



## Estimation de la taille de la population de loups en France à l'aide d'un échantillonnage génétique non invasif et de modèles spatiaux de capture-recapture

Biological Conservation 317 (2026) 111772

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

 Biological Conservation

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)



### Estimating wolf population size in France using non-invasive genetic sampling and spatial capture-recapture models

Cyril Milleret <sup>a,b,c,\*</sup>, Christophe Duchamp <sup>b</sup>, Sarah Bauduin <sup>d</sup>, Cecile Kaerle <sup>e</sup>, Agathe Pirog <sup>b,e</sup>, Guillaume Queney <sup>e</sup>, Olivier Gimenez <sup>a</sup>

<sup>a</sup> CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France  
<sup>b</sup> Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique (DRAS), Office Français de la Biodiversité (OFB), Gap, France  
<sup>c</sup> Faculty of Environmental Sciences and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences, Ås, Norway  
<sup>d</sup> Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique (DRAS), Office Français de la Biodiversité (OFB), Juvignac, France  
<sup>e</sup> ANTAGENE, Animal Genomics Laboratory, La Tour de Salvagny, Lyon, France

### Résumé

La **taille** de la population est un indicateur clé pour la gestion et la conservation. Cela vaut tout particulièrement pour les populations de grands carnivores, pour lesquelles les décisions de gestion reposent souvent sur des estimations de la taille de la population. En France, les loups gris (*Canis lupus*) font l'objet d'un suivi depuis plus de deux décennies à l'aide d'échantillonnages génétiques non invasifs et de modèles de capture-recapture. **Les estimations de la taille de la population déterminent directement le nombre annuel de loups pouvant être abattus légalement.** Il est donc essentiel d'utiliser des méthodes appropriées pour obtenir des estimations fiables de la taille de la population. Afin de suivre l'expansion numérique et géographique récente de la population, un prélèvement d'échantillons considérablement accru a été réalisé durant l'hiver 2023/24 sur l'ensemble de l'aire de répartition du loup en France. Au total, 1 964 échantillons ont été génotypés et attribués à 576 individus différents à l'aide de marqueurs génétiques microsatellites. Au cours de l'hiver 2023/24, des modèles spatiaux de capture-recapture ont estimé que la taille de la population de loups en France se situait probablement entre 920 et 1 125 individus (**intervalle de crédibilité** à 95%). La probabilité de détection variait dans l'espace et était influencée positivement par la couverture neigeuse et l'accessibilité. La densité des loups était fortement associée à la présence récente de l'espèce, reflétant le processus de recolonisation en cours depuis les Alpes. Ce travail illustre l'utilité des données génétiques non invasives et de la capture-recapture **spatiale** pour l'évaluation des populations à grande échelle. **Il jette également les bases d'améliorations futures en matière de surveillance afin d'exploiter pleinement le potentiel des modèles de capture-recapture spatiale.**

**Mots-clés :** Détection, Gestion, Abattage, Effort de recherche, Surveillance

## 1. INTRODUCTION

Les populations de grands carnivores ont recolonisé de nombreuses parties de leur aire de répartition d'origine (Chapron et al., 2014 ; Di Bernardi et al., 2025). En tant que prédateurs apicaux, ils jouent souvent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Martin et al., 2020). Parallèlement, la prédation sur les animaux domestiques et les espèces giboyeuses est souvent source de conflits dans les paysages dominés par l'homme. Cela est particulièrement vrai pour le loup gris (*Canis lupus*), qui alimente parfois des débats publics et politiques acrimonieux. Les parties prenantes impliquées dans la gestion et la conservation ont donc besoin d'informations fiables, généralement issues du suivi de la population, pour déterminer les mesures de gestion à prendre (Nichols et Williams, 2006). Du point de vue de la gestion, l'estimation de la taille de la population est un paramètre clé. Les estimations de la taille de la population servent à déterminer les tendances actuelles et futures de la population, et à évaluer l'état de conservation de l'espèce. Elles sont également utilisées pour déterminer le nombre d'individus pouvant être prélevés légalement (Andrén et al., 2020). Dans ce contexte, il est crucial d'utiliser des méthodes capables de fournir des estimations fiables de la **taille** de la population.

Le cadre de capture-recapture (CR) – qui permet d'estimer la **probabilité de détection** à partir de la détection multiple d'individus identifiables – est reconnu comme une méthode robuste pour tenir compte de la **détection imparfaite** des individus et obtenir des estimations non biaisées de la taille de la population (Williams et al., 2002 ; McCrea et Morgan, 2014). Plus récemment, des modèles de capture-recapture spatiale (SCR), **extension naturelle** des modèles CR, ont été développés pour tenir compte explicitement de **l'hétérogénéité spatiale** de la **déteçtabilité** liée à la **localisation** des individus (Efford, 2004 ; Royle et Young, 2008 ; Borchers et Efford, 2008). L'estimation de la **taille** de population à l'aide des modèles SCR s'est révélée **robuste** dans de nombreuses situations différentes (Theng et al., 2022), y compris lorsque les données sont collectées à l'aide de méthodes d'échantillonnage génétique non invasives (Russell et al., 2012) ou pour des espèces ayant un comportement de vie en groupe (Bischof et al., 2020a). Les modèles SCR peuvent être utilisés pour surveiller de nombreuses espèces sauvages et sont désormais utilisés pour surveiller les loups dans de nombreux pays (López-Bao et al., 2018 ; Bischof et al., 2020b ; Marucco et al., 2023 ; da Costa et al., 2025 ; Iosif et al., 2025).

Les loups ont recolonisé la France dans les Alpes depuis l'Italie au début des années 1990. Depuis lors, la population a augmenté tant en nombre qu'en étendue (Cubaynes et al., 2010 ; Louvrier et al., 2018). La population est actuellement surveillée par un réseau multipartite de professionnels et de bénévoles couvrant l'ensemble du territoire. Des estimations de la taille de la population sont nécessaires pour déterminer le nombre annuel de loups pouvant être abattus légalement (Arrêté du 23 octobre 2020, 2020, art. 1.). Le suivi et l'estimation de la taille de la population s'appuient sur **l'échantillonnage génétique non invasif** (NIGS) des individus pendant l'hiver (Cubaynes et al., 2010 ; Duchamp et al., 2012). Suite à l'expansion numérique et géographique de l'espèce, des efforts logistiques et financiers plus importants ont été déployés en 2023/24 afin d'augmenter le nombre de déteçtions et d'obtenir des estimations plus précises de la taille de la population.

Jusqu'à l'hiver 2022/23, les estimations de la taille de la population de loups étaient obtenues à l'aide de modèles de capture-recapture non spatiaux (Cubaynes et al., 2010). Suite à la nouvelle stratégie de NIGS pour les loups en France et au développement de modèles SCR permettant désormais une estimation à grande échelle de la taille de la population (Bischof et al., 2020b ; Marucco et al., 2023), nous avons appliqué des modèles SCR pour estimer la taille de la population de loups en France. **Les modèles SCR permettent également d'identifier les facteurs impliqués dans la variation spatiale de la détectabilité et les déterminants de la variation spatiale de la densité** (Royle et al., 2014 ; Zhang et al., 2023 ; Moganaki et al., 2023).

