoption de pratiques de conservation harmonisées à grande échelle.

MOTS-CLÉS : science citoyenne, échantillonnage génétique, détection imparfaite, grands carnivores, surveillance, modélisation des populations, capture-recapture spatiale

INTRODUCTION

La quantification de l'abondance est fondamentale pour la conservation et la gestion de la faune sauvage. Des informations fiables sur la taille des populations d'animaux sauvages sont essentielles pour prendre des décisions en matière de gestion et de réglementation des prélèvements, définir le statut de conservation et approfondir la compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Williams et al., 2002). **Cependant**, l'abondance des populations reste difficile à estimer dans la nature (Waples & Feutry, 2022), en particulier lorsque les espèces sont insaisissables, vagiles et réparties sur de vastes zones (Blanc et al., 2012). **En effet, l'échantillonnage des populations n'est jamais complet, ce qui rend nécessaire l'utilisation de méthodes analytiques qui tiennent compte de la détection imparfaite lors de l'estimation de la taille des populations** (Kéry et al., 2009). Des progrès importants ont été réalisés dans la compréhension de la détection imparfaite, en partie grâce à la richesse des données de capture-marquage-recapture générées par l'échantillonnage génétique non invasif (NGS), qui permet d'identifier les génotypes individuels à partir de l'ADN extrait d'échantillons (par exemple, excréments, poils) laissés dans l'environnement (Schwartz et al., 2007). Les programmes de surveillance des grands carnivores ont tiré parti de cette approche en combinant le génotypage non invasif avec des estimations de la taille des populations à partir de modèles de capture-recapture (Caniglia et al., 2012 ; Cubaynes et al., 2010 ; Marucco et al., 2009). **Plus récemment, des approches de capture-recapture spatiale (SCR) ont été utilisées pour estimer la densité d'animaux insaisissables à partir d'échantillons d'ADN** (Kéry et al., 2011 ; Proffitt et al., 2015) et en tenant compte de multiples sources d'informations disponibles (Gopalaswamy et al., 2012). Une approche SCR a été appliquée pour la première fois afin d'estimer les densités de population de loups en Espagne et en Scandinavie, sur la base de données NGS (Bischof, Milleret, et al., 2020 ; López-Bao et al., 2018) et de l'évaluation des effets de l'association de groupes (Bischof, Dupont, et al., 2020).

La présence de grands carnivores, en particulier les loups (*Canis lupus*), est très controversée, et l'évaluation de leur statut de protection ou les décisions concernant leur gestion s'accompagnent souvent d'un débat politique et public intense (Chapron & López-Bao, 2014). Au début du XXI^{ème} siècle, les populations de loups étaient principalement petites et très fragmentées en raison de siècles de persécution. Par la suite, de multiples efforts concertés visant à améliorer la conservation des loups ont été lancés dans le monde entier (Boitani, 2003), et les populations ont augmenté en Amérique du Nord et en Europe (Chapron et al., 2014), avec un tel succès que certaines populations de loups ont perdu leur statut de protection (Carroll et al., 2020). **Quel que soit leur statut, les populations de loups continuent d'être au centre des débats politiques** (Darimont et al., 2018), et cette intense attention publique rend les estimations fiables et actualisées de la taille des populations très recherchées par divers services gouvernementaux. Malgré les récentes avancées méthodologiques mentionnées ci-dessus, l'estimation de la taille des populations de loups est actuellement encore plus difficile en raison de l'expansion spatiale et numérique récente de l'espèce. La surveillance des populations de loups est devenue plus coûteuse et plus exigeante sur le plan logistique, car elle nécessite des enquêtes sur de vastes zones relevant de plusieurs juridictions politiques et le traitement de nombreux échantillons selon des protocoles harmonisés. **En outre**, la nature politiquement sensible et la forte visibilité publique de la surveillance des loups exercent une pression sur les chercheurs et les institutions pour qu'ils

obtiennent régulièrement et dans des délais courts des estimations précises, malgré des ressources souvent limitées.

Nous avons développé et mis en œuvre une approche intégrée de surveillance des loups dans la région Alpine Italienne afin de développer un réseau coordonné à long terme et uniformément réparti d'opérateurs spécialisés pour la collecte systématique de données sur une vaste zone fortement fragmentée par les frontières administratives et de produire des estimations des paramètres clés de la population ayant une pertinence directe pour la conservation et la gestion (par exemple, l'abondance et la densité des loups, le nombre de meutes, la proportion d'individus matures) et l'incertitude associée à ces paramètres. Si la science citoyenne est utile pour la surveillance à grande échelle (Dance, 2022 ; Kosmala et al., 2016), sa fiabilité est souvent remise en question (Conrad & Hilchey, 2011 ; Kalén et al., 2022). Pour surmonter ce problème, nous avons formé et coordonné un réseau d'opérateurs spécialisés afin de réaliser le NGS et d'enregistrer simultanément les **efforts de recherche** afin de contrôler les variations spatiales et temporelles de l'intensité de l'échantillonnage. Les géotypes individuels obtenus à partir du NGS ont été analysés à l'aide de nouveaux modèles SCR qui contrôlaient les variations spatiales et individuelles de la probabilité de détection afin de produire les premières estimations complètes des paramètres clés pour l'évaluation de l'état de la population de loups dans la région Alpine Italienne.

METHODES

Plan d'échantillonnage de l'enquête pour contrôler l'effort

Les loups se sont réimplantés dans les Alpes occidentales en se propageant naturellement depuis les Apennins dans les années 1990 (Fabbri et al., 2007) et ont renoué avec la population de loups Dinariques dans les Alpes orientales depuis 2014 (Marucco et al., 2022). L'indice de présence historique du loup est décrit dans la **Figure 1a** pour la période 2007-2016. Les données spatiales dans une grille de 10×10 km proviennent de deux périodes : 2007-2011 par Chapron et al. (2014) et 2012-2016 par Kaczensky et al. (2021). Une valeur de 1 a été attribuée à la présence sporadique du loup et une valeur de 3 à la présence permanente du loup pour chaque période et chaque cellule. Nous avons additionné les deux grilles des deux périodes pour créer un indice de présence historique du loup allant de 1 à 6 (**Figure 1a**). Ces données ont été utilisées pour alimenter le processus de modélisation (Annexe S1). Les loups se répandent désormais dans l'ensemble des Alpes et vers les contreforts.