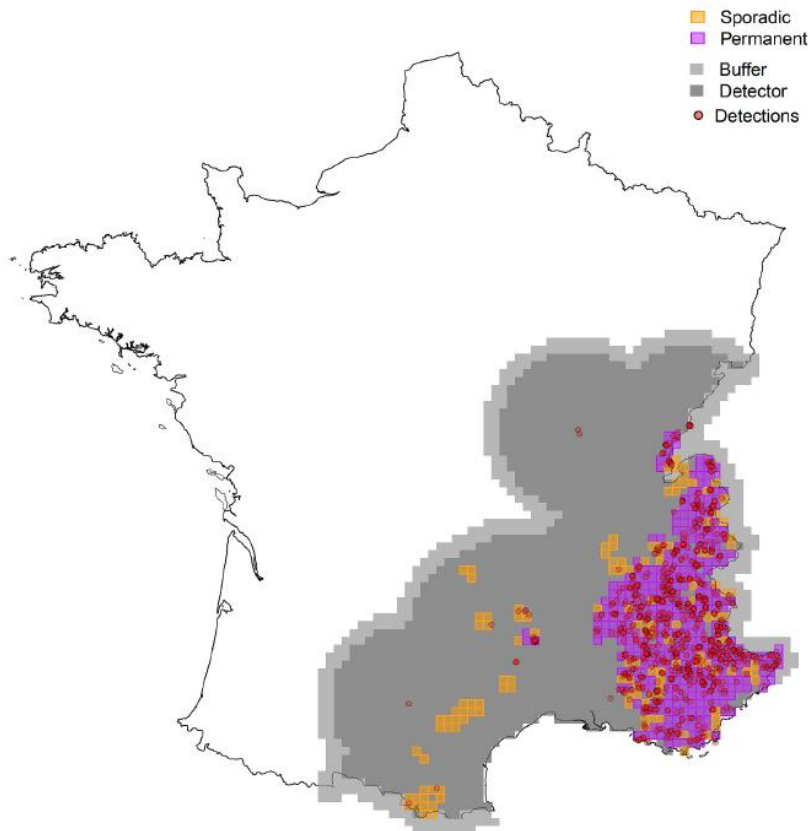
Dans cet article, nous avons utilisé les données NIGS sur les loups et les modèles SCR pour estimer la taille de la population de loups en France durant l'hiver 2023/24. **De plus**, nous avons cherché à quantifier les sources d'hétérogénéité spatiale et individuelle de la détectabilité. Nous nous attendions également à ce que la densité des loups soit corrélée à des déterminants spatiaux liés aux caractéristiques du paysage, mais aussi à leur histoire de recolonisation, comme c'est souvent le cas pour les populations de grands carnivores (Louvrier et al., 2018 ; Marucco et al., 2023 ; Moganaki et al., 2023).

## 2. MATERIEL et METHODES

### 2. 1. Collecte des données

Le suivi des loups en France est coordonné par l'Agence Française pour la Biodiversité et assuré par le réseau « Loup-Lynx », qui compte plus de 3 500 membres spécialement formés (Duchamp et al., 2012 ; Bauduin et al., 2023). Les membres du réseau sont principalement (70%) des professionnels de la faune sauvage et des bénévoles qui collectent des échantillons biologiques pour détecter la présence de l'espèce sur l'ensemble du territoire Français.

La tâche principale du réseau consiste à collecter de manière **opportuniste** des échantillons génétiques non invasifs (NIGS : excréments, urine, poils, sang) pendant l'hiver (du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars). **Jusqu'à l'hiver 2003, aucun objectif spécifique en termes d'effort de recherche ou de collecte d'échantillons n'avait été fixé.** De 2003 à 2022, les objectifs étaient de détecter les meutes, de collecter des échantillons au sein de chaque meute connue et de détecter les loups à mesure qu'ils s'étendaient vers de nouvelles zones. Suite au nouveau **plan de gestion national** mis à jour en 2024, des efforts financiers et logistiques plus importants ont été alloués à la réalisation des NIGS hivernaux. En 2023/24, une grille de recherche de 10 × 10 km a été définie pour **stratifier** l'échantillonnage en deux types de cellules en fonction de la présence de loups au cours de l'hiver précédent (2022/23 ; Fig. 1). Dans les cellules où la présence de loups était sporadique ( $n = 155$  ; aucune meute enregistrée), un objectif de 4 échantillons collectés a été fixé. Dans les cellules présentant une présence régulière de loups ( $n = 366$  ; meute enregistrée), un objectif de 8 échantillons collectés a été fixé. Ces objectifs visaient à **homogénéiser** la collecte d'échantillons à travers l'aire de répartition de la population de loups tout en équilibrant les contraintes financières et logistiques, permettant ainsi une analyse génétique à grande échelle de 1 860 échantillons sur l'ensemble de la grille. Tous les échantillons prélevés en dehors de la grille pendant l'hiver ont également fait l'objet d'une analyse génétique. **Au cours du NIGS, aucune mesure directe de l'effort de recherche n'a été enregistrée.**



**Fig. 1.** Carte de l'aire de répartition de l'habitat (zone en gris clair et gris foncé prise en compte dans l'analyse SCR, couvrant un périmètre de 100 km autour de toutes les observations de loups confirmées génétiquement (points rouges) recueillies au cours de l'hiver 2023/24. La grille de  $10 \times 10$  km utilisée pour orienter les recherches, avec des cellules sporadiques (orange) et permanentes (violet), où l'objectif était de collecter respectivement 4 et 8 échantillons par cellule. L'ensemble de la zone gris foncé a été couvert par une grille de détection de  $5 \times 5$  km pour l'analyse SCR. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version web de cet article.)

## 2.2. Identification génétique

L'identification de l'espèce et de l'individu de chaque échantillon a été réalisée par séquençage de la région de contrôle mitochondriale et par génotypage de 23 marqueurs microsatellites (22 loci autosomiques et un locus sexuel) (Duchamp et Queney, 2019 ; Pirog et al., 2025). **Le génotypage a été systématiquement répété quatre fois sur des PCRs indépendants** (approche multi-tubes) **afin d'associer un indice de qualité à chaque échantillon** (Miquel et al., 2006). Seuls les génotypes présentant un IQ > 0,5 et comportant au moins 12 loci sans données manquantes ont été retenus pour l'identification des individus (Pirog et al., 2025). Conformément à la méthode des discordances, toutes les paires de génotypes possibles ont été comparées pour identifier les individus. Les échantillons présentant des génotypes identiques ont été attribués au même individu. Afin de tenir compte des erreurs de génotypage potentielles (telles que les pertes d'allèles et les faux allèles, qui sont courantes dans les approches NIGS utilisant de l'ADN dégradé et en faible quantité, voir (Waits et Paetkau, 2005)), **les échantillons présentant trois différences alléliques ou moins (sur 44) ont également été attribués au même individu**. Comme souvent observé (Gagneux et al., 1997), les faux allèles étaient moins fréquents que les pertes d'allèles (Pirog et al., 2025). Dans tous les cas, les électrophérogrammes microsatellites de chaque réplicat ont été vérifiés afin de confirmer l'attribution des individus et de retenir un génotype consensuel pour chaque individu. Les détails de la procédure sont disponibles dans (Pirog et al., 2025).

## 2.3. Modèle spatial de capture-recapture

Nous avons analysé les données du NIGS collectées durant l'hiver 2023/24 à l'aide d'un **modèle spatial de capture-recapture** (SCR) sur une seule saison dans un cadre **bayésien** (Royle et al., 2014). **Ce modèle permet de relever trois défis liés à la surveillance au niveau de la population : 1) la détection étant imparfaite, tous les individus présents dans la zone d'étude ne sont pas détectés ; 2) la détection est également hétérogène sur le plan spatial, ce qui signifie que la localisation des individus influence leur probabilité de détection ; 3) des individus résidant principalement en dehors de la zone étudiée peuvent néanmoins être détectés à l'intérieur de celle-ci.** Sans lien explicite entre le paramètre de taille de la population et la zone géographique qu'elle occupe, la densité ne peut être estimée et la taille de la population est mal définie (Efford, 2004). Le modèle SCR se compose de trois sous-modèles, l'un pour la taille de la population, l'un pour la densité et l'un pour la détection des échantillons d'ADN.

### 2.3.1. Taille de la population

Dans cet article, nous avons cherché à estimer la **taille globale** de la population de loups pendant **l'hiver**. Pour estimer la taille de la population, nous avons utilisé l'approche d'augmentation des données (Royle et Dorazio, 2012). Celle-ci consiste à enrichir l'ensemble de données de l'historique de détection avec  $M$  individus n'ayant jamais été détectés. Le modèle peut ainsi estimer le nombre d'individus qui n'ont pas été détectés lors de l'échantillonnage. L'état d'un individu  $i$  est décrit par une variable d'état de Bernoulli ( $z_i$ ), qui prend la valeur 1 si l'individu est un véritable membre de la population et 0 dans le cas contraire :

$$Z_i \sim \text{Bernoulli}(\Psi)$$

où  $\Psi$  est la probabilité qu'un individu de l'ensemble de données d'historique de détection fasse partie de la population. Avec l'augmentation de données, nous devons choisir une valeur de  $M$  suffisamment grande pour que  $\Psi$  n'inclue pas 1.

### 2.3.2. Densité

Dans les modèles SCR, le sous-modèle de densité décrit la configuration spatiale des centres d'activité individuels (ACs ;  $s_j$ ). **Les ACs sont des paramètres latents décrivant l'emplacement du centre d'activité de tous les individus.** Nous avons défini l'étendue de l'habitat – zone dans laquelle les centres d'activité individuels peuvent être localisés – comme une zone couvrant 100 km autour de tous les échantillons de loups génotypés confirmés. L'étendue de l'habitat a été **discretisée** en mailles de 10 x 10 km.

Pour tenir compte de la distribution hétérogène des ACs, nous avons utilisé un processus de points de Bernoulli (Zhang et al., 2023). La variation spatiale de la distribution des centres d'activité individuels a été modélisée à l'aide d'une fonction d'intensité :

$$\lambda(s) = e^{\beta X(s)}$$

où  $X(s)$  est un vecteur de valeurs de covariables spatiales évaluées à des emplacements, et  $\beta$  est un vecteur de coefficients de régression associés. La fonction d'intensité  $\lambda$  conditionne le placement des CA au sein de chaque cellule de l'habitat. Dans cette formulation, aucun

intercept n'est nécessaire, car le nombre de centres d'activité est conditionné par l'augmentation des données. **Par conséquent**, les coefficients de régression représentent les effets relatifs des différentes covariables sur la densité des loups (Zhang et al., 2023).

Nous avons choisi les **covariables** en nous appuyant sur des travaux antérieurs menés par Marucco et al. (2023) qui ont estimé la taille de la population de loups dans la partie Alpine de l'Italie. Cette population est reliée à la population de loups Française et partage des caractéristiques paysagères comparables, du moins pour l'aire de répartition principale de la population située dans les Alpes. Pour modéliser la variation spatiale de la densité de loups, nous avons donc pris en compte l'effet additif de 4 covariables différentes :

$$e^{\lambda(s)} = \beta_{Rec} * Rec_s + \beta_{For} * Forest_s + \beta_{Low} * Low_s + \beta_{Human} * Human_s$$

où *Rec* représente la présence récente de loups (Annexe S1 ; Fig. S1). La répartition actuelle des loups est façonnée par l'histoire de la recolonisation à partir des Alpes Italiennes (Louvrier et al., 2018). Pour quantifier l'hétérogénéité spatiale de ce processus, nous avons suivi l'approche proposée par (Marucco et al., 2023) et combiné les mailles de résolution 10×10 km de présence de loups produites par la Large Carnivore Initiative Europe (LCIE-UICN) en 2014 (représentant la répartition des loups de 2007 à 2011 ; Chapron et al., 2014) et de 2018 (représentant la répartition des loups de 2012 à 2016 ; Liste rouge de l'UICN, Kaczensky et al., 2021). La présence de loups a été classée comme **sporadique (1)** ou **permanente (3)** dans les deux grilles. Nous avons additionné les deux grilles pour créer un indice de la présence récente de loups dans chaque cellule de la grille d'habitat (allant de 0, aucune présence de loup enregistrée au cours des deux périodes, à 6, présence permanente au cours des deux périodes). **Compte tenu de l'importance de l'histoire de la recolonisation pour expliquer la densité actuelle des carnivores (Marucco et al., 2023 ; Moganaki et al., 2023), nous nous attendions à ce que cette covariable soit positivement corrélée à la densité des loups.**

La **forêt** correspond au pourcentage de **couverture forestière** (annexe S1 ; Fig. S1), que nous avons calculée comme le pourcentage de couverture forestière pour chaque cellule de la grille d'habitat en combinant toutes les catégories de forêts (feuillues, conifères et mixtes) dans le Corine Land Cover (CLG) 2018, téléchargé à partir des informations du service de surveillance terrestre Copernicus de l'Union Européenne (<https://doi.org/10.2909/71c95a07-e296-44fc-b22b-415f42acfdfo>). **Nous nous attendions à ce que la densité des loups soit positivement corrélée au couvert forestier, car il a été démontré qu'elle était associée à une probabilité plus élevée de colonisation (Louvrier et al., 2018) et de densité (Marucco et al., 2023).**

*Low* correspond au pourcentage de végétation naturelle basse (Annexe S1 ; Fig. S1). En ce qui concerne la couverture forestière, nous avons utilisé les données CLC de 2018. Nous avons regroupé les catégories « landes », « zones arbustives de transition » et « prairies naturelles », qui relevaient de la classification plus large, pour créer la couche de végétation naturelle basse, puis nous avons calculé le pourcentage de couverture pour chaque cellule de la grille d'habitat. Nous avons utilisé cette covariable car les loups sont également présents

dans des zones à faible couverture végétale, telles que les zones montagneuses (Marucco et al., 2023).

Enfin, « **Human** » correspond à la densité de population humaine (Annexe S1 ; Fig. S1). La densité humaine a été obtenue à partir de la « Global Human Settlement Layer » (Schiavina et al., 2023), qui représente une résolution de grille de  $1 \times 1$  km de la densité humaine en 2020. Nous avons ensuite effectué une **transformation logarithmique** de la densité humaine. Nous nous attendions à ce que la densité humaine soit négativement associée à la densité de loups, car les paysages dominés par l'homme sont généralement associés à une densité plus faible (Marucco et al., 2023).

### 2.3.3. Détection

Le modèle d'observation nous a permis de modéliser les processus impliqués dans la détection d'échantillons génétiques non invasifs. La zone de recherche (zone où des détections étaient possibles) a été définie comme l'ensemble des zones de l'aire de répartition de l'habitat chevauchant les frontières administratives Françaises. **Cependant**, nous avons laissé une zone tampon de 20 km autour de la France (environ  $>3$  fois le paramètre d'échelle, voir ci-dessous pour une définition), où des ACs individuels peuvent être localisés mais où aucune détection n'est possible (pays limitrophes, par exemple l'Italie, la Suisse ou l'Espagne). Bien que les échantillons puissent être collectés de manière continue dans l'espace, nous avons discrétisé la zone de recherche en une grille de détecteurs de  $5 \times 5$  km et utilisé le centre de ces grilles comme emplacements des détecteurs (Russell et al., 2012 ; Milleret et al., 2018).