De 2020 à 2021, nous avons mené la première étude complète et coordonnée sur les loups dans la région Alpine Italienne afin de jeter les bases d'un suivi à long terme de cette espèce. Des plans et des protocoles d'échantillonnage ont été élaborés dans le but d'estimer l'abondance (nombre d'individus et de meutes) et la répartition de l'espèce en recherchant et en collectant l'ADN environnemental laissé par les loups (excréments, urine, poils). La présence de l'espèce a été estimée dans toute la région, qui couvre environ 100 000 km², en recherchant systématiquement des cellules de 10×10 km où des signes de présence avaient été trouvés l'année précédente et en recherchant de manière opportuniste toutes les autres cellules de la région Alpine (**Figure 1b**). L'échantillonnage **systématique** était basé sur des transects recherchés une fois par mois d'octobre à avril dans les zones où des meutes de loups avaient été détectées précédemment (zone d'étude intensive) et sur des transects recherchés une fois tous les deux mois dans les zones où seule une présence sporadique de loups avait été signalée (zones d'étude extensive) (**Figure 1b**). Aucun échantillonnage n'a été

effectué pendant la saison de reproduction (mai-juin), et la durée des enquêtes était courte par rapport au cycle de vie de l'espèce étudiée, afin de satisfaire à l'hypothèse de population fermée SCR (Dupont et al., 2019 ; Royle et al., 2014).

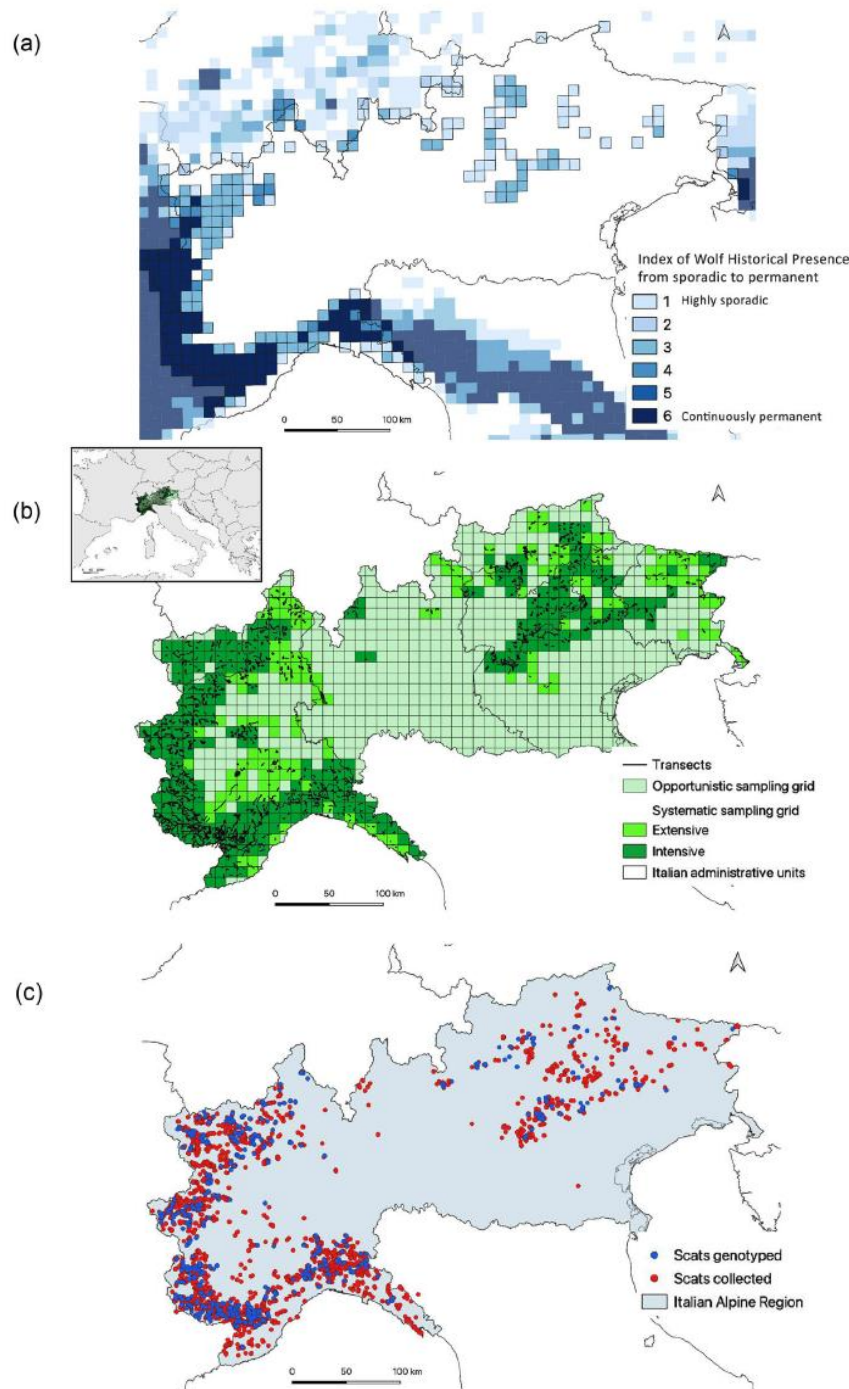


FIGURE 1. (a) Indice de présence historique du loup pour chaque cellule de la grille dans les Alpes Italiennes de 2007 à 2016, avec une résolution de 10×10 km (données provenant de 2 périodes documentées : Chapron et al. [2014] pour 2007-2011 et Kaczensky et al. [2021] pour 2012-2016), (b) échantillonnage génétique non invasif du loup dans la même région : lignes noires, transects de recherche ; vert clair, cellules échantillonnées uniquement de manière opportuniste, c'est-à-dire que des opérateurs formés étaient présents mais qu'aucun transect n'a été établi ; vert vif, cellules échantillonnées une fois tous les deux mois ; vert foncé, cellules échantillonnées une fois par mois), et (c) échantillons génétiques non invasifs de loups collectés au cours de l'hiver 2020-2021 (rouge) et échantillons génotypés inclus dans l'analyse spatiale de capture-recapture (bleu)