Les modèles SCR tiennent compte de l'**hétérogénéité spatiale** et **individuelle** de la **déteçtabilité** en modélisant la probabilité de détection  $p$  de l'individu  $i$  en fonction de la distance par rapport aux centres d'activité individuels aux emplacements de détection  $j$ . En général, les modèles SCR supposent que la probabilité de détection  $P_i$  de l'individu diminue avec la distance par rapport au centre d'activité individuel à l'aide d'une fonction semi-normale telle que :

$$p_{ij} = p_{0ij} e^{-\frac{d_{ij}^2}{2\sigma^2}}$$

où  $d$  représente la distance euclidienne entre le centre d'activité individuel  $s_i$  et l'emplacement de détection  $j$ . La probabilité de détection de base  $p_0$  est la probabilité de détection à l'emplacement du centre d'activité et  $\sigma$ , le paramètre d'échelle représentant la vitesse à laquelle la probabilité de détection diminue avec la distance par rapport au centre d'activité. Le paramètre  $\sigma$  est directement lié à la taille du domaine vital (Royle et al., 2014).

Afin de tenir compte de l'hétérogénéité individuelle, spatiale et temporelle de la probabilité de détection, nous avons inclus plusieurs effets linéaires additifs sur la probabilité de détection de base  $p_0$  :

$$\text{logit}(p_{0ij}) = \alpha_{\text{Region}|j} + \beta_{\text{Effort}} * \text{Effort}_j + \beta_{\text{Snow}} * \text{Snow}_j \\ + \beta_{\text{Roads}} * \log(\text{Roads}_j) + \beta_{\text{Prevdets}} * \text{Prevdets}_i + \beta_{\text{Sex}} * \text{Sex}_i$$

où  $\alpha$  représente l'ordonnée à l'origine et les  $\beta$ 's sont les coefficients de régression entre les covariables et la probabilité de détection.

Nous avons pris en compte la variation spatiale de la probabilité de détection associée à l'emplacement des détecteurs en utilisant :

- Une ordonnée à l'origine spécifique *Region*. Les caractéristiques intrinsèques d'une région, qu'elles soient liées aux caractéristiques du paysage ou à l'échantillonnage, peuvent créer une hétérogénéité spatiale dans la détectabilité. Nous avons estimé une ordonnée à l'origine **indépendante** pour sept régions administratives différentes. Les régions ont été définies sur la base des limites administratives des départements (Annexe S1 ; Fig. S3). Les départements présentant un faible nombre de détections ont été regroupés avec les départements voisins afin de permettre l'estimation de la probabilité de détection.

- Variation spatiale de *l'enneigement*. La neige au sol facilite la détection des individus. Nous avons quantifié la couverture neigeuse pendant l'hiver 2023/24 (1<sup>er</sup> novembre-31 mars) à l'aide des données MODIS (0,1 degré). Nous avons calculé la couverture neigeuse moyenne pendant l'hiver en utilisant des couches MODIS mensuelles dans chaque cellule de détection (Annexe S1 ; Fig. S2).

- Variation spatiale de la densité routière *Routes*. L'accessibilité, quantifiée par la présence de routes, peut augmenter la probabilité de détection. Nous avons utilisé les données OpenStreetMap sur les routes pour quantifier le nombre de kilomètres par km<sup>2</sup> dans chaque cellule de détection. Nous avons effectué une transformation logarithmique de la variable afin de donner moins d'importance aux zones à forte densité routière (Annexe S1 ; Fig. S2)

- Variation spatiale de l'effort *Effort*. L'effort de recherche est supposé être corrélé à la probabilité de détection. La surveillance des loups repose sur des professionnels formés et des bénévoles, mais il n'existe pas de registre direct de l'effort (par exemple, le nombre de kilomètres parcourus) pendant les activités de terrain. Pour obtenir un indicateur de l'effort d'échantillonnage réel, nous avons utilisé une base de données interne de l'OFB dans laquelle les activités de terrain liées au réseau loup-lynx étaient enregistrées. Nous avons calculé le nombre de visites dans chaque commune. Cette variable ne représente toutefois pas l'effort total, car 54% des indices ont été collectés par des non-membres de l'OFB en 2023/2024 (Annexe S1 ; Fig. S2)

- Au cours des analyses préliminaires, nous avons également testé une covariable spatiale représentant la variation du nombre de membres actifs du réseau loup-lynx (Bauduin et al., 2023). **Cependant**, cette covariable n'a montré aucun signe de corrélation positive, probablement parce qu'elle reflète l'effort de surveillance potentiel plutôt que réel durant l'hiver 2023/24 (voir annexe S2).

Pour tenir compte de la variation individuelle de la probabilité de détection, nous avons utilisé :

- La détection génétique d'individus pendant  $\geq 2$  hivers au cours des trois hivers précédents (2020/21-2022/23) *Prevdets*. L'hypothèse est qu'un individu précédemment détecté peut avoir une probabilité de détection plus élevée car l'emplacement approximatif de son domaine vital

est connu. **De plus**, un individu précédemment détecté peut avoir déjà atteint le stade adulte, et les individus adultes qui marquent leur territoire ont une probabilité de détection plus élevée que les individus plus jeunes (Akesson et al., 2022). Cette variable est également partiellement latente, car les individus non détectés durant l'hiver 2023/24 auraient également pu être détectés au cours d'au moins deux hivers parmi les trois hivers précédents (Milleret et al., 2021) :

$$PrevDets_i \sim \text{Bernoulli}(\text{probDet})$$

où *probDet* représente la probabilité qu'un individu de la population ait été détecté au cours d'au moins deux hivers parmi les trois hivers précédents.

- Le sexe *Sexe* de l'individu en tant que variable binaire (*Sex* = 0 si femelle, et *Sex* = 1 si mâle). Étant donné que le sexe de l'individu n'est pas connu pour les individus augmentés ainsi que pour quelques individus détectés, le sexe est une variable partiellement latente telle que :

$$\text{Sex}_i \sim \text{Bernoulli}(\text{probMale})$$

où *probMale* représente la probabilité qu'un individu de la population soit un mâle.

## 2.4. Ajustement du modèle

Nous avons normalisé toutes les covariables et ajusté le modèle bayésien SCR à l'aide de la méthode de Monte Carlo par chaînes de Markov en utilisant NIMBLE 1.3.0 (de Valpine et al., 2017, 2024) et nimbleSCR 0.2.0 (Bischof et al., 2020c ; Turek et al., 2020) sous R 4.3.0 (R Core Team, 2023). Nous avons utilisé les techniques de calcul décrites dans (Milleret et al., 2019 ; Turek et al., 2021) pour accélérer le calcul du modèle. Nous avons exécuté 4 chaînes de 37 500 itérations avec une période de rodage de 7 500 itérations. Nous avons évalué la convergence du modèle à l'aide du diagnostic de Gelman-Rubin  $Rhat < 1,1$  (Gelman et Rubin, 1992) ainsi qu'en inspectant visuellement le mélange des paramètres. Pour obtenir des estimations de la taille de la population, nous n'avons pris en compte que les individus vivants ( $z_i = 1$ ) dont les centres d'activité se situaient à l'intérieur des frontières administratives Françaises.

## 3. RESULTATS

Au total, 1 964 échantillons prélevés au cours de l'hiver 2023/24 ont fait l'objet d'une analyse génétique, parmi lesquels 952 ont pu être génotypés avec une qualité suffisante pour attribuer un identifiant de loup (Fig. 1). Cela correspondait respectivement à 467, 469 et 16 détections de femelles, de mâles et d'individus de sexe indéterminé. Au total, 576 individus différents (femelles = 276, mâles = 284, sexe indéterminé = 16) ont été détectés, ce qui a conduit à une moyenne de 1,65 détection par individu détecté.

La densité des loups était en corrélation positive avec la présence récente ( $\beta_{Rec} = 0,89$  ; intervalle de crédibilité à 95% = 0,78 ; 1,01), la superficie forestière ( $\beta_{For} = 0,40$  [0,28 ; 0,52]) et la couverture de végétation naturelle basse ( $\beta_{Low} = 0,14$  [0,02 ; 0,26]). La densité de population humaine était négativement corrélée à la densité de loups ( $\beta_{Human} = -0,13$  ; [-0,29 ; 0,02]). La probabilité de détection variait spatialement, en fonction des différents types de

régions (Annexe SI ; Fig. S3), et était **corrélée positivement** avec la présence de neige ( $\beta_{Snow} = 0,18$  ; [0,10 ; 0,26]) et la densité des routes ( $\beta_{Roads} = 0,21$  ; [0,09 ; 0,35]). Les individus détectés au cours de  $\geq 2$  hivers (au cours des trois derniers hivers) avaient une plus grande chance d'être détectés ( $\beta_{PrevDet} = 0,40$  ; [0,15 ; 0,65]). La probabilité de détection des mâles avait tendance à être inférieure à celle des femelles ( $\beta_{Sexe} = -0,12$  ; [-0,34 ; 0,09]). Cependant, aucun signal marqué n'a été observé entre la probabilité de détection et la covariable d'effort ( $\beta_{Effort} = 0,03$  ; [-0,04 ; 0,09]). Enfin, le paramètre d'échelle  $\sigma$  de la fonction de détection a été estimé à 4,08 km (3,87 km ; 4,32 km).

La taille de la population de loups a été estimée (intervalle de crédibilité à 95%) entre 920 et 1 125 individus en 2023/24 (moyenne = 1 013). Étant donné que 576 individus ont été détectés, cela signifie que la probabilité de détection individuelle a été estimée à 56,9% [51-62%] en 2023/24.

#### 4. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons appliqué des **modèles spatiaux** de capture-recapture afin d'estimer la taille de la population de loups en France à partir de données d'échantillonnage génétique non invasif. Les modèles SCR exploitent les **informations spatiales** contenues dans les détections individuelles pour tenir compte des variations individuelles et spatiales de la détectabilité, ainsi que de la répartition non homogène des individus au sein du paysage (Efford, 2004 ; Role et Young, 2008 ; Borchers et Efford, 2008 ; Royle et al., 2014). Comme prévu, nous avons constaté une forte association entre la densité actuelle de loups et les déterminants spatiaux liés à l'histoire de la recolonisation de l'espèce et aux caractéristiques du paysage. Notre étude constitue une étape importante vers l'obtention d'estimations robustes et précises de la taille de la population de loups, ce qui est essentiel pour la gestion des loups en France.

Nous avons constaté que la probabilité de détection était positivement associée à la présence de neige et à l'accessibilité, représentée par la densité du réseau routier. Ces deux facteurs sont connus pour faciliter la détection des traces de loups et du matériel ADN (Bischof et al., 2020b). La détectabilité variait également considérablement d'une région à l'autre (Annexe S1 ; Fig. S3). Notre objectif en incluant ces régions était de saisir les différences à grande échelle de la détectabilité liées à l'échantillonnage, aux caractéristiques du paysage ou à la biologie de l'espèce (par exemple, la taille du domaine vital) qui n'étaient pas expliquées par les descripteurs spatiaux du paysage que nous avons utilisés. Cependant, les variables incluses n'ont pas permis de saisir les variations à petite échelle de la détectabilité, qui pourraient être liées, par exemple, aux conditions d'enneigement locales. La capacité à prendre en compte à la fois l'hétérogénéité individuelle et spatiale de la détectabilité est un atout majeur des modèles SCR pour obtenir des estimations **robustes** de la taille des populations. Cela est particulièrement important lors de la production d'estimations à grande échelle de la taille des populations, où les programmes de surveillance, les caractéristiques du paysage et même le comportement des individus surveillés sont susceptibles d'être spatialement hétérogènes (Bischof et al., 2020b ; Marucco et al., 2023).

Comme souvent, la répartition actuelle des grands carnivores reflète l'histoire de la recolonisation et/ou les politiques de gestion (Marucco et al., 2023 ; Moganaki et al., 2023).

Ici, nous avons constaté que la densité des loups était corrélée aux zones de présence récente. En France, cette présence récente est liée à l'événement de recolonisation qui a débuté dans les années 1990, lorsque des loups issus de la population Italienne se sont étendus dans les Alpes Françaises. Depuis lors, la population de loups n'a cessé de croître tant en étendue qu'en taille (Cubaynes et al., 2010 ; Louvrier et al., 2018). Les loups occupent désormais la quasi-totalité de la région Alpine, qui constitue le cœur de la population à l'échelle nationale. D'autres covariables ont indiqué que la densité des loups était plus faible dans les zones à forte densité humaine, mais plus élevée dans les zones forestières et à faible végétation naturelle, typiques des paysages Alpains. Cette tendance suggère une tendance générale à éviter les zones dominées par l'homme, ce qui concorde avec les connaissances existantes sur la population Française (Louvrier et al., 2018) et la population Italienne voisine (Marucco et al., 2023).

L'étendue de l'habitat a été définie comme la zone située dans un rayon de 100 km autour de toutes les détections d'individus confirmées obtenues auprès du NIGS au cours de l'hiver 2023/24. Cette étendue a été définie de manière arbitraire, dans le but d'éviter d'inclure de vastes zones dépourvues de détections d'individus. L'estimation de la densité de population dans les zones sans détection ou avec très peu de détections est difficile, car le modèle doit s'appuyer uniquement sur la prédiction de la densité basée sur les covariables spatiales utilisées et sur la probabilité de détection prédite. Cette question est particulièrement pertinente dans notre cas, car aucune mesure directe de l'effort de recherche n'était disponible et parce que les caractéristiques du paysage diffèrent considérablement entre la zone occupée par le cœur de la population et le front de colonisation actuel. Compte tenu des grandes capacités de dispersion des loups (Razen et al., 2016 ; Konec et al., 2024), des individus sont parfois observés en dehors de l'habitat défini. **Cependant**, ceux-ci ne représentent probablement qu'un très petit nombre d'individus, et pour estimer la taille totale de la population, il est plus rentable de concentrer les efforts de terrain et les analyses statistiques au sein de l'aire de répartition principale de la population, où se trouve la majeure partie de celle-ci. Nous identifions la définition de l'étendue de l'habitat comme un aspect important nécessitant d'être affiné dans les futures évaluations de la taille de la population de loups (Milleret et al., 2025a).