Cette stratégie d'échantillonnage a nécessité la formation et la coordination efficace d'un vaste réseau d'opérateurs disponibles pour parcourir les transects dans toute la région Alpine. Vingt-six formations en ligne et pratiques ont été organisées à l'automne 2020. Au total, 1

513 opérateurs spécialement formés, issus de 160 institutions ou associations, ont constitué le réseau Wolf Network, qui a fonctionné de manière continue et intensive dans toute la région, collectant des données à l'aide d'une application mobile dédiée et contribuant à l'échantillonnage opportuniste et aux enquêtes systématiques le long de transects prédéfinis à des dates spécifiques. La majorité des opérateurs (72%) étaient des employés d'institutions chargées de la gestion de la faune sauvage, les autres étant des bénévoles formés. Nous avons quantifié l'intensité des recherches et l'expérience des opérateurs des transects et avons utilisé ces quantifications dans le cadre de la modélisation pour estimer la probabilité de détection (détails dans l'Annexe S1). D'octobre 2020 à avril 2021, 1 776 transects ont été recherchés dans la zone (Figure 1b), pour un total de 40 725 km, et il y a eu 1 à 10 répétitions par transect.

NGS et analyses de parenté ...

Modélisation SCR et estimation de la taille de la population...

RESULTATS

Données sur la présence du loup et NGS

Au total, 5636 échantillons ont été collectés (Figure 1c). Après avoir retiré les échantillons qui n'ont pas passé les contrôles de qualité initiaux, 1918 d'entre eux ont été analysés à l'aide de microsatellites. Après avoir éliminé les génotypes soupçonnés de présenter des pertes alléliques ou des allèles faux, nous avons obtenu 745 génotypes, dont 95% provenaient d'échantillons de crottes, 1% d'échantillons de poils et d'urine, et 4% d'échantillons de salive (Figure 1c ; Annexe S2). Ces 745 génotypes ont été associés à 449 loups différents (222 femelles, 213 mâles, 14 NA), ce qui représente le nombre minimum d'individus dans la zone d'étude. Le taux de recapture moyen était de 1,66 (écart-type 1,13) détections par individu et de 1,73 (1,23) et 1,62 (1,05) détections pour les femelles et les mâles, respectivement. Nous avons vérifié l'hypothèse selon laquelle les génotypes nucléaires multilocus appartenaient à la même meute sur la base de l'analyse de parenté et avons déterminé le statut social des individus (Annexe S2).

Abondance et densité des loups dans la région Alpine Italienne

L'abondance moyenne des loups pour l'ensemble de la zone d'étude pendant l'hiver 2020-2021 a été estimée à 952 individus (intervalle de crédibilité [IC] à 95% : 816-1120) (Figure 2). Sur la base de l'emplacement des ACs individuels prédit par le modèle, nous avons estimé que 684 (IC à 95% 600-782) individus appartenaient à la partie occidentale et 268 (IC à 95% 201-354) à la partie orientale de la population (Tableau 1). Nous avons estimé qu'entre 24% et 34% de la population était composée d'individus reproducteurs, 55 à 67% étaient classés comme descendants et 8 à 13% étaient classés comme autres (Tableau 1). Le statut social individuel ayant été modélisé comme une variable d'état catégorielle, il a été possible d'estimer la présence de 135 unités de reproduction ou meutes (IC à 95% 112-164). Outre les estimations d'abondance, le modèle SCR a permis d'estimer les déterminants de la variation spatiale de la densité des loups (Figure 2). Le RJMCMC a fortement confirmé l'influence de la covariable de présence historique avec un PIP de 1,00, l'influence de la faible végétation naturelle avec un PIP de 0,97 et l'influence de la densité de la population humaine avec un PIP de 0,79. Le pourcentage de roches nues ($PIP_{\text{roches nues}} = 0,41$) et le couvert forestier ($PIP_{\text{couvert forestier}} = 0,56$) ont été moins soutenus. Sur la base du modèle le plus probable

(Tableau 2), la densité des loups était positivement associée à la covariable de présence historique des loups ($\beta_{LCIE} = 0,64$ [95 % CrI 0,53-0,75]) et le pourcentage de végétation naturelle basse ($\beta_{low\ vegetation} = 2,28$ [95 % CrI 0,91-3,65]) et négativement associée à la densité de population humaine ($\beta_{human\ density} = -0,79$ (95% CrI -1,45 à -0,31)). L'analyse RJMCMC a également révélé que le pourcentage de roches nues et le pourcentage de forêt avaient des effets corrélés et opposés. Le meilleur modèle a estimé un effet négatif du pourcentage de roches nues (roches nues = -0,91 [95% CrI -1,59 à -0,24]), et le deuxième meilleur modèle a indiqué que la densité des loups était plutôt positivement associée au pourcentage de forêt ($\beta_{forêt} = 0,73$ [95% CrI 0,20-1,27]).