Les programmes de surveillance à grande échelle sont coûteux sur le plan logistique et financier à mettre en place et à maintenir, en particulier pour les carnivores au comportement insaisissable et aux vastes territoires. L'implication de multiples parties prenantes est donc une stratégie courante pour surveiller les populations de loups à grande échelle spatiale (Razen et al., 2020 ; Marucco et al., 2023). Le réseau Français loup-lynx comprend un large éventail de contributeurs, allant de professionnels de diverses agences d'État à des bénévoles tels que des chasseurs, des naturalistes et des bergers. Cette approche **collaborative** offre de nombreux avantages mais présente également des défis logistiques. Dans notre cas, il n'a pas été possible d'enregistrer l'effort de recherche, ce qui nous a contraints à nous appuyer sur un indicateur de substitution, qui n'a montré aucune corrélation avec la probabilité de détection. L'effort de recherche des membres d'autres agences publiques ou des bénévoles n'a pas été pris en compte dans cet indicateur, ce qui explique probablement l'absence de corrélation entre cette covariable et la probabilité de détection. **Néanmoins**, les estimations de la taille de la population de SCR sont généralement robustes face aux variations non modélisées de l'effort de recherche, tant qu'il n'y a pas de lacunes spatiales importantes dans

l'échantillonnage (Moganaki et al., 2021). **À cet égard**, la stratégie d'échantillonnage de l'hiver 2023/24 a assuré la couverture de toutes les grilles définies et évité des lacunes spatiales importantes. Nous avons également pris en compte **l'hétérogénéité** à grande échelle de la détectabilité liée à l'accessibilité, aux conditions d'enneigement et aux régions administratives. Bien que des méthodes aient été proposées pour tenir compte de l'hétérogénéité spatiale latente de la détectabilité, leur application reste prohibitive sur le plan informatique à grande échelle (Dey et al., 2023).

L'enregistrement des variations spatiales à petite échelle de l'effort de recherche (par exemple, le nombre de kilomètres parcourus, le nombre de visites) permettrait non seulement d'améliorer l'estimation de la taille de la population (Moganaki et al., 2021), mais aussi d'optimiser l'efficacité du programme de surveillance actuel (Boiani et al., 2024). Tant que ces données ne seront pas disponibles, nous nous abstenons d'utiliser les modèles SCR pour produire des cartes de densité ou des estimations régionales de la taille des populations (Bischof et al., 2020b).

En fixant un nombre cible d'échantillons à collecter, la stratégie de surveillance 2023/2024 a garanti un échantillonnage sur l'ensemble de la zone de présence du loup, avec une probabilité de détection  $> 0$  dans toutes les zones occupées. **Cette stratégie d'échantillonnage nous a permis d'utiliser des méthodes de capture-recapture spatiales plutôt que des méthodes non spatiales** (Cubaynes et al., 2010). Avec les modèles SCR, l'hétérogénéité spatiale et individuelle de la détectabilité peut être prise en compte, ce qui rend le SCR robuste face à un large éventail de conditions (Bischof et al., 2020a ; Dey et al., 2022 ; Theng et al., 2022 ; Efford, 2025), même lorsque des efforts de recherche détaillés ne sont pas disponibles (Moganaki et al., 2021).

**En exploitant les informations spatiales issues des détections individuelles, les modèles SCR permettent également d'estimer la taille des populations spécifiques à une région** (Bischof et al., 2020b), **la survie spatiale** (Milleret et al., 2023, 2025b) **et les déplacements** (Efford et Schofield, 2022 ; Kervellec et al., 2023). **Cependant**, l'estimation de la taille de population d'une espèce insaisissable et à large aire de répartition à grande échelle reste coûteuse sur le plan économique et pose des défis logistiques et statistiques (Bischof et al., 2020b). **Compte tenu de l'expansion spatiale actuelle des loups en France, le maintien d'une telle stratégie d'échantillonnage pourrait s'avérer difficile à l'avenir.** **Par conséquent**, améliorer la rentabilité des programmes de surveillance (Boiani et al., 2024), intégrer plusieurs sources de données (Gervasi et al., 2024) ou envisager des **indicateurs alternatifs** ne nécessitant pas d'estimation explicite de la taille de la population (Bauduin et al., 2025) pourrait s'avérer nécessaire pour une surveillance efficace de la population de loups.

#### 4.1. Implications pour la gestion

En France, les estimations de la taille de la population de loups obtenues à partir de modèles de capture-recapture sont utilisées pour déterminer le nombre maximal d'individus pouvant être abattus légalement (Arrêté du 23 octobre 2020, 2020, art. 1). L'utilisation de méthodes dont il a été démontré qu'elles fournissent des estimations fiables est donc essentielle pour la gestion et la conservation de l'espèce. **Dans cet article, notre objectif n'était pas de comparer différentes approches – qui ont toutes leurs propres avantages et limites – mais plutôt de démontrer l'application de modèles de capture-recapture spatiaux (SCR) pour**

estimer la taille de la population de loups en France. Bien que les estimations de la taille de population issues des modèles SCR soient considérées comme robustes et généralement plus précises que celles des modèles de capture-recapture non spatiaux (Blanc et al., 2013), des biais dans les estimations de la taille de population liés au comportement des loups (Bischof et al., 2020a), des erreurs génétiques (Kodi et al., 2024), des individus non comptabilisés (Cubaynes et al., 2010) ou une hétérogénéité spatiale de la détectabilité (Moganaki et al., 2021) peuvent survenir. Dans ce contexte, **1)** des tests de bon ajustement fiables, spécifiquement développés pour les modèles SCR afin d'évaluer les performances des modèles et d'identifier les sources potentielles de biais (Dey et al., 2022 ; Choo et al., 2024 ; Efford, 2025), et **2)** des méthodes permettant de prendre en compte les sources inconnues d'hétérogénéité spatiale et individuelle de la détectabilité à l'aide d'ensembles de données SCR à grande échelle (Dey et al., 2023) sont nécessaires.

Le nombre maximal de loups pouvant être légalement abattus en France est actuellement fixé à 19% de l'estimation de la taille moyenne annuelle de la population. Quelle que soit la méthode utilisée, les estimations de la taille de la population sont sujettes à des incertitudes et à des biais potentiels. **Cependant**, les décisions de gestion actuelles reposent sur une estimation ponctuelle et ne permettent pas d'intégrer formellement l'incertitude dans la prise de décision. L'intégration complète de l'incertitude favoriserait également un cadre de gestion adaptative, dans lequel les conséquences de différentes intensités d'abattage pourraient être mises à jour annuellement, tout en tenant compte des objectifs de gestion, des réglementations et des nouvelles connaissances (Marescot et al., 2013 ; Andrén et al., 2020). Dans ce contexte, nous soulignons l'importance de rendre compte, de communiquer et d'utiliser les estimations d'incertitude, telles que les intervalles de crédibilité à 95%.

#### Déclaration de contribution des auteurs selon CRediT

**Cyril Milleret** : Rédaction - révision et édition, Rédaction - version originale, Visualisation, Validation, Logiciels, Méthodologie, Enquête, Analyse formelle, Conceptualisation.

**Christophe Duchamp** : Rédaction - révision et édition, Validation, Ressources, Administration du projet, Méthodologie, Curation des données, Conceptualisation.

**Sarah Bauduin** : Rédaction - révision et édition, Curation des données. *Cécile Kaerle* : Rédaction - révision et édition, Gestion des données. **Agathe Pirog** : Rédaction - révision et édition, Gestion des données. *Guillaume Queney* : Rédaction - révision et édition, Gestion des données.

**Olivier Gimenez** : Rédaction - révision et édition, Validation, Supervision, Ressources, Administration du projet, Méthodologie, Obtention de financement, Analyse formelle, Conceptualisation.

## References

- Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P., Frank, J., 2022. Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. *J. Wildl. Manag.* 86, e22206.
- Andrén, H., Hobbs, N.T., Aronsson, M., Bryseth, H., Chapron, G., Linnell, J.D.C., Odden, J., Persson, J., Nilsen, E.B., 2020. Harvest models of small populations of a large carnivore using Bayesian forecasting. *Ecol. Appl.* 30, e202063.
- Arrêté du 23 octobre 2020, 2020. Arrêté du 23 octobre 2020 fixant le nombre maximum de spécimens de loups (*Canis lupus*) dont la destruction pourra être autorisée chaque année. *Légifrance*. <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000042472114>.
- Bauduin, S., Gimenez, O., Drouet-Hoguet, N., Louvrier, J., Christophe, Duchamp., 2023. Estimer l'effort d'échantillonnage de réseaux participatifs : l'exemple du réseau Loup-lynx. *Biodiversité, des clés pour agir* 5, 6–9.
- Bauduin, S., Gimenez, O., Drouet-Hoguet, N., Louvrier, J., Duchamp, C., 2025. Calibrating an occupancy metric to monitor elusive territorial species at large scale: application to the grey wolf population in France. *Ecol. Solutions Evidence* 6, e70165.
- Bischof, R., Dupont, P., Milleret, C., Chipperfield, J., Royle, J.A., 2020a. Consequences of ignoring group association in spatial capture-recapture analysis. *Wildl. Biol.* 1–10. <https://doi.org/10.2981/wlb.00649>.
- Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Tourani, M., Ordiz, A., de Valpine, P., Turek, D., Royle, J.A., Gimenez, O., Flagstad, Ø., Åkesson, M., Svensson, L., Bryseth, H., Kindberg, J., 2020b. Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117 (48), 30531–30536. <https://doi.org/10.1073/pnas.2011383117>.
- Bischof, R., Turek, D., Milleret, C., Ergon, T., Dupont, P., de Valpine, P., 2020c. nimbleSCR: Spatial Capture-Recapture (SCR) Methods Using "nimble". <https://cran.r-project.org/package=nimbleSCR>.
- Blanc, L., Marboutin, E., Gatti, S., Gimenez, O., 2013. Abundance of rare and elusive species: empirical investigation of closed versus spatially explicit capture-recapture models with lynx as a case study. *J. Wildl. Manag.* 77, 372–378.
- Boiani, M.V., Dupont, P., Bischof, R., Milleret, C., Friard, O., Geary, M., Avanzinelli, E., von Hardenberg, A., Marucco, F., 2024. When enough is enough: optimising monitoring effort for large-scale wolf population size estimation in the Italian Alps. *Ecol. Evol.* 14, e70204.
- Borchers, D.L., Efford, M.G., 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* 64, 377–385.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., Lopez-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balciuskas, L., Balys, V., Bedo, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Bryseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremic, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojola, I., Kos, I., Krolf, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majic, A., Männil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzani, Y., Myslajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Pاونovic, M., Persson, J., Potocnik, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbinec, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., Szemethy, L., Trajce, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Vána, M., Veeroja, R., Wabakken, P., Wolf, M., Wolf, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346, 1517–1519.
- Choo, Y.R., Sutherland, C., Johnston, A., 2024. A Monte Carlo resampling framework for implementing goodness-of-fit tests in spatial capture-recapture models. *Methods Ecol. Evol.* 15, 1653–1666.
- da Costa, G., Mascarenhas, M., Fonseca, C., Sutherland, C., 2025. Spatial capture-recapture can improve environmental impact assessments for large carnivores. *Ecol. Solutions Evidence* 6, e70069.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., 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. *Conserv. Biol.* 24, 621–626.
- Dey, S., Bischof, R., Dupont, P.P.A., Milleret, C., 2022. Does the punishment fit the crime? Consequences and diagnosis of misspecified detection functions in Bayesian spatial capture-recapture modeling. *Ecol. Evol.* 12, e9600.
- Dey, S., Moqanaki, E., Milleret, C., Dupont, P., Tourani, M., Bischof, R., 2023. Modelling spatially autocorrelated detection probabilities in spatial capture-recapture using random effects. *Ecol. Model.* 479, 110324.
- Di Bernardi, C., Chapron, G., Kaczensky, P., Álvares, F., Andrén, H., Balys, V., Blanco, J.C., Chiriac, S., Čirović, D., Drouet-Hoguet, N., Huber, D., Iliopoulos, Y., Kojola, I., Krolf, M., Kutal, M., Linnell, J.D.C., Majic, Skrbinec, A., Männil, P., Marucco, F., Melovski, D., Mengillioğlu, D., Mergaev, J., Myslajek, R.W., Nowak, S., Ozolins, J., Ranc, N., Reinhardt, I., Rigg, R., Salvatori, V., Schley, L., Sunde, P., Trajce, A., Trbojević, I., Trouwborst, A., von Arx, M., Zlatanova, D., Boitani, L., 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustainability Transform.* 4, e0000158.
- Duchamp, C., Queney, G., 2019. Le suivi génétique des loups en 2018. Bilan de la première année de mise en oeuvre du nouveau marché public. Direction de la Recherche et de l'Expertise.
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P.-E., Leonard, Y., Moris, B., Bataille, A., Dahier, T., Delacour, G., Millischer, G., Miquel, C., Poillot, C., Marboutin, E., 2012. Wolf monitoring in France: a dual frame process to survey time- and space-related changes in the population. *Hystrix* 23, 14–28.
- Efford, M., 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106, 598–610.
- Efford, M.G., 2025. The SECR book. A handbook of spatially explicit capture-recapture methods. Page (V. 1.0.0., Ed.). Zenodo.
- France using dynamic occupancy models and opportunistic data. *Ecography* 41, 647–660.
- Marescot, L., Chapron, G., Chadès, I., Fackler, P.L., Duchamp, C., Marboutin, E., Gimenez, O., 2013. Complex decisions made simple: a primer on stochastic dynamic programming. *Methods Ecol. Evol.* 4, 872–884.
- Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., Waller, D.M., 2020. Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biol. Rev.* 95, 782–801.
- Marucco, F., Boiani, M.V., Dupont, P., Milleret, C., Avanzinelli, E., Pilgrim, K., Schwartz, M.K., von Hardenberg, A., Perrone, D.S., Friard, O.P., Menzano, A., Bisi, F., Fattori, U., Tomasella, M., Calderola, S., Carolfi, S., Ferrari, P., Chioso, C., Truc, F., Bombieri, G., Pedrotti, L., Righetti, D., Acutus, P.L., Guglielmo, F., Haufler, H.C., Rossi, C., Caniglia, R., Aragno, P., La Morgia, V., Genovesi, P., Bischof, R., 2023. A multidisciplinary approach to estimating wolf population size for long-term conservation. *Conserv. Biol.* 37, e14132.
- McCrea, R.S., Morgan, B.J.T., 2014. Analysis of Capture-Recapture Data. CRC Press.
- Milleret, C., Dupont, P., Bryseth, H., Kindberg, J., Royle, J. A., Bischof, R., 2018. Using partial aggregation in spatial capture-recapture. *Methods Ecol. Evol.* 9, 1–10.
- Milleret, C., Dupont, P., Bonenfant, C., Bryseth, H., Flagstad, Ø., Sutherland, C., Bischof, R., 2019. A local evaluation of the individual state-space to scale up Bayesian spatial capture-recapture. *Ecol. Evol.* 9, 352–363.
- Milleret, C., Bischof, R., Dupont, P., Bryseth, H., Odden, J., Mattisson, J., 2021. GPS collars have an apparent positive effect on the survival of a large carnivore. *Biol. Lett.* 17, 20210128.
- Milleret, C., Dey, S., Dupont, P., Bryseth, H., Turek, D., de Valpine, P., Bischof, R., 2023. Estimating spatially variable and density-dependent survival using open-population spatial capture-recapture models. *Ecology* 104 (2), e93934.
- Milleret, C., Duchamp, C., Vandel, J.M., Gimenez, O., 2025a. Mise à jour des estimations démographiques et des effectifs de la population de loups en France lors de l'hiver 2024/25.
- Milleret, C., Dupont, P., Dey, S., Bryseth, H., Kindberg, J., Turek, D., de Valpine, P., Åkesson, M., Wabakken, P., Zimmermann, B., Bischof, R., 2025b. Map of death: spatially explicit mortality of the grey wolf. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 292 (2053), 20250946.
- Miquel, C., Bellemain, E., Poillot, C., Bessièrre, J., Durand, A., Taberlet, P., 2006. Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. *Mol. Ecol. Notes* 6, 985–988.
- Moqanaki, E., Milleret, C., Dupont, P., Bryseth, H., Bischof, R., 2023. Wolverine density distribution reflects past persecution and current management in Scandinavia. *Ecography* 2023, e06689.
- Moqanaki, E.M., Milleret, C., Tourani, M., Dupont, P., Bischof, R., 2021. Consequences of ignoring variable and spatially autocorrelated detection probability in spatial capture-recapture. *Landscape Ecol.* 36, 2879–2895.
- Nichols, J.D., Williams, B.K., 2006. Monitoring for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 21, 668–673.
- Pirog, A., Duchamp, C., Kaerle, C., Dufaure de Citres, C., Rousselot, S., Lavarec, J., Queney, G., 2025. Standardization of a high-quality methodological framework for long-term genetic monitoring of the French wolf population. *Ecol. Evol.* 15, e71345.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ražen, N., Brugnoli, A., Castagna, C., Groff, C., Kaczensky, P., Kijun, F., Knauer, F., Kos, I., Krolf, M., Luštrik, R., et al., 2016. Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *Eur. J. Wildl. Res.* 62,