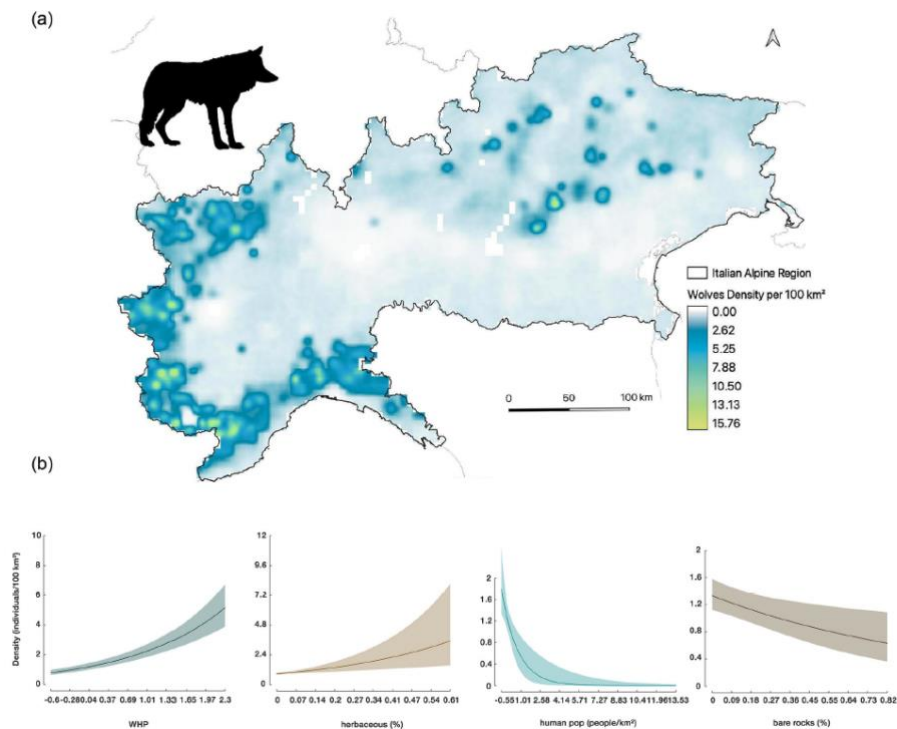


FIGURE 2. (a) Densité des loups dans la région alpine italienne estimée à l'aide du modèle spatial de capture-recapture ajusté aux données génétiques non invasives collectées au cours de l'hiver 2020-2021 et (b) déterminants spatiaux de la densité des loups dans la région alpine italienne (c'est-à-dire les graphiques des effets de la présence historique des loups (WHP) : pourcentage de végétation naturelle basse (herbacée), densité de population humaine (pop. humaine) et pourcentage de roches nues et de végétation clairsemée selon le meilleur modèle basé sur les pondérations de la chaîne de Markov Monte Carlo à sauts réversibles (ombrage, intervalles de crédibilité)

Entre 45% et 60% (moyenne = 53%) des individus estimés par modélisation n'ont pas été détectés par le NGS. Les probabilités de détection de base (P_0) des deux sexes étaient plus élevées pour les individus reproducteurs que pour les petits et les autres (Figure 3). La probabilité de détection de base variait également considérablement dans l'espace (Figure 4 ; Annexe S1). Nous avons détecté une forte relation positive avec l'effort de recherche ($\beta_{longueur\ du\ transect} = 0,20$ [95% CrI 0,16-0,26]), suivie par l'expérience de l'opérateur ($\beta_{expérience} = 0,13$ (95% Cr 0,10-0,16), quantité moyenne de neige tombée ($\beta_{neige} = 0,23$ [IC à 95% : 0,07-0,40]) et, dans une moindre mesure, le logarithme de la densité de population humaine ($\beta_{logpop} = 0,06$ [IC à 95% : -0,07 à 0,18]). De plus, la probabilité de détection de base était légèrement plus élevée dans la partie occidentale ($\beta_{ouest} = 0,20$ 95% CrI [-0,08 à 0,49]), mais cet effet n'était pas significatif. Le sexe et le statut social ont également eu un effet prononcé sur le paramètre d'échelle de la fonction de détection ; la valeur la plus élevée a été estimée pour les autres mâles ($\sigma_{autres\ mâles} = 29,6$ km [95% CrI 22,2-40,4]) et la plus faible pour les mâles

reproducteurs ($\sigma_{\text{mâles reproducteurs}} = 2,4 \text{ km}$ [95% CrI 2,1-2,8]). Les autres femelles avaient également des paramètres à grande échelle ($\sigma_{\text{autres femelles}} = 13,5 \text{ km}$ [95% CrI 10,6-17,51]) par rapport aux femelles reproductrices ($\sigma_{\text{femelles reproductrices}} = 3,7 \text{ km}$ [95% CrI 3,2-4,11]), mais dans une moindre mesure que les mâles. **Enfin**, les louveteaux femelles et mâles avaient des paramètres d'échelle comparables ($\sigma_{\text{louveteaux femelles}} = 3,0 \text{ km}$ | IC 95% 2,5-3,5] et $\sigma_{\text{louveteaux mâles}} = 2,8 \text{ km}$ [IC 95% 2,3-3,4]).

TABEAU 1. Abondance des loups (moyenne et intervalle de crédibilité à 95%) dans les parties orientale et occidentale de la région alpine italienne et statut reproducteur pour l'hiver 2020-2021, estimés à l'aide d'un modèle spatial de capture-recapture (abondances spécifiques au sexe dans l'Annexe S1)

Alpine region	Reproductive individuals	Offspring	Other	Total*
Eastern	70.1 (47–98)	169.4 (118–236)	29.0 (20–42)	268.4 (201–354)
Western	200.1 (169–236)	414.6 (339–507)	68.9 (53–88)	683.6 (600–782)
Total	270.2 (224–327)	583.9 (467–731)	97.9 (76–126)	952 (816–1120)

*Small deviations between the total estimate and the sum of abundance estimates from the constituent subregions may arise due to rounding.