- Efford, M.G., Schofield, M.R., 2022. A review of movement models in open population capture–recapture. *Methods Ecol. Evol.* 13, 2106–2118.
- Gagneux, P., Boesch, C., Woodruff, D.S., 1997. Microsatellite scoring errors associated with noninvasive genotyping based on nuclear DNA amplified from shed hair. *Mol. Ecol.* 6, 861–868.
- Gelman, A., Rubin, D.B., 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat. Sci.* 7, 457–511.
- Gervasi, V., Aragno, P., Salvatori, V., Caniglia, R., De Angelis, D., Fabbri, E., La Morgia, V., Marucco, F., Velli, E., Genovesi, P., 2024. Estimating distribution and abundance of wide-ranging species with integrated spatial models: opportunities revealed by the first wolf assessment in south-central Italy. *Ecol. Evol.* 14, e11285.
- Iosif, R., Skrbinišek, T., Erős, N., Konec, M., Boljite, B., Jan, M., Promberger-Pürpass, B., 2025. Wolf population size and composition in one of Europe's strongholds, the Romanian Carpathians. *Ecol. Evol.* 15, e71200.
- Kaczensky, P., Linnell, J.D., Huber, D., Von Arx, M., Andren, 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* 5.
- Kervellec, M., Milleret, C., Vanpé, C., Quenette, P.-Y., Sentilles, J., Palazón, S., Jordana, I. A., Jato, R., Elősegi Irtutia, M.M., Gimenez, O., 2023. Integrating opportunistic and structured non-invasive surveys with spatial capture–recapture models to map connectivity of the Pyrenean brown bear population. *Biol. Conserv.* 278, 109875.
- Kodi, A.R., Howard, J., Borchers, D.L., Worthington, H., Alexander, J.S., Lkhagvajav, P., Bayandonoi, G., Ochirjav, M., Erdenebaatar, S., Byambasuren, C., Battulga, N., Johansson, Ö., Sharma, K., 2024. Ghostbusting—reducing bias due to identification errors in spatial capture–recapture histories. *Methods Ecol. Evol.* 15, 1060–1070.
- Konec, M., Collet, S., Nowak, G., Skrbinišek, T., Stronen, A.V., 2024. Dispersal of a wolf with complex ancestry from the Dinaric-Alpine region to Germany demonstrates the value of transboundary monitoring networks. *Conserv. Sci. Pract.* 6, e13181.
- López-Bao, J.V., Godinho, R., Pacheco, C., Lema, F.J., Garcia, 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. *Sci. Rep.* 8, 2177.
- Louvrier, J., Duchamp, C., Lauret, V., Marboutin, E., Cubaynes, S., Choquet, R., Miquel, C., Gimenez, O., 2018. Mapping and explaining wolf recolonization in
- Waits, L.P., Paetkau, D., 2005. Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: a review of applications and recommendations for accurate data collection. *J. Wildl. Manag.* 69, 1419–1433.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press.
- 137–142.
- Ražen, N., Kural, Ž., Fležar, U., Bartol, M., Černe, R., Kos, I., Krofel, M., Luštrik, R., Majič Skrbinišek, A., Potočnik, H., 2020. Citizen science contribution to national wolf population monitoring: what have we learned? *Eur. J. Wildl. Res.* 66, 46.
- Royle, J.A., Dorazio, R.M., 2012. Parameter-expanded data augmentation for Bayesian analysis of capture–recapture models. *J. Ornithol.* 152, 521–537.
- Royle, J.A., Young, K.V., 2006. A hierarchical model for spatial capture–recapture data. *Ecology* 89, 2281–2289.
- Royle, J.A., Chandler, R.B., Sollmann, R., Gardner, B., 2014. *Spatial Capture-Recapture*. Academic Press.
- Russell, R.E., Royle, J.A., Desimone, R., Schwartz, M.K., Edwards, V.L., Pilgrim, K.P., Mckelvey, K.S., 2012. Estimating abundance of mountain lions from unstructured spatial sampling. *J. Wildl. Manag.* 76, 1551–1561.
- Schiavina, M., Freire, S., MacManus, K., 2023. GHS-POP R2023A-GHS Population Grid Multitemporal (1975–2030). Joint Research Centre Data Catalogue.
- Theng, M., Milleret, C., Bracis, C., Cassey, P., Delean, S., 2022. Confronting spatial capture–recapture models with realistic animal movement simulations. *Ecology* 103, e3676.
- Turek, D., Milleret, C., Ergon, T., Bryseth, H., de Valpine, P., 2020. Efficient estimation of large-scale spatial capture–recapture models. In: *bioRxiv*.
- Turek, D., Milleret, C., Ergon, T., Bryseth, H., Dupont, P., Bischof, R., de Valpine, P., 2021. Efficient estimation of large-scale spatial capture–recapture models. *Ecosphere* 12, e03385.
- de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C.J., Anderson-Bergman, C., Lang, D.T., Bodik, R., 2017. Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *J. Comput. Graph. Stat.* 26, 403–413.
- de Valpine, P., Paciorek, C., Turek, D., Michaud, N., Anderson-Bergman, C., Obermeyer, F., Wehrhahn Cortes, C., Rodriguez, A., Temple Lang, D., Paganin, S., 2024. NIMBLE: MCMC, Particle Filtering, and Programmable Hierarchical Modeling.
- Zhang, W., Chipperfield, J.D., Illian, J.B., Dupont, P., Milleret, C., de Valpine, P., Bischof, R., 2023. A flexible and efficient Bayesian implementation of point process models for spatial capture–recapture data. *Ecology* 104, e3887.