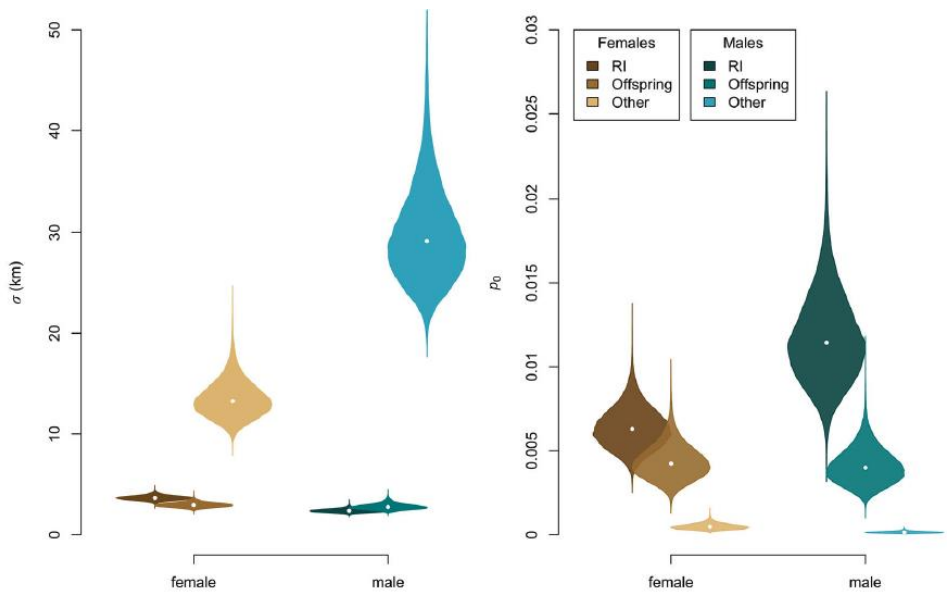


FIGURE 3. Paramètre d'échelle (σ) et probabilité de détection de base (P_0) de la fonction de détection par sexe et statut social (reproducteur [RI], progéniture ou autre) pour les loups de la région alpine italienne pendant l'hiver 2020-2021, tels qu'estimés par le modèle spatial de capture-recapture ajusté aux données génétiques non invasives (point, médiane ; ombrage, graphique de densité ; largeur, fréquence ; moustaches, quantiles)

DISCUSSION

Estimation des paramètres clés pour l'évaluation de l'état de la population de loups

Notre étude est la première estimation exhaustive de la taille de la population de loups dans l'ensemble de la région Alpine Italienne à avoir adopté une approche NGS systématique et intensivement coordonnée. Cette enquête a surmonté les difficultés liées à la coopération entre des juridictions administratives très fragmentées et à l'échantillonnage à grande échelle. Cette première estimation globale de 816 à 1 120 individus est cruciale pour la gestion des loups et servira de base solide pour les changements futurs dans la trajectoire de la population. Les modèles SCR ont pris en compte deux défis importants liés aux estimations à grande échelle au niveau de la population : tous les individus présents dans une zone d'étude ne sont pas détectés (Kéry & Schaub, 2012) et les individus qui résident principalement en dehors de la zone étudiée peuvent être détectés à l'intérieur de celle-ci (Bischof et al., 2016). Dans la partie occidentale des Alpes Italiennes, ce dernier point est particulièrement

important car la population de loups est reliée à celle des Alpes Françaises (Louvrier et al., 2018).

TABLEAU 2. Sélection de modèles pour les déterminants de la densité de loups dans la région Alpine Italienne pour l'hiver 2020-2021

Model	Weight ^a
WHP + herbaceous + pop + rock	0.30
WHP + herbaceous + pop + forest	0.28
WHP + herbaceous + pop + rock + forest	0.14
WHP + herbaceous + forest	0.14
WHP + herbaceous + pop	0.10
WHP + herbaceous + rock + forest	0.02

Abbreviations: forest, percent forest cover; herbaceous, percent low natural vegetation; pop, human population density; rock, percent bare rock; WHP, historical wolf presence.
^aModel weights based on posterior model probabilities for the different covariate combinations. Only models with weight >0.01 are shown.

Les modèles SCR ont été développés dans le but d'assouplir l'hypothèse de fermeture géographique typique des modèles CR traditionnels en autorisant explicitement les mouvements des individus autour de leurs AC latentes et estimées (Royle et al., 2014). Grâce à ce lien explicite entre le nombre estimé d'individus et la zone géographique (Efford, 2004), nous avons pu estimer avec précision la densité de notre région et définir la taille de la population. Nous avons estimé que 45 à 60% (moyenne = 53%) des individus n'ont pas été détectés pendant le NGS. Nous avons donc confirmé que les comptages minimaux basés sur le nombre de génotypes sont trompeurs lorsqu'ils sont utilisés pour révéler les variations d'abondance dans l'espace et dans le temps, tandis que les estimations SCR qui tiennent compte de la probabilité de détection variable doivent être considérées comme la base de référence pour le suivi futur de la taille de la population. Enfin, nous avons obtenu des informations à grande échelle (au niveau du paysage et de la population) et avec un niveau de détail élevé (au niveau local et individuel). C'est rarement le cas dans les études écologiques qui, pour des raisons logistiques, doivent généralement faire un compromis entre les deux (niveau de détail *vs* étendue), 1989).

Notre modèle a également fourni la première estimation du nombre d'unités reproductrices avec des intervalles de crédibilité, grâce à la modélisation du statut social individuel en tant que variable d'état catégorielle (Annexe S1). Nous avons estimé la présence de 135 meutes (95% CrI 112-164), ce qui représente la première estimation au niveau de la population des unités reproductrices de loups avec un niveau de crédibilité associé à l'échelle mondiale. Cette mesure est particulièrement pertinente pour la gestion des populations, car le nombre de meutes est considéré comme biologiquement significatif pour la persistance d'une population de loups (Reinhardt et al., 2019), l'écologie de l'espèce étant basée sur la dynamique sociale et territoriale des meutes (Mech & Boitani, 2003). Nous avons également estimé que les individus matures représentaient 33 à 45% de la population (c'est-à-dire le nombre d'individus reproducteurs et autres, à l'exclusion des descendants).

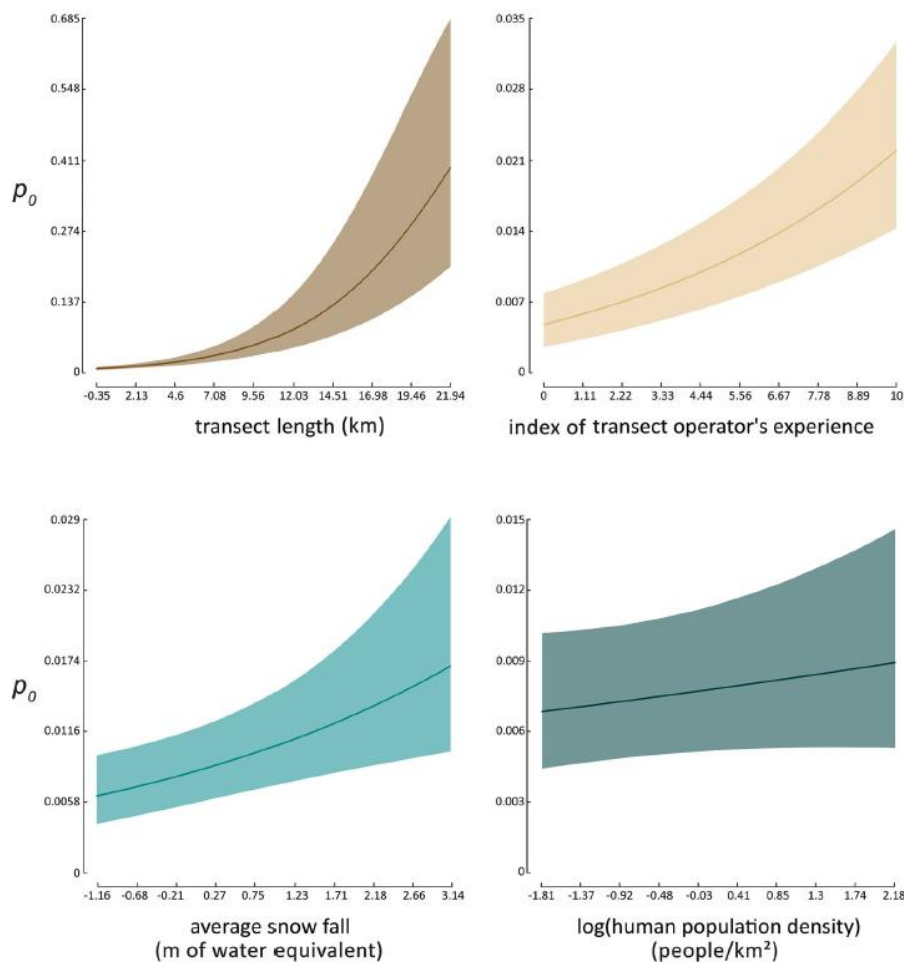


FIGURE 4. Déterminants spatiaux de la probabilité de détection de base du loup dans la région Alpine Italienne pendant l'hiver 2020-2021, tels qu'estimés par le modèle spatial de capture-recapture ajusté aux données génétiques non invasives (ombrage, intervalles de crédibilité)

La possibilité d'estimer la proportion **d'individus matures** sur le plan reproductif dans la population est également très pertinente, car elle sert de base aux évaluations de la Liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) selon le critère D (Comité des normes et pétitions de l'UICN, 2022) et est généralement utilisée pour évaluer l'état de conservation des loups. **L'hétérogénéité individuelle non prise en compte dans la détection ou l'utilisation de l'espace, qui est liée à la classe d'âge ou au sexe, pourrait potentiellement entraîner un biais important** (Cubaynes et al., 2010 ; Dupont et al., 2023). **Cependant**, grâce à l'analyse de parenté, nous avons pu tenir compte des différences entre les sexes et entre les individus en matière d'utilisation de l'espace et de détectabilité, prenant ainsi en considération l'hétérogénéité individuelle (Cubaynes et al., 2010).

Nous présentons des estimations pour la zone globale et faisons la distinction entre les parties de la population recensées dans les régions Alpines occidentales et orientales (Tableau 1), car les liens entre ces parties sont encore limités et naturellement différenciés (Figure 1). **Les deux parties de la population connaissent des dynamiques de recolonisation différentes.** À l'ouest, la recolonisation a commencé il y a 30 ans. Les loups occupent désormais complètement les zones montagneuses avec des densités pouvant atteindre 15 loups/100 km² et s'étendent désormais plus loin dans les zones de plaine. À l'est, le processus de recolonisation est récent, puisqu'il a commencé en 2014, et bien que l'expansion soit évidente (Figure 1a), de vastes zones montagneuses sont encore en cours de recolonisation. Dans

l'ensemble, nos estimations de l'abondance de la population ont montré l'ampleur du rétablissement après l'extinction du loup Alpin au début des années 1900.

Réseau coordonné d'opérateurs pour la surveillance à long terme des loups et les pratiques de conservation

En menant la première enquête à grande échelle sur les loups dans la région Alpine Italienne, nous avons créé un vaste réseau d'opérateurs spécialisés qui sont désormais disponibles pour la conservation à long terme de la biodiversité dans la pratique. En formant les opérateurs à la collecte et à l'enregistrement des données relatives aux efforts de recherche, nous avons pu surmonter le principal défi des données issues de la science citoyenne, à savoir l'absence de quantification formalisée de l'hétérogénéité spatio-temporelle des efforts de recherche (Kalén et al., 2022). De plus, nous avons principalement fait appel à du personnel institutionnel afin de surmonter la forte fragmentation administrative des pratiques de conservation entre les différents services gouvernementaux. Bien que la création de ce réseau ait pris beaucoup de temps, les résultats démontrent son utilité, et les futurs plans et analyses de surveillance de l'abondance des loups devraient bénéficier des infrastructures mises en place, réduisant ainsi les efforts nécessaires pour l'évaluation future des populations. La création de ce réseau a également été essentielle pour impliquer les praticiens, sensibiliser et diffuser les connaissances à l'échelle locale. Cette approche participative efficace peut servir de base à une surveillance fiable et à long terme de l'abondance des loups, favorisant la coexistence entre les loups et les humains grâce à la diffusion des connaissances, et constituer un atout important pour la conservation à long terme de la biodiversité. L'approche multidisciplinaire que nous avons adoptée, qui a impliqué non seulement les efforts concertés de plusieurs juridictions à travers un échantillonnage sur le terrain organisé par des biologistes spécialisés dans les loups, mais aussi la coordination et l'harmonisation entre les laboratoires génétiques, a permis un niveau inhabituellement élevé d'interaction et de discussion entre plusieurs disciplines (biologie de la faune sauvage, génétique de la conservation, modélisation écologique). Ces efforts ont abouti à l'adoption d'un plan d'échantillonnage et d'une analyse de modélisation efficaces, qui ont pris en compte la biologie et la répartition de l'espèce, les besoins locaux des autorités, et ont optimisé les efforts d'enquête et les analyses de parenté, tout en minimisant les erreurs de génotypage, ce qui a contribué de manière décisive à cette analyse de la population de loups dans les Alpes Italiennes.

REFERENCES

- Bischof, R., Brøseth, H., & Gimenez, O. (2016). Wildlife in a politically divided world: Insularism inflates estimates of brown bear abundance. *Conservation Letters*, 9(2), 122–130.
- Bischof, R., Dupont, P., Milleret, C., Chipperfield, J., & Royle, J. A. (2020). Consequences of ignoring group association in spatial capture–recapture analysis. *Wildlife Biology*, 2020(1), 1–10.
- Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Tourani, M., Ordiz, A., de Valpine, P., Turck, D., Royle, J. A., Gimenez, O., Flagstad, Ø., Åkesson, M., Svensson, L., Brøseth, K., & Kindberg, J. (2020). Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Biological Sciences*, 117(48), 30531–30538.
- Bischof, R., Turck, D., Milleret, C., Ergon, T., Dupont, P., Dey, S., Zhang, W., & de Valpine, P. (2020). *NimbleSCR: Spatial capture-recapture in SCR methods using 'nimble'* (R package version 0.1.0, 2020). <https://cran.r-project.org/web/packages/nimbleSCR/index.html>
- Blanc, L., Marboutin, E., Gatti, S., & Gimenez, O. (2012). Abundance of rare and elusive species: Empirical investigation of closed versus spatially explicit capture–recapture models with lynx as a case study. *Journal of Wildlife Management*, 77, 372–378.
- Boitani, L. (2003). Wolf conservation and recovery. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology and conservation* (pp. 317–340). University of Chicago Press.
- Borchers, D. L., & Efford, M. G. (2008). Spatially explicit maximum likelihood methods for capture–recapture studies. *Biometrics*, 64, 377–385.
- Brooks, P. S., & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7(4), 434–455.
- Caniglia, R., Fabbri, E., Cubaynes, S., Gimenez, O., Lebreton, J. D., & Randi, E. (2012). An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture–recapture mixture models. *Conservation Genetics*, 13, 53–64.
- Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M., Milanesi, P., & Randi, E. (2014). Non-invasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *Journal of Mammalogy*, 95(1), 41–59.
- Carroll, C., Rohlf, D. J., Vonholdt, B. M., Treves, A., & Hendricks, S. A. (2020). Wolf delisting challenges demonstrate need for an improved framework for conserving intraspecific variation under the Endangered Species Act. *Bioscience*, 71(1), 73–84.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balečauskas, L., Ballys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Buřka, L., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346(1979), 1517–1519.
- Chapron, G., & López-Bao, J. V. (2014). Conserving carnivores: Politics in play. *Science*, 343(6176), 1199–1200.
- Conrad, C. C., & Hilleary, K. G. (2011). A review of citizen science and community-based environmental monitoring: Issues and opportunities. *Environmental Monitoring and Assessment*, 176, 273–291.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, E., Duchamp, C., Gaillard, J., Lebreton, J., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A.-M., Poillot, C., Taberlet, P., & Gimenez, O. (2010). Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: The case of French wolves. *Conservation Biology*, 24, 621–626.
- Dance, A. (2022). Community science draws on the power of the crowd. *Nature*, 609, 641–643.
- Darimont, C. T., Paquet, P. C., Treves, A., Artelle, K. A., & Chapron, G. (2018). Political populations of large carnivores. *Conservation Biology*, 32, 747–749.
- de Valpine, P., Turck, D., Paciorek, C. J., Anderson-Bergman, C., Temple Lang, D., & Bodik, R. (2017). Programming with models: Writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 26, 403–413.
- Dupont, P., Bischof, R., Milleret, C., Peters, W., Edelhoff, H., Ebert, C., Klamm, A., & Hohmann, U. (2023). An evaluation of spatial capture–recapture models applied to ungulate non-invasive genetic sampling data. *The Journal of Wildlife Management*, 87(3), e22373. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22373>
- Dupont, P., Milleret, C., Gimenez, O., & Bischof, R. (2019). Population closure and the bias-precision trade-off in spatial capture–recapture. *Methods in Ecology and Evolution*, 10.5(2019), 661–672.
- Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Huber, D., Von Arx, M., Andrén, H., Breitenmoser, U., & Boitani, L. (2021). Distribution of large carnivores in Europe 2012–2016: Distribution maps for brown bear, Eurasian lynx, grey wolf, and wolverine. Dryad Dataset. doi.org/10.5061/dryad.pc866t1p3
- Kalén, C., Andrén, H., Månsson, J., & Sand, H. (2022). Using citizen data in a population model to estimate population size of moose (*Alces alces*). *Ecological Modelling*, 471, 110066.
- Kalinowski, S. T., Taper, M. L., & Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, 16, 1099–1106.
- Kalinowski, S. T., Wagner, A. P., & Taper, M. L. (2006). ml-relate: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes*, 6, 576–579.
- Kéry, M., Dorazio, R. M., Soldaat, L., Van Strien, A., Zuiderwijk, A. V., & Royle, J. A. (2009). Trend estimation in populations with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1163–1172.
- Kéry, M., Gardner, B., Stoeckle, T., Weber, D., & Royle, J. A. (2011). Use of spatial capture–recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals. *Conservation Biology*, 25(2), 356–364.
- Kéry, M., & Schaub, M. (2012). *Bayesian population analysis using WinBUGS: A hierarchical perspective*. Academic Press.
- Kosmala, M., Wiggins, A., Swanson, A., & Simmons, B. (2016). Assessing data quality in citizen science. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14, 551–560.
- López-Bao, J. V., Godinho, R., Pacheco, C., Lema, F. J., García, E., Llaneza, L., Palacios, V., & Jiménez, J. (2018). Toward reliable population estimates of wolves by combining spatial capture–recapture models and non-invasive DNA monitoring. *Scientific Reports*, 8(1), 2177.
- Louvier, J., Duchamp, C., Lauret, V., Marboutin, E., Cubaynes, S., Choquet, R., Miquel, C., & Gimenez, O. (2018). Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. *Ecography*, 41(4), 647–660.
- Marucco, F., & McIntire, E. J. B. (2010). Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: Wolves in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology*, 47, 789–798.
- Marucco, F., Pilgrim, K. L., Avanzinelli, E., Schwartz, M. K., & Rossi, L. (2022). Wolf dispersal patterns in the Italian alps and implications for wildlife diseases spreading. *Animals*, 12, 1260.
- Marucco, F., Pletscher, D., Boitani, L., Schwartz, M., Pilgrim, K., & Lebreton, J. (2009). Wolf survival and population trend using non-invasive capture–recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1003–1010.

- Efford, M. (2004). Density estimation in live-trapping studies. *Oikos*, 106, 598–610.
- Efford, M. G., Dawson, D. K., & Robbins, C. S. (2004). DENSITY: Software for analysing capture-recapture data from passive detector arrays. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(1), 217–228.
- Emmett, R. L., Augustine, B. C., Abrahms, B., Rich, L. N., & Gardner, B. (2021). A spatial capture–recapture model for group-living species. *Ecology*, 103(10), e3576.
- Fabbri, E., Miquel, C., Lucchini, V., Santini, A., Caniglia, R., Duchamp, C., Weber, J. M., Lequette, B., Marucco, F., Boitani, L., Fumagalli, L., Taberlet, P., & Randi, E. (2007). From the Apennines to the Alps: Colonization genetics of naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology*, 16, 1691–1671.
- Faluccci, A., Maiorano, L., Tempio, G., Boitani, L., & Ciucci, P. (2013). Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. *Biological Conservation*, 158, 63–72.
- Gopalaswamy, A. M., Royle, J. A., Delampady, M., Nichols, J. D., Karanth, K. U., & Macdonald, D. W. (2012). Density estimation in tiger populations: Combining information for strong inference. *Ecology*, 93(7), 1741–1751.
- Green, P. J. (1995). Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. *Biometrika*, 82, 711–732.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., & Stoyan, D. (2008). *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Wiley.
- IUCN Standards and Petitions Committee. (2022). *Guidelines for using the IUCN Red List Categories and Criteria* (Version 15.1). <https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines>
- Waples, R. S., & Feutry, P. (2022). Close-kin methods to estimate census size and effective population size. *Fish and Fisheries*, 23(2), 273–293. <https://doi.org/10.1111/FAF.12615>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.
- Williams, B. K., Conroy Michael, J., & Nichols James, D. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Zhang, W., Chipperfield, J. D., Illian, J. B., Dupont, P., Milleret, C., de Valpine, P., & Bischof, R. (2022). A flexible and efficient Bayesian implementation of point process models for spatial capture-recapture data. *Ecology*, 104(1), e3887. <https://doi.org/10.1002/ecy.3887>
- Waples, R. S., & Feutry, P. (2022). Close-kin methods to estimate census size and effective population size. *Fish and Fisheries*, 23(2), 273–293. <https://doi.org/10.1111/FAF.12615>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.
- Williams, B. K., Conroy Michael, J., & Nichols James, D. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Zhang, W., Chipperfield, J. D., Illian, J. B., Dupont, P., Milleret, C., de Valpine, P., & Bischof, R. (2022). A flexible and efficient Bayesian implementation of point process models for spatial capture-recapture data. *Ecology*, 104(1), e3887. <https://doi.org/10.1002/ecy.3887>
- Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Milleret, C., Dupont, P., Brøseth, H., Kindberg, J., Royle, J. A., & Bischof, R. (2018). Using partial aggregation in spatial capture recapture. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(8), 1–12.
- O'Hara, R. B., & Sillanpää, M. J. (2009). A review of Bayesian variable selection methods: What, how and which. *Bayesian Analysis*, 4(1), 85–117.
- Proffitt, K. M., Goldberg, J. F., Hebblewhite, M., Russell, R., Jimenez, B. S., Robinson, H. S., Pilgrim, K., & Schwartz, M. K. (2015). Integrating resource selection into spatial capture-recapture models for large carnivores. *Ecosphere*, 6(11), 239.
- R Development Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing* (R version 4.1.3). <https://www.r-project.org/>
- Reinhardt, I., Kluth, G., Nowak, C., Szentiks, C. A., Krone, O., Ansoerge, H., & Mueller, T. (2019). Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conservation Letters*, 12, e12635.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Gazenski, K. D., & Graves, T. A. (2013). Spatial capture–recapture models for jointly estimating population density and landscape connectivity. *Ecology*, 94, 287–294.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollman, R., & Gardner, B. (2014). *Spatial capture-recapture*. Academic Press.
- Royle, J. A., & Young, K. V. (2008). A hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology*, 92(2), 526–528.
- Schwartz, M. K., Luikart, G., & Waples, R. S. (2007). Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(1), 25–33